

СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
SIBERIAN FEDERAL UNIVERSITY

Н.А. Сетков

АНАТОМИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ ТЕРМИНОВ. ТЕЗАУРУС БИОЛОГА

(лексический максимум для студентов)

Министерство образования и науки Российской Федерации
Сибирский федеральный университет
Красноярский научный центр (КНЦ) СО РАН

Н.А. Сетков

АНАТОМИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ ТЕРМИНОВ

ТЕЗАУРУС БИОЛОГА
(лексический максимум для студентов)

Красноярск
СФУ
2014

УДК 57.01(083)
ББК 28.0я22
С334

Рецензенты: В.А. Кратасюк, д-р биол. наук, проф., зав. кафедрой биофизики СФУ;
В.Г. Суховольский, д-р биол. наук, проф., зав. кафедрой медицинской и биологической физики КрасГМУ им. В.Ф.Войно-Ясенецкого;
Н.С. Печуркин, д-р биол. наук, проф., Институт биофизики СО РАН;
Р.Г. Хлебопрос, д-р физ.-мат. наук, проф., директор МНЦИЭСО при Президиуме КНЦ СО РАН;
И.И. Маргулис, канд. биол. наук, с.н.с. МНЦИЭСО при Президиуме КНЦ СО РАН;

Сетков, Н.А.
С 334 Анатомия биологических терминов. Тезариус биолога (лексический максимум для студента). – Красноярск: Сиб. федер. ун-т, 2014. – 674 с.

ISBN 978-5-7638-3100-9

Книга задумана как специальный словарь, содержащий лексический максимум терминов и понятий, охватывающий основные разделы современной биологии и биомедицины. В различных отделах словаря представлены термины и понятия из анатомии, физиологии, патофизиологии, общей биологии, зоологии, ботаники, клеточной биологии, общей (классической) и молекулярной генетики, молекулярной биологии, геномики, биохимии, микробиологии, вирусологии, гистологии и эмбриологии. Каждому термину даётся этимологическое обоснование и прилагается статья, объясняющая смысловое наполнение термина или понятия. Статьи, посвящённые наиболее важным и ключевым биологическим терминам, содержат максимально возможный для такого рода литературы справочный материал с перекрёстными ссылками на другие, близкие по значению, термины. Кроме того, в словаре сделан акцент на разделы биологии, наиболее быстро развивающиеся в последнее время (это касается прежде всего молекулярно-клеточной биологии, геномики и связанных с ними областей знания).

Словарь предназначен для широкого круга пользователей: от студентов и преподавателей до читателей, интересующихся проблемами современной биомедицинской науки и желающих познакомиться с её непростым и очень обширным специальным языком.

Электронный вариант издания см.:
http://catalog.sfu-kras.ru

УДК 57.01(083)
ББК 28.0я22

© Сибирский
федеральный
университет, 2014

ISBN 978-5-7638-3100-9

ОГЛАВЛЕНИЕ

АНАТОМИЯ, ФИЗИОЛОГИЯ И ПАТОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ 9
БИОХИМИЯ И МОЛЕКУЛЯРНАЯ БИОЛОГИЯ 139
БОТАНИКА 245
ЗООЛОГИЯ 283
КЛЕТОЧНАЯ БИОЛОГИЯ 317
МИКРОБИОЛОГИЯ И ВИРУСОЛОГИЯ 433
ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ 473
ОБЩАЯ ГЕНЕТИКА, МЕДИЦИНСКАЯ ГЕНЕТИКА И ГЕНОМИКА 539
ЭМБРИОЛОГИЯ И ГИСТОЛОГИЯ 637

ВВЕДЕНИЕ

Не поднимайте расписных завес,
Носящих имя жизни, – с их цветными
Картинами несбыточных чудес;
Страх и Надежда прячутся за ними.

Перси Шелли
(англ. поэт-романтик, 1792–1822)

Всё ускоряющаяся, пронизанная наукой жизнь уже достигла такого уровня сложности, что без знания специальных терминов и понятий нельзя обойтись не только в популярном освещении какой-либо научной проблемы, но даже в досужих разговорах о достижениях науки. Мы всё чаще сталкиваемся с ограничениями, накладываемыми фактической беспомощностью общедоступного разговорного языка и нуждаемся в освоении хотя бы минимального научного *вокабулярия**. Если же говорить о глубокой профессионализации в любой области знания, то достичь её невозможно без полномасштабного постижения специальных научных терминов. Красноречивым примером может служить современная биология, в которой количество уже устоявшихся терминов вызывает оторопь не только у непосвящённых, но и у специалистов, работающих в смежных областях. Преодолеть это замешательство можно только одним путём – путём возбуждения в себе любопытства и неугасающего интереса к постоянному изучению научной лексики как первому шагу и главному способу преодоления отчужденности от науки, её неприятия и непонимания. Поэтому любому неофиту, заинтересованному в получении научных знаний, чтобы начать что-то понимать, придется осваивать огромные пласты специальных слов и понятий. Глубокому освоению биологических и медицинских терминов может помочь этот максимально полный словарь, написанный специально для студентов и аспирантов-биологов, биохимиков и биофизиков, а также для любознательных людей, стремящихся расширить свой научный кругозор.

Человечество вступило в новую эпоху развития, когда самым главным экономическим ресурсом становятся знания, объём которых, в отличие от истощающихся материальных ресурсов, только возрастает. Знания, в свою очередь, создают новые знания и порождают новые ценности, не только встроенные в экономику, но и существующие вне денежных отношений. Цивилизованный мир уже входит в эру других ценностей (культурных, социальных, гностических), ценностей, куда более важных, чем те, на которых до сих пор строились отношения людей. Масштаб человеческой культуры ошеломителен и неисчерпаем, и научные знания – главная её составляющая.

Новые веяния в экономике требуют перемен и в образовании, которое должно становиться всё более универсальным и персонифицированным (читай, штучным) в отличие от существующих форм образования, направленных на подготовку специалистов для массовых производств.

Перед молодыми людьми, входящими в дверь науки и пытающимися подняться по ступенькам профессионального роста, стоят несколько первоочередных задач. Первая заключается в освоении языка той науки, которую они выбрали как главное дело своей жизни. Этот язык изначально представляется некой абракадаброй, поскольку совершенно не похож на привычный разговорный язык. Он вмещает в себя огромное количество терминов, понятий и даже жаргонизмов, известных только специалистам, посвящённым в магические тайны учений, сокрытые от посторонних взглядов колдовскими знаками, наподобие тайнописи средневековых алхимиков. Не понимая этого языка, нельзя сделать ни одного шага вперёд, нельзя стать ни приверженцем, ни адептом, ни тем более «верховным жрецом» – творцом сакрального знания. Вторая задача не менее сложная. Она заключается в освоении всего, что уже было сделано прежде, для того чтобы понять, где остались тёмные, не освещённые наукой места, готовые уже завтра уронить охранительный занавес своей непостижимости перед алчущим взглядом исследователя. И так шаг за шагом, через открытие нового знания, уже ставшего доступным и понятным, к ещё неподатливому и ускользающему от нашего въедливого взора, но всегда притягательному неизвестному. Уже в самом понимании нами чего-то нового есть своя внутренняя эстетика, поскольку понимание – это гармонизация внутреннего мира человека. И, наконец, третья задача может быть реализована не столько ценой стараний и трудов, но, в известной мере, только за счёт способностей, дарованных человеку прихотливой и не всегда щедрой Природой. Она заключается в необходимости научиться задавать такие вопросы, какие ещё никто и никогда не задавал, другими словами – научиться формулировать новые научные задачи. Это самая трудная ступенька в профессиональном росте молодого исследователя и добраться до нее, перепрыгнув через другие ступеньки, скорее всего, не удастся.

---

* Вокабулярий – словарный запас.

Мир природы, окружающей нас, да и мы сами – это Великая книга, в которой множество неразгаданных страниц, записанных словами с ещё недоступными нам смыслами. Наука призвана прочитать тексты этой книги, понять значения слов и смыслов, заложенных в них, придумать свой собственный объясняющий язык, удобный для общения и передачи нового знания. Поэтому учёные – это в первую очередь толкователи-переводчики «природных текстов», осваивающие новую герменевтику*.

Не стоит доказывать простую истину, гласящую, что чем обширнее язык общающихся между собой людей, тем больше возможностей для сохранения и передачи уникальной информации. Следует также помнить, что любой язык играет великую объединяющую роль, как, например, государственный язык соединяет людей воедино в многонациональном государстве. Профессионалы также должны понимать друг друга, говоря на понятном их сообществу языке. Такой язык вырабатывается не сразу, но, возникнув, разрастается быстро и порой неуправляемо, поэтому время от времени учёным приходится договариваться о значении используемых ими слов и понятий.

В общекультурном смысле главная квинтэссенция науки заключается в вечном поиске истины, в познании сущностей природы и мироустройства, а также в нашем познании самих себя и осознании своего места в мире. Увы, но мы до сих пор не смогли ответить на самые простые по звучанию вопросы: откуда что взялось, куда движется и чем станет, в чём смысл нашего краткого существования? А сколько «детских вопросов», на которые никто не может дать внятного, вразумительного ответа. Люди науки, (да и человечество в целом) как это ни странно, и поныне пользуются великим множеством неопределяемых понятий или понятий, кажущихся определяемыми, поскольку они определены через такие же неопределяемые понятия, и главное из них, на мой взгляд, – это понятие «жизнь», обладающее свойством абсолютной непроницаемости. Попробуйте дать ему бесспорное, всех удовлетворяющее определение. Непреодолимые трудности вызывают и многие другие широкоупотребительные слова, например, такие как мышление, мысль, интеллект, сознание (перечень может быть продолжен). Можно попытаться просто красиво сказать, но не более. Я, например, определил сознание как способ проникновения биологической сущности в сущности окружающего мира.

Одна из важнейших задач науки – формирование терминологического аппарата. Собственно наука и начинается с выработки терминологии, с определения понятий. Адекватное описание тех или иных биологических процессов и явлений нуждается в использовании соответствующего словарного инструментария. Чтобы понять любой новый природный феномен, его нужно описать, дать ему название и определение. Кем-то было очень верно сказано, что чем больше наш словарный запас, тем больше страниц в Великой книге природы мы сможем прочитать. Для учёных, прежде всего, важно знать, что они понимают под тем или иным термином. Какие определения и понятия считают правильными и устоявшимися. А для этого надо договариваться и давать точные дефиниции и толкования. Точность необходима не только для того, чтобы не возникала путаница в понятиях, но, главное, чтобы её не было в наших головах. Довольно часто неправильное использование понятий и терминов приводит к заблуждениям в представлениях. ещё Декарт говорил, что половины споров не существовало бы, если бы люди договорились об определениях. Поскольку развитие науки неизбежно связано с увеличением её словарного оснащения, без освоения научного языка невозможно ни понимание новых направлений в исследованиях, ни формирование строгого научного мировоззрения. Кроме того, следует особо подчеркнуть простую мысль – чем меньше слов в запасе у человека, тем труднее ему говорить кратко и точно. Скудный личный вокабулярий неизбежно заставляет человека говорить многословно и путано. Мы мыслим словами, понятиями и образами, за которыми опять же стоят понятия и слова. Поэтому основа мысли – это слово. Оно – фундамент и крыша здания, выстраиваемого человеческим знанием. Все, кто приобщается к сокровищнице научного языка, начинают чувствовать его неповторимый вкус, который доступен только истинным гурманам.

Мы живем в обществе, где интеллигентному
человеку не стыдно быть научно безграмотным.

Американский физик Лоренс Кросс

Биология, несмотря на её кажущуюся «перенаселенность» (только одна рубрикация разделов современной биологии чего стоит), остается самой большой пустыней нашего незнания. Разделение биологии на отдельные научные дисциплины оправдано, прежде всего, существованием огромных массивов научных фактов. Так, например, такие разделы общей биологии, как систематика и эволюционная теория строятся на объединении, интеграции биологического знания. Другие науки, такие как анатомия, морфология, эмбриология, гистология и физиология, исследуют частные случаи общих законов. В биологии есть науки, которые имеют свой специфический объект и предмет исследования, например: микробио-

* От греч. «hermëneutikë» – искусство толкования текстов (изначально древних).

логия, вирусология, энтомология и паразитология. В то же время последние дисциплины представляют собой специальные разделы зоологии. Есть также науки, которые изучают широкий круг жизненных явлений, причём каждая со своей точки зрения, со своим подходом и методикой, например, биофизика – с физическим подходом, а биохимия – химическим. При этом более продуктивным является тот подход, который строится на принципах взаимопроникновения и дополнения разделов, характерный, например, для молекулярной биологии и биофизической химии, т.е. той интегративной дисциплины, которую сейчас называют физико-химической биологией. И если давно существуют науки, которые исследуют что-то как нечто данное (биофизика и биохимия), то сейчас появляются и такие, которые отвечают на вопрос, когда и где происходит и в какой последовательности (динамическая биохимия, разделы молекулярной биологии и генетики, исследующие генные и белковые сети). Наконец, есть науки, которые интересуют вопросы происхождения жизни, когда и как возникло живое, как развивалось исторически и развивается в настоящее время. К таким наукам относится синтетическая эволюционная биология, использующая достижения генетики, геномики, систематики и многих других дисциплин. Отсюда и была сделана попытка условного и не всегда правильного распределения терминов и понятий по различным отраслям биологической науки.

Человек не может быть объектом экспериментальной биологии и медицины. Существуют определённые морально-этические ограничения и для использования животных, особенно приматов. Но сама Природа не испытывает никаких ограничений и проявляет свою жестокость в почти бесконечном разнообразии различных патологий, изучение которых открывает широчайшие возможности для понимания механизмов функционирования живых организмов и в первую очередь организма человека*. Поэтому в словарь включены термины, описывающие некоторые патологические состояния, интересные для биологов. Включение в словарь медицинских терминов и названий болезней оправдано также и тем, что биология является фундаментом, на котором строится здание современной медицинской науки.

Биология – очень быстро развивающаяся область знаний, и успевать следить за всем происходящим в ней просто невозможно. Всё, что я здесь собрал воедино, – это только самоуверенная попытка прорисовать общий ландшафт научных знаний в современной биологии. Поэтому отдельные мои прозаические объяснения некоторых биологических явлений пусть никого не раздражают, поскольку моей целью было заложить основы понимания терминов, а не давать исчерпывающую информацию по тому или иному вопросу. Второй моей задачей было возбуждение интереса (если хотите, желаний и аппетита) к дальнейшему более глубокому изучению биологической лексики. Наконец, я убеждён, что биологическая грамотность представляет собой важнейшую основу общей культуры любого современного человека, является настоятельной необходимостью в формировании других профессиональных и жизненных компетенций, широкого кругозора и научного мировоззрения, а также социальной ответственности гражданина в сохранении Природы и среды обитания. И последнее. Не воспринимайте всё, что написано в словаре, как конечное знание, как непреложные истины, не требующие дальнейшего развития и осмысления, а относитесь ко всему как к предмету для споров, как к маленьким центрам кристаллизации, вокруг которых будут расти очаги Вашего собственного уникального индивидуального знания, носящего красивое и загадочное название «Tacit knowledge».

**Эксперименты, проводимые природой,*
в частности в наших клиниках и больницах,
исторически представляли и представляют
неисчерпаемый кладезь для учёных.

Роберт А. Гуд
(американский иммунолог и педиатр)

СОВЕТЫ СТУДЕНТАМ И МОЛОДЫМ УЧЕНЫМ

В жизни, кроме здоровья и добродетели,
нет ничего ценнее знания; а его и легче всего
достигнуть, и дешевле всего добыть.
Ведь вся работа – это покой, весь расход –
это время, которое нам не удержать,
даже если его мы не потратим.

И. Гете

Любой согласится с тем, что наставления, воспринимающиеся как нотации, всегда скучны и надоедливы, но нет другого способа передать совет и свой опыт без них, поэтому лучший вариант – прислушаться и внять без внутреннего сопротивления. Если ты стоишь на месте, ты – всегда «человек вчерашний». Поэтому, входя в жизнь «вчерашними людьми», мы должны становиться если не «завтрашними», то хотя бы «сегодняшними», и сделать это позволяет только хорошее образование. Надо всегда помнить, что на свете есть очень много такого, что мы плохо усвоили и что надо постоянно осваивать и повторять. Различные виды человеческой деятельности имеют разную ценность для молодых людей. В 60–70-е гг. XX в. очень престижной была научная работа, и привлекательность её для молодёжи отразилась в знаменитом шутливом конфликте физиков и лириков. Одной из важнейших задач современного образования является возвращение прежнего бесспорного престижа не только научной деятельности, но и подъём на более высокий уровень значимости для общества интеллекта (который, по моему убеждению, вовсе не обладает селективными преимуществами). Но как это сделать? Для начала необходимо попытаться сделать высокий интеллект, хотя бы, модным. Единственное, что отличает учёного от другого человека, – это обострённая потребность в знаниях, постоянное устремление за пределы собственных интеллектуальных возможностей. Поэтому нормальное состояние для учёного – это состояние ученичества, каким бы знатоком он не был. Именно этим отличаются высококлассные специалисты; они всегда восприимчивы ко всему новому, и мир для них маниакально интересен. Давно было кем-то сказано, что человек растёт долго и мучительно. В то же время нельзя стать истинно просвещённым человеком, если лишь следить только за тем, что изменяется, но плохо представлять себе вечное. В науке самое простое – это найденное вчера, а самое сложное – то, что будет завтра. Любой новый шаг вперёд порождает, как правило, больше вопросов, чем даёт ответов, и в этом заключается непреходящая ценность науки, поскольку новые вопросы – это продвижение человеческой мысли в области неизведанного.

Очень многие природные сущности нами ещё не поняты и многие не открыты (не познаны), но интуитивно мы чувствуем, что их не может быть бесконечное множество. Это вселяет в нас веру в «смысленность» существования науки и надежду на интеллектуальное освоение мира. Самое парадоксальное в науке – это то, что, несмотря на огромность её успехов, степень нашего невежества всегда остаётся безграничной и в этом смысле наше незнание – величина постоянная. Поэтому поле деятельности для новых и новых поколений исследователей не становится меньше, а нерешённые проблемы – неинтересней, и взлёты, и падения поджидают молодых учёных на каждом шагу, как это и было прежде. Кроме уроков обучения необходимо проходить и уроки преодоления. Беритесь только за то дело, которое с наскока вам не по зубам, дело, которое заставляет тянуться вверх и расти. Отсюда следует, что в науку должны рекрутироваться не только самые умные, но и самые мужественные и задиристые. Простой совет всем тем, кто вступает на зыбкую почву научного творчества: «Запаситесь мужеством!». Наука как род деятельности и способ существования предназначается только для тех, кто может сказать без фальши и пафоса: «Я жить хочу, чтоб мыслить и страдать». Есть такое замечательное понятие «просвещённое понимание», оно неотделимо от чувства красоты и гармонии, оно сопоставимо (хотя и неэквивалентно) с понятием мудрость. Именно оно – главный отличительный атрибут истинного интеллигента. Давно было известно, что все истины «на вырост»: или растёшь сам, или подрезаешь истину. Мы постоянно пытаемся «проглотить» кусок такой величины, который не пролезает в наше горло и который не в состоянии «переварить» наш интеллект. Каждый новый шаг вперёд только подчёркивает степень и глубину нашего невежества. Увы, в науке провалы куда более закономерное явление, чем прорывы и достижения. Кроме того, есть области знания, в которых самое сильное впечатление производят как ошеломительные успехи, так и одновременное их отсутствие, несмотря на неимоверные усилия исследователей. Такой областью до сих пор остаётся онкология. Непосвящённый человек может поразиться обилием терминов, за многими из которых, кроме самого слова, ничего не стоит, т.е. они не объясняют биологической сути явлений. Ещё великий французский просветитель и философ Шарль Луи Монтескье (1689–1755) говорил по поводу медицинских названий: «Варварские врачи дают только названия, которые не спасают ни больных от хвори, ни врачей от глупости». И всё же, несмотря ни на что, необходимо стремиться к

абсолюту в знании и относиться к жизни и ко всему живому с удивлением, восхищением и любовью, согласно философскому принципу «благоговения к жизни», выдвинутому великим гуманистом первой половины XX в. Альбертом Швейцером. Сохраните навсегда горячий пыл открывателей первоистин. И наконец последнее пожелание. Научитесь задавать такие вопросы, которые смогут спровоцировать провал нашего понимания мира, и действуйте так, чтобы Ваша самоуверенность не смогла уходить слишком далеко от Вашего сомнения.

Дорогой читатель, надеюсь, что Вы относитесь к людям с постоянно расширяющимися культурными взглядами на жизнь, людям, рождающим мысли завтрашнего дня.

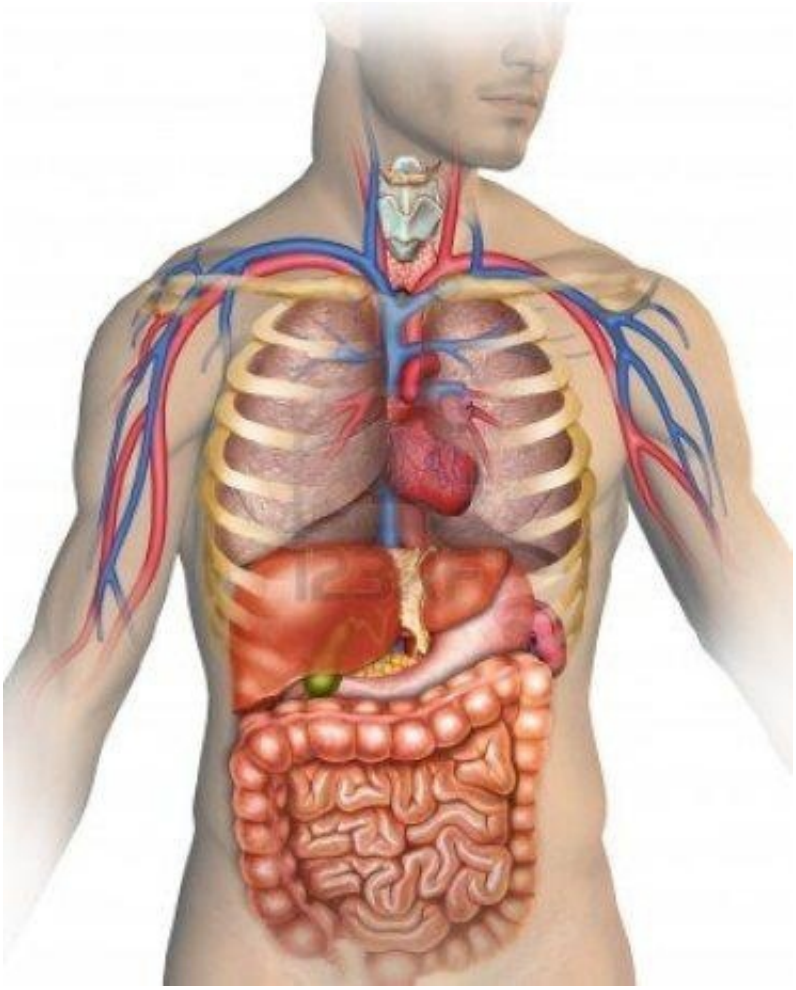
Вы ни за что не увидите мир, даже широко раскрытыми глазами,
без заинтересованного согласия сердца и распахнутой, как окно, души.
И никогда не поймете его без чувственного опыта впечатлений,
каким бы сильным не был ваш интеллект. Будьте оптимистами,
ставьте невыполнимые на первый взгляд задачи.

Николай Сетков

АНАТОМИЯ, ФИЗИОЛОГИЯ И ПАТОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

Самое непостижимое в этом мире –
это то, что он всё-таки постижим.

А. Эйнштейн



АБДОМИНАЛЬНЫЙ. От лат. abdominalis – *брюшной* < abdomen – *брюшко*, *живот* (ab соответствует пространственным предлогам: *от*, *из*, *с*, *со стороны*; domi* означает *до́ма*. Относящийся к животу, брюшной, вентральный отдел тела, брюшная полость. Содержит *абдоминальные* органы – органы брюшной полости.

*От лат. domi – арх. от domus – *дом*, *жилище*, *местопребывания*.

АБДУКЦИЯ. От лат. abducere (abduco) – *отводить*, *отклонять*. Отведение в сторону. Например, абдукция конечности.

АБДУКТОРЫ. От лат. abduco – *отводить*. Мышцы, *отводящие конечности* в сторону от средней линии тела.

АБИОТРОФИЯ. От греч. a – начальная часть слова со значением отрицания, bios – *жизнь* и trophe – *питание*. Скрытая аномалия органа или системы органов многоклеточного организма.

АБЛАЦИЯ (АБЛЯЦИЯ). От лат. ab-latus – *удаление*. Ампутация, удаление конечности, иссечение органа (см. также **Абсцизия** и **Экстирпация**).

АБОРТ. От лат. aborior (abortus) – *преждевременное рождение* (преждевременные роды). Самопроизвольное выпадение (выкидыш) или искусственно вызванное прекращение беременности путём удаления (разрушения) плода или эмбриона из матки на сроках до достижения им жизнеспособности вне утробы (обычно до 12 недель, если операция проводится по желанию женщины, а на более поздних сроках – только по медицинским показаниям). Внебольничные аборты опасны для жизни и здоровья роженицы, и относятся к категории *криминальных*. Наиболее распространённый способ хирургического аборта – так называемый кюретаж (кюреттаж, curettage)* – выскабливание слизистой оболочки матки с помощью специальной ложечки с острыми краями – кюретки. Вторым способом служит *вакуум-аспирация* – высасывание содержимого матки через специальный наконечник с помощью вакуумного насоса. Синоним – *эктрома* (греч. ektroma).

*От англ. curettage (curettement, curetment) – *выскабливание кюреткой* (curette) внутренней поверхности полости или канала с целью удаления патологически изменённых тканей (фиброзной капсулы или грануляций), а также для получения биопсийного материала.

АБОРТИВНЫЙ. От лат. abortivus – *недоношенный, недоразвитый*, а также *обладающий свойствами плодоизгнания*. 1. Недостигший завершения, не полностью развитый. 2. Рудиментарный. 3. Полученный в результате аборта (абортивный материал).

АБОРТУС. От лат. abortus – *выкидыш*. Недоразвитый плод, полученный в результате самопроизвольного выкидыша или искусственного аборта.

АБСАНС. От англ. absence (фр. absans) – *отсутствие*. Внезапная кратковременная потеря сознания, его отсутствие или помрачение. Явление, характерное для приступов эпилепсии.

АБСТИНЕНЦИЯ. От лат. abstinentia < abs-teneo (abstinax) – *воздержанный*. Полное или частичное воздержание от пищи, лекарств, алкоголя и наркотиков, а также сексуальная депривация (вынужденное половое воздержание). При алкоголизме и наркомании метаболические сдвиги, возникающие в результате воздержания, приводят к тяжёлым страданиям (*синдром абстиненции*, *синдром отмены*).

АБСЦЕСС. От лат. abscessus < abscedo – *обособлять*. Ограниченное скопление гноя, приводящее к некротической деструкции тканей в очаге поражения инфекцией, нередко сопровождающееся отёком. Иначе, обширный гнойник с полостью, гнойный нарыв.

АБСЦИЗИЯ. От лат. abscisio – *отрезание*, *отсечение*. Отсечение конечности, удаление органа, вырезка. Синонимы: *ампутация*, *экстирпация*.

АБУЛИЯ. От греч. a – начальная часть слова со значением отрицания и bule – *воля*. Патологическая утрата воли, безволие. Отличается от слабоволия, часто вызванного неправильным воспитанием.

АВИДНОСТЬ. От лат. avidus – *жадность*. Основная характеристика иммунных сывороток, отражающая меру способности гетерогенной смеси антител связываться с полидетерминантным антигеном. Другими словами, *авидность* – усреднённая аффинность антител, отражающая прочность образующихся комплексов антиген/антитело. Низкая авидность антител может не обеспечить связывания антигенов при низких концентрациях антител или антигенов.

АВИЦЕННА. Латинизированное имя выдающегося врача, учёного и философа Средневековья, жившего в Средней Азии и Иране (ок. 980–1037). Настоящее имя Абу Али Хусейн ибн Абдаллах ибн Сина. Наиболее значительный труд – «Канон врачебной науки» (в 5 частях), в котором он обобщил биологические наблюдения Аристотеля и медицинские представления Гиппократа и Галена, обогатив их опытом арабских и индийских врачей.

АГЛОМЕРИНЫ (аггломерины). От лат. agglomera – *накопляю*, *присоединяю*. Белки плазмы крови из группы глобулинов, ускоряющие оседание эритроцитов (СОЭ – скорость оседания эритроцитов, за счёт усиления их агрегации)*. Повышение СОЭ вызывают многие лекарственные препараты, например салицилаты, а также стероидные гормоны – эстрогены и глюкокортикоиды.

*В прошлом чаще использовали понятие *реакция оседания эритроцитов* (РОЭ).

АГГЛЮТИНИНЫ. От лат. agglutinatio – *склеивание* (agglutinare – *приклеивать*) < gluten – *клей*. Антитела, образующиеся в организме под влиянием чужеродных веществ (антигенов) и вызывающие склеивание эритроцитов. Их называют анти-А и анти-В.

АГГРАВАНТ. От лат. aggravo (ad+gravo) – *делать тяжелее*, *отягощать*. Симулянт, притворяющийся больным. Человек, симулирующий заболевание с определённой целью. Синоним – англ. *malingerer*.

АГГРАВАЦИЯ. От лат. aggravatio – *утяжеление* < gravis – *тяжёлый*, *тяжкий*, *серьёзный*. Умышленная симуляция заболевания, преувеличение больным человеком своих страданий.

АГНАТИЯ. От греч. a – начальная часть слова со значением отрицания и gnathion – *челюсть*. Тяжёлый врождённый порок – отсутствие нижней челюсти (мандибулы).

АГРАНУЛОЦИТОЗ. От греч. a – начальная часть слова со значением отрицания, лат. granulum – *зернышко* и kytos – *клетка*. Наиболее тяжёлая форма *лейкопении* – патологического снижения числа лейкоцитов крови (*гранулоцитов*), приводящая к резкому снижению защитных сил организма.

АГРАНУЛОЦИТЫ. От греч. a – начальная часть слова со значением отрицания, лат. granulum – *зернышко* и kytos – *клетка*. Общее название лейкоцитов крови, не содержащих в цитоплазме гранул, выявляемых обычными методами окраски. К *агранулоцитам* относятся моноциты и лимфоциты.

АГРЕССОЛОГИЯ. От лат. aggressio – *нападение* и logos – *наука*. Область медицины, включающая физиологию и патологию, изучающая состояние и поведение организма, подвергшегося любому виду агрессивного воздействия или вмешательства. К таковым относятся различные травмы (повреждения), перегрев или охлаждение, инфекции, хирургические операции и т.п. Однако не сами повреждения являются предметом интереса агрессологии (ими заняты хирурги и врачи других специальностей). Агрессия воздействует на организм на всех уровнях его организации – от молекул и клеток до поведенческих реакций и проявляется в изменениях метаболизма клеток, тканей и органов*. Поэтому агрессология захватывает почти все биологические дисциплины и выходит далеко за рамки клинической реаниматологии**.

*Обнаружено, что огнестрельные ранения приводят к многочисленным соматическим мутациям в клетках.

**«*…несмотря на необходимость обширнейших знаний, лечение сводится часто к простым и немногочисленным процедурам. В некоторых случаях оказывается даже неудобным далеко идти за обоснованием совершенно простых и банальных методов*». Фр. физиолог Анри Лабори

АДАПТИВНЫЙ ИММУНИТЕТ*. От лат. adaptare – *приспособлять*. Иммунитет, главными составляющими которого являются В- и Т-лимфоциты. Активированные **В-лимфоциты синтезируют антитела**, специфически связывающие чужеродные антигены (принадлежащие бактериальным, вирусным и другим «агрессорам»). В результате антигены либо разрушаются, либо «метятся», чтобы стать мишенями для других иммуннокомпетентных клеток. Определённые виды **Т-лимфоцитов активируют** В-клетки, а также другие Т-лимфоциты и атакуют инфицированные клетки. Кроме того, они формируют когорту «клеток памяти», благодаря которым организм, перенесший инфекционное заболевание, становится менее восприимчивым к патогену при новой встрече с ним (см. **Врождённый иммунитет**). Синоним – *приобретённый иммунитет*.

*Иммунитет называется *адаптивным* потому, что по ходу развития инфекции система защиты подстраивается под патогенный агент, чтобы эффективнее с ним бороться.

АДВЕНТИЦИЯ. От лат. adventicius – *приходящий извне, внешний*. 1. Наружная оболочка кровеносных сосудов (устар. термин **extima**). Образована в основном волокнистой соединительной тканью. В адвентиции артерий и вен проходят питающие сосудистую стенку кровеносные сосуды (*vasa vasorum* – сосуды сосудов). 2. Соединительнотканные клетки, окружающие капилляры. 3. Наружный слой надкостницы.

АДГЕЗИЯ. От лат. ad-haesio – *прилипание*. В общем смысле, сцепление поверхностей. 1. Способность клеток прилипать к поверхности субстрата, к внеклеточному матриксу или друг к другу. 2. Заживление (сцепление, слипание) раны. 3. Формирование спаек (фиброзных тяжей) между двумя серозными поверхностями (см. **Адгезия клеток** в разделе «**Клеточная биология**»).

АДДУКТОРЫ. От лат. adducere – *приводить*. Приводящие мышцы (мышцы, приводящие конечности к средней линии тела).

АДЕНОГИПОФИЗ. От греч. aden – *железа* и *гипофиз*. Передняя доля гипофиза (см. **Гипофиз**) – скопление железистых клеток эктодермального происхождения, секретирующих так называемые *тропные гормоны*. Гистологическими методами выявлено три типа клеток в аденогипофизе: ацидофильные (окрашивающиеся кислыми красителями), базофильные (поглощают основные красители) и нейтрофильные, или *хромофобные* (не прокрашиваются никакими красителями). Передняя доля гипофиза вырабатывает шесть гормонов. *Гландотропные* (действующие на другие эндокринные железы): АКТГ (адренокортикотропный гормон, или кортикотропин), действующий на кору надпочечников (стимулирует рост надпочечников и продукцию стероидов); ТТГ (тиреотропный гормон, или тиреотропин), действующий на щитовидную железу; ФСГ (фолликулостимулирующий гормон) и ЛГ (лютеинизирующий гормон), действующие на гонады (половые железы). *Эффекторные гормоны* (гормоны системного, общего действия): ГР, СТГ (гормон роста, или соматотропный гормон); пролактин, действующий на молочные железы и гонады.

АДЕНОИД. От греч. aden – *железа* и eidos – *сходство*. Буквально: *похожий на железу* (образование с признаками, характерными для железы). Синоним – *аденоформный*.

АДЕНОИДЫ. От греч. aden – *железа* и eidos – *сходство*. Гипертрофированные в результате хронического воспаления носоглоточные миндалины.

АДЕНОМЕР. От греч. aden – *железа* и meros – *часть*, *доля*. Концевой отдел экзокринных желёз, формирующий и выделяющий секрет. Может быть в виде ацинусов (альвеолярные железы) или трубковидным (трубчатые железы) (см. **Ацинус**).

АДЕНОМАТОЗНЫЙ. От греч. aden – *железа*, oma – *вздутие*, *опухоль* и -osis – *состояние*. Напоминающий по строению аденому (см. **Аденома** в разделе **«Клеточная биология»**).

АДЕНОМАТОЗНЫЙ СЕМЕЙНЫЙ ПОЛИПОЗ (FAP – familian adenomatous polyposis). Наследственный аутосомно-доминантный синдром, проявляющийся уже в юные годы образованием в толстом кишечнике сотен и даже тысяч полипов с последующим развитием, обычно к сорока годам, *колоректального рака*. Изучение предрасположенности к заболеванию в нескольких семьях с FAP привело к открытию в 5-й хромосоме (сегмент 5q21) гена *APC* – гена-супрессора *аденоматозного полипоза ободочной кишки* (colon). Ген кодирует довольно крупный белок (2 843 аминокислотных остатка), локализованный в базально-латеральных частях плазматической мембраны эпителиальных клеток, выстилающих кишечные крипты. Белок взаимодействует с рядом других белков, запускающих апоптоз зрелого кишечного эпителия, а также с многофункциональным белком β-катенином, регулируя его активность. При мутации гена *APC* белок перестаёт связываться с β-катенином, в результате чего подавляется клеточная адгезия и стимулируется пролиферация эпителия кишечных крипт (см. **Колоректальный рак, Крипты кишечные**).

АДИПОЗ. От лат. adipis (adeps) – *жир* и греч. -osis – *состояние*. Ожирение. Избыточное накопление жира (локальное или генерализованное). Увеличение содержания подкожного и *висцерального* (внутреннего) жира. Общеизвестно, что ожирение увеличивает риск заболеваний сосудов, главным образом сосудов сердца и мозга, и как следствие, инфаркта и инсульта, а также диабета II-типа. Считается, что 25 % опухолевых заболеваний, включая колоректальный рак (рак толстого кишечника), рак пищевода и почек провоцируются ожирением. Избыточный вес повреждает коленные суставы, а внутренний жир затрудняет дыхание и провоцирует изжогу. Кроме того, при ожирении увеличивается склонность к депрессиям, возрастает вероятность возникновения болезни Альцгеймера, нарушаются репродуктивные функции и сексуальное здоровье. Синонимы: *липоматоз*, *липоз*.

АДОЛЕСЦЕНТНЫЙ. От англ. adolescent – *юношеский*. Период жизни в индивидуальном онтогенезе человека от начала полового созревания до завершения физического роста и половой зрелости. Синонимичные понятия – *пубертатный период развития*, *подростковый возраст*, *возраст полового созревания*.

АДРЕНЕРГИЧЕСКИЙ. От лат. adrenalis – *надпочечниковый* (где ad – *при* и ren, renes – *почка*) и греч. ergon – *работа*, *действие*. 1. Относящийся к нейронам, использующим в качестве нейромедиатора *норадреналин* (нейронам, имеющим адренергические рецепторы). 2. Связывающийся с адренергическими рецепторами (если речь идёт о лекарственных средствах).

АДРЕНОГЕНИТАЛЬНЫЙ СИНДРОМ. От лат. adrenalis – *надпочечниковый* и genitale (genitalis) – *половые органы*. Аутосомно-рецессивное заболевание – врождённая гиперплазия надпочечников, приводящая к усиленной продукции корой надпочечников андрогенов. При адреногенитальном синдроме первично возникает недостаток кортизона, обусловливающий резкое увеличение уровня АКТГ, что, в свою очередь, приводит к гиперплазии коры надпочечников. Повышенная выработка половых гормонов у женщин приводит к псевдогермафродитизму и вирилизму, а у мужчин – к усилению вторичных половых признаков. Поскольку заболевание врождённое, то андрогенная стимуляция является слишком запоздалой процедурой для стимуляции зачаточных половых протоков и *вирилизация* затрагивает лишь внешние половые органы.

АДРЕНОКОРТИКОТРОПИН (АКТГ, АСТН). Адренокортикотропный гормон, тормозящий синтез ДНК в клетках надпочечников. Подобно другим пептидным гормонам осуществляет своё действие через рецепторы, расположенные на плазматической мембране. Различают: 1) большой АКТГ – продуцируется некоторыми опухолями, биологически неактивен, превосходит по массе малый АКТГ; 2) малый (или нормальный), физиологически активный АКТГ. Синоним – *адренотропин*.

АДРЕНОРЕЦЕПТОРЫ. Рецепторы, реагирующие на норадреналин, адреналин или симпатин.

АКАПНИЯ. От греч. a – начальная часть слова со значением отрицания и kapnos – *дым*. Отсутствие двуокиси углерода в артериальной крови. Возможны также состояния *гипокапнии* и *гиперкапнии*.

АККОМОДАЦИЯ. От лат. accomodatio – *приспособление* < commodus – *удобный*. В общем смысле аккомодация – это *приспособление* к чему-либо (физиологическое, гистологическое), например, аккомодация глаза – приспособление к ясному видению предметов, находящихся на разных расстояниях, путём точной фокусировки изображения на сетчатке. Достигается перемещением хрусталика

(земноводные, пресмыкающиеся) или изменением его кривизны (птицы, млекопитающие). В электрофизиологии – явление, при котором ответы возбудимой ткани на раздражение исчезают по мере снижения крутизны нарастания порогового тока.

АККУМУЛЯЦИЯ. От лат. accumulare – *нагромождать*, *собирать вместе*. Буквально: *накопление*, например, аккумуляция энергии в клетке.

АКМЕ. От греч. ac(k)me – *высшая точка*, *вершина*, *острие*. 1. Кульминация болезни. 2. Наивысшая точка проявления какого-либо симптома.

АКНЕ. От лат. acne < греч. akme – *вершина*. Термин возник как результат ошибки копирования и означает *угри*, или, вообще, различные формы поражения сальных желёз воспалительного характера. Акне лечится производными витамина А, в частности, *акутаном** (Acutane).

*У беременных женщин вызывает спонтанные аборты и различные аномалии в развитии лицевого черепа, ЦНС и сердца у плода.

АКРАЛЬНЫЙ. От греч. akron (akros) – *вершина конечности*. Буквально: кончик. Конечный (акральный) участок пальцев рук, ног, мочек ушей.

АКРОМЕГАЛИЯ. От греч. akron – *вершина*, *конец* и megas – *большой*. Эндокринное заболевание, характеризующееся прогрессивным увеличением размеров (*акральным* ростом) кистей, стоп, нижней челюсти, зубов, грудной клетки и внутренних органов, вследствие повышенной секреции гипофизом соматотропного гормона (гормона роста) после периода закрытия *эпифизов* трубчатых костей. Избыток обычно обусловлен ацидофильной опухолью передней доли гипофиза. Акромегалия также сопровождается метаболическими расстройствами, поскольку гормон роста обладает диабетогенным эффектом*. Интересно отметить, что акромегалия, судя по портретам, была у Чжу Юань-Чжана – основателя китайской династии Мин (XIV в.).

*Гормон роста является антагонистом инсулина и вызывает гипергликемию в результате снижения периферической утилизации глюкозы, а также её повышенной продукции печенью за счёт усиления *глюконеогенеза*. Тем самым гормон роста защищает ЦНС от возможной гипогликемии, возникающей, например, при голодании или тяжёлой физической работе.

АКРОМЕЛИЯ. От греч. akron – *вершина* и meleia (melos) – *конечность*. Форма карликовости, для которой характерно укорочение дистальных (удалённых) отделов конечностей.

АКРОТИЗМ. От греч. a – начальная часть слова со значением отрицания и krotos – *удар*, *биение* (англ. a striking). Отсутствие или очень сильное ослабление пульса. *Акротичное* состояние – состояние с отсутствующим пульсом.

АКРОФОБИЯ. От греч. acron (akros) – *вершина* и phobos – *страх*. Болезненный (панический) страх высоты.

АКРОЦИАНОЗ. От греч. akron (akros) – *вершина* и cyanos – *синий*. Так называется синеватый оттенок кожи на руках и ногах при венозном застое крови. При общем венозном застое он всегда более выражен в нижележащих частях тела, что называется *гипостазом* (от греч. hypo – *под*, *мало* и stasis – *остановка*, *стояние на месте*, *неподвижность*).

АКСИЛЛЯРНЫЙ. От лат. axilla – *подмышка*. Буквально: подмышечный. Например, *аксиллярная* температура тела.

АКТИВАТОРЫ ПЛАЗМИНОГЕНА. От лат. activus – *деятельный, действенный* (activatio – *возбуждение*). Факторы, превращающие *плазминоген* в *плазмин*. Высокоактивный тканевый активатор плазминогена – *урокиназа*; экзогенный активатор, использующийся для лечения тромбозов, *стрептокиназа**. Активаторы, в свою очередь, зависят от проактиваторов (*лизокиназ*) (см. **Урокиназа** и **Лизокиназы**).

*Считается, что широкое бесконтрольное применение антибиотиков привело к уничтожению у человека микрофлоры *гемолитического стрептококка*, что, в свою очередь, привело к увеличению тромботических заболеваний и, следовательно, инфарктов и тромботических инсультов. Человеку, в конце концов, всегда приходится платить за необдуманные и неосторожные действия.

АКТИНИЧНЫЙ (актинический). От греч. aktinos (aktis) – *луч* (англ. beam). Относящийся к физиологически активным лучам электромагнитного спектра. Например, *актиничный* свет, или, напротив, *неактиничный* свет*.

*Для радиоавтографической эмульсии *неактиничным* является зелёный свет, а для фотографических эмульсий – красный.

АКУПУНКТУРА. От лат. acu – *игла* и punctere – *колоть*, *жалить*. Иглоукалывание, или искусство «чжень-цзю» – возникло не менее 10 тыс. лет назад в Китае*. Представляет собой простой и дешевый способ лечения и предупреждения многих заболеваний, активно практикуемый и современной медициной. Близкий метод лечения – *акупрессура* (надавливание).

*В Китае обнаружена *каменная игла*, предназначенная для этой процедуры.

АКЦЕССОРНЫЙ. От лат. accessorius – *добавочный*. Термин используется для обозначения дополнительных (или *избыточных*) структур, органов и пр. Например, *акцессорный* нерв.

АЛЬБУМИН-ГЛОБУЛИНОВЫЙ КОЭФФИЦИЕНТ. Отношение содержания в плазме альбуминов к глобулинам. При воспалительных заболеваниях (а также при многих других патологических процессах) повышается содержание в плазме γ-глобулинов. При этом общее количество белков плазмы остается приблизительно тем же, поскольку одновременно снижается содержание альбуминов, в результате чего снижается *альбумин-глобулиновый коэффициент*.

АЛГЕЗИЯ. От греч. algos – *боль*, algesis – *чувство боли*. Болевая чувствительность. В настоящее время использование термина не рекомендуется, вместо него предлагается термин *алгестезия* (algesthesia), что означает: 1) восприятие боли; 2) гиперчувствительность к боли (*гипералгезия*).

АЛГЕСТЕЗИЯ. От греч. algesthesia (где algos – *боль* и aisthesis – *чувство*) – *восприятие боли*, *чувство боли* и *гиперчувствительность к боли.*

АЛЕЙКЕМИЧЕСКИЙ ЛЕЙКОЗ. От греч. a – начальная часть слова со значением отрицания, leukos – *белый*, *бесцветный* и haima – *кровь*. Парадоксальное название особой формы *лейкемии*, при которой число лейкоцитов не выходит за пределы нормы или ниже её. Однако наряду с нормальными лейкоцитами при этой форме лейкемии встречаются и молодые, патологически изменённые клетки.

АЛЕКСИНЫ (устар.). От греч. alexo – *защищаю*, *отражаю*, *охраняю*. Защитные сывороточные белки, появляющиеся при иммунизации микроорганизмами. Способствуют их лизису. Синоним – *амбоцептор** (устар.) (см. **Комплемент**).

*От греч. ambo – *оба* и ceptor – *берущий*.

АЛИМФОЦИТОЗ. От греч. a – начальная часть слова со значением отрицания, «лимфоциты» и -osis – *состояние*. Врождённый, очень тяжёлый (острый) комбинированный иммунодефицит (SICD), характеризующийся отсутствием в крови лимфоцитов и, вследствие этого, полной неспособностью организма противостоять какой бы то ни было инфекции. Во всём мире каждый год рождается около сотни детей с такой патологией. До настоящего времени их «сохраняли», помещая в полностью стерильные условия. Отсюда заболевание известно также под названием «*болезнь мальчика из пузыря*»*. Лечение проводится с помощью пересадки костного мозга или генотерапии (см. **Острый комбинированный иммунодефицит (синдром SCID)** и **Генная терапия** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**).

*Название связано с историей Дэвида Веттера, родившегося в 1971 г. в Техасе, который все 13 лет своей короткой жизни провел в специальном пластиковом пузыре, создававшем стерильные условия.

АЛКАЛОЗ. От позднелат. alkali – *щелочь* и греч. -osis – *состояние*. Повышенное содержание в крови и тканях организма веществ, обладающих щелочными свойствами (сдвиг pH в щелочную сторону, pH > 7,5).

АЛЛЕРГЕНЫ. От греч. allos – *другой,* ergon – *действие* и genan – *порождать*. Антигены белковой природы, вызывающие реакцию *гиперчувствительности немедленного типа*. Аллергены обладают высокой растворимостью, высокой пенетрантностью в слизистые оболочки и способностью провоцировать ответ при низких концентрациях. К аллергенам относятся антигены пищи, пыли (экскременты пылевых клещей), пыльца растений, различные токсины.

АЛЛЕРГИЧЕСКИЙ РИНИТ. От греч. rhis – *нос* и суффикса «ит», указывающего на воспаление. Реакции воспаления (насморк), происходящие в слизистой оболочке носа и вызванные действием аллергенов (например, пыльцой растений). Одно из проявлений *сенной лихорадки* (см. **Полиноз**).

АЛЛЕРГИЯ. От греч. allos – *другой* и ergon – *действие.* Повышенная реактивность (гиперчувствительность) иммунной системы немедленного типа к каким-либо антигенам, вызванная предшествующим воздействием этих антигенов на данный организм. В этом случае антигены называются *аллергенами*. Аллергия сопровождается рядом специфических клинических симптомов (от крапивницы и аллергического ринита до системной анафилаксии с нарушением дыхания и коллапсом) и проявляется как заболевание. К аллергическим заболеваниям относятся, например, *полиноз* (см. **Полиноз**) и аллергическая астма. Механизм развития реактивности связан с эффекторными иммуноглобулинами класса E (IgE). Переключение B-лимфоцитов на их синтез обеспечивается интерлейкином-4 (IL-4), выделяемым активированными хелперными CD4 T-клетками.

«Аллергия – это мир физиологически неоправданных соответствий». Интересно отметить, что у аллергиков не возникают *глиомы* – опухоли глии (см. **Глиомы** в разделе **«Клеточная биология»**), а также снижена вероятность возникновения опухолей другой локализации. Считается, что иммунная система аллергиков более эффективно борется с опухолевыми клетками.

АЛЛЕРГИЯ ЛЕКАРСТВЕННАЯ. Аллергическая реакция организма на принимаемые пациентом лекарственные средства. Причиной такой аллергии может быть спонтанное ковалентное взаимодействие некоторых лекарств с собственными белками пациента, приводящее к образованию иммуногенных антигенных комплексов.

АЛЛЕРГОЛОГИЯ. От греч. allos – *другой*, ergon – *действие* и logos – *учение, наука*. Наука, исследующая причины и механизмы возникновения аллергии, а также способы её лечения и предупреждения.

АЛЛОТРАНСПЛАНТАТ. От греч. allos – *другой* и лат. trans-plantatum – *пересаживать*. Обозначение ткани или органа, пересаженного от одного организма (индивидуума) другому внутри вида.

АЛЛОТРАНСПЛАНТАЦИЯ. От греч. allos – *другой* и лат. transplantare – *пересаживать*. Пересадка тканей, органов или клеток, полученных от доноров, генетически отличающихся от реципиента, но в пределах одного и того же вида, а также пересадка между разными инбредными линиями. У человека *аллотрансплантация* – пересадка органов от одного человека другому (см. также **Ксенотрансплантация**).

АЛОПЕЦИЯ. От лат. alopetia – *плешивость* < греч. alopekia – «*лисья чесотка*». Облысение по

мужскому типу. Пример признака, зависимого от пола, при котором аллель облысения доминантен у мужчин и рецессивен у женщин. Различия обусловлены гормональными влияниями. Синонимы: *атрихия*, *атрихоз*, *плешивость*, *пелада* (англ. baldness).

АЛЬВЕОЛА. От лат. alveolus – *желобок* < alveus – *жёлоб*. 1. Пузырьки в лёгких, обвитые сетью капилляров и образующие основную ткань органа, как бы висящую на ветвях бронхиального «дерева». Иначе, структура, относящаяся к респираторной бронхиоле (см. **Бронхиолы**). Альвеолы лёгких не спадаются в результате действия сил поверхностного натяжения воды, поскольку особые клетки в лёгких выделяют вещества, действующие как детергенты, снижающие поверхностное натяжение водной плёнки. 2. Лунки (углубления) в челюсти, где располагаются корни зубов. 3. В анатомии – структурная единица железы. Синоним – *ацинус* (см. соответствующую статью).

АЛЬДОСТЕРОН*. Самый мощный минералкортикоид. Стероидный гормон клубочкового слоя коры надпочечников у позвоночных животных, участвующий в процессах водно-солевого обмена (освобождается при дегидратации организма или солевой недостаточности и влияет на работу Na^+/K^+-АТФазы). Мишенью альдостерона служит эпителий** дистальных извитых канальцев нефронов и собирательных трубок в почках, в результате чего Na^+ и вода подвергаются реабсорбции из первичной мочи (задерживающее соль действие). Альдостерон влияет также на эпителий кишечника, потовых и слюнных желёз, а у водных животных на жабры. Проникая через плазматическую мембрану, связывается с рецепторами цитозоля (РЦ), представляющими собой кислые белки. В общем смысле, *альдостерон* – регулятор водно-солевого обмена. В свою очередь, синтез и активность альдостерона находятся под контролем кортикотропина и ренин-ангиотензиновой системы.

Антагонистом альдостерона является препарат верошпирон (альдактон), относящийся к *спиронолактонам* и применяемый в клинической практике как мочегонное средство.

*Впервые был изолирован Симпсоном и соавт. (Sympson A.S. [et al.], 1953) из жирорастворимой фракции экстрактов коры надпочечников.

**Альдостерон стимулирует экспрессию эпителиальных натриевых каналов (ENaCs) на плазматической мембране и тем самым увеличивает реабсорбцию и транспортировку в плазму крови ионов натрия из первичного фильтрата.

АМАВРОЗ. От греч. amauros – *темнота* и -osis – *состояние*. Поражение зрительного анализатора, расположенного в затылочной доле головного мозга, приводящее к полной слепоте при сохранении зрачкового рефлекса и тканей глаза (см. **Гемианопсия**).

АМБИДЕКСТРИЯ. От лат. ambo – *оба*, *двое* и dexter – *правый*. Буквально: «праворукость» левой руки. Одинаковое владение обеими руками. Обычно амбидекстрия свойственна переученным левшам.

АМЕЛОГЕНИНЫ. От англ. amel (enamel) – *эмаль* и genan – *порождать*. Белки, играющие ключевую роль в раннем морфогенезе зубов. Регулируют образование кристаллов гидроксиапатита. По окончании формирования кристаллической структуры зуба (эмали зуба) амелогенины разрушаются. При попадании в организм ребёнка избыточного количества фтора амелогенины остаются внутри прорезывающегося зуба и в кристаллической структуре эмали возникают пустоты (см. **Флюороз**).

АМИЛОИДОЗ. От греч. amylum – *крахмал*, eidos – *сходство* и -osis – *состояние*. Нарушение обменных процессов, приводящее к накоплению в тканях организма амилоидных веществ (амилоидных бляшек при нейродегенеративных состояниях ЦНС).

АММОНИОТЕЛИКИ. От греч. ammoniakon – «*смолистая камедь*» (аммиак) и англ. tail – *конец*, *хвост*. Организмы, имеющие аммониотелический тип обмена, т.е. выделяющие в качестве «хвостового» (конечного) продукта азотистого обмена, наряду с мочевиной, токсичный аммиак. К аммониотеликам относятся, например, водные черепахи (см. **Урикотелики** и **Уреотелики**).

АМПУЛА. От лат. ampulla – *пузатая бутылка*, *фляга*, *флакон*. В анатомии термин используется для обозначения локального расширения полого органа (колбообразного расширения), например, начального отдела двенадцатипёрстной кишки (ampulla duodenum), расположенного сразу за привратником (греч. pylorus). Различают также *ампулу* прямой кишки.

АНАКРОТИЧЕСКИЙ. От греч. ana – *верх* (англ. upward) и krotos – *сильные толчки*. Относящийся к направленной вверх части записи артериального пульса (восходящей части пульсовой волны – *анакроты*). Анакротический пульс – медленно поднимающийся (малый) пульс.

АНАЛИЗАТОР. От нем. analysator < греч. analysis – *разложение*. Анатомо-физиологический аппарат, осуществляющий восприятие внутренних и внешних раздражителей, в состав которого входят специфический рецептор, центростремительные пути передачи сигналов и нервные центры в центральной нервной системе.

АНАПЛЕРОТИЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ (анаплеротические метаболиты). От греч. ana – *снова*, *обратно* и plero – *пополнять*. Возмещающие реакции. Ферментативные процессы, пополняющие запас промежуточных продуктов обмена, например, в цитратном цикле. Анаплеротический характер носит деградация большинства аминокислот, которые могут превращаться в глюкозу и жирные кислоты. Важнейшей анаплеротической стадией в метаболизме высших животных являет-

ся превращение пирувата в оксалоацетат, что позволяет включать в *глюконеогенез* пируватпоставляющие аминокислоты и лактат. Отсюда следует, что *глюконеогенез* поддерживается фактически за счёт деградации аминокислот*.

*В отличие от пирувата ацетил-КоА (CoA) не является анаплеротическим метаболитом, поскольку его углеродный скелет полностью окисляется до CO_2 в цитратном цикле. Отсюда следует, что жирные кислоты, поставщики ацетил-КоА, не могут участвовать в образовании глюкозы и поддерживать необходимый уровень сахара в крови. Поэтому при голодании в организме в первую очередь утилизируются не жиры, а белки (аминокислоты), которые, в свою, очередь, могут также превращаться в жирные кислоты.

АНАСТОМОЗЫ. От греч. anastomosis – *открытие* (пути). Соединение, соустие, обеспечивающее короткий путь или доступ. Короткие кровеносные сосуды, способные к смыканию своего просвета и обеспечивающие дополнительные пути кровообращения. Артериовенозные *анастомозы* непосредственно связывают мелкие артерии с мелкими венами (или артериолы с венулами) и обеспечивают быстрый переход крови из артерий в вены. Например, они хорошо представлены в плавательной перепонке стопы лягушки или в акральных участках пальцев рук, ног и мочек ушей, где играют важную роль в терморегуляции*. Существуют также анастомозы между лимфатическими сосудами, нервами и мышцами.

*Эта система терморегуляции в совершенстве представлена в голых подушечках ног у полярных волков.

«Исследовать – это видеть то, что видят все, но думать так, как не думает никто».
Ганс Селье

АНАТОМИЯ. От греч. anatome – *рассечение*. Наука, изучающая строение тела живых организмов (раздел морфологии).

АНАФИЛАКСИЯ. От греч. ana – *вверх* (англ. upwar) и aphylaxia – *беззащитность* (phylaxis – *защита*, *иммунитет*). Приобретённая форма повышенной чувствительности (реактивности) организма к антигенам, или *гиперэргическая реакция** *немедленного типа*, обусловленная чрезмерно интенсивными взаимодействиями антител (IgE) с антигенами на тучных клетках.

При серотерапии и серопрофилактике может наблюдаться реакция организма немедленного типа – *анафилактический шок*. Анафилаксия проявляется увеличением проницаемости капилляров (и как следствие – отёками и падением кровяного давления), повышением кровотока в коже и слизистых оболочках, бронхоспазмом и другой клинической симптоматикой** (см. **Сывороточная болезнь**).

*См. также **Анергия.**

**Анафилактический шок начинается внезапно и проявляется в учащении пульса, нарушении кровообращения, затрудненном дыхании, рвоте и обмороке. Шок может угрожать жизни больного при параличе дыхательного центра.

АНАФИЛАКТОКСИНЫ. Фрагменты белков системы комплемента, возникающие при её активации. Играют роль хемоаттрактантов, привлекающих лимфоидные клетки, вызывающие воспаление в очаги проникновения патогенов (см. **Комплемент**).

АНАЭРОБИОЗ. От греч. a – начальная часть слова со значением отрицания, aër – *воздух* и bios – *жизнь*. Существование организма в отсутствии свободного кислорода.

АНГИНА. От греч. angerra – *душить*. Острое инфекционное заболевание, поражающее окологлоточные лимфатические ткани – нёбные миндалины.

АНГИОГЕНЕЗ. От греч. angeion – *сосуд* и genesis – *порождать*. Сосудообразование. Процесс роста нормальных кровеносных сосудов. Синонимы: *ангиопоэз, вазифакция*.

АНГИОМА. От греч. angeion – *сосуд* и oma – *вздутие, опухоль*. Сосудистая опухоль (состоит из новообразованных сосудов). Различают ангиому простую (плоскую) и пульсирующую (пещеристую).

АНГИОНЕВРОТИЧЕСКИЙ ОТЁК. Наследственное заболевание, при котором снижено образование в организме ингибитора активированного фактора *C1* системы комплемента (см. **Комплемент**).

АНГИОСПАЗМ. От греч. angeion – *сосуд* и spasma – *длительное мышечное сокращение*. Нарушение механизма регуляции просвета мелких кровеносных сосудов.

АНГИОСТАТИНЫ. От греч. angeion – *сосуд* и states – *стоящий*, *остановленный*. Регуляторы, подавляющие процесс васкуляризации опухоли. Факторы, перспективные для терапии опухолевых заболеваний.

АНГИОТЕНЗИН I. От греч. angeion – *сосуд* и лат. tendere – *напрягать*. Декапептид, образующийся из ангиотензиногена плазмы крови под действием почечной протеиназы *ренина* (см. **Ренин**). Ангиотензин I под воздействием пептидилдипептидазы А (иначе называемой *ангиотензинпревращающий фермент*) превращаеся в ангиотензин II (см. **Ангиотензин II** и **Ангиотензинпревращающий фермент (АПФ)**. Синонимы: *гипертензин*, *ангиотонин*.

АНГИОТЕНЗИН II. От греч. angeion – *сосуд* и лат. tendere – *напрягать*. Гормоноподобный октапептид с нейромедиаторными свойствами, взаимодействующий с рецепторами почек, коры надпочечников, гипофиза, головного мозга, стенок кровеносных сосудов и сердца. Обладает многими физиологическими активностями: 1. Повышает кровяное давление путём суживания сосудов, пре-

жде всего, сосудов почек. 2. Стимулирует синтез и секрецию корой надпочечников *альдостерона*, приводящего к задержке воды и натрия в почках. 3. В гипофизе стимулирует секрецию *вазопрессина* и *кортикотропина* (АКТГ). 4. Повышает тонус в нервных окончаниях (пластинках аксонов) симпатической нервной системы и головном мозге. Является компонентом *ренин-ангиотензиновой* системы регуляции водно-солевого равновесия и артериального давления. Расщепляется под действием пептидазы-*ангиотензиназы*.

АНГИОТЕНЗИНПРЕВРАЩАЮЩИЙ ФЕРМЕНТ (АПФ). Экзопептидаза, превращающая неактивный полипептид ангиотензин I **в активное** сосудосуживающее вещество ангиотензин II. Одновременно АПФ разрушает *брадикинин*, обладающий сосудорасширяющим действием, до неактивного гептапептида. В клинической практике широко используются лекарственные препараты, подавляющие активность АПФ, что приводит к повышению активности калликреинкининовой и простагландиновой систем, в результате чего снижается артериальное кровяное давление (см. **Брадикинин**). Синоним – *ангиотензинконвертирующий фермент*.

АНГИОЭКТАЗИЯ. От греч. angeion – *сосуд* и ektasis – *растягивающая сила*. Расширение просвета кровеносных сосудов.

АНЕВРИЗМА. От греч. aneurisma – *расширение* (aneurino – *расширяю*). Патологическое разрастание с расширением стенки кровеносного сосуда (внешне – утолщения на артерии). Для растянутых участков стенки сосуда характерен недостаток эластических волокон и коллагена, обусловленный полиморфизмом ряда генов*. В наибольшей степени жизни угрожают аневризмы самого крупного сосуда – аорты (восходящей дуги и нисходящей части дуги грудного и брюшного отделов). Образно аневризмы аорты называют «бесшумными охотниками», так как их развитие не сопровождается явными симптомами вплоть до критического предела, когда происходит разрыв стенки сосуда или расслоение стенки с затеканием крови между слоями. Наиболее часто аневризмы развиваются у пациентов, страдающих синдромом Марфана, у которых имеется дефект гена, ответственного за синтез *фибриллина*, а также у людей, поднимающих тяжести (особенно интенсивно занимающихся *вейтлифтингом*).

*Причиной заболевания также может быть нарушение баланса между металлопротеиназами, разрушающими старые белки, и их ингибиторами, подавляющими активность этих протеиназ в кровеносной стенке. Дисбаланс может приводить к повышению распада *эластина* и *фибриллина*, ответственных за эластичность и прочность сосудистой стенки.

АНЕМИЯ. От греч. an – отрицательная частица и haima – *кровь*. Слово буквально означает «бескровие» (т.е. термин неправильный!). В клинической медицине словом *анемия* обозначают снижение способности крови связывать и переносить кислород в результате снижения общего количества гемоглобина. При анемии снижается количество эритроцитов, или содержание в них гемоглобина, или и то и другое вместе. Однако термин *анемия* не указывает на причины дефицита гемоглобина, которые могут быть очень разнообразными. Противоположное анемии состояние – *плетора** (см. **Плетора**). Определённый вид анемии представляет серповидно-клеточная анемия**, вызванная точковой мутацией, в результате которой остаток заряженной глютаминовой кислоты в положении 6 ß-цепи гемоглобина заменен на нейтральный валин. В результате лица, гомозиготные по мутантному аллелю, кодирующему синтез аномального S-ß-гемоглобина, страдают тяжёлой формой гемолитической анемии. Такой гемоглобин S в дезоксиформе (при низком парциальном давлении кислорода) «склонен» к агрегации (полимеризации и уменьшению растворимости с образованием кристаллоподобных скоплений гемоглобина – «игл» гемоглобина), что приводит к деформации формы эритроцитов и снижению эффективности транспорта кислорода. Кроме того, аномальные по форме клетки могут закупоривать мелкие сосуды, что приводит к гемостазу. *Анемия гипохромная микроцитарная* – железодефицитная анемия, приводящая к появлению мелких эритроцитов с пониженным содержанием гемоглобина. *Мегалобластическая анемия* характеризуется наличием в костном мозге и крови патологически увеличенных в размерах эритроцитов (*мегалоцитов*) и их незрелых предшественников (*мегалобластов*). Развитие этого вида анемии обусловлено дефицитом витамина B_{12} (цианокобаламина) и фолиевой кислоты, что тормозит пролиферацию клеток-предшественников, не препятствуя их росту. *Гемолитическая анемия* – патологическое состояние, при котором усиленное разрушение эритроцитов не компенсируется их образованием (см. **Апластическая анемия**, **Сфероцитоз** и **Эритробластоз**). Синоним – *малокровие*.

*Следует отметить, что анемия предпочтительнее, чем плетора, поскольку последняя опаснее.

**Серповидно-клеточная анемия впервые была описана в 1915 г. американским врачом Херриком в Чикаго, при исследовании крови студента из Вест-Индии, страдавшего анемией. В 1949 г. Лайнус Полинг с сотрудниками (Pauling L. [et al.], 1949) методом электрофореза показали, что гемоглобин, выделенный из крови больных серповидно-клеточной анемией, ведёт себя иначе, чем гемоглобин нормальных эритроцитов. К 1950 г. стало известно, что серповидно-клеточная анемия представляет собой наследственное заболевание, обусловленное модифицированным ге-

моглобином. Позднее Ингрем (Ingram V.M., 1958), используя чувствительный метод пептидных карт (или, по-другому, метод «отпечатков пальцев»), установил различия между гемоглобином S и гемоглобином А. Интересно отметить, что в эритроцитах, поражённых S-клеточной анемией, не развиваются малярийные плазмодии (в буквальном смысле их убивают иглы гемоглобина). Это привело к тому, что серповидно-клеточная анемия распространена в тех районах, где свирепствует малярия (одна менее опасная болезнь защищает от другой – смертельной) (см. **Малярия**).

АНЕРГИЯ. От греч. an – отрицательная частица и energeia – *деятельность*. Термин, означающий отсутствие иммунной реакции организма к какому-либо антигену (или в общем смысле – внешнему стимулу, фактору). Другими словами, *анергия* – это состояние «неотвечаемости» иммунокомпетентных клеток (В- и Т-лимфоцитов) на антиген. Усиление иммунной реакции называется *гиперэргией*, а её ослабление – *гипергией*.

АНЕСТЕЗИЯ. От греч. an – отрицательная частица и aisthesis – *ощущение*. Буквально: отсутствие ощущения. В общем смысле – обезболивание (анальгезия), хотя это состояние может включать в себя наркоз (сон) и *атараксию* (см. **Атараксия**).

АНЕСТЕТИКИ. От греч. an – отрицательная частица и aisthesis – *ощущение*. Вещества, подавляющие болевую чувствительность и чувствительность других видов. Все анестетики, от первого в мировой медицинской практике анестезирующего вещества – хлороформа, который хирурги начали применять более 150 лет назад, до современных препаратов*, блокируют кальциевые ионные каналы – поровые белковые комплексы в мембранах клеток, что является одним из механизмов действия анестезии. Особенно много этих каналов в клетках головного мозга.

*К сожалению, простота и повсеместность употребления мощных анестетиков в клинической практике маскирует опасность их побочного воздействия на организм (гибель хирургических больных от сердечной недостаточности вследствие, например, аноксии мозга).

АНИЗОЦИТОЗ. От греч. anisos – *неравный* и kytos – *клетка*. Состояние циркулирующей крови, при котором увеличено число как макроцитов, так и микроцитов. При анизоцитозе наблюдается более пологая форма кривой Прайса-Джонса по сравнению с нормой (см. **Пойкилоцитоз**).

АНКИЛОЗ. От греч. ankylosis – *искривление* (ankylos – *согнутый*, *изогнутый*) Тугоподвижность или неподвижность сустава (контрактура). Сопровождается образованием фиброзных спаек (рубцово-спаечный процесс) либо сращением сустава. Спайки при анкилозе бывают фиброзные, хрящевые или костные.

АНКИЛОЗИРУЮЩИЙ СПОНДИЛИТ. Иначе, болезнь Бехтерева, артрит позвоночника. От греч. ankylosis – *искривление* и spondylitis – *воспаление позвонков*, где греч. spondylos – *позвонок*. Воспаление и деформация позвоночника, ассоциированная с маркёром (антигеном) В27 системы HLA (см. **HLA-система**), который в 100 раз повышает вероятность развития заболевания у носителя антигена. Отсюда антиген В27 – маркёр анкилозирующего спондилита (хотя и не абсолютный).

АНОКСИЯ. От греч. an – отрицательная частица и oxigenium – *кислород*. Отсутствие в органе, ткани, организме кислорода. Например, аноксия сердечной мышцы приводит к резкому снижению содержания макроэргических фосфатов – АТФ (ATP) и креатинфосфата, что вызывает не только функциональные, но и структурные повреждения сердца. Установлено, что предельное время аноксии для миокарда при нормальной температуре, после которого невозможно восстановить его деятельность, составляет 30 мин. Поэтому реанимационные мероприятия проводятся только до этого срока. Для головного мозга предельный срок аноксии 8 мин. Интересно отметить, что повреждения, развивающиеся в результате кратковременной аноксии, происходят не при самой аноксии, а при последующей реоксигенации (см. **Реоксигенация**).

«Случай приходит на помощь тому, кто его ищет».

Луи Пастер

АНОРЕКСИЯ (Anorexia). От греч. an – отрицательная частица и orexis – *аппетит*. 1. Патологическое отсутствие аппетита (психическое отклонение), основанное, как правило, на самовнушении вреда от принимаемой пищи. Чаще страдают девушки, стремящиеся сохранить грацильную (от лат. gratia – *красота*, *изящество*) фигуру. *Анорексия* – это состояние, противоположное безудержному обжорству – *булимии* (см. **Булимия**). 2. Этим термином в сексологии также обозначают отсутствие интереса к половой жизни.

АНОСМИЯ. От греч. an – отрицательная частица и osme – *запах*. Отсутствие способности воспринимать, улавливать запахи. Так, 47 % людей не ощущают запах андростерона, 12 % – запах мускуса (мускус – выделения желёз самца кабарги, а также мускусного быка (на самом деле барана), используемые для производства духов; *мускус* с санскрита означает *яички*), 36 % – солода. Самые зловонные запахи присущи веществам *меркаптанам*, особенно *метилмеркаптану* и *селеномеркаптану*. Из запахов животных таким свойством обладает запах секрета специальных желёз скунса. Некоторые животные, например самые драчливые из низших обезьян – лемуры, используют запахи не только для защиты, но и нападения. Раздражающий запах лука или чеснока, появляющийся при их резке, возникает из-за

активности специальных ферментов, содержащихся в слизистой полости носа, превращающих серосодержащую аминокислоту *цистеин* в пахучие летучие дисульфиды, поэтому избавиться от этого запаха нельзя.

АНТИАНГИАЛЬНЫЕ СРЕДСТВА. От греч. anti – *против* и angina pectoris – «*грудная жаба*», *стенокардия*. Вещества, снимающие приступы стенокардии, например, нитроглицерин.

АНТИГЕМОФИЛЬНЫЙ ГЛОБУЛИН (АГГ). От греч. anti – *против*, haima – *кровь* и philia – *склонность*. β_2-глобулин образует комплекс с фактором Виллебрандта, активируется тромбином и Ca^{2+}, служит кофактором в превращении фактора X (фактора Стюарта – Прауэра) в активированный фактор X (Xa). Дефицит АГГ приводит к возникновению классической *гемофилии А** (синдрому Виллебрандта), наследующейся по рецессивному типу и сцеплённой с X-хромосомой. Синоним – фактор VIII.

*Гемофилия, которой страдал цесаревич Алексей Романов (см. **Гемофилия**).

АНТИГЕННАЯ ДЕТЕРМИНАНТА. От греч. anti – *против*, genan – *порождать* и лат. determino – *определять* (determinantis – *определяющий*). Структурная особенность в макромолекуле (антигене), которую узнаёт активный центр антитела. Другими словами, участок антигена, распознаваемый антителами. Определяет специфичность взаимодействия антитела с антигеном.

АНТИГЕНПРЕДСТАВЛЯЮЩИЕ КЛЕТКИ (АПК). Клетки, захватывающие, обрабатывающие (процессирующие) и представляющие на своей поверхности чужеродные антигены. К АПК относятся макрофаги, дендритные (отростчатые) эпителиальные клетки вилочковой железы, дендритные клетки лимфатических узлов, селезёнки и других тканей и органов, включая клетки Лангерганса эпидермиса, М-клетки лимфатических фолликулов пищеварительного тракта, а также других слизистых оболочек.

АНТИГЕНСВЯЗЫВАЮЩИЙ ЦЕНТР. Сложная по форме, соответствующая компонентам антигена поверхность антител, формирующаяся как трёхмерная пространственная структура вариабельных областей (VDJ и VJ) H- и L-цепей молекул иммуноглобулинов.

АНТИГЕНЫ. От англ. antibody generator – «породитель» антител. Любые крупные полимерные органические молекулы, обычно чужеродные белки (например, поверхностные белки вирусов) и углеводы, которые при попадании в организм способны вызывать образование специфичных антител*. Часто антигенами являются потенциально болезнетворные вещества – патогены, например, белки бактерий и вирусов. Понятие антигены несёт и другую смысловую нагрузку, согласно которой антигены могут рассматриваться как структуры, играющие роль биологических маркёров (например, CD-антигены лимфоцитов, или антигены групповой специфичности эритроцитов). Главные характериологические особенности любого антигена – это его специфичность и иммуногенность. Антигены состоят из неспецифической крупной молекулы-носителя (белка, полисахарида, липида с мол. массой более 10000 Da) и структурных компонентов – детерминант (их может быть несколько), локализованных на её поверхности и определяющих серологическую специфичность антигена (см. Антигенная детерминанта). В норме иммунная система организма не реагирует образованием антител на собственные антигены.

*Другими словами, антигены – это любые вещества, вызывающие образование антител, и поэтому антитела играют роль антигеновых рецепторов, т.е. молекул, связывающих антигены.

АНТИГЕНЫ ЛЕЙКОЦИТОВ ЧЕЛОВЕКА (система HLA – human leukocyte antigenes). Набор высоковариабельных белков на поверхности клеток, опосредующих процесс отторжения чужеродных тканей при трансплантации. Кодируются группой высокополиморфных генов, называемых *главным комплексом гистосовместимости* (MHC – *major histocompactibility complex*) (см. **Антигены трансплантационные** и **Главный комплекс гистосовместимости**).

АНТИГЕНЫ ОПУХОЛЕВЫЕ. Антигены, не свойственные данному организму и экспрессирующиеся на поверхности трансформированных клеток. Их возникновение может быть обусловлено влиянием химических канцерогенов, онкогенных вирусов и трансформирующих мутаций. В эту же группу включают эмбриональные антигены, не свойственные в норме взрослым тканям (см. **Карциноэмбриональные (карциномоэмбриональные) антигены (КЭА)**).

АНТИГЕНЫ ТКАНЕВОЙ СОВМЕСТИМОСТИ. Антигены, участвующие в создании трансплантационного иммунитета (см. **Антигены трансплантационные**).

АНТИГЕНЫ ТРАНСПЛАНТАЦИОННЫЕ. Антигены, контролируемые главным комплексом гистосовместимости. Другими словами, идентификационные антигены, участвующие в создании трансплантационного иммунитета*, представляют собой белки, кодируемые генами класса I главного комплекса (или *локуса*) гистосовместимости (MHC – *major histocompatibility complex*) и присутствующие на поверхности большинства клеток у млекопитающих. Участвуют во взаимодействии лимфоцитов между собой. Индивидуумы с одинаковой комбинацией MHC-антигенов встречаются чрезвычайно редко (исключение составляют только однояйцевые близнецы).

MHC-антигены играют также роль антиген-презентирующих структур. Они способны связывать чужеродные антигены, например вирусные белки, и представлять образованный комплекс

(МНС/вирусный пептид) Т-лимфоцитам-киллерам, уничтожающим заражённые клетки. Синонимы: *антигены тканевой совместимости*, *антигены гистосовместимости*.

*Любые чужеродные антигены тканевой совместимости, введённые в организм, вызывают ответную реакцию организма, обусловленную клеточным иммунитетом.

АНТИДОТ*. От греч. antidoton – *даваемое против*. Буквально: *противоядие*. Антидоты – специфические средства (лекарства), применяемые для борьбы с отравлениями**. Они должны включать: а) вещества, инактивирующие яды путём прямого химического (физико-химического) взаимодействия с ними в организме; б) вещества, устраняющие последствия воздействия ядов на биологические структуры (токсические эффекты).

*Одно из произведений выдающегося врача античности Клавдия Галена из Пергама (129–199 гг. н.э.) называлось «Антидоты».

**Издревле в течение многих веков в разных странах применялось универсальное противоядие под названием «терьяк», которое в действительности обладало только анестезирующим и седативным действием.

АНТИКОАГУЛЯНТЫ. От греч. anti – *против* и лат. coagulatio – *слипание*. Вещества, препятствующие процессу свёртывания крови, такие как *гепарин*, производные *кумарина*, *гирудин* (см. **Кумарин** и **Гирудин**). Противосвёртывающим действием обладают некоторые змеиные яды (подавляют образование фибрина). Слюна кровососущих насекомых также обладает антикоагулянтной активностью. Например, слюнные железы слепня (*Tabanus*) содержат антитромбиновое вещество *табанин*.

АНТИМЮЛЛЕРОВСКИЙ ГОРМОН. Наряду с тестостероном полностью контролирует развитие первичных и вторичных половых признаков.

АНТИОКСИДАНТЫ (АО). От греч. anti – *против* и «оксиданты». В клинической практике используется широко известный АО пробукол, линейная молекула которого на концах имеет фенольные группы, обусловливающие антиоксидантные свойства. На основе пробукола создан препарат AQI-1067, в молекуле которого одна из фенольных групп заменена на сукцинатгидроксильную эфирную группу, облегчающую проникновение препарата в клетки эндотелия. Природные полифенолы – естественные антиоксиданты.

АНТИСЕПТИКА. От греч. anti – *против* и septikos – *гнойный* (гнилостный). Метод обеззараживания, а также лечения инфицированных ран химическими веществами, убивающими микроорганизмы.

АНТИТЕЛА. Буквально: «противотела». Класс растворимых белков, продуцируемых В-лимфоцитами (плазматическими клетками) в ответ на внедрение в организм чужеродных антигенов (см. **Антигены** и **Иммуноглобулины**). Антитела связывают антигены и способствуют их нейтрализации и удалению при участии фагоцитирующих клеток. Все антитела имеют общий план строения и состоят из нескольких субъединиц. Типичное строение имеют иммуноглобулины класса G (IgG)*, состоящие из двух одинаковых HL-гетеродимеров, в состав которых входит одна тяжёлая цепь H (от англ. heavy – *тяжёлый*, примерно 400 аминокислотных остатков, 50 тыс. дальтон) и одна легкая цепь L (от англ. light – *лёгкий*, около 200 аминокислотных остатков, 25 тыс. дальтон). Вариабельные области H- и L-цепей образуют антигенсвязывающий центр, а константная С-область молекулы ответственна за лизис и фагоцитоз бактериальных клеток и макромолекулярных частиц после связывания с ними антитела (см. **Антигенсвязывающий центр**). Такое же строение имеют антитела класса IgD и мономеры IgM (полные антитела класса IgM состоят из десяти гетеродимеров). Синонимы: *иммуноглобулины*, *гаммаглобулины* (γ-глобулины).

*За раскрытие структуры антител (гаммаглобулинов) американский биохимик Джеральд Эдельман (J.M. Edelman, p. 1929) и английский иммунолог Родни Портер (R.R. Porter, p. 1917) в 1972 г. были удостоены Нобелевской премии по химии.

АНТИТОКСИНЫ. От греч. anti – *против* и toxicon – *яд*. Антитела, образующиеся в ответ на ядовитые вещества биологического происхождения (бактериальные токсины, зоотоксины и фитотоксины), обладающие антигенными свойствами. Получают из глобулиновой фракции сыворотки крови иммунизированных специфическим анатоксином животных, обычно лошадей. Примерами могут служить *ботулинистический антитоксин*, *дифтерийный антитоксин* и *столбнячный антитоксин*.

АНТИТИРЕОИДНЫЕ ВЕЩЕСТВА. От греч. anti – *против* и thyreos – *щит* (thyreoeides – *щитовидный*, thyroidea – *щитовидная железа*). Соединения, устраняющие *тиреотоксикоз*, возникающий в результате повышения секреции тиреоидных гормонов, например, при диффузном токсическом зобе*. К таким соединениям относятся производные тиоурацила (метилтиоурацил), имидазола (мерказолил) и лития карбонат.

*Базедова болезнь, болезнь Грейвса.

АНТИТРОМБИН*. От греч. anti – *против* и thrombos – *сгусток* (тромб). Белок, препятствующий свёртыванию крови. Недостаточная продукция антитромбина имеет место при наследственной *тромбофилии*. Синоним – *антитромбический фактор*.

*В США выведены трансгенные козы, молоко которых содержит человеческий *антитромбин*. Обычно этот фактор получают из дефицитной донорской крови.

АНТРАЛЬНЫЙ. (Antral.) От греч. antrum – *пещера*. Относящийся к пазухе (пещере). Например, антральный отдел желудка.

АНУС. От лат. anus (anulus) – *круг*, *кольцо*. Анатомический термин, обозначающий *задний проход* (выходное отверстие прямой кишки).

АПЛАСТИЧЕСКАЯ АНЕМИЯ. От греч. a – начальная часть слова со значением отрицания и plastos – *вылепленный*. Тотальное снижение содержания эритроцитов в крови, вследствие угнетения эритропоэза. Может быть наследственной (например, синдром Фанкони*, анемия Даймонда – Блекфена) и приобретённой. Апластическая анемия обычно сопровождается гранулоцитопенией и тромбоцитопенией, что связано с гипоплазией (гипопластическая анемия) или аплазией костного мозга.

*Наследственная (обычно встречается у членов одной семьи) идиопатическая рефрактерная (неподдающаяся лечению) анемия, характеризующаяся панцитопенией, гипоплазией костного мозга и врождёнными аномалиями. Описана швейцарским педиатром Фанкони Г. (Fanconi G., 1892–1973).

АПНОЭ. От греч. apnoia – *отсутствие дыхания*. Остановка дыхания в результате подавления активности дыхательного центра (например, вследствие выраженной гипокапнии) или закрытия верхних дыхательных путей при синдроме обструктивного апноэ сна (см. **Обструкция** и **Ронхопатия**).

АПОМОРФИН. Вещество, действующее на рвотный центр продолговатого мозга и вызывающее рвоту.

АПОПЛЕКСИЯ. От лат. apoplexia < греч. apoplesso – *поражаю ударом*. Апоплексический удар (stroke). Кровоизлияние в мозг или любой другой орган (развивается, как считается, на фоне гипертонии). Устаревшее название геморрагического инсульта.

АПОКРИНОВЫЙ. От греч. apokrino – *отделяю*. Например, *апокриновые* потовые железы, характерные для многих млекопитающих и расположенные у основания волосяных фолликулов (отделяют маслянистую жидкость, смачивающую волосы*). Значительно менее эффективные регуляторы температуры тела, чем мерокриновые железы, открывающиеся на поверхности кожи и выделяющие водянистый секрет (пот) (см. **Мерокринный**).

*Вспомните взмыленных лошадей на скачках.

АПОЭРИТЕИН. От греч. apo – *без*, erythros – *красный* и protein – *белок*. Белковый фактор слюны, оказывающий охранительное действие на витамин B_{12} и тождественный фактору Кастла («внутреннему фактору») желудочного сока (см. **Фактор Кастла**).

АППЕНДИКС. От лат. appendix – *придаток, прибавление*. Червеобразный отросток слепой кишки – орган, обогащенный лимфоидной тканью и считавшийся в течение долгого времени *рудиментом*. В настоящее время накапливаются данные, показывающие, что *аппендикс* – это «природный заповедник» или инкубатор полезных микроорганизмов, восстанавливающий нормальную микрофлору в случае её утраты в результате кишечной инфекции (например, холеры), а у современных людей в результате приёма антибиотиков.

АППОЗИЦИОННЫЙ РОСТ. От лат. appositio – *наложение*, *прибавление*. Рост тканей путём наложения новых слоёв, т.е. рост, противоположный росту в длину, а если рассматривать растения, то их апикальному росту. Хорошо известно, что у больных, страдавших кретинизмом, несмотря на их низкий рост, продолжался аппозиционный рост, в результате кретины выглядели грузными и рыхлыми* (см. **Кретинизм**). Аппозиционный рост характерен также для клеточной *срединной пластинки* с превращением её в *первичную оболочку*.

*В отличие от кретинов, при *нанизме* сохраняется изящество в фигуре (см. **Нанизм**).

АПРАКСИЯ. От греч. apraxia – *бездействие*. Моторная *апраксия* – нарушение способности к целенаправленным действиям (нарушение последовательности отдельных движений при выполнении сложных двигательных актов). Степень тяжести зависит от местоположения и размеров очага поражения головного мозга.

АРАХНОИДАЛЬНЫЙ. От греч. arachne* – *паук*, eidos – *сходство*. Относящийся к паутинной оболочке головного мозга.

*У древних греков Арахна – нимфа, прявшая из нитей, подобных туману, прозрачные, как воздух, ткани.

АРАХНОИДИТ. От греч. arachne – *паук*, eidos – *сходство* и суффикса «ит», указывающего на воспаление. Воспаление паутинной оболочки головного мозга.

АРЕОЛА. От лат. areola – *небольшая площадь*. Пигментированный или красноватый кружок вокруг грудного соска.

АРТЕРИИ. От греч. arteria – *дыхательное горло**, *артерия*. Кровеносные сосуды, отходящие у всех животных от желудочка (в случае трёхкамерного сердца) или желудочков сердца. В малом круге кровообращения они несут венозную кровь, а в большом круге – артериальную.

*Изначально древние греки думали, что артерии – это каналы для воздуха.

АРСЕНИКОЗ. От лат. arsenicum – *мышьяк*. Хроническое отравление мышьяком. Инвалидизирующее заболевание, тяжесть течения которого зависит от потребляемой дозы мышьяка (чаще с водой). На первом этапе проявляется *меланозом* и *кератозом*, на втором этапе развивается *лейкомеланоз* и *гиперкератоз* (ладони и ступни покрываются кровоточащими трещинами), на третьей

стадии возникают комбинированные опухолевые заболевания (см. **Кератоз**, **Лейкомеланоз** и **Гиперкератоз**).

АСБЕСТОЗ. Профессиональная патология, встречающаяся у людей, работающих с асбестом (или живущих близко от рудников и перерабатывающих асбест фабрик). Асбестоз часто обусловливает развитие бронхиального рака (бронхиальной карциномы) и очень редкой* опухоли *мезотелиомы*, требующей длительного периода индукции (до 40 лет) (см. **Инфламмосома** в разделе **«Клеточная биология»**).

*Потому редкой, что многие не доживают до клинического проявления болезни.

АСЕПТИЧЕСКИЙ. От греч. a – начальная часть слова со значением отрицания и sepsis – *гниение*. 1. Соответствующий требованиям *асептики* или относящийся к ней. 2. Обеззараженный с помощью методов асептики (кипячения, автоклавирования, обработки бактерицидными средствами и т.д.). 3. Не связанный с инфекцией, например, *асептический некроз* – некроз, возникающий без признаков инфекции (в частности, некроз костной ткани).

АСИММЕТРИЯ МОЗГА. От греч. asymmetria – *несоразмерность*. Различают функциональную и химическую асимметрию, характерную для разных полушарий мозга человека*. В процессе онтогенеза оба полушария развиваются неодинаково и различные области мозга растут неравномерно. У ребёнка вначале наиболее быстро растут затылочные области, а позднее – височные. Если по каким-то причинам страдает одно полушарие, то в другом сохраняются клетки, которые при формировании конечной структуры мозга должны были погибнуть. Так могут создаваться предпосылки для одаренности. Химическая асимметрия может проявляться через развитие патологических процессов в мозге. Выявлено, что при одностороннем инсульте в спинномозговой жидкости появляются пептиды, несущие информацию о месте поражения. Если ликвор от больного с правосторонним поражением мозга ввести экспериментальному животному, то у того разовьется поражение правой половины мозга.

*Асимметрия мозга у дельфинов выражена ещё сильнее. Собственно обе половины мозга у них функционируют почти самостоятельно (можно сказать, что у дельфинов два отдельных мозга), вследствие чего дельфины никогда не спят (или спят не больше 15 минут в сутки), поскольку обе половины мозга «отдыхают» попеременно. В их мозгу есть группы клеток, посылающие в другую половину мозга сигналы, означающие, что пора «включиться». У человека эти клетки выступают в роли своеобразного фильтра, отсекающего повторяющуюся и потерявшую актуальность информацию. Мозгом, подобным дельфиньему, обладает американец Ким Пит (журналисты прозвали его «Кимпьютером»). Ким Пит, у которого с помощью методов томографии обнаружили отсутствие межполушарной комиссуры («мозолистого тела» – *corpus callosum*), прославился феноменальной памятью и неординарными вычислительными способностями при выраженной социальной дезадаптации.

АСПИРАЦИЯ. От лат. aspiratio – *вдыхание*. 1. Отсасывание жидкостей из ран. 2. Попадание инородных предметов в дыхательное горло. 3. Процесс посмертного инфицирования лёгких.

АСТМА. От греч. asthma (asthmatis) – *затрудненное дыхание*, *стеснение в груди*, *одышка*. Классическое *атопическое* заболевание, этиология и патогенез которого связаны с нарушениями активности иммунной системы (наследственной предрасположенность к аллергии*) и опираются на так называемую «гигиеническую гипотезу», согласно которой улучшение санитарных условий жизни людей резко ухудшило картину заболеваемости астмой во всём мире. Приступ астмы возникает из-за непроходимости дыхательных путей в результате их отёка под действием гистамина, продукция которого активируется иммуноглобулинами Е. Их синтез, в свою очередь, опосредуется сенсибилизирующими иммунную систему аллергенами. Эти аллергены у разных людей могут быть различными, от апельсинов и шерсти животных до экскрементов пылевых клещей, но все они усиливают продукцию IgE** (см. **Бронходилятация**, а также **Иммуноглобулины** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

*Статистические данные показывают, что астма является семейным заболеванием, связанным, по-видимому, с определёнными мутациями в группе из 15 генов***. Причём в отношении этих мутаций нельзя сказать, где норма, а где патология, поскольку всё зависит от среды обитания человека. Гены-кандидаты расположены на хромосоме 5 (8 генов), по два гена на хромосомах 6 и 12 и по одному – на хромосомах 11, 13 и 14. Выявлено, что гепатит А играет роль сдерживающего фактора в развитии астмы, поскольку аллергия встречается гораздо реже у тех, кто перенёс заболевание. Оказалось, что ген-кандидат TIM-1, ответственный за предрасположенность к астме, кодирует белок-рецептор, обеспечивающий также проникновение вируса гепатита А в клетку.

**Синтез IgE контролируют два гена, расположенные на хромосоме I.

***Речь идёт только о европейцах, поскольку у негров и латиноамериканцев эти гены, скорее всего, могут быть другими.

АСЦИТ. От греч. ascs – «*мех*», *бурдюк*, *сумка* (аска). Скопление жидкости в брюшной полости, например, при терминальных стадиях цирроза печени или асцитных опухолях, представляющих собой суспензии опухолевых клеток в выпоте. В экспериментальной практике широко используют-

ся асцитная карцинома Эрлиха и асцитная опухоль JB-1, состоящая из патологически изменённых плазматических клеток.

АТАКСИЯ. От греч. ataxia – *беспорядок*. Расстройство координации движений, вызванное поражениями в ЦНС (неспособность к координации мышц при произвольных двигательных актах).

АТАКСИЯ ФРИДЕРАЙХА*. От греч. ataxia – *беспорядок*. Наследственная спинальная атаксия, встречающаяся у детей, вызванная склерозом задних и боковых столбов спинного мозга, протекающая с деформацией скелета и атаксией нижних конечностей.

*По имени немецкого врача Friedreich N.

АТАРАКСИЯ*. От греч. ataraxia – *невозмутимость***. Отрешённость от окружающего мира, состояние, способствующее сну и позволяющее при анестезии уменьшать дозу общих анестетиков.

*Термин, введённый в физиологическую науку французским учёным Анри Лабори (Henri Laborin, 1952, 1955).

**В древнегреческой этике состояние душевного спокойствия.

АТЕЛЕКТАЗ. От греч. ateles – *неполный* и ektasis – *растяжение*. Неспособность лёгких расправляться при первом вдохе (крике) у новорождённых или спадение лёгких у взрослых. Обусловлен отсутствием на внутренней поверхности легочных альвеол сурфактана (сурфактанта) альфалецитина (см. **Сурфактаны** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

АТЕРОМА. От греч. athera – *кашица* и oma – *опухоль*. 1. Отложения липидов в виде бляшек на внутренней оболочке артерий, характерные для атеросклероза. 2. Доброкачественная опухоль, образующаяся при закупорке сальной железы (киста сальной железы).

АТЕРОМАТОЗ. От греч. athera – *кашица*, oma – *опухоль* и -osis – *состояние*. 1. Состояние сосудов, поражённых атеромой. 2. Стадия развития атероматозной бляшки, характеризующаяся появлением в ней детрита.

Интересно отметить, что у людей, перенесших блокаду Ленинграда, не было атероматоза и вызванных им инфарктов миокарда.

АТЕРОСКЛЕРОЗ. От греч. athera – *кашица* и skleros – *твёрдый*, sklerosis – *затвёрдевание*, *уплотнение*. Хронический воспалительный процесс, приводящий к образованию атеросклеротических бляшек, суживающих (стенозирующих) просвет кровеносных сосудов, что, в свою очередь, приводит к возникновению ишемии. На ранних стадиях атеросклероза в эндотелии резко активируется неспецифический эндоцитоз липопротеинов низкой плотности (ЛПНП), которые попадают в *эндосомы* и *кавеолы* клеток эндотелия (см. **Кавеоллы** и **Эндосомы** в разделе «**Клеточная биология**»). Поэтому виновниками атеросклероза во многих случаях (но не всегда!) считаются ЛПНП, а также ряд других факторов, запускающих процесс воспаления, которые получили название *факторов риска**. Процесс начинается с присоединения к специальному рецептору одной из эндотелиальных клеток вещества, изменяющего конформацию рецептора. Это служит сигналом для *оксиданта* (см. **Оксиданты** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**), каким-то образом включающего ген, кодирующий белок клеточной адгезии VCAM-1 (vascular cellular adhesium molecul-1). Через этот белок к поверхности эндотелиальной клетки присоединяются лейкоциты (моноциты и лимфоциты), запускающие хронический воспалительный процесс, что и приводит к патологическим изменениям в клетках эндотелия.

*С клинической точки зрения факторами риска являются: нарушение жирового и углеводного обмена, избыточный вес, повышенное артериальное давление, хронический стресс, курение и злоупотребление алкоголем, пристрастие к жирной пище (весьма спорный момент!) и малоподвижный образ жизни. Интересно отметить, что у блокадников Ленинграда и людей, переживших голод, не наблюдался атеросклероз сосудов.

В настоящее время существует два главных подхода к лечению ишемической болезни сердца (ИБС): 1) использование *статинов*, снижающих уровень «плохого холестерина» (ЛПНП); 2) применение антиоксидантов, останавливающих воспалительный процесс (см. **Антиоксиданты**).

АТОПИЯ. От греч. atopia – буквально: *странность*, *чуждость*, где a – начальная часть слова со значением отрицания и topos – *место*. Необычная аллергическая реакция на пищевые продукты, пыльцу растений и яды насекомых, с семейной предрасположенностью, опосредованная антителами IgE класса. Например, *атопический дерматит* (см. **Астма**).

АТРИАЛЬНЫЙ. От лат. atrial – *предсердный*. Относящийся к предсердию.

АТРИОВЕНТРИКУЛЯРНЫЙ УЗЕЛ (АВ-узел). От лат. atrial – *предсердный* и ventricula – *желудочек*. Часть проводящей системы сердца, по которой возбуждение может проходить от предсердий к желудочкам. АВ-узел – пейсмекер второго порядка с частотой ритма 40–60 ударов/мин.

АУТИЗМ*. От греч. autos – *сам*. Одна из форм нарушения психического развития у детей. Правильнее сказать, что аутизм – это целый спектр расстройств, проявляющихся как синдром дефицита социальных навыков и активной отстранённости (изоляции) от внешнего мира, заключающийся в неспособности к сопереживанию. Заболевание сопровождается также стремлением совершать повторяющиеся действия. Детей аутистов образно называют «дети, поцелованные снежной королевой». Обнаружено, что для аутизма характерна дисфункция системы «зеркальных» нейронов и повышенный уровень синтеза белков в

головном мозге. С аутизмом ассоциированы мутации в гене, кодирующем фактор инициации трансляции eIF4E, и приводящие к повышенной концентрации этого регуляторного белка. Как следствие возрастает и общий уровень белкового синтеза в клетках головного мозга. Считается, что вклад наследственности в патогенез заболевания составляет не менее 90 %. В то же время есть данные, показывающие, что вспышки аутизма следуют за кампаниями по иммунизации детей от паротита и краснухи. Интересно отметить, что повышению активности «зеркальных» нейронов и, соответственно, эмоциональной близости при аутизме, способствует галлюциноген *метилендиоксиметамфетамин* (МДМА), известный также под названием *экстази* (см. **«Зеркальные» нейроны** в разделе **«Клеточная биология»**). Обнаружено, что у 30 % людей, имеющих в 22 хромосоме делетированный участок, длинной 3 млн пар нуклеотидов, развиваются аутизм или шизофрения. У больных аутизмом также обнаружены мутации, затрагивающие гены, отвечающие за передачу сигналов в синапсах. К сожалению, аутизм пока не поддаётся никакому лечению.

*Синдром впервые независимо был описан в 1940 г. двумя психиатрами – американцем Лео Кэннером (Leo Kanner) и австрийцем Хансом Аспергером (Hans Asperger), которые и дали, как будто сговорившись, это очень точное название, поскольку основным признаком аутизма является отсутствие у человека социальных взаимодействий, его отстранённость от окружения. Классическим примером человека, страдающего аутизмом, является герой Дастина Хоффмана из фильма Барри Левинсона «Человек дождя». Его же можно назвать *гениотом* – гениальным идиотом.

АУРИКУЛЯРНЫЙ. От лат. auricula – *ушная раковина* (ухо). Ушной, относящийся к уху.

АУТОИММУННЫЕ ЗАБОЛЕВАНИЯ. Заболевания, связанные с гибелью клеток и тканей под действием собственной иммунной системы. Представляют собой одну из главных медицинских проблем современности. В настоящее время известно более 80 различных аутоиммунных заболеваний, многие из которых не только приводят к инвалидизации, но и к смертельному исходу. Чаще всего они развиваются в детском и молодом возрасте. В основе этих патологий лежит неадекватная иммунологическая реакция организма с образованием так называемых *аутоантител*, направленных против цитоплазматических или мембранных антигенов собственных клеток, например, против β-клеток островков Лангерганса при юношеском диабете*. Возможно также развитие Т-клеточной иммунной реакции против собственных тканей (атака Т-клеток, *примированных* к собственным антигенам) (см. **Примирование** и **Молекулярная мимикрия**). В число аутоиммунных заболеваний входят диабет первого типа, ревматоидный артрит, рассеянный склероз, псориаз, целиакия, астма и ряд других хронических заболеваний.

*Считается, что эволюция *человека современного типа*, начавшаяся в процессе последней миграции из Африки примерно 100 тыс. лет назад, была связана, в том числе, и с интенсивной адаптацией иммунной системы к различным патогенам, главным образом, новым гельминтам. Именно новое патогенное окружение способствовало формированию очень агрессивной иммунной системы, защищавшей наших предков от этих патогенов. Когда же цивилизационные достижения привели к элиминации гельминтов, сверхактивная иммунная система начала атаковать сам организм. Эти представления созвучны гипотезе «избыточной гигиены» (см. **«Гигиеническая гипотеза»**).

АУТОТРАНСПЛАНТАЦИЯ. От греч. autos – *сам*. Пересадка ткани с одного участка на другой у одного и того же организма, например, пересадка кожи.

«АУЭРБАХОВО СПЛЕТЕНИЕ». Скопление нервных клеток (ганглионарные скопления), тела которых расположены в мышечном слое желудочно-кишечного тракта. Входит в состав *энтеральной нервной системы*, регулирующей различные эффекторные системы. Функция – координация сокращений различных групп мышечных волокон, например, стенки желудка или кишечника (см. **Мейснерово сплетение**).

АФАЗИЯ. От греч. a – начальная часть слова со значением отрицания и phasis – *высказывание*. Нарушение речи, вызванное поражением речевых зон мозга (центров речи).

АФАКИЯ. От греч. a – начальная часть слова со значением отрицания и phakos – *чечевичка*. Отсутствие хрусталика в глазу.

АФТЫ. От греч. aphthai – высыпания. Поверхностные изъязвления (округлые язвочки) слизистых оболочек (например, рта, влагалища).

АФФЕРЕНТНЫЙ. От лат. afferens – *приносящий*. Двигающийся в направлении центра какой-либо системы. Так, афферентные пути проходят в задних и боковых столбах спинного мозга. Соответственно, *афферентные волокна* – волокна, проводящие импульсы от периферии к центральной нервной системе. Синонимы: *центростремительный*, *приносящий* (о нервах, сосудах).

АХАЛАЗИЯ. От греч. a – начальная часть слова со значением отрицания и chalasis – *ослабление* (англ. slackening). Нарушение расслабления мышечных сфинктеров (см. **Мегаэзофагус**).

АХИЛИЯ. От греч. a – начальная часть слова со значением отрицания и chilia – *сок*. Отсутствие желудочного сока или других пищеварительных секретов.

АХОЛИЯ. От греч. a – начальная часть слова со значением отрицания и cholë – *желчь*. Прекращение поступления желчи в двенадцатипёрстную кишку.

АЦИДОЗ. От лат. acidus – *кислота* и -osis – *состояние*, *положение*. Состояние, характеризующееся абсолютным или относительным снижением количества щелочей в жидкостях тела (крови, лимфе, тканевой жидкости). Закисание жидкостей тела. Например, ацидоз при диабетической декомпенсации и кетозе, метаболический ацидоз, респираторный ацидоз. Наиболее эффективным методом терапии диабетического ацидоза при коме и предкоматозных состояниях (для восстановления клеточного метаболизма) является капельное введение (инфузия) гипертонического раствора глюкозы (10 %) в сочетании с инсулином быстрого действия и хлоридом калия (0,12 г / 100 мл раствора). Этот метод эффективен также и при шоковых состояниях в кардиологической практике.

АЦИНОЗНЫЙ. От лат. acinous (acinose) – *гроздевидный*, т.е. напоминающий по форме гроздь винограда. Относится к структуре эндокринных желёз.

АЦИНУС. От лат. acinus (acinum) – *ягода*, *гроздь* (англ. grape, berry – *виноград*, *ягода*). Обычно *ацинус* – это концевой отдел экзокринных желёз (*аденомер*) или морфофункциональная единица лёгких в форме пузырька (легочные ацинусы), представленные терминальной бронхиолой и альвеолами с альвеолярными ходами. Ацинус паренхимы печени состоит из сегментов нескольких долек. Синоним – *портальная долька* (классическая долька печени) – участок паренхимы, из которого кровь вливается в центральную вену.

АЭРОБИОЗ. От греч. аёr – *воздух* и bios – *жизнь*. Существование организма в присутствии свободного кислорода.

БАЗАЛЬНЫЙ. От греч. basis – *основание, фундамент*. Буквально: *основной*, *основный* (нижний) (англ. basic). 1. В анатомии – расположенный у основания пирамидообразного органа. 2. В физиологии – термин, обозначающий минимально возможный уровень (активности, секреции, концентрации). Например, *базальный* уровень секреции эндокринных желёз, *базальный* уровень инсулина (в отличие от *прандиального* уровня) (см. **Прандиальный**).

БАЗАЛЬНЫЕ ЯДРА. От греч. basis – *основание, фундамент*. Глубинные структуры мозга, представляющие собой скопления нейронов, контролирующих желания (даже запретные, тайные), эмоциональные и двигательные реакции. Наряду с миндалевидным телом (миндалиной) базальные ядра в буквальном смысле «руководят» нашим поведением (особенно стереотипным*) и психофизическими реакциями (страстями), возникающими при стрессе.

*Показано, что выработка у сотрудников спецслужб автоматических реакций, направленных на выживание в чрезвычайных ситуациях, связана с активностью базальных ядер.

БАЗЕДОВА БОЛЕЗНЬ. Аутоиммунное, генетически обусловленное заболевание, основными клиническими признаками которого являются: увеличение щитовидной железы (*базедовический зоб*), сопровождающееся гиперпродукцией тиреоидных гормонов (*гипертиреоз*), пучеглазие (*экзофтальм*), тахикардия, повышенная температура тела, крайняя раздражительность и исхудание на фоне повышенного потребления пищи. Заболевание было описано в 1840 г. немецким врачом Карлом Базедовым (1799–1854 гг.). Увеличение содержания тиреоидных гормонов может достигать концентраций, вызывающих токсические эффекты. Отсюда болезнь называют также *тиреотоксикозом*. Генетический дефект при этом заболевании обусловливает дефицит клеток Т-супрессоров. Тиреоидстимулирующие антитела (АТ), воздействуя на ТТГ-рецепторы* клеток щитовидной железы, вызывают гиперпродукцию тиреоидных гормонов и рост (гиперплазию) железистой ткани в виде диффузного зоба (*струмы*) или в виде автономных «горячих» узлов (узловой зоб). Синонимы: *Болезнь Грейвса*, *тиреотоксикоз*, *гипертиреоз*, *диффузный токсический зоб*.

*Рецепторы, связывающие тиреотропный гормон.

БАЗИЛЯРНЫЙ. От греч. basis – *основание*. В анатомии – относящийся к основанию пирамидальной или расширяющейся структуры.

БАЗОФИЛЫ (базофильные лейкоциты). От греч. basis – *основание* и phileo – *люблю*. Полиморфноядерные лейкоциты, в цитоплазме которых обильно присутствуют метахроматические гранулы*, окрашивающиеся основными красителями. Обладают незначительной способностью к фагоцитозу. Синонимы: *базофильные гранулоциты*, *тучные лейкоциты*.

*Содержат гистамин, высвобождающийся при аллергических реакциях (например, в случае полиноза – сенной лихорадки), и гепарин, который служит активатором сывороточного липазного комплекса (*просветляющего фактора*).

БАРОРЕЦЕПТОРЫ. От греч. baros – *тяжесть* и «рецепторы». Рецепторы сосудов, воспринимающие давление крови на сосудистую стенку.

БАРОТРАВМА. От греч. baros – *тяжесть* и «травма». Повреждение внутренних органов, возникающее при резком перепаде атмосферного давления.

БАРТОЛИНИЕВЫ (бартолиновые) ЖЕЛЕЗЫ. Крупные (около 1,5–2 см) парные слизистые железы преддверия влагалища у женщин (расположены в толще больших половых губ), ответственные за увлажнение (любрикацию) входа во влагалище во время полового акта*.

*Впервые описаны в 1698 г. английским врачом Купером и ошибочно названы в честь анатома К. Бартолина, представителя известной врачебной династии XVI–XVIII вв.

БДЕЛЛОТЕРАПИЯ. От греч. bdella (лат. hirudo) – *пиявка*. Медицинский термин, обозначающий способ лечения ряда заболеваний с помощью медицинских пиявок (англ. leech, blood-sucking worm) – кровососущих водяных кольчатых червей рода *Hirudo*. Синоним – *гирудотерапия*.

БИГЕМИНИЯ. От лат. bis (bi) – *дважды* и geminus – *двойной*, *парный*. Аритмия, при которой наблюдается сдвоенный пульс, т.е. экстрасистолы следует через каждую нормальную систолу. Синонимы: *парные удары*, *парный пульс*.

БИЛИВЕРДИН. От лат. bilis – *желчь* и фр. vert (итал. verde)* – *зелёный*. Желчный пигмент жёлто-зелёного цвета – продукт окисления билирубина.

*Вспомните фамилию итальянского композитора Джузеппе Верди (Verdi, 1814–1901) и лекарственный препарат «Тантум Верде».

БИЛИРУБИН. От лат. bilis – *желчь* и ruber – *красный*. Желчный пигмент – продукт распада гемоглобина (из 1 г. гемоглобина в печени образуется 40 мг билирубина, мол. масса 500 Da). Из желчных пигментов в человеческой желчи преимущественно присутствует билирубин. Желчные пигменты образуются в клетках ретикуло-эндотелиальной системы костного мозга, селезёнки, лимфатических узлов и печени. В плазме крови билирубин связывается альбумином (до 50 молекул билирубина на одну молекулу альбумина).

БИЛИТРАСТ. От лат. bilis – *желчь* и сокращённого итал. contrasto – *находиться в резкой противоположности*. Контрастное вещество, не пропускающее рентгеновские лучи и выделяющееся из организма с желчью. Вводят в кровь для исследования желчной секреции (вызывает затемнение в области желчных путей и желчного пузыря). Подобными свойствами обладает и другой диагностический препарат – *билигност* (от греч. gnosis – *знание*).

БИНАУРАЛЬНЫЙ ЭФФЕКТ. От лат. bini – *по два* и auris – *ухо* (дословно «двуухость»).Способность животных и человека с нормальным слухом определять направление источника звука даже с закрытыми глазами. Механизм этого явления следующий. Во-первых, спиральные складки наружного уха по-разному резонируют в зависимости от угла падения звуковой волны. И, во-вторых, когда источник звука находится не точно спереди, сзади, сверху или снизу, звук, имея определённую скорость распространения, достигает ушей с разницей во времени. Эту разницу и улавливает мозг. Кроме того, мозг способен различать тихие звуки на фоне громкого шума (так называемый *эффект вечеринки*). Эта способность концентрироваться на конкретном звуке и обусловливает во многом бинауральность слуха. Определив положение источника звука, мозг фокусируется на нём, отфильтровывая ненужные шумы (пространственная избирательность).

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ЕДИНИЦА. Количество препарата, например гормона, которое необходимо ввести в организм, чтобы получить специфический физиологический эффект.

БИОСОВМЕСТИМОСТЬ. Интегральная характеристика трансплантируемых объектов (клеток, тканей, органов или искусственных материалов), позволяющая им приживаться в организме реципиента.

БЛОКИРУЮЩИЕ АНТИТЕЛА. Второе название (синоним) *неполных антител* (см. **Полные антитела**), обусловленное тем, что антигены, соединённые со специфическими участками связывания неполных антител, уже не могут реагировать с полными антителами.

БОАСА – ЭВАЛЬДА ЗАВТРАК. Пробный завтрак, состоящий из 50 граммов белого хлеба и стакана тёплой воды, после которого производят исследование желудочного сока.

БОЛЕЗНИ ОБРАЗА ЖИЗНИ (lifestyle diseases). К ним относят ожирение, диабет второго типа, атеросклероз, гипертонию, сердечно-сосудистые заболевания, а также их последствия – инфаркты и инсульты, многие расстройства гормональной и иммунной систем, болезни ЖКТ, остеопороз, депрессии, СХУ и фобии. Согласно современным представлениям такие факторы внешней среды, как физическая активность, характер и режим питания, вредные привычки и уровень стрессов, загрязнение окружающей среды влияют на характер экспрессии генов, что отражается на состоянии здоровья людей. Частота тех или иных заболеваний (их эпидемиологическая картина), например рака различна в разных странах, причём миграция населения меняет эту картину, мигранты начинают болеть теми болезнями, которые характерны для коренного населения. *Наши болезни – это достижения нашего образа жизни. Все болезни имеют свой материальный субстрат.*

БОЛЕЗНЬ. Согласно одному из законов Мэрфи (Murphy-law), всё, что может испортиться, портится. Человеческий организм как очень сложная система не исключение. Описано более 30 000 различных заболеваний, в том числе более 3 000 с генетической составляющей. Болезни всегда возникают на фоне определённой генетической конституции, предопределяющей развитие болезни, её протекание и излечение (или невозможность излечения). Другими словами, возникновение болезни и характер её течения зависят от генетического полиморфизма. Эволюционный процесс всегда направлен на выработку удивительных по своей сложности адаптаций, но он оказался бессильным перед многими болезнями, что заставляет думать об определённом биологическом смысле болезней. В буквальном смысле *эволюция заставляет нас болеть*. Интересно то, что мы расплачиваемся многими болезнями за определённые эволюционные достижения: за многоклеточность – раком, за прямохождение – болезнями позвоночника и суставов, за развитие мозга – атеросклерозом и сосудистыми патологиями, а некоторые болезни,

например паховые грыжи, – результат унаследованного от далёких предков алгоритма эмбрионального развития хордовых. На современном этапе технологической эволюции человек платит за комфорт, за обилие еды, за свои пагубные пристрастия и привычки*. Существует непреложная закономерность – чем сильнее депрессивное состояние психики человека и его неудовлетворенность жизнью, тем выше вероятность возникновения какого-либо соматического заболевания. Во многих случаях триггерным (пусковым) механизмом является длительный или очень сильный стресс. Такой стресс образно можно рассматривать как «*выключатель жизни*». К сожалению, большинство заболеваний внутренних органов, в том числе неизлечимых, возникают исподволь, не вызывая первоначально каких-либо симптомов и боли. Как писал в 1949 г. известный французский хирург Рене Лериш (R. Leriche, 1879–1955): «*Болезнь – это драма в двух актах, из которых первый разыгрывается в наших тканях при потушенных огнях, в глубокой темноте, даже без намёка на болевое ощущение. И лишь во втором акте начинают зажигаться свечи – предвестники пожара, потушить который в одних случаях трудно, а в других невозможно…*». Многие инфекционные заболевания (в первую очередь вирусные) – это результат действия эволюционного процесса. Вирусы и другие микроорганизмы, спасаясь от реакций иммунной системы, очень быстро изменяются, и наша система защиты не успевает приспосабливаться к этим переменам (красноречивый пример – грипп), хотя гены, ответственные за иммунные реакции, самые быстро эволюционирующие в геноме человека гены. Хорошо известно, что любой агент, требующий адаптации, вызывает стресс. А поскольку любые болезни влекут за собой те или иные адаптивные реакции, то и любая болезнь связана с некоторыми проявлениями стресса. Отсюда следует, что болезнь может вызвать стресс и стресс может вызвать болезнь. Однако болезнь более широкое биологическое понятие, включающее как неспецифические, так и специфические проявления, а стресс отражает только общие неспецифические проявления болезни. Эти неспецифические клинические проявления состояния «напряжения» Ганс Селье назвал *общим адаптационным синдромом* (ОАС). При любом заболевании ОАС накладывает свой отпечаток на клинические проявления болезни, а в некоторых случаях на действие самого патогенного фактора, а вызванная им неадекватная реакция организма и составляет сущность патологического процесса (так называемые *болезни адаптации*) (см. **Стресс**). Синоним – *патология*.

*Как говорил образно Луи Пастер, имея в виду инфекционные заболевания, «90 % болезней мы выпиваем с водой». В настоящее время можно добавить, что современные люди заболевают также и от «хорошего аппетита».

Физиолог Леон Абгарович Орбели (1882–1958) считал, что болезни нельзя полностью смоделировать экспериментально, но сами они представляют удобные модели для изучения не только патологических состояний, но и нормальных физиологических механизмов. По Н.В. Бехтеревой мозг, адаптируясь к болезни, затем препятствует её излечению. В результате возникает матрица болезни, которую можно разрушить только через дезадаптацию.

БОЛЕЗНЬ АДДИСОНА. Патологическое состояние, обусловленное низким уровнем глюкокортикоидов, синтезирующихся в коре надпочечников. Сопровождается усиленной пигментацией кожи, связанной с повышенной активностью меланоцит-стимулирующего гормона (МСГ). Синоним – «*бронзовая болезнь*». Заболеванием страдал 35-й президент США Джон Фицджеральд Кеннеди, который был всегда покрыт бронзовым загаром, скрывавшим пигментные пятна.

БОЛЕЗНЬ АЛЬЦГЕЙМЕРА (Альцхаймера)*. Наиболее распространённая форма нейродегенеративной патологии позднего возраста (страдает каждый третий человек, доживший до 85 лет), при которой поражаются, главным образом, *холинэргические нейроны* коры головного мозга и гиппокампа (образования, ответственного за формирование механизмов памяти). При этом после постановки диагноза через 1–3 года головной мозг буквально «усыхает» (появляются пустоты и увеличиваются объёмы желудочков) за счёт отмирания нейронов коры и гиппокампа. Прогнозируется, что к 2050 г. болезнь может поразить до 100 млн человек в мире (в 2012 г. было зарегистрировано около 30 млн больных). Заболевание обычно выявляется в возрасте 60–70 лет, поэтому его ещё называют *сенильным*** слабоумием (или старческой *деменцией*), проявляется потерей памяти, когнитивных функций и деградацией личности, хотя ряд органических изменений мозга начинается за 5–20 лет до проявления явных клинических симптомов. Накапливается всё больше данных, говорящих о том, что болезнь Альцгеймера возникает и развивается подобно прионным нейродегенеративным заболеваниям, т.е. запускается патогенными формами нормальных клеточных белков, которые слипаются в нерастворимые агрегаты (см. **Прионы** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

Согласно амилоидной гипотезе механизм развития болезни связан с формированием в ткани мозга на поверхности нейронов сгустков *аберрантных* белков – амилоидных бляшек, состоящих из бета-амилоидных пептидов (А-бета (Аβ) – фрагментов *амилоидного белка-предшественника* – АРР)***, нарушающих межнейронные связи и приводящих к образованию внутриклеточных нерастворимых белковых агрегатов (клубков), состоящих из *тау*-белка. Эти амилоидные бляшки и тау-агрегаты запускают процесс дегенерации нейронов через

механизм апоптоза. В экспериментах на трансгенных мышах, вырабатывающих аномальный человеческий тау-белок в нейронах так называемой *энториальной коры* (нижней части гиппокампа), показано, что белок со временем начинает распространяться за пределы энториальной коры в другие отделы мозга. Именно в энториальной коре начинается процесс отмирания нейронов при болезни Альцгеймера, и он подобен распространению цепной реакции. Уже идентифицированы гены GLIS3, TREM1,2 и TREM2, связанные с высоким уровнем тау-белка в спинномозговой жидкости, который освобождается при разрушении клеток. Эти гены влияют не только на уровень тау-белка, но и повышают риск развития болезни.

Заболевание также сопряжено с повреждениями сосудов головного мозга и часто заканчивается геморрагическими инсультами. Давно известно, что у больных чаще встречается гомозиготность по аллели APOE-4**** гена, кодирующего *аполипопротеин-Е* (транспортёр холестерина) и, по-видимому, являющегося важнейшим фактором риска заболевания. Существуют данные, говорящие о том, что полиморфизм гена APOE4 определяет характер течения болезни Альцгеймера. Аполипопротеиды Е помогают кластеризации молекул А-бета. Кроме того, связываясь с некоторыми внутриклеточными белками, они вызывают их агрегацию и формирование внутриклеточных фибриллярных пучков. Наконец, связываясь с внеклеточным β-амилоидом, они способствуют увеличению плотности амилоидных бляшек и тем самым ускоряют процесс нейродегенерации. Выявлено также, что длительное воспаление и микротравмы мозга могут приводить к нейродегенеративной патологии (отмечена высокая частота заболевания среди боксёров и футболистов). Кроме того, обнаружено, что у больных с синдромом Альцгеймера в клетках головного мозга подавлена активность некоторых генов в результате снижения уровня ацетилирования гистонов, локализованных в этих участках хроматина. Отсюда был сделан вывод, что лекарства, созданные на основе ингибиторов *гистоновой деацетилазы*, могут оказаться перспективными терапевтическими средствами в лечении возрастных нейродегенеративных расстройств. Обнаружено также, что за несколько лет до проявления клинических симптомов болезни в ткани мозга увеличивается содержание фосфорилированного *тау-белка* – другого ключевого маркёра многих нейродегенеративных заболеваний. В результате тау-белок образует тау-нити, сворачивающиеся в клубочки, блокирующие аксональный и дендритный внутриклеточный транспорт, что и выводит нейроны из строя (см. **Бета-амилоид**, **Тау-белки (τ-белки)**, **Пресенилины** и **Секретазы** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**). Наконец, обнаружена и редкая наследственная форма заболевания, встречающаяся в Колумбии (город Медельина), связанная с мутацией (получившей имя *paisa* от названия жителей этого региона), обусловливающей раннее развитие болезни (в возрасте от 30 до 40 лет).

Появились также данные, указывающие на то, что гены, отвечающие за возникновение болезни Альцгеймера, необходимы в эмбриональный период развития и в раннем детстве, когда происходит формирование мозга, которое обычно заканчивается в 6 лет. Отсюда гены, выгодные в раннем возрасте, могут стать разрушительными в более зрелые годы жизни. Компанией «Genentech» (Сан-Франциско, США) уже получен препарат «crenezumab», представляющий собой антитела, способные связываться с бета-амилоидным белком и препятствовать образованию его агрегатов.*****

В настоящее время уже ясно, что когда мозг интеллектуально загружен, вероятность развития болезни снижается. Установлено, что гены, ответственные за снижение концентрации амилоидных пептидов и защиту нервных клеток, у «интеллектуально» и физически активных мышей работают с большей отдачей. Этот эффект следует считать не терапевтическим, а профилактическим.

*Болезнь была названа немецким психиатром Эмилем Крепелином (Emil Kraepelin, 1856–1926) в честь немецкого невропатолога Алоиса Альцхаймера (Alois Alzheimer, 1864–1915), впервые описавшего в 1906 г. *белковые бляшки*, находящиеся в ткани мозга вне нейронов, и клубочки, локализованные в теле нейронов, которые характерны для заболевания. В США часто используют синоним – болезнь Рейгана (по имени президента Рональда Рейгана, страдавшего этим заболеванием).

**От лат. senilis – *старческий*. Вспомните имя древнегреческого философа Сенеки, которое означает «Старик». В развитых странах частота заболевания достигает 30 % среди людей старше 70 лет, но в последнее время наблюдается тенденция к омоложению заболевания и первые симптомы могут проявиться уже в 40 лет. Считается, что на проявление болезни влияют не только генетические факторы, но и окружающая среда.

***Трансмембранный белок APP – *amyloid-beta precursor protein*. В норме он подвергается расщеплению при участии протеаз-секретаз с образованием пептидов А-бета (амилоидных пептидов, которые образно называют «производителями» бляшек). В свою очередь, разрушением этих пептидов ведает фермент *неприлизин*.

****Давно известно, что от болезни также защищает аллель APOE2 (см. **Липопротеиды** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

*****Израильскими учёными из Тель-Авивского университета разработана вакцина, активирующая макрофаги и клетки иммунной системы против скоплений амилоидных белков в ткани головного мозга у мышей с имитацией болезни Альцгеймера. Недавно было обнаружено, что компо-

нент оливкового масла *олеокантал*, вызывающий неприятное жжение в горле, увеличивает в мозге содержание белка, выводящего бета-амилоид, а также содержание фермента, разрушающего бета-амилоидный белок.

БОЛЕЗНЬ БЕХТЕРЕВА*. Проявляется воспалением и деформацией позвоночника. Болезнь ассоциирована с антигеном, кодируемым локусом B27** системы HLA (см. **Главный комплекс гистосовместимости человека**). Синоним – *анкилозирующий спондилит*.

*Владимир Михайлович Бехтерев (1857–1927) – выдающийся русский невропатолог, психиатр и психолог, поставивший Сталину диагноз паранойя, за что, скорее всего, и поплатился жизнью. Предпринял попытку создания широкого учения о личности, которое могло лечь в основу правильного воспитания человека и преодоления аномалий в поведении людей.

**Более чем у 90 % людей, страдающих этим заболеванием, присутствует антиген B27, в то время как в целом в популяции он встречается лишь у 5 % людей. Поэтому антиген B27 может в некоторых случаях рассматриваться как диагностический маркёр анкилозирующего спондилита.

БОЛЕЗНЬ ВИЛЬСОНА. Редкое заболевание человека, характеризующееся отложениями меди в различных органах и тканях (головном мозге, печени, сетчатке глаза). Приводит к дисфункциям нервной системы и циррозу печени.

БОЛЕЗНЬ ГЕРСТМАННА – РОЙССЛЕРА – ШЕЙНКЕРА. Наследуемое хроническое заболевание нервной системы, проявляющееся в преклонном возрасте и приводящее к летальному исходу. Относится к так называемым *прионовым заболеваниям*. Вызывается мутацией в *прионовом* гене PRP, приводящей к замене пролина на лейцин в 102-ом положении.

БОЛЕЗНЬ ГИРКЕ. Морфологически заболевание характеризуется накоплением в печени избыточного количества гликогена. Печёночные клетки буквально «нафарширована» гликогеном так, что деформируются и цитоплазма обнаруживается только на периферии под плазматической мембраной. Масса гликогена может достигать 15 % массы печени. Причиной заболевания является недостаточность глюкозо-6-фосфатазы. Как вторичное следствие для болезни характерны также избыточное накопление пуринов и гиперурикемия*.

*При недостаточности Г-6-Ф-азы возникает хронический молочнокислый ацидоз, приводящий к увеличению порога секреции уратов почками и их отложению в тканях.

БОЛЕЗНЬ ГОШЕ. Редкое заболевание человека, обусловленное дефицитом фермента *глюкоцереброзидазы* в лизосомах, приводящим к отложению сфинголипидов в различных органах, особенно в костном мозге, селезёнке, печени и лёгких (*лизомная болезнь накопления*). Клинически проявляется увеличением печени, селёзенки, снижением уровня тромбоцитов и аномалиями скелета. Во всём мире этим недугом поражены примерно 10 000 человек.

БОЛЕЗНЬ КРЕЙТЦФЕЛЬДТА – ЯКОБА (БКЯ). Редкое* смертельное нейродегенеративное (деструктивное) психическое заболевание (стремительно развивающаяся форма слабоумия), приводящее к разрушению мозга, впервые описанное в 1900 г. немецким врачом Гансом Крейтцфельдтом у одиннадцатилетней девочки. Позднее эта патология была, скорее всего, ошибочно ассоциирована Альфонсом Якобом с БКЯ, которая более характерна для людей преклонного возраста и относится к *прионовым заболеваниям*. По клиническому течению походит на «вертячку»** у овец и губчатый энцефалит*** у крупного рогатого скота («коровье бешенство»). В 1996 г. обнаружены клинические формы, передающиеся через зараженное мясо и поражающие молодых людей. Кроме того, у некоторых детей, страдающих нанизмом, которых лечили гормоном роста, выделенным из гипофизов умерших людей, впоследствии также развивалась болезнь Крейтцфельдта – Якоба. В 1970-е гг. появились случаи *ятрогенного***** заражения пациентов БКЯ через электроды, вводимые в мозг для диагностических целей, а в начале 1980-х – через препараты гормона роста, которые получали из гипофизов умерших людей. Классическая форма БКЯ вызывается мутацией в прионовом гене PRP, приводящей к замене остатка аспартата на аспарагин в 178-й позиции (см. **Прионы** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

*Встречается один случай на миллион человек.

**«Вертячкой» называют инфекционную болезнь овец, вызываемую вирусом шотландского миелоэнцефалита (энцефаломиелита), который передаётся клещами вида *Ixodes ricinus*.

***Название *губчатая энцефалопатия* отражает состояние мозга, который из-за гибели нейронов становится похожим на губку или швейцарский сыр.

****_Ятрогения_ (ятрогенные заболевания) – от греч. iatros – *врач* и genos – *порождение*. Заболевания, вызванные медицинскими вмешательствами или неосторожно сказанным врачом словом.

БОЛЕЗНЬ КРОНА*. Региональный энтерит. Хроническое неспецифическое гранулематозное воспаление слизистой оболочки кишечника аутоиммунного происхождения. Затрагивает в основном терминальные отделы подвздошной кишки, характеризуется язвами с образованием фистул, сужением просвета и утолщением стенок за счёт фиброза и лимфоцитарной инфильтрации. Обнаружено наличие связи заболевания с делецией участка длиной в 20 тыс. пар нуклеотидов, который расположен перед сайтом инициации транскрипции гена *IRGM*. Предполагают также, что в основе заболевания лежат нарушения системы

аутофагии, которая не справляется с бурно размножающейся кишечной микрофлорой. Синонимы: *болезнь гранулематозная*, *гранулематозный энтерит*.

*По имени американского врача Крона (B. Crohn, 1884–1983), описавшего заболевание.

**Этот ген опосредует уничтожение патогенов, проникающих в организм.

БОЛЕЗНЬ КУРУ. Смертельное заболевание головного мозга, распространившееся в форме эпидемии в 50-х гг. XX в. у папуасов (большей частью у женщин и детей) племени Форе* в Папуа Новая Гвинея. Клинические признаки начала заболевания – дрожь в конечностях, переходящая на всё тело, приступы беспричинного смеха и неразборчивости речи. Обычно через год такие больные погибали. Болезнь куру вызывается патогенными прионами и представляет собой своеобразную природную форму *скрепи* у людей (см. **Прионы** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**, а также **Скрепи** и **Болезнь Крейтцфельда – Якоба**).

*Сейчас уже ясно, что причиной эпидемии загадочной болезни куру послужили древние каннибальские традиции племени, заключающиеся в уникальном погребальном ритуале прощания, при котором тело умершего родственника разрезалось на части, варилось и съедалось. Женщины и дети поедали лучшие части – мозг и внутренние органы.

БОЛЕЗНЬ С ЗАПАХОМ КЛЕНОВОГО СИРОПА (maple syrup disease). Генетическое нарушение метаболизма некоторых аминокислот, приводящее к появлению в моче большого количества валина, лейцина, изолейцина и аллоизолейцина, придающих моче необычный запах, напоминающий запах кленового сиропа. При отсутствии строгой диеты у ребёнка развивается задержка умственного развития, заканчивающаяся летальным исходом.

БОЛЕЗНЬ I-КЛЕТОК (I-клеточная болезнь). От англ. inclusion cells – *клетки, содержащие включения*. Редкое генетическое нарушение, поражающее в основном соединительную ткань, при котором в лизосомах фибробластов отсутствуют почти все обычные для них ферменты, проявляющие при этом исключительно высокую активность в сыворотке крови. В результате в клетках накапливаются различные виды не деградированных молекул (тельца включения). Установлено, что при I-клеточной болезни наблюдается недостаточность фермента GlcNAc-фосфотрансферазы*, что приводит к отсутствию в лизосомных ферментах топической метки (лизосомного маркёра) – маннозо-6-фосфата (Man-6-P), присутствующего в нормальных клетках на специальном N-связанном углеводном остатке, такие ферменты не связываются с Man-6-P рецептором и, соответственно, не поступают из аппарата Гольджи в лизосомы. Отсюда следует, что I-клеточная болезнь обусловлена нарушениями в механизмах внутриклеточной сортировки белков. Синонимы: *болезнь телец включения*, *муколипидозы* II и III.

*Фермент, присоединяющий фосфодиэстер-связанный N-ацетилглюкозоамин к остатку маннозы в гликопротеине.

БОЛЕЗНЬ ЛУ ГЕРИГА. Официальное название – *боковой (латеральный) амиотрофический склероз* (БАС) (где греч. a – начальная часть слова со значением отрицания, trophe – *питание* и sklerosis – *затвёрдевание*). Прогрессирующее нейродегенеративное расстройство, приводящее к мышечной атрофии и слабости, вследствие дегенерации исключительно двигательных нейронов (чувствительные нейроны остаются интактными). Заболевание впервые было диагностировано в 1939 г. у знаменитого американского бейсболиста*, именем которого оно и названо. В отличие от других нейродегенеративных заболеваний при БАС дегенерация двигательных нейронов начинается с разрушения синапсов с последующей атрофией аксонов, что приводит их к фрагментации и утрате связи с мышечными волокнами. В последующем разрушается и тело самого нейрона. Наиболее распространена спорадическая форма заболевания, при которой в крови больных людей резко снижен уровень фактора роста сосудистого эндотелия (ФРСЭ). Наследственная форма, при которой имеет место мутация в *SOD1*-гене, приводящая к образованию токсической формы *SOD1*-белка, встречается в 5–10 % случаев заболевания. Существуют формы БАС, при которых наблюдается агрегация белка *TDP-43*, характерная и для лобно-височной деменции. Великий мученик БАС – знаменитый английский физик-теоретик Стивен Хокинг живёт с этим заболеванием уже больше 40 лет, хотя обычная продолжительность жизни от начала заболевания всего 3–5 лет. Синонимы: *боковой амиотрофический склероз* (БАС), *амиотрофический латеральный склероз* (см. **Амиотрофический латеральный склероз** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**).

*Некоторые исследователи пришли к выводам, что причиной заболевания могут быть многочисленные незначительные черепно-мозговые травмы у игроков (подобно травматической энцефалопатии у боксеров и футболистов).

БОЛЕЗНЬ МАК-АРДЛЯ. Форма гликогеноза, при которой отсутствует мышечная гликоген-фосфорилаза-b*.

*Активируется специфической фосфорилаза-b-киназой в гликогенфосфорилазу-a, высвобождающую глюкозо-6-фосфат при гидролизе мышечного гликогена.

БОЛЕЗНЬ МЕНКЕСА*. Заболевание, поражающее соединительную ткань, при котором в результате нарушения метаболизма меди снижается уровень активности медьсодержащего фермента – *лизиноксидазы*, обеспечивающей сшивание молекул коллагена друг с другом.

*Клиппель Менкес (Klippel Menkes, 1859–1942) – французский невропатолог.

«БОЛЕЗНЬ МЕНЕДЖЕРОВ». Состояние с характерным комплексом невротических симптомов, вызванное долговременным психическим стрессом.

БОЛЕЗНЬ МИНАМАТО*. Тяжелейшее отравление метиловой ртутью – соединением, которое в 100 тыс. раз токсичнее металлической ртути. Сопровождается поражением центральной нервной системы и приводит к смерти.

Отравление металлической (элементной) ртутью называется *меркуриализм***. Заболевание сопровождается тремором конечностей, головными болями и потерей сна. Ртуть накапливается в различных тканях организма, но больше всего в ногтях и волосах, причём в светлых волосах почти в два раза меньше, чем в тёмных.

*По названию японского поселка, в котором был завод по производству уксусной кислоты на основе реакции М.Г. Кучерова, в которой используется двухвалентная ртуть. Сточные воды завода сбрасывались в залив, в водах которого местные жители добывали себе морепродукты. Элементная ртуть, попадавшая в донные отложения, обитавшими там микроорганизмами превращалась в метиловую ртуть и передавалась по пищевой цепочке, в результате чего ртуть концентрировалась в рыбе и других морепродуктах. В настоящее время считается, что в результате деятельности человека в воздухе, воде и почве Земли накоплено более 700 тыс. тонн ртути, и каждый год добавляется ещё 8 тыс. тонн.

**От лат. mercurius – Меркурий (римское божество) – название *ртути* (Hydrargyrum).

БОЛЕЗНИ НАКОПЛЕНИЯ МУКОПОЛИСАХАРИДОВ. Генетические заболевания, связанные с недостаточностью лизосомных ферментов*, участвующих в разрушении мукополисахаридов (глю(и)козоаминогликанов) – *гепарансульфата* и (или) *дерматансульфата*. Эти соединения выделяются с мочой, но в большей степени накапливаются в тканях (в клетках и межклеточном пространстве, вызывая прогрессирующую деградацию и гибель клеток). Болезни накопления обычно приводят к смерти уже в раннем возрасте (до 10 лет).

*Обнаружена недостаточность 10 специфических лизомных ферментов-гидролаз, участвующих в последовательных реакциях расщепления мукополисахаридов. Поэтому дефект преды-дущей гидролазы блокирует все последующие реакции.

БОЛЕЗНЬ ПАРКИНСОНА* (паркинсонизм). Паркинсонизм относится к нейродегенеративным заболеваниям (*экстрапирамидным* заболеваниям), характерными симптомами которого являются двигательные расстройства, такие как тремор пальцев рук, нижней челюсти, головы, век и языка, скованность туловища и прочие нарушения координации движений (симптомы «замирания»). Для болезни Паркинсона характерна также потеря высших форм памяти – паркинсоническая деменция с последующей утратой социальных навыков. Все нарушения обусловлены гибелью пигментных клеток «чёрной субстанции»** (*substantia niger*, «чёрное вещество»), вырабатывающих нейромедиатор *дофамин*. В настоящее время установлено, что при паркинсонизме нарушается структура белка *альфа-синуклеина* (см. **Синуклеин** и **Молекулярные пинцеты** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**). Для лечения заболевания используется, в частности, «метод глубокой стимуляции мозга» путём вживления электродов в определённые участки мозга, предложенный аргентинским нейрохирургом Хосе Дельгадо***. Синонимы: *дрожательный паралич*, *синдром Паркинсона*.

*Эпоним. Болезнь впервые была описана в 1817 г. английским врачом и палеонтологом Джеймсом Паркинсоном (James Parkinson, 1755–1824), который назвал её «дрожательный паралич». Название «болезнь Паркинсона» предложил французский невропатолог Жан-Мартен Шарко (Jean-Martin Charcot, 1825–1893), известный также по эпониму «душ Шарко» – лечебному методу, применяемому в физиотерапии.

**«Чёрное вещество» содержит *дофаминэргические нейроны*, дегенерирующие с высокой скоростью при Паркинсонизме.

***Широко известны его опыты по управлению бойцовыми быками с вживлёнными в мозг электродами с помощью дистанционного устройства.

БОЛЕЗНЬ ПОМПЕ (Помпа). Патология, связанная с дефицитом кислой α-гликозидазы, в результате чего в лизосомах накапливаются гранулы гликогена.

БОЛЕЗНЬ ТЕЯ – САКСА*. Рецессивная прогрессирующая нейродегенеративная патология, приводящая к смерти (клинически выражается красными пятнами на сетчатке глаза, утратой моторных функций, трудностями с обучением). Встречается с повышенной частотой среди восточно-европейских евреев-ашкенази. Вызывается потерей функции гена HEXA, кодирующего гексозаминидазу А, что приводит к накоплению в нейронах мозга гликолипидов-ганглиозидов GM2 (сфинголипидов). Относится к *лизомным болезням накопления*.

*Впервые описана в 1881 г. английским офтальмологом и хирургом Уорреном Теем (Warren Tay, 1843–1927), а затем в 1887 г. американским невропатологом Бернардом Саксом (1858–1944).

БОЛЕЗНЬ ШАРКО – МАРИ – ТУТА*. Наследственная семейная моторно-сенсорная нейропатия, поражающая мышцы конечностей.

*Геном человека, страдающего этим заболеванием, просеквенирован в 2010 г.

БОЛЕЗНЬ ФЕЛЛИНГА. Заболевание детей, характеризующееся пониженными умственными способностями, вызванное токсическими продук-

тами обмена фенилаланина на нервную систему развивающегося плода у беременных женщин, фенотипически излеченных от фенилкетонурии (см. **Материнский эффект** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**).

БОМБЕЗИН*. Пептидный гормон желудочно-кишечного тракта. Выделяется из нервных окончаний блуждающего нерва в слизистой оболочке желудка и стимулирует секрецию *гастрина* и *холецистокинина*. (Сходный с ним пептид, называемый *гастрин-рилизинг-пептидом,* выделен из эндокринных клеток кишечника, нейронов кишечника, а также из мозга.) Стимулирует желудочную и панкреатическую секрецию, а также моторику кишечника и желчного пузыря. Обнаружено, что бомбезин может также стимулировать рост мелкоклеточной карциномы лёгких по аутокринному механизму.

*Впервые был найден в коже лягушки жерлянки (*Bombina bombina*), откуда и получил своё название.

«БОМБЕЙСКАЯ» ГРУППА КРОВИ. Пример рецессивного *эпистаза*, при котором антигены А и В системы АВ0 в случае рецессивного гомозиготного генотипа *hh** не могут присоединяться к поверхности эритроцита. Поэтому у таких людей всегда выявляется нулевая группа крови (0), хотя генотип у них может быть любой (А, В, АВ или 0) (см. **Эпистаз** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**).

*Доминантный аллель *H* отвечает за синтез фермента, присоединяющего молекулу сахара к особому гликопротеину на поверхности эритроцита, и только затем к этому сахару присоединяются антигены А и В. Рецессивный аллель *h* отвечает за выработку неактивной формы фермента.

БОТУЛИНИЧЕСКИЙ НЕЙРОТОКСИН (БНТ). Высокомолекулярный белок с нейропаралитическим действием на позвоночных животных. БНТ ингибирует выход ацетилхолина преимущественно в периферических нервах.

БРАДИКАРДИЯ. От греч. bradys – *медленный* и kardia – *сердце*. Частота сердечных сокращений меньше 60 в минуту. Синоним – *брахикардия*.

У Наполеона Бонапарта пульс был 40 ударов в минуту (брадисфигмия при брадикардии).

БРАДИКИНИН*. От греч. bradys – *медленный* и kineo (kinema) – *движение*. Нонапептид** (Арг-Про-Про-Гли-Фен-Сер-Про-Фен-Арг), образующийся из декапептида *каллидина II* (от последнего отщепляется остаток лизина), который, в свою очередь, синтезируется из α2-глобулина плазмы крови под действием ферментов *калликреинов*. Калликреины содержатся в нескольких органах, а их предшественник – в плазме. Брадикинин – это один из кининов плазмы, вазодиллататор (локальный регулятор кровотока) и физиологический медиатор анафилактических реакций организма. Высвобождается тучными клетками, активированными цитофильными антителами, взаимодействующими, в свою очередь, со специфическими аллергенами (антигенами). Физиологическим инактиватором брадикинина является ангиотензинпревращающий фермент (АПФ), лекарственное подавление которого приводит к повышению активности как циркулирующей, так и тканевой калликреин-кининовой и простагландиновой систем (см. **Ангиотензинпревращающий фермент (АПФ)**, **Каллидин** и **Калликреин**). Синоним – *каллидин I*.

*Иногда называют гормоном.

**Многие природные олигопептиды обладают специфическими функциями, например: вещества, действующие на гладкие мышцы (каллидины, ангиотензин, вещество Р), вещества, влияющие на проводимость нервов. К олиопептидам относят даже ряд антибиотиков.

БРАДИПНОЭ. От греч. bradys – *медленный* и pnoos (pneuma) – *дыхание*, *дуновение*. Патологическое (аномальное) замедление дыхания.

БРАХИДАКТИЛИЯ. От греч. brachys – *короткий* и daktylos – *палец*. Короткопалость. Генетический дефект развития, выражающийся в укорочении или отсутствии средних или концевых фаланг пальцев. Контролируется аутосомно-доминантным геном с полной пенетрантностью. Как и *синдактилия*, дефект обусловлен мутациями в генах, кодирующих факторы роста фибробластов или их рецепторы (см. **Синдактилия**).

БРАХИЦЕФАЛИЯ. От греч. brachys – *короткий* и kephalon – *голова*. Аномальное укорочение черепа.

БРОКА ЦЕНТР (зона Брока). Речедвигательный анализатор. Задняя часть нижней фронтальной извилины в левом полушарии мозга, ответственная за механизмы артикуляции речи. В 1863 г. французский анатом и антрополог Поль Брока* обнаружил, что левостороннее поражение нижних отделов третьей лобной извилины приводит к *моторной афазии***. Повреждение зоны может также приводить к частичной афазии, при которой возникает так называемая «телеграфная речь», или к полной потере речи. С тех пор область мозга, поражение которой приводит к такой афазии, называется *центром речи Брока* (см. **Вернике центр**). Другими словами, Брока центр – зона воспроизведения речи. Синоним – *моторный речевой центр* (motor speech center).

*Paul Broca, 1824–1880.

**Иногда при поражении зоны Брока человек становится полиглотом, как, например, Вилли Мельников, который, как пишут, владеет больше сотни языков, в том числе мёртвых. Отсюда можно прийти к выводу, что центр Брока играет также роль сдерживающего начала в развитии лингвистических способностей человека.

БРОНХИОЛЫ. От греч. bronchos – *горло*, *трахея*. Мелкие, или наименьшие, безхрящевые

разветвления бронхов. Состоят из гладкомышечных клеток и большого количества эластических волокон. Подразделяются на *респираторные* и *терминальные* бронхиолы. Респираторные бронхиолы соединяют терминальные бронхиолы с альвеолярными ходами. Терминальные бронхиолы ветвятся, образуя легочные *ацинусы* – морфофункциональные единицы лёгких у млекопитающих. При этом образуются последовательно расположенные респираторные бронхиолы первого, второго и третьего порядков. Последние заканчиваются альвеолярными ходами, от которых отходят боковые мешочкоподобные выросты с очень тонкими стенками, оплетенными капиллярами, – *альвеолы* (см. **Альвеолы**). Бронхиолы выстланы однослойным цилиндрическим ресничным эпителием без бокаловидных клеток.

БРОНХИТ. От греч. bronchos* – *трахея* (bronchia – *бронхи*) и суффикса «ит», указывающего на воспаление. Воспаление слизистой оболочки бронхов, характеризующееся кашлем, гиперсекрецией слизи, откашливанием мокроты и повышенной восприимчивостью к бронхолегочной инфекции. Различают *хронический*, *фибринозный* и *облитерирующий* бронхит.

*Греч. branchos – *хрипота*.

БРОНХОДИЛЯТАЦИЯ. От греч. bronchos – *трахея* и лат. dilatatum (dis+latus) – *расширять*. Расширение просвета воздухоносных путей, происходящее вследствие расслабления гладкомышечных клеток бронхов и бронхиол. Контролируется полиморфным геном*, расположенным на длинном плече хромосомы 5, который кодирует бета-2-адренергический рецептор ($ADRB_2$), ответственный одновременно за *бронхоспазм* и *бронхостеноз*, характерные для астмы (см. **Астма**).

*У больных с ночной формой астмы обнаружена мутация, при которой в положении 46 вместо гуанина (G) находится аденин (A), поэтому иногда этот ген называют «геном астмы». Лекарства, купирующие приступы астмы, направлены на кодируемый геном белок-рецептор.

БРОНХОСПАЗМ (бронхиолоспазм). От греч. bronchos – *трахея* и spasm – *длительное сокращение мышцы*. Сужение просвета бронхов и бронхиол вследствие сокращения гладкой мускулатуры их стенок. Может приводить к *бронхостенозу*.

БРОНХОСТЕНОЗ. От греч. bronchos – *трахея* и stenos – *узкий, тесный*. Стойкое сужение просвета бронхов и бронхиол.

БУБОН. От греч. bubon – *пах* (паховый). Увеличение в результате воспаления поверхностных паховых лимфатических узлов, наблюдаемое при сифилисе, мягком шанкре.

БУККАЛЬНЫЙ. От лат. buccal – *щечный* (bucca – *щека*). Относящийся к щеке (например, буккальный эпителий).

БУЛЛЁЗНЫЙ ЭПИДЕРМОЛИЗ (врождённый). От лат. bullosa – *пузырчатый* < bulla – *водяной пузырь*, эпидермис и греч. lysis – *растворение*, *распад*. Группа тяжёлых наследственных хронических невоспалительных заболеваний, характеризующихся состоянием, при котором эпидермис плохо связан с дермой, легко повреждается и формирует многочисленные водянистые пузыри и участки эрозии кожи. Эпителии слизистых оболочек также плохо связаны со своим базальным слоем. В результате существует постоянная угроза нарушения целостности покровов и инфицирования организма. Эти заболевания обусловлены генетическими дефектами соединительной ткани, приводящими к легкой повреждаемости кожи («хрупкая кожа»). Детей, страдающих буллёзным эпидермолизом, образно называют «дети-бабочки», поскольку у бабочек (чешуекрылых) чешуйки легко слущиваются при физическом воздействии. Синонимы: *пузырчатка врождённая*, *пузырчатка травматическая*, *болезнь Гольдшейдера*.

БУРСИТ. От лат. bursa – *сумка* и суффикса «ит», указывающего на воспаление. Воспаление суставной сумки.

«БЫЧЬЕ СЕРДЦЕ». Сердце увеличенного размера в результате гипертрофии миокарда. Синонимы: *коровиум, пивное сердце*.

ВАГАЛЬНЫЙ. От лат. vagus – *бродячий*, *скитающийся*. Относящийся к вагусу – блуждающему нерву. Синоним – *вагусный*.

ВАГИНА. От лат. vagina – *ножны* (англ. a scabbard), в перен. значении *влагалище*. 1. Любая структура, имеющая форму фиброзной трубки. 2. Входной отдел женских половых органов, расположенный между вульвой и маткой, вместилище пениса при половом акте. Обладает сложно устроенной слизистой оболочкой с гофрированной (складчатой) стенкой (*columna rugarum*).

ВАДЕМЕКУМ. От лат. vade mecum – *иди со мной*. Карманный справочник, путеводитель. Например, фармацевтический справочник для врача.

ВАЗОКОНСТРИКТОР. От лат. vas – *сосуд* и греч. konstrictor – *сжиматель*. 1. Сосудосуживающее средство. 2. Нерв, вызывающий сужение сосудов (вазотоник).

ВАЗОДИЛАТАТОР. От лат. vas – *сосуд* и греч. dillatator – *расслабитель*. 1. Сосудорасширяющий фактор (средство). 2. Нерв, расширяющий сосуды (парасимпатические волокна).

ВАЗОПРЕССИН. От лат. vas – *сосуд* и pressi (pressum) – *давить*, *придавливать*. Пептидный гормон, депонирующийся в задней доле гипофиза (вырабатывается нейросекреторными клетками супраоптического и паравентрикулярного ядер гипоталамуса) и обладающий осморегуляторной функцией (антидиуретик). Поэтому в отечественной литературе чаще используется название *антидиуретический гормон* (АДГ или *антидиуретин*)*. Вызывает повышение проницаемости для воды эпителия собирательных трубочек и выводных протоков почек (обратное всасывание воды), в ре-

зультате чего происходит превращение первичной мочи в концентрированную вторичную мочу. При высоких концентрациях *вазопрессин* уменьшает сосудосуживающее действие оксида азота, блокируя АТФ-зависимые калиевые каналы, что, в свою очередь, приводит к открытию кальциевых каналов и сокращению гладкомышечных клеток стенок артериол периферических сосудов. У животных, начиная с рыб, играет важную роль в половом поведении, снижая у самок страх перед самцами в период овуляции. Исследования на грызунах показали, что вазопрессин (наряду с *окситоцином*) способствует повышению привязанности между особями (см. **Окситоцин**). Употребление алкоголя снижает секрецию вазопрессина, что приводит к увеличению диуреза. Синоним – *вазотоцин* (хотя в молекуле вазотоцина в третьем положении пептида вместо фенилаланина стоит изолейцин).

*В англоязычной литературе распространено название *аргини-вазопрессин* (arginine-vasopressin – AVP), поскольку, в отличие от окситоцина, *вазопрессин* содержит остаток аргинина.

ВАЗОТОНИЯ. От лат. vas – *сосуд*, греч. tonos – *напряжение* и -ia – *условия*. Тонус кровеносных сосудов, который особенно важен для артериол.

ВАЗОТОЦИН. От лат. vas – *сосуд* и «окситоцин». Синоним гормона *вазопрессина* (см. **Вазопрессин**).

ВАКЦИНА. От фр. vaccine – *коровий* (применительно к оспе) < лат. vaccinus < vacca – *корова*. Медицинский препарат, содержащий определённую форму ослабленного патогена или его компоненты, не представляющие опасности, которые вводят в организм человека для выработки иммунитета.

ВАКЦИНАЦИЯ. От лат. vaccinus < vacca – *корова*. Прививка, или *активная иммунизация*, когда намеренно вызывают первичную реакцию иммунной системы путём введения в организм соответствующих антигенов (или ослабленных патогенов). В отличие от *пассивной иммунизации*, при которой в организм больного человека вводят готовую антисыворотку против определённого антигена. В основе вакцинации лежит способность иммунной системы «запоминать» антигены и реагировать на них при повторной встрече, что и обусловливает длительный иммунитет. Недавно открыт так называемый *SAP*-ген, поддерживающий долговременный (сохранный) иммунитет. Отсутствие *SAP*-гена сопровождается иммунной недостаточностью, поскольку в организме не образуются в нужном количестве плазматические клетки и активированные В-лимфоциты.

Понятие появилось в 1796 г., когда знаменитый английский врач Эдвард Дженнер (1749–1823) сделал первую предохранительную прививку от оспы*, используя материал оспинных папул, полученный от коровы, больной коровьей оспой. Позднее начал делать последовательные прививки и от натуральной оспы**. Открытие оказалось возможным благодаря тонкой наблюдательности Дженнера. Он заметил, что во время эпидемии натуральной оспы доильщицы коров, переболевшие ранее коровьей оспой, не заболевали. Обнаружено, что так называемая *тату-вакцинация* у экспериментальных грызунов намного эффективнее стимулирует выработку антител к вирусу по сравнению с простой инъекцией вакцины.

*Справедливости ради стоит заметить, что техника оспопрививания была известна ещё древним китайцам и арабам, которые заметили, что человек, переболевший оспой, редко заболевает ею вновь. Из этих наблюдений были сделаны выводы и предприняты попытки выработки устойчивости путём заражения здоровых людей выделениями из пустул (гнойников) жертв оспы (см. **Вариоляция**). Понимание же механизма иммунизации организма против оспы принадлежит Луи Пастеру, который распространил метод на другие инфекционные болезни, положив тем самым начало развития иммунологии. Здесь хочется напомнить старую истину в ранге максимы: «*Все, что не убивает тебя, делает сильнее*».

**Оспа только в XX в. убила от 200 до 500 млн человек.

ВАЛЕОЛОГИЯ. От лат. valeo – *быть сильным*, *крепким*, *быть здоровым* и logos – *учение*. Наука о сохранении и восстановлении здоровья. Раздел профилактической медицины.

ВАЛИДНЫЙ. От лат. validus – *сильный*, *здоровый*, *крепкий*. Достоверный (о результате).

ВАЛЬВУЛЯРНЫЙ. От лат. valvar – *клапанный* (valva – *клапан*). Относящийся к клапану. Например, aortic valve – аортальный клапан.

ВАЛЬГУС. От лат. valgus – *кривой*, *кривоногий*. Искривлённый, согнутый вовнутрь. Например, при синдроме Шерешевского – Тёрнера часто наблюдается *вальгусное* положение стоп (см. **Варус**).

ВАРИКОЗ. От лат. varix (varicis) – *расширение вен*. Заболевание периферических вен (чаще на ногах), заключающееся в их деформации (образовании узлов и вздутий), расширении полостей и удлинении. Варикоз обусловлен врождённой слабостью сосудистой стенки или потерей ею эластичности, а также недостаточностью клапанного аппарата (см. **Варикоцеле**). Синоним – *варикозное вздутие*.

ВАРИКОЗНЫЙ. От лат. varicosus < varix < varicis – *расширение*. Относящийся к расширенным в результате варикоза венам.

ВАРИКОЦЕЛЕ. От лат. varix (varicis)* – *расширение вен* и греч. kele (англ. hernia) – *грыжа*. Расширение (дилатация, вздутие) просвета вен семенного канатика, обусловленное несостоятельностью венозных клапанов.

Лат. varico – *ходить*, *широко расставляя ноги*.

ВАРИОЛЯЦИЯ. От лат. названия возбудителя оспы Variola. Методика прививки здоровых лю-

дей от оспы* материалом, полученным из пустул больных натуральной оспой (вариолой) в легкой форме, с целью выработки невосприимчивости к заболеванию.

*Издавна применяли на Дальнем Востоке, в Китае и Турции.

ВАРС. Аббревиатура от термина «*восходящая активирующая ретикулярная система*». Когда была обнаружена способность высокочастотного электрического раздражения ретикулярной формации вызывать у спящих кошек мгновенное пробуждение, её стали рассматривать как отдел, основной функцией которого является поддержание уровня активности мозга, необходимого для бодрствования. Отсюда и возник термин.

ВАРУС. От лат. varus – *выгнутый, кривой*. Искривлённый наружу (см. **Вальгус**).

ВАСКУЛЯРНЫЙ. От лат. vasculum – *небольшой сосуд*. Относящийся к сосудам или содержащий сосуды.

ВАСКУЛЯРИЗАЦИЯ. От лат. vascularity – *наличие кровеносных сосудов* и -ia – *условия*. Образование новых кровеносных сосудов. Синоним – *ангиогенез*.

ВЕГЕТАТИВНАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА. От лат. vegetativus < vegetare – *расти* (vegeta – *трава*). Отвечает за нервную регуляцию внутренней среды организма, поддерживает её постоянство (*гомеостаз*) и обеспечивает приспособление организма к изменяющимся условиям среды (например, недостатку воды, холоду и т.д.). Одновременно эта система регулирует деятельность органов, не связанных с поддержанием гомеостаза, например, половых органов. Влияние этой системы обычно не находится под непосредственным контролем сознания. Отсюда, синоним – *автономная* нервной системы. Нервные центры *вегетативной* и *соматической* нервной системы на уровне ствола и полушарий головного мозга невозможно разделить морфологически. При этом периферические отделы этих двух систем нервной регуляции различны.

ВЕЗАЛИЙ АНДРЕАС (1514–1564). Выдающийся естествоиспытатель и анатом эпохи Ренессанса. Вопреки преследованиям католической церкви одним из первых стал изучать строение тела человека путём вскрытий. Главный труд – семь книг «О строении человеческого тела», положивших начало современной анатомии человека.

ВЕЗИКУЛЫ. От лат. vesiculum – *пузырёк*. В общем смысле – пузырчатые образования, содержащие жидкость. 1. Семенные, или легочные пузырьки (альвеолы лёгких). 2. Сыпь на коже может иметь разные названия: пузырчатка, пемфигус, булла (буллёзная сыпь), волдырь, блистер.

ВЕЗИКУЛЯРНЫЙ. От лат. vesiculum – *пузырёк*. Пузырчатый. Например, везикулярная сыпь.

ВЕНА. От лат. vena, venae (англ. vein). Кровеносный сосуд, несущий кровь к сердцу. Вены несут бедную кислородом кровь (венозную). Исключение – легочные и пупочные вены.

ВЕНТРАЛЬНЫЙ. От лат. venter – *брюхо*, *брюшко*, *живот*. Относящийся к органам брюшной части туловища, брюшной полости, области живота. Синоним – *абдоминальный*, где abdomen – *живот* (англ. belly).

ВЕНТРИКУЛУС. От лат. ventriculus – *желудочек*, *брюшко*. Полость сердца или мозга (желудочек).

ВЕНТРИКУЛЯРНЫЙ. От лат. ventriculus – *желудочек*, *брюшко*. Желудочковый.

ВЕНУЛЫ. От лат. venule. Мельчайшие вены, формирующиеся как продолжение капиллярной сети.

ВЕРМИЦИДНЫЙ (вермицид). От лат. vermi – *червь* и caedo – *убивать*. Вещество (агент), уничтожающее кишечных гельминтов. Синоним – *вермифугальный* – глистогонный, где лат. fugo – *изгонять*, *прогонять*, *обращать в бегство*.

ВЕРНИКЕ ЦЕНТР*. Область теменной и височной коры левого полушария головного мозга, ответственная за речевое согласование и формулирование мыслей. Зона восприятия (см. **Брока центр**). Синоним – *сенсорная речевая зона* (sensory speech center).

*Назван по имени немецкого врача невропатолога и психиатра Карла Вернике (Karl Wernicke, 1848–1905).

ВЕРТЕКС-ЗУБЦЫ. От лат. vertex – *центр вращения* < verto – *поворачиваю*. Высокоамплитудные зубцы длительностью 3–5 секунд на ЭЭГ, соответствующие физиологическому моменту засыпания.

ВЕРТИГО. От лат. vertigo – *головокружение*. Вертиго наступает при нарушении, в силу разнообразных причин, передачи и согласования информации, поступающей в височные отделы коры головного мозга, отвечающие за равновесие (центры равновесия), от вестибулярного аппарата, нервных окончаний в мышцах, связках и суставных сумках, а также от глаз.

ВЕРРУГА. От исп. verruga – *бородавка*. Доброкачественное образование на коже, сопровождающееся не только гиперкератинизацией эпидермиса, но и гипертрофией зернистого слоя кожи, что ведёт к образованию очагового выступа этого слоя – бородавки. Часто бородавки имеют вирусную природу (вызываются вирусом папилломы человека). Синоним – *веррука* (verruca).

ВЕРРУКОЗНЫЙ. От исп. verruca – *бородавка* и греч. -osis – *состояние*. Буквально: бородавчатый.

ВЕСТИБУЛЯРНЫЙ. От лат. vestibule – *преддверие*, *полость перед входом в канал*. Преддверный (вспомните, *вестибюль*). Например, вестибулярный аппарат, вестибулярная полость костного лабиринта среднего уха (см. **Отолиты**).

ВЕЩЕСТВО Р. 11-членный физиологически активный пептид желудочно-кишечного тракта*. Относится к группе нейрогормонов. Вырабатыва-

ется также мозговым слоем надпочечников. В слизистой оболочке желудочно-кишечного тракта вырабатываются и другие пептиды: интестинальный вазоактивный полипептид и пептиды, подобные холецистокинину, соматостатин и β-энкефалин.

*Первый из пептидов, обнаруженных в кишечнике и мозге.

ВИВИСЕКЦИЯ. От лат. vivus – *живой* и sectio – *рассечение*. В буквальном смысле *живосечение**. Метод анатомии, физиологии, патологической физиологии и других наук, позволяющий исследовать функции организма в тех или иных экспериментальных условиях на интактных (живых) животных. С помощью *вивисекции* были сделаны блестящие открытия в биологии и медицине такими выдающимися учёными, как Гален, Гарвей, Грааф, Мальпиги, Спаллнацани, Гальвани, Клод Бернар, Пфлюгер, Гельмгольц, Сеченов, Мечников и др. В настоящее время вивисекция в научной практике применяется очень редко.

*Первые *вивисекции* начали делать на приговорённых к казни преступниках в александрийском Музейоме (Египет, в 300–240 гг. до н.э.) древнегреческие анатомы и врачи Герофил и Эрасистрат.

ВИКАРНЫЙ. От лат. vicarius – *заменитель*, *замещающий*. Заместительный, компенсаторный. Например, *викарная* гипертрофия одной почки при односторонней гипоплазии или удалении второй.

ВИЛЛЕБРАНДА ФАКТОР. Олигомерный гликопротеин, содержащийся в кровяных пластинках, плазме и субэндотелии, обеспечивающий прилипание (адгезию) тромбоцитов к волокнам соединительной ткани по краям раны (образует мостики между субэндотелиальными структурами и специфическими рецепторами (гликопротеином Ib) на поверхности тромбоцитов). Фактор первичного гемостаза.

ВИЛЛИКИНИН. От лат. villi – *ворсинки* и греч. kinesis – *движение*. Биологически активное вещество, вырабатываемое желудочно-кишечным трактом и стимулирующее движение микроворсинок тонкой кишки.

ВИЛЛОМА. От лат. villi – *ворсинки* и греч. oma – *вздутие*, *опухоль*. Сосочковая опухоль (см. **Папиллома**).

ВИЛЛЮС. От лат. villi, villus – *ворсинка*. Выступ на поверхности слизистой оболочки.

ВИЛЬМСА ОПУХОЛЬ*. Опухоль почки у детей. В основе её происхождения, скорее всего, лежат стволовые эмбриональные клетки. Синоним – *эмбриома почки*.

*Названа по имени немецкого врача-хирурга Макса Вильмса (M. Wilms, 1867–1918). Этот эпоним в настоящее время заменен на более подходящий термин «эмбриональная нефрома», поскольку опухоль возникает из остатков зародышевой ткани.

ВИРГИНАЛЬНЫЙ. От лат. virginalis – *девственный* (virginitas – *девственность*). Относящийся к субъекту, не имевшему половых контактов. Для женщины признаком является наличие девственной плевы (*гимена*).

ВИРИЛИЗМ, ВИРИЛИЗАЦИЯ. От лат. virile, virilis – *относящийся к мужскому полу*, где vir – *взрослый мужчина*. Синонимы: *маскулинизация* и *андрогенизация*. Приобретение женщиной мужских соматических признаков: огрубение голоса, гирсутизм, себорея, облысение, увеличение размеров клитора и распределение жира по мужскому типу. Развитие у женщин фенотипа по мужскому типу в результате гиперпродукции надпочечниками мужских половых гормонов, главным образом, *дегидроэпиандростерона*.

ВИРУЛЕНТНОСТЬ. От лат. virulentus – *ядовитый*. Патогенность возбудителя (его токсичность).

ВИСЦЕРАЛЬНЫЙ. От лат. viscera – *внутренности, потроха* < visceris (viscus) – *мясо*. Относящийся к внутренностям. Например, *висцеральные органы*, *висцеральные ветви аорты*, *висцеральные афференты*.

ВИТАУКТ. От дат. vita – *жизнь* и aucto – *непрерывно увеличивать*, *обогащать*. Процесс, стабилизирующий жизнеспособность организма, своеобразное «антистарение». Возрастное развитие организма – это результат единства двух биологических процессов – старения и *витаукта*.

ВИТИЛИГО. От лат. vitiligo – *лишай* < vitium – *порок*, *недостаток*, *ошибка* или vitio – *порча*. Депигментация участков кожи различной формы и размеров в виде молочно-белых пятен, расположенных на отдельных участках тела, часто симметрично. Состояние обусловлено отсутствием в коже пигмента *меланина*. Синонимы: *пегость* кожи, *песь*.

ВОЛЧАНКА (Lupus vulgaris*). Хроническое аутоиммунное заболевание, связанное с нарушениями системы «самоузнавания» организма; при волчанке атаке подвергаются буквально все клетки тела. Клинически волчанка проявляется как болезнь кожи и подкожной жировой клетчатки, выражающаяся в образовании в соединительнотканном слое кожи мелких узелков, клетки которых подвергаются распаду. Считается, что в основе патогенеза волчанки лежит неспособность организма освобождаться от апоптотических клеток**, в результате чего начинают вырабатываться аутоантитела ко многим внутриклеточным антигенам, вплоть до ядерных белков и ДНК. Перспективной мишенью для лечения волчанки является одна из тирозиновых киназ (*Sik*-киназа), к которой учёными НИЦ «Курчатовский институт» в Москве уже подобраны несколько эффективных ингибиторов. Синоним – *системная красная волчанка* (SLE).

*Волчанка обыкновенная.

**Диагностическим признаком заболевания служит присутствие в крови апоптотических клеток – так называемых тел LE (*Lupus erythematosus*).

«ВОЛЧЬЯ ПАСТЬ». Патология внутриутробного развития, приводящая к незаращению твёрдого неба.

ВОЛЯРНЫЙ. От лат. vola – *ладонная* или *подошвенная* поверхность. Относящийся к подошвенной или ладонной поверхности.

ВОМЕРОНАЗАЛЬНЫЙ ОРГАН. От лат. vomer (vomeris) – *сошник*, *лемех* и nasalis – *носовой*. Орган полового обоняния у наземных позвоночных (земноводных, пресмыкающихся и млекопитающих), по крайней мере, присутствует в виде эмбрионального зачатка. У человека, узконосых обезьян и рукокрылых отсутствует. Представляет собой скопление специальных рецепторов в носу, которые воспринимают половые запахи (феромоны и телергоны) противоположного пола и посылают сигналы в мозг (лимбическую систему*), запуская адекватное половое поведение**. Термин произведен от названия плоской кости трапециевидной формы (сошника), образующей заднюю часть перегородки носа. Синонимы: *сошниково-носовой* орган, *Якобсонов* орган***.

*Лимбическая система – комплекс древних нервных центров, присутствующих уже у рептилий.

**Орган наиболее хорошо изучен у мышей.

***По имени датского анатома и физиолога Людвига Якобсона (1783–1843).

ВОСПАЛЕНИЕ. Комплекс реакций организма на инфекцию или повреждение тканей. Характеризуется повышенной проницаемостью кровеносных сосудов, отёчностью и скоплением в месте инфекции или месте повреждения фагоцитов, лейкоцитов и «клеток воспаления» (см. **Клетки воспаления** в разделе **«Клеточная биология»**). Воспаление – процесс, присущий высшим организмам. Долгое время воспаление считали защитным механизмом, мобилизующим иммунную систему. Последние исследования показывают, что длительное воспаление является предшественником и спутником тяжёлых заболеваний, в том числе таких, как рак и нейродегенеративные заболевания, например, болезнь Альцгеймера (см. **Факторы некроза опухолей** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

ВРОЖДЁННЫЙ ИММУНИТЕТ. Обеспечивает мгновенное реагирование на вторжение любых инфекционных агентов. В арсенал системы врождённого иммунитета входят различные клетки-фагоциты (моноциты-макрофаги, дендритные клетки, гранулоциты), поглощающие и разрушающие чужеродные патогены (микроорганизмы), и набор сигнальных и противомикробных веществ – *цитокинов* (*интерлейкинов* и *TNF-α*) и других белков, вызывающих реакции воспаления. Иммунный ответ этого типа опосредуется семейством Toll-подобных рецепторов (*TLR*), узнающих о попадании в организм чужеродных агентов и включающих механизмы образования белков-посредников, запускающих воспалительные реакции и активирующих систему медленного адаптивного иммунитета (см. **Адаптивный иммунитет**).

ВУЛЬВА. От лат. vulva* – *матка*. Наружные женские половые органы (гениталии): лобок, малые и большие половые губы, клитор, преддверие и вход во влагалище, а также устье уретры. Синонимы: литературное – *лоно* (англ. перенос. womb), а также лат. pudendum femininum, pudendum muliebre (где mulier – *женщина*), cunnis (отсюда возникло бытовое вульгарное – *кунка*), trema. Термин vagina (*влагалище*) используется для обозначения женских половых органов, расположенных между вульвой и маткой.

*У древних римлян vulva – *свиная матка*, из которой готовили лакомое блюдо.

ГАВЕРСОВ (хейверсов) КАНАЛ. Костная структура, описанная английским врачом и анатомом Клоптоном Хайверсом (Havers C., 1650–1702).

ГАЛАКТОРЕЯ. От греч. gala, galaktos – *молоко* и rheo – *теку*. Обильное отделение молока лактирующими молочными железами.

ГАЛЕНИКИ*. 1. Галеновые препараты, получаемые из растительного сырья. К ним относятся природные лекарственные средства, а также настойки, экстракты, линименты, сиропы, масла, мыла, горчичники. 2. Лекарственные формы, приготовленные по официально утверждённым прописям.

*По имени Клавдия Галена (Claudius Galenos, 131–201 г. н.э.) – знаменитого врачевателя и философа древности, который родился в Пергаме, приобрёл известность в Александрии и Риме. До Парацельса считался главным авторитетом для всех медицинских школ.

ГАЛИТОЗ. От лат. halitus – *зловонное дыхание*, *а также выдох при дыхании*. Дурной запах изо рта.

ГАЛО. От греч. halos – *круг*. Розовато-жёлтое кольцо, окружающее диск зрительного нерва.

ГАММА-ГЛОБУЛИНЫ (γ-глобулины). Неоднородная группа белков плазмы крови с низкой электрофоретической подвижностью. Включает большинство защитных и обезвреживающих иммуноглобулинов крови. Различают γ-глобулины нескольких классов: IgG и IgA (антитела против антигенов чужеродных белков, бактериальных и вирусных антигенов), IgM (*изогемагглютинины*) и IgE (*реагины*) (см. **Альбумин-глобулиновый коэффициент**).

ГАНГЛИЙ. От греч. ganglion – *подкожная опухоль*, *узел*. Анатомически обособленное скопление нейронов, их волокон и клеток ткани, в которой находится ганглий. Другими словами, ганглий – нервный узел. В ганглиях происходит интеграция, переработка и переключение нервных сигналов. Например, *базальные ганглии*, отвечающие за психомоторные функции нашего тела, или ганглии метасимпатической нервной системы.

ГАНГРЕНА. От греч. gangraina – *разъедающая язва*. Глубокий некроз (омертвение) тканей, возникающий из-за ухудшения или прекращения локального кровообращения (ишемии) или вызываемый анаэробными микроорганизмами. Выделяют сухую (мумификационную), влажную (циркуляторную) и газовую гангрены.

ГАПТЕНЫ. От греч. haptikos – *касающийся*, *прикасающийся* (англ. touch) < hapto – *прикреплять*, *привязывать*. Низкомолекулярные вещества (иначе, неполные, неиммуногенные антигены), неспособные сами по себе индуцировать синтез антител, но способные взаимодействовать со специфическими антителами (гомологичными антителами). Гаптены можно рассматривать как детерминанты, отделенные от молекулы-носителя*. Для того чтобы гаптены могли стимулировать образование антител, они должны быть конъюгированы с белком, т.е. присоединены к какой-либо более крупной молекуле (см. **Антигены**).

*Обычно под гаптенами подразумевают химически синтезированные антигены.

ГАПТОГЛОБУЛИН (гаптоглобин). От греч. hapto – *прикреплять*, *привязывать*, лат. globula – *шарик* и prote(in) – *белок* (глобин). Белок плазмы крови из фракции α_2-глобулинов; по химическому строению относится к *протеогликанам*. Связывает гемоглобин и препятствует выделению его с мочой почками (различные формы гаптоглобулина связываются с α- и ß-цепями молекулы Hb).

ГАРВЕЙ УИЛЬЯМ. Harvey (1578–1657). Знаменитый английский врач, анатом, хирург и первый эмбриолог, основоположник научных представлений о системе кровообращения (о большом и малом кругах кровообращения, строении и функции сердца). Ему принадлежит крылатое и точное выражение: «Omne vivum ex ovo» («Все живое – из яйца»).

ГАСТРИКСИН. От англ. gastric – *желудочный* < греч. gaster – *желудок* и пеп(син). Протеаза желудочного сока с оптимумом pH для активности около 3,0.

ГАСТРИНЫ (gastrins). От греч. gaster (gastros, gastric) – *желудок*, *относящийся к желудку*. Общее название желудочных гормоноподобных пептидов – локальных регуляторов желудочной секреции*. Образуются в слизистой оболочке пилоро-антральной (привратниково-пещерной) области желудка в виде неактивного предшественника *прогастрина*, активация которого происходит под действием соляной кислоты. *Гастрины* всасываются в кровь и поступают к клеткам желудочных желёз, стимулируя их секреторную активность (особенно активность *париетальных*, или *обкладочных,* клеток)**. К тому же гастрины стимулируют ещё и аппетит (см. **Антральный**).

*Их называют также «*пилорическими гормонами*».

*Париетальные клетки желёз желудка секретируют чистую соляную кислоту (HCl).

ГАСТРИТ. От греч. gaster (gastros) – *желудок* с добавлением суффикса «ит», указывающего на воспаление*. Воспаление слизистой оболочки желудка.

*Подобным образом образованы слова: *тонзиллит*, *бурсит*, *мастит*, *колит* и т.д.

ГАУСТРЫ. От лат. haustus – *черпание*, *питьё, втягивание* < haurio – *вбирать в себя*, *поглощать*. Карманообразные полости (вздутия) ободочной кишки.

ГЕЛИКОТРЕМА. От греч. helikos – *спираль* и trema – *отверстие* (англ. a hole – *дыра*). Отверстие полулунной формы у верхушки улитки внутреннего уха, через которое сообщается барабанная лестница и лестница преддверия.

ГЕЛОМА. От греч. helos – *головка гвоздя* (англ. nail) и oma – *опухоль*. Мозоль, натоптыш.

ГЕМАГГЛЮТИНОГЕНЫ (агглютиногены). От греч. haima – *кровь*, genan – *порождать* и лат. agglutinatio – *склеивание*. Отсюда *гемагглютиногены* – буквально: «*порождающие склеивание крови*». Специфические гликолипиды мембран эритроцитов, обладающие антигенными свойствами. С ними реагируют специфические антитела плазмы – *агглютинины* (*изогемагглютинины*), относящиеся к фракции γ-глобулинов. При взаимодействии с гемагглютиногенами антитела образуют «мостики» между эритроцитами, в результате чего они склеиваются (см. **Гемолиз**). В крови каждого человека присутствует свой индивидуальный набор эритроцитарных агглютиногенов. В настоящее время известно около 400 эритроцитарных антигенов (агглютиногенов), дающих невообразимо большое число комбинаций.

ГЕМАНГИОБЛАСТОМА. От греч. haima – *кровь*, angeion – *сосуд*, blast – *росток* и oma – *опухоль*. Доброкачественная опухоль мозжечка, состоящая из капилляров. Синонимы: *ангиоретикулёма*, *ангиоглиома*, *ангиома капиллярная гиперпластическая*, *ангиома эпителиальная*, *киста Линдау*.

ГЕМАНГИОМА. От греч. haima – *кровь*, angeion – *сосуд* и oma – *опухоль*. Врождённая сосудистая аномалия, при которой клетки эндотелия в результате усиленной пролиферации образуют скопления, напоминающие опухоль красного цвета. *Гемангиомы* чаще встречаются в коже и подкожной клетчатке. Синоним – *сосудистый невус*. При *капиллярных гемангиомах* опухолевый клубочек состоит из сплетения капилляров, отделенных друг от друга тонкими прослойками ретикулярной ткани. *Кавернозная гемангиома* (сосудистая) состоит из крупных полостей, наполненных кровью (наподобие пещеристой эректильной ткани); их стенка построена из эндотелия. Склерозирующая гемангиома – *дерматофиброма*. Синоним – *кавернома*, *кавернозная ангиома*.

ГЕМАНГИОМА СЕНИЛЬНАЯ (старческая). Узелок красного (или тёмно-красного)

цвета, возникший в результате слабости сосудистой стенки. Встречается у лиц в возрасте старше 30 лет. Синоним (англ.) – *cherry angioma*.

ГЕМАНГИОМАТОЗ. От греч. haima – *кровь*, angeion – *сосуд*, oma – *опухоль* и -osis – *состояние*. Состояние, характеризующееся наличием множественных гемангиом. Синоним – *ангиоматоз.*

ГЕМАНГИОФИБРОМА. От греч. haima – *кровь*, angeion – *сосуд*, лат. fibra – *волокно* и греч. oma – *опухоль*. Гемангиома с развитой фиброзной стромой. Синонимы: *ангиома склерозирующая*, *ангиофиброма*.

ГЕМАНГИОЭНДОТЕЛИОМА. От греч. haima – *кровь*, angeion – *сосуд*, endothelium – *эндотелий* и oma – *опухоль*. 1. Опухоль (доброкачественная), возникающая из кровеносных сосудов. 2. Многочисленные клетки эндотелия, лежащие одиночно, группами или в виде сосудоподобных образований.

ГЕМАТОИДИН. От греч. hema < haima – кровь и eidos – *сходство*. Пигмент, образующийся внутриклеточно из гемоглобина; не содержит железа и похож на билирубин. Его ещё называют «кристаллами крови».

ГЕМАТОКРИТ. От греч. haematinus – *кровяной* < haima – *кровь* и krites (kritikos) – *определяющий*, *судья*, *оценщик*, *отбор*, *выбор.* 1. Часть объёма крови, приходящаяся на долю клеток. В норме *гематокрит* взрослого мужчины 0,44–0,46, а женщины – 0,41–0,43. Синоним – *гематокритное число*. 2. Прибор (центрифуга) для определения соотношения объёмов плазмы крови и её форменных элементов.

ГЕМАТОЛОГИЯ. От греч. haima – *кровь* и logos – *наука*. Раздел медицины, изучающий гистологию, физиологию, патологию, семиотику и терапию болезней крови и кроветворной ткани.

ГЕМАТОМА. От греч. haima – *кровь* и oma – *вздутие*. Полость, заполненная вытекшей и свернувшейся кровью. Локализованная масса экстравазированной свернувшейся крови (возникает в результате кровоизлияния). Различают гематомы (или геморрагии): интрамуральную (внутристеночную), субдуральную, эпидуральную (экстрадуральную). Синоним – *опухоль кровяная*.

ГЕМАТОПОЭЗ. От греч. haima – *кровь* и poiesis – *творение*. Процесс кроветворения. Синонимы: *гемопоэз, гемогенез*, *миелопоэз.*

ГЕМАТОСТАКСИС. От греч. haima – *кровь* и staxis – *капанье*, *просачивание*. Спонтанное кровотечение (кровоточивость), возникающее при некоторых заболеваниях крови.

ГЕМАТОЭНЦЕФАЛИЧЕСКИЙ БАРЬЕР*. От греч. haima – *кровь* и греч. enkephalos – *мозг*. Понятие, отражающее феномен предотвращения поступления из крови в головной мозг патогенных агентов и токсичных веществ, в том числе и лекарственных препаратов. С другой стороны, гематоэнцефалический барьер препятствует поступлению в кровь нейротрансмиттеров (нейромедиаторов), вырабатываемых нейронами**. Барьер расположен в стенках кровеносных сосудов мозга и создается клетками эндотелия, которые в сосудах головного и спинного мозга соединены друг с другом значительно плотнее (так называемые «плотные контакты»), чем в других сосудах тела. Разнообразные каналы в мембранах эндотелия осуществляют транспортировку, пропуская одни вещества и задерживая другие. В то же время через стенки эндотелия проходят клетки белой крови, обеспечивающие функцию защиты мозга от инфекций. Кроме клеток эндотелия барьер формируется и другими клетками, которые окружают сосуды мозга своеобразным чехлом и селективно пропускают различные соединения. Капилляры мозга оплетены *перицитами* и *астроцитами*, обеспечивающими взаимодействие крови, эндотелия и нейронов. В свою очередь чехол из этих клеток окружают клетки микроглии, которая участвует в незамедлительной починке повреждённых капилляров и восстановлении гематоэнцефалического барьера ещё до того, как восстановится слой клеток эндотелия. Синоним – *нервно-сосудистый блок*.

*Открыт в конце XIX в. немецким биохимиком и врачом Паулем Эрлихом (1854–1915, Нобелевская премия 1908 г. за создание *сальварсана* – препарата для лечения сифилиса) в процессе проведения экспериментов по окрашиванию тканей.

**Гематоэнцефалический барьер формируется на 2-й неделе после рождения ребёнка; в то же время он отсутствует на сосудах воротной системы гипофиза в области *срединного возвышения* гипофизарной ножки (*eminentia mediana*), где заканчиваются терминали гипоталамических нейронов, выделяющих регуляторные нейропептиды.

ГЕМАТУРИЯ. От греч. haima – *кровь* и uron – *моча*. Наличие эритроцитов в моче. Синоним – *гемацитурия* (истинная гематурия).

ГЕМЕРАЛОПИЯ. От греч. hemera – *день*, alaos – *слепой* и opsis – *зрение*. Нарушение сумеречного зрения (зрения при пониженной освещённости) вследствие гиповитаминоза (авитаминоза) ретинола (витамина А). Синонимы: «*куриная слепота*», *слепота ночная*, *никталопия*, *скотопическое зрение* (см. **Скотопические глаза** в разделе «**Зоология**»).

ГЕМИАНОПСИЯ. От греч. hemi – *полу*, an – отрицательная частица и opsis – *зрение*. Поражение зрительного анализатора, приводящее к «половинчатому зрению» – выпадению одной из двух половин поля зрения на одном или обоих глазах. Синоним – *гемианопия*.

ГЕМИАНОСМИЯ. От греч. hemi – *полу*, an – отрицательная частица и osmia – *чувство запаха*. Односторонняя потеря обоняния.

ГЕМИКАРДИЯ. От греч. hemi – *полу* и kardia – *сердце*. Врождённое недоразвитие левой или правой половины сердца, при котором разви-

ты только две его камеры. Синоним – «двухкамерное сердце».

ГЕМИПАРЕЗ. От греч. hemi – *полу* и paresis – *ослабление*. Неполный паралич с одной стороны тела.

ГЕМИПЛЕГИЯ. От греч. hemi – *полу* и plegia – *удар, паралич* (англ. striking). Односторонний паралич.

ГЕМОБЛАСТОЗ. От греч. hemoblastosis, где haima – *кровь*, blast – *росток* и osis – *состояние*, *положение*. 1. Состояние кроветворной ткани с повышенной пролиферативной активностью. 2. Обобщенное название опухолей, возникающих из кроветворных клеток. Синоним – *гемогистобластозы*.

ГЕМОГЛОБИНЕМИЯ. От «гемоглобин», греч. haima – *кровь* и -ia – *состояние*, *условия*. Присутствие в плазме крови свободного гемоглобина (Hb).

ГЕМОГЛОБИНОПАТИИ. От «гемоглобин» и греч. pathos – *страдание*. Заболевания крови, обусловленные генетической патологией (дефектами) гемоглобина.

ГЕМОГЛОБИНУРИЯ. От «гемоглобин», греч. uron – *моча* и -ia – *условия*. Переход гемоглобина в мочу при интенсивном гемолизе эритроцитов (окрашенная красным или тёмно-красным цветом моча). *Гемоглобинурия* – грозный признак внутрисосудистого *гемолиза*. Гемоглобинурия может возникать по разным причинам: 1) благодаря наличию холодовых ауто-АТ Доната – Ландштайнера; 2) в результате инфекции у детей – эпидемическая гемоглобинурия, сопровождающаяся цианозом; 3) при отравлениях или инфекциях – токсическая; 4) при чрезмерных физических нагрузках – «маршевая», впервые описанная у солдат.

ГЕМОДИАЛИЗ. От греч. haima – *кровь* и dialysis – *разложение*, *разделение*. Удаление из крови низкомолекулярных соединений путём их диффузии через полупроницаемые мембраны (аппараты «искусственная почка»). Применяется при почечной недостаточности или острых отравлениях.

ГЕМОКЛАЗ. От греч. haima – *кровь* и klasis – *разрушение, поломка*. Разрушение (разрыв) или *гемолиз* эритроцитов.

ГЕМОКОНИОЗ. От греч. haima – *кровь*, konia – *пыль, песок* и -osis – *состояние*, *положение*. Состояние, при котором в крови содержится большое количество *гемоконий* – мелких частиц, представляющих собой липидные фракции, связанные с фрагментами стромы разрушенных эритроцитов.

ГЕМОЛИЗ. От греч. haima – *кровь* и lysis – *растворение*, *разрушение*. Процесс разрушения эритроцитов, следующий за их агглютинацией (склеиванием) при переливании несовместимой по групповой принадлежности крови или под действием некоторых *веществ-гемолитиков* (*гемолизинов*). Гемолиз может также возникнуть под воздействием различных лекарственных соединений в случае генетически обусловленной недостаточности у индивида активности фермента глюкозо-6-фосфат-дегидрогеназы эритроцитов. Явление характерно для представителей народов Средиземноморья и Юго-Восточной Азии, у которых активность фермента может быть снижена до 20 % от нормы. Вследствие распада эритроцитов у таких лиц на фоне лекарственного лечения возникает гемолитическая анемия и желтуха. Синонимы: *эритроцитолиз*, *эритролиз*, *гематолиз*.

ГЕМОЛИЗИНЫ. От греч. haima – *кровь* и lysis – *растворение*, *разрушение*. Вещества (в том числе белки), вырабатываемые живыми существами, способные вызывать разрушение эритроцитов (эритроцитолиз) с выходом гемоглобина (возникновение «лаковой крови»). *Гемолизины* присутствуют в ядах многих змей и членистоногих. *Гемолизины* также образуются при взаимодействии с антигенами на поверхности эритроцитов (сенсибилизирующих) комплементсвязывающих АТ (возникновение комплекса АТ-клетка с последующей фиксацией на нем комплемента и лизисом клетки) (см. **Цитолизины**). Синоним – *эритролизины*.

ГЕМОЛИТ. От греч. haima – *кровь* и lithos – *камень* (англ. a stone). Бляшка на (в) стенке кровеносного сосуда. Внутристеночный конкремент.

ГЕМОЛИТИКИ. От греч. haima – *кровь* и lysis – *растворение*, *разрушение*. Вещества, вызывающие гемолиз, например, производные гидразина, бертолетовая соль ($KClO_3$), мышьяковистый водород (AsH_3*). Гемолитики из медикаментов – это сульфаниламиды, фенацетин, хинин. Синоним – *гемолизины*.

*Антидот AsH_3 – *антарсин*, созданный в 1966 г. и получивший в последствии новое название *мекаптид*.

ГЕМОПАРАЗИТЫ. От греч. haima – *кровь* и «паразиты». Общее название микроорганизмов, обитающих в крови жертвы.

ГЕМОПАТИЯ. От греч. haima – *кровь*, pathos – *страдание* и -ia – *условия*. Любое заболевание (а также отклонение от нормы) крови и кроветворной ткани.

ГЕМОПОЭЗ. От греч. haima – *кровь* и poiesis – *творение*, *творчество*. Кроветворение. Образование и развитие кроветворных клеток (форменных элементов). Синонимы: *гематогенез*, *гемогенез*, англ. sanguification – *кроветворение*.

ГЕМОПРЕЦИПИТИН. От греч. haima – *кровь* и лат. praecipitatio – *сбрасывание вниз*. Антитела, образующие преципитаты с антигенным материалом из эритроцитов.

ГЕМОРРАГИЯ (Haemorrhagia). От греч. haima – *кровь*, rhegnymi – *рвать* и -ia – *условия*. Кровотечение, или *экстравазат* (от лат. extravasatio), – истечение крови из кровеносного сосуда. В результате кровоизлияния формируется *гематома*. Кровотечение от разрыва сосуда – haemorragia per

rhexin. От разъедания сосуда – *haemorragia per diabrosin*. Диапедезное кровотечение – haemorragia per diapedesin, где греч. слово diapedao означает *переходить*, *проскакивать*. Мелкие точечные (punctate) кровотечения называются *петехиями* (см. **Петехии**). При большом их количестве говорят о *пурпуре*. Кровохарканье из лёгких – *гемопноэ* (гемофтизис), кровотечение из матки – *метроррагия*. Кровотечение в почечную лоханку приводит к *гематурии* (кровавой моче). Синонимы: *геморрея* (англ. bleeding – *кровотечение*).

ГЕМОРРОЙ. От греч. haima – *кровь* и rheo – *теку*. Широко распространённое заболевание венозных (*кавернозных)* сосудов. Название происходит от латинского слова caverna – *полость*) нижнего отдела кишечника. Заболевание связано с застоем крови и варикозным расширением вен.

Старославянское, очень звонкое название геморроя – *почечуй*. В XIX в. геморрой образно и эвфемистично называли «афедроновыми болячками». Трещины в заднем проходе, часто связанные с геморроем, имеют средневековое народное название – *рагадии*.

ГЕМОРРОИД. От греч. haima – *кровь*, rheo – *теку* и eidos – *сходство* (англ. pile – *геморроидальная шишка*). Геморроидальный узел – варикозный участок, участок гиперплазии сосудистой ткани в виде узла (обычно на широкой ножке). Варикозное расширение геморроидальных вен с гиперплазией ткани в виде узлов, располагающихся снаружи сфинктера под кожей около анальной области или изнутри в подслизистой оболочке дистального отдела ампулы прямой кишки.

ГЕМОСТАЗ. От греч. haima – *кровь* и stasis – *остановка*, *стояние*. 1. Остановка кровотока, кровотечения. 2. Прекращение кровообращения в каком-либо участке. Так называемый *первичный гемостаз* обусловлен сужением сосудов и их механической закупоркой агрегатами тромбоцитов и эритроцитов, застревающих в сетях фибрина (процесс тромбирования). Образование тромба обеспечивается физиологическими взаимодействиями, в которые вовлечены эндотелиальные клетки кровеносных сосудов, тромбоциты и ряд определённых белков крови (см. **Фибриноген** и **Фибрин**).

ГЕМОТРАНСФУЗИЯ. От греч. haima – *кровь*, transfusio – *переливание* и -ia – *условия*. Процедура переливания крови.

ГЕМОФИЛИЯ. От греч. haima – *кровь*, philia – *любовь*, *склонность* и -ia – *условия*. Наследственное заболевание, передающееся по женской линии (через Х-хромосому) и проявляющееся повышенной кровоточивостью, обусловленной генетическими дефектами системы свёртывания крови. Различные формы гемофилий объясняются недостатком в плазме крови разных факторов системы свёртывания (глобулинов свёртывания). Классическая гемофилия А (синдром Виллебрандта) встречается у мужчин с частотой 0,01 % и обусловлена мутацией в гене фактора свёртывания VIII (обычно отмечают аутосомно-доминантный тип наследования). Носителями мутантного гена являются женщины, но заболевание проявляется у мальчиков. В 30 % случаев гемофилия А возникает как вновь приобретённое заболевание, вызванное мутацией, произошедшей в половых клетках (сперматозоиде или яйцеклетке) перед оплодотворением. Гемофилия В наследуется по рецессивному типу, также сцеплена с Х-хромосомой и связана с мутациями в гене фактора Кристмаса (фактора IX) (см. **Коагулопатия**). Наконец, гемофилия может быть обусловлена мутациями в гене фактора VIIa.

Принято считать, что гемофилия определила судьбу русского и испанского престолов и в России аукнулась «распутинщиной» и последовавшей за ней февральской революцией.

ГЕМОХРОМАТОЗ. От греч. hemochromatosis, где haima – *кровь*, chroma – *цвет* и -osis – *состояние*, *положение*. Заболевание, обусловленное нарушениями метаболизма железа, которое обычно долгие годы не проявляется клинически даже на фоне повышенного содержания железа в крови*. Гемохроматоз характеризуется повышенной всасываемостью железа из желудочно-кишечного тракта с последующим отложением в виде *гемосидерина* в печени, поджелудочной железе, сердце, коже и других органах, что, в свою очередь, вызывает их поражение. И если в норме в организме содержится около 5 г железа, то при гемохроматозе его содержание может возрастать в 5–6 раз. Различают первичный (наследственный) аутосомно-рецессивный *гемохроматоз* и вторичный, развивающийся при приёме железосодержащих препаратов или при повторных гемотрансфузиях. При наследственном заболевании обнаруживаются мутации в гене, кодирующем белок HFE* (см. **Мутации-основатели** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**). Синонимы: *пигментный цирроз печени*, *бронзовый диабет*, *сидерофилия*, *синдром Труазье – Ано – Шоффера*.

*Эффективный способ лечения гемохроматоза заключается в снижении его содержания в пище и применении кровопускания (флеботомии).

**Белок HFE – гомолог белков главного комплекса гистосовместимости (MHC, у человека соответственно, HLA) класса I, относящихся к трансплантационным антигенам.

ГЕНИТАЛИИ. От лат. genitalis – *относящийся к рождению* (genitor, gigno – *отец*, *родитель*). Наружные половые органы (как мужские, так и женские).

ГЕНУИННЫЙ. От лат. genuinus < geno – *природный*, *истинный*. Самопроизвольный, врождённый (о первично возникающих или врождённых болезнях). Например, *генуинная эпилепсия*, когда нет никаких причин предполагать первичное заболевание мозга, вызывающее эпилепсию. Синоним – *идиопатический*.

ГЕОД. От греч. gë (gëo) – *земля* и eidos – *сходство*. 1. Пространство, заполненное лимфой. 2. Пространство вблизи суставной части кости, напоминающее кисту (рентгенологически выявляется при подагре).

ГЕПАРИН. От греч. hepar – *печень*. Естественный антикоагулянт*, содержащийся во многих тканях (печень, лёгкие), постоянно циркулирующий в крови и препятствующий её свёртыванию в сосудах. Представляет собой смесь полисульфатированных эфиров глюкозоаминогликанов (мукополисахаридов). Особенно много гепарина содержится в тучных клетках и базофилах. Гепарин подавляет образование и действие *тромбина*, формируя комплекс с *антитромбином* III (действует как антитромбин и антипротромбин, подавляя агглютинацию тромбоцитов и образование тромбов). Наконец, гепарин способен связывать токсические вещества в тканях.

*Противосвёртывающее (антидотное) действие гепарина подавляют протамины, образующие с гепарином малодиссоциирующие комплексы (см. **Протамины** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

ГЕПАТАЛГИЯ. От греч. hepar (hepatos) – *печень*, algis – *боль* (англ. a pain) и -ia – *условия*. Печёночная боль. Синоним – *гепатодиния* (hepatodynia).

ГЕПАТАРГИЯ. От греч. hepar (hepatos) – *печень*, ergon – *работа* и -ia – *состояния*. Печёночная недостаточность.

ГЕПАТИКОЛИТОТРИПСИЯ. От греч. hepatikos – *печёночный*, lithos – *камень*, tripsis – *переваренный* и -ia – *условия*, *состояние*. Разрушение желчных камней в печёночном протоке без операционного вмешательства с помощью литотриптора.

ГЕПАТИТ. От греч. hepar (hepatos) – *печень* и суффикса «ит», указывающего на воспаление. Воспаление печени различной этиологии (токсическое или вирусное). Различают гепатиты инфекционные*: 1. *Вирусный гепатит типа А* фекально-орального пути заражения с выраженной желтухой (иктеричностью склер, ладоней, кожи), вызывается вирусом гепатита А, с коротким инкубационным периодом. Гепатит А подразделяют: а) на *активный хронический гепатит*, сопровождающийся хроническим воспалением в области ворот и распространяющийся на паренхиму печени. Приводит к постгепатитному циррозу и б) безжелтушный вирусный гепатит – относительно умеренный гепатит. 2. *Вирусный гепатит типа В*, инфекция с длительным инкубационным периодом, вызываемая вирусом гепатита В. Заражение происходит при контакте инфекционного материала с кровью. Нет перекрёстного иммунитета с гепатитом А. Синонимы: *сывороточный* (serum H), *парентеральный*, *посттрансфузионный*, *инокуляционный*, «желтуха шприцевая» и «желтуха прививочная». 3. Посттрансфузионный «не-А» и «не-В» гепатит (NANB). Вызывается инфекционным агентом, отличающимся по антигенам от вирусов гепатита А и В, протекает умереннее гепатита В. 4. Вирусный гепатит типа D (дельта-гепатит). Вызывается человеческим дельта-вирусом. Встречается в форме коинфекции (одновременное наличие вирусов В и D) и суперинфекции (на фоне инфекции вирусом В происходит заражение вирусом D), что приводит к возникновению очень тяжёлого хронического гепатита.

*Инфекция протекает с лихорадкой, желтухой, тошнотой и рвотой, с воспалением печени и некрозом гепатоцитов.

ГЕПАТИЧЕСКИЙ. От греч. hepatikos – *печёночный*. Относящийся к печени.

ГЕПАТОБЛАСТОМА. От греч. hepar (hepatos) – *печень*, blast – *росток* и oma – *опухоль*. Злокачественная опухоль, чаще возникающая у детей и состоящая из эмбриональной ткани (напоминает эмбриональную или фетальную печень) с примесью холангиоцеллюлярных клеточных элементов. Синонимы: *гепатоцеллюлярный рак, холангиоцеллюлярный рак, гепатоклеточный рак*.

ГЕПАТОИДНЫЙ. От греч. hepar (hepatos) – *печень* и eidos – *сходство*. Напоминающий печёночную ткань. Например, ткань, возникающая при *гепатизации* (изменения в лёгких при сливной пневмонии).

ГЕПАТОКАРЦИНОМА. От греч. hepar (hepatos) – *печень*, karkinoma – *раковая опухоль*. Злокачественная гепатома. Синоним – *гепатоцеллюлярный рак*.

ГЕПАТОЛИТ. От греч. hepar (hepatos) – *печень* и lithos – *камень*. Печёночный камень (желчный конкремент).

ГЕПАТОЛИТИАЗ. От греч. hepar (hepatos) – *печень* и lithiasis – *желчекаменная болезнь*. Наличие в печёночных протоках конкрементов (*гепатолитов*).

ГЕПАТОМА. От греч. hepar (hepatos) – *печень* и oma – *опухоль*. Аденома печёночно-клеточная. *Злокачественная гепатома* – раковая опухоль гепатоклеточного происхождения (происходящая из печёночной паренхимы).

ГЕПАТОМЕГАЛИЯ. От греч. hepar (hepatos) – *печень*, megas – *большой* и -ia – *условия*. Увеличение печени. Синоним – *мегалогепатия*.

ГЕПАТОПРОТЕКТОРЫ. От греч. hepar (hepatos) – *печень* и лат. protector – *защитник*. Вещества, препараты, средства, защищающие печень от токсических алиментарных воздействий (алкогольных, лекарственных, наркотических), препятствующие жировой дистрофии и нарушениям липидного обмена печени. К таким препаратам, например, относятся «Эссливер» и «Эссенциале», содержащие эссенциальные (от лат. essentia – *сущность*) фосфолипиды (фосфатидилхолин, фосфатидилэтаноламин).

ГЕПАТОТРОПНЫЙ. От греч. hepar (hepatos) – *печень* и tropos – *поворот*. Нормализующий портальный кровоток и оказывающий благоприятное действие на печень. Синоним – *гепатопетальный*.

ГЕПАТОФУГАЛЬНЫЙ. От греч. hepar (hepatos) – *печень* и лат. fuga – *бегство*, *избегание*. В направлении от печени (например, гепатофугальный кровоток).

ГЕПАТОХОЛАНГИТ. От греч. hepar (hepatos) – *печень*, chole – *желчь* и суффикса «ит», указывающего на воспаление. Одновременное воспаление печени и желчных протоков (см. **Холангит**).

ГЕПАТОЦЕЛЛЮЛЯРНЫЙ РАК. От греч. hepar (hepatos) – *печень* и лат. cella – *каморка*, *клетка*. Гепатоклеточный рак – самая распространённая форма рака печени, возникающего из гепатоцитов. Основной этиологической причиной являются вирусы гепатита группы В. Выявлен также повышенный риск возникновения этой формы рака при курении, особенно в сочетании с алкоголем.

В 2012 г. была предпринята успешная попытка лечения рака печени у пациентов с прогрессирующей формой с помощью ослабленного и генетически модифицированного вируса коровьей оспы JX-594 (вакцина под названием *Pexa-Vec*). Генно-инженерные изменения этого вируса, в том числе введение в его геном цитокина GM-CSF*, привели к тому, что он приобрёл способность убивать раковые клетки, т.е. стал *онколитическим* вирусом. Синоним – *гепатоцеллюлярная карцинома*.

*GM-CSF – *гранулоцитарно-макрофагальный колоние-стимулирующий фактор*, действующий как фактор роста лейкоцитов.

ГИПЕРТЕРМИЯ. От греч. hyper – *над*, *сверху*, therme – *тепло* и -ia – *условия*. Образование избыточного количества тепла в организме, сопровождающееся повышением температуры тела. Связано с разобщением процессов окислительного фосфорилирования и переноса электронов в цепи электронного транспорта (ЦЭТ) под воздействием бактериальных или искусственно вводимых пирогенов*. Как симптом гипертермия характерна для многих инфекционных и воспалительных заболеваний.

**Искусственная гипертермия* (пиротерапия) – гипертермия, вызванная введением пирогенов. *Злокачественная гипертермия* возникает в результате мутаций в гене, кодирующем изоформу рианодинового рецептора, характерного для скелетных мышц, что вызывает аберрантный выход кальция из внутриклеточных депо (саркоплазматического ретикулума). При этом у больных внезапно резко поднимается температура, сопровождающаяся мышечной ригидностью (генерализованной мышечной контрактурой). У генетически чувствительных лиц гипертермия, сопровождающаяся серьёзными метаболическими нарушениями, особенно легко возникает под воздействием халотана и сукцинил холина, а также некоторых анестетиков и мышечных релаксантов. Синоним – *молниеносная гиперпирексия*.

ГЕРИАТРИЯ. От греч. heron – *старик* и iatreia – *лечение*. Раздел медицины, изучающий особенности проявления и лечения заболеваний у лиц старческого возраста.

ГЕРОНТОЛОГИЯ. От греч. heron(tos) – *старик* и logos – *учение*. Раздел медико-биологической науки, изучающий процессы старения человека, а также пути и способы продления и сохранения активной жизни.

ГЕРОПРОТЕКТОРЫ. От греч. heron(tos) – *старец* и лат. protector – *защитник*. Вещества разнообразной химической природы, различающиеся по физиологической активности, замедляющие процессы старения. К апробированным в клинических условиях геропротекторам относятся следующие соединения: гормон эпифиза мелатонин, вытяжка из эпифиза – эпиталамин (пептиды эпифиза), антидиабетические бигуаниды (например, фенформин, буформин), некоторые нейротропные препараты (в частности, L-ДОФА), янтарная кислота, ингибитор моноаминооксидазы депринил.

ГЕСТАГЕНЫ. От лат. gestatio – *беременность* (вынашивание плода) < gestatus (gesto) – *ношение*, *переноска* и греч. genan – *порождать*. Синтетические стероидные гормоны, оказывающие прогестагенный эффект на матку. Обычно их назначают для сохранения беременности при угрозе самопроизвольного выкидыша. Однако эти вещества оказывают *маскулинизирующее* действие на женский плод (у новорождённых девочек обнаруживаются признаки мужского пола). Синонимы: *прогестины, прогестагены*.

ГЕТЕРОАНТИСЫВОРОТКА (heteroantiserum). От греч. heteros – *другой*, anti – *против* и лат. serum – *сыворотка*. Антисыворотка, получаемая от одного вида животных против антигенов другого вида.

ГЕТЕРОКИНЕТИЧНОСТЬ. От греч. heteros – *другой* и kinetikos – *приводящий в движение*. Термин, отражающий неодинаковую скорость развития возрастных изменений в различных тканях, органах и системах органов отдельного организма.

ГЕТЕРОТОПНОСТЬ. От греч. heteros – *другой* и topos – *место*. Термин для обозначения неодинаковой выраженности процесса старения в различных органах одного и того же организма.

ГЕТЕРОТОПНЫЙ. От греч. heteros – *другой* и topos – *место*. Буквально: *расположенный не на своём месте*, ненормально расположенный. Например, *гетеротопные* очаги возбуждения (пейсмекеры второго и третьего порядка) в проводящей системе сердца, возникающие при вышележащих блокадах.

ГЕТЕРОТРАНСПЛАНТАЦИЯ (ксенотрансплантация). От греч. heteros – *другой*, лат.

trans – *через* (перенос) и planta – *растение*. Перенос (пересадка) органа, части органа и ткани от донора реципиенту с лечебной целью. В 60-е гг. XX в. хирургом-трансплантологом из Питтсбургского университета Томасом Старцлом (Thomas E. Starzl) впервые были проведены операции по пересадке почек павиана шестерым пациентам. Ни один орган так и не прижился, и все операции закончились неудачей. Старцл является также пионером по применению иммуносупрессантов после проведения операций по трансплантации органов.

ГИАЛИНОЗ. От греч. hyalos – *стекло* и -osis – *состояние*, *положение*. Форма белковой дистрофии.

ГИБЕРНАЦИЯ*. От лат. hibernatio – *зимняя спячка*, *зимовка* < hiberno, hibernu – *зимовать*. 1. Зимняя спячка, состояние глубокого угнетения всех жизненных процессов у некоторых гомойотермных животных, позволяющее переживать неблагоприятный сезон, когда пища становится мало доступной. Гибернация характерна для насекомоядных и многих грызунов. На *гибернацию* очень похоже *холодовое оцепенение* пойкилотермных животных (см. **Эстивация**). Гибернация может быть и суточной, например у колибри, летучих мышей и насекомоядной этрусской мыши**. 2. Искусственно вызванное состояние замедления жизнедеятельности организма, напоминающее зимнюю спячку у некоторых видов гомойотермных животных (зимоспящих или *гибернирующих* животных). Вызывается сочетанием нейроплегии и умеренной гипотермии (достигается применением нейролептиков*** и других веществ, подавляющих механизмы нейроэндокринных реакций). Применяют при тяжёлых хирургических вмешательствах, особенно в нейро- и кардиохирургии, а также при шоке.

*Термин, введённый в патофизиологию французским учёным Анри Лабори (Henri Laborin, 1952, 1955).

**Масса взрослого животного не превышает 1,5 г, поэтому мышь вынуждена для поддержания обмена веществ непрерывно питаться.

***Например, фенотиазинов (ларгактил, фенерган, аминазин).

ГИГИЕНА. От греч. hygieinos – *приносящая здоровье*. Наука (раздел медицины), изучающая условия жизни и труда, влияющие на здоровье и жизнедеятельность человека. В бытовом смысле под гигиеной подразумевают поддержание чистоты тела и жилища.

«ГИГИЕНИЧЕСКАЯ ГИПОТЕЗА». Гипотеза, согласно которой повышенная распространённость в развитых странах болезней цивилизации, в частности аллергии, объясняется резким снижением уровня контактности людей в детском возрасте с различными патогенами, в результате чего иммунная система не формируется (не созревает) должным образом. Эта же причина может лежать и в основе развития определённых форм рака, ассоциированных с некоторыми вирусами. Так статистические данные показывают, что злокачественной мультиформной глиобластомой мозга заболевают чаще люди материально обеспеченные, выросшие в семьях с высоким уровнем гигиены. В рамках «гигиенической гипотезы» предполагается, что заражение этих людей цитомегаловирусом (ЦМВ)*, ассоциированным с развитием опухоли, происходит не в детстве, а много позже, и в результате иммунная система таких пациентов оказывается «необученной». Отсюда следует, что *чистота далеко не всегда – залог здоровья*, скорее, наоборот.

*Цитомегаловирусом инфицированы 80 % людей.

ГИДАТИДНЫЕ КИСТЫ. От греч. hydatis – *водяная капля* (водяной пузырёк) и cyst – *пузырь*. Водянистые пузыри, образующиеся в печени при инвазии личинками тениид (цестод), например, эхинококковые кисты (см. **Гидатида** и **Тениды** в разделе **«Зоология»**).

ГИДРОНЕФРОЗ. От греч. hydôr – *вода* и nephron – *почка*. Гидронефроз может быть одно- или двусторонним в результате *атрезии* (см. **Пороки развития**) или перегиба мочеточника при эктопии почки.

ГИДРОЦЕФАЛИЯ. От греч. hydôr – *вода*, kephalon – *голова* и -ia – *условия*. Водянка головного мозга у новорождённых. Возникает на почве нарушения оттока ликвора (цереброспинальной жидкости) или его гиперпродукции сосудистыми сплетениями желудочков. Гидроцефалия может быть также вызвана генетическими нарушениями формирования хрящевого черепа (его укороченностью), в результате чего мозг оттесняется кверху и препятствует нормальному оттоку ликвора.

ГИМЕН. От греч. hymen* – *плёнка*. Девственная плева. Складка слизистой оболочки, имеющая соединительнотканную основу и прикрывающая входное отверстие во влагалище. Содержит нервы и кровеносные сосуды.

*До XVII в. слово *гимен* употреблялось очень широко и обозначало *шкурку*, *кожицу* и *брачную церемонию*. Термин *гимен в значении плёнка, закрывающая вход во влагалище*, стал впервые использоваться в Англии с 1615 г. Кстати, бог брака в греческой и римской мифологии носил имя *Гименей*.

ГИНАНДРИЯ. От греч. gyne (gynaikos) – *женщина*, andros (aner) – *мужчина* и -ia – *условия*. Состояние, при котором у женщины проявляются мужские вторичные половые признаки (узкий таз, грубый голос, растительность на лице). Обусловлено повышенным уровнем тестостерона в крови.

ГИНГИВИТ. От лат. gingiva – *десна* и суффикса «ит», указывающего на воспаление. Воспаление дёсен различной этиологии, приводящее к их дистрофии.

ГИНЕКОМАСТИЯ. От греч. gyne (gynaikos) – *женщина*, mastos (mazos) – *грудь* и -ia – *условия*. Буквально: «женственная грудь». Эндокринное заболевание у мужчин, характерными внешними признаками которого является двустороннее или одностороннее увеличение молочных желёз. Одна из главных причин заболевания – снижение уровня тестостерона.

ГИППОКАМП. От греч. hippos – *лошадь* и лат. campe – *изгиб*, *поворот*. Структура головного мозга, похожая по форме на морского конька и относящаяся к височному неокортексу, которая функционально связана с памятью, обучением, речью и слухом (восприятием слуховой информации). Место формирования когнитивных функций. Клинические случаи, когда у пациентов по тем или иным причинам был удалён гиппокамп, показывают, что последний, как и медиальная височная доля в целом, нужен для перевода содержимого кратковременной памяти в долговременную память.

Интересно отметить, что создан микрочип, замещающий повреждённую зону C_3 в гиппокампе у крысы и восстанавливающий его работу.

ГИПЕРАЛГЕЗИЯ. От греч. hyper – *через*, *сверх*, algos – *боль* и -ia – *условия*. Повышенная чувствительность к боли. Синонимы: *algesic*, *algetic* (*алгетичный*), *алгестезия*.

ГИПЕРВОЛЕМИЯ. От греч. hyper – *через*, *сверх*, англ. volume (лат. volumen) – *объём* и греч. haima – *кровь*. Аномально повышенный общий объём крови в организме. Синоним – *плетора* (см. **Плетора**).

ГИПЕРГЛИКЕМИЯ. От греч. hyper – *над*, *сверху*, glykos – *сладкий* и -ia – *условия*. Повышенное содержание глюкозы (в просторечии, сахара) в крови. Характерный признак сахарного диабета различной этиологии. Может возникнуть также в состоянии тяжёлого стресса и при действии контринсулярных факторов (глюкокортикоидов, адреналина, соматотропина). Физиологически гипергликемии принадлежит компенсаторная роль.

ГИПЕРЕМИЯ. От греч. hyper – *через*, *сверх*, haima – *кровь* и -ia – *условия*. Избыточное наполнение сосудов какого-либо органа или ткани кровью (например, гиперемия лица – покраснение лица).

ГИПЕРКАПНИЯ. От греч. hyper – *через*, *сверх*, kapnos – *дым* и -ia – *условия*. Повышение содержания и парциального давления двуокиси углерода в артериальной крови. Развивается при дыхании воздухом с повышенным содержанием CO_2, удушении, нарушении дыхания при некоторых заболеваниях лёгких и при отравлении наркотическими веществами. Приводит к учащённому поверхностному дыханию за счёт возбуждения дыхательного центра (см. **Гипокапния**).

ГИПЕРКЕРАТОЗ. От греч. hyper – *над*, *сверху*, keras (kerato») – *рог* и -osis – *состояние*. Локализованная избыточная кератинизация эпидермиса, когда роговой покров расслаивается, образуя обильную перхоть (см. **Питириаз**).

ГИПЕРПАТИЯ. От греч. hyper – *над*, *сверху*, pathos – *страдание* и -ia – *условия*. Постоянные, крайне неприятные, жгучие боли, возникающие при обычных (неболевых) воздействиях на кожу. Возникают как следствие повреждений срединного, седалищного, берцового нерва или шейно-лицевого сплетения. В нейропатологии такие проявления называют *каузалгией*, *синдромом Зудека*, *рефлекторной симпатической дистрофией*, *посттравматическим болевым синдромом*.

ГИПЕРСТЕЗИЯ. От греч. hyper – *над*, *сверху*, eisthesia – *чувство* и -ia – *условия*. Повышенная тактильная чувствительность.

ГИПЕРТИРЕОЗ. От греч. hyper – *над*, *сверху* и thyreos – *щит* (thyreoeides – *щитовидный*, thyroidea – *щитовидная железа*). Избыточное образование гормонов щитовидной железой с увеличением их содержания в крови до токсических концентраций (*тиреотоксикоз*). Тяжёлая форма тиреотоксикоза – болезнь Базедова.

ГИПЕРТОНИЧЕСКИЕ РАСТВОРЫ. От греч. hyper – *сверх*, *выше* и tonos (лат. tonus) – *напряжение*. Растворы с большим осмотическим давлением, чем у плазмы крови (см. **Изотония**). В гипертонической среде клетки теряют воду и сжимаются, что приводит к потере тканями *тургора*.

ГИПЕРТОНИЯ. Повышенное артериальное давление (*гипертензия*). Мультифакториальное заболевание с наследственной отягощенностью. Фактором риска является также избыточный вес. Синоним – *гипертоническая болезнь*.

ГИПЕРТРОФИЯ. От греч. hyper – *сверх*, *выше*, trophe – *питание* и -ia – *условия*. В буквальном смысле, избыточное питание, рост. Чрезмерное увеличение какой-либо части тела, органа, приводящее к нарушению пропорций. Синоним – *плеоназм* (избыток).

ГИПЕСТЕЗИЯ. От греч. (hyp)o – *под* и aisthesia – *чувство* (англ. feeling, sensation). Сниженная чувствительность органа к стимуляции. Синоним – *гипостезия*.

ГИПНОГРАММА. От греч. hypnos – *сон* и gramma – *запись*. Временной график сна, выстроенный по нескольким показателям и позволяющий вычислять различные характеристики сна (время засыпания, продолжительность стадий сна) (см. **Полисомнография**). На базе 42 параметров выводится «универсальный коэффициент сна». Если он меньше 10, то структура сна хорошая. Если больше 10 – плохая. При инсультах коэффициент может достигать значений 220–250.

ГИПНОАГОГИКИ. От греч. hypnos – *сон* и agogos – *ведущий*. Средства, вызывающие сон, снотворные.

ГИПНОЗ (Hypnos*). Искусственно вызванное переходное состояние, при котором субъект становится особенно сильно внушаемым. В этом

состоянии человек ничего не замечает, но реагирует на команды гипнотизера. Синонимы: *месмерический сон* и *гипнотизм* (устар.)

*От имени древнегреческого бога сна Гипноса (сына богини Ночи** и бога Кроноса), навевающего рой мрачных, тяжёлых видений.

**Богиня Ночь у Древних греков обычно изображалась с двумя мальчиками на руках, белым – Гипносом и чёрным – Танатом (божеством смерти).

ГИПНОЛЕПСИЯ. От греч. hypnos – *сон* и lepsis – *захваченный* (англ. seizing). Синоним *нарколепсии* (см. **Нарколепсия**).

ГИПОАДРЕНОКОРТИЦИЗМ. От греч. hypo – *под*, *ниже*, ad – *при*, ren – *почка* и лат. cortex – *кора*. Патологическое снижение функциональной активности надпочечников.

ГИПОАЛГЕЗИЯ. От греч. hypo – *под*, *ниже*, algesis – *чувство боли* и -ia – *условия*. Пониженная болевая чувствительность. Синоним – *гипалгия*.

ГИПОВИТАМИНОЗ. От греч. hypo – *под, ниже* и витамины. Недостаток витаминов в организме.

ГИПОВОЛЕМИЯ. От греч. hypo – *под*, *ниже* и англ. volume (лат. volumen) *объём*, греч. haima – *кровь* и -ia – *условия*. Аномальное снижение общего объёма крови. Наблюдается, например, при массированных кровопотерях. Гиповолемия может угрожать жизни. Синоним – *олигемия*.

ГИПОГЛИКЕМИЯ. От греч. hypo – *под*, *ниже*, glykos – *сладкий*, haima – *кровь* и -ia – *условия*. Пониженное содержание глюкозы в крови (меньше 80 мг %, 4,5 ммоль). Обычно обусловлена фармакологическим эффектом инсулина у инсулинозависимых диабетиков (развивается, если введена высокая доза инсулина относительно потребности организма или как следствие неадекватного содержания углеводов в принятой пище) – *постинсулиновая гипогликемия*. Чрезмерная физическая нагрузка также способствует развитию гипогликемии. Гипогликемия вызывает обильное поступление в кровь адреналина, кортикостероидов и кортикотропного гормона, которые усугубляют диабетический симптомокомплекс.

Симптомы гипогликемии могут включать холодный пот, бледность кожных покровов, тахикардию, чувство тревоги, тремор, резкую слабость, головокружение, нарушение зрения (яркие световые пятна, фосфен), сильное чувство голода (иногда, напротив, отвращение к пище и тошноту), головную боль и др. Выраженная гипогликемия может привести к потере сознания, судорогам, а вовремя не купированная – к глубоким нарушениям работы головного мозга и летальному исходу. Гипогликемия устраняется приёмом сахаросодержащих продуктов, а у потерявших сознание – внутривенным введением 40 %-ного раствора глюкозы или подкожной инъекцией *глюкагона* (0,5–1 мг). Гипогликемическое действие инсулина усиливают ингибиторы монооксидазы, ингибиторы ангиотензинпревращающего фермента (АПФ-ингибиторы – гипотензивные средства), β-адреноблокаторы, анаболические стероиды, сульфониламиды, этанол.

ГИПОКАПНИЯ. От греч. hypo – *под*, *ниже*, kapnos – *дым* и -ia – *условия*. Пониженное содержание углекислоты в циркулирующей крови (см. **Гиперкапния**). Может возникнуть за счёт гипервентиляции лёгких. Крайняя степень снижения напряжения CO_2 – *акапния*. Синоним – *гипокарбия**.

*От лат. carbo – *уголь* (углерод).

ГИПОКСИЯ. От греч. hypo – *под, ниже* и лат. oxigenium – *кислород*. Недостаток поступления кислорода в организм.

ГИПОПЛАЗИЯ. От греч. hypo – *под*, *ниже*, plasis – *образование* и -ia – *условия*. Недоразвитие органа, ткани, части тела (см. **Аплазия** и **Гиперплазия**).

ГИПОСПАДИЯ И ЭПИСПАДИЯ. От греч. hypo – *под*, *ниже*, epi – *выше*, spao – *тяну* и -ia – *условия*. 1. Врождённая аномалия мочеиспускательного канала. При *гипоспадии* мочеиспускательный канал не замкнут снизу, а при *эписпадии* – сверху (в обоих случаях незамкнутая часть канала представляется в виде желоба, выстланного слизистой оболочкой). 2. Часто *гипоспадией* называют также недоразвитие половых органов, что не совсем верно.

ГИПОСТАЗ. От греч. hypo – *под, ниже* и stasis – *застой*, *остановка*. Застой крови в капиллярной системе нижней части тела у больных с сердечной недостаточностью.

ГИПОТАЛАМУС. От греч. hypo – *под* и thalamus – *комната*, *место пребывания*. Часть диэнцефального мозга. Нижний отдел промежуточного мозга (медиальная область, состоящая из стенок вентральной половины третьего желудочка мозга; ограничена кзади оптической хиазмой (перекрёстом), анатомической воронкой и сосцевидными отростками). Содержит 5 ядер, образованных телами крупных нейронов (*супраоптическое* и *паравентрикулярное* ядра), аксоны которых формируют заднюю долю гипофиза. Гипоталамус вовлечен в функционирование автономной нервной системы. Регулирует деятельность передней доли гипофиза через релизинг-факторы и гормоны-ингибиторы.

ГИПОТИРЕОЗ. От греч. hypo – *под*, *ниже* и thyreos – *щит* (thyreoeides – *щитовидный*, thyroidea – *щитовидная железа*). Недостаточность функций щитовидной железы. Проявляется в виде кретинизма, микседемы и эндемического зоба (см. **Кретинизм, Микседема** и **Зоб эндемический**).

ГИПОТОНИЯ. От греч. hypo – *под*, *ниже* и tonos (лат. tonus) – *напряжение*. Пониженное кровяное давление, например, 60/90 мм рт. ст.

ГИПОТОНИЧЕСКИЕ РАСТВОРЫ. От греч. hypo – *под*, *ниже* и tonos (лат. tonus) – *напряжение*. Растворы с меньшим осмотическим дав-

лением, чем у плазмы крови (см. **Изотония**). Если межклеточная (интерстициальная) жидкость становится гипотоничной, то вода входит в клетки, вызывая их набухание («клеточный отёк»), вплоть до разрыва плазматических мембран. Так, например, происходит *гемолиз* эритроцитов.

ГИПОФИЗ. От греч. hypo – *под, ниже* и physis (phiasis) – *образование*, *возникновение* (отросток). Нижний мозговой придаток (hypophysis cerebri) – «центральная железа внутренней секреции», которой в известной степени подчинена деятельность «периферических» желёз: щитовидной, половых и коркового слоя надпочечников. Участвует в регуляции основных биологических процессов, а также всех видов обмена веществ в жизненном цикле позвоночных. Мозг через гипофиз берёт под контроль весь организм. Гипофиз расположен в костном углублении турецкого седла и похож по размерам и форме на боб фасоли, связанный в верхней части с *гипоталамусом* ножкой. В гипофизе различают следующие части: 1) *аденогипофиз* (железистая доля, ранее – передняя доля), включает дистальную и бугровую часть; 2) промежуточная часть (*промежуточная доля*), образована тонким слоем клеток; 3) нейрогипофиз (нервная доля и воронка). В воронке различают отросток воронки, ножку воронки и расширение воронки. Нейрогипофиз образован окончаниями аксонов очень крупных нейронов, входящих в состав ядер гипоталамуса – *супраоптического* и *паравентрикулярного*. К гипофизу относят также срединное возвышение серого бугра. Промежуточная часть и отросток воронки относятся к задней доле гипофиза.

ГИПОХЛОРГИДРИЯ. Патологически низкое содержание соляной кислоты в желудочном соке.

ГИПОХИЛИЯ. От греч. hypo – *под, ниже* и chylus – *сок*. Пониженное содержание желудочного сока. Обусловлена дегенеративными процессами в слизистой оболочке желудка. Крайне выраженное состояние дефицита желудочного сока – *ахилия*.

ГИПОХОЛЕСТЕРИНЕМИЯ. От греч. hypo – *под, ниже*, холестерин и haima – *кровь*. Низкое содержание холестерина в циркулирующей крови.

ГИПОХОНДРОПЛАЗИЯ. От греч. hypo – *под, ниже*, chondros – *хрящ* и plasia – *рыхлый, взрыхлённый*. Наследственная (аутосомно-доминантная) форма микросомии (карликовости), сходная с *ахондроплазией*, но проявляющаяся менее выражено (не проявляется до младшего школьного возраста , а также сразу у нескольких членов одной и той же семьи). Синонимы: *хондродистрофия врождённая*, *хондродистрофия гипопластическая*.

ГИПОХРОМИЯ. От греч. hypo – *под, ниже* и chroma – *цвет*. Анемия с меньшим содержанием гемоглобина в эритроцитах, чем в норме. Синонимы: *гипохромазия, гипохроматизм*.

ГИПОХРОМНАЯ МИКРОЦИТАРНАЯ АНЕМИЯ. От греч. hypo – *под, ниже*, chroma – *цвет*, mikros – *малый*, kytos – *клетка* и «анемия». Железодефицитная анемия, при которой в крови содержатся мелкие эритроциты (диаметр клетки меньше 5–6 мкм) с пониженным содержанием гемоглобина.

ГИППОКАМП. От греч. hippocampus – *морской конёк*. Анатомическая область головного мозга, представляющая собой две изогнутые секции мозга, находящиеся под височной корой и отвечающие за работу большинства механизмов памяти и научения. По активности нейронов различают три части гиппокампа: «входную станцию» (или dentate gyrus* («зубчатая извилина»)), «выходной канал» (или *CA1*) и лабиринт внутренних связей (или *CA3*) (см. **Дентатный гирус**). По мнению многих исследователей, *гиппокамп* служит временным хранилищем воспоминаний и постоянно очищается, в то время как информация, поступающая в мозг, «записывается» на *неокортекс* (новую кору), где и хранится. Гиппокамп – одна из двух структур мозга, наряду с хвостатым ядром**, где происходит постоянный нейрогенез и наиболее активны «прыгающие гены» из класса L1 диспергированных элементов, перестраивающие геном нейронов гиппокампа в процессе адаптации мозга к условиям внешней среды и обучения индивида. Таким образом, генетическое разнообразие клеток гиппокампа в процессе жизни увеличивается. При секвенировании генома человека в рамках проекта «Геном человека» в гиппокампе обнаружена активность 7 генов, локализованных в Х-хромосоме, продукты которых участвуют в межклеточной сигнализации. Мутации в этих генах вызывают различные формы умственной отсталости. Отсюда делается вывод, что умственная отсталость имеет генетическую, наследственную природу. У 1–3 % людей IQ никогда не превышает 70 %. Гиппокамп взрослого мозга – это та структура, в которой появляются новые нейроны**, что перечёркивает старые представления о нейрогенезе как процессе, идущем только в раннем возрасте (см. **Длинные рассеянные элементы L1** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**). Синоним – «*аммонов рог»*.

*От лат. dentatus – *зубчатый* и gyrus – *круг*, *круговое движение*.

**Структура мозга, также участвующая в процессах запоминания.

***На крысах показано, что в гиппокампе каждый день появляется от 5 до 10 тыс. новых нейронов. Причём эти клетки образуются «на всякий случай» и, если они не используются, т.е. животное не попадает в новые условия среды, то быстро погибают. У человека новые нейроны постоянно появляются в «зубчатой извилине». Механизм их сохранения подобен крысиному – требуются повышенные интеллектуальные нагрузки.

ГИППОКРАТ. (Hippocrates.) (460–377 гг. до н.э.). **Древнегреческий врач, имя которого уве-**

ковечено авторством врачебной клятвы – клятвы Гиппократа. Ему приписывается также очень красивое выражение, известное на латинском языке: «*Vita brevis, ars longa*» – «*Жизнь коротка, искусство долго*».

ГИРУДИН. От лат. hirudo – *пиявка*, *пиявица*. Антикоагулянт секрета слюнных желёз медицинской пиявки (*Hirudo medicinalis*), открывающихся в ротовую полость червя. Пиявки имеют три челюсти, на которых расположены 300 зубов, а их слюна содержит до 50 полезных человеку веществ, включая не только антикоагулянты и анестетики, но и антибиотики.

ГИРУДОЛОГИЯ. От лат. hirudo – *пиявка* и logos – *учение*. Раздел медицины и биологии, изучающий целебные свойства медицинской пиявки (*Hirudo medicinalis*) (Синонимы: *пиявица*, *червь-вампир*).

ГИРУДОТЕРАПИЯ. Применение медицинских пиявок для лечения ряда заболеваний крови, сосудов и в косметологических целях. Укус пиявки безболезненный, поскольку в слюне содержится морфиноподобное вещество (природный анестетик), не только обезболивающего действия, но и улучшающее самочувствие. Перед сеансом гирудотерапии пиявку не кормят в течение 3-х месяцев и используют только один раз.

ГИРСУТИЗМ. От лат. hirsutus – *волосатость* (англ. hairy – *волосы*, shaggy – *косматый*, *лохматый*, *волосатый*) и -ism. Излишняя волосатость у мужчин или оволосение по мужскому типу у женщин в результате гиперпродукции надпочечниками мужских половых гормонов, главным образом дегидроэпиандростерона, особенно при надпочечнополовом синдроме.

В Библии упоминается волосатость Исава, проявившаяся уже в раннем детстве.

ГИРУС. От греч. gyrus – *извилина*. Извилина головного мозга – часть поверхности головного мозга, ограниченная двумя смежными бороздами, например, *дентатный гирус*, или *зубчатая извилина* (см. **Дентатный гирус**).

ГИСТОГОРМОНЫ. От греч. hystos – *ткань* и «гормоны». Биологически активные вещества (часто также и метаболиты), образующиеся в клетках неэндокринных органов. Синонимы: *парагормоны, гормоноиды* (см. **Тканевые гормоны**).

ГИФЕМА (hyphema). От греч. hyp- – *под* и haima – *кровь*. Кровоизлияние в переднюю камеру глаза.

ГЛАБЕЛЛА. От лат. glabellus – *безволосый*. Гладкий (безволосый) выступ лобной кости (все, что выше корня носа). Наиболее выступающая точка лба.

ГЛАВНЫЕ КЛЕТКИ (chief cells). Клетки слизистой дна желудка, вырабатывающие пищеварительные ферменты желудочного сока *протеазы* (например, *пепсин*) (см. **Пепсин**). Подтверждением этого факта является быстрое самопереваривание главных клеток после смерти животного.

ГЛАВНЫЙ КОМПЛЕКС ГИСТОСОВМЕСТИМОСТИ (МНС – major histocompatibility complex). От англ. *major histocompatibility complex*. Участок (локус) генома, расположенный в хромосоме 6, в которой сосредоточен кластер сцеплённых полиморфных генов*, кодирующих белки, связанные с развитием иммунного ответа. Известен ещё и как система HLA (human leucocyte antigens) (см. **Антигены лейкоцитов человека**). В состав комплекса входят гены нескольких классов: 1. Гены класса I (локусы A, B и C) кодируют трансплантационные антигены – гликопротеины – молекулы класса I. 2. Гликопротеины класса II кодируют гены класса II (локус D), локализованные на поверхности B- и T-лимфоцитов, а также макрофагов (представляют собой белки, необходимые для презентации антигенов). 3. Гены класса III, кодируют белки *комплемента*. Гены системы HLA очень вариабельны. Известны 24 аллеля локуса A (A1, A2, A7 и т.д.), 50 аллелей локуса B (B7, B14, B15) и 11 аллелей локуса C; локус D представлен аллелями D/DR, DQ, DP). Доказано, что некоторые аллели системы HLA ассоциированы с высоким риском развития определённых заболеваний (например, таких как псориаз, ювенильный сахарный диабет, синдром Рейтера, болезнь Бехтерева и др.), связанных с нарушением работы иммунной системы. Кроме того, гены МНС кодируют цитокины и ещё ряд вспомогательных функциональных белков. У мыши подобный локус генов сосредоточен в кластере генов главного комплекса гистосовместимости (МНС), расположенного на 17 хромосоме, и обозначается как *локус* H2.

*Наследуются как гаплотипы.

ГЛАНДЫ. От лат. glandis* – *железа*. Окологлоточные (нёбные) миндалины, представляющие собой лимфоэпителиальные образования, относящиеся к периферическим лимфоидным структурам. Представляют собой защитный барьер, отвечающий за иммунные реакции, в ответ на вторжение патогенов в верхние участки дыхательных путей и пищеварительного тракта. Название, распространённое в быту. Синоним – *миндалины*.

*Изначально, лат. glans, glandis (фр. glande, англ. gland) – *желудь*.

ГЛАНДОТРОПНЫЕ ГОРМОНЫ. От лат. glandis – *железа* и греч. tropos – *поворот*. Гормоны гипофиза, мишенями которых служат эндокринные железы, откуда и произошло название. К ним относятся: тиреотропный гомон (ТТГ), или тиреотропин; адренокортикотропный (АКТГ), или кортикотропин; фолликулостимулирующий гормон (ФСГ), лютеинизирующий гормон (ЛГ).

ГЛАНДОТРОПНЫЙ. От лат. glandis – *железа* и греч. tropos – *место*. Буквально: действующий на железы внутренней секреции.

ГЛАУКОМА. От лат. glaucoma – *жёлтая вода* < греч. glaukos (англ. gleaming) – *слабый свет*, *пасмурный*, *сумрачный* Заболевание глаз с нечётким

генетическим механизмом, обусловленное повышением внутриглазного давления, приводящего к атрофии зрительного нерва. При первичной открытой угловой глаукоме* симптомы проявляются после 40 лет.

*Ген, ответственный за другую форму глаукомы, обнаружен в *p*-плече 6-хромосомы.

ГЛИВЕК. Первое низкомолекулярное противораковое средство, специфически связывающееся с мишенью – продуктом химерного гена *ABL-BCR*, характерного для хронической миелоидной лейкемии.

ГЛИКЕМИЯ. От греч. glykys – *сладкий* и haima – *кровь*. Присутствие сахара (глюкозы) в крови. Нормальная гликемия – 5,5–6,5 мМоль, или 80–120 мг %. Для сравнения, у птиц гликемия в два раза выше, а у рыб – в десять раз ниже (см. **Гипогликемия** и **Гипергликемия**).

«ГЛИКОГЕНОВЫЙ РАК». Произвольное название рака, возникающего из клеток, способных накапливать гликоген*.

*В патологической анатомии когда-то считалось, что накопление гликогена может способствовать возникновению рака.

ГЛИКОГЕНОЛИЗ. От «гликоген» и греч. lysis – *расщепление*. Ферментативное расщепление гликогена под действием фосфорилазы.

ГЛИКОДЕЛИН. От греч. glykys – *сладкий*, лат. deleo – *разрушение* и prote(in) – *белок*. Белок, экспонирующийся на β-клетках островков Лангерганса человека, который становится мишенью для собственной иммунной системы ребёнка из-за его сходства с белком коровьего молока, к которому при вскармливании ребёнка молочными смесями образуются антитела. Отсюда следует, что коровье молоко, заменяющее материнское, может приводить к инсулинозависимому диабету.

ГЛОБУЛИН-АКЦЕЛЕРАТОР (АК-глобулин). От лат. acceleratio – *ускорение*. Растворимый ß-глобулин, содержащийся в плазме крови (синтезируется в печени) и кровяных пластинках, – компонент активатора протромбина (кровяного тромбопластина). Связывается с мембраной тромбоцитов и активируется протромбином. Синонимы: *фактор V* (фактор свёртывания крови V), *проакцелерин*.

ГЛОМЕРУЛОНЕФРИТ. От лат. glomerulus – *клубочковый*, греч. nephros – *почка* и -itis – *воспаление*. Заболевание почек, характеризующееся повреждением почечных клубочков.

ГЛОМЕРУЛОПАТИЯ. От лат. glomerulus – *клубочковый* и греч. pathos – *страдание*, *болезнь*. Любое поражение клубочковой ткани почек.

ГЛОМЕРУЛЯРНЫЙ. От лат. glomerulus – *клубочковый* < glomera (glomus) – *шар*, *клубок*. Относящийся к клубочковой ткани почек или повреждающий её.

ГЛОМУС. От лат. glomus (glomera) – *шарик*, *клубок*. 1. Параганглий, схожий с ганглиями вегетативной нервной системы (скопление нейросекреторных, хромаффинных клеток, продуцирующих катехоламины). 2. Клубки извитых сосудов (артериовенозные анастомозы), окружённые соединительнотканной капсулой. Расположены в подушечках пальцев рук и ног, кистях и стопах, ушных раковинах, ногтевом ложе и других частях тела. Регулируют ток крови и температуру тела.

ГОЛОКРИНОВЫЙ. От греч. holos – *целый*, *весь* и krino – *выделяю*. Например, голокриновый тип секреции, когда содержимое клетки целиком превращается в секрет, поступающий наружу из секретирующих желёз.

ГОМЕОПАТИЯ. От греч. homoios – *одинаковый* и pathos – *страдание*. Метод лечения*, в основе которого лежит теория о том, что больного человека можно излечить, подвергнув воздействию сильно разбавленной субстанции лекарства, которое у здорового человека вызовет симптомы, подобные симптомам заболевания. Врачи-гомеопаты считают, что малые концентрации лекарства запускают природные механизмы, уменьшающие симптомы заболевания, приводя к излечению. Однако существует серьёзная критика такого метода лечения, показывающая, что гомеопатия биологически неправдоподобна.

*Основатель гомеопатии – немецкий врач Ганеман (Ханеман) Самуэль (Hahnemann, 1755–1843).

ГОМОСЕКСУАЛИЗМ. От греч. homos – *равный* и лат. sexus (англ. sex) – *пол*. Половая (сексуальная) активность, направленная на представителей своего пола. Невозможность истребить это явление репрессивными мерами и наличие стабильного процента людей в разных культурах, практикующих однополые отношения, заставляют думать о его биологической подоплеке. При мужском гомосексуализме половые органы у плода развиваются нормально, но что-то мешает правильному созреванию мозга будущего мужчины. Считается, что сильный или постоянно действующий стресс приводит к нарушению половой ориентации в популяции, снижая её репродуктивный потенциал*. У мужчин-гомосексуалистов в гипоталамусе обнаружены мелкие «женские ядра», объём которых около 1 мм^3, тогда как у «истинных мужчин» эти ядра имеют объём 2 мм^3. На конце q-плеча Х-хромосомы обнаружен маркёр Xq28, встречающийся у 75 % мужчин-гомосексуалистов и только у 25 % мужчин с нормальной ориентацией. Отсюда возникает вопрос, почему такая версия гена не исчезает из популяции, хотя очевидно, что она резко снижает, если не отменяет, плодовитость мужчин-гомосексуалистов. В рамках *гипотезы полового антагонизма* можно предположить, что такая версия гена у женщин, напротив, повышает их плодовитость или привлекательность, что, в свою очередь, повышает конкурентоспособность женщины и обеспечивает её потомству большую выживаемость при преимущественном попадании

в лучшие условия. Поэтому женщины, носительницы гипотетического «гена гомосексуализма», через своих дочерей приносили больше пользы для популяции, несмотря на побочные эффекты гена у их сыновей.

*Эксперименты, выполненные на беременных мышах, подвергавшихся неоднократному стрессу путём лишения их свободы двигаться («мыши в бигудях»), показали, что у таких самок рождаются самцы, не реагирующие на самок, но ориентированные на самцов.

ГОНАДОТРОПИНЫ. От греч. gonados – *половые железы*, где gone – *семя* и tropos – *поворот*, *направление*. Гормоны передней доли гипофиза, регулирующие функцию половых желёз. Делятся на две основные группы: *фолликулостимулирующие* гормоны (ФСГ), оказывающие воздействие на конечные стадии гаметогенеза и рост фолликулов, и *лютеинизирующие* гормоны (ЛГ), под влиянием которых зрелые гаметы выделяются из гонад в половые протоки. Синоним – *гонадотропные гормоны*.

ГОРМОНЫ*. От греч. hormao – *двигаю*, *возбуждаю*. Специальные вещества дальнего клеточного взаимодействия – химические носители информации, играющие специфическую роль в реализации гуморальной регуляции в организме (изменяют характер экспрессии генов, индуцируют синтез ферментов). Вырабатываются в специализированных железах внутренней секреции (эндокринных органах**) или эндокринных клетках, присутствующих в других органах. Выделяются непосредственно в кровь или межклеточную жидкость и поэтому называются также *инкретами*. Регуляция с помощью гормонов – это наиболее древний и медленный способ изменения функций органов или систем органов по сравнению с нервной регуляцией. С физиологической точки зрения гормоны могут оказывать на орган-мишень *кинетическое* (сокращение мускулатуры сосудов, матки, стимуляция секреции), *метаболическое* (повышение или понижение в крови уровня сахара, Ca^{2+}) и *морфогенетическое* действие (стимуляция роста, созревания, первичных и вторичных половых признаков). Гормоны характеризуются рядом специфических свойств: 1. Каждый гормон действует лишь на определённые органы или функции. 2. Обладают высокой биологической активностью. 3. Для них характерно дистанционное действие (в некоторых случаях имеет место и паракринное действие, см. **Паракринный механизм**). 4. Имеют сравнительно небольшой размер молекул. 5. Относительно быстро разрушаются. 6. Большинство гормонов не имеют видовой специфичности (исключение – гормон роста *соматропин*). С химической точки зрения гормоны – это белки, или небольшие пептиды, производные аминокислот (например, тиреоидные гормоны) и стероидные липиды. Пептидные гормоны синтезируются в виде неактивной *препроформы* (*прогормона*), которая подвергается посттрансляционному процессингу (созреванию), заключающемуся в ферментативном отщеплении от *прогормона* дополнительных пептидов, сразу разрушающихся или обладающих иногда другой специфической активностью. В окончательном виде гормоны упаковываются в гранулы, содержащие специальные белки-носители, и в таком виде хранятся в клетках-продуцентах или внутри фолликулов, как, например, в щитовидной железе.

*В научный обиход понятие «гормон» ввели в 1905 г. английские физиологи Уильям Мэддом Бейлисс (1860–1924) и Эрнест Генри Старлинг (1866–1927) для характеристики *секретина* (см. **Секретин**).

См. **Эндокринология.

ГОРНАЯ БОЛЕЗНЬ. Состояние, развивающееся у человека в условиях разреженной атмосферы. Характеризуется физической слабостью, головокружением, потерей пространственной координации. Одной из причин её возникновения являются накапливающиеся в результате гипоксии *кетоновые тела*.

ГРАНУЛОЦИТЫ. От лат. granulum – *зернышко* и kytos – *клетка*. Лейкоциты, название которых связано с наличием в цитоплазме гранул, выявляемых обычными методами фиксации и окрашивания. Относятся к клеткам миелоидного ряда. Составляют около 60 % (50–70 %) всех лейкоцитов. По тинкториальным свойствам (см. **Лейкоциты**) гранул лейкоциты подразделяют на нейтрофилы, эозинофилы и базофилы. Синоним – *зернистые лейкоциты*.

ГРАНУЛЕМА. От лат. granulum – *зернышко* и греч. oma – *вздутие*. Разрастание ткани в виде узелков или бугорков, возникающее вследствие воспаления (см. **Лимфогранулема**).

ГРАНУЛЯЦИЯ. От лат. granum – *зерно* и -ia – *условия*. Первичное закрытие раны.

ГРУППЫ КРОВИ. Были открыты в 1900 г. австрийским учёным Карлом Ландштейнером (1868–1943), получившим за это открытие в 1930 г. Нобелевскую премию. У человека обнаружено 20 различных систем групп крови, контролирующихся независимыми генными локусами: ABO, Rhesus, M, N, S, A, Lewis, Lutheran, Diego, Duffy, Kell (Келл-Челано), Kidd, Xg (ген, сцеплённый с половой Х-хромосомой), P и др. Аллели этих генных локусов детерминируют выработку (или отсутствие) соответствующих эритроцитарных факторов (открыто около 400 эритроцитарных *антигенов*, или, по старой номенклатуре, *агглютиногенов*). Системы Кидд, Келл – Челано, Даффи, Лютеран имеют по два агглютиногена, комбинации которых в двух аллелях дают по три группы крови, а Диего – один агглютиноген и, соответственно, только две группы крови. Обнаружено, что антигены, например, системы AB0*, в свою очередь, могут существовать во многих вариантах, различающихся агглютиногенной активностью. Отсюда следует,

что каждый человек имеет свою антигенную неповторимость. Популяции людей различаются частотами встречаемости групп крови. Так, процент резус-отрицательных людей наиболее высок в европейских популяциях, а у негроидов и монголоидов эта группа крови встречается крайне редко. Группа крови А (II) чаще встречается в популяциях европеоидов, а группа В (III) – у монголоидов. В некоторых популяциях американских индейцев вообще отсутствует группа В. Обнаружено также сходство группоспецифических факторов крови с антигенными детерминантами на поверхности вирулентных бактерий и вирусов. Найдены бактериальные ферменты, способные «отрезать» антигены системы АВ0 от эритроцитов, превращая вторую (А, II), третью (В, III) и четвертую (АВ, IV) группы крови в первую (0) – относительно универсальную группу, которую в определённых случаях можно переливать всем реципиентам.

*Эти эритроцитарные (в основном) антигены (аглютиногены) контролируются самыми распространёнными неполными доминантными (кодоминантными) аллелями А и В, которые по отношению к аллелю 0 доминантные, и все они относятся к *множественным аллелям* одного независимого генного локуса (см. **Аллели** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**).

ГУММА. От лат. gummi – *камедь*. Разрастание соединительной ткани в подкожной клетчатке. Явление, характерное для сифилиса. Синоним – *сифилома*.

ГУМОРАЛЬНЫЙ. От лат. humor – *жидкость*. Относящийся к жидким внутренним средам многоклеточного организма. *Гуморальная регуляция*, *гуморальная связь*.

ГУМОРАЛЬНЫЙ ИММУНИТЕТ. От лат. humor – *жидкость*. Иммунитет, обусловленный наличием в жидкостях тела антител. Эти антитела (иммуноглобулины) образуются в клетках костного мозга – В-лимфоцитах, плазматических клетках и К-клетках*. Такой иммунитет может быть передан с помощью введения сыворотки иммунного донора нуждающемуся реципиенту.

*Первая буква от англ. killer – *убийца*.

ДАЛЬТОНИЗМ*. Аномалии цветового восприятия (частичная цветовая слепота). Объясняется отсутствием в сетчатке колбочек одного или нескольких типов (см. **Дихромазия, Дейтеранопия** и **Протанопия**). Дальтонизму чаще подвержены мужчины**, поскольку способность воспринимать цвет контролируется двумя сцеплёнными генами, расположенными в Х-хромосоме. Синоним – *красно-зелёная слепота*.

*Аномалия названа в честь английского физика и химика Джона Дальтона (John Dalton, 1766–1844), который сам страдал *протанопией* (неспособность различать красный цвет). В его семье ещё два брата также не различали красный цвет. Семейный дефект Дальтон подробно описал в 1798 г. в небольшой книжке, благодаря чему и возникло слово *дальтонизм*.

**В европейских популяциях дальтонизм встречается примерно у 8 % мужчин и только у 0,6 % женщин.

ДАРТОЗ. Мышечная оболочка мошонки.

ДВС. Диссеминированное внутрисосудистое свёртывание. ДВС всегда связан с элиминацией факторов свёртывания крови, приводящей к последующей «протечке» раневых поверхностей и их инфицированию (например, у рожениц). Инфицированные микротромбы приводят к сепсису и дают в результате практически 100 %-ную летальность. Синоним – *тромбогеморрагический синдром* (см. **Диссеминация**).

ДЕБИЛЬНОСТЬ. От лат. debilis – *слабый*. Относительно легкая форма врождённого слабоумия.

ДЕГЕНЕРАЦИЯ. От англ. degeneration < лат. degeneratio – *вырождение*, *перерождение* (мед.) < degenerare – *вырождаться*, где de (des) – *отмена* и genus (genos) – *род*. Буквально: вырождение. Отклонение организации растений, животных и человека от нормального типа. Ухудшение ценных хозяйственных и адаптивных свойств. Уменьшение или исчезновение органов в ходе онтогенеза (индивидуального развития) в результате болезни или как приспособительная реакция на изменение условий среды. Перерождение клеток и тканей организма. Вырождение может быть причиной исчезновения популяции, вида.

ДЕГИДРОЭПИАНДРОСТЕРОН (ДГЕА). «Мать половых гормонов», «заготовка», прогормон. Считается самым надежным маркёром биологического возраста. Обычно его продукция с 25 лет начинает падать на 2 % в год. Низкий уровень ДГЕА – предсказатель появления возрастных болезней. Избыток кортизола подавляет продукцию ДГЕА.

ДЕКАПИТАЦИЯ. От лат. de (des) – *отмена*, *отсутствие*, caput – *голова* и -ia – *условия*. Удаление головы, обезглавливание животных механическим путём в процессе экспериментов.

Интересно отметить, что у тараканы могут жить без головы в течение длительного времени, поскольку сосуды шеи закупориваются свернувшейся кровью, предохраняя от кровопотери, а дыхание обеспечивается через дыхальца на каждом сегменте тела и воздух попадает к тканям по трахеям. Мозг таракана не управляет дыханием, и у безголовых тараканов базовые рефлекторные нервные функции обеспечиваются нервными ганглиями, расположенными в каждом сегменте тела. К этим удивительным фактам можно добавить и способность тараканов выживать в течение длительного времени без пищи, обусловленную их *пойкилотермностью*.

ДЕКРЕМЕНТ. От лат. decrementum – *убыль, убывание*. Постепенное затухание (уменьшение) волны нервного возбуждения при её распространении по нерву. Декремент свойственен нервам

беспозвоночных животных. Волна возбуждения в нервах позвоночных распространяется без *декремента*. Без декремента распространяется потенциал действия и в миокарде.

ДЕКСТРОКАРДИЯ. От лат. dexter – *правый* и греч. kardia – *сердце*. Анатомическая особенность, при которой сердце смещается в правую половину грудной клетки с зеркальным расположением камер*. Декстрокардия может быть самостоятельной или сочетаться с транспозицией других внутренних органов (декстрокардия неизолированная).

*Впервые эту особенность описал в 1643 г. итальянский анатом Марко Северино (Marco Severino).

ДЕКСТРАПОЗИЦИЯ СЕРДЦА. От лат. dexter – *правый* и positio – *положение*. Анатомическая особенность, при которой сердце смещено вправо или верхушка сердца обращена вправо.

ДЕМАНД-КАРДИОСТИМУЛЯТОР (demand pacemaker*). От англ. demand – *потребность*. Искусственный водитель ритма сердца, имплантируемый обычно в сердечную мышцу. Его электрическая активность может быть подавлена электрической активностью сердца. Синоним – *ждущий водитель ритма* (кардиостимулятор).

*См. **Пейсмейкер**.

ДЕМЕНЦИЯ. От лат. dementia, где de (des) – *отсутствие*, *отмена* и mens – *ум*. Умственная отсталость, слабоумие.

ДЕНТАТНЫЙ ГИРУС (dentate gyrus). От лат. dentatu – *имеющий зубы* и gyrus – *извилина*. Зубчатая извилина. Область гиппокампа, называемая также «входной станцией», нейроны которой делятся у человека всю жизнь (место интенсивного нейрогенеза). Деление прекращается только в старости или может быть подавлено «стрессорными» глюкокортикоидами. В составе гиппокампа выделяют также область *CA1* (или «выходной канал») и *CA3* («лабиринт внутренних связей») (см. **Гирус**).

ДЕНТИН. От лат. dens (dentis) – *зуб*. Основная часть зуба, его твёрдая ткань, построенная подобно костной ткани из коллагена (тип I**) и протеогликанов***, но с более высоким содержанием в матриксе минеральных веществ (карбоната и гидроксиапатита**, обеспечивающих процесс *биоминерализации*), что придает зубам большую твёрдость. Выступающая из десны часть зуба – *коронка* – покрыта очень прочным веществом – *эмалью* (содержит ионы фтора (F^-)***), а корень зуба – *зубным цементом*.

*Из органических молекул содержит также *фосфатазы*.

**Гидроксиапатит – $Ca_{10}(PO4)_6(OH)_2$ – соединение с прочной кристаллической решеткой.

***При избыточном поступлении фтора в организм из окружающей среды (избыток фтора в воде) развивается *флюороз* – патологическое состояние костной ткани и ткани зубов, при котором эмаль зуба покрывается тёмно-жёлтыми пятнами (см. **Остеобласты** в разделе **«Клеточная биология»**).

ДЕПРИВАЦИЯ. От лат. privatio – *лишение*, *отнятие*, *освобождение*. Лишение, например, сенсорного восприятия.

ДЕРМАТОГЛИФИКА. От греч. derma (dermatos) – *кожа* и glyphe – *резьба* (glyphein – *гравировать*). Генетически обусловленный рисунок кожных гребешков (папиллярный рисунок) на *волярной** поверхности пальцев рук и ног, тот же рисунок, а также складки на ладонях и подошвах. Кожный рисунок изучается путём получения отпечатков пальцев рук и ног, а также ладоней и подошв на бумагу. Существование редких дерматоглифических признаков (рисунков) может указывать на наличие хромосомных аберраций, менделирующих мутаций и быть свидетельством тератогенных эффектов. Так, для людей с синдромом Дауна характерные дерматоглифические признаки были описаны Каммисом. Хорошо известно, что хромосомные аберрации при синдромах Клайнфельтера, Патау и др. также сопровождаются специфичными для данного порока изменениями дерматоглифики.

*См. **Волярный**.

ДЕСИНХРОНОЗЫ. От лат. de – *удаление* (отсутствие), греч. synchronos – *одновременный* и -osis – *состояние*. Патологические состояния организма, характеризующиеся нарушениями биоритмов (рассогласованием внутрисистемных и межсистемных ритмов, периодов и фаз), которые в норме синхронизированы между собой (внутренняя синхронизация) с циркадными, сезонными и годовыми внешними природными ритмами (внешняя синхронизация). Слаженность биологических ритмов – это необходимое условие благополучного существования организма. Способность противостоять *десинхронозу* имеет индивидуальные особенности. По биоритмам люди условно делятся на «жаворонков» (25 %, активны в утренние часы), «сов» (40 %, максимально активны в вечерние часы) и «голубей», которые более пластичны и их активность в меньшей степени зависит от времени суток.

ДЕСЕНСИБИЛИЗАЦИЯ. От лат. de – *удаление* и sensus – *чувство*. Уменьшение или снятие любой формы чувствительности к аллергену. В общем смысле – уменьшение чувствительности любой возбудимой структуры.

ДЕСКВАМАЦИЯ. От лат. desquamare – *снимать чешую*, где de (des) – *отсутствие*, *отмена* и squama – *чешуя*. В общем смысле *десквамация* – это слущивание, отслаивание клеток с поверхности органа или ткани, в частности, шелушение кожи (слущивание клеток эпидермиса), а также слущивание клеток эпителия, покрывающих слизистые оболочки, например, при воспалении. В клинической практике иногда с лечебными целями в урологии, проводят искусственную десквамацию рыхлого, воспаленного эпителия уретры.

ДЕСМОЛОГИЯ. От греч. desmos – *связка*. Раздел анатомии, изучающий связочный аппарат организма, а также клиническая практика наложения повязок.

ДЕСМОПЛАСТИЧЕСКИЙ. От греч. desmos – *связка* и plasso – *образую*. Имеющий отношение к формированию связывающих структур.

ДЕТРУЗОР. От лат. de-trudo (detrusus) – *сжиматель* + or. Мышца в мочеиспускательном канале, сокращение которой укорачивает канал, в результате чего пассивно раскрывается внутренний сфинктер, что приводит к акту мочеиспускания. Вообще, мышца, эвакуирующая при сокращении содержимое полого органа.

ДЕФИБРИНИЗАЦИЯ. От лат. de, des – *отсутствие*, *отмена* и fibra – *волокно.* Удаление фибрина из крови, плазмы. Сыворотка отличается от плазмы отсутствием фибриногена.

ДЖЕНЕРИКИ. От англ. generic < лат. genus – *родовой*, *характерный для определённого класса*, *общий*. Общее название лекарств, произведенных по устаревшим лицензиям. Лекарства, которые намного дешевле оригинальных форм и часто уступают им по качеству. Кроме того, дженериками называют лекарственные формы, полученные искусственным путём (синтетические лекарства), в отличие от *галеников* (см. **Галеники**).

ДИАБЕТ. От греч. dia – *сквозь*, *через* и baino (bet) – *проскакивать*. В 1889 г. И. Меринг и О. Минковский в опытах по удалению у собак поджелудочной железы установили существование панкреатического диабета (см. **Инсулин** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»** и **Лангерганса островки** в разделе **«Эмбриология и гистология»**). Различают два совершено разных заболевания с одним названием диабет*: diabetes mellitus – *сахарный диабет* (инсулинозависимый диабет I типа, или «юношеский», и неинсулинозависимый диабет II типа, или «диабет полных»**) и diabetes insipidus – *несахарный диабет*, обусловленный нарушением регуляции водно-солевого обмена. Нелеченный диабет I сопровождается ацидозом и заканчивается прекоматозным состоянием, переходящим в диабетическую кому. При диабете II дефицита инсулина не бывает, поэтому лекарственная стимуляция продукции инсулина поджелудочной железой в большинстве случаев просто вредна. В то же время большинство диабетологов придерживаются совсем иной точки зрения.

*Считается, что термин «диабет» был введён греческим врачом Аполлонием в 230 г. до н.э. Заболевание упоминается уже в Библии.

**Следует также выделить инсулинонезависимый сахарный диабет без ожирения (до 15 % случаев диабета II), при котором, как и при диабете II типа, печень не в состоянии принимать из крови излишки глюкозы. Этот тип диабета связан с нарушениями метаболизма в печени, обусловленными гипертиреозом.

При наличии у человека антигена *DR3* (антиген главного комплекса гистосовместимости) вероятность заболевания сахарным диабетом возрастает в три с лишним раза.

ДИАБЕТИЧЕСКИЕ ЯЗВЫ. Трофические язвы на ногах – результат «снашивания» защитной подушки жира, располагающейся между костью и кожей, в результате кожа стирается и образуются язвы. Причина заболевания – повреждение моторных нейронов и сенсорных нервов. Состояние, угрожающее жизни.

ДИАГНОЗ. От греч. diagnosis – *распознавание*, *определение*. Определение сущности заболевания, его характер и особенности на основании всестороннего обследования пациента.

ДИАЛИЗ. От греч. dialysis – *отделение*, *разложение*. Способ разделения коллоидов и растворов высокомолекулярных веществ от растворённых низкомолекулярных веществ (истинных растворов солей), основанный на том, что коллоиды плохо проходят через полупроницаемые мембраны. На принципе диализа основан метод *гемодиализа* – лечения почечной недостаточности, освобождения от токсических соединений, лечения коматозных состояний с помощью очищения крови.

ДИАПЕДЕЗ. От греч. diapedesis – *просачивание*, где dia – *сквозь* и pedesis – *скачок* (англ. a leaping). Прохождение клеточных элементов (лейкоцитов) через неповреждённые стенки кровеносных сосудов. Диапедез особенно выражен для моноцитов, которые в интерстиции превращаются в тканевые макрофаги – *гистиоциты*.

ДИАРЕЯ. От греч. diarrhea – *истекаю* (*истечение*). Частые жидкие испражнения, понос. Различают диарею острую и хроническую, а также аллергическую, лекарственную, лучевую (как симптом лучевого поражения), инфекционную, связанную с нарушениями метаболизма и всасывания, с изменением режима питания (непривычная пища), а также эмоциональную диарею*.

*Известную издавна как «медвежья болезнь».

ДИАСТОЛА. От греч. diastole – *растягивание*, *расширение*. Фаза ритмически повторяющегося расслабления сердечной мышцы, наступающая после *систолы* и приводящая к наполнению желудочков сердца кровью.

ДИАТЕЗ. От греч. diathesis – *распределение, расположение*. В общем смысле термин обозначает предрасположенность организма к некоторым заболеваниям.

ДИАФИЗ. От греч. diaphysis – *расту между.* Средняя часть трубчатой кости, расположенная между двумя эпифизами.

ДИГИДРОТЕСТОСТЕРОН (ДГТ). Мужской половой гормон, производное *тестостерона*. Обеспечивает рост волос на теле, утолщение голосовых связок и рост мышечной массы у мальчиков в период полового созревания. У мужчин высокий

показатель ДГТ повышает уровень недоверия в сложных социальных ситуациях и уровень агрессивности.

ДИВЕРТИКУЛ. От лат. diverticulum – *дорога в сторону*. Мешковидное выпячивание стенки полого органа (слепые выросты, замкнутое пространство в виде мешка), например, дивертикул кишки, пищевода, мочевого пузыря. Синоним (англ.) – *pocket* (карман).

ДИВУЛЬСИЯ. От лат. divulsio – *искажение*. 1. Удаление части органа отрывом. 2. Резкое растяжение стенки канала или полости. *Дивульсор* – инструмент для принудительного растяжения суженного просвета канала, например, суженного участка уретры.

ДИЗ- (ДИС-). От греч. dys (лат. dis) – часть сложных слов, обозначающая *нарушения*, *расстройство*, *отрицание* или *утрату* чего-либо.

ДИЗЕНТЕРИЯ. От греч. dysenteria, где dys – *расстройство* и enteron – *кишечник*. Инфекционное заболевание, характеризующееся частым водянистым стулом (часто профузным), нередко с примесью крови и слизи. Сопровождается болями в животе, тенезмами, повышенной температурой (лихорадкой) и обезвоживанием. Различают: 1) *бациллярную* дизентерию, вызываемую шигеллами (*Shigella*), или другими бактериями; 2) *амёбную* (вызывается *Entamoeba histolytica*), обусловленную язвенным колитом; 3) *шистосомную* (вызывается инфекцией нескольких видов *Schistosoma*); 4) *вирусную*.

ДИЗИНТЕГРИНЫ. Белки плазмы крови, связывающиеся с основными интегриновыми рецепторами тромбоцитов и ингибирующие их агрегацию (откуда и получили своё название) (см. **Интегрины** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

ДИСМОРФНЫЕ БОЛЕЗНИ (dysmorphic disorder). От лат. dis (сообщает понятию отрицательный или противоположный смысл) и morphe – *форма*. Психические расстройства, при которых пациент стремится улучшить свою внешность и (или) здоровье исправлением или удалением нормальной части тела.

ДИКРОТИЯ. От греч. dis – *дважды* и krotos – *удар*, *бой* (англ. a deat). Удвоение пульсовой волны, определяемое при пальпации (*дикротический* пульс) (см. **Интеркадентный**).

ДИЛЯТАЦИЯ. От лат. dilatatum (dis + latus) – *расширять*, *распространять*. Расширение, растягивание. Например, вещества вазодилятаторы – вещества, расширяющие просвет сосудов (понижающие давление крови).

ДИСГЕВЗИЯ. От греч. dys – *расстройство* и geusis – *вкус* (англ. a taste). Нарушение вкусовых ощущений, извращение вкуса.

ДИСКИНЕЗИЯ. От греч. dys – *расстройство* и kinesis – *движение*. Расстройство координации движений (двигательных актов).

ДИСЛЕКСИЯ. От греч. dys – *расстройство* и lexis – *слово*. Снижение способности к чтению. У людей с нарушениями чтения при чтении «про себя» по сравнению с нормальными людьми снижена активность одной из областей мозга, связывающей зоны распознавания образов и зрительных ассоциаций с вербальными центрами. Вместо этого у дислексиков включается речевой центр – зона Брока. У других людей она работает лишь во время чтения вслух. Синоним – *легастения*.

ДИСМОРФИЗМ. От греч. dys – *расстройство* и morphe – *форма*. Отклонение от нормальной формы органа, анатомической структуры. Синоним – *дисморфоз*.

ДИСПЛАЗИЯ. От греч. dys – *расстройство* и plasia – *рыхлый, взрыхлённый* (plasis – *образование*). Ненормальное развитие какой-либо ткани вследствие избыточной пролиферации и клеточной дезорганизации, характерных для развития большинства форм опухолей. Дисплазия приводит первоначально к образованию доброкачественной опухоли.

ДИСПЕПСИЯ. От греч. dys – *расстройство* и pepsis – *пищеварение* (англ. digestion, dyspepsia). Общий термин для обозначения нарушений желудочного пищеварения (в быту – *расстройство желудка*, *расстройство пищеварения*), которые часто ассоциируются с замедленным опорожнением желудка, желудочно-пищеводным рефлюксом и эзофагитом. Например, *хроническая диспепсия*.

ДИСПНОЭ. От греч. dys – *расстройство* и pnoia – *дыхание*. Общий термин для обозначения расстройства дыхания.

ДИССЕМИНАЦИЯ. От лат. disseminatio – *рассеяние* (disseminatus – *распространённый, рассеянный*). Широкое распространение по всему организму, ткани, органу. Например, распространение инфекции из первичного очага по всему организму или при синдроме *диссеминированного внутрисосудистого свёртывания* широкое распространение по организму сосудистых тромбов.

ДИСТАЛЬНЫЙ. От лат. distare – *отстоять*. Удалённый от срединной линии тела или отстоящий дальше (например, от какого-либо органа) (см. **Проксимальный**).

ДИСТОНИЯ. От греч. dys – *расстройство* и tonia – *напряжение*. 1. Патологическое изменение тонуса в какой-либо ткани или органе (чаще тонус мышц). 2. Неконтролируемые движения частей тела, вызванные непроизвольными сокращениями мышц.

ДИСТОПИЯ. От греч. dys – *нарушение* и topos – *место*. Неправильное (смещённое) расположение органа или его части, возникающее в результате неправильного развития, например, *дистопия* зубов в зубном ряду (чаще «зубов мудрости»). Синоним – *эктопия* (см. **Эктопический**).

ДИСТРОФИЯ. От греч. dys – *расстройство* и trophe – *питание*. Недостаточное (несбалансиро-

ванное) питание, истощение. Синонимы: *гипобиоз, дегенерация, дисбиотрофия*.

ДИСФУНКЦИЯ. От греч. dys – *расстройство.* Нарушение функции, функциональное отклонение (аномалия) в деятельности органа.

ДИХРОМАЗИЯ. От греч. (di)s – *два* и chroma – *цвет*. Нарушение цветового зрения при отсутствии чувствительных элементов (рецепторов) для восприятия какого-либо участка спектра (см. **Трихроматия**, **Протанопия**, **Дейтеранопия** и **Тританопия**).

ДОЛИХОЦЕФАЛИЧЕСКИЙ. От греч. dolichos – *длинный* и kephal – *голова*. С непропорционально длинной головой (длинноголовый). О черепе с *черепным индексом* менее 75 (ширина черепа составляет менее 0,75 длины). Синонимы: *долихокефалический*, *долихокраниальный*.

ДОРСАЛЬНЫЙ. От лат. dorsalis – *спинной* < dorsum – *спина*. Задний. Относящийся к спине или спинной поверхности. Термин используется для определения положения одной анатомической структуры по отношению к другой. Синоним – *posterior.*

ДРАЙВ. От англ. drive – *влечение*, *побуждение*, *стремление*. Субъективное переживание, вызванное удовлетворением различных потребностей (физиологических, инстинктивных или приобретённых, например, таких как коллекционирование или накопительство).

ДРОМОТРОПНЫЙ. От греч. dromos – *бег** и tropos – *поворот*. Например, *дромотропный* эффект (*дромотропное* действие) адреналина, который увеличивает скорость атриовентрикулярного проведения.

*Вспомните название одногорбого верблюда дромадера (дромедара), а также многие составные слова, такие как аэродром, ипподром, космодром, автодром и т.д.

ДУОДЕНАЛЬНЫЙ. От лат. числительного duodeci – *двенадцать*. Относящийся к двенадцатипёрстной кишке. *Дуоденальный* отдел кишечника – двенадцатипёрстная кишка – начальный отдел тонкой кишки, имеющий в длину около 25 см. (12 поперечников пальца*); начинается от привратника и идёт до уровня первого или второго поясничного позвонка, где с левой стороны последнего переходит в тощую кишку.

*Отсюда и возникло название.

ДУРАЛЬНЫЙ. От лат. durus – *твёрдый*. Относящийся к твёрдой мозговой оболочке*. Синоним – *пахименингеальный*.

**Dura mater* – твёрдая мозговая оболочка.

ЖЕЛЧЬ. Секрет, вырабатываемый клетками печени и накапливающийся вне периодов пищеварения в желчном пузыре (греч. *cholë kystis*). В состав желчи входят желчные (холевые) кислоты (гликохолевая, гликохолеиновая) и соли желчных кислот, желчные пигменты (билирубин, биливердин), лецитин, холестерин, жиры, мыла, муцин и неорганические соли. Желчь имеет слабощелочную реакцию. Желчные кислоты обеспечивают растворимость холестерина в желчи и эмульгацию липидов (жиров). Синоним – греч. *cholë* (откуда образованы слова: холестерин, холевые кислоты, холецистит, меланхолия, холерик).

ЖЕЛУДОК. Мешковидный слизисто-мускульный орган, выполняющий функцию пищеварения и пищевого депо. Вырабатывает желудочный сок. Различают четыре отдела желудка: кардиальный (cardia) – самый верхний, в который входит пищевод, дно (fundus), тело (corpus) и привратник (pylorus). В привратнике выделяют область, называемую *пещерой привратника* (antrum) (см. **Антральный**). Синонимы: греч. *gaster* (гастроном, гастроскоп), *stomache*, лат. *stomachus* – пищеварительный канал, желудок.

ЖЕЛУДОЧНЫЙ СОК. Пищеварительный секрет, вырабатываемый желудочными железами. Чистый желудочный сок – бесцветная прозрачная жидкость кислой реакции (pH 0,9–1,5), зависящей от присутствия свободной соляной кислоты. При наличии в желудке пищи концентрация водородных ионов в желудочном соке несколько ниже (pH 1,5–2,5). Содержит *муцины*, защищающие стенки желудка от переваривания, и протеазы (эндопептидазы) – *пепсины* и *химозин*, а также триацилглицериновую липазу. В желудочном соке содержится гликопротеин, так называемый «внутренний фактор» (intrinsing factor), связывающий витамин B_{12} (цианокобаламин).

ЖЕЛУДОЧНЫЙ ИНГИБИТОРНЫЙ ПОЛИПЕПТИД (ЖИП). Пептидный гормон желудочно-кишечного тракта (43 аминокислотных остатка). Усиливает секрецию инсулина ß-клетками островков Лангерганса и ингибирует секрецию соляной кислоты желудком.

ЖИР БУРЫЙ. У животных, впадающих в зимнюю спячку или оцепенение при низких температурах, накапливается бурый жир, содержащий большое количество митохондрий, которые и ответственны за бурый цвет. Клетки бурого жира не только запасают жир, но и активно его расходуют с образованием тепла. Считается, что эволюционно бурый жир возник у теплокровных животных для защиты от переохлаждения и поддержания физиологической температуры тела путём интенсивных мышечных сокращений (как поставщик легко извлекаемой энергии для мышц) (см. **Ирисин** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**). Младенцы также рождаются с небольшим количеством бурой жировой ткани, располагающейся вдоль лопаток, и этот жир обеспечивает их выживание при охлаждении*.

*Известен факт так называемых «детей землетрясения» – младенцев, выживших в течение 9 суток под завалами.

«ЗОЛОТЫЕ КРЮЧКИ». Так образно называется группа особых белков (обнаружено не

менее полдюжины), с помощью которых клетки крови время от времени останавливаются, прикрепляясь к стенкам вен и артерий. «Передышка» позволяет клеткам точно следовать избранным маршрутом. Предполагают, что эти белки могут быть ответственны за процессы метастазирования опухолей.

ЗОНЫ ГЕДА. Области на коже, где возникают кожные боли, сопровождающие заболевания внутренних органов (так называемые *отраженные боли*). Наличие подобных зон помогает в дифференциальной диагностике таких заболеваний, как стенокардия, холецистит, язвенная болезнь желудка и т.д.

«ЗОНЫ МОЛЧАНИЯ». Участки в височной области коры головного мозга человека, не реагирующие ни на какие раздражения, т.е. не пропускающие ничего в мозг.

ИДЕОМОТОРНЫЙ. От греч. idea – *понятие* и лат. motor – *приводящий в движение*. 1. Мышечное движение, возникающее при мысленном представлении об этом движении. 2. Непроизвольные двигательные реакции, обеспечиваемые гладкой мускулатурой, например, эрекция волос при испуге («волосы дыбом»).

ИДИОПАТИЧЕСКИЙ. От греч. idios – *своеобразный* (собственный) и pathos – *страдание*. Слово применяют для обозначения болезни неясного происхождения (генеза), болезни, развивающейся без видимой внешней причины, а также для обозначения первичного заболевания.

ИДИОСИНКРАЗИЯ. От греч. idios – *своеобразный* (собственный) и synkrasis – *смещение*. Врождённая форма повышенной чувствительности организма. В отличие от *анафилаксии* развивается без предварительной *сенсибилизации*. Проявляется высыпаниями на коже, отёком, общим недомоганием. Может возникать не только к пищевым продуктам, лекарствам, но и по отношению к отдельным людям, явлениям, т.е. выступать как форма необъяснимой неприязни.

ИДИОТ. От греч. idiotës – *неуч*, *невежда*. Индивидуум с крайним уровнем умственной отсталости (в просторечии, дурак). Древние греки называли идиотами тех, кто не участвовал в политических спорах и собраниях, кто был не похож на всех остальных, т.е. первоначально idiotës – *оригинальный человек*, или «человек сам по себе», человек вне государства (individual). А вот римляне уже разумели под *идиотом* человека-невежду, незнающего и несведущего в науках и искусствах (лат. idiota – *тупица*, ignoramus – *невежда*, англ. layman – *непрофессионал*).

ИДИОТИЯ. От греч. idiotës – *неуч*, *невежда*. Самая тяжёлая форма врождённой умственной отсталости (олигофрении, слабоумия).

ИДИОФРЕНИЧЕСКИЙ. От греч. idios – *собственный, частный* и phrën – *ум*, *разум*. В буквальном смысле, рождающийся только в сознании.

ИЗОАНТИТЕЛО. От греч. isos – *равный, одинаковый*. Антитело, образующееся в ответ на внедрение в организм компонентов чужеродных тканей, полученных у особей того же вида. Изоантитела препятствуют широкому применению белковых препаратов в клинике с целью замещения мутантных форм белков у людей с генетическими дефектами соответствующих белков. Например, изоантитела образуются на препараты VIII и IX факторов свёртывания, применяющиеся при заместительной терапии гемофилий. Синоним – *аллоантитело*.

ИЗОГЕМАГГЛЮТИНИНЫ. Антитела (γ-глобулины) класса IgM.

ИЗОМЕТРИЧЕСКОЕ СОКРАЩЕНИЕ. От греч. isos – *равный* и metron – *мерка*. Сокращение мышц, при котором мышца не может укоротиться и длина мышечных волокон остается неизменной, а напряжение их возрастает.

ИЗОТОНИЯ (изотонические растворы). От греч. isos – *равный* и tonos (лат. tonus) – *напряжение*. Растворы, осмотическое давление которых такое же, как у плазмы крови. Изотоническим является раствор поваренной соли, содержащий 0,85 г NaCl на 100 г воды.

ИЗОТОНИЧЕСКОЕ СОКРАЩЕНИЕ. От греч. isos – *равный* и tonos – *напряжение*. Сокращение, при котором длина волокон укорачивается, а напряжение их остается неизменным.

ИКТЕРИЧНЫЙ. От греч. ikterus – *желтуха* (ikterikos – *относящийся к желтухе*, *желтушный*). Желтушный (*иктеричный*) цвет лица, например, при гепатите с желтухой.

ИЛЕИТ. От лат. ileum – *подвздошная кишка*. Воспаление подвздошной кишки (ileitis).

ИЛЕОЦЕКАЛЬНЫЙ. От лат. ileum – *подвздошная кишка* (нижний отдел тонкой кишки, являющийся продолжением тощей кишки и переходящий в слепую кишку) и cecalis – *слепая кишка*. Относящийся к подвздошной и слепой кишкам.

ИЛЕУС. От лат. ileus < от греч. eileos – *кишечная обструкция*. Нарушение прохождения по кишечнику содержимого. Синоним – *непроходимость кишечника*. Сопровождается острыми болями в животе, рвотой, интоксикацией, дегидратацией.

ИЛИУМ (илиа). От лат. ilium (ilila) – *подвздошная кость* (os ilium).

ИМБЕЦИЛЬНОСТЬ. От лат. imbecillus – *немощный, слабый*. Форма психического недоразвития средней тяжести.

ИММОБИЛИЗАЦИЯ. От лат. immobilis – *обездвиживание*, где in – *не* (not) и mobilis – *движение*. 1. Лишение подвижности, например, травмированной конечности. 2. Прикрепление ферментов на носитель (иммобилизованные ферменты, белки).

ИММУНИТЕТ*. От лат. immunitas – *неприкосновенность* (immunis – *свободный* от чего-либо). Невосприимчивость к инфекционным заболеваниям, токсинам (ядам) и чужеродным агентам. Иммунная система состоит из двух взаимосвязанных

компонентов, образующих две различные формы – *врождённый* и *приобретённый* (адаптивный) иммунитет, которые активируются по-разному. Врождённый иммунитет – это первая линия обороны организма от чужеродных агентов (вирусов и бактерий), заранее подготовленная ещё до встречи организма с опасными инфекциями. Эта линия обеспечивает разрушение и поглощение чужеродных агентов. Она характеризуется также развитием воспалительной реакции, препятствующей распространению инфекции. Если эта линия защиты не справляется, в действие вступает приобретённый иммунитет, основанный на активности В- и Т-лимфоцитов и производящий антитела, а также активирующий киллерные клетки. Приобретённый иммунитет обладает «памятью», которая позволяет ему оперативно мобилизовать защиту при повторной встрече с чужеродным агентом (см. **Toll-подобные рецепторы**).

*Происхождение слова *иммунитет* связано со сбором налогов. В Древнем Риме некоторых граждан по разным причинам освобождали от налоговой или другой повинности, которая носила название «munis», и такого человека называли «immunis», что означает «свободный от повинности».

ИММУННАЯ СИСТЕМА. От лат. immunio – *защищаю* (immunus – *свободный*, *освобождённый*, *нетронутый*). Защитная система организма, отвечающая на внедрение в организм чужеродных антигенов (клеток, белков, биологических частиц) образованием специфических защитных белков, локализованных на поверхности или внутри иммунокомпетентных клеток (*специфический клеточный иммунитет*) или растворённых в плазме (антител) (*специфический гуморальный иммунитет*).

ИММУННЫЙ НАДЗОР. Понятие, означающее защитный механизм, который обеспечивает узнавание и уничтожение трансформированных клеток в организме.

ИММУНОДЕПРЕССАНТЫ. От лат. immunio – *защищаю* и depressio – *подавление*. В буквальном смысле, *подавители иммунитета*. 1. Лекарственные препараты, подавляющие нормальную реакцию иммунокомпетентных клеток на введение чужеродных антигенов. Применяют при пересадке органов и тканей*. 2. Различного рода вещества, вырабатываемые опухолями и подавляющие реакции иммунной системы. Обычно существенное подавление иммунитета начинается только после того, как растущая опухоль достигает определённых критических размеров. Синоним – *иммуносупрессанты*.

*Так, с 1980-х гг. в операциях по пересадке почек, печени и поджелудочной железы начали и до сих пор применяют иммуносупрессант *такролимус*.

ИММУНОЛОГИЧЕСКАЯ ПАМЯТЬ. Способность иммунной системы запоминать структуру антигенов так, что при повторном их внедрении в организм иммунный ответ возникает быстрее и антител образуется больше, чем при первичном контакте.

ИММУНОЛОГИЧЕСКАЯ ТОЛЕРАНТНОСТЬ. От лат. immunio – *защищаю* и tolerantia – *терпимость*. Отсутствие иммунной реакции на антигены, обусловленное утратой способности отличать «своё» от «чужого». Может возникнуть также при попадании в организм слишком большой дозы антигена (см. **Толерантность**).

ИММУНОКОРРЕКЦИЯ. От лат. immunio – *защищаю* и correctio – *исправление*. Воздействие на иммунную систему с целью повышения иммунитета или, напротив, с целью угнетения определённых иммунных реакций, например, при аутоиммунных заболеваниях или аллергиях (см. **Иммунодепрессанты** и **Интерферон**).

ИММУНОПРИВИЛЕГИРОВАННЫЕ ОРГАНЫ. Органы, незаметные для иммунной системы, например, глаза. В таких органах происходит экспрессия Fas-лигандов (Fas-L), активирующих Fas-рецепторы Т-лимфоцитов, которая приводит к их устранению. Опухолевые клетки также могут уклоняться от надзора со стороны иммунной системы, экспрессируя Fas-L. Это может приводить к элиминации цитотоксических Т-лимфоцитов.

ИММУНОТОКСИНЫ. От лат. immunis – *свободный* и греч. toxicon – *яд*. Иммуноглобулины, к которым присоединены токсины, т.е. производные антител, содержащие сильные токсины, например, рицин или дифтерийный токсин. Используются в клинике с биотерапевтическими целями.

ИНВАЗИВНОСТЬ. 1. Способность паразитов и возбудителей инфекций проникать в организм. 2. Агрессивное распространение (проникновение в окружающие ткани и органы опухолевых клеток или, другими словами, *инфильтрация* нормальных тканей раковыми клетками) (см. **Инвазия** в разделе **«Общая биология и экология»**).

ИНВАЗИВНЫЕ МЕТОДЫ. Инструментальные методы диагностики, такие как, например, *лапароскопия*, требующая проколов брюшной стенки (внедрения в ткани, организм).

ИНДУЦИРУЕМЫЙ ГИПОКСИЕЙ ФАКТОР (HIF-1A). Транскрипционный фактор. Образуется в тканях в условиях с низким содержанием кислорода и активирует более 40 генов, отвечающих за развитие и рост кровеносных сосудов. Фактор васкуляризации солидных опухолей.

«Дело науки – возведение всего сущего в мысль».

А.И. Герцен

ИНКРЕТЫ. От лат. in – *в* и cretio – *отделение*, *выделение*. Синоним слова *гормоны* (см. **Гормоны**).

ИНКРЕЦИЯ. От лат. in – *в* и cretio – *отделение*, *выделение*. Внутренняя секреция. Синоним – *эндокринная секреция*.

ИНКУРАБЕЛЬНЫЙ. От лат. in – *не* и curo – *заботиться, лечить*. Неизлечимый.

ИНОТРОПНЫЙ. От греч. ines – *мышца* и tropos – *поворот*. Фактор, изменяющий силу сокращения мышцы. Например, *инотропное* действие вегетативной нервной системы на сердечную мышцу (миокард).

ИНСОМНИ́Я (insomnia). От лат. in – в данном случае частица отрицания *не* и somnos – *сон*. Расстройство, нарушения сна, часто неправильно называемые бессонницей. При бессоннице у человека возникает искаженное восприятие собственного сна, вплоть до крайнего варианта – агнозии сна (неузнавание сна), которое в международной классификации расстройств сна называют *псевдо инсомнией*. Синоним – *асомни́я*.

ИНСПИРАЦИЯ. От лат. in – *в*, *внутрь*, *на* и spiro – *дышать*, *жить*. Акт вдоха. Совершается вследствие увеличения объёма грудной полости в трёх направлениях – вертикальном, сагиттальном и фронтальном. Синоним – *ингаляция*.

ИНСПИРАТОРНЫЙ. От лат. in – *в*, *внутрь*, *на* и spiro – *дышать*, *жить*. Относящийся к вдоху.

ИНСТИЛЛЯЦИЯ. От лат. instillatio – буквально: *стекание каплями*. Закапывание. Стекание жидкости внутрь органа, сосуда.

ИНСУДАТ. От лат. insudo – *выпот*. Жидкость, вызывающая отёк стенки кровеносного сосуда.

ИНСУЛИНЕМИЯ. От лат. insulin и греч. haima – *кровь*. Чрезмерно высокая концентрация инсулина в циркулирующей крови.

ИНСУЛИНОМА. От лат. insula (insulae) – *островок* и греч. oma – *опухоль*, *вздутие*. Аденома островковых клеток поджелудочной железы, вырабатывающих инсулин (см. **Карцинома островковых клеток**).

ИНСУЛЬТ. От лат. in-sulto, insultus (итал. salto) – *прыжок*, *наскок*, *скачок*. Приступ, острое нарушение (катастрофа) мозгового кровообращения. Синоним – *апоплексический удар.*

ИНТАКТНЫЙ. От лат. intactus – *нетронутый*. В экспериментальной практике – *не подвергшийся предварительному воздействию.*

ИНТЕНЦИЯ. От лат. intentio – *напряжение, усиление*. Задача, цель. В хирургии – процесс, операция, действие.

ИНТЕРВАЛ. От лат. intervallum – *промежуток между* «валлами», где inter – *между* и vallus – *колышек для подпорки*. Промежуток, перерыв. В электрокардиографии термином *интервал* обозначают совокупность зубца и сегмента, например, PQ-интервал равен расстоянию между началом зубца P и началом комплекса QRS.

ИНТЕРКАДЕНТНЫЙ. От лат. inter – *между* и cado (cadentis) – *падать*. Перебои в ритме сердечных сокращений, характеризующиеся вставочными экстрасистолами. Синоним – *дикротический пульс*.

ИНТЕРКАЛЯЦИЯ. От лат. intercalatio – *вклинивание*, inserted into the calendar – *возникающий между двумя другими*, *вставка*, *встраивание*. В физиологии термином *интеркалярный* обозначают лишний пульсовой удар, возникший между двумя регулярными волнами возбуждения (вставочная экстрасистола, интерполированная экстрасистола). В молекулярной генетике – *интеркалярные* красители (акридиновый оранжевый), *интеркалярный* гетерохроматин.

ИНТЕРКУРРЕНТНЫЙ. От лат. inter – *между* и curro – *бежать* (cursus – *бег*, *течение*, *направление*). Болезнь, осложняющая течение сопутствующей болезни, например, *интеркуррентная* инфекция. Синоним – *случайный*.

ИНТЕРМЕДИН. От лат. inter – *между* и medium – *среда*. Меланоцитостимулирующий гормон. Изменение окраски многих животных в зависимости от времени года контролируется при участии этого гормона (а также гонадотропинов и кортикотропина) (см. **Меланин**).

ИНТЕРМИТТИРУЮЩИЙ. От лат. intermittere – *прерывать* < inter-mitto – *ставить между*. Перемежающийся, прерывистый, функционирующий с промежутками. Например, *интермиттирующая* (прерывающаяся) ацетонурия, *интермиттирующая* лихорадка, *интермиттирующий* диабет.

ИНТЕРПОЛЯЦИЯ. От лат. interpolatio – *изменение подновлением* или *вставкой*.

ИНТЕРПОЛИРОВАННЫЙ. Обладающий внесенной вставкой (интерполяцией). Например, *интерполированные* экстрасистолы* – экстрасистолы, возникающие между двумя нормальными сокращениями и не влияющие на них (см. **Интерполяция**).

*Возникают только при медленном исходном ритме, когда интервал между сокращениями продолжительнее одиночного цикла возбуждения.

ИНТЕРСЕКСУАЛЬНОСТЬ. От лат. inter – *между* и sex – *пол*. Состояние организма человека, при котором экспрессируются мужские и женские половые признаки одновременно. Синоним (медицинский) – *гермафродитизм*.

ИНТЕРСТИЦИАЛЬНОЕ ПРОСТРАНСТВО. От лат. interstitio – *промежуток*, *пространство*. Межклеточное пространство, занятое *интерстициальной жидкостью*, служащей внешней средой для большинства клеток организма. Через обширнейшую поверхность стенок тканевых капилляров происходит обмен веществ между плазмой крови и интерстициальной жидкостью. Состав плазмы крови и интерстициальной жидкости существенно различаются только по содержанию белков. Отличительной особенностью интерстициального пространства является то, что оно малорастяжимо, что, в свою очередь, препятствует накоплению в нём лишней жидкости (препятствует развитию отёков) (см. **Капилляры**).

ИНТЕСТИНАЛЬНЫЙ ВАЗОАКТИВНЫЙ ПЕПТИД. Полипептид, вырабатываемый мозговым слоем надпочечников.

ИНТИМА. От лат. intimus – *внутренний*. Внутренняя оболочка кровеносных сосудов (интимная оболочка), построенная из клеток эндотелия с находящимися под ним элементами соединительной ткани.

ИНТРАВАЗАЦИЯ. От лат. intra – *внутри*, vas – *сосуд* и -ia – *условия*. Проникновение клеток первичных опухолей в кровеносные или (и) лимфатические сосуды.

ИНТРАМУРАЛЬНЫЙ. От лат. intra – *внутри* чего-либо (interus – *глубже*) и murus – *стена*. Внутристеночный. Интрамуральные нейроны вегетативной нервной системы – нейроны, расположенные в стенках различных органов, например, в стенке кишечника (иначе, «энтеральный отдел вегетативной нервной системы»; в отечественной литературе – *метасимпатический отдел**).

*Название предложено А.Д. Ноздрачевым.

ИНТРАЭПИТЕЛИАЛЬНЫЙ РАК. От лат. intra – *внутри* и «эпителий». Рак in situ, или неинвазивный рак. Например, интраэпителиальный рак мочевого пузыря.

ИНТУИЦИЯ. От лат. in tuitio (in tuitus) – *взгляд*, *точка зрения*. Явление, называемое также озарением, возникшее на основе неосознаваемых, т.е. неконтролируемых процессов мышления, которые в процессе эволюции способствовали выживанию вида *Homo sapiens*, поскольку люди через них принимают решения кратчайшим путём, не затрачивая время на обдумывание вариантов. Первоначально эти решения касались двигательных, затем поведенческих актов и, наконец, перешли в сферу идеального. Синонимы: *чутье*, *проницательность*, *непосредственное, бездоказательное постижение* истины.

Догадки разума о многом,
Тьму, озаренную огнем,
Связь неожиданную с Богом
Мы интуицией зовем.

ИНФАРКТ*. От лат. in-farctus – *наполненный* < in-farcire – *наполнять*, *набивать*. Омертвление участка органа вследствие ишемии на фоне спазма или закупорки питающих сосудов, например, венечных (коронарных) сосудов сердца. Представляет собой многовекторную патологию, угрожающего характера для жизни. Синонимы: *коронарный тромбоз*, «*сердечная атака*».

*Первоначально термин использовали для обозначения переполненности кишечника – в смысле его запора, затора.

ИНФЕКЦИЯ (ИНФИЦИРОВАНИЕ). От лат. inficio – *отравлять*, *заражать*, где in* – *внутрь*. Проникновение в организм болезнетворных агентов (микроорганизмов). В настоящее время смертность от инфекционных заболеваний во всём мире неуклонно растёт и связано это с всё возрастающей устойчивостью микроорганизмов к антибиотикам. Весомый вклад в этот процесс также вносят так называемые оппортунистические инфекции, причиной которых становятся не опасные при нормально функционирующей иммунной системе микроорганизмы (см. **Патогены**).

*Указывает направление.

ИНФЕКЦИОННЫЙ. От лат. inficere – *портить*. Заразный, связанный с инфекцией.

ИРРИТАЦИЯ. От лат. irritatio – *раздражение*. Например, ирритация кожи, ирритативная симптоматика.

ИШЕМИЯ. От греч. ischo – *задерживаю* и haima – *кровь*. Местное малокровие, вызываемое закупоркой сосудов или их сильным сужением. Термин чаще используется для обозначения внезапного прекращения коронарного кровотока (коронарной недостаточности) при *ишемической болезни сердца*. Оказалось, что риск ишемической болезни сердца обусловлен вариациями последовательностей, расположенных в обширном участке 9-й хромосомы, получившем название «*генная пустыня*» (см. **Генная пустыня** в разделе «**Общая генетика, медицинская генетика и геномика**»). Здесь располагаются несколько генов, ассоциированных с ишемической болезнью сердца. Давно известно, что лишний вес (ожирение) чаще сопровождается коронарной болезнью сердца, но в то же время у полных людей, при прочих равных условиях, больше шансов для выживания, чем у худых и нормальных людей с той же патологией. Ишемия может затрагивать и другие органы, например, почки. При ишемии почка изменяет свою структуру и в избытке продуцирует *ренин*.

ИШИАС. От греч. ichias – *боль в бедре* < ichion – *бедро*. Воспаление, невралгия седалищного нерва (*nervus ischiadicus*).

ИХОРОЗНЫЙ. От греч. ichör* (icho – *гниение*) – *гнойные выделения из раны*, *незаживающей язвы*. Относящийся к ихору, напоминающий ихор.

*В греческой мифологии сок (аналог человеческой крови, точнее, сыворотки крови (serum)), выделяющийся из вен бессмертных божеств.

ИХОРОЗНОЕ ВОСПАЛЕНИЕ. От греч. icho – *гниение*. Воспаление с гнилостными выделениями.

ИХТИОЗ. От греч. ichtys – *рыба* и -osis – *состояние*. Заболевание кожи, вызванное гипертрофированной, часто генерализованной кератинизацией эпидермиса, когда роговой покров образует нечто, похожее на чешуйчатый панцирь (см. **Гиперкератоз, Питириаз** и **Кератинизация** в разделе «**Клеточная биология**»).

КАВЕРНА. От лат. caverna < cavus – *пустой*. Полость в органе, образовавшаяся в результате патологического процесса (в частности, воспаления). Например, каверны в лёгких, возникающие при туберкулёзе. Закрытию патологических полостей при туберкулёзе способствует снижение эластического напряжения тканей лёгких, для чего

производят частичный пневмоторакс (см. **Пневмоторакс**).

КАВЕРНОЗНЫЙ. От лат. cavernosus – *имеющий каверны*. Например, *кавернозный* орган – орган, имеющий полости (пазухи, пустоты).

КАДУЦЕЙ. От лат. caduceus, греч. kaduseus. В греко-римской мифологии жезл Гермеса (Меркурия), а также жезл Эскулапа (Асклепия), обвитый двумя эскулаповыми змеями (полозами) и увенчанный двумя крылами, – один из символов медицинской профессии (см. **Эскулап**).

КАКОМЕЛИЯ. От греч. kakos – *плохой*, *дурной* и meleia (melos) – *конечность*. Врождённый порок развития конечности. К *какомелии*, например, относится *фокомелия*.

КАЛЛИДИНЫ. От греч. (kalli)kreas – *поджелудочная железа* и (dyna)mis – *сила*. Физиологически активные олигопептиды, вызывающие расширение большинства кровеносных сосудов и сокращение гладких мышц бронхов, кишечника и матки. Каллидин II – декапептид, образующийся из α2-глобулина плазмы крови. Каллидин I (синоним – *брадикинин*) – нонапептид, образующийся из каллидина II. Ферменты, катализирующие процесс превращения, называются *калликреинами*.

КАЛЛИКРЕИНЫ*. От греч. kallikreas (нем. Kallikreine pancreatique) – *поджелудочная железа*. Вазодиллятаторные (сосудорасширяющие) агенты (факторы), представляющие собой ферменты плазмы крови и некоторых органов (почек, поджелудочной железы, стенок кишечника и слюнных желёз). В процессе свёртывания крови образуются из *прекалликреина* (см. **Фактор Флетчера**) и способствуют активации факторов свёртывания XI и XII (см. **Брадикинин**).

*Первоначально были названы *падутином*.

КАЛЬКУЛЁЗ. От лат. calculus (calculi) – *камешки* (stones). Склонность к образованию конкрементов («камней» в желчном пузыре, почках – *нефрокалькулёз*). Конкременты обычно состоят из солей органических и неорганических кислот, а также из других веществ, например, холестерина.

КАЛЬКУЛЁЗНЫЙ. От лат. calculus (calculi) – *мелкие камешки*. Например, *калькулёзный* холецистит – холецистит, вызванный присутствием в желчном пузыре конкрементов.

КАЛЬКУЛИ*. От лат. calculus (calculi) – *мелкие камешки*, *галька*. Камни (конкременты) во внутренних органах – почках, желчном и мочевом пузыре.

Римское calx первоначально обозначало все «мягкие» камни, в противоположность silex – *твёрдый камень*, а затем закрепилось только за карбонатом кальция в виде известняка и мрамора.

*Также камешки для счёта (вспомните, *калькулятор*, *калькуляция* – вычисление).

КАЛЬЦИКОЗ. От лат. calx (calcis) – *известняк*. Отложение кальция во внутренних органах.

КАЛЬЦИПЕКСИЯ. От лат. calx (calcis) – *известняк* и греч. pexis – *присоединение*, *прибавление*. Отложение солей кальция в тканях.

КАЛЬЦИТОНИН*. От лат. calcis – *известняк* (кальций) и греч. tonos – *напряжение*. Гормон паращитовидных, а также щитовидной (тиреокальцитонин) желёз. Выделяется в кровь под влиянием *гиперкальциемии* (повышенного уровня кальция в крови). Снижает уровень кальция в крови, т.е. обладает действием, противоположным действию паратгормона. Синоним – *гипокальцимический фактор*.

*Используется как опухолевый маркёр для диагностики медуллярной карциномы щитовидной железы.

КАЛЬЦИФИЛАКСИС. От лат. calx (calcis) – *известняк* и aphylaxis – *беззащитность*. Избирательное отложение кальция в определённых органах, часто до полной их петрификации (окаменения).

КАМПТОМЕЛИЯ. От греч. kamptos – *изгиб* и meleia (melos) – *конечность*. Искривление конечностей.

КАМПТОСПАЗМ. От греч. kamptos – *изгиб*, *наклон* и spasma – *судорога*. Наклон туловища вперёд (судорожные поклоны при психической или неврогенной патологии). Синонимы: «судорога приветствия», «салаамова судорога», «кивательная судорога» (англ. nodding spasm – «поклоны дурака»).

КАНДИДОЗЫ. Заболевания, вызываемые грибами рода *Candida*. Синонимы: *монилиозы*, *микозы*, *кандидомикозы*.

КАНКРОИДЫ*. От лат. cancer – *злокачественная опухоль* и греч. eidos – *сходство*. Похожий на рак, напоминающий рак. Новообразования с меньшей злокачественностью, чем другие карциномы кожи. Описаны у тибетских горцев, отогревающихся горячими флягами с водой, которые вызывают повторные ожоги разной степени.

*Устаревший термин.

КАНКРОФИЛИЯ. От лат. cancer – *злокачественная опухоль* и греч. phileo – *люблю*. *Канкрофилия* – формирование условий, способствующих возникновению злокачественных образований (в переносном бытовом смысле, читай, что эти условия – невежество и глупость как самые дорогостоящие вещи на свете, одно из них, например, курение). На русский язык слово «cancer» переводится как «рак» или «краб» (в немецком языке Krebs; биохимики вспомнят цикл имени Ганса Кребса), что в первоначальном, древнем смысле означает *впивающийся*. Название возникло оттого, что многие со́лидные (твёрдые) опухоли своими очертаниями очень сильно напоминают краба. Считают, что слово cancer восходит к индоевропейскому «орк», которое по значению совпадает с литовским «ёрке» и латышским «ерке». В медицине встречаются и другие зооморфные названия болезней и пороков. Вспомните, например, устаревшее назва-

ние стенокардии – «грудная жаба», аутоиммунное заболевание, называемое «системная красная волчанка» или, наконец, паразитарное заболевание «слоновость». Некоторые пороки развития также имеют зооморфные названия, например, «заячья губа», или *лагостема* (греч.) (англ. harelip), «волчья пасть» и *фокомелия* (ластообразные конечности).

КАНЦЕР. От лат. cancer, carcinoma (oma) – *опухоль*), греч. karkinos – *краб*, *рак*. Злокачественная эпителиальная опухоль, прорастающая окружающие ткани и способная к метастазированию. Синоним – *карцинома* (carcinoma) (см. **Рак**).

КАНЦЕРОГЕНЕЗ (ОНКОГЕНЕЗ). От лат. cancer – *рак* и греч. genesis – *рождающий*. Процесс формирования злокачественной опухоли, обусловленный, если относится к этой проблеме афористично, «генетическим роком» и этот взгляд в настоящее время считается правильным.

КАНЦЕРОФОБИЯ. От лат. cancer – *рак* и греч. phobos – *страх*. Паническая боязнь заболеть раком.

КАПИЛЛЯРЫ. От лат. capillaris – *волосной* < capillus – *волосы*. Очень тонкие кровеносные сосуды, соединяющие артериальную систему с венозной. Относятся к терминальному* (микроциркуляторному) сосудистому руслу, так как именно в капиллярах осуществляется обмен между кровью и интерстициальной жидкостью. (*В капиллярах кровь в течение длительного времени соприкасается с очень большой совокупной поверхностью**, *на которой и осуществляются обменные процессы.*) В отличие от крупных сосудов капилляры не имеют мышечной стенки. В зависимости от строения стенки различают три типа капилляров: 1. Капилляры с непрерывной стенкой, образованной сплошным слоем эндотелиальных клеток. Встречаются в мышечной, жировой, соединительной тканях, а также в микроциркуляторном русле лёгких. 2. Фенестрированные капилляры (см. **Фенестрированный**). Характерны для почечных клубочков и слизистой оболочки кишечника. 3. Капилляры с прерывистой стенкой, содержащие большие интерстициальные просветы, через которые могут проходить не только жидкость, но и клетки. Такие капилляры характерны для костного мозга, синусов печени и селезёнки.

*Совокупность сосудов от артериол до венул (включая метартериолы) относится к терминальному микроциркуляторному руслу.

**Если допустить, что капилляры распределены равномерно в тканях (хотя это не так), то в среднем получается приблизительно 1,5 м^2 обменной поверхности на 100 г ткани.

КАРБУНКУЛ. От лат. carbunculus – *уголек* < carbo – *уголь*. Глубоко локализованное в коже, быстро развивающееся гнойное воспаление нескольких волосяных фолликулов и сальных желёз с образованием между ними ходов, сопровождающееся лихорадкой, недомоганием и слабостью. Название дано из-за возникающего в центре очага воспаления чёрного стержня («уголька»), состоящего из некротизированной ткани. Синоним – *большой чирей*.

КАРДИОВАСКУЛЯРНЫЙ ЦЕНТР. От греч. kardia – *сердце*, *вход в желудок* и vas – *сосуд*. Область продолговатого мозга, в которой располагаются нейроны, участвующие в поддержании и регуляции артериального давления. Синоним – *сердечно-сосудистый центр*.

КАРДИОНЕВРОЗ. От греч. kardia – *сердце*, neuron – *нерв* и -osis – *состояние*. Нейроциркуляторная дистония. Синоним – *сердце «солдата»* (англ. soldier's heart).

КАРДИЯ. От греч. kardia – вход в желудок (*сердце)*. Верхняя часть желудка, в которую входит пищевод (*вход в желудок*). Синоним – *кардиальная часть желудка*, *кардиальное отверстие* (переход пищевода в желудок).

КАРДИОСПАЗМ. От греч. kardia – *вход в желудок* и spasma – *длительное сокращение мышц*. Нарушение проходимости пищевода в области нижнего пищеводного сфинктера (в области входа пищевода в желудок на уровне диафрагмы).

КАРОТИДНЫЙ. От греч. karotides (фр. karoö) – *укладывать спать**. Относящийся к сонной артерии, сонный.

*Название возникло из-за того, что при пережатии (компрессии) сонной артерии наступает потеря сознания (англ. unconsciousness).

КАРОТИДНЫЙ СИНУС. От англ. carotid arteries < греч. karotides – *сонная артерия* и лат. sinus – *изгиб*, *искривление*. Место расширения общей сонной артерии перед её разделением на внутреннюю и внешнюю артерии.

КАРЦИНОГЕН. От греч. karkinos – *рак*, *раковая опухоль* и genan – *порождать*. Любое вещество, вызывающее рак. Синоним – *канцероген*.

КАРЦИНОГЕНЕЗ. От греч. karkinos – *раковая опухоль* и genesis – *происхождение*. Возникновение и развитие опухоли. Синонимы: *канцерогенез*, *бластомогенез* и *онкогенез*.

КАРЦИНОМЫ. От греч. karkinoma – *раковая опухоль* < karkinos – *рак* и oma – *опухоль*. Злокачественные опухоли, возникающие из любых эпителиальных клеток, выстилающих внутренние органы, а также из эпителиальных клеток кожи. Например, карциномы возникают из клеток протоков молочной железы, воздухоносных путей лёгких, клеток образующих слизистые оболочки желудка, кишечника*, простаты (у мужчин), шейки матки (у женщин), мочевого пузыря** и т.д. Характеризуются инвазивным ростом, атипическим строением клеток и снижением степени их дифференцировки. Карциномы могут быть недифференцированными или выглядеть как нормальный эпителий (см. **Рак** и **Фиброкарцинома**).

*Чаще клеток слизистой оболочки толстой кишки у лиц обоего пола.

**Карцинома мочевого пузыря человека ассоциирована с повышенной экспрессией онкогена EJ-ras.

КАРЦИНОМА ОСТРОВКОВЫХ КЛЕТОК. Секретирующая инсулин опухоль, возникающая из β-клеток островков Лангерганса поджелудочной железы, приводящая к постоянной гипогликемии, вплоть до развития инсулиновой комы. Клетки опухоли отличаются низкой пролиферативной активностью и высокой миграционной способностью (метастазирование). Летальный исход наступает, когда опухоль имеет ещё очень небольшие размеры.

КАРЦИНОМА ПАРАЩИТОВИДНОЙ ЖЕЛЕЗЫ. От греч. karkinoma – *раковая опухоль*. Опухоль, возникающая из клеток паращитовидной железы. Характеризуется избыточной пролиферацией клеток *in situ* и избыточной секрецией паратгормона, приводящего к нарушению метаболизма кальция.

КАРЦИНОМА ЭМБРИОНАЛЬНАЯ (ЕС). От греч. karkinoma – *раковая опухоль*. Опухоль, состоящая из трансформированных плюрипотентных стволовых клеток. Клетки эмбриональной карциномы представляют собой онкогенные эквиваленты недифференцированных эмбриональных стволовых клеток (ES), поскольку оба типа клеток экспрессируют ген *Fgf-4*. Потенции к развитию у разных клонов этих клеток различаются, и они могут давать различные дифференцированные ткани (см. **Тератомы** в разделе **«Клеточная биология»**). Синоним – *тератокарцинома*.

КАРЦИНОЭМБРИОНАЛЬНЫЕ (карциномоэмбриональные) АНТИГЕНЫ (КЭА). От греч. karkinoma – *раковая опухоль* и embryon – *зародыш*. Антигены, встречающиеся в норме только в эмбриональной ткани. Другими словами, антигены опухолевых клеток, сходные с эмбриональными антигенами, откуда и произошло их название*. Организм использует эти антигены для борьбы с опухолью, а в клинической практике они служат диагностическими маркёрами, например, для диагностики рака прямой кишки (см. **Фетопротеин**).

Синоним – *раковые эмбриональные антигены* (РЭА).

*Название предложил Голд (Gold).

КАСТРАЦИЯ. От лат. castratio < castratus – *кастрат* (скопец) < castro* – *оскопляю*. Хирургическое удаление или разрушение иным способом** (химическая кастрация) половых желёз. В природе встречается паразитарная кастрация – разрушение половых желёз паразитами. Так, у самцов краба *Jnachus mauritanicus* форма клешни (вторичный половой признак) изменяется после разрушения половых желёз паразитирующим усоногим рачком *Sacculina*.

*Интересно, что часто встречающаяся в Латинской Америке фамилия Кастро означает «оскоплённый», «скопец». **Германские фашисты практиковали кастрацию рентгеновским излучением.

КАТАЛЕПСИЯ. От греч. katalepsis – *схватка*, *припадок*. Состояние бодрствования организма, при котором тело обмякает как во сне (состояние оцепенения, падения мышечного тонуса). Возникает при психозах, истерии или под воздействием гипноза. Каталепсия возможна и у животных (нарколептические состояния). Обнаружено, что во время приступов каталепсии активность гистамина в нервных клетках, «замолкающих» во время сна, остается высокой, а серотонина и норадреналина падает до минимума.

КАТАР. От греч. katarrheo (katarrhoos) – *стекать*, *течь*, буквально *стекать вниз*. Воспаление слизистой оболочки, например, верхних дыхательных путей с избыточным образованием слизи.

КАТАРАКТА. От греч. katarrhaktës – *водопад*. Помутнение хрусталика, приводящее к потере зрения. Образно катаракту называют «свет уносящая». Различают катаракту возрастную, травматическую и радиационную (прежде всего, связанную с повреждениями, вызванными ультрафиолетовым излучением). Провоцируют катаракту также обезвоживание организма и процессы неэнзиматического гликозилирования кристаллинов, например, при диабете. В основе всего многообразия клинических форм катаракты лежит один механизм – повреждение клеточных элементов хрусталика за счёт механизмов свободнорадикального окисления (окисление белков кристаллинов – самых старых белков в любом организме, поскольку они синтезируются ещё у плода). Все эти факторы приводят к тому, что белки кристаллины утрачивают свою нативную структуру (денатурируют) и слипаются друг с другом, образуя плотную, оптически непрозрачную массу. Катаракта может быть и врождённой, возникающей, например, при дефекте специальной ДНКазы, участвующей в разрушении ядерной ДНК в клетках хрусталика при их дифференцировке (Nuclear Cataract) (см. **Галектин** в разделе **«Клеточная биология»**). Синоним – *сквама* (лат. squama).

КАТАТОНИЯ. От греч. katatonos – *натянутый*. Расстройство нервной системы, выраженное в нарушении произвольных движений и мышечных спазмах.

КАУДАЛЬНЫЙ. От лат. cod» – *хвост*. Хвостовой, например, *каудальный* отдел поджелудочной железы, где сосредоточены островки Лангерганса.

КАУЗАЛГИЯ*. От греч. kausis – *жжение* и algos – *боль*. В буквальном смысле «жгучая боль». 1. Невыносимые боли, при которых больной человек постоянно испытывает непреодолимое желание «потушить пожар» (желание остужать больное место холодной водой). 2. Болезненное жжение в травмированном органе. 3. Выделяют также «каузалгии фантома», т.е. непереносимые боли в отсутствующих конечностях. Причиной каузал-

гии у раненых является непрерывное раздражение повреждённого нерва образующимися утолщениями, рубцами, спайками или другими механическими факторами, а также воспалительные изменения в месте заживления нерва, в результате чего возникает так называемая «болевая спираль», когда «боль рождает боль».

*Впервые *каузалгию* описал в 1872 г. американский врач Митчелл, участник гражданской войны между северными и южными штатами в США.

КАУТЕРИЗАЦИЯ. От позднелат. cauterisatio< греч. kauter – *раскалённое железо*. В буквальном смысле *разрушение*. Метод прижигания. 1. Высокотемпературная коагуляция. Например, прижигание клетки с помощью лазера. При этом происходит мгновенная коагуляция белков в точке попадания лазерного излучения. 2. Старый метод лечения мозолей, бородавок и иногда ран с помощью прижигания раскалённым металлом или химическими веществами, вызывающими ожог.

КАХЕКСИЯ. От греч. kachexia < kakos – *плохой*, *дурной* и hexis (habit of body) (англ. wasting) – *сложение, телосложение*. Предельное истощение организма с резким снижением массы тела, вызванное хронической соматической болезнью (например, опухолью) или психическими нарушениями.

КАХЕКТИН. От греч. kakos – *плохой*, *дурной* и hexis (habit of body) – *сложение*, *телосложение*. Пептидный фактор (гормон), продуцируемый активированными эндотоксином макрофагами, регулирующий жировой обмен и лизирующий *in vitro* опухолевые клетки. Синоним – *фактор некроза опухолей* (TNF) (см. **Фактор некроза опухолей** в разделе **«Клеточная биология»**).

КВАШИОРКОР. Заболевание, распространённое в слаборазвитых странах Африки и Азии и развивающееся у детей (особенно младшего возраста) при дефиците аминокислоты *лизина* (полноценных белков*) и преобладании в пище крахмала. Название взято из языка племени Га, обитающего в районах Золотого Берега Западной Африки, Сесилией Виллиамс, описавшей впервые это заболевание в 1929 г.

*Белки, содержащие все незаменимые аминокислоты (валин, лейцин, изолейцин, лизин, метионин, треонин, триптофан и фенилаланин).

КЕЛОИД. От греч. kēle – *опухоль* и eidos – *сходство*. Опухолевидное разрастание соединительной ткани, грубое рубцевание кожи (келоидный рубец).

КЕРАТОГИАЛИН. От греч. keras – *рог* и hyalos – *стекло*. Белок «зернистого слоя» эпидермиса (stratum granulosum). При переходе зернистого слоя в «блестящий слой» (stratum lucidum) *кератогиалин* переходит в *элеидин*.

КЕРАТИТ. От греч. keras – *рог* и суффикса «ит», указывающего на воспаление. Воспаление роговой оболочки глаза.

КЕРАТОДЕРМИЯ. От греч. keras (keratos) – *рог* и derma – *кожа*. Генерализованное утолщение рогового слоя кожи. Синонимы: *акрокератома*, *тилёз* (от лат. tilia – *липовый луб* и греч. -osis – *состояние*).

КЕРАТОЗ. От греч. keras (keratos) – *рог* и -osis – *состояние*. 1. Любое поражение эпидермиса с разрастанием рогового слоя (например, себорейный, старческий). 2. Наследственное поражение кожи, затрагивающее, главным образом, эпидермис. Картирован ген, отвечающий за развитие одной из форм кератоза.

КЕСАРЕВО СЕЧЕНИЕ. Согласно широко известной легенде, рождение Юлия Цезаря было осуществлено путём кесарева сечения, благодаря чему эта медицинская практика и получила своё название. Однако это не так, поскольку в Древнем Риме такие операции родовспоможения ещё не делались.

КИНОГЕН ВЫСОКОМОЛЕКУЛЯРНЫЙ. От греч. kinema – *движение* и genan – *порождать*. α-глобулин плазмы крови (160 кД), способствующий контактной активации факторов свёртывания XI и XII. Синонимы: *кининоген*, *фактор Фицджеральда*.

КИСТА. От лат. cysta < греч. kystis – *пузырь**. Пузыревидное (полостное) образование с плотными стенками, заполненное жидким или кашицеобразным содержимым, например, киста мозжечка, наполненная ликвором.

*Булла. От лат. bulla – *водяной пузырь*, *полый шарик*.

КИФОЗ. От kyphos – *согнутый*. Изгиб позвоночника, обращённый выпуклостью назад (физиологические кифозы – грудной и крестцовый).

КЛОНИЧЕСКИЕ СУДОРОГИ. От греч. klonos – *движение* (ритмическое подергивание мышц). Судороги, при которых мышцы попеременно сокращаются и расслабляются, прерывистые судороги.

КЛОНУС. От греч. klonos – *движение*. Ритмические непроизвольные сокращения скелетных мышц, возникающие при паратиреозе и некоторых заболеваниях ЦНС.

КОАГУЛЯЦИЯ. От лат. coagulatio – *слипание* (coagulo – *сворачиваю*). Слипание частиц (в том числе в коллоидных системах), приводящее к образованию сгустка и (или) осадка.

КОАГУЛОПАТИЯ. От лат. coagulatio – *слипание* и pathos – *страдание*. Нарушение процесса свёртывания крови, обусловленное недостаточностью в плазме тех или иных факторов свёртывания (обычно нескольких сразу), или возникающее при недостатке жирорастворимого витамина К. Врождённые состояния дефицита одного фактора свёртывания – *гемофилии* (например, *гемофилия А* вызвана дефицитом фактора VIII, а *гемофилия В* – дефицитом фактора IX). К коагулопатиям также приводят тяжёлые воспалительные или дегенеративные заболевания печени в результате подавле-

ния синтеза протромбина и факторов свёртывания II, VII, IX и X.

КОАГУЛОПАТИИ ПОТРЕБЛЕНИЯ. От лат. coagulatio – *слипание* и pathos – *страдание*. Недостаточность факторов свёртывания, возникающая после тяжёлых кровопотерь или при инфекционных заболеваниях.

КОАРКТАЦИЯ. От англ. coarctation – *сужение* < англ. coarctate < лат. co-arto – *сжимать*. Буквально сжатый совместно, приводящий к сужению прохода (просвета) трубчатых органов. Например, *коарктация* аорты при синдроме Шерешевского – Тернера. Синонимы: *стриктура*, *стеноз*.

КОГНИТИВНЫЕ ФУНКЦИИ. От лат. cognitio (cognitionis) – *познавание*, *узнавание*, *познание*, *представление*. Высшие психические функции, высшие способности, включающие внимание и его концентрацию, понимание, память (способность восстанавливать в памяти прошлые события), принятие решений, формирование суждений, планирование действий. Главным центром управления этими высшими функциями в головном мозге является *префронтальная зона* коры больших полушарий (см. **Префронтальная кора**).

КОК. Аббревиатура понятия «комбинированные оральные контрацептивы».

КОКАНЦЕРОГЕНЫ. От лат. co-, con-, обозначающей *совместность, сопряженность*, cancer – *рак* и греч. genan – *порождать*. Вещества, *промоторы* канцерогенеза, способствующие росту опухолей. Сильнейшие коканцерогены – *форболовые эфиры* – содержатся в кротоновом и касторовом маслах, добываемых из сока молочайных растений (*Euphorbiaceae*).

КОЛИТ. От греч. kolon – *толстая кишка* и суффикс «ит», указывающий на воспаление. Воспаление (инфламация) толстого кишечника. Например, амёбный колит, коллагеновый колит, геморрагический колит, гранулёматозный колит, слизистый колит и неспецифический язвенный колит – хроническое заболевание с неясной этиологией (идиопатический колит). Характеризуется возникновением язв в толстой и прямой кишке, кровотечениями с развитием анемии, гипопротеинемии и электролитного дисбаланса. Может быть причиной перфораций кишечной стенки и развития карциномы ободочной кишки. Установлено, что паразитический червь *власоглав*, «выключая» иммунную систему хозяина, приводит к излечению от неспецифического язвенного колита.

КОЛЛАГЕНОЗЫ. От «коллаген» и греч. nosos – *болезнь*. Наследственные болезни, обусловленные аномалиями коллагена. Наиболее изученные коллагенозы – несовершенный остеогенез, синдром Марфана, синдром Менке* и синдром Элерса – Данлоса (см. **Несовершенный остеогенез**, **Синдром Марфана**, **Синдром Менке** и **Синдром Эрлеса – Данлоса**).

*Синоним – синдром курчавых волос.

КОЛЛАПС. От лат. collapsus – *падение*. Резкое падение кровяного давления в результате сердечно-сосудистой недостаточности. Его можно наблюдать при самых различных обстоятельствах: при временной потере сознания, при острой асистолии, вызванной различными причинами, а также в терминальной стадии нормоволемического шока. Церебральная аноксия при коллапсе приводит к потере сознания. Коллапс является симптомом с разнообразной этиологией и патогенезом; он требует патогенетических, а не симптоматических методов лечения (см. **Шок**).

КОЛЛАПСНЫЙ ВОЗДУХ. От лат. collapsus – *падение*. Воздух, вышедший из лёгких трупа в результате двустороннего *пневмоторакса* (см. **Пневмоторакс**). При этом происходит почти полное спадение легочной ткани.

КОЛЛАТЕРАЛИ. От лат. collateralis – *побочный*, *боковой*, *обходной*, где приставка col* – *с*, *вместе с кем-либо* и lateralis – *боковой*. Боковые дополнительные сосуды, снабжающие орган кровью. Развитие коллатералей обеспечивает компенсацию ишемии. Синоним – *коллатеральное кровоснабжение*.

*Наравне используются приставки con и cum (вместе).

КОЛОБОМА. От греч. kolobum – *туника с короткими рукавами*. Редкий врождённый порок – боковая щель лица, идущая от середины нижнего века к углу рта, а также дефект оболочки глаза и век.

КОЛОРЕКТАЛЬНЫЙ РАК. От лат. colon (греч. kolon) – *ободочная кишка* (толстая кишка) и rectum – *прямой*. Рак толстого кишечника (включая ободочную и прямую кишку). Занимает второе место после рака лёгких по смертности. В большинстве случаев колоректального рака обнаруживается инициирующая опухолевый процесс мутация в гене-супрессоре *APC* (ген *аденоматозного полипоза ободочной кишки*) (см. **Крипты** и **Аденоматозный семейный полипоз**), а также мутация в гене *TP53**.

*Ген-опухолевый супрессор (ранее обозначали как ген *p53*), мутации в котором влияют на развитие опухоли.

КОЛОСТРА (колострум). От лат. colostra – *молозиво* (первичный секрет грудных желёз – первичное молоко). Образуется в последние дни беременности и в первые дни после родов; наиболее богато белками (альбуминами и глобулинами, в том числе иммуноглобулинами, обеспечивающими пассивный иммунитет у новорождённых), жирами, минеральными веществами и витаминами, но меньше, чем молоко, содержит сахаров.

КОЛЬПИТ. От греч. kolpos – *влагалище*, *утроба* и суффикса «ит», указывающего на воспаление. Воспаление влагалища.

КОМА (Coma). От греч. köma – *глубокий сон* (англ. *deep sleep*). Тяжёлое бессознательное состо-

яние человека, требующее немедленной медицинской помощи. При коме наблюдается расстройство всех органов чувств, нарушение кровоснабжения мозга, дыхания, процессов обмена веществ. Различают следующие виды ком: печёночную (развивающуюся на фоне прогрессирующего цирроза, гепатита, отравлений), диабетическую, или кому Куссмауля* (возникающую вследствие выраженного кетоацидоза), метаболическую (возникающую вследствие нарушения механизмов передачи энергии), травматическую (травмы головного мозга).

*Куссмауль А. (1822–1902) – немецкий врач, впервые описавший диабетическую и печёночную комы.

КОМЕДОН. От лат. comedo (com-edo) – *съедать*, *промотать* (англ. to eat up – *пожирать*, *поглощать*). Расширенный мешочек волосяного фолликула, заполненный кожным салом, кератином, чешуйками отмерших клеток. Комедоны первичны при юношеских угрях. Синоним – *чёрный угорь*.

КОМИССУРА. От лат. comissura – *соединяю* < committo – *поручать*, *предоставлять*, *вверять*. Соединение, спайка, (англ. seam – *шов, спайка, рубец*). 1. Пучок нервных волокон, соединяющий противоположные половины головного мозга (*corpus callosum* – «мозолистое тело»). 2. Угол глаза или губ.

КОМИССУРАЛЬНЫЕ ПУТИ. Нервные волокна, соединяющие правое и левое полушария головного мозга, входящие в состав *corpus callosum* – «мозолистого тела». С целью предупреждения эпилептических припадков проводят частичную перерезку комиссуральных волокон (операция «расщепления мозга»).

КОМПАТИТИВНЫЙ. От англ. (compati)bility – *совместимость* и лат. addi(tio) – *прибавление*. Компатитивное действие – действие, подавляющее рецептор. Например, при одновременном приёме адреномиметика *добутамина* (стимулирует β_1-адренорецепторы миокарда) и β-блокаторов действие добутамина может быть ослаблено.

КОМПЛЕМЕНТ. От англ. complement – *дополнение*, *комплект* < лат. complementum – *дополняющее средство*. Часть иммунной системы, входящая в состав *гуморальных механизмов защиты*, ответственная за *неспецифическую* защиту организма от бактериальных патогенов. Многие биологические эффекты, сопровождающие реакции *антиген – антитело* (особенно в присутствии бактериальных агентов), обусловлены участием особой группы *факторов* (*компонентов*) системы *комплемента*, состоящей из 20 плазменных белковых комплексов. Белки системы комплемента присутствуют в крови в виде неактивных проферментов (зимогенов), последовательно активирующих друг друга. Существуют *классический* и *альтернативный* пути активации комплемента. Девять компонентов с C1 по C9* составляют «*классический путь*». Он начинается с реакции связывания компонента C1** с несколькими молекулами IgG или одной молекулой IgM на поверхности микроорганизма и приводит к расщеплению компонента C3 *конвертазой* C3 (см. **Конвертаза** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**). *Альтернативный* путь, образованный компонентами B и D, начинается со связывания компонента B с бактериальными липополисахаридами и также приводит к расщеплению компонента C3 конвертазой C3/C5 (C3 также называют плазменным белком *пропердином*) (см. **Пропердин**). В свою очередь, продукты активации факторов системы *комплемента* (мелкие и крупные пептиды; первые обозначают буквой «*a*», вторые – «*b*») активируют клетки организма, участвующие в воспалительных реакциях, вызывают иммунную адгезию (агрегацию чужеродных клеток) и *опсонизацию*. Комплемент активируют IgM, IgG-1 и IgG-3. Такие эффекты антител, как бактериолитический, гемолитический, виролитический и цитотоксический, полностью зависят от комплемента (см. **Антифагоцитарные компоненты** и **Мембраноатакующий комплекс** в разделе **«Микробиология и вирусология»**). Синоним – *алексин*.

*Где *C* от англ. complement.

**C1 – сложный молекулярный комплекс, состоящий из трёх различных компонентов: 1) гексамера C1q, связывающегося своими мономерами с Fc-фрагментами антител в комплексах антиген/антитело на поверхности микроорганизма; 2) сериновой протеиназы C1r, активирующейся при связывании C1 с антителами (C1r – первый фермент амплифицирующего протеолитического каскада активации системы комплемента); 3) C1s – дополнительного белкового компонента.

КОМПУЛЬСИВНОСТЬ. От лат. compulsus < con-pella – *совершать вместе* (англ. *to drive together*). Неконтролируемые мысли и желания, побуждения к действию, повторяющиеся часто и навязчиво как подсознательный способ избежать всего того, что вызывает тревогу и страх. Компульсивное поведение обычно возникает при сильном стрессе, а также может быть вызвано отравлением, например, свинцом.

КОНВАЛЕСЦЕНЦИЯ. От англ. convalescence < лат. convalescens – *выздоровление*. Период между окончанием заболевания и полным выздоровлением. Синоним – *реконвалесценция*.

КОНВЕРТИН. От лат. coverto – *изменяю*. Фактор свёртывания крови, образующийся из глобулина плазмы крови – *проконвертина*, или фактора VII.

КОНВУЛЬСИИ. От лат. convulsio – *сотрясение* < convellere – *потрясать*, *колотить*. Сильные судороги. Непроизвольные, судорожные сокращения и подергивания скелетных мышц. Конвульсии и тетания возникают при удалении (*паратиреои-*

дэктомии) паращитовидных желёз (см. **Спазм**, **Тетания**, **Клонические судороги** и **Паратгормон**).

КОНГЛЮТИНАЦИЯ. От лат. con – *вместе* и agglutinatio – *склеивание*. Буквально: склеивание друг с другом, например, склеивание бактерий, попавших в кровь, под воздействием С-реактивного белка плазмы крови (см. **С-реактивный белок**).

КОНДИЛОМА. От греч. kondiloma – *опухолевый нарост*. Разрастание кожи или слизистых оболочек воспалительного характера в виде узелковых образований или сосочков. Обычно локализуются в области половых органов и крупных складок кожи. Различают остроконечные и гладкие кондиломы (на широком основании). Последние – один из признаков сифилиса.

КОНИОЗЫ. От греч. konia – *пыль* и -osis – *состояние*. Болезни запыления.

КОНКРЕМЕНТЫ. От лат. concrementum – *скопление*, *сгущение*, *уплотнение*. Камни, образующиеся во внутренних полостных органах вследствие выпадения в осадок нерастворимых солей. Синоним – *калькули*.

КОННЕКТОМ. От англ. connect < лат. conecto – *связывать*, *завязывать*, *прицеплять* и греч. om – *совокупность* (название дано по аналогии со словом «геном»). Термин, обозначающий полную структуру межнейронных связей в центральной нервной системе организма. Первым полностью описанным коннектомом был коннектом элегантной нематоды *Caenorhabditis elegans*, у которой из 959 соматических клеток, составляющих тело червя, 302 клетки являются нейронами (см. **Элегантная нематода** в разделе **«Зоология»**).

В 2009 г. Национальные институты здоровья США (NIH USA) инициировали масштабный проект *«Коннектом человека»* (*Human Connectome Project*)*. В задачи проекта входит построение карты активности головного мозга (Brain Activity Map), изучение структуры нейронных сетей (архитектоники нейронных сетей и в первую очередь основных путей коммуникации между различными отделами) человеческого мозга, а также закономерностей их работы и связей межнейронной структуры мозга с поведением человека и его интеллектом. Интересуют исследователей и вариации путей коммуникации у разных индивидуумов. В проекте принимают участие 1 200 добровольцев, мозг которых сканируется с помощью различных методов визуализации. В человеческом мозге насчитывается не меньше 100 млрд нейронов, что делает проект *«Коннектом человека»* даже более масштабным, чем проект *«Геном человека» («Human genome project», HGP)*. Этот проект также называют проектом *«Геном человека в нейробиологии»*.

*В 2009 г. исходное финансирование проекта составило 30 млн долларов, а с 2013 г. ежегодное финансирование будет составлять 300 млн долларов, а продолжительность реализации самого проекта рассчитана на 10 лет.

КОНСОЛИДАЦИЯ. От лат. consolidatio – *упрочение* < solidus – *прочный*, *твёрдый*. Так называется процесс, благодаря которому с течением времени наши впечатления прочно фиксируются в памяти. Приводит к возникновению перестроек в нейронах или группах нейронов (например, могут возникать новые синапсы, что позволяет строить новые нейронные сети).

КОНТРАКТИЛЬНОСТЬ. От лат. contractio – *натяжение*, *сокращение*. Сократимость. Способность (мышцы) укорачиваться или увеличивать напряжение.

КОНТРАКТИЛЬНЫЙ. От лат. contractio – *натяжение*, *сокращение*. Способный сокращаться, укорачивающийся, усиливающий напряжение (о мышечной ткани).

КОНТРАКТУРА. От лат. contractura – *затруднение*, *сужение*. Нарушение движения в суставе (блокада сустава), вызванное стойким мышечным сокращением (миотоническим спазмом), блокирующим движение. Нарушением равновесного состояния между мышцами антагонистами (при параличе) или фиброзом (поражением фасций и сухожилий).

КОНТРАЦЕПТИВЫ. От новолат. contraceptio – буквально: *противозачатие* (лат. contra – *против* и (con)ceptive – *принимающий*, *воспринимающий*). Средства или вещества, предупреждающие оплодотворение, зачатие (противозачаточные средства). Подразделяются на механические (кондомы и внутриматочные devices), химические (например, грамицидиновая паста), естественно-физиологические и гормональные. К последним, например, относятся оральные контрацептивы – стероиды, обладающие эстрогенной активностью, а также гестагены (в случае комбинированных оральных контрацептивов). К народным средствам относятся розмарин и донской можжевельник.

КОНТУЗИЯ. От лат. contusio – *ушиб*, *синяк* (англ. a bruising). Патологическое состояние, вызванное ударным воздействием на всю поверхность тела, часто без видимых внешних повреждений.

КОНЪЮНКТИВА. От лат. *conjunctivus* – *соединительный*. Соединительная оболочка глаза (образована соединительной тканью – *conjunctivus textus*), покрывающая внутреннюю поверхность век и переднюю часть глазного яблока до роговицы.

КОПУЛА. От лат. copula – *привязь*, *застёжка*, *соединение*, *связь*. Язычковая кость.

КОРЕКТАЗИЯ. От англ. corectasia < греч. kore – *зрачок* глаза (англ. pupil of the eye) и ectasis – *увеличение*, *растягивание*. Патологическое расширение зрачка. Синоним – *мидриаз* (см. **Мидриаз**).

КОРПУЛЕНЦИЯ. От лат. corpus – *тело* и lente – *медленно*, *вяло*. Тучность, дородность. *Корпулентный* – страдающий ожирением (англ. obese).

КРАНИОПАГИЯ. От лат. cranium – *череп* и редуцированное *патология*. Внутриутробная патология развития при многоплодной беременнос-

ти, приводящая к сращиванию головами близнецов, которых называют *краниопагами*.

КРАНИОПАТЫ. От лат. cranium – *череп* и греч. pathos – *страдание*. Сросшиеся головами близнецы.

КРЕПИТАЦИЯ. От лат. crepitus – *звук хрипа*, напоминающий шум, возникающий при трении волос между пальцами (лат. crepitare – *хрустеть*) и прослушиваемый при некоторых заболеваниях лёгких. Звук хруста костных обломков при переломах. Звук, возникающий при трении повреждённых хрящевых поверхностей в суставах. Синоним – англ. cracling – *хруст*.

КРЕТИН. От фр. cretin < chretien – *безгрешный* (слово произошло от лат. Christian – последователь Иисуса Христа, где греч. Christos – *помазанник*). Индивидуум, страдающий кретинизмом.

КРЕТИНИЗМ. От фр. cretin < chretien – *безгрешный*. Заболевание, характеризующееся выраженным слабоумием и отставанием физического развития, возникающим на фоне недостаточности функции щитовидной железы (*агенезии* железы или её *гипотиреоза* из-за недостатка поступления в организм йода*) в детском возрасте. Отличительные морфологические признаки заболевания – задержка роста (кретины всегда низкого роста, но рыхлые и грузные), с нарушением пропорций тела (см. **Аппозиция**) и задержкой полового развития. Язык при кретинизме сильно увеличен и не помещается во рту. Кретинизму часто сопутствуют и признаки *микседемы* (см. **Микседема**).

*В Европе в прошлые века наибольшее число кретинов было среди альпийских пастухов, поскольку в Альпах вода практически не содержит йода. Кроме того, некоторые формы кретинизма наследуются.

КРИПТОРХИЗМ. От греч. krypte – *скрытое место*, *склеп* и rchis – *яичко*. Задержка яичек, их «неопущение» у новорождённого мальчика в мошонку в результате остановки в брюшной полости или паховом канале. В большинстве случаев к 10–12 годам яички самопроизвольно опускаются в мошонку. Если этого не происходит, то развивается мужское бесплодие, поскольку для полноценного сперматогенеза требуется более низкая температура, чем внутри тела.

КРИПТЫ КИШЕЧНЫЕ. От греч. krypte – *скрытое место*, *склеп*. Трубчатые углубления (впячивания, инвагинации) эпителия в слизистой оболочке ободочной и прямой кишок, увеличивающие во много раз площадь поверхности толстого кишечника. В глубине каждой крипты находятся пролиферирующие стволовые унипотентные клетки, при делении которых образуются эпителиальные клетки нескольких типов, восполняющие потерю* постоянно слущивающихся дифференцированных клеток, выстилающих кишку.

*Эпителиальные клетки в толстом кишечнике живут от 3 до 6 дней, а затем слущиваются и погибают. Увеличение пролиферативной активности стволовых клеток или снижение скорости отмирания эпителия ободочной кишки в результате возникновения определённых мутаций (чаще в гене *APC*) приводит к возникновению новообразований (см. **Колоректальный рак** и **Новообразование**).

КСАНТИНУРИЯ. От греч. xanthos – *жёлтый* и uron – *моча*. Наследственное аутосомно-рецессивное нарушение метаболизма пуринов, обусловленное дефектом фермента ксантиноксидазы. Приводит к увеличению экскреции оксипуринов (гипоксантина и ксантина), образованию ксантиновых камней в почках и гипоурикемии (снижению скорости образования уратов).

КСАНТОДЕРМИЯ. От греч. xanthos – *жёлтый* и derma – *кожа*. Жёлтая окраска кожи различной этиологии. Синоним – *ксантохромия*, где греч. chroma – *цвет*.

КСАНТОМА. От греч. xanthos – *жёлтый* и oma – *вздутие*, *опухоль*. Бляшка (узелок) на коже, слизистых оболочках жёлтого (восковидного) цвета, состоящая из разросшихся гистиоцитов, содержащих большое количество липидов. Ранние ксантомы – характерный признак гомозиготной семейной гиперхолестеринемии (см. **Семейная гиперхолестеринемия**).

КСАНТОМАТОЗ. От греч. xanthos – *жёлтый*, oma – *вздутие*, *опухоль* и -osis – *состояние*. Состояние, характеризующееся множественными ксантомами.

КСЕНОАНТИГЕНЫ. От греч. xenos – *чужой* и *антигены*. Буквально: *чужеродные антигены*. Тканевые и клеточные антигены, отличающиеся от антигенов иммунизируемого реципиента на видовом уровне (см. **Антигены**).

КСЕНОТРАНСПЛАНТАЦИЯ. От греч. xenos – *чужой* и лат. transplantare – *пересаживать*. Пересадка органов или тканей между особями животных, принадлежащих к разным таксономическим группам. Ксенотрансплантацию проводили и у человека. В литературе есть данные, что человек жил в течение 9 месяцев с почками шимпанзе и 70 дней с печенью бабуина. Если отторжение успешно преодолено с помощью иммунодепрессантов, облучения и т.п., а также предварительного трансгенеза органов, то всё равно остаются непреодолимые пока для ксенотрансплантации препятствия – «звериные инфекции». Скрытые инфекции обнаружены у всех видов животных. Также в геномах присутствуют интегрированные дефектные вирусы, известные как транспозоны, поэтому ситуацию не спасёт и выращивание стерильных животных – доноров различных органов (см. **Аллотрансплантация**).

КСЕРОДЕРМА. От греч. xeros – *сухой* и derma – *кожа*. 1. Хроническое заболевание кожи, характеризующееся чрезмерным шелушением и сухостью. Сопровождается утолщением рогового слоя кожи и снижением её выделительной способ-

ности. 2. Слабовыраженная форма ихтиоза (см. **Ихтиоз**). Синоним – *ксероз.*

КСЕРОФТАЛЬМИЯ. От греч. xeros – *сухой* и ophthalmos – *глаз.* Сухость роговой оболочки глаза, развивающаяся, например, при дефиците витамина А (ретинола).

КУМУЛЯЦИЯ. От лат. cumulo – *скапливать*, *увеличивать*, *наполнять* (cumulus – *куча*, *груда*). Накопление. Например, кумуляция в организме какого-либо лекарственного вещества.

КУПУЛА. От лат. cupula – *бочонок*. Покровная желеподобная мембрана, расположенная в ампуле полукружных каналов вестибулярного аппарата (вестибулярного лабиринта) позвоночных и перекрывающая их. При поворачивании головы купула смещается (изгибается) под действием потока жидкости в канале. Это движение воспринимают волос-ковые клетки чувствительных гребешков (крист) и преобразуют его в электрические сигналы, которые передаются вестибулярными нервными волокнами в мозг.

КЮВЕЗ. От фр. cuvese – *наседка*. Буквально: инкубатор для новорождённых недоношенных детей.

ЛАКРИМАЦИЯ. От лат. lacrimo – *проливать слёзы* (lacrimula – *слезинка*). Отделение слёз, или наружное отделение секретов слёзных желёз.

ЛАКТАЦИДЕМИЯ. От лат. lactatio < lac – *молоко*, acidus – *кислота* и греч. haima – *кровь*. Повышение содержания в крови молочной кислоты (лактата).

ЛАКТАЦИЯ. От лат. lactatio < lac – *молоко.* Образование и выделение молока молочными железами. Грудное молоко является не только поставщиком различных питательных веществ для детей-грудничков и «строительных кирпичиков» – аминокислот, но и источником более крупных белковых фрагментов – пептидов, образующихся из β-казеина в процессе пищеварения. У сосунков эти пептиды сохраняются в кишечнике и всасываются в кровь, оказывая на их организм многообразное физиологическое воздействие, в том числе, на формирование и созревание головного мозга. В МГУ ведутся разработки по получению таких пептидов с целью добавления их в заменители грудного молока (см. **Лактоферин** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

ЛАПАРОСКОПИЯ. От лат. laparo – *чрево*, *брюшная полость*, *абдоминальная полость* и греч. skopeo – *смотрю*, *наблюдаю.* Исследование органов брюшной полости путём их осмотра с помощью эндоскопа, вводимого в полость через небольшой разрез (прокол) брюшной стенки и подключенного к электронной системе визуализации. Через другие проколы вводят эндоскопические хирургические инструменты и в брюшную полость поддувают воздух. Синонимы: *перитонеоскопия*, *абдоминоскопия*, *вентроскопия*, *целиоскопия*, *спланхиоскопия.*

ЛАТЕРАЛИЗАЦИЯ. От лат. lateralis – *боковой* (англ. laterality) и -ia – *условия*. Анатомо-физиологическая особенность мозга, в результате которой некоторые центры, в том числе центры речи, имеют полушарное распределение. При перерезке комиссуральных волокон (*corpus callosum*) с целью предупреждения эпилептических припадков (операция «расщепления мозга») было обнаружено, что речевые центры, как правило, располагаются в левом полушарии (имеют место и случаи «обоеполушарного», или правополушарного расположения речевых центров). В ходе многочисленных исследований латерализация мозга была выявлена у самых разнообразных организмов от рыб и рептилий до приматов, что отменяет представления об уникальной природе латерализации мозга только у людей. Отсюда следует, что латерализация у приматов* и людей может быть явлением, унаследованным от далёких предков. Термин также используется для обозначения преимущественной праворукости людей, связанной с распределением функций между правым и левым полушариями головного мозга (правшей среди людей в 6 раз больше, чем левшей) (см. **Билатеральная симметрия**). Считается, что праворукость, широко распространённая у наших предков и у неандертальцев, свидетельствует о более древней способности людей к языковой коммуникации, чем принято считать (праворукость была присуща семейству людей уже 500 тыс. лет назад**).

*Обнаружено, что 2/3 шимпанзе в дикой природе предпочтительнее пользуются левой рукой.

**Анализ повреждений резцов у наших далёких предков показал, что при поедании мяса они случайно повреждали каменными орудиями зубы таким образом, что это свидетельствует об их преимущественной праворукости.

ЛАТЕРАЛЬНЫЙ. От лат. lateralis – *боковой* < latus – *широкий*, *обширный*, *бок*. Буквально: боковой. Боковой, расположенный в стороне от срединной плоскости тела. Например, латеральное расположение органа.

ЛАТИРИЗМ. От греч. lathyris – *вика* (растение семейства бобовых, англ. vetch). Расстройство здоровья, сопровождающееся неврологическими симптомами – парестезиями, параплегиями и тремором, возникающее при длительном употреблении в пищу бобовых, таких как чечевица (*Lens culinaris*) и чина (*Lathyrus sativus*) (см. **Фавизм** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**).

ЛЕЙКЕМИЯ. От греч. leukos – *белый*, *бесцветный* и haima – *кровь*. Онкологическое заболевание крови, обусловленное безудержной пролиферацией злокачественных клеток «белой крови», откуда и произошло название. Лейкемия может иметь *лимфоцитарное*, *миелоцитарное* и *моноцитарное* происхождение, в зависимости от того, какой росток белой крови повреждён. Синоним – *лейкоз.*

ЛЕЙКОЗ*. От греч. leukos – *белый*, *бесцветный* и -osis – *состояние*. Семейство опухолевых заболеваний у человека и животных, поражающих кроветворные ткани. При лейкозе незрелые предшественники полиморфноядерных лейкоцитов или лимфоцитов в изобилии поступают в кровь. Отличительной особенностью лейкоза является отсутствие плотных опухолей, состоящих из злокачественных клеток (скорее этот процесс относится к диффузному росту злокачественных клеток по всему организму). Обычно лейкозу предшествует заболевание крови, носящее название *миелодиспластический* синдром, который в настоящее время довольно успешно лечится новыми препаратами – видазой (*Vidasa*) и дакогеном (*Dacogen*), подавляющими процесс метилирования ДНК. Синоним – *лейкемия* (см. **Лимфоматоз**).

Между терминами *лейкоз* и *лейкемия* существуют определённые смысловые различия. *Лейкозом* лучше называть те пролиферативные заболевания белой кроветворной ткани, при которых картина крови не изменяется (или меняется незначительно), а *лейкемией* – заболевание, когда резко изменяется картина крови (присутствие лейкозных клеток в периферической крови в изобилии). Кроме того, в силу сложившихся традиций опухолевые заболевания кроветворной ткани у кур называют *лейкозами*, а у мышей – *лейкемиями*. В просторечии *лейкоз* и *лейкемию* у человека часто называемое «белокровием».

*Лейкоз – первое открытие знаменитого немецкого патолога и первого в истории науки клеточного биолога Рудольфа Вирхова (1821–1902), сделанное им в 25-летнем возрасте.

ЛЕЙКОЛИЗИНЫ. От греч. leukos – *белый*, *бесцветный*, lysis – *разложение*, *растворение* и prote(in) – *белок*. Антитела с цитотоксическим действием, направленным против лейкоцитов (см. **Цитолизины** и **Лимфотоксины**). Синоним – *антилимфоцитарный глобулин*.

ЛЕЙКОМЕЛАНОЗ. От греч. leukos – *белый*, *бесцветный* и melena – *чёрный*. Появление белых пятен на коже вследствие хронического отравления мышьяком. Сочетается с гиперкератозом (см. **Арсеникоз**).

ЛЕЙКОПЕНИЯ. От греч. leukos – *белый*, *бесцветный* и penia – *бедность*, *скудность*. Состояние организма, при котором число циркулирующих в крови лейкоцитов ниже нормы.

ЛЕЙКОПЛАКИЯ. От греч. leukos – *белый*, *бесцветный* и plakos (plax) – *пластинка*. Патологические образования, ороговения эпителия (кератинизация) слизистой оболочки в виде опалесцирующих пятен, участков разнообразной формы (иногда с изъявлениями). Часто предшествуют развитию рака. Лейкоплакия полости рта – *бляшки курильщика* (smoker's patches), *никотиновая лейкоплакия*.

ЛЕЙКОПОЭЗ. От греч. leukos – *белый*, *бесцветный* и poiesis – образование (англ. a making). Процесс образования (дифференцировки) различных типов лейкоцитов. Синоним – *лейкогенез*.

ЛЕЙКОЦИТОЗ. От греч. leukos – *белый*, *бесцветный*, kytos – *клетка* и -osis – *состояние*. Увеличенное содержание лейкоцитов в крови. Состояние организма, при котором содержание лейкоцитов превышает 8000–10000 клеток в 1 мкл крови. Лейкоцитоз характерен для воспалительных и инфекционных заболеваний, а в наиболее тяжёлой форме выражен при *лейкозах*.

ЛЕЙКОЦИТЫ. От греч. leukos – *белый*, *бесцветный* и kytos – *клетка*. Общее название свободноперемещающихся ядросодержащих клеток, не однородных по морфологии, функциям и месту зарождения, способных к активному амёбоидному движению. Лейкоциты формируются в миелопоэтических, миелоидных и ретикулярных отделах кроветворного костного мозга и ретикулоэндотелиальной системы различных органов. Подразделяются на три основные группы: *гранулоциты* (полиморфноядерные клетки), *моноциты* и *лимфоциты* (последние две группы объединяются в *агранулоциты*), происхождение которых обусловлено тремя линиями развития из незрелых элементов миелоидного, моноцитарного и лимфоидного рядов, которые, в свою очередь, имеют общее происхождение с клетками эритроидного ряда от плюрипотентных стволовых кроветворных клеток. Клетки миелоидного ряда (гранулоциты) по способности их цитоплазматических гранул окрашиваться различными красителями подразделяются на три типа: *нейтрофилы*, *эозинофилы* и *базофилы* (см. **Нейтрофилы**, **Эозинофилы** и **Базофилы**).

ЛЕНТИКУЛЯРНЫЙ. От лат. lenticula – *маленькая чечевичка*. Имеющий форму чечевицы (хрусталика).

ЛЕПТИН. От греч. lepton < leptos – *узкий*, *тонкий*, *маленький**. Гормон, вырабатываемый клетками жировой ткани *адипоцитами* и циркулирующий в крови. Информирует мозг о количестве жировых запасов, действуя на две группы нейронов, расположенных в дугообразном ядре (ARC) гипоталамуса. Лептин подавляет аппетит и стимулирует чувство насыщения (действует наряду с инсулином). Одни нейроны под действием лептина вырабатывают пептид α-MSH, другие – пептид AgRP, соответственно подавляющие или стимулирующие вторую группу нейронов, ответственных за чувство насыщения, а также пептид NPY, подавляющий через ещё одну группу нейронов аппетит. Другой гормон, связанный с аппетитом, – *грелин*, действует противоположным лептину образом, а именно, подавляет активность нейронов, вырабатывающих пептиды NPY и AgRP.

*Вспомните слово *лепта* («внести свою лепту»), а также название греческой монеты *лепты*. Этого же происхождения название субатомных частиц *лептонов*.

ЛЕПТОЗОМ (лептосом). От греч. leptos – *узкий* и soma – *тело*. Тип телосложения человека, характеризующийся слабым ростом в толщину при нормальном росте в длину. Слабое развитие поперечного размера проходит через все части тела – лицо, шею, туловище, конечности и затрагивает кожу, кости, мышцы, жировую ткань и сосудистую систему. Синоним – *астенический фенотип* (тип).

ЛЕТАЛЬНЫЙ. От лат. letalis – *смертельный*. От названия библейской реки забвения Леты, протекающей по представлениям древних греков в подземном царстве, откуда нет возвращения назад.

ЛЕТАРГИЯ. От греч. lethargia – *мнимая смерть*, где Lehta (Лета) – в др.-греч. мифологии *река забвения* в подземном царстве и aergio (argia) – *бездействие*.

Патологический, иногда очень продолжительный по времени, глубокий сон, связанный с торможением метаболических и нервных процессов, характеризуется отсутствием моторных (двигательных) реакций и реакций на внешние раздражители. Со времён Ветхого Завета это состояние называется «мнимой смертью». При летаргии рефлексы отсутствуют, зрачки не реагируют на свет, наблюдается угнетение всех признаков жизни. К летаргии часто приводит воспаление мозга, которое делает человека предельно уставшим. При запредельных нервных, эмоциональных перегрузках организм находит выход из сложившейся ситуации через решение уйти в сон (так называемый «детский подход»). Во время летаргического сна старение организма останавливается. Очень часто летаргики выходят из сна в ситуациях, угрожающих их жизни. Литературный пример летаргии – Пушкинская «Спящая красавица».

ЛИЗОКИНАЗЫ. От греч. lysis – *растворение*, *распад*, kinema – *движение* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Проактиваторы, в присутствии которых проявляется действие активаторов плазминогена (превращают *плазминоген* в *плазмин*). Высвобождаются из клеток крови при травматических или воспалительных повреждениях тканей. К проактиваторам относится, например, прокалликреин (фактор Флетчера).

ЛИКВОР. От лат. liquor – *жидкость* (ликёр). Любая жидкая фаза, жидкость (liquid). Жидкость, омывающая спинной мозг и желудочки головного мозга (спинномозговая жидкость; её забирают для исследований с помощью спинномозговой пункции).

ЛИМБИЧЕСКАЯ СИСТЕМА. От лат. limbus – *край*. Часть головного мозга, отвечающая за эмоциональную сферу и побуждения к действию (мотивации, эмоции и, в конце концов, характер), а также за процессы запоминания и обучения. Возникновение названия связано с тем, что вначале под этой структурой понимали лишь зоны коры, расположенные в виде двустороннего кольца на границе неокортекса («край») и отделяющие его от ствола мозга и гипоталамуса. Лимбическая система была названа также «*древним мозгом млекопитающих*» или «*висцеральным мозгом*», поскольку к нему поступает большое количество информации от внутренних органов. Показано, что в процессе эмбриогенеза формирование лимбической системы, как и гипоталамуса, происходит под влиянием «отцовских» генов, в то время как развитие коры головного мозга, гиппокампа и стриатума протекает исключительно под водительством «материнских» генов*.

*Данные были получены при конструировании химерных мышат, полученных объединением нормальных эмбрионов с эмбрионами, содержащими только материнские хромосомы или только отцовские хромосомы (см. **Химеры** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**).

ЛИМФА. От лат. lympha – *чистая вода*, греч. аналог – chylos – *сок*, *лимфа* (англ. juice). Прозрачная, густая, бледно-жёлтая, опалесцирующая жидкость, формирующаяся из тканевой (межклеточной) жидкости и содержащаяся в лимфатических сосудах и узлах (регионарных лимфатических узлах). По своему составу лимфа не отличается от тканевой жидкости и от плазмы крови (в лимфе отсутствуют только белки крови). Лимфа переносит различные виды клеток белой крови (в основном лимфоциты, образующиеся в лимфатических узлах) и, в конце концов, через *грудной проток* сливается с венозной кровью. В результате лимфа участвует в рециркуляции лимфоцитов и в доставке различных антигенов из периферических тканей в лимфатические узлы (см. **Лимфатическая система**).

ЛИМФАДЕНИТ. От лат. lympha, греч. aden – *железа*, суффикса «ит», указывающего на воспаление. Воспаление лимфатических узлов.

ЛИМФАНГИОМА. От лат. lympha, греч. angeion – *сосуд* и oma* – *опухоль*, *вздутие*. Доброкачественная опухоль, развивающаяся из лимфатических сосудов. Например, *лимфангиома* тонкого кишечника. Синоним – *хилангиома*, где греч. chylos – *сок*, *лимфа*.

*Суффикс «ома» используется врачами онкологами и патоморфологами для обозначения различных опухолей.

ЛИМФАТИЧЕСКАЯ СИСТЕМА. Дополнительная система оттока жидкости от тканей, во многом дублирующая функции вен (осуществляет дренаж тканевой жидкости). Напрямую не связана с микроциркуляторным руслом. Капилляры лимфатической системы начинаются слепо в межклеточных пространствах, после этого объединяются в более крупные лимфатические сосуды, впадающие, в конце концов, в венозное русло. У высших животных важнейшим компонентом лимфатической системы являются лимфатические узлы, в

которых происходит фильтрация лимфы и размножение лимфоцитов (см. **Лимфа**).

Для беспозвоночных и низших позвоночных животных характерна единая гемолимфатическая система. Впервые обособление некоторых частей лимфатической системы наблюдается у некоторых видов хрящевых рыб, а самостоятельная лимфатическая система появляется только у костистых рыб.

ЛИМФАТИЧЕСКИЕ СОСУДЫ. Тонкостенные (в отличие от кровеносных) сосуды, разветвленные по всему организму, содержащие лимфу. Собирают лимфоциты и внеклеточную жидкость, которая проходит через лимфатические узлы и изливается в главный лимфатический сосуд – *грудной проток* (см. **Лимфа**).

ЛИМФАТИЧЕСКИЕ УЗЛЫ. Вторичные лимфатические органы, располагающиеся в местах соединения лимфатических сосудов по всему телу. Играют роль барьеров, задерживающих чужеродные антигены, и центров размножения лимфоидных клеток. Внешне представляют собой округлые образования, покрытые соединительнотканной капсулой, от которой внутрь отходят трабекулы, разделяющие лимфоидную ткань органа на фолликулы. Под капсулой располагается краевой синус – пространство, в которое поступает лимфа из периферических сосудов. Далее лимфа проходит промежуточные синусы, пронизывающие всю толщу органа, и собирается в выносящий сосуд, место выхода которого называется воротами узла. Такое название обусловлено и тем, что через ворота внутрь узла входят питающие его кровеносные сосуды. Гистологически лимфоидную ткань узла подразделяют на корковый слой (кору) и медуллярный (мозговой). Корковый слой состоит из округлых скоплений лимфоидных клеток – фолликулов, подразделяющихся на первичные и вторичные (см. **Фолликулы первичные** и **Фолликулы вторичные**).

ЛИМФОГРАНУЛЕМА. От лат. lympha, granulum – *зернышко* и греч. oma – *вздутие*. Венерическое заболевание человека, вызываемое риккетсиями и характеризующееся увеличением лимфатических узлов, чаще паховых, что отражено в синонимичном названии – *тропический бубон* (см. **Пситтакоз** в разделе **«Микробиология и вирусология»**).

ЛИМФОИДНЫЙ. От лат. lympha и греч. eidos – *сходство*. Термин относится к различным образованиям лимфатической системы, например, *лимфоидные фолликулы*, *лимфоидная ткань*.

ЛИМФОМАТОЗ. От лат. lympha, греч. oma – *опухоль* и -osis – *состояние*. Состояние, характеризующееся появлением во внутренних органах у животных и человека множественных зон, поражённых лимфомой. У кур как наиболее хорошо изученных, начиная с пионерских работ Эллермана, Бэнга и Рауса, объектов *лимфоматозом* называют лейкоз, для которого характерно наличие незрелых лимфоцитов не только в периферической крови, но и появление опухолевых масс клеток в печени и селезёнке. Синоним – *висцеральный лейкоз**.

*Широко распространённое заболевание кур, имеющее вирусную этиологию и наносящее большой экономический ущерб. На втором месте по значению для птицеводства находится *нейролимфоматоз* (болезнь Марека, или куриный паралич (паралич конечностей), связанный с утолщением нервных стволов в результате инфильтрации их опухолевыми лимфоцитами), который вызывается вирусом болезни Марека (MDV).

ЛИМФО-МИЕЛОИДНЫЙ КОМПЛЕКС. От лат. lympha, греч. myelos – *костный мозг* и eidos – *сходство*. Функционально связанная система органов и тканей, обеспечивающих миело- и лимфопоэз. В состав комплекса входят: костный мозг, селезёнка, тимус и лимфоидные образования пищеварительного тракта (миндалины окологлоточного кольца, пейеровы бляшки, аппендикс), а также соединительная ткань, объединённые сетью лимфатических и кровеносных сосудов, обеспечивающих обмен лимфоидными клетками.

ЛИМФОПЕНИЯ. От лат. lympha и греч. penia – *оскудение*, *бедность* (англ. poverty). Абсолютное или относительное снижение числа лимфоцитов в периферической крови. Синонимы: *лимфоцитарная лейкопения*, *лимфоцитопения*.

ЛИМФОПОЭЗ. От лат. lympha и греч. poiesis – *творчество* < poieo – *делаю*. Процесс формирования В- и Т-лимфоцитов, а также НК-клеток (натуральных киллеров) в результате пролиферации и дифференцировки стволовых кроветворных клеток.

ЛИМФОСТАЗ. От лат. lympha и греч. stasis – *остановка*, *стояние*. Прекращение оттока лимфы вследствие ряда причин, например, таких как: закупорка белковыми свёртками лимфатических коллекторов (*преципитационные* тромбы), прорастание сосудов опухолью, декомпенсация сердечной деятельности и венозный застой.

ЛИМФОЦИТОЗ. От лат. lympha и греч. kytos – *клетка*. Состояние организма, характеризующееся присутствием в крови большого количества лимфоцитов и (или) их предшественников. Синонимы: *лимфоцитарный лейкоцитоз*, *лимфемия*.

ЛИНИИ ХАРРИСА. Особенности анатомического строения костей, выявляемые на рентгенограммах и указывающие на периоды перенесенных при жизни голода и лишений.

ЛИНИМЕНТ. От лат. lino (linire) – *мазать*, *намазывать*. Жидкая мазь.

ЛИПЕМИЯ. От греч. lipos – *жир* и haima – *кровь*. Увеличение содержания липидов в крови до 20 г/л после приёма пищи, при котором плазма приобретает молочно-белый цвет.

ЛИПОМА. От греч. lipos – *жир* и oma – *вздутие*, *опухоль*. Доброкачественная опухоль жировой ткани (простонародное название – «жировик»).

ЛИССЭНЦЕФАЛИЯ. От греч. lissos – *гладкий* (англ. smooth) и enkephalos – *мозг* (англ. the brain). Буквально: «гладкий мозг». Тяжёлое, часто смертельное врождённое заболевание мозга, характеризующееся недоразвитием полноценной складчатости коры больших полушарий (отсутствуют извилины и борозды, снижена толщина коры). Считается, что заболевание связано с нарушением функционирования генетической последовательности, получившей название HAR1 (*human accelerated regions*) (см. «**Зона ускоренного развития у человека»** в разделе «**Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**). Синоним – *агирия* (agyria).

ЛОБОТОМИЯ. От лат. lobus – *доля* и греч. tome – *рассекаю*. 1. Рассечение фронтальной доли коры больших полушарий, отделение нервных путей, идущих от таламуса к лобным долям*. Операция проводилась с целью изменения поведения у больных с некоторыми формами психических заболеваний, а также как радикальный способ контролирования поведения. Автор лоботомии американский хирург Эдгас Монис**, а главный реализатор идеи психиатр Уолтер Фриман. При его активном участии в США в течение первой половины XX в. было проведено более ста тысяч операций, которые делали даже детям***. 2. Разрез доли органа.

*Существует представление, что лобные доли – «вместилище сдержанности».

**Эдгас Монис был убит очередным пациентом, ставшим ещё более буйным после проведенной операции.

***Фриман модифицировал и упростил операцию и ездил по разным штатам на оборудованном для этих целей автомобиле.

ЛОБЭКТОМИЯ. От лат. lobus – *доля*, греч. ektos – *наружный* и tome – *рассекаю*. Удаление доли легкого.

ЛОКУЛЯРНЫЙ. От лат. locus – *место*. Относящийся к маленькой полости или разделенный на небольшие камеры.

ЛОРДОЗ. От греч. lordos – *выгнутый*. Изгиб позвоночника, обращённый выпуклостью вперёд (шейный и поясничный лордозы).

ЛОХИИ. От фр. lochos < греч. lochios – *роды* (буквально: вещи, обстоятельства, связанные с деторождением). Послеродовые выделения из матки в виде слизи, крови и некротизированных тканей отпадающей оболочки плода.

ЛЮМБАГО. От лат. lumbago – *прострел* < lumbus* – *поясница*. Термин, использующийся для обозначения внезапных (приступообразных) сильных болей в области поясницы, без описания их причины. Обычно возникают вследствие мышечных спазмов. Синоним – *прострел*.

*Англ. loin, фр. longe – *поясница* (отсюда возникло слово *лонжа* – страховочная веревка).

ЛЮТЕОЛИЗ. От лат. luteus – *жёлто-оранжевый*, *жёлтый* и греч. lysis – *распад*, *растворение*. Дегенерация жёлтого тела (*corpus luteum*) яичника.

ЛЮТЕИНИЗИРУЮЩИЙ ГОРМОН (ЛГ). От лат. luteus – *жёлто-оранжевый*. Гликопротеидный гормон из группа *гонадотропных*. Гормон назван так потому, что у млекопитающих он вызывает разрыв фолликулов и выход зрелых яйцеклеток с последующим превращением освобождённых фолликулов в «жёлтые тела» (*corpora lutea*), секретирующие прогестерон, способствующий сохранению беременности. У мужчин ЛГ стимулирует синтез тестостерона в интерстициальных клетках Лейдига в семенниках (тестикулах).

ЛЯМБЛИОЗ. От «лямблии» и греч. -osis – *состояние*. Патологическое состояние, вызванное инвазией тонкого кишечника и желчных протоков человека паразитическими жгутиковыми из рода жиардий. У человека паразитирует вид *Giardia lamblia* (раннее название *Lamblia intestinalis*). Инвазия паразита обычно протекает бессимптомно, но способствует выраженной аллергизации организма и ухудшению течения сопутствующих инфекционных заболеваний. Со стороны крови характеризуется выраженной *эозинофилией* (см. **Лямблии** в разделе **«Зоология»**).

МАКРОСОМИЯ. От греч. makros – *большой*, *длинный* и soma – *тело*. Патологическое увеличение размеров тела (гигантизм). Может быть *питуитарной* (увеличение секреции гормона роста), *церебральной* (повышенные размеры и масса тела при рождении и ускоренный рост до 4–5 лет) и *евнухоидной* (высокий рост, сопровождающийся недоразвитием половых органов) (см. **Акромегалия**).

МАКРОЦИТОЗ. От греч. makros – *большой*, *длинный*, kytos – *клетка*. Патологическое состояние крови, характеризующееся значительным увеличением числа эритроцитов с диаметром, превышающим 8 мкм. *Макроцитоз* характерен для пернициозной анемии (сдвиг вправо кривой распределения Прайса-Джонса) (см. **Пернициозная анемия**).

МАКУЛОПАТИЯ. От лат. macula – *пятно* и греч. pathos – *страдание*. Совокупное название патологических процессов в жёлтом пятне сетчатки при заболеваниях глаз.

МАЛИГНИЗАЦИЯ. От лат. malignus – *злой*, *гибельный*, *вредный* (англ. malignancy). Приобретение злокачественности, злокачественное перерождение опухолевых клеток. Согласно классическому определению *злокачественность* – это способность клеток к бесконечному делению, инвазии в соседние ткани и способность к метастазированию, т.е. миграции на большие расстояния с последующим эктопическим ростом (см. **Эктопический**). Фактически в процессе малигнизации ра-

ковые клетки окончательно утрачивают все ограничения, присущие нормальным клеткам.

МАЛЬАБСОРБЦИЯ. От лат. malus – *плохой*, *дурной*, *злой* < mal – *зло*, *плохо* (фр. mahl) < лат. malum – *расстройство*, *болезнь* или даже *порок развития* и лат. absorbtio – *поглощать*. Недостаточное, нарушенное всасывание в желудочно-кишечном тракте. Например, *синдром мальабсорбции у детей* – нарушение всасывания железа в пищеварительном тракте у детей (особенно у грудничков).

МАЛЬПИГИЕВЫ ПУЗЫРЬКИ (тельца)*. 1. Клубочки артериальных капилляров в почечных нефронах позвоночных (кроме рыб) и человека, осуществляющие фильтрацию жидкости из крови в почечные канальцы. 2. Лимфоидные узелки в ретикулярной ткани селезёнки – место формирования лимфоцитов.

*Названы по имени итальянского биолога и врача Марчелло Мальпиги (1628–1694).

МАЛЬПИГИЕВ СЛОЙ. Глубокие слои клеток многослойного плоского эпителия кожи (эпидермиса). Прилегают к соединительно-тканной основе кожи. В мальпигиевом слое происходит пролиферация клеток эпителия (ростковый, или зародышевый, слой эпидермиса).

МАЛЯРИЯ. От итал. malare – «*плохой воздух*». Паразитарное заболевание, вызываемое внутриклеточными паразитами, – малярийными плазмодиями (в частности, *Plasmodium vivar* и *Plasmodium falciparum**), поселяющимися в эритроцитах. Проникновение возбудителя малярии в эритроциты осуществляется через связывание его с поверхностными рецепторами, в состав которых входит белок Даффи, относящийся к системе группы крови Duffy**. Плазмодии передаются комарами рода Анофелес (*Anopheles gambiae*). Поэтому люди издревле старались не селиться в низинах, около болот, где по поверьям был «плохой воздух», откуда и возникло название болезни. Раньше в России малярию называли *лихоманкой*. Интересно отметить, что наибольшей устойчивостью к малярии и одновременно к туберкулёзу обладают камерунские пигмеи мбути, у которых обнаружены уникальные однонуклеотидные полиморфизмы (кластеры «снипов») в генах, отвечающих за иммунитет. Один из вариантов такого гена, обозначаемого как CISH, расположен на хромосоме 3 и встречается только у пигмеев. Одновременно при таком варианте гена подавляется образование рецептора, связывающего гормон роста *соматотропин*. Отсюда следует, что низкий рост пигмеев и их иммунитет воедино связаны физиологически. И это один из примеров того важного факта, что гены объединены в сети, а не функционируют поодиночке.

Из всех инфекционных и паразитарных заболеваний малярия занимает первое место по числу жертв, которые человечество заплатило этой болезни (малярия – непревзойденный убийца!). До сих пор она ежегодно убивает до 3 млн человек в мире. Обитая в эритроците, плазмодий буквально прячется от иммунной системы хозяина, а чтобы не попасть в селезёнку и избежать уничтожения в ней, прикрепляет эритроцит к сосудистой стенке, что способствует гемостазу. Малярийный плазмодий избегает также уничтожения, сливаясь с клетками иммунной системы жертвы и подавляя активность собственных генов с помощью специального белка Sir2, который «выключает» гены плазмодия, буквально «обертывая» их. У плазмодия обнаружено 60 генов, кодирующих белок Sir2, и в каждый момент времени активен только один из них. Интересно добавить, что у наземных позвоночных малярия встречается почти повсеместно. В 2003 г. были расшифрованы геномы плазмодия и его переносчика комара Анофелеса.

*Возбудитель малярии был открыт в 1888 г. французским врачом и паразитологом Шарлем Луи Альфонсом Лавераном (Laveran, 1845–1922), получившим в 1907 г. Нобелевскую премию. Установлено, что вид *Plasmodium falciparum* произошел примерно 10 тыс. лет назад от другого вида *Plasmodium reichenowi*, который инфицирует шимпанзе. Развитие болезни связано с прохождением паразита через несколько стадий. На первой – инфицированный комар впрыскивает в кровь человека *спорозоиты*, которые инфицируют гепатоциты. Через 8–25 дней *спорозоиты* созревают до тканевых *шизонтов*. Зрелые шизонты продуцируют тысячи *мерозоитов*, инфицирующих эритроциты. В эритроцитах затем развиваются повторяющиеся циклы (каждые 48–72 ч) бесполой репликации паразита (мерозоит → трофозоит → незрелый шизонт → зрелый шизонт → мерозоит и т.д.). Синхронное высвобождение мерозоитов из эритроцитов совпадает с приступами озноба и лихорадки. Некоторые мерозоиты могут развиваться в незрелые половые клетки (мужские и женские гаметоциты), которые превращаются в гаметы, способные к оплодотворению только в теле комара. Здесь формируется зигота, развивающаяся в ооцисту, которая разрывается с освобождением спорозоитов, перемещающихся в слюнные железы комара.

Белок Даффи присутствует также в головном мозге, селезёнке и почках, поскольку экспрессия его гена регулируется несколькими независимыми энхансерами, специфичными для каждого вида ткани. У жителей Западной Африки, эндемичной по малярии, этот белок не образуется и они устойчивы к малярии, т.е. произошла адаптация в результате селективной утраты экспрессии гена. Связано это с тем, что эритроцитарный энхансер претерпел транзицию T→C в сайте связывания с определённым фактором транскрипции и перестал «работать» (см. **Фавизм).

МАЛЯЦИЯ. От лат. mollitio – *разрушение* < malus – *плохой*, *дурной*, *злой* < mal – *зло*. Наруше-

ние, утрата характерной консистенции и связей в органах и тканях. Слово входит в состав сложных (составных) терминов, например, таких как *остеомаляция* – разрушение (размягчение) костной ткани; *трахеомаляция* – разрушение трахеи. Синоним – *малакозис* (от греч. malakosis – *размягченный*).

МАМИЛЛЯРНЫЙ. От лат. mamilla (mamma, mammae – *молочная железа*) (англ. a nipple) – *сосок*, *грудь* (женская), *вымя* (у животных). Сосцевидный, относящийся к соску, относящийся к молочной железе (англ. mamary).

МАНТУ РЕАКЦИЯ (ПРОБА). Диагностическая проба, направленная на раннее выявление туберкулёза, предложенная в 1908 г. французским учёным Шарлем Манту. Основана на выявлении аллергической кожной реакции и проводится внутрикожным введением *туберкулина* – фильтрата автоклавированной бульонной культуры *Mycobacterium tuberculosis*, являющейся гаптеном (от лат. tuberculum – *бугорок*; в поражённых органах (лёгкие, кожа, почки, кишечник) при туберкулёзе развиваются мелкие пузырьки со склонностью к так называемому «творожистому» распаду). Позднее стали применять очищенные белковые производные туберкулина (PPD – purified protein derivative of tuberculin). В настоящее время только около 7 % людей, имеющих положительную реакцию, больны туберкулёзом.

МАНУАЛЬНЫЙ. От лат. manualis – *ручной* < manus – *рука* (у животных: *передняя лапа*). Ручной, производимый руками. Например, *мануальная* терапия.

МАРАЗМ. От греч. marasmos – *истощение*. Состояние полного упадка психической деятельности, физического и умственного упадка (психофизического), как правило, в результате атрофии участков коры головного мозга при патологическом старении. Угасание функций, сопровождающееся атрофией органов. Различают алиментарный (дистрофический, «болезнь отёчная, голодная»), психический и старческий (сенильный) маразм. Синоним – *атрепсия*.

МАСКУЛИНИЗАЦИЯ. От лат. masculinus (masculus) – *мужской*. Развитие вторичных мужских половых признаков. Другими словами, приобретение признаков, характерных для самца. Термин используют в большей степени применительно к женским особям, приобретающим в результате гормональных нарушений мужские черты. Синоним – *вирилизация*.

МАСТИТ. От греч. mastos – *грудь* (сосцы) и суффикса «ит», указывающего на воспаление. Воспаление ткани молочной железы различной этиологии. Различают мастит флегмонозный, плазмоцитарный (опухолеподобные инфильтраты), ретромаммарный (воспаление тканей, лежащих сзади от железы – *парамастит*). Синоним – *грудница*.

МАСТОПАТИЯ. От греч. mastos – *грудь* и pathos – *страдание*. 1. Любое заболевание молочной железы. 2. Заболевание молочной железы, при котором в ней появляются доброкачественные образования (узлы), с невысокой вероятностью (до 10 %) перерождающиеся в злокачественные. Одна из причин *мастопатии* – гормональные дисфункции, возникающие в период менопаузы (климактерический возраст), а также как следствие абортов и эндокринных заболеваний.

МЕГАЛОБЛАСТИЧЕСКАЯ АНЕМИЯ. От греч. megas – *большой*, blast – *росток*. Характеризуется наличием в крови и костном мозге патологически увеличенных эритроцитов (*мегалоцитов*) и их незрелых предшественников (*мегалобластов*). Образование этих клеток, как правило, связано с недостаточностью фолиевой кислоты и витамина B_{12}, что приводит к замедлению способности клеток эритроидного ряда к делению при сохранении их способности к росту (явление, характерное для *пернициозной анемии*). Анемия возникает из-за низкой продолжительности жизни мегалоцитов и медленного их созревания.

МЕГАЭЗОФАГУС. От лат. megas – *большой* и oesophagus – *пищевод*. Заболевание, при котором нижняя часть пищевода сильно расширена и в ней скапливается пища. Чаще всего встречается у пациентов, страдающих *ахалазией* (см. **Ахалазия**).

МЕДИАЛЬНЫЙ. От лат. medianus – *середина* (medius – *находящийся посреди*, *средний*) (англ. central, middle). Срединный, относящийся к середине или центру. Другими словами, расположенный относительно другой структуры ближе к середине или сагиттальной плоскости. Например, медиальный разрез, медиальное сечение, медиальное расположение структуры (органа).

МЕДИАНА. От лат. mediana – *средняя*. Средняя оболочка стенки кровеносных сосудов. Построена из мышечной или мышечно-эластической ткани.

МЕДИАСТИНАЛЬНЫЙ. От лат. mediastinus – *средостений*. Относящийся к средостению*. Синоним – *средостенный*.

*Средостений. 1. Пространство между двумя частями органа (например, средостений яичка – фиброзная перегородка – *septum testis*). 2. Часть грудной полости, расположенная между лёгкими.

МЕДИКАЛИЗАЦИЯ. Термин, обозначающий феномен поведения людей, когда они, столкнувшись с трудностями, жизненными проблемами, ухудшением самочувствия и снижением работоспособности, вместо того, чтобы проявить свою волю, характер, изменить своё поведение или образ жизни, прибегают к помощи врачей и лекарственных средств, т.е. уповают исключительно на фармакологические средства.

МЕДИКАЦИЯ. От лат. medicatus – *целебный*, *целительный*, *лечебный*. 1. Лечение болезни с помощью лекарств. 2. Насыщение организма какими-либо лекарственными средствами (см. **Премедикация**).

МЕДИЦИНА. От лат. medicus – *лечебный*, *исцеляющий*, *врачебный* < medeor – *исцеляю*. Комплексная система наук, в задачи которых входит изучение, распознавание (диагностика) и лечение заболеваний. Медицина стала научной только в конце XVI в.; до этого она ничем не отличалась от чернокнижия. С тех пор укоренилась долго просуществовавшая традиция *эпонимов* – названий, производимых от имен ученых, врачей, естествоис-пытателей, сделавших те или иные открытия в анатомии, физиологии, гистологии, методах лечения.

МЕДУЛЛЯРНЫЙ. От лат. medullaris < medulla – *мозговой слой*, *костный мозг*, а также мягкая сердцевина дерева (растения), ядро ореха. Относящийся к костному мозгу (костномозговой) или к сердцевине, мякоти органа (имеющий сердцевину).

МЕЗАНГИАЛЬНЫЙ. От греч. mesos – *средний* и angio – *сосуд*. В буквальном смысле, расположенный между сосудами. Например, *мезангиальный* матрикс почек.

МЕЗЕНТЕРИЙ. От греч. meso – *средний* и enteron – *кишка*. Складка брюшины, закрепляющая внутренности в брюшной полости. Синоним – *брыжейка*.

МЕЗЕНТЕРИАЛЬНЫЙ. От греч. mesos – *средний* и enteron – *кишка*. Относящийся к брыжейке.

МЕЗОАДЕНИТ. От греч. mesos – *средний*, aden – железа и суффикса «ит», указывающего на воспаление. Воспаление брыжеечных лимфатических узлов.

МЕЗОБРОНХИ. От греч. mesos – *средний* и «бронхи». Первичные бронхи, образующиеся при разделении нижней части трахеи (см. **Парабронхи**).

МЕЗОМОРФНЫЙ. От греч. mesos – *средний* и morphe – *форма*. Усредненный, имеющий промежуточное состояние. 1. Например, вирусы относятся к мезоморфным организмам, поскольку занимают промежуточное положение между «живым» и «неживым». 2. Название одного из типов телосложения человека (см. **Соматотипы**).

МЕЗОТЕЛИОМА. От греч. mesos – *средний* и oma – *вздутие*. Опухоль серозных оболочек плевры и брюшины. Причиной часто может служить асбест.

МЕКОНИЗМ. От греч. mekonion (англ. the poppy) – *маковый* (опийный). Опийная наркомания (опийное отравление). Синоним – *опиомания*.

МЕКОНИЙ. От греч. mekonion – *маковый*. Первые кишечные выделения новорождённого. Имеют зеленоватый вид и состоят из желчи, слизи и эпителиальных клеток кишечника.

МЕЛАНОЗ. От греч. melena – *чёрный* и -osis – *состояние*. Поражения кожи при *арсеникозе* (см. **Арсеникоз**), сопровождающиеся появлением чёрных пятен на груди, спине и руках.

МЕЛАНОКОРТИНОВЫЕ ГОРМОНЫ (МК-гормоны). Семейство пептидных гормонов: адренокортикотропный гормон (АКТГ) и все виды меланоцитостимулирующего гормона (МСГ) – a-, ß- и Y-МСГ. АКТГ стимулирует стероидогенез в коре надпочечников; его концентрация возрастает при стрессе. a-МСГ контролирует формирование покровительственной окраски у животных (распределение меланина) и стимулирует функциональную активность клеток Сертоли в семенниках. Меланокортины проявляют вненадпочечниковые, внекожные эффекты – нейроэндокринное, нейропротективное, нейротрофическое, терморегуляторное и кардиоваскулярное, а также антивоспалительное и липолитическое действие. Оказывают влияние на память, половое поведение, двигательную и познавательную деятельность. Известно пять типов рецепторов для МК-гормонов. Белки семейства *Агути* – конкурентные ингибиторы МКГ. Их экспрессия носит тканеспецифический характер.

МЕЛАНОПСИН. От греч. melas – *чёрный*, *тёмный* и opsis – *зрелище*, *вид*. Зрительный пигмент, содержащийся в ганглиозных клетках сетчатки глаза и реагирующий на свет (уровень освещённости).

МЕЛАТОНИН. От греч. melas – *чёрный* и tonos – *напряжение*, *активность*. Гормон, высвобождаемый эпифизом *(пинеальным телом)* или *шишковидной железой*, называемой также «третьим глазом»; вырабатывается только в тёмное время суток (даже при искусственном освещении его выработка прекращается). Поэтому спать необходимо только в полной темноте*. Мелатонин называют *гормоном сна и долголетия*. Он выделяется эпифизом только в медленную фазу сна, когда происходит «восстановление организма» (см. **Циркадные ритмы (биоритмы)** в разделе **«Общая биология и экология»**). В настоящее время мелатонин в низких дозах используется в клинической практике для восстановления нормального сна и снятия синдрома хронической усталости (СХУ) (см. **СХУ**), а также как геропротектор. Интересно также отметить, что мелатонин демпферирует (смягчает) негативное влияние на организм солнечных бурь.

*Информацию об увеличении освещённости, идущую от ганглиозных клеток сетчатки глаза, получает супрахиазматическое ядро (СХЯ), которое подаёт сигналы, заставляющие паравентрикулярное ядро, в свою очередь, посылать сигнал, подавляющий выделение эпифизом мелатонина. С наступлением темноты запрет снимается и мелатонин выделяется и вызывает сон.

МЕЛЕНА (Melaena). От греч. melas – *чёрный*, *тёмный*. Чёрный кал (дегтеобразный стул) при желудочных кровотечениях, например, при прободной язве. Важнейший диагностический симптом желудочного кровотечения. Состояние, угрожающее жизни.

МЕНОРРАГИЯ. От лат. mensis, mens – *месяц* и греч. rhage – *теку*, *протекаю*, *прорываюсь*. Обильное кровотечение при менструации.

МЕНСТРУАЦИЯ. От лат. mensis, mens – *месяц* и struo, struxi – *устраивать*. Месячные. Ежемесячные выделения крови из матки, возникающие в результате отторжения эндометрия у женщин фертильного (детородного) возраста.

МЕРОКРИННЫЙ (МЕРОКРИНОВЫЙ). От греч. meros – *часть* и krino – *отделяю*, *выделяю*. Мерокринная секреция – циклический (неоднократный) процесс отделения секрета клеткой. Потовые железы у человека относятся к мерокриновым органам, располагающимся на поверхности кожи и участвующим в регуляции температуры тела (см. **Апокриновые**). Кожа человека содержит от 2 до 5 млн мерокриновых желёз, способных отделять при интенсивной физической нагрузке и высокой температуре до 12 л пота в сутки. Считается, что потовые железы появились у человека с относительно современными пропорциями (вид *Homo ergaster*) примерно 1,6 млн лет назад вместе с утратой волосяного покрова.

МЕТГЕМОГЛОБИН (MTHB). От греч. meta – *вне*, *сверх*, *за* и «гемоглобин». Гемоглобин, в котором ион железа, окислен до трёхвалентного состояния (Fe^{3+}), что лишает гемоглобин способности обратимо связывать кислород. Спонтанно окисленный метгемоглобин в норме восстанавливается за счёт $НАД^{+H}$. В нормальных условиях оксигенации кровь человека и животных содержит от 1 до 2 % MtHb. Известно большое число химических соединений, приводящих к патологической метгемоглобинемии.

МИАЗЫ. От греч. (mias)ma – *скверна*, *грязь*. Раны (инвазии), в которых развиваются личинки облигатных тканевых паразитов – вольфартовых мух (*Wohlfahrtia magnifica*), мясных мух (семейство *Calliphoridae*).

МИАСТЕНИЯ. От греч. myos (mys) – *мышца*, *мускул* и astheneia – *слабость*. Буквально: мышечная слабость. Часто обусловлена прогрессирующей атрофией мышц. Заболевание ассоциировано с антигенами системы HLA (см. **Главный комплекс гистосовместимости человека**).

МИАСТЕНИЯ ГРАВИС. Буквально: *тяжёлая миастения*. Хроническое прогрессирующее аутоиммунное заболевание, обусловленное образованием антител, специфичных к ацетилхолиновым рецепторам мышечных волокон скелетной мускулатуры, что приводит к нарушениям нервно-мышечной передачи. Клинически проявляется как *псевдопаралитическое* состояние, вызванное нарушениями сокращения мышц без их выраженной атрофии. Обычно начинается с поражения лицевых мышц. Синоним – *болезнь Гольдфлама*. *Злокачественная миастения* также относится к аутоиммунным заболеваниям, вызванным специфическими антителами против канальных белков мышечных волокон.

МИГРЕНЬ. От фр. migraine < греч. hemikrania – *половина черепа* (hemi – *половина* и kranion – *череп*). Мучительная (повторяющаяся) пульсирующая головная боль, часто в одной половине головы (монолатеральная боль), характеризующаяся разнообразным спектром симптомов: повышенной чувствительностью к звукам и свету, чётко выраженной стадийностью (продром, аура, собственно головная боль и постдром), длительностью и частотой повторения приступов. Синонимы: *гемикрания**, *«гистаминовая» головная боль*, англ. claster head.

*Первоначально древнегреческое название *гемикрания* превратилась в *мегрим*, а затем в *мигрень* (греч. crotaphos – *боль в висках*, *мигрень*).

МИДРИАЗ. От лат. mydriasis – *патологическое расширение зрачков*. Расширение зрачка может также возникать, например, при применении антагонистов (блокаторов) H_1-гистаминовых рецепторов. Синоним – *коректазия*.

МИЕЛИТ. От греч. myelos – *костный мозг* и суффикса «ит», указывающего на воспаление. Обобщенное название воспалительных процессов (заболеваний) костного мозга.

МИЕЛОМАТОЗ. От греч. myelos – *костный мозг*, oma – *опухоль* и -osis – *состояние*. Лейкоз, при котором в периферической крови появляется избыточное количество незрелых предшественников полиморфноядерных лейкоцитов.

МИЕЛОПЕРОКСИДАЗА. От греч. myelos – *костный мозг*. Фермент, содержащийся в клетках иммунной системы – моноцитах и нейтрофилах, принимающих участие в процессах воспаления. Установлено, что миелопероксидаза ответственна за формирование атеросклеротических бляшек, поскольку принимает участие в образовании хлорноватистой кислоты (HClO) и её солей, которые вызывают агрегацию липопротеинов низкой плотности (ЛПН). Агрегаты ЛПН захватываются гладкомышечными клетками сосудистой стенки и клетками эндотелия, превращающимися в «пенистые клетки», предшественники атеросклеротических бляшек. Таким образом, воспалительные процессы в стенке сосудов могут быть спусковыми крючками, запускающими процесс развития склероза.

МИКРОЦЕФАЛИЯ. От греч. mikros – *малый* и enkephalos – *головной мозг*. Тяжёлая аномалия внутриутробного развития, связанная с малыми размерами черепа и головного мозга и резко выраженным слабоумием.

МИКРОЦИРКУЛЯЦИЯ. От греч. mikros – *малый* и лат. circulatio – *кругообращение*, *круговорот*. Движение крови по мелким сосудам – артериям, артериолам, капиллярам, венулам и мелким венам. Синоним – *гемофорезис* (англ. hemophoresis).

МИКРОХИМЕРИЗМ. От греч. mikros – *малый* и Chimaira – *имя мифологического чудовища с головой и шеей льва, туловищем козы и хвостом*

дракона. Существование в организме одного человека немногочисленной популяции клеток другого, генетически отличающегося индивида. Естественный микрохимеризм характерен для рожавших женщин, а также гетерозиготных близнецов. Считается, что микрохимеризм – это ключ к иммунологической толерантности (от лат tolerantia – *терпение*). Также считается, что предварительное создание микрохимеризма в организме может позволить пациентам, перенесшим трансплантацию органа, избегать пожизненного применения иммуносупрессантов или снизить их дозу. Однако, с другой стороны, микрохимеризм может быть только следствием уже состоявшегося «признания» организмом чужеродных клеток, а вовсе не его предпосылкой.

МИКСЕДЕМА. От лат. myxedema – *слизистый отёк*. Заболевание, развивающееся на фоне недостаточности щитовидной железы у взрослых, приводящей к снижению основного обмена на 30–40 % и понижению температуры тела. Возрастает масса тела за счёт накопления жира, а также муцина и альбуминов в межклеточных пространствах и, как следствие этого, – повышения онкотического давления и увеличения содержания тканевой жидкости (тяжёлый отёк подкожной ткани). Отсюда возникло и название заболевания.

МИЛИАРНЫЙ. От лат. miliarius – *просяной* < milium – *просо*. Просовидный. Термин, использующийся для обозначения мелких, как просо, множественных структур, например, воспалительных очагов – милиарный туберкулёз, милиарная пневмония, милиарный рак.

МИНДАЛИНА. От греч. amygdale – *миндальный орех*. 1. Парная симметричная, эволюционно очень древняя структура головного мозга человека, имеющая миндалевидную форму, расположенная в обоих полушариях в височной области. Представляет собой скопления нейронов, участвующих в формировании эмоций, связанных с беспокойством и страхом, играющих в биологическом смысле защитную роль и помогающих избегать опасных ситуаций (см. **Синдром Урбаха – Вите** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**). В условиях стресса миндалина стимулирует избыточный синтез эпинефрина и дофамина нейронами ствола мозга, что приводит к ослаблению контролирующего влияния префронтальной зоны коры больших полушарий на поведение и эмоции человека. Хорошо известно, что у детей чувство опасности формируется постепенно по мере накопления негативного опыта. Синоним – *миндалевидное тело*. 2. Окологлоточные (нёбные) *миндалины* – образования, относящиеся к лимфатической системе. Бытовое название – *гланды*.

МИОЗИТ. От греч. myos (mys) – *мышца* и суффикса «ит», указывающего на воспаление. Общее название воспалительных процессов в скелетных мышцах.

МИОКАРДИОДИСТРОФИЯ. От греч. myos (mys) – *мышца*, kardia – *сердце*, dys (лат. dis) – *расстройство*, *нарушение* и trophe – *питание*. Поражение сердечной мышцы, затрагивающее обменные процессы, вследствие ряда заболеваний. Синоним – *кардиомиодистрофия*.

МИОКАРД. От греч. myos (mys) – *мышца* и kardia – *сердце*. Мышца сердца. Состоит из мышечных волокон – цепочки кардиомиоцитов (клеток миокарда), соединённых «конец в конец» *вставочными дисками* и заключенных в общую *саркоплазматическую оболочку* (основную мембрану). Относится к возбудимым тканям и отвечает на надпороговые стимулы (импульсы) генерацией потенциалов действия, которые проводит без декремента (см. **Декремент**). Миокард ведёт себя как функциональный синцитий, благодаря чему сердце подчиняется закону «*все или ничего*», т.е. на пороговое раздражение оно отвечает сокращением всех волокон. Если стимул подпороговый, то не реагирует совсем.

МИОКАРДИТ. От греч. myos – *мышца* и kardia – *сердце,* суффикса «ит», указывающего на воспаление. Воспаление сердечной мышцы, например, как следствие ревматоидного процесса.

МИОКЛОНУС. От греч. mys (myos) – *мышца* и klonos – *движение*. Редкое неврологическое заболевание человека, характеризующееся резким непроизвольным сокращением скелетных мышц (клоническими судорогами).

МИОЛОГИЯ. От греч. myos (mys) – *мышца* и logos – *слово* (наука). Раздел анатомии, изучающий мышцы.

МИОМА. От греч. myos (mys) – *мышца* и oma – *вздутие*, *опухоль*. Доброкачественная опухоль мышечной ткани, например, *миома* матки.

МИОРЕЛАКСАНТЫ. От греч. myos (mys) – *мышца* и лат. relaxare – *расслабляться*. Вещества, блокирующие передачу возбуждения в нервно-мышечных синапсах скелетной мускулатуры, снижающие её тонус и активность.

МИОПИЯ. От греч. myopia < myops – *близорукий*. Близорукость. 1. Аномалия рефракции (рефракция миопическая – миопия, возникающая вследствие чрезмерной кривизны роговицы). 2. Удлинение глазного яблока, приводящее к фокусированию пучка света перед сетчаткой.

«Выслушивайте все суждения, претендующие на истину, а затем подвергайте их сомнению».

Давид Рисмэн

МНЕМОТРОПНЫЕ ПРЕПАРАТЫ. От греч. mneme – *память* и tropos – *место*. Препараты, улучшающие память, образно, «таблетки памяти» – интеллектуальный допинг для ленивых и нерадивых (см. **Ампакины** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**). Разработка таких

препаратов интенсивно ведётся во многих странах, поскольку очевидна коммерческая выгода. Эти же препараты могут быть при соответствующем применении и «таблетками забвения», необходимыми, например, при лечении посттравматического синдрома. Уже сейчас, пока ещё препараты не поступили в продажу, необходимо обсуждать этические проблемы и дилеммы их применения.

МОДУС. От лат. modus – *мера*, *способ*, *образ*. Разновидность, способ реализации чего-нибудь. Например, *модус вивенди* (лат. modus vivendi – *образ жизни*, *способ существования*) в биологическом смысле в значительной степени определяет состояние здоровья человека.

МОЗГ ГОЛОВНОЙ (encephalon). Самое сложное из всех нам известных устройств, которое английский физиолог Уорд Холстед назвал «*повозкой, на которой едет всё*». Традиционная точка зрения на мозг определяет его как орган выживания и адаптации высших организмов* и, особенно, человека. По современным воззрениям мозг человека развивался в результате конфликта между теми, кто хотел подчинять себе других и теми, кто не хотел подчиняться. Форма мозга уникальна для каждого человека и скрыта от глаз, пока человек жив. Процесс эмбрионального морфогенеза мозга связан с потерей до 65 % образующихся нейронов. Мозг человека содержит примерно 100–150 млрд нейронов**, подразделяющихся на тысячи типов и образующих между собой в совокупности более 100 трлн связей (синапсов), в результате чего возникает сложнейшая трёхмерная нейронная сеть, постоянно изменяющаяся в процессе жизни, приобретения опыта и обучения. Мозг работает по сетевому принципу, поэтому делить его на части, вычленяя главные или наиболее важные, нельзя, поскольку мозг един. Сложность мозга создается не числом клеток, которое в принципе ограничено, а характером межнейронных связей. «*Мозг функционирует как массивная параллельная сеть, где основным элементом кода является момент синхронизации разных клеток с их опытом, в результате чего и возникает то субъективное ощущение, мысль или действие, которые занимают в этот миг театр сознания, поле нашего внимания*». К.В. Анохин.

Мозг чрезвычайно пластичен, он устроен таким образом, что информация, поступающая в него извне, изменяет его структуру, хотя сам он кодируется высококонсервативным геномом (пластичность мозга подтверждается уже тем фактом, что он всегда приспосабливается к тому или иному языку, буквально оккупирующему его как вирус). Существует необъяснимый парадокс – качество и количество информации, поступающей в мозг в одних и тех же условиях, полностью зависит от воспринимающего субъекта; при этом мозг не только отражает, но постоянно достраивает, исправляет и улучшает внешний мир.

Только в коре мозга находится 10–14 млрд нейронов, а его масса составляет в среднем около 1 400 г, что на 50 % больше, чем масса мозга шимпанзе (в то же время масса тела человека в среднем только на 20 % больше массы тела шимпанзе). Такие сильно выраженные различия сформировались всего за ~6 млн лет после начала *дивергенции* (расхождения) двух видов гоминид. Если сравнивать различные виды приматов и человека, то легко прийти к выводу, что размер головного мозга – не только показатель интеллекта, но и главный орган эволюционного развития. В коре головного мозга обнаружено примерно 50 функциональных зон и ещё 150 в его подкорковых структурах. Различными методами сканирования мозга показано, что у людей одного пола коэффициент IQ тем выше, чем больше объём мозга***. С энергетической точки зрения головной мозг самый «дорогостоящий» орган, поскольку при интенсивной умственной деятельности на него, составляющего всего 2 % от общей массы тела, расходуется ~25 % энергии, получаемой организмом (в состоянии покоя ~10 %). Обнаружено, что размеры мозга (интенсивность его развития) зависят от функционирования гена, кодирующего белок *перицентрин* (см. **Перицентрин** и **Плюрипотентные клетки** в разделе **«Клеточная биология»**). Генетический анализ показал, что число вновь приобретённых генов на один нейрон в мозге человека больше, чем в мозге у шимпанзе. Кроме того, в мозге взрослого человека содержится значительно больше копий *мобильных генетических L1-элементов*, чем в печени и сердце, что обусловлено адаптацией нервной системы к постоянно меняющемуся окружающему миру и обучением индивида в течение всей жизни. В 2006 г. было обнаружено, что в геноме человека присутствуют 212 копий гена MGC8902, который экспрессируется только в нейронах головного мозга и кодирует белок DUF1220 с неизвестными пока функциями. В то же время в геноме шимпанзе обнаружено всего 37 копий этого гена, а в геномах мыши и крысы – по одной копии. Отсюда было сделано предположение, что ген MGC8902 может участвовать в эволюционных изменениях мозга. Предполагают также, что за формирование более сложной нейронной сети и, соответственно, более сложной структуры человеческого мозга ответственна так называемая *расширенная транскрипция* генома человека (см. **А-И редактирование** и **Синдром Секкеля** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**). Около 20 % нейронов мозга в норме регенерируют, в то же время с возрастом ежегодно безвозвратно теряется до 30 г нейронов. Мужской мозг содержит больше нейронов**** за счёт предпочтительного развития ассоциативных зон, чем женский, но у женщин нейроны формируют больше синапсов. Эти различия, скорее всего, возникли эволюционно, поскольку биологическое предназначение женских особей

заключается в сохранении наследия, а мужских – в завоевании среды и поиске новшеств (так называемая *пилотная функция******) (см. **Асимметрия мозга** и **Зоны молчания**). Обнаружены различия в величине и структурах мозга у представителей различных рас. В целом размер мозга больше у европеоидов. Отличается и характер функционирования различных областей мозга. В ближайшее время мы, скорее всего, поймем механизмы функционирования мозга, но вряд ли сможем понять, как он произошел.

Мозг также можно рассматривать как нейроэндокринный орган, вырабатывающий огромное число различных регуляторных факторов, главным образом, пептидной природы. Эта функция мозга выражена уже на ранних этапах развития эмбриона, а сигналы выделяются в кровь и узнаются различными органами на периферии, например, развивающимися гонадами. Наконец, последнее замечание: гематоэнцефалический барьер, защищающий мозг от внутренней среды организма, формируется только на 2-й неделе после рождения ребёнка, а основная масса информации поступает в мозг через глаза, но самый короткий вход в мозг лежит через нос.

В рамках европейского проекта «Human Brain Project» на основе мозга неврологически и психически здоровой при жизни 65-летней женщины международной группой нейробиологов создан точнейший трёхмерный атлас головного мозга человека, названный Big Brain. Этот атлас, построенный на микроскопической визуализации и сложном анализе с помощью суперкомпьютеров 7400 тончайших (тоньше волоса) срезов мозга, показывает пространственную организацию нейронов головного мозга с точностью до 20 мкм. В то же время американские ученые из Института мозга Пола Алена в Сиэтле (Paul Allen Institute for Brain Science) также создали атлас, но только с меньшим разрешением, который содержит и карты экспрессии генов с подробными аннотациями.

*В 2007 г. были опубликованы результаты картирования генов мыши, работающих в её головном мозге; оказалось, что они составляют более 80 % всех генов животного. Мозг человека в тысячи раз сложнее, чем мышиный, но базовые элементы одни и те же.

**На каждом из них оканчивается до 30 тыс. синапсов.

Следует отметить, что число клеток глии, в окружении которых лежат нейроны, минимум в 10 раз больше. Отсюда глию в настоящее время образно называют «тёмной материей мозга». Хорошо известно, что у Эйнштейна клеток глии было значительно больше, чем у обычного человека, при среднем числе нейронов. Каждый из нейронов коры головного мозга формирует от 100 тыс. до 1 млн связей с другими нейронами, из которых каждые сутки разрушаются и воссоздаются вновь несколько новых синапсов при непосредственном участии клеток глии. Кроме того, глия формирует гематоэнцефалический барьер – своеобразный чехол из клеток глии, изолирующий нейроны от кровеносных сосудов (см. **Глия** в разделе «**Эмбриология и гистология**»). Гематоэнцефалический барьер отсутствует только в гипоталамусе в области нейроциркуляций.

***Мозг дельфина на 300 г больше, чем у человека. В то же время самый большой человеческий мозг был зарегистрирован у клинического идиота (мозг выдающегося немецкого математика и физика К.Ф. Гаусса весил 2,4 кг, а мозг И.С. Тургенева – 2,012 кг). И всё же следует отметить, что интеллектуальная продуктивность человеческого мозга напрямую не зависит от его массы. Например, мозг французского писателя и интеллектуала Анатоля Франса соответствовал объёму мозга Homo erectus, жившего более 200 тыс. лет назад, т.е. был на треть меньше, чем у среднего человека. Небольшим был мозг и французского математика Эвариста Галуа. Показано, что значительное влияние на уровень интеллекта оказывают андрогены (ретроспективный анализ показал, что талантливые люди, как правило, сексуально очень активны) (см. следующую сноску). Следует также отметить, что от количества нейронов в головном мозге в значительной степени зависит устойчивость и надёжность организма, поскольку при старении их количество уменьшается.

****В процессе дифференцировки мозга высокий уровень тестикулярных гормонов (андрогенов) обеспечивает *нейропротекторную* функцию. Считается, что у выдающихся женщин эта функция выполнялась в виде отклонения от нормы, что отражено в известном афоризме: «Закончились гормоны и кончились стихи». Следует также отметить, что на женский мозг ложатся дополнительные очень сложные функции – беременность, деторождение и выхаживание потомства.

*****От англ. pilot – *пробный*, *экспериментальный*.

«МОЗГОВОЙ РУБИКОН». Объём головного мозга, с которым связано становление человека. Оценивается в 700–800 $см^3$. Средний объём мозга современного человека 1 500 $см^3$ (масса 1 380 г).

«МОНЕТНЫЕ СТОЛБИКИ». Агрегационная структура, которую способны образовывать эритроциты при осаждении. У быков эритроциты имеют сферическую форму, и они не образуют агрегаты типа «монетных столбиков».

МОНОНУКЛЕОЗ. От греч. monos – *один* и nucleus – *ядро*. Состояние организма, при котором в крови обнаруживается аномально большое количество мононуклеарных лейкоцитов и их патологических форм.

МОНОНУКЛЕОЗ ИНФЕКЦИОННЫЙ. Острое вирусное заболевание, для которого характерны лихорадка, боль в горле, лимфаденит, спле-

номегалия и лимфоцитоз. Заболевание вызывается вирусами типа герпеса, в частности, Эпштейна – Барра. Синоним – *ангина моноцитарная*.

МОНОПЛЕГИЯ. От греч. monos – *один* и plegia – *удар, паралич*. Паралич одной конечности (одной стороны тела).

МОНОЦИТЫ*. От греч. monos – *один* и kytos – *клетка*. Самые крупные из лейкоцитов (диаметр 12–20 мкм), обладающие характерным бобовидным ядром, а также способностью к фагоцитозу и амёбоидному движению. Относятся к агранулоцитам и обладают наиболее выраженной способностью к фагоцитозу. Не содержат цитоплазматических гранул. На долю моноцитов приходится 4–8 % всех лейкоцитов периферической крови (в среднем 450 клеток в 1 мкл). Образуются в костном мозге из *промиелоцитов*, которые, в свою очередь, формируют *монобласты*, а затем монобласты дают *моноциты*. Моноциты представляют собой незрелые клетки, которые после 2–3 суток покидают кровяное русло и выходят в окружающие ткани, где продолжают дифференцироваться в тканевые макрофаги (*гистиоциты*), которые продуцируют ряд физиологически активных веществ, таких как интерлейкин-1 (IL-1), факторы, стимулирующие рост эндотелиальных и гладкомышечных клеток сосудов, интерфероны, лейкотриены и цитотоксины. В очагах воспаления способны к пролиферации.

*Название макрофагов, циркулирующих в крови. Позже моноциты оседают в различных местах организма, изменяя свой облик, и становятся макрофагами, входящими в состав ретикуло-эндотелиальной системы (см. **Ретикуло-эндотелиальная система**).

МОРБИДНЫЙ. От лат. morbus – *болезнь*. Буквально: *болезненный*. В клинической практике часто используется также термин «преморбидный» – *предболезненный*, например, преморбидное состояние.

МОРФОНЕКРОТИЧЕСКИЙ. От греч. morphe – *форма* и nekros – *мёртвый*. *Морфонекротический* тип секреции характерен для слизистой оболочки тонкого кишечника. При этом типе секреции ферменты не выделяются из клетки, а освобождаются при распаде погибающих клеток (см. **Морфостатический**).

МОРФОСТАТИЧЕСКИЙ. От греч. morphe – *форма* и stato(e)s – *стоящий*. Морфостатический тип секреции – тип секреции, при котором клетки, выделяя секрет, сохраняют свою целостность (целость). Такой тип секреции характерен для слюнных, желудочных желёз, а также для поджелудочной железы.

МОТИЛИН. От лат. motum – *приводить в движение*, *двигать* (motio – *движение*) и греч. prote(in) – *белок*. Гормон желудочно-кишечного тракта – 22-членный пептид, синтезируемый энтерохромаффинными клетками слизистой оболочки тонкого кишечника. Стимулирует сокращение гладких мышц кишечника (запускает моторику кишечника при пищеварении*), повышает секрецию пепсина и соляной кислоты железами желудка.

*Откуда и произошло название.

МУКОВИСЦИДОЗ*. От лат. mucus (mucilago) – *слизь*, viscidus – *вязкий*, *клейкий* и -osis – *состояние*. Самое распространённое среди коренных европейцев аутосомное наследственное заболевание, передающееся рецессивно. Для муковисцидоза характерна повышенная вязкость секрета слизистых желёз (бронхиальных, поджелудочной, кишечных, слюнных, потовых и половых), затрудняющая его отделение. Клинически муковисцидоз затрагивает, прежде всего, лёгкие (характеризуется поражением эпителия лёгких) и поджелудочную железу у детей, однако со временем болезнь часто приобретает полиорганный характер. Заболевание обусловлено делецией**, заключающейся в потере трёх нуклеотидных пар в гене CFTR (*cystic fibrosis transmembrane regulator*), приводящей, в свою очередь, к потере фенилаланина в положении 508 молекулы белка (мутация носит обозначение Δ508*** и обусловливает 70–90 % всех случаев заболевания). Другие случаи обусловлены мутацией G551D, которая обнаруживается у 2 % больных муковисцидозом. Продукт гена представляет собой очень большой белок, состоящий из 1480 аминокислотных остатков и получивший название *муковисцидозный трансмембранный регулятор проводимости* (МТР), локализующийся на апикальной стороне клеток (стороне, выступающей в просвет железы) и обеспечивающий функционирование хлорного канала. Мутация затрудняет процессинг вновь синтезированного белка в ЭПР, что приводит к быстрой его деградации (белок не достигает поверхности клетки). Считается, что мутация возникла у одного из индивидуумов-основателей в предковой европейской популяции в период от 11 до 52 тыс. лет назад (так называемая *мутация-основателя*, носящая титул «первой» из древнейших мутаций) (см. **Мутации-основателя** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**). Современные терапевтические подходы позволяют увеличить продолжительность жизни людей, страдающих муковисцидозом, с 12–14 до 40 лет. Синонимы: *кистозный фиброз*, *фиброзно-кистозная дегенерация*.

*Заболевание впервые было описано американским патологом Дороти Андерсен (Dorothy Hansine Andersen, 1901–1963) под названием «кистозный панкреатический фиброз». В западной литературе распространено название cystic fibrosis (CF) – *кистозный фиброз*.

**Аномальный ген CFTR, отвечающий за развитие заболевания, обнаружил в 1989 г. исследователь Лэп Чи Цу из госпиталя для ослабленных детей в Торонто. В настоящее время анализ амнио-

тической жидкости на 18-й неделе беременности на наличие этого гена стал рутинным явлением. Широкое распространение в европейской популяции гена предрасположенности к муковисцидозу обусловлено тем, что люди с одной копией гена (гетерозиготы) были менее подвержены обезвоживанию организма при заболевании холерой («защитная мутация»), а следовательно, с наибольшей вероятностью выживали при этой инфекции. Поскольку территория Европы неоднократно становилась ареной свирепых эпидемий холеры, эта особенность носительства гена муковисцидоза и привела к увеличению частоты его распространения среди европейцев. Так, в Великобритании 4 % населения носители мутантного гена. В российской популяции каждый 20-й человек является гетерозиготой по мутантному гену.

***От греч. буквы дельта (Δ, δ), обозначающей делецию.

МУКОЗАЛЬНЫЙ. От лат. mucosa – *слизистая оболочка*. Относящийся к слизистой оболочке. Слизистый.

МУКОЛИПИДОЗЫ. От лат. mucus – *слизь*, lypos – *жир* и -osis – *состояние*. Нарушения обмена веществ из группы *болезней накопления* метаболитов, например, накопление сфинголипидов и гликолипидов. Обусловлены генетическими дефектами, связанными с нарушениями транспорта лизосомных ферментов и, следовательно, нарушениями функционирования лизосом. Муколипидоз типа II называется также болезнью I-клеток*. Муколипидозы поражают в основном клетки соединительной ткани фибробласты. Синоним – *липидоз типа II*.

*Болезнь I-клеток (от англ. include – *включить*) характеризуется наличием крупных включений в клетках (телец включения), обусловленных недостаточным уровнем фосфотрансферазы, что приводит, в свою очередь, к недостаточному уровню поступления в лизосомы гликозидазы, сульфатазы, катепсинов. Не поступающие в лизосомы ферменты попадают в секреторные пузырьки транссети аппарата Гольджи и высвобождаются из клеток, что вызывает их избыточную концентрацию в крови.

МУКОПОЛИСАХАРИДОЗЫ. От лат. mucus – *слизь*, греч. poly – *много*, сахар и -osis – *состояние*. Заболевание, обусловленное генетическими дефектами лизосомных ферментов, разрушающих протеогликаны (мукополисахариды), продукты которых накапливаются в *остаточных телах*, что приводит к необратимым повреждениям клеток и далее органов (*болезни накопления*).

МУКОЦЕЛЕ. От лат. (muco)sa – *слизистая оболочка* и cele – *грыжа*. Кистовидное разрастание придаточных пазух носа.

МЫШЦЫ*. Органы тела животных и человека, состоящие из мышечной ткани. В совокупности мышцы образуют мышечную систему. У человека насчитывается 656 скелетных мышц, составляющих в целом около 40 % веса тела. В зависимости от строения мышечных клеток различают *гладкие мышцы* (формируют *висцеральную* мускулатуру) и *поперечно-полосатые мышцы*, образующие скелетную произвольную и *париетальную* (пристеночную) мускулатуру (входят в состав стенок полостей тела и некоторых внутренних органов). Выделяют ещё и сердечную мышцу. Мышцы образованы из особого вида тканей, способных к сокращению и расслаблению с изменением длины, и состоят из множества удлинённых синцитиальных клеток, называемых мышечными волокнами. Волокна сгруппированы в пучки, покрытые сверху соединительной тканью, формирующей оболочки (фасции), в которых различают структуры, называемые *эпимизий*, *перимизий* и *эндомизий*. Каждое мышечное волокно содержит сотни или тысячи миофибрилл, в которых функциональной единицей является саркомер(а). Каждый саркомер состоит из белковых волокон двух типов – миозина и актина, взаимодействующих таким образом, что они способны скользить друг по другу с проникновением волокон миозина между волокнами актина (см. **Саркомер**).

*Происхождение слова *мышца*, также как и слова *мускул* (muscul), связано со словом *мышь* (латинским mus, muris, английским mouse, mice – *мышь*). Русское слово *мышь* восходит к древнеиндийскому «мушати», что означает «*ворует*», т.е. *мышь* имела вполне справедливое прозвище *воровка*. По представлениям древних людей, сокращение работающей, хорошо развитой мышцы (например, двуглавой – бицепса) напоминает движение мыши под кожей. Это образное сравнение и легло в основу словообразования.

У древних римлян было божество, укрепляющее мышцы, – Carna; от его имени произошли биохимические термины *карнозин* (дипептид аминокислот аланила и гистидина) и *карнитин* (витамин). Самые сильные и эффективно работающие мышцы – это летательные мышцы насекомых. Мышцы животных также сильнее, чем у человека.

НАДИР. От араб nazir, nadir – *напротив*. В медицине и биологии – период крайнего упадка жизненных сил.

НАНИЗМ. Nanism (nanizm). От лат. nanus – *маленький* (англ. dwarfism – *карликовость*). Очень низкий рост*, вызванный недостаточностью образования в период усиленного роста ребёнка передней долей гипофиза соматотропного гормона (гормона роста, ГР). При этом типе гипофизарной карликовости** обычно снижен и уровень соматомедина С (инсулиноподобный фактора роста-I, IGF-I или Sm-C). Особый вид карликовости характерен для африканских пигмеев (например, камерунских мбути) и связан с наследственным дефектом гена соматомедина С, в результате чего наблюдается низкое содержание в крови IGF-I. В то же время

для пигмеев характерны нормальные уровни ГР и IGF-II. В результате отсутствует ответ хрящевой ткани*** на нормальный уровень гормона роста. Особый вид карликовости развивается при низком уровне обоих инсулиноподобных факторов роста в плазме (соматомединов), но высоком уровне ГР (соматотропина). Он характерен для *карликов Ларона*****. Наконец, задержка роста может быть обусловлена комбинированным иммунодефицитом.

*Карликовость при нанизме называется «нормальной», поскольку у таких людей сохраняются нормальные пропорции тела.

**Питуитарная карликовость, или Лорена – Леви (Lorain-Levi) синдром.

***Для хондроцитов оба IGF являются *факторами компетентности*, и только при наличии в среде этих факторов роста и EGF (для хондроцитов *фактор прогрессии*) клетки вступают в митотический цикл.

****Ларонский тип карликовости, который характерен в основном для представителей семитских народов Ближнего Востока. Отличается от других типов карликовости очень тонкими трубчатыми костями и костями черепа. Впервые описан израильским детским врачом-эндокринологом Цви Лароном (Z. Laron, p. 1927).

НАНОИД. От лат. nanus – *маленький* и греч. eidos – *сходство*. Термин означает *подобный карлику* (англ. dwarfism – *карликовость*, a dwarf – *карлик*, *гном*). Низкорослый организм (недоросший до своего нормального роста).

НАРКОЗ (Narcosis). От греч. narke – *оцепенение*. Способ анестезии. Термин используется для обозначения обратимого общего подавления (депрессии) возбудимости нейронов коры головного мозга.

НАРКОЛЕПСИЯ. От греч. narke – *оцепенение* и lepsis – *приступ*. Сильная дневная сонливость. В настоящее время для лечения нарколепсии FDA разрешило применение препарата *модафинила*, который психиатры назначают пациентам для поднятия настроения, улучшения умственной деятельности, снижения потребности во сне и лечения депрессии.

НАРКОЛЕПТИКИ. От греч. narke – *оцепенение* и leptos – *узкий*. Люди, страдающие нарколепсией.

НЕБУЛА. От англ. nebula – *туман*. 1. Бельмо. Тумановидное помутнение роговицы глаза, пропускающее тусклый свет. 2. Аэрозоль, спрей. Отсюда *небулайзер* – распылитель (применяют для введения в дыхательные пути аэрозольные лекарственные средства).

НЕВИФОРМНЫЙ. От лат. naevus – *родимое пятно* и forma – *внешнее очертание*. Например, невиформные узелки при ангиокератоме.

НЕВРАЛГИЯ. От греч. neuron – *нерв* и algos – *боль*. Синдром, характеризующийся приступообразными, часто обостряющимися болями по ходу нерва или его ветви.

НЕВРИТ. От греч. neuron – *нерв* и суффикса «ит», указывающего на воспаление. Воспаление нерва, например, неврит тройничного нерва.

НЕВРОЗ. От греч. neuron – *нерв* и -osis – *состояние*. Термин для обозначения группы заболеваний, характеризующихся функциональным расстройством нервной системы. В общем смысле невроз – это состояние организма, при котором нарушается сила, подвижность и уравновешенность основных нервных процессов – возбуждения и торможения. У человека при неврозе возникают также нарушения между первой и второй сигнальными системами. Важнейшим фактором развития невротических состояний является возрастание темпа жизни и увеличение количества отрицательных эмоций. Примером может быть так называемый «невроз неотреагированных эмоций», который может лежать в основе многих соматических (органических) заболеваний и, прежде всего, сердечно-сосудистых заболеваний.

НЕВРОЛОГИЯ. От греч. neuron – *нерв* и logos – *учение*. Область медицины, изучающая заболевания нервной системы. Синоним – *невропатология*.

НЕВРОМА. От греч. neuron – *нерв* и oma – *вздутие*. Опухоль, состоящая из клеток нервной ткани.

НЕВРОПАТИЯ. От греч. neuron – *нерв* и pathos – *страдание*. Состояние, вызванное врождёнными нарушениями функций вегетативной нервной системы с понижением порогов её возбудимости.

НЕВУС. От лат. naevus – *родимое пятно* (родинка). Атипическое по расположению скопление пигментных клеток-меланоцитов, возникающее вследствие отклонения от нормального пути при миграции меланобластов в эмбриогенезе (см. **Дисгенезия** в разделе **«Эмбриология и гистология»**). Установлено, что некоторые виды родинок уже несут мутации в генах, ассоциированных с раком (онкогенах), но, к счастью, не реализуют своё зловещее предназначение, благодаря иммунологическому гомеостазу и защитным механизмам контроля и разборки мутантных белков в полостях шероховатого эндоплазматического ретикулума (см. **Меланоциты** и **Меланобласты** в разделе **«Клеточная биология»**).

НЕЙРОГЕМАЛЬНЫЙ. От греч. neuron – *жила*, *нерв* и haima – *кровь*. Термин относится к нервным клеткам, которые вместо того, чтобы образовывать синапсы, своими окончаниями прилегают к кровеносным синусам или сосудам, как, например, нейросекреторные клетки гипофиза у позвоночных (см. **Нейрогипофиз**).

НЕЙРОГЕНЕЗ. От греч. neuron – *жила*, *нерв* и genesis – *рождение*. 1. Процесс формирования нервной ткани в онтогенезе. 2. Феномен рождения новых нейронов во взрослом мозге (самовосстановление мозга) за счёт нейрональных

стволовых клеток*. Впервые нейрогенез был обнаружен у певчих птиц (кенарей), а затем у обезьян и людей. Пока известно, что новые нейроны во взрослом мозге образуются только в желудочках переднего мозга и гиппокампе – глубинной структуре, имеющей форму морского конька**. Во взрослом мозге новые нейроны обнаружены в гиппокампе и обонятельных луковицах, нейроны которых отвечают за восприятие запахов. Стволовые клетки, которым суждено стать нейронами, мигрируют в обонятельные луковицы после цикла деления, в результате которого образуется новая нейрональная стволовая клетка и молодая клетка-предшественник нейрона или нейроглии (астроцита или олигодендроцита). При этом половина клеток-предшественников гибнет, поскольку дифференцировка происходит только после того, как молодая клетка покинет своих предков (мигрирует из очага размножения).

*Редкие первичные клетки, сохранившиеся ещё с ранних стадий эмбрионального развития. Долгое время считалось, что способность к регенерации, характерная для многих органов и тканей млекопитающих (кожа, печень, почки, лёгкие, кровь), не распространяется на центральную нервную систему (взрослый головной и спинной мозг). Теперь мы знаем, что мозг обладает пластичностью и меняется в течение жизни. Он также способен частично восстанавливаться после травм или заболеваний.

**Гиппокамп особенно важен для процессов обучения и запоминания информации, поэтому вполне вероятно, что появление новых нейронов способствует процессу обработки и запоминания информации.

НЕЙРОГИПОФИЗ. От греч. neuron – *нерв* и «гипофиз». Задняя доля гипофиза, образованная окончаниями аксонов очень крупных нейронов, тела которых лежат в гипоталамусе и образуют *супраоптическое* и *паравентрикулярное* (околожелудочковые) ядра. В расширенных терминалях этих аксонов хранятся два пептидных гормона – *окситоцин* и *антидиуретический* (АДГ), или *вазопрессин** (см. **Окситоцин**, **Вазопрессин** и **Несахарный диабет**).

*Первое название предпочтительнее, поскольку вазопрессорная функция гормона проявляется только при высоких концентрациях при патологических состояниях.

НЕЙРОГОРМОНЫ. Долгоживущие физиологически активные вещества-регуляторы белковой или пептидной природы, вырабатываемые нервными клетками и поступающие в кровь. Они отличаются от *нейромедиаторов* (нейротрансмиттеров) только тем, что последние выбрасываются в синаптическую щель, в которой и диффундируют, а нейрогормоны попадают в орган-мишень через кровь (вещества дальнего действия, или вещества *нейрогемального транспорта*). Однако граница между нейромедиаторами и нейрогормонами достаточно условная. Изучением нейрогормонов и их физиологического действия занимается наука *нейроэндокринология* (см. **Нейромедиаторы**). Синоним – *нейросекреты*.

НЕЙРОДЕГЕНЕРАЦИЯ. От греч. neuron – *нерв* и позднелат. degeneratio < лат. degenero – *выродиться*, *переродиться*. Патологические состояния*, при которых наблюдается повышенная гибель строго определённых популяций нейронов головного мозга. К ним, например, относятся такие заболевания, как болезнь Паркинсона или болезнь Альцгеймера. Из-за высокой компенсаторной пластичности мозга и растянутости процесса во времени первые клинические симптомы обычно появляются только после разрушения не менее 80 % резидентных нейронов. В результате любые терапевтические мероприятия оказываются совершенно бесполезными.

*По данным ВОЗ в ближайшее время нейродегенеративные патологии мозга выйдут на первое место по числу клинических случаев. Наиболее перспективные подходы в терапии нейродегенеративных заболеваний связывают с применением нейротрофических факторов роста, обладающих протекторными свойствами и предохраняющих нейроны от гибели. Но для этого требуется разработка ранних и точных методов диагностики.

НЕЙРОЛЕММА. От греч. neuron – *нерв* и lemma – *кожица*, *оболочка*, *шелуха*. Базальная мембрана Шванновских клеток, окружающих аксоны в периферической нервной системе.

НЕЙРОЛЕПТИКИ. От греч. neuron – *нерв* и lepton – *лёгкий*. Вещества (фармакологические препараты), угнетающие функции центральной и вегетативной нервной системы. Оказывают успокаивающее действие, без признаков сна и наркоза, т.е. без нарушения сознания. Снимают напряжение, страх, тревогу и даже бред у психически больных людей. К нейролептикам относится, например, аминазин. Синонимы: *транквилизаторы*, *нейроплегики*.

НЕЙРОМЕДИАТОРЫ. От греч. neuron – *нерв* и лат. mediator – *посредник*. Физиологически активные вещества кратковременного локального действия (короткоживущие вещества-регуляторы), выделяющиеся, главным образом, в синаптическую щель* и передающие сигналы другим нервным клеткам (см. **Нейрогормоны** и **Нейромодуляторы**). Синоним – *нейротрансмиттеры*.

*Могут действовать и через другие (несинаптические) участки плазматической мембраны клеток-мишеней.

НЕЙРОМОДУЛЯТОРЫ. От греч. neuron – *нерв* и от лат. modulator – *сообщающий ритм* < modulatio – *размеренность*. Группа соединений, синтезируемых как нейронами, так и клетками глии и обычно не обладающих самостоятельным физиологическим действием, а модифицирующих

действие нейромедиаторов. Действие нейромодуляторов имеет тонический характер, отличается медленным развитием и большой продолжительностью эффектов, при этом не всегда инициируется нервными импульсами и не всегда сопряжено с эффектом медиатора. Мишенями нейромодуляторов могут быть не только постсинаптические мембранные рецепторы, но и пресинаптические рецепторы (модулирующие процесс освобождения модуляторов посредством авторегуляции), а также другие участки плазматической мембраны нейронов. Наконец, мишенями нейромодуляторов могут быть и внутриклеточные рецепторы.

НЕЙРОПЕПТИДЫ. От греч. neuron – *нерв* и «пептиды». Пептиды, продуцируемые клетками нервной системы (нейронами). Могут относиться к нейромедиаторам (нейротрансмиттерам) или нейрогормонам (см. **Нейрогормоны** и **Нейромедиаторы**). Показано, что различные нейропептиды выделяются в разных физиологических состояниях организма. Прогнозируется создание банка нейропептидов человека, куда входили бы «антиалкогольные», «стимулирующие творческие способности», «сомногенные», «миогенные», «сексапильные», «антиожирения» и другие пептиды. Возможно, что со временем будут создаваться аутобанки, в которых будет находиться свой собственный индивидуальный «золотой запас» нейропептидов. Уже создан препарат «*Актонавит*» – комплекс нейропептидов (сыворотка), использующийся для лечения болезни Паркинсона, болезни Альцгеймера и черепно-мозговых травм.

НЕЙРОПЛЕГИКИ*. От нем. Neuroplegikum < греч. neuron – *нерв* и plëgë – *удар*, *паралич*. Вещества, оказывающие успокаивающее действие на ЦНС. Синонимы: *нейролептики*, *психолептики*, *транквилизаторы*.

*Название, в котором отсутствует какая-либо логика.

НЕЙРОПЛЕГИЯ. От греч. neuron – *нерв* и plëgë – *удар*, *паралич*. Паралич, возникающий вследствие поражения ЦНС.

НЕЙРОСУПРЕССАНТЫ. От греч. neuron – *нерв* и лат. supressio – *давление* < presso – *жать*, *давить*. Термин используется для обозначения веществ, подавляющих активность центральной нервной системы (*супрессантов нервной системы*) и применяющихся в медицине для наркоза и обез-боливания (*анестезии*). Препараты для наркоза, в буквальном смысле, «прерывают сообщение» между нейронами, вследствие чего обладают седативным, обезболивающим (анестетическим), обездвиживающим, амнезическим* действием и вызывают фармакологическую кому («выключают» сознание). По способу введения их подразделяют на две группы: *ингаляционные* и *внутривенные*. Показано, что главной мишенью анестетиков, седативных и гипнотических препаратов (в основном класса бензодиазепинов**) являются ГАМК-рецепторы подтипа А (ГАМКа-рецепторы***). Эти препараты, взаимодействуя с *внесинаптическими* (расположенными за пределами синапса) ГАМКа-рецепторами, увеличивают время пребывания ионных каналов в открытом состоянии. Это приводит к гиперполяризации клеточной мембраны, продлевая и усиливая ингибирующее действие ГАМК на свои рецепторы (см. **Гамма-аминомасляная кислота** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»)**.

*Амнезия – *утрата памяти* (препараты для наркоза обычно вызывают временную утрату памяти).

**К ним относится, например, *реланиум*.

***ГАМКа-рецепторы несут большинство нейронов; при этом для рецепторов разных клеток характерна структурная неоднородность. Каждый из рецепторов представляет собой сложный белковый комплекс, состоящий из пяти субъединиц, которые могут объединяться в разных комбинациях. Для каждой области головного мозга характерны рецепторы со своим набором субъединиц, но чаще распространены субъединицы трёх типов – α, β и γ.

НЕЙРОТЕНЗИН. От греч. neuron – *нерв* и лат. tendere (tendo) – *напрягать*, *вытягивать*. 13-членный нейропептид с неустановленной физиологической активностью, выделенный также и из клеток кишечника.

НЕЙРОФИБРОМАТОЗ. От греч. neuron – *нерв*, лат. fibra – *волокно*, muto – *двигать*, *передвигать* и греч. osis – *состояние*. Наследственное или вызванное спонтанной мутацией заболевание, чаще проявляющееся в раннем возрасте (до пяти лет) образованием пигментированных участков поражённой кожи (пятна, похожие на пигментные *невусы* цвета кофе с молоком), которые развиваются во множественные медленно растущие нейрофибромы (опухоли нервной ткани), располагающиеся подкожно вдоль путей следования периферических нервов. Различают нейрофиброматоз-1 и нейрофиброматоз-2. Характер наследования аутосомно-доминантный. Опухоли зрительного или ушного нервов приводят к потере зрения или слуха*, а опухоли спинного мозга – к параличу и смерти. Нейрофиброматоз может поражать и кости (деформировать позвоночник, а также кости рук и ног в дистальных отделах). Синонимы: *болезнь Реклинг(х)аузена, нейроматоз.*

*Нейрофиброматоз-2 почти всегда приводит к глухоте.

НЕЙРОФИЗИНЫ. От греч. neuron – *нерв*, physis (phiasis) – *образование* (отросток) (гипофиз) и prote(in) – *белок*. Название, данное двум крупным пептидам, содержащимся в транспортных гранулах аксонных терминалей нейронов в задней доле гипофиза. Нейрофизины возникают как продукты посттрансляционного процессинга высокомолекулярных пептидов-предшественников, из которых образуются окситоцин и антидиуретический гор-

мон (АДГ). Возможно, необходимы для транспортировки и хранения гормонов нейрогипофиза.

НЕЙТРАЛИЗУЮЩИЕ АНТИТЕЛА ШИРОКОГО СПЕКТРА. Антитела, которые удалось обнаружить в организме ВИЧ-инфицированного пациента, способные распознавать различные варианты вируса иммунодефицита. Эти антитела образуются только спустя продолжительное время после инфицирования, когда популяция вирусов в организме становится диверсифицированной в результате очень высокой способности ВИЧ к мутированию. В ответ на ухищрения вируса и образуются такие нейтрализующие антитела. Процесс можно описать как своеобразную коэволюцию вируса и антител. Учёным из Университета Дюка (Северная Каролина, США) удалось выявить «предковую форму» антител, образуемых плазматическими клетками, избежавшими окончательного созревания, и проследить превращение их в нейтрализующие антитела широкого спектра действия. На основе таких антител планируется создание новых противоспидных вакцин, которые были бы эффективными против различных вариантов вируса иммунодефицита.

НЕЙТРОФИЛЫ (нейтрофильные гранулоциты). От лат. neutrum – *ни тот*, *ни другой* и греч. phileo – *люблю*. Полиморфные лейкоциты, в цитоплазме которых присутствуют включения в виде гранул, окрашивающихся как кислыми, так и основными красителями. В 1 мкл крови содержится примерно 4,5 тыс. нейтрофилов и на их долю приходится в среднем 59 % всех лейкоцитов. Самые важные элементы неспецифической системы защиты крови. Активированные полиморфные нейтрофилы высвобождают провоспалительные цитокины*, включая интерлейкины IL-4, IL-6, IL-8, IL-13 и провоспалительные хемокины, а в местах воспаления они продуцируют цитотоксические вещества, в том числе супероксидные анионы. Нейтрофилы способны к фагоцитозу бактерий и продуктов распада тканей, а также к образованию физиологически активных соединений *эйкозаноидов* (см. **Эйкозаноиды** в разделе «**Биохимия и молекулярная биология»**, а также **Хемотаксические факторы**). Синонимы: *нейтрофильные миелоциты*, *полиморфноядерные лейкоциты*.

*Провоцируют аллергическое воспаление.

НЕКРОЗ (necrosis). От греч. nekros – *мёртвый*. Омертвение тканей, частей тела (например, конечности).

НЕКРОПСИЯ. От англ. necropsy (где греч. nekros – *мёртвый* и opsis – *зрение*). Медицинское вскрытие трупа.

НЕОВАСКУЛЯРИЗАЦИЯ. От греч. neos – *новый* и лат. vas – *сосуд*. 1. Избыточное разрастание (пролиферация) кровеносных сосудов (например, пролиферация сосудов глазного дна как осложнение при сахарном диабете) или образование сосудов другого вида, не свойственного в норме данной ткани. 2. Образование сосудов в тканях, в которых их в норме нет. Синоним – *реваскуляризация*.

НЕОПАЛЛИУМ. От греч. neos – *новый* и лат. pallium* – *покров, покрывало*. Анатомический термин, обозначающий кору большого мозга, покрывающую как плащом более древние структуры.

*Паллий – просторный греческий плащ.

НЕОПЛАЗИЯ. От греч. neos – *новый* и plasis – *образование*. Патологический процесс, приводящий к формированию и росту опухоли. Неоплазию следует рассматривать как результат искажения активности генов, приводящий к образованию опухоли. Термин также можно использовать для обозначения злокачественного роста клеток (см. **Дисплазия**).

НЕОСТРИАТУМ. От греч. neos – *новый* и лат. striae (англ. stria) – *полоска*, *черта*, *бороздка*. Анатомическая структура конечного мозга, относящаяся к подкорковым узлам («полосатое тело» – *корпус стриатум*) (см. **Стриатум**).

НЕСАХАРНЫЙ ДИАБЕТ. Редко встречающееся заболевание, причиной которого является дефицит антидиуретического гормона (АДГ), что приводит к нарушению образования вторичной мочи: почки выделяют большое количество первичной мочи (*полиурия)* с низкой удельной массой. Клинически проявляется также непреодолимой жаждой (*полидипсией*). Состояние легко купируется с помощью препаратов синтетического АДГ. Синоним – *diabetes insipidus*.

НЕСОВЕРШЕННЫЙ ОСТЕОГЕНЕЗ. Редкая генетическая патология соединительной ткани, характеризующаяся высокой ломкостью всех костей и приводящая к абсолютной инвалидизации уже в молодом возрасте. Относится к группе так называемых *орфанных заболеваний* (см. **Хрустальные дети**).

НЕФРОЛИТИАЗ. От греч. nephros – *почка* и lythos – *камень*. Почечнокаменная болезнь.

НЕФРИТ. От греч. nephros – *почка* и суффикса «ит», указывающего на воспаление. Воспаление почек с поражением почечных клубочков (гломерулонефрит).

НЕФРОЗ. От греч. nephros – *почка* и -osis – *состояние*. Заболевание почек, затрагивающее в первую очередь почечные канальцы.

НОВООБРАЗОВАНИЕ. Термин используется только для описания аномального скопления (разрастания) клеток клонального происхождения, приводящего к образованию опухоли. Его не корректно использовать как синоним термина «рак». Обычно опухоли делят на доброкачественные и злокачественные, хотя такая классификация не отражает сущность явления и свойств, образующих опухоли клеток. Современные представления о процессах, приводящих к возникновению опухолей, связаны с механизмами генетических или эпигенетических нарушений в программах регуляции пролиферации и дифференцировки клеток,

которая идёт в направлении развития опухоли. Синоним – *опухоль*.

НОДУЛЯРНЫЙ. От лат. nodulus – *узелок* (англ. a knot (nodus) – *узел*). Узелковый, относящийся к узлу.

НОЗОЛОГИЯ. От греч. nosos – *болезнь* и logos – *учение*. Раздел медицины (патологии), изучающий особенности и характер течения отдельных болезней (нозологических единиц). Современная медицина пока остается исключительно нозологической, а не медициной, формирующей и сохраняющей здоровье.

НОМА. От греч. noma – *разъедание*, *распространение раны*. «Водяной» рак детей – влажная гангрена лица. Лечение по принципу «много гепарина и много плазмы».

НОМОТОПНЫЙ. От греч. nomos – *закон* и topos – *место*. Буквально: *расположенный в законном месте*, нормально расположенный. Например, синоатриальный узел (СА) – это *номотопный* центр возбуждения в проводящей системе сердца (см. **Гетеротопный**).

НОНАПЕПТИД DSIP. Аббревиатура англ. «*delta-sleep inducing peptide*» – девятичленный пептид, индуцирующий дельта-сон, который при введении бодрствующим животным вызывает быстрое наступление сна.

НОНПРОГРЕССОРЫ. Термин для обозначения людей, инфицированных вирусом иммунодефицита (у которых обнаружены антитела к ВИЧ), но которые годами не проявляют никаких клинических признаков болезни.

НОРМОБЛАСТ. От лат. norma – *установленная мера* и blast – *росток*. Кроветворная клетка, находящаяся на стадии созревания эритроцита после эритробласта (макробласта), предшественник ретикулоцита. При ускоренном (напряженном) эритропоэзе нормобласты иногда появляются в периферической крови.

НОРМОВОЛЕМИЯ. От лат. norma – *установленная мера*, англ. volum – *объём* и греч. haima – *кровь*. Нормальный объём крови в организме (у взрослого человека 4–6 л).

НОЦИЦЕПТИВНЫЙ. От лат. noceo (nocitum) – *причинять вред*, *наносить ущерб* и receptio – *принятие*, *приём*. Раздражитель, вызывающий ощущение боли.

НОЦИЦЕПТИВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ. Рефлексы, отличающиеся характерными особенностями: 1) всегда сопровождаются движениями, направленными на устранение воздействий, вызывающих боль; 2) подавляют все другие, одновременно возникающие рефлексы; 3) носят повелительный характер (обычно организм не способен их затормозить). В общебиологическом смысле ноцицептивные рефлексы играют охранительную, защитную роль.

НОЦИЦЕПТОРЫ. От лат. noceo (nocitum) – *причинять вред*, *наносить ущерб* и «рецепторы». Экстеро- и интерорецепторы, раздражение которых вызывает ощущение боли. Обычно к ним относят свободные нервные окончания, обладающие специфичностью, как и любые другие специализированные рецепторы. В то же время *ноцицептивным* может быть любое сильное раздражение*. *Ноцицепторы* также относят к группе *хеморецепторов*, поскольку чувство боли связано с освобождением брадикининов и ионов кальция (см. **Брадикинин** и **Рецепторы**).

*Боль можно рассматривать только как комплексную функцию. Все сильные раздражители (механические, звуковые, электрический ток, ядовитые вещества, холод и жар), способные вызвать повреждение организма, причиняют боль.

НУТРИГЕНЕТИКА (Nutrigenetics). От лат. nutrio – *кормить*, *питать*, *воспитывать* и «генетика». Наука о правильном питании (генетика питания), позволяющая сохранять и приумножать здоровье.

НУТРИЦЕВТИКИ. От лат. nutrio – *кормить*, *питать*, *воспитывать* и (фарма)*цевтика*. Средства для лечебного питания.

ОБЛАТКА. От лат. oblatus (offero) – *предлагать*. 1. Капсула для порошков с неприятным (горьким) вкусом. Синоним (англ.) – cachet. 2. Католическая просфора.

ОБЛИТЕРАЦИЯ. От лат. obliteratio – *прекращение*, *приведение к забвению* (oblitus – *забывать*). Заращение просвета кровеносного сосуда, полости органа. Например, *облитерирующий* эндартериит.

ОБСТРУКЦИЯ. От лат. obstructio – *препятствие*, *закрытие*. Например, *обструкция* (закрытие) верхних дыхательных путей при синдроме обструктивного апноэ сна (см. **Ронхопатия**) или воспалительных процессах (плёнки при дифтерии).

ОБТУРАЦИЯ. От лат. obturare – *закупоривать*. Например: *обтурирующий* тромб в кровеносном сосуде, приводящий к омертвлению тканей; *обтурация* просвета кишки желчным камнем; наконец, *обтурационная* (механическая) желтуха.

ОВЕРШУТ. От англ. overshoot – *превышать, превосходить* (определённый уровень). Термин, применяемый в электрофизиологии для обозначения величины потенциала действия на мембране клетки после его реверсии со знака (–) на знак (+). Проще говоря, реверсия потенциала. Для клеток миокарда *овершут* составляет примерно +30 мВ.

ОЛИГОФРЕНИЯ*. От греч. oligos – *малый*, *незначительный* и phrën – *ум*. Буквально: *малоумие*. Различные формы врождённого или приобретённого в раннем детстве слабоумия.

*Термин введён в психиатрию в начале XX в. Эмилем Крепелиным.

ОЛИГОЦИТЕМИЯ. От греч. oligos – *малый*, *незначительный*, kytos – *клетка* и haima – *кровь*. Состояние, возникающее, например, при апластической анемии и характеризующееся патологически низким содержанием в крови форменных эле-

ментов (эритроцитов, лейкоцитов и тромбоцитов). Синоним – *гипоцитемия*.

ОНКОЛОГИЯ. От греч. onkos – *вздутие*. Раздел клинической и экспериментальной медицины, изучающий возникновение, развитие и лечение опухолевых заболеваний. Синоним – *канцерология*.

ОНКОТИЧЕСКИЙ. От греч. onkos – *вздутие*. Относящийся к коллоидно-осмотическому или онкотическому давлению. Осмотическое давление плазмы крови, обусловленное градиентом концентрации белков между плазмой и интерстициальной (межклеточной) жидкостью. Онкотическое давление плазмы крови равно примерно 25 мм рт. ст., а межклеточной жидкости – 5 мм рт. ст., следовательно, разница в осмотическом давлении между этими двумя водными пространствами организма составляет 20 мм рт. ст., она и обеспечивает нормальное распределение жидкости*.

*При тяжёлом голодании возникает отёк тканей из-за того, что в крови резко падает содержание белков (прежде всего альбуминов), вследствие чего снижается онкотическое давление крови и вода задерживается в межклеточном пространстве (люди «пухнут» от голода).

ОНКОФАГ. От греч. onkos – *вздутие* (опухоль) и phagos – *пожирать*. Эмоционально яркое образное название перспективного подхода в лечении онкозаболеваний с помощью вакцин, изготовляемых против раковых клеток.

ООФОРИТ. От греч. oon – *яйцо*, phore – *несущий* и суффикса «ит», указывающего на воспаление. Воспаление яичника.

ОПЕРКУЛУМ. От лат. operculum – *покрышка*, *крышка* (покров). 1. Любая структура, напоминающая покрышку (оболочку). 2. В зоологии – жаберная крышка 3. В анатомии головного мозга – часть лобной, височной и теменной долей, ограничивающих латеральную борозду и покрывающих островок. 4. Слизистая оболочка, покрывающая (частично или полностью) прорезавшийся зуб. 5. Плотная слизь, закрывающая эндоцервикальный канал матки после зачатия (слизистая пробка). 6. В палинологии – оболочка, крышечка, покрышка.

ОПЕРКУЛЯРНЫЙ. От лат. operculum – *покрышка*, *крышка* (покров). В общем смысле, относящийся к покрышке (покрышечный). В анатомии головного мозга – верхний отдел нижней лобной извилины, к которой также относятся средний (триангулярный*) отдел и нижний (орбитальный) отдел, прилегающий к глазнице (орбите).

*От лат. triangulum – *треугольник* (триангулярный – треугольный).

ОПИСТОТОНУС. От греч. opistho – *согнутый* и tonos – *напряжение*. Тетанический спазм, при котором прогибается позвоночник и сгибаются конечности, а тело лежит на спине и опирается на затылок и пятки. При опистотоническом положении у гибнущего животного голова откидывается назад.

ОПИСТОРХОЗ. От греч. opistho – *согнутый* и orchis – *яички*. Инвазивное паразитарное заболевание печени (гельминтоз), вызываемое азиатской трематодой *Opisthorchis felineus** семейства *Opisthorchiidae* («кошачьей двуусткой»), а также другими описторхидами, паразитирующими в желчных протоках и желчном пузыре у рыб, рыбоядных птиц и млекопитающих (кошки, собаки, свиньи и человека).

*Стадию созревания яйца проходит в моллюсках рода *Bithynia*, а инцистируется в организме различных рыб (в основном так называемой «сорной рыбы» – плотвы, сороги, ельца, окуня). Поедание термически необработанной или недостаточно долго промороженной рыбы приводит к заражению описторхами.

ОППОРТУНИСТИЧЕСКИЕ ЗАБОЛЕВАНИЯ (инфекции). От лат. opportunitas –*выгодность*, *удобство* (opportunus – *удобный*, *выгодный*). Инфекционные заболевания, вызываемые *оппортунистическими микроорганизмами**, способными поражать только индивидуумов с ослабленной иммунной системой, например, с приобретённым иммунодефицитом** или длительное время пребывавших в относительно стерильных условиях (индивидуумов с ослабленной резистентностью, например, полярников), но не опасными для здоровых людей.

*К ним могут относиться микроорганизмы, входящие в состав нормальной микрофлоры человека.

**Оппортунистические инфекции в первую очередь поражают больных СПИДом. В качестве примера оппортунистического инфекционного агента можно привести дрожжеподобный грибок *Pneumocystis jirovecii*, вызывающий *пневмоцистную пневмонию*, смертельно опасную для пациентов с иммунодефицитом.

ОПСОНИЗАЦИЯ. От греч. opson – *пища* (англ. dainty food – *вкусная пища*, *деликатес*) и -ia – *условия*. Устаревший термин, отражающий события, связанные с реакциями антиген – антитело, если носителем антигена является чужеродная клетка (например, бактерия). Опсонизация протекает при участии факторов системы комплемента и антител (см. **Опсонины**). В результате опсонизации возрастает проницаемость мембраны и теряется подвижность чужеродной клетки, что облегчает поглощение и переваривание её фагоцитами. С молекулярной точки зрения *опсонизация* – это процесс взаимодействия (сорбции) опсонинов с антигенами, приводящий к изменению свойств поверхности чужеродных клеток (или инородных частиц) и облегчающий фагоцитоз. При этом в ходе фагоцитоза микроорганизмов, подвергшихся до этого воздействию антител, происходит контактирование поверхностных Fc-рецепторов фагоцитирующих клеток (макрофагов) с Fc-фрагментами молекул IgG на поверхности чужеродных клеток.

ОПСОНИНЫ. От греч. opsonion – *снабжение пищей* < opson – *пища*. Факторы, возникающие в иммунизированном организме и представляющие собой сывороточные антитела (защитные противотела), усиливающие процесс фагоцитоза комплексов антиген/антитело. Различают: 1) нормальные* опсонины, которые присутствуют в крови без иммунизации организма специфическим антигеном и неспецифически реагируют с микроорганизмами. К ним относятся комплемент C3b и фибронектин; 2) специфические опсонины, образующиеся в ответ на стимуляцию организма каким-либо антигеном при заболевании или иммунизации** (см. **Лимфокины** в разделе **«Клеточная биология»**). Синоним – *бактериотропины* (англ. *bacteriotropins*).

*Называют также *общими* или *термолабильными опсонинами*.

**Иммунные или *термостабильные* опсонины (иммуноглобулины)

ОРГАНОПТОЗ. От греч. organon – *орудие* и ptosis – *опадание*. Исчезновение эмбриональных или личиночных органов в процессе индивидуального развития организма. Термин предложен по аналогии с *апоптозом* (см. **Апоптоз** в разделе **«Клеточная биология»**).

ОРЕКСИН. От лат. orexis – *желание*, *аппетит*. Пептид головного мозга, дефицит которого связан с приступами *нарколепсии*. Препараты, блокирующие рецепторы орексина, – лучшие снотворные.

ОРТОРЕКСИЯ. От греч. orthos – *прямой*, *правильный* и orexis – *аппетит*. Мания высокого качества питания, захватывающая всё большее число жителей развитых стран (см. **Анорексия**).

Впервые это отклонение психики описал в конце 1990-х гг. американский ученый Стив Брэтмен.

ОРТОСТЕРИЧЕСКИЕ РЕГУЛЯТОРЫ. От греч. orthos – *прямой*. Вещества, связывающиеся с *активным центром* (ортостерическим сайтом) клеточного рецептора; они точно (стерически) подогнаны к своим «посадочным площадкам». Существуют как эндогенные формы (различные лиганды рецепторов от факторов роста и нейротрансмиттеров до гормонов), так и лекарственные регуляторы, например, α- и ß-блокаторы, нейролептики. Форма действия – переключатели, работающие по принципу «включил-выключил» (см. **Рецепторы** и **Аллостерические регуляторы**).

ОРФАННЫЙ. От англ. orphan < греч. orphan – *сирота* (сиротский). Общее название группы редких заболеваний (см. **Несовершенный остеогенез** и **Хрустальные дети**).

ОСМОРЕГУЛЯЦИЯ. От греч. osmos – *побуждение, толчок* и лат. regulo – *направляю* < regulae (regula) – *планка*, *линейка* (*правило*, *основание*). Совокупность физиологических процессов, обеспечивающих относительное постоянство осмотического давления жидкостей (плазмы крови и интерстициальной жидкости) внутренней среды организма.

ОСМОС. От греч. osmos – *побуждение*, *толчок*. Явление проникновения (просачивания) растворителя в раствор через полупроницаемую мембрану (пропускающую только растворитель), обусловливающее возникновение осмотического давления. Осмотическое давление плазмы крови в норме составляет 7,3 атм. (5 600 мм рт. ст. или 745 кПа) (см. также **Онкотический** и **Эндоосмос**).

ОСТЕОЛОГИЯ. От греч. osteon – *кость* и logos – *учение*, *понятие*. Раздел анатомии позвоночных, посвящённый изучению скелета (строение костей и костной ткани).

ОСТЕОМА. От греч. osteon (лат. os, ossis) – *кость* и oma – *опухоль*, *вздутие*. Доброкачественная опухоль, состоящая из костной ткани.

ОСТЕОМАЛЯЦИЯ. От греч. osteon – *кость* и malakia – *мягкость*. Размягчение костей в результате ряда заболеваний, нехватки кальциевых солей или витамина D (см. **Кальциферол** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

ОСТЕОМИЕЛИТ. От греч. osteon – *кость*, mielos – *костный мозг* и суффикса «ит», указывающего на наличие воспаления. Воспаление костного мозга (хроническое и рецидивирующее), ведущее к разрушению костного вещества.

ОСТЕОПАТОЛОГИЯ. От греч. osteon – *кость* и pathos – *страдание*. Раздел медицины, изучающий заболевания костной ткани (костей).

ОСТЕОПОРОЗ. От греч. osteon – *кость* и poros – *проход*, *отверстие*, *пустота*, *скважина*. В буквальном смысле, «пористая кость». Медицинский термин, хорошо знакомый многим пожилым людям. *Остеопороз* – перестройка костной ткани (чаще происходит у пожилых женщин, чем у мужчин), вызванная возрастными гормональными изменениями в организме и заключающаяся в резком падении содержания в костях кальция, а также в разрушении их белкового матрикса. Этот процесс может происходить также при избыточном образовании глюкокортикоидов или при длительной терапии с применением глюкокортикоидов. Другими словами, остеопороз – это отрицательный баланс между динамическими процессами отложения и вымывания кальция из костей, что приводит к их повышенной хрупкости. При лечении остеопороза используют гормон паращитовидных желёз (паратгормон).

Врачи образно называют *остеопороз* «скрытым вором». При развитии *остеопороза* часто формируется так называемый «вдовий горб» – изменения в фигуре у пожилых и старых женщин. Избыточные концентрации фтора в организме стимулируют пролиферацию остеобластов даже у пожилых людей, ухудшая течение остеопороза (см. **Флюороз**, **Остеобласты** и **Остеосаркома** в разделе **«Клеточная биология»**).

ОСТЕОСИНТЕЗ. От греч. osteon – *кость* и synthesis – *соединение*, *сочетание*. Соединение, сращивание обломков костей при лечении переломов.

ОСТЕОТОМИЯ. От греч. osteon – *кость* и tome – *рассечение*, *разрезание*. Операция рассечения кости, например, при ампутации конечности.

ОСТЕОФИТЫ. От греч. osteon – *кость* и phyton – *растение*, *отросток*. Костные наросты различной этиологии. Остеофиты позвонков могут сдавливать спинной мозг и нервные корешки и быть причиной постоянных болей.

ОСТЕОХОНДРОЗ. От греч. osteon – *кость* и chondros – *хрящ*. Заболевание костно-хрящевой ткани позвоночника (чаще встречается шейный и поясничный остеохондроз). Остеохондроз имеет различные проявления, главное из которых хронические боли, обусловленные выпадением позвоночного диска (его грыжей), остеофитами, деформациями позвонков, излишней их подвижностью и т.д. Говоря образно, остеохондроз – это плата за вертикальное положение тела.

ОСТЕОХОНДРОПАТИЯ. От греч. osteon – *кость*, chondros – *хрящ* и pathos – *страдание*. Заболевания костной ткани, ведущие к структурным и морфологическим изменениям губчатого вещества коротких костей и эпифизов длинных костей.

ОСТИТ. От греч. osteon – *кость* и суффикса «ит», указывающего на воспаление. Воспаление костной ткани.

ОСТРАЯ ПЕРЕМЕЖАЮЩАЯСЯ ПОРФИРИЯ. От греч. porphyreos – *пурпурный*. Заболевание, вызванное недостаточностью активности фермента *синтазы уропорфириногена*-1 и повышенной активностью фермента *синтазы δ-аминолевулиновой кислоты*. Симптоматика болезни включает в себя частичные параличи, приступы спутанности сознания и колики в животе, обусловленные накоплением в нервных клетках δ-аминолевулиновой кислоты, что приводит к нарушению функции нервных волокон* вплоть до их демиелинизации. Другими словами, развивается *аксональная невропатия* (см. **Гаплонедостаточность** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**).

*Торможение активности натрий/калий-зависимой аденозинфосфатазы, вызванное накоплением в нейронах δ-аминолевулиновой кислоты, приводит к нарушению транспорта ионов через мембраны нейронов (аксонов).

ОСТРЫЙ КОМБИНИРОВАННЫЙ ИММУНОДЕФИЦИТ (синдром SCID). От англ. severe combined immune deficiency. Врождённое генетическое заболевание, проявляющееся у маленьких детей и приводящее к гибели всех лимфоцитов и отсутствию иммуноглобулинов. Возникает в результате мутации в гене *аденозиндезаминазы* (ADA), локализованном на хромосоме 20. Такие дети оказываются совершенно беззащитными перед любой инфекцией, и сохранить им жизнь удается только в стерильных (гнотобиологических) условиях. Для лечения требуется пересадка подходящего костного мозга или постоянное введение в кровь ребёнка белка PEG-ADA, полученного от крупного рогатого скота. Кроме того, именно при SCID впервые была *успешно* применена генно-инженерная методика ретровирусной коррекции дефектных лимфоцитов *in vitro* с последующим возвращением их в организм больного ребёнка (см. **Генная терапия** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**). Синоним – *алимфоцитоз* (см. **Алимфоцитоз**).

ОТЁК. Избыточное пропитывание тканей или органов жидкостью. Больше всего пропитываются отёчной жидкостью части тела, содержащие рыхлую клетчатку: веки, мошонка, гортань и подкожная клетчатка. Генерализованный отёк кожи и подкожной клетчатки называется анасаркой («anasarca»). Накопление жидкости в серозных областях тела называется водянкой. Водянка брюшной полости – *асцит*, водянка плевральной полости – *гидроторакс*, а водянка яичка – *гидроцеле*. Отёк Квинке – гигантская крапивница – ярко розовые волдыри на коже и отёк гортани (см. **Аллергия**). Синонимы: hydrops, oedema, например в слове *микседема* – слизистый отёк.

ОТОЛИТЫ. От греч. otos – *ухо* и lithos – *камень*. Мельчайшие зёрна кальцита, присутствующие в эндолимфе внутреннего уха позвоночных животных и человека и служащие компонентами органа равновесия (вестибулярного аппарата). Перемещения отолитов при изменении положения тела в пространстве фиксируют чувствительные ресничные клетки полукружных каналов внутреннего уха.

ОФТАЛЬМИЯ. От греч. ophthalmos – *глаз* и -ia – *условие*. 1. Тяжёлый гнойный коньюктивит. 2. Воспаление внутренних структур глаза.

ОФТАЛЬМОЛОГИЯ. От греч. ophthalmos – *глаз* и logos – *наука*. Медицинская специальность, изучающая органы зрения (их строение и функцию), их заболевания и способы лечения, а также аномалии рефракции.

ПАЛАТОСХИЗ. От лат. palatum – *небо* и греч. schiso – *расщелина*, *расщепление*. Порок развития, известный под зооморфным названием «волчья пасть» (расщелина нёба) и наблюдающийся в некоторых семьях у 20–54 % всех их членов.

ПАЛЛИДУМ. От лат. pallidum (pallidus) – *бледный*. Глубинная анатомическая структура головного мозга (структура подкорковой области), лежащая в основании переднего мозга и носящая название «*бледный шар*». Нейроны паллидума тесно связаны с прилежащим ядром (*nucleus accumbens*) и получают сигналы от него. Считается, что вентральный паллидум представляет собой один из ключевых элементов системы, обеспечивающей чувство удовольствия (наслаждения).

ПАЛЛИАТИВ, ПАЛЛИАТИВНЫЙ. От лат. pallium – *плащ* < pallio – *прикрываю*. Средство, приносящее временное облегчение, без излечения. Паллиативы направлены на снятие беспокойства, бессонницы, депрессии, тошноты, например, у он-

кологических больных. Паллиативная медицина традиционно используется для лечения безнадёжно больных людей и включает в себя активное и сострадательное лечение, но в такой помощи нуждаются и хронически больные люди, и родственники безнадёжно больных, и даже сами врачи, постоянно находящиеся в условиях стресса и «кризиса беспомощности».

ПАЛЬПАЦИЯ. От лат. palpatio – *ощупывание*. Диагностический приём обследования внутренних органов пациента путём ощупывания.

ПАЛЬПИТАЦИЯ. От лат. palpitatio – *учащённое сердцебиение* (тахикардия). Выраженная пульсация сердца.

ПАМПЛЕГИЯ. От греч. pan – *всеобщий*, *все* и plegia – *расстройство*. Общее расстройство функций организма.

ПАНАЦЕЯ. От греч. Panakeia – *богиня исцеления*, *универсальное средство от болезней*. Средство, якобы, излечивающее от всех болезней, мифическое лекарство.

ПАНВАСКУЛИТ. От греч. pan – *весь*, *все*, *всеобщий*, vas – *сосуд* и суффикса «ит», указывающего на воспаление. Воспаление всех слоёв стенки кровеносного сосуда. Синоним – *панангит*.

ПАНДЕМИЯ. От греч. pan – *весь, все*, *всеобщий* и demos – *народ*. Буквально: «весь народ». Широко распространённая эпидемия, охватившая целые страны и континенты.

ПАНКРЕАТИТ. От греч. panc(k)reas – *поджелудочная железа* и суффикса «ит», указывающего на воспаление. Воспаление поджелудочной железы (острое или хроническое).

ПАНКРЕОЗИМИН. От греч. panc(k)reas – *поджелудочная железа* и zyme – буквально: *дрожжи* (в переносном смысле – *фермент*) (см. **Зимаза**). Гуморальный регулятор пищеварительного тракта, образующийся в двенадцатипёрстной кишке и стимулирующий ферментообразование поджелудочной железой (см. **Секретин**).

ПАНЦИТОПЕНИЯ. От греч. pan – *весь*, *все*, kytos – *клетка* и penia – *оскудение*, *бедность* (англ. poverty). Выраженное уменьшение количества эритроцитов, всех лейкоцитов и тромбоцитов в циркулирующей крови. Состояние крайнего угнетения костномозгового кроветворения в результате радиационного поражения костного мозга, действия цитостатиков и клеточных ядов (например, бензола), поражения костного мозга метастазами опухолей. Синоним – *пангемоцитопения*.

ПАПИЛЛОМЫ. От лат. papilla – *сосочек* и oma – *вздутие*, *опухоль*. Клеточные разрастания особого рода, сохраняющиеся в течение длительного времени и обычно приостанавливающие свой рост. Другими словами, *папилломы* – доброкачественные опухоли покровных тканей, выступающие над поверхностью в виде бородавок или сосочков. Бородавки у человека, крупного рогатого скота, лошадей, коз, собак, кроликов и других животных вызываются *папилломавирусами**; некоторые из них инициируют также злокачественное перерождение клеток эпителия, например, шейки матки (см. **Папилломавирусы** в разделе **«Микробиология и вирусология»**). Заражение папилломой происходит при отрывании кусочков ткани бородавок, поэтому сами бородавки способствуют распространению вируса. Синоним – *вилломы*.

*Например, вирус, поражающий американских зайцев, был открыт Шопом (бородавки, вызванные им, способны перерождаться в инвазивный рак).

ПАПИЛЛИФОРМНЫЙ. От лат. papilla – *сосочек* и forma – *наружный вид*. Напоминающий формой сосочек, сосочковидный.

ПАПИЛЛЯРНЫЙ. От лат. papilla – *сосочек*. Сосочковый. Имеющий форму, похожую на сосочки, относящийся к сосочку.

ПАПИЛЛЯРНЫЕ ЛИНИИ (узоры). От лат. papilla – *сосочек*. Обусловливают свойственную каждому человеку неповторимую дактилоскопическую (от греч. daktilos – *палец* и skopeo – *смотрю*) картину отпечатков пальцев (пальцевые узоры). Развиваются ещё до рождения; сначала образуются складки на поверхности дермы, которые вызывают образование соответствующих валиков в лежащем над ними эпидермисе.

ПАПУЛА. От лат. papula – *прыщик*, *пупырышек*, *сосочек* (выпуклость). Элемент кожной сыпи, например, при папулезном дерматите.

ПАРАБИОЗ. От греч. para – *около* и bios – *жизнь*. 1. Хирургическое сращивание двух животных с экспериментальными целями (соединение сосудистых систем животных), например, для изучения процессов компенсации при удалении эндокринной железы. 2. Слияние двух яйцеклеток или двух эмбрионов (соединение близнецов).

ПАРАБРОНХИ. От греч. para – *около* и «бронхи». Бронхи третьего порядка, от которых отходят бронхиолы первого порядка (см. **Бронхиолы** и **Мезобронхи**).

ПАРАГАНГЛИИ. От греч. para – *около* и ganglion – *узел*. Небольшие округлые тельца, содержащие хромаффинные клетки. Расположены преимущественно в забрюшинном пространстве рядом с аортой, а также в почках, печени, гонадах и сердце (см. **Ганглий** и **Гломус**). Синоним – *гломусы*.

ПАРАВЕНТРИКУЛЯРНЫЙ. От греч. para – *около* и ventriculum (ventriculus) – *брюшко* (в данном случае *желудочек*). Находящийся близ мозгового желудочка, например, паравентрикулярное ядро гипоталамуса.

ПАРАДОКС ХИЛЛА. Физиологический феномен, заключающийся в том, что, несмотря на различие путей, по которым проходят возбуждения к поверхностным и глубоколежащим слоям мышечного волокна, сокращение миофибрилл волокна происходит практически одновременно. Решение парадокса – диффундирование активаторов по системе Т-трубочек в мышцах, в результате

чего внеклеточное пространство как бы впячивается внутрь волокна.

ПАРАКРИННЫЙ. От греч. para – *около* и krino – *отделяю*. Относящийся к паракринному действию. Например, *паракринная регуляция* – выделение эндокринными клетками локально действующих субстанций (гормоноподобных веществ или факторов роста).

ПАРАПЛЕГИЯ (параплексия). От греч. para – *около* и plege – *поражение*, *удар*. Паралич или парез обеих нижних конечностей и нижней части туловища.

ПАРАПЛЕКСИЧЕСКИЙ. От греч. para – *около* и plege – *поражение*, *удар*. Страдающий частичным параличом.

ПАРАПРАКСИЯ. От греч. para – *около* и praxis – буквально: *делание*. Нарушения в выполнении целенаправленных актов (ошибочные движения).

ПАРАПРОТЕИНЫ. От греч. para – *около* и *протеины* – белки. Иммуноглобулины, образующиеся в избытке при некоторых патологических состояниях. Присутствие в крови парапротеинов повышает СОЭ (см. **Агломерины**).

ПАРАПРОКТИТ. От греч. para – *около*, proktos – *задний проход* и суффикса «ит», указывающего на воспаление. Гнойное воспаление жировой клетчатки вокруг заднего прохода.

ПАРАСПАДИЯ. От греч. para – *около* и spado – *кастрат, скопец*. Врождённый дефект мочеиспускательного канала (боковой свищ).

ПАРАЦЕЛЬС*. Знаменитый врач, естествоиспытатель, создатель ятрохимии и ниспровергатель идей древней медицины, светлый ум эпохи Возрождения, которого называли «Лютером медицины». Знаменитый принцип Парацельса: «*Восстанови кровообращение – все остальное восстановится само*».

*Настоящее имя Парацельса – Филипп Ауреол Теофраст Бомбаст фон Гогенгейм (1493–1541).

ПАРАЦЕНТЕЗ. От греч. parakentesis – *прокалывание стенки* (прокол с боку). Введение в полость троакара или иглы с целью удаления жидкости.

ПАРЕЗ. От греч. paresis – *ослабление*. Ослабление произвольных движений (функций), частичный (неполный) паралич.

ПАРЕНТЕРАЛЬНЫЙ. От греч. para – *около*, *возле* и enteron – *кишка*. Путь, способ введения в организм веществ (лекарств), минуя желудочно-кишечный тракт. Например, внутривенное вливание (см. **Пероральный**).

ПАРЕСТЕЗИЯ. От греч. para – *около*, *возле* и aisthesis – *ощущение*. Ощущения, не обусловленные внешними воздействиями (покалывания, жжения, ползания мурашек, онемения и т.п.).

ПАРИЕТАЛЬНЫЙ. От лат. parietal – *пристеночный* (paries – *стена*). 1. Относящийся к стенке полости, например, париетальные клетки желудка, выделяющие почти чистую соляную кислоту (см. также **Протоновый насос** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**). 2. В анатомии – *теменной*.

ПАРОДОНТОЗ. От греч. para – *возле*, *около*, *при* и odontos – *зуб*. Прогрессирующая потеря костного вещества альвеолярной (луночной) тканью (атрофия), часто сопровождающаяся гнойным воспалением дёсен. Пародонтоз приводит к расшатыванию и потере зубов.

ПАРОТИТ. От греч. para – *возле*, *около*, *при*, otos – *ухо* и суффикса «ит», указывающего на воспаление. Воспаление околоушной слюнной железы.

ПАРЦИАЛЬНОЕ ДАВЛЕНИЕ. От лат. partialis – *частичный*, *отдельный* < pars (partis) – *часть*. Давление газа в смеси свободных газов, которое приходится на долю данного газа от давления, оказываемого всей смесью газов. Для растворённых в жидкости газов используется термин «напряжение газов», который эквивалентен термину «парциальное давление».

ПАРША (парх, шелуди*). Сыпь, которая сходит и нарастает струпьями (перхотью) (см. **Флавус**).

*Прилагательное – *шелудивый*.

ПАСТОЗНОСТЬ. От итал. pasta – *тесто* > pastoso – *тестообразный*. Отёчность лица, а также отёчность кожи и подкожной клетчатки других частей тела. При надавливании пальцем на пастозной коже остается след вдавливания.

ПАССАЖ. От фр. passage – *проход*, *переход*. 1. Продвижение содержимого кишечника. 2. В микробиологии и технике клеточных культур, пересев культуры на новую питательную среду.

ПАТЕЛЛЯРНЫЙ. От лат. patell – (анат.) *коленная чашечка*. Относящийся к коленной чашечке (колену), например *пателлярный рефлекс*.

ПАТЕРГИЯ. От греч. pathos – *болезнь*, *страдание* и ergon – *работа*. Общее наименование реакций любого типа при изменённой чувствительности организма.

ПАТОГЕНЕЗ. От греч. pathos – *болезнь*, *страдание* и genesis – *происхождение*. Механизмы возникновения и развития конкретной болезни, а также раздел патологии, изучающий общие закономерности развития болезней.

ПАТОГЕНЫ. От греч. pathos – *болезнь*, *страдание* и genan – *порождать*. Любой микроорганизм, вирус или какая-либо другая субстанция, вызывающие повреждения и болезнь (см. **Факторы риска**). К сожалению, некоторые патогенны можно уловить только в момент заражения ими организма. При ослабленном иммунитете и «дружественные» (симбиотические) микроорганизмы становятся патогенами. Синоним – *возбудители заболевания*.

ПАТОГЕНЫ ОППОРТУНИСТИЧЕСКИЕ. От греч. pathos – *болезнь*, *страдание*, genan – *порождать* и лат. opportunus – *легко подвергающийся чему-либо*. Микроорганизмы, обычно не являющиеся патогенными, но при ослаблении защитных

сил организма, проявляющие патогенность. Оппортунистические инфекции становятся серьёзной проблемой при приобретённом иммунодефиците.

ПАТОГЕННЫЙ. От греч. pathos – *болезнь*, *страдание* и genan – *порождать*. Болезнетворный. Например, патогенные микроорганизмы – микроорганизмы, вызывающие у человека и животных инфекционные заболевания.

ПАТОЛОГИЯ. От греч. pathos – *болезнь*, *страдание* и logos – *учение* (слово, понятие). Широкое понятие, включающее в себя ряд научных дисциплин и узких специальностей. Так, *клиническая патология* исследует биохимические, микробиологические, иммунологические и другие аспекты развития и течения заболеваний. *Патологическая анатомия* – занимается морфологическими и цитологическими (микроскопическими) исследованиями состояния органов и тканей при заболеваниях, необходимыми для диагностики и лечения. *Сравнительная патология* изучает степень родства и похожести заболеваний человека и животных, облегчая понимание трудно исследуемых заболеваний человека. Иногда то, что принимается как патология, на самом деле, является вариантом развития, а не болезнью.

ПАХИМЕНИНКС. От греч. pachys – *толстый* (твёрдый) и meninx (meningos) – *оболочка*. Твёрдая мозговая оболочка (лат. *dura mater*).

ПЕДУНКУЛА. От лат. pedunculus – *ножка* (pes, англ. a foot). Стеблевидная анатомическая структура.

ПЕЙЕРОВЫ БЛЯШКИ*. Фолликулярная лимфатическая ткань оболочки тонкой кишки. Место образования лимфоцитов, наряду с миндалинами, тимусом, аппендиксом и селезёнкой. Аналог фабрициевой сумки у птиц. Содержат специализированные лимфоциты, к которым при участии М-клеток доставляются чужеродные белки, обладающие антигенными свойствами. Часть иммунной системы организма, обеспечивающая первичный защитный барьер на пути патогенов в кишечнике (см. **М-клетки** в разделе **«Клеточная биология»**).

*По имени швейцарского анатома Пейера (Peyer J.K., 1653–1712).

ПЕЙСМЕКЕР (пейсмейкер)*. От англ. pacemaker – *задающий шаг* (ритмоводитель, колебатель). 1. В биологии – любой ритмический центр, определяющий ритм активности. Представляет собой специализированные клетки, способные генерировать колебания, которые вовлекают другие клетки в биологические ритмы. Простейший пейсмейкерный механизм присущ гидрам и регулирует периодические сокращения тела в зависимости от уровня освещённости (см. **Ропалии** в разделе **«Зоология»**). 2. В физиологии термином *пейсмейкер* обозначают физиологическую структуру сердца, представленную малодифференцированными мышечными клетками, в которую кроме кардиомиоцитов входят так называемые интрамуральные (т.е. *внутристеночные*, *замурованные*) нейроны метасимпатического отдела вегетативной нервной системы. Однако, несмотря на присутствие в сердце нервных клеток, возбуждение в сердечной мышце имеет миогенное происхождение (т.е. возникает в самих кардиомиоцитах), а не в нервных клетках. Нервная система только изменяет ритм сердца (учащает или замедляет), но не обусловливает его. Эту структуру также образно называют «водитель ритма сердца» или «ритмоводитель». Перистальтика и сегментация тонкого кишечника также обусловлены передачей возбуждения вдоль нервной цепочки ритмоводителей. Наконец, ритм дыхания задается пейсмейкерными нейронами дыхательного центра продолговатого мозга.

*В английской армии так называют правофлангового в шеренге. Слово *пейсмейкер* происходит от англ. pace – *шаг* и make – *делать*. В свою очередь, слово pace произошло от лат. pes, pedis – *нога*, *стопа*, *ступня*. Впервые *пейсмейкер* сердца лягушки описал в 1848 г. немецкий физиолог Карл Людвиг (Ludwig K.F.W., 1816–1895).

ПЕКТОРАЛЬНЫЙ. От лат. pectus (pectoris) – *грудь*. Грудной, относящийся к верхней части туловища.

ПЕЛЛАГРА*. От итал. pelle – *кожа*, *шкура* (англ. pelt, hide – *человеческая кожа*) и греч. agra – *схватывание*. Авитаминоз PP. Отсутствие или дефицит в пище противопеллагрического витамина (PP) – никотиновой кислоты или никотинамида (водорастворимый витамин группы В). Клинически пеллагра проявляется эритемой кожи с сильным шелушением, изменениями в ЦНС, захватывающими умственную сферу, а также тяжёлыми желудочно-кишечными расстройствами (пеллагрическая триада – дерматит, диарея, деменция). Тяжёлые формы пеллагры, сопровождающиеся профузными поносами, смертельны. Синонимы: *розовая болезнь*, *астурийская розовая болезнь*, *альпийский скорбут*, *ломбардская болезнь*.

*Пеллагра поголовно поражала узников концлагерей. Пеллагра убила в «Дальлаге» в 1938 г. великого поэта О.Э. Мандельштама. Что такое пеллагра можно судить по меткому рассказу Н.В. Тимофеева-Ресовского: «Если вам *per os* вольют ложку чая с тремя чаинками, она тут же со всеми тремя чаинками выйдет *per rectum*».

ПЕМФИГУС (pemphigus, pemphigo foliaceo). От греч. pemphix (pemphigos) – *пузырь*. 1. Хронические заболевания кожи, сопровождающиеся образованием так называемых «вялых» пузырей (волдырей), после разрыва которых обнажающийся слой дермы больше не зарастает. Синоним – *болезнь Нейманна* (Нойманна)*. 2. Пузырчатый лишай.

*Впервые описал австрийский дерматолог Нойманн фон Хейльварт (Neumann von Helvart, 1832–1902).

ПЕРЕКРЁСТНЫЕ РЕАКЦИИ. Способность антигенов со сходными, но не идентичными детерминантами (гаптенами) реагировать с одними и теми же антителами. Реакции протекают, как правило, с различным сродством.

ПЕРИКАРДИЙ. От греч. peri – *вокруг*, *около* и kardia – *сердце*. Соединительнотканная оболочка, покрывающая сердце. Околосердечная сумка (перикард). Воспаление перикарда различной этиологии называется *перикардит* (суффикс «ит» указывает на воспаление).

ПЕРИЛИПИН. От греч. peri – *вокруг*, *около* и lipos – *жир*. Протеин, обладающий способностью обволакивать капли жира в клетке и не позволяющий тем самым воздействовать на них липазам. При отсутствии такой защиты жир расщепляется быстрее. В экспериментах на мышах показано, что «обжирающиеся» мыши с нокаутированным геном *перилипина* не толстеют.

ПЕРИСТАЛЬТИКА. От греч. peristaltikos – *охватывающий*, *сжимающий*, где stalsis – *сокращение*. Физиологический тип движений кишечника, обеспечивающий продвижение кишечного содержимого (химуса) в одном направлении – сверху вниз. Второй тип движений – маятникообразный, обеспечивающий ритмическую сегментацию содержимого кишечника и перемешивание его с пищеварительными соками.

ПЕРИСТАЛЬТИЧЕСКИЙ. От греч. peristaltikos – *охватывающий*, *сжимающий*, где stalsis – *сокращение*. Синонимы: волнообразный, червеобразный. Перистальтические движения кишечника состоят в том, что в определённом сегменте кишки выше пищевого комка происходит сжатие кольцевых (поперечных) мышечных волокон, а ниже – сокращение продольных волокон, увеличивающее просвет (полость) кишки. В результате содержимое кишечника перемещается в расширенный участок кишки. Считается, что ритмическая автоматика сокращений имеет миогенное происхождение.

ПЕРИХОНДР. От греч. chondros – *хрящ* и peri – *около*. Надхрящница. Наружный соединительнотканный слой хряща, за счёт которого протекает аппозиционный рост хряща и его регенерация (см. **Аппозиция**).

ПЕРНИЦИОЗНЫЙ. От лат. perniciosus – *гибельный*, *опасный для жизни*, *злокачественный* (destructive). Разрушительный, вредоносный (о болезни, приводящей к фатальному исходу).

ПЕРНИЦИОЗНАЯ АНЕМИЯ. От лат. perniciosus – *гибельный*, *опасный* и анемия. Злокачественное малокровие (malignant anemia), связанное с резким снижением количества эритроцитов в периферической крови в результате дефицита цианокобаламина (витамина B_{12}) и фолиевой кислоты. Этот дефицит обусловлен недостаточностью фактора Касла, способствующего адекватному всасыванию витамина B_{12} (см. **Фактор Касла**). Для пернициозной анемии характерен *пойкилоцитоз* (см. **Пойкилоцитоз**).

ПЕРОМЕЛИЯ. От греч. peromelos – *разрушенные конечности* и -ia – *условия*. Врождённое уродство конечностей вплоть до отсутствия стоп и кистей (*амелия*).

ПЕРОРАЛЬНЫЙ. От лат. per – *через* и os (oris) – *рот* (per os). Вводимый через рот (термин применяется в отношении лекарств или спецпитания).

ПЕРСИСТЕНТНЫЙ, ПЕРСИСТИРУЮЩИЙ. От лат. persistens – *упорствующий* (англ. persistence – *упорство*, *живучесть*, *постоянство*). Буквально: сохраняющийся длительное время, устойчивый во времени. Например, *персистирующий* патологический процесс или *персистентность* клеток при активации антиапоптотического гена bcl-2 (некоторые вирусы содержат ингибиторы каспаз или гомологи гена bcl-2 и тем самым подавляют процесс апоптоза зараженных клеток и создают условия для *персистенции* возбудителя). Термин *персистенция* применяют также и к стволовым клеткам донора для характеристики присутствия и сохранности их в организме реципиента.

ПЕРСИСТЕНЦИЯ. От лат. persisto – *оставаться верным* (англ. abide) < persistens – *упорствовать*, *сохраняться*. Сохранение, стойкость в выживании, длительное противодействие какому-либо воздействию. Например, персистенция в клетках эндогенных вирусов.

ПЕРЦЕПИЕНТ. От лат. percipio – *воспринимать* < capio (cepi) – *брать*, *принимать*. Индивид с повышенной сенсорной чувствительностью (гиперчувствительность, гиперестезия) по сравнению со средней, характерной в целом для популяции. Перцепиентами являются телепаты, а также люди с так называемым «кожным зрением». В литературе хорошо известны феномены Розы Кулешовой, Нинель Кулагиной, Джуны.

ПЕРЦЕПТИРОВАТЬ. От лат. percipio – *воспринимать*. Воспринимать органами чувств внешние и внутренние сигналы.

ПЕРЦЕПЦИЯ. От дат. perceptio – *восприятие*. Восприятие сигналов органами чувств.

ПЕРФОРАЦИЯ. От лат. perforatio – *продырявливание*. Образование сквозного отверстия, например, перфорация листьев, плевральной полости и т.д. (см. **Прободение**).

ПЕТЕХИИ. От итал. petecchie – *пятна*, *сыпь*. Точечные кровоизлияния в коже и слизистых оболочках (капиллярные кровоизлияния). Петехиальная кровоточивость – это верный диагностический признак истощения тромбоцитарной системы свёртывания крови, имеющий место при геморрагических диатезах, сепсисе, а также при других заболеваниях (см. **Пурпура тромботическая**).

ПИГМЕНТНЫЙ РЕТИНИТ, СЦЕПЛЁННЫЙ С Х-ХРОМОСОМОЙ. Распространённая форма наследственной слепоты, связанная с мутацией в гене, кодирующем белок RPGR. В резуль-

тате развивается прогрессирующая атрофия сетчатки глаза, при которой погибают светочувствительные элементы – палочки и колбочки. Как и другие сцеплённые с Х-хромосомой заболевания, эта форма ретинита передаётся от матерей сыновьям (гетерозиготность в определённой мере спасает от явного заболевания девочек). Заболевание начинается в детстве с потери периферического и сумеречного зрения, переходящего в туннельное зрение, при котором сохраняется только центральное зрение, а затем наступает слепота.

В 2011 г. американскими учёными из Университета Флориды в экспериментах на собаках сделана попытка лечения заболевания с помощью генно-инженерной методики. Метод основан на введении с помощью инъекции непосредственно в поражённую сетчатку вирусного вектора, содержащего нормальную копию гена, кодирующего белок RPGR. Вектор также содержал встроенной генетический переключатель-энхансер, включающий ген только при попадании конструкции в нужные клетки. В результате появлялся белок, восстанавливающий функции сетчатки.

ПИКНИК (пикнический). От греч. pyknos – *плотный*, *тучный*. Человек плотного телосложения с широкой коренастой фигурой, короткой шеей и большим животом (округлый с большим количеством жира) (см. **Соматотипы**).

ПИЛОМОТОРЫ. От лат. pilum – *метательное копьё*. Мышцы, поднимающие волоски (пили), например, при охлаждении, испуге.

ПИЛОРИЧЕСКИЙ. От греч. pylorus – *привратник*. Относящийся к привратнику. Например, конечный (пилорический) отдел желудка млекопитающих и человека, переходящий в двенадцатипёрстную кишку (duodenum). Этот отдел желудка содержит только железы (пилорические железы), состоящие из главных и добавочных секреторных клеток, и не содержит обкладочные клетки, выделяющие соляную кислоту. Сок пилорических желёз отличается большим содержанием слизи и имеет щелочную реакцию. Он выделяется постоянно, даже при пустом желудке в количестве нескольких миллилитров в час.

ПИЛОЭРЕКЦИЯ. От лат. pilum – *метательное копьё* и erectio – *выпрямление*. Подъём волос, шерсти дыбом как проявление вегетативной реакции.

ПИНЕАЛЬНАЯ ЖЕЛЕЗА. От лат. pinea – *сосновая шишка*. Шишковидная железа (*эпифиз*).

ПИОДЕРМИЯ. От греч. pyon – *гной* и derma – *кожа*. Воспалительное заболевание кожи, вызываемое гноеродными микроорганизмами.

ПИОРЕЯ. От греч. pyon – *гной* и rheo – *теку*. Истечение гноя. Например, альвеолярная пиорея при пародонтозе.

ПИОСАЛЬПИНКС. От греч. pyon – *гной* и salpynx – *маточная труба*. Скопление гноя в маточной трубе.

ПИРЕКСИЯ. От греч. pyrexia – *лихорадочный*. Лихорадка. Состояние, характеризующееся повышенной температурой тела (гипертермией).

ПИРОГЕНЫ. От греч. pyros – *огонь* и genan – *порождать*. Вещества, повышающие температуру тела. При воспалительных заболеваниях ими могут быть бактериальные пирогены.

ПИРОГЕНЫ ЭНДОГЕННЫЕ. От греч. pyros – *огонь*, endon – *внутри* и genan – *порождать*. Вещества, повышающие температуру тела и образующиеся в организме при острых воспалительных и инфекционных заболеваниях. К таким пирогенам относятся *цитокины*, например интерлейкины 1 и 6 (IL-1 и IL-6).

ПИРОЗИС (pyrosis). От греч. pyros – *огонь* и -osis – *состояние*. Ощущение жжения и боли за грудиной, связанные с регургитацией кислого содержимого желудка в пищевод (см. **Рефлюкс**). Синоним – *изжога*.

ПИТИРИАЗ. От фр. pithyra < греч. pityron – *отруби* (высевки), *перхоть* (англ. dandruff). Дерматоз (огрубевший лишай), характеризующийся чешуйчатым (отрубевидным) шелушение кожи. Синоним – *питириазис* (pityriasis simplex), где лат. simplex – *простой*, *несоставной*.

ПЛАДОРОМА. От греч. plados – *влажный* и oma – *вздутие*, *опухоль*. Опухоль глазных век. Синоним – *блефарома*.

ПЛАЗМА КРОВИ. От греч. plasma – *нечто вылепленное*, *оформленное*. Жидкая часть крови, содержащая фибриноген, альбумин, различные классы глобулинов и многие другие вещества. У плазмы очень высокая подвижность, она всё время приходит или уходит, поскольку сосудистая стенка для нее сито.

ПЛАЗМАФЕРЕЗ. От греч. plasma – *нечто вылепленное*, *оформленное* и pheresis – *перенос* (phero – *нести*). Процедура очищения крови путём осаждения центрифугированием форменных элементов с последующей их реинфузией в солевом растворе или плазмозамещающей жидкости. Плазмаферез приводит к снижению содержания собственных белков плазмы.

ПЛАЗМИН. От греч. plasma – *нечто вылепленное*, *оформленное*. Фермент, активирующийся в кровяном сгустке и гидролизующий белок фибрин. Другими словами, активная форма *плазминогена* (одного из глобулинов плазмы), представляющая собой сериновую протеазу, обеспечивающую тромболитический процесс – процесс растворения кровяного сгустка (иначе, *фибринолиз*). Плазмин гидролитически отщепляет от фибрина растворимые пептиды, которые, в свою очередь, тормозят действие тромбина (см. **Тромбин**). Синоним – *фибринолизин*.

В раневом сгустке плазмин активирует также несколько расположенных рядом металлопротеиназ матрикса (ММП), обеспечивающих реформирование ткани, в процессе заживления раны.

ПЛАЗМИНОГЕН. От греч. plasma – *нечто вылепленное, оформленное* и genan – *порождать*. Глобулин плазмы крови с мол. массой 81 kDa, превращающийся под действием *фибринолизокиназ* в активную форму фермента, носящего название *плазмин*. Синоним – *профибринолизин* (см. **Плазмин**).

ПЛАТИЦЕФАЛИЯ. От греч. platys – *широкий* и kephale – *голова*. Морфологическая аномалия развития черепа – плоскоголовость.

ПЛАЦЕБО. От лат. placeo – *нравиться*. Лекарство-пустышка. Плацебо часто выписывается больному для психотерапевтического эффекта.

ПЛАЦЕНТАРНЫЙ ЛАКТОГЕН ЧЕЛОВЕКА (ПЛЧ). Иначе, *соматомаммотропин* – гормон, секретируемый трофобластами. Как и гормон роста (*соматотропин*), вызывает периферическую инсулинорезистентность – отвлечение глюкозы от периферических тканей матери в плод.

ПЛЕВРА. От греч. pleura – *бок*, *ребро*. Соединительнотканная (серозная) оболочка, отделяющая лёгкие от стенок грудной клетки и состоящая из двух листков, между которыми имеется тонкая плевральная полость (щель). Наружный листок (*пристеночная*, *париетальная* плевра) покрывает изнутри грудную клетку, а внутренний (*висцеральная* плевра) – лёгкие снаружи.

ПЛЕВРИТ. От греч. pleura – *бок* и суффикса «ит», указывающего на воспаление. Воспаление плевры. Различают жидкий (серозный, серозно-фибринозный, с обильным выпотом плевральной жидкости), сухой плеврит (адгезивный) и гнойный (плеврит с эмпиемой).

ПЛЕКСУС. От лат. plexus (греч. plexis) – *сплетение* < plexum (plecto, plexi) – *плести*, *сплетать*. Сетевидная анатомическая структура, образованная сплетением нервов или анастомозирующих кровеносных и лимфатических сосудов. Например, брюшное аортальное сплетение.

ПЛЕТОРА. От греч. plethora – *наполнение*, *полнокровие*. Избыточное кровенаполнение сосудистого русла. Аномально повышенный объём крови, полнокровие, сопровождающееся высоким уровнем гемоглобина. Например, *плетора* лица при болезни Иценко – Кушинга. С точки зрения поддержания гемодинамики анемия значительно лучше, чем плетора, которая может спровоцировать тромбоз. Синонимы: *гиперволемия* (см. **Гиперволемия**), *переполнение*.

ПНЕВМОНИЯ. От греч. (фр.) pneumon – *лёгкие* и -ia – *условия*. Обычно тяжело протекающее воспаление паренхимы лёгких (исключая бронхи) различной этиологии. При пневмонии поражённые части легкого уплотняются, что хорошо видно на рентгенологических снимках, а альвеолярные пространства наполняются клетками крови и фибрином.

ПНЕВМОСКЛЕРОЗ. От греч. pneumon – *лёгкие* < (pneuma – *дуновение воздуха*) и skleros – *твёрдый* (sklerosis – *затвёрдевание, уплотнение*). Развитие рубцовой ткани в лёгких, являющееся препятствием для нормальной циркуляции крови в малом круге кровообращения.

ПНЕВМОТАКСИЧЕСКИЙ ЦЕНТР. От греч. pneumon – *лёгкие* < (pneuma – *дуновение воздуха*) и taxis – *расположение по порядку*. Структура дыхательного центра, нейроны которой располагаются в верхней части *варолиева* моста и контролируют деятельность расположенных ниже центров вдоха (*инспираторного* центра) и выдоха (*экспираторного* центра). Пневмотаксический центр во время вдоха возбуждает центр выдоха, тем самым обеспечивая ритмическое чередование вдоха и выдоха.

ПНЕВМОТОРАКС. От греч. pneumon – *лёгкие* и thorax – *грудной*, *относящийся к грудной клетке*. Ранение или вскрытие грудной полости, приводящее к проникновению воздуха в плевральную щель, в результате чего происходит спадение легкого. Открытый двусторонний пневмоторакс без своевременно проведенной искусственной вентиляции лёгких ведёт к смерти.

ПОДАГРА*. Хронический рецидивирующий метаболический артрит (возвратный артрит), обусловленный отложением ультракристаллов уратов (солей мочевой кислоты, в основном урата натрия) внутри суставов. В основе заболевания лежат нарушения обмена пуринов, обусловленные, главным образом дефицитом *гипоксантингуанинфосфорибозилтрансферазы* (ГГФРТ), и приводящие к возрастанию концентрации мочевой кислоты в сыворотке крови и тканях. Главные источники образования мочевой кислоты в организме – пуриновые соединения, поступающие с пищей или синтезирующиеся в организме. Подагра – это в основном болезнь мужчин (соотношении мужчин и женщин 20:1), а также людей старшего возраста, поскольку с возрастом нарастает *гиперурикемия* (повышение концентрации уратов в плазме крови). Интересно, что с подагрой, как правило, коррелирует высокий уровень интеллекта и формируется «подагрический тип личности» – люди с высокой социальной и деловой активностью. Уже в древности было известно, что подагра чаще поражает мудрых, чем глупцов**. Давно известно, что подагра имеет наследственную природу и описаны семьи, в которых подагра встречается значительно чаще. Подтверждающим примером тому служит роман немецкого писателя Томаса Манна (1875–1955) «Будденброки», который можно назвать «трёхсотлетней историей мочекислого диатеза» (см. **Псевдоподагра**).

*Название заболевания имеет греческие корни, где ποδοσ – *стопа*, *нога* и αγρα – *поимка*. Часто подагру называли поэтически образно «*капканом для ног*», а также *morbus dominirum* – «болезнью столиц», поскольку подагрики встречались преимущественно в знаменитых столицах древности:

Афинах, Риме, Александрии, Константинополе. Когда-то врачи для диагностики заболевания использовали так называемую «пробу с ниткой» – нитка, опущенная в сыворотку крови больного подагрой, через 1–2 суток покрывалась кристаллами уратов.

**Подагрой страдали многие выдающиеся люди, например, Александр Македонский, Леонардо да Винчи, Оливер Кромвель, Джероламо Кардано, Уинстон Черчилль.

«Творчество – это прорыв в высшие миры».
Н.А. Бердяев

ПОЗИТУРА. От лат. positura (positus) – *положение*, *расположение*. Постановка тела.

ПОЙКИЛОЦИТОЗ. От греч. poikilos – *различный*, *пёстрый*, *разнообразный*, kytos – клетка и -osis – *состояние*. Присутствие пойкилоцитов в периферической крови. Состояние крови, при котором встречаются эритроциты необычной формы и размеров, например, сфероциты, микро- и макроциты (см. **Макроцитоз** и **Микроцитоз**). Пойкилоцитозом сопровождаются *пернициозная анемия* и *талассемия* (см. **Пернициозная анемия** и **Талассемия**). Синоним – *пойкилоцитемия* (см. **Пойкилоциты** в разделе **«Клеточная биология»**).

ПОЛИАРТРИТ. От греч. poly – *много*, arthron – *сустав* и суффикса «ит», указывающего на воспаление. Множественный артрит различной этиологии (острый, хронический, ревматоидный)*. Воспаление, поражающее сразу несколько суставов и, прежде всего, их синовиальную оболочку.

*В Австралии встречается и эпидемический артрит – вирусная *лихорадка реки Росса*, распространяемая москитами.

ПОЛИМАСТИЯ. От греч. poly – *много* и mastos – *грудь*. Аномальное увеличение числа сосков.

ПОЛИНЕВРИТ. От греч. poly – *много* и neuron – *нерв*. 1. Одновременное воспаление многих спинномозговых нервов, сопровождающееся болями, параличами и гипотрофией мышц. 2. Поражение периферических нервов, например, при осложнении диабета или дефиците витаминов группы В (когда-то дефицит *тиамина* в рационе людей, питавшихся лущёным рисом, приводил даже к развитию *бери-бери*) (см. **Витамины** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

ПОЛИНОЗ. От греч. polina – *пыльца* и -osis – *условие*, *состояние*, *положение*. Аллергическое сезонное заболевание (включает аллергический ринит и конъюнктивит), вызываемое пыльцой цветущих растений (берёзы, тополя, тимофеевки и др., пыльца которых является аллергеном). Механизм клинических проявлений связан с иммуноглобулинами класса IgE* (реагинами), которые могут связываться специфическими рецепторами на поверхности базофилов и тучных клеток. В результате такой активации базофилы и тучные клетки освобождают из своих цитоплазматических гранул вазоактивный амин** – *гистамин*, который, взаимодействуя с рецепторами на клетках сосудистого эндотелия и клетках гладкой мускулатуры, вызывает аллергические реакции (аллергический ринит, покраснение кожи, зудящую сыпь, а в некоторых случаях даже астматический приступ – спазм бронхов, приводящий к удушью). Синоним – *сенная лихорадка* (см. **Аллергический ринит**)

*Считается, что иммуноглобулин-Е-зависимая система эволюционно ответственна за борьбу с глистами, но в настоящее время освобождена от этой обязанности и потому гиперсенсибилизирована на любые аллергены.

**Освобождаются также и другие медиаторы воспаления, такие как серотонин и эйкозаноиды.

ПОЛИОЭНЦЕФАЛИТ. От греч. polios – *серый* и encephalon – *головной мозг*. Воспаление серого вещества головного мозга.

ПОЛИПНОЭ. От греч. poly – *много* и pnoe – *дыхание*. Поверхностное учащённое дыхание, возникающее у человека, например, при *гиперкапнии* (см. **Гиперкапния**). У птиц полипноэ возникает при повышении температуры внешней среды. При этом резко увеличивается испарение жидкости из воздухоносных путей, что приводит к охлаждению организма. Например, страусы не перегреваются при температуре внешней среды +50 °С.

ПОЛИПОЗ. От греч. poly – *много*, pus – *нога* и -osis – *состояние*. Патологическое состояние, характеризующееся множественным образованием полипов (чаще в нижних отделах толстого кишечника). Перерождение полипов представляет серьёзную угрозу для больного человека.

ПОЛИСОМНОГРАФИЯ. От лат. poly – *много*, somnos – *сон* и grapho – *пишу*. Метод регистрации показателей жизнедеятельности человека во время сна. Наиболее важными являются электроэнцефалограмма (ЭЭГ) – запись электрической активности мозга, электроокулограмма (ЭОГ) – запись движений глаз и электромиограмма (ЭМГ) – запись напряжения мышц (чаще подбородочных). Совокупность этих показателей в любой момент времени позволяет определить, в какой стадии сна находится человек (ортодоксальной – медленная фаза сна или парадоксальной – фаза быстрого сна) (см. **Гипнограмма**).

ПОЛИЦИТЕМИЯ. От лат. poly – *много*, греч. kytos – клетка, haima – *кровь* и -ia – *условия*. Буквально: *многоклеточность крови* (речь идёт об эритроцитах). Увеличение выше нормы циркулирующих в крови эритроцитов. При первичной* полицитемии наблюдается постоянное избыточное деление стволовых клеток эритроидного ряда, но миграция их незначительная. Полицитемия может возникнуть и в результате нормальной адаптивной реакции организма к постоянной гипоксии при пребывании на больших высотах с низким пар-

циальным давлением кислорода (вторичная, или компенсаторная, полицитемия)**, а также при ряде заболеваний, приводящих к постоянной гипоксии. Она характерна для врождённых пороков сердца, эмфиземы лёгких. Синонимы: *гиперглобулия*, *эритроцитоз* (*компенсаторный эритроцитоз*), *эритроцитемия, эритремия*.

**Красная,* или *истинная,* полицитемия (*polycythemia rubra*, *polycythemia vera*), *эритроцитоз абсолютный*.

**Этот феномен используется для подготовки спортсменов, например велогонщиков или бегунов-стайеров.

ПОЛНЫЕ АНТИТЕЛА. На основании серологических свойств различают *полные* и *неполные антитела*. Полные антитела обычно принадлежат к классу IgM. Способны, например, непосредственно вызывать агглютинацию эритроцитов. Неполные антитела (преимущественно класса IgG) только связываются с антигенами, но в силу небольших размеров не способны образовывать мостики между клетками, обеспечивающие агглютинацию.

ПОРОКИ РАЗВИТИЯ. Врождённые пороки. К ним относятся следующие нарушения развития: *аплазия* (агенезия) – полное отсутствие органа; *гипоплазия* – недоразвитие; *гиперплазия* – увеличение объёма органа; удвоение или увеличение органа (например, добавочные селезёнки); *атрезия* (от греч. tresus – *отверстие*) – полное отсутствие или закрытие канала органа (атрезия пищевода); *стеноз* (от греч. stenos – *узкий, тесный*) – сужение канала. Редко встречается неразделение или слияние двух симметрично или асимметрично развитых однояйцевых близнецов (сиамские близнецы), слияние органов (синдактилия, синфалангия – сращивание пальцев, где греч. приставка sin означает *вместе*, *совместно*, «*со*»). Часто встречается сохранение (персистирование) эмбриональных структур, исчезающих в норме (например, незаращение боталлова протока). Незаращение эмбриональной щели – *дизрафия*, от лат. raphe – *шов*, например, дизрафия позвоночника. *Эктопия* – смещение органа или его части в необычное место (см. **Тератология**).

ПОРТАЛЬНАЯ ВЕНА. От лат. porta – *ворота*, *дверь*, *вход*, *выход.* Воротная вена печени. Входит в «ворота печени» – глубокую поперечную борозду на висцеральной поверхности органа, расположенную между квадратной и хвостатой долями.

ПОРФИНУРИЯ. От греч. porphyreos – *пурпурный*, uron – моча и -ia – *условия*. Выделение порфирина и его производных с мочой (см. также **Порфирины** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

ПОРФИРИЯ. От греч. porphyreos – *пурпурный* и -ia – *условия*. Аутосомно-доминантная или приобретённая* болезнь обмена веществ, связанная с различными нарушениями синтеза порфирина (порфиринового кольца гема), эффекты которого заметны после приёма барбитуратов. Относится к редким заболеваниям крови и сопровождается выраженной анемией, при которой порфирины накапливается в коже, костях и зубах, становясь токсичными на свету**. Наследственная порфирия вызывается дефектом гена, расположенного в 19-й хромосоме и представляет собой следствие генетического феномена, получившего название «эффект основателя»*** (см. **Эффект основателя**). Такая врождённая порфирия может приводить к деформации ушей и носа, к язвам на губах и дёснах, к рубцеванию и пигментированию кожи в виде коричневых пятен.

*Результат воздействия определённых химических веществ.

**Клинические особенности порфирии привели к возникновению легенд о Дракуле, вампирах и вурдалаках, пьющих кровь в качестве лечебного средства, избегающих солнечный свет и боящихся чеснока, который содержит вещества, усиливающие симптомы болезни.

***Один из вариантов порфирии распространён среди Африканёров (буров, или форд-рэкеров) ЮАР – потомков небольшой группы французских, датских, голландских и немецких переселенцев.

ПОСТУРАЛЬНЫЙ. От лат. positura – *положение*, *постановка тела*. Зависящий от позы, относящийся к позе, позный. Например, *постуральная* гипотензия, возникающая при приёме α_1-адреноблокаторов.

ПРАНДИАЛЬНЫЙ. От англ. шутл. слова prandial – *обеденный* < лат. prandium – *завтрак*, *еда*. Слово используется в значении *алиментарный* (пищевой). Например, *прандиальная секреция инсулина*: синтез гормона включается только после приёма пищи в отличие от базальной секреции, сохраняющейся в норме на незначительном уровне всегда (см. **Базальный**). Второй пример, *прандиальная гликемия* (гипергликемия).

ПРЕДРАКОВЫЕ СОСТОЯНИЯ. Большая группа патологических отклонений, характеризующихся регенерацией и гиперплазией тканей (усиленной пролиферацией клеток). Хорошо известно, что *in vivo* легче всего вызвать рак печени у экспериментальных животных с помощью канцерогенов, вводимых на фоне активной регенерации печени после ЧГЭ (частичной гепатэктомии). К предракам относятся такие состояния, как лейкоплакия в полости рта, полипозы толстого кишечника, эрозии слизистых оболочек (эрозия шейки матки), мастопатии с узелковыми образованиями, узловатое увеличение щитовидной железы (узловой зоб) и т.д.

ПРЕЗЕНТАЦИЯ АНТИГЕНА. Внутриклеточный процесс подготовки антигена, приводящий к его разрушению с помощью протеасомы до олигопептидов, которые образуют со стабилизированными *кальнексином* молекулами I или

II классов MHC* комплексы, экспонирующиеся на клеточной поверхности антигенпрезентирующих клеток (В-клеток, макрофагов и дендритных клеток). В результате такие подготовленные пептиды становятся доступными для распознавания Т-клеточными антигенраспознающими рецепторами. Другими словами, они становятся *антигенными*. Синоним – *представление антигена*.

*Взаимодействие пептида с молекулой MHC приводит к отделению кальнексина (см. **Кальнексин** в разделе **«Клеточная биология»**).

ПРЕМЕДИКАЦИЯ. От лат. pre – *перед* и medicatus – *целебный*, *целительный*, *лечебный*. Подготовительный этап в лечении, чаще хирургическом, заключающийся в предварительном лечении с помощью каких-либо лекарственных средств (см. **Медикация**).

ПРЕМОРБИДНЫЙ. От лат. prae – *перед*, *впереди* и morbus – *болезнь*. Предболезненное, преклиническое состояние. Синоним – *продром* (предтеча болезни) (см. **Продром**).

ПРЕПУЦИАЛЬНЫЙ. От лат. preputium < prae – *перед*, *впереди* и putamen (puto) – *шелуха*, *кожица*. Относящийся к крайней плоти.

ПРЕПУЦИЙ. От лат. prae – *перед*, *впереди* и putamen (puto) – *шелуха*, *кожица* (англ. foreskin). Крайняя плоть полового члена (см. **Смегма** и **Циркумцизия**).

ПРЕФРОНТАЛЬНАЯ КОРА. От лат. prae – *перед* и фр. frontal – *лобовой* < лат. frons, frontis – *лоб*. Область коры головного мозга, располагающаяся непосредственно за лобной костью черепной коробки и составляющая практически треть коры больших полушарий – «высший контролирующий орган». Это эволюционно молодая область мозга, играющая роль центра управления высшими *когнитивными функциями* (ее нейроны отвечают за абстрактное мышление), а также роль координатора, управляющего нашими эмоциями и поведением, посылающего сигналы в более древние (архаичные) структуры мозга (гипоталамус, миндалину, стриатум), подавляющие их активность. Другими словами, она подавляет действия, не соответствующие мыслям (т.е. осуществляет то, что мы называем *сознанием*). В процессе онтогенеза префронтальная кора созревает позже, чем любая другая структура мозга, окончательно формируясь только в конце пубертатного возраста. Исследования последних лет показывают, что эта область головного мозга очень чувствительна к стрессу. При возрастании в крови и мозге концентрации стрессовых гормонов и нейромедиаторов (кортизола, адреналина, норэпинефрина и дофамина) блокируется часть функций префронтальной коры из-за нарушения связи между её нейронами*, и в результате начинают доминировать глубинные структуры мозга, отвечающие за эмоции и неконтролируемое поведение** (см. **Когнитивные функции**).

*При этом в нейронах префронтальной коры на время выходят из строя синапсы. Обусловлено это тем, что в принимающих нейронах (в их постсинаптической мембране) открываются каналы, вызывающие потерю сигналов, и активность межнейронных связей падает, приводя к снижению доминирующего контроля со стороны префронтальной коры над глубинными структурами мозга.

**Повышение активности миндалины и стриатума, вызванное сильным стрессом, приводит к потере самоконтроля и развитию таких негативных эмоций, как страх и приступы паники, приводящие к гиперактивности или, наоборот, ступору.

ПРЕЦИПИТАТ. От лат. praecipitatus – *сброшенный вниз*. Осадок склеенных белковых молекул, иммуноглобулинов и антигенов.

ПРЕЦИПИТИНЫ. От лат. praecipitare – *сбрасывать вниз*. Преципитирующие антитела – иммуноглобулины сыворотки крови, дающие осадки при взаимодействии с чужеродными антигенами, эритроцитами, микроорганизмами (антитела, осаждающие антигены).

ПРЕЦИПИТАЦИЯ. От лат. praecipitatio – *сбрасывание*, *выпадение осадка*, *сгустка*. Процесс осаждения комплекса антиген/антитело (Аг–АТ). Иммунологическая реакция, позволяющая определять содержание антител в сыворотке крови. Процесс образования преципитационных тромбов (см. **Лимфостаз**).

ПРИМИРОВАНИЕ. От лат. primo – *впервые*, *сперва*. Активация так называемых «наивных» Т-клеток при первичном контакте их с антигенами. Этот термин позволяет отличать первичное взаимодействие Т-клеток с антигенами от контакта уже зрелых клеток-эффекторов с теми же антигенами.

ПРИНЦИП БАХИСА. Название гипотезы, предложенной В.П. Скулачёвым и объясняющей парадоксальность феномена внезапной смерти. Название дано от имени персонажа в комедии Мольера «Любовь-целительница» – Бахис (греч. bachis – *лающий*). Мольер устами Бахиса говорил: «*Лучше умереть по правилам, чем выжить против правил*». Скулачев утверждает, что для сохранения в веках генома безопаснее, если отдельные особи будут умирать по правилам, поскольку, выжив после тяжёлого заболевания, повреждающего геном, могут продолжить размножение и тем самым испортить породу. Внезапная смерть «спасает» геном от последствий, опасных для вида. «Принцип Бахиса» приводится, как предполагает Владимир Петрович, в действие тем же механизмом, что и старение, но действует намного быстрее и беспощаднее.

ПРОАКЦЕЛЕРИН. От греч. pro – *перед* и лат. accelerare – *ускорять*. Фактор свёртывания крови: растворимый β-глобулин, образующийся в печени, а также присутствующий в тромбоцитах, связывается с мембраной тромбоцитов. Активированный проакцелерин служит компонентом активатора

протромбина. Синонимы: *АК-глобулин* и *фактор V* (см. **Глобулин-акцелератор**).

ПРОБА. От лат. probo – *испытывать*, *оценивать*. 1. Испытание, проверка, анализ. 2. Часть материала, взятая для анализа.

ПРОБОДЕНИЕ. Образование сквозного отверстия (перфорация) в стенке пóлого органа вследствие заболевания или травмы (например, желудка при осложнении язвенной болезни, кровеносного сосуда (аорты) при разрыве аневризмы).

ПРОВИЗОРНЫЕ ОРГАНЫ. От лат. provisor – *заботящийся*, *заготавливающий*. Запасающие органы, клетки которых могут претерпевать процесс полиплоидизации.

ПРОГЕРИЯ. От греч. pro – *перед* и heron – *старик*. Преждевременное старение. При прогерии Хатчинсона – Гилфорда* уже в 1,5 года начинается ускоренное старение всего организма (облысение, поседение, сморщивание кожи, атеросклероз, замена мышечной ткани на соединительную ткань и т.п.). Продолжительность жизни в среднем 13 лет. Причина – мутация в гене белка *ламина А*. Иначе протекает преждевременное старение при синдроме Вернера – прогерии взрослых людей, когда старческие симптомы появляются в юности (см. **Синдром Вернера** в разделе **«Общая генетика, генетика человека и геномика»**).

*Заболевание впервые было описано в 1886 г. американским врачом Джоном Хатчинсоном, а в 1904 г. – Х. Гилфордом, который и назвал его *прогерией*.

ПРОГНАТИЯ, ПРОГНАТНЫЙ. От греч. pro – *впереди* и gnathos – *челюсть*. Антропологический термин, обозначающий один из типов строения лица, при котором вперёд выступает лицевой отдел черепа (нижняя и верхняя челюсти). При прогнатии нижняя челюсть лишена подбородочного выступа. Подобный тип лица характерен для экваториальных негроидов. Обычно прогнатия только нижней челюсти сопровождается нарушением прикуса. Синоним – *прогнатизм*. Встречается также написание *прогнация*. Более мягкая пища народов, давно перешедших к земледелию и оседлому образу жизни, привела к снижению *прогнатности* и массивности зубочелюстного аппарата, что в свою очередь, привело к увеличению частоты заболеваний зубов и аномалий в их строении и функционировании. Популяции, продолжающие питаться более грубой пищей (аборигены Австралии, Океании и жители тропической Африки), имеют более совершенный зубочелюстной аппарат.

ПРОДРОМ. От греч. pro – *перед* и dromos – *бег*. Предвестник болезни, предтеча; может рассматриваться как диагностический признак. Синоним – *прекурсор** (англ. precursor).

*Всё, что предшествует чему-то другому, или всё, из чего последующее происходит (см. **Прекурсоры** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

ПРОКОНВЕРТИН. От греч. pro – *перед*, *до* и лат. conversio – *изменение*. Фактор свёртывания крови VII, α_1-глобулин, профермент, вместе с фактором III и Ca^{2+} активирует фактор X*. Образуется в печени (витамин-К-зависимый синтез). При взаимодействии с глобулином-акцелератором (фактом V) образует тканевый тромбопластин, который в присутствии Ca^{2+} превращает протромбин в тромбин. Синоним – *фактор Стюарта – Прауэра*.

*Компонент активатора протромбина – тромбопластина. По своей природе α_1-глобулин обладает протеазной активностью.

ПРОКСИМАЛЬНЫЙ. От лат. proximum – *весьма близкий*, *ближайший*. Расположенный ближе к срединной линии (медиане) тела или по отношению к какому-либо органу (см. **Дистальный**).

ПРОЛАКТИН (ПРЛ). От греч. pro – *перед* и лат. lac – *молоко*. «Гормон материнской любви». Синтезируется в виде прогормона клетками лактотрофами аденогипофиза (см. **Гипофиз**) (эстрогены стимулируют пролиферацию этих клеток). Секрецию пролактина ингибирует дофамин (см. **Катехоламины**). Содержание ПРЛ в крови у женщин в норме 8–10 нг/мл, у кормящих женщин – 200–400 нг/мл, у мужчин – 5–8 нг/мл. Уровень ПРЛ возрастает при гипогликемии.

ПРОЛАКТИНОМА. От слова «пролактин» и греч. oma – *вздутие*, *опухоль*. Опухоль передней доли гипофиза, секретирующая пролактин (70 % гипофизарных опухолей продуцируют гормон *пролактин*). Характеризуется высоким уровнем пролактина в сыворотке и сопровождается аменореей и бесплодием.

ПРОЛАНЫ. От названия гормона пролактина (см. **Пролактин**). Гормоны гипофиза. Метод ранней диагностики беременности основан на определении концентрации проланов в моче.

ПРОЛЕГОМЕНЫ. От греч. prolegomena – *предисловие*. Предварительные рассуждения, введение в изучение предмета (предисловие, введение).

ПРОЛОНГАЦИЯ. От лат. prolongare – *удлинять*. Увеличение сроков (например, действия лекарственного средства). Пролонгированные формы инсулина.

ПРОНАЦИЯ. От лат. pronus – *наклонённый вперёд.* Термин описывает характер вращательного движения, например, верхних конечностей, при котором ладонь обращается вниз (сзади), а большой палец направлен внутрь к медиальной (срединной) плоскости тела.

ПРОПЕРДИН. От греч. pro – *перед*, *впереди* и perdium – *длящийся*, *стоящий*, *работающий целый день*. Комплекс факторов иммунитета – нормальные γ_2-глобулины, присутствующие в сыворотке крови. Различают: 1. Пропердиновый фактор А – сывороточный белок (гидразин-чувствительный β_1-глобулин) – положительный регуляторный компонент, необходимый для активации *комплемента* по *альтернативному* пути; обеспечивает стабили-

зацию конвертазы С3/С5 на поверхности бактериальной клетки и участвует в опсонизации бактерий (усиливает поглощение бактерий фаго-цитами). Синонимы: *фактор Р, третий компонент комплемента* или *С3* (см. **Комплемент**). 2. Пропердиновый фактор В.

ПРОПРИОРЕЦЕПТОРЫ (проприоцепторы). От лат. proprius – *собственный*, *неотъемлемый, лично принадлежащий* и capio (ceptus) – *брать*. Рецепторы, расположенные в мышцах, сухожилиях и капсулах суставов и воспринимающие их активность.

ПРОПРИОЦЕПТИВНЫЙ. От лат. proprius – *собственный* и ceptus – *брать*. Способный регистрировать сигналы, возникающие в мышцах, сухожилиях и суставах. Обеспечивающийся проприорецептивными чувствительными нервными окончаниями (проприоцепторами), находящимися в мышцах, сухожилиях и капсулах суставов.

ПРОСТАТА. От греч. prostates – «*стоящая впереди*». Предстательная железа – непарно-мышечный орган, располагающийся под мочевым пузырем и формирующий верхний отдел мужского мочеиспускательного канала (уретры). Выделяет секрет, входящий в состав спермы и активирующий сперматозоиды. По характеру влияния железы на половые функции мужчины (активность и либидо) её образно называют «вторым сердцем мужчины». Клетками предстательной железы вырабатывается специфический антиген (PSA – *prostate-specific antigen*), уровень содержания которого в крови зависит от многих причин и может повышаться вследствие увеличения размеров органа с возрастом (аденома) в результате инфекции и увеличения сексуальной активности и, главное, вследствие пролиферации раковых клеток. Поэтому тест на PSA считается одним из информативных показателей оценки состояние железы.

ПРОСТАТИТ. От греч. prostates – «*стоящая впереди*» и суффикса -itis, указывающего на воспаление. Воспаление предстательной железы различной этиологии.

ПРОТАНОПИЯ (Protanopia). От греч. protos – *первый*, a – начальная часть слова со значением отрицания и ops – *глаза*. Дихромазия, обусловленная отсутствием в колбочках пигмента, воспринимающего красный цвет (слепота на красный и сине-зелёный цвета) (см. **Дальтонизм**).

ПРОТЕКТОН. От лат. protectio – *прикрытие*, *защита*. Единица иммунологической защиты, определяемая как минимальная критическая концентрация специфических антител в крови, необходимая для защиты организма от инфекции.

ПРОТОПАТИЧЕСКИЙ. От греч. protos – *первый* и pathos – *страдание*. Тип чувствительности боли, при котором боль распространяется очень медленно и требует сильного возбуждения.

ПРОТРОМБИН. От греч. pro – *перед* и hrombos – *сгусток крови*. α_1-глобулин, кофермент тромбина, по биохимической функции – протеаза. Синтезируется в печени, синтез зависит от витамина К. Синоним – *фактор II*.

ПРОФУЗНЫЙ. От лат. profusus – *обильный*, *слишком расточительный*. Например, профузный понос, профузное кровотечение.

ПСАММОЗНЫЕ (псаммомные) ТЕЛЬЦА. От греч. psammos – *песок*. Песчаные тельца. Конкременты (образования) округлой формы и слоистой структуры (концентрически расслоенные), содержащие соли кальция. Синоним – *калькосфериты*.

ПСЕВДОПОДАГРА. От греч. pseudos – *ложь* и «подагра». Подагроподобный артрит, вызванный накоплением в синовиальной жидкости суставов кристаллов пирофосфата кальция (см. **Подагра**).

ПСИХОДЕЛИЧЕСКИЙ. От англ. psychodelic < фр. psychedelique – *галлюциногенный*. Вызывающий галлюцинации (обычно речь идёт о наркотических средствах).

ПСИХОЛЕПТИКИ. От греч. psyche – *душа* и leptos (lepton) – *лёгкий*. Группа лекарственных веществ, оказывающих успокаивающее действие на ЦНС и снимающих напряжение, тревогу, страх, а также усиливающих действие обезболивающих, наркотических и снотворных веществ. Синонимы: *нейролептики*, *нейроплегики*, *транквилизаторы*, *релаксанты*.

ПСИХОТРОПНЫЙ. От греч. psyche – *душа* и tropos – *поворот*. Оказывающий влияние на активность ЦНС и психику. Способный снимать состояние тревоги, изменять настроение, поведение, и даже процессы мышления. Обычно речь идёт о фармакологических средствах, обладающих такими свойствами. К группе психотропных веществ относятся *антидепрессанты*, *нейролептики*, *нейроплегики*, *транквилизаторы*. Синоним – *психостимулирующий* (относится к психоаналептикам).

ПСОРИАЗ. От греч. psoriasis – *зуд*, *чесотка* (англ. an itch). Чешуйчатый лишай, характеризующийся наличием чешуйчатых макулопапул преимущественно на локтях, коленях, коже головы (локальное, ограниченное воспаление кожи). Вероятность заболевания псориазом возрастает почти в полтора десятка раз при наличии у человека антигена Cw6 системы HLA. У представителей негроидной расы это заболевание отсутствует. Частота заболевания наиболее высока на Фарерских островах (северо-восток Атлантики), в Норвегии*, Швеции и Дании, где псориаз поражает в основном людей с голубыми глазами и светлой кожей.

*Исключение составляют *лапландцы*, проживающие на севере Норвегии, которые представляют собой малую расу, возникшую при смешении европеоидов и монголоидов.

ПТИАЛИЗМ. От греч. ptialin – *слюна*. Обильное слюнотечение.

ПТИАЛИН. От греч. ptialin – *слюна*. Старое название фермента *амилазы* слюны, расщепляю-

щей до *мальтозы* (солодового сахара) крахмал, содержащийся в пище. Современный синоним птиалина – *диастаза*.

ПТОЗ. От греч. ptosis – *падение*. Термин используется для обозначения состояния опущения какого-либо органа по сравнению с его нормальным анатомическим расположением. Например, *птоз* почки, *птоз* века.

ПУБЕРТАТНЫЙ. От лат. pubertas – *половозрелость* < pubers – *обрастание пухом*. Относящийся к периоду полового созревания (подростковому периоду завершения роста и созревания). Синонимы: англ. adolescence (адолесцентный), а также youthful – *юношеский*, греч. hebetikos (лат. hebetudo) – *неспособный*, *слабый*, *тупой*.

ПУЛЬМОНОЛОГИЯ. От лат. pulmo – *легкое* и греч. logos – *учение*. Клиническая дисциплина, изучающая дыхательную систему и лёгкие, а также их заболевания.

ПУЛЬС. От лат. pulsus – *удар*, *толчок* (pulsus venarum – *биение пульса*). Толчкообразные ритмические колебания стенок артерий при движении крови, вызываемые сокращениями сердца.

ПУРКИНЕ КЛЕТКИ*. Крупные нейроны коры мозжечка, аксоны которых выходят за её пределы. Наиболее чувствительные к ишемии нейроны, при клинической смерти повреждаются первыми.

*По имени чешского естествоиспытателя Яна Эвангелиста Пуркине (1787–1869).

ПУРПУРА. От лат. purpura* < греч. porphyreos – *тёмно-красный цвет с фиолетовым оттенком*. Мелкие, точечные кровоизлияния в коже и слизистых оболочках (см. **Петехии**).

*Слово purpura означает название природного красителя красновато-фиолетового (багряного, червленого) цвета (античной драгоценной краски под названием «тирский пурпур»), содержащегося в пурпурных железах *пурпурных морских улиток* – брюхоногих моллюсков семейства иглянок.

ПУРПУРА ТРОМБОЦИТОПЕНИЧЕСКАЯ. От лат. purpura < греч. porphyreos – *тёмно-красный цвет с фиолетовым оттенком*. Редкое заболевание человека, характеризующееся снижением уровня тромбоцитов (*тромбоцитопения*) и уменьшением продолжительности жизни эритроцитов. Клинически проявляется многочисленными мелкими кровоизлияниями в слизистые оболочки и кожу (петехиями), отсюда заболевание и получило своё название. Синонимы: *болезнь Верльгофа* (по имени немецкого врача, описавшего её в 1735 г.); *геморрагический диатез*, обусловленный тромбоцитопенией; в просторечии – «пятнистая болезнь».

ПУСТУЛА. От лат. pustula – *пузырёк*, *прыщ*. Мелкий кожный пузырёк (гнойник), содержащий гнойную жидкость.

ПУСТУЛЁЗНЫЙ. От лат. pustulosus – *пузырчатый, гнойничковый*. Гнойничковый. Например, пустулёзные высыпания.

РАБДОМИОСАРКОМА. От греч. rhabdos – *полоска*, myos (mys) – *мышца* и sarcoma, где sarkos (sarx) – *мясо* и oma – *вздутие* (опухоль). Злокачественная опухоль поперечнополосатых (скелетных) мышц.

Если мы что-то и знаем хорошо, то всё-равно назвать «истинным знанием» не вправе.

РАК. Восходит к лат. erke (орк), литов. ерке – *впивающийся*. Рак* – общий термин, использующийся в качестве собирательного названия ряда заболеваний, в основе которых лежит неконтролируемая (аномальная) пролиферация клеток с *нестабильным* геномом и изменённым метаболизмом. В более узком смысле рак – это злокачественная опухоль, возникающая из клеток эпителия. Рак не одна болезнь, а несколько сотен заболеваний (по меньшей мере, свыше 200 различных форм, поражающих различные типы клеток и тканей – всё зависит от критериев классификации). Для простоты классификации обычно выделяют три основных класса опухолей – *карциномы*, *саркомы* и *гематологические формы* рака (см. **Карцинома** и **Саркома**). В зависимости от морфологических особенностей различают также несколько форм** рака: *плоскоклеточный*, *аденокарцинома*, *скирр* и др. Синонимическое название рака *канцер* прижилось ещё со времён древнеримского врача Галена (ок. 130–200 гг. н.э.) и отражает форму роста опухоли, напоминающей своим видом краба*** (см. **Канкрофилия**). Большинство всех злокачественных образований у человека – различные формы рака (~80 % всех злокачественных опухолей имеют эпителиальное происхождение). В некоторых странах к ним относят также саркомы, гемобластозы, глиальные, костные и др. опухоли, хотя это и не совсем верно. В настоящее время уже говорят об эпидемиологии рака, поскольку с 1900 по 2012 гг. заболеваемость раком возросла в 11 раз (с 3 до 33 %). Из этих данных следует простой вывод, что рак – это расплата за прогресс.

Опухоль возникает вследствие нарушения процессов регуляции деления клеток, которые «ускользают: от регуляторных влияний организма, не формируют нормальную структуру ткани, инфильтрируют (от лат. in – *внутрь* и filtratus – *процеженный*, *просочившийся*) соседние нормальные ткани (внедряются в них – процесс *инвазии*), а также приобретают способность к метастазированию (см. **Метастазы**). Существуют и неинвазивные форма рака («рак на месте» или *in situ*). Процесс образования опухоли (*онкогенез*), как правило, очень длительный и включает в себя этапы инициации, промоции, прогрессии и метастазирования. Рак относят к генетическим патологиям, в основе которых лежат геномные перестройки, от точковых мутаций до выраженной анеуплоидии. Для рака характерна так называемая «геномная

неустойчивость», затрагивающая гены, ассоциированные с опухолями, к которым относятся онкогены, антионкогены (гены супрессоры-опухолей), гены репарации ДНК и ряд других регуляторных генов (циклины, протеинкиназы, протеинфосфатазы и гены внутриклеточных сигнальных молекул) (см. **Онкогены** и **Антионкогены** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**). Ясно, что процесс онкогенеза почти всегда имеет полигенную основу, а для объяснения механизмов развития опухолей часто используется понятие *ассоциированные гены*. Связано это с тем, что во многих случаях до конца ещё неясно, существует ли прямая причастность этих генов к процессу трансформации (перерождения) клеток. Можно назвать, по меньшей мере, четыре причины возникновения опухолей: генные мутации и перестройки генома вкупе с эпигенетическими изменениями, воздействие канцерогенов, физиологический стресс и онкогенные вирусы. Наконец, становится всё более ясной связь между хроническими воспалительными процессами в организме и раком (по крайней мере, это показано для рака прямой кишки, желудка и груди). К сожалению, каждая опухоль у каждого конкретного больного человека отличается выраженной гетерогенностью по своему клеточному составу и имеет своё специфическое «генетическое лицо». Сам опухолевый процесс образно можно назвать, и в этом есть резон, «беременностью» соматических клеток (см. **Эмбрионизация**).

Кажется, что рак – это один из самых неотвратимых способов убийства, придуманных Природой, и всё же она просчиталась, создав ученых. Следует также подчеркнуть, что для опухолевого роста нет строгого предопределения.

*Очень распространённое, хотя и неверное название, объединяющее разные типы опухолей.

**В названиях различных форм рака часто отражаются следующие особенности: 1. Принадлежность опухоли к тому или иному органу, например, рак желудка, рак яичников. 2. Вид эпителия, давшего опухоль, например, плоскоклеточный, железистый, базальноклеточный и т.д. 3. Степень зрелости клеток опухоли (дифференцированный или недифференцированный). 4. Скорость роста и эффективность иммунной системы (стабильный, агрессивный, регрессивный).

***На самом деле характер роста злокачественной опухоли, по форме напоминающей клешни рака (краба), определяется расположением лимфатических путей, по которым она распространяется из первичного узла, а также расположением кровеносных сосудов, питающих опухоль, что и было отмечено ещё Галеном.

«РАК ДВОИХ» (Cancer a deux). Опухоли, возникающие примерно в одно и то же время у двух людей, живущих совместно. Синоним – *семейный рак*.

РАК *IN SITU* (Carcinoma *in situ*). Опухоль, возникающая на определённом месте (*in situ*) и не распространяющаяся на соседние ткани. В отечественной онкологии под раком in situ подразумевают наличие комплексов патологических изменений клеток (полиморфизм, атипия), активно пролиферирующих, но не распространяющихся за пределы своего слоя в ткани, т.е. рак *in situ* не обладает инвазивным ростом.

РАК КАНГРИ. Рак кожи бедёр и эпителиома брюшной стенки (нижней части живота), встречавшийся только среди жителей долины Кашмира (Индия), у которых было принято согреваться зимой с помощью ношения под одеждой глиняного горшка, наполненного горящими углями.

РАССЕЯННЫЙ СКЛЕРОЗ* (РС, sclerosis multiplex). Хроническое дегенеративное заболевание, сопровождающееся *персистирующими* (длительно сохраняющимися) воспалительными процессами в ЦНС и приводящее к потере аксонами *миелина* (демиелинизация аксонов или повреждение миелиновой оболочки мякотных волокон нервов). При РС иммуннокомпетентные клетки мозга – *микроглия* – разрушают миелиновую оболочку нервов (разрушают «белое вещество» мозга), поэтому РС считается аутоиммунным заболеванием** (см. **Микроглия** в разделе «**Эмбриология и гистология**»). Заболевание начинается в возрасте 20–40 лет и сопровождается самыми разнообразными симптомами: от мышечной усталости и ухудшения краткосрочной памяти до полной обездвиженности. В экспериментах на мышах установлено, что *пролактин* стимулирует образование миелина через стимуляцию образования новых олигодендроцитных клеток (нервных клеток, которые производят миелин).

*Когда-то рассеянный склероз называли «медленной смертью»; собственно и сейчас такое название вполне уместно.

**Обнаружено, что при рассеянном склерозе именно клетки микроглии, генерируя активные формы кислорода, разрушают миелиновую оболочку нервов. Их иммунная атака приводит также к нарушению гематоэнцефалического барьера. Показано в экспериментах на мышах, что пусковым фактором патологического процесса является проникновение из плазмы крови (просачивание из кровеносных сосудов) в ЦНС белка фибриногена.

РАХИСХИЗ. От греч. rachis – *хребет* и schisis – *щель*. Расщелина позвоночника, приводящая к спинномозговым грыжам.

РАХИТ. От греч. rachis – *хребет*. Заболевание костной системы у детей (размягчение и искривление длинных трубчатых костей), развивающееся вследствие недостаточности в пище витамина D или недостаточного облучения кожи УФ-светом*.

*Вспомните рассказ русского писателя В.Г. Короленко (1853–1921) «Дети подземелья».

РЕАГИНЫ. От лат. re – *заново* и agere – *действовать*. Так называемые неполные антитела (γ-глобулины) из класса IgE.

РЕАПТЕЙК. От лат. re – *заново* и англ. uptake – *вертикальный канал* (тех.). Процесс обратного захвата нейроном медиатора после высвобождения его в синаптическую щель. Например, процесс захвата тормозного нейромедиатора гамма-аминомасляной кислоты (ГАМК) запускает специальный её транспортёр белок GAT1 (ГАМК-транспортёр 1).

РЕГЕНЕРАТИВНАЯ ТЕРАПИЯ. Терапия, основанная на восстановлении повреждённых или утраченных органов или тканей с помощью применения различных типов стволовых клеток, или дедифференциации (дедифференцировки) собственных соматических клеток пациента. Представляется как перспективный терапевтический подход, который удастся реализовать в будущем (см. **Регенерация** в разделе **«Общая биология и экология»**).

РЕГУРГИТАЦИЯ. От лат. regurgitatio < regurgito – *течь в обратном направлении**. Поток в обратном направлении. Например, *регургитация* крови при недостаточности клапанов сердца. В определённом смысле это слово может быть синонимично словам «срыгивание» (например, у младенцев) или «отрыжка» (см. также **Рефлюкс**).

*Регургитант – *следующий в обратном направлении*.

РЕЗИДУАЛЬНЫЙ. От лат. residuus – *оставшийся*, *сохранившийся*. Например, *резидуальные* фрагменты почечных камней, оставшиеся в почке после их дробления.

РЕЗУС-ФАКТОР.* Резус-агглютиноген (**Rh**). Агглютиноген, содержащийся у 85 % людей (резус-положительная кровь), соответственно, 15 % имеют резус-отрицательную кровь. Система резус имеет 6 разновидностей агглютиногенов D, C, E, c, d и e (наиболее выражены антигенные свойства у агглютиногена D). Для простоты кровь, содержащую D-эритроциты, называют резус-положительной (Rh+). Если резус-отрицательному человеку перелить кровь, содержащую резус-фактор, то у него образуются иммунные анти-резус агглютинины (анти-резус антитела). Повторное введение такой крови приведёт к развитию гемотрансфузионных осложнений. При развитии у резус-отрицательной женщины резус-положительного плода (особенно при повторной беременности) развивается гемолитическая желтуха новорождённых или даже смертельный *эритробластоз* плода (эмбриональный эритробластоз) (см. **Эритробластоз новорождённых**).

*Был открыт К. Ландштейнером и И. Винером в 1940 г. у обезьяны макаки-резус, откуда и получил своё название.

РЕИНКАРНАЦИЯ. От лат. re – *ещё раз*, *снова*, in – *в* и caro, carnis – *плоть*, *мясо*. Буквально *восстановление тела*, *плоти*, в духовном смысле – *перевоплощение*, *проявление во плоти*. В мифических, религиозных представлениях (ре)*инкарнация* – это соединение бессмертной души с новым телом. С научной точки зрения некий смысл в этих представлениях всё же есть. Клетки нашего тела состоят из атомов, существующих с начала Вселенной. Отсюда следует, что когда-то, возможно, эти атомы уже входили в состав цветка, бабочки или динозавра, а может и далёкого или не очень далёкого нашего предка. В этом смысле *реинкарнация* – явление рядовое.

РЕКОНВАЛЕСЦЕНЦИЯ. От лат. re – *ещё раз, снова* и convalescentia – *выздоровление*. Период выздоровления, характеризующийся восстановлением нарушенных болезнью функций.

РЕКТАЛЬНЫЙ. От лат. rectus – *прямой*. Относящийся к прямой кишке (rectum).

РЕЛАКСАЦИЯ. От лат. relaxatio – *ослабление*, *снижение напряжения*. Уменьшение напряжения, смягчение проявления какой-либо функции, отдых от работы.

РЕЛАКСИН. От лат. relaxatio – *ослабление*, *расслабление*, *снижение напряжения*. Протеин (пептидный гормон, родственный по структуре инсулину), свойственный млекопитающим, в том числе и человеку, ослабляющий связки таза и лонное сращение для облегчения прохождения плода во время родов.

РЕОБАЗА. От греч. rheos – *течение*, *поток* и basis – *основание*. Минимальная сила постоянного тока, способная вызвать реакцию возбудимых биологических тканей (сила тока, соответствующая порогу раздражения).

РЕОКСИГЕНАЦИЯ. От лат. re – *ещё раз*, *снова* и греч. oxys – *кислый* и genos – *род* (кислород). Восстановление снабжения органа, ткани, организма кислородом после кратковременной аноксии или ишемии. Синоним – *реперфузия* ишемического органа, например, мозга. Именно при *реоксигенации* образуются активные формы кислорода (АФК), губительные для клеток.

РЕТЕНЦИЯ. От лат. retentio – *удерживание* (задержка). Например, *ретенция* зуба – задержка прорезывания зуба при наличии его зачатка в лунке (зубной альвеоле) или *ретенция* в организме азота.

РЕТИКУЛОЦИТЫ. От лат. retina – *сетка* и греч. kytos – *клетка*. Непосредственные предшественники зрелых эритроцитов, в цитоплазме которых методами прижизненного окрашивания (например, бриллиантовым креозоловым синим) выявляются гранулярные или нитевидные структуры. В норме составляют 0,5–1 % от общего числа эритроцитов крови. В случаях усиленного разрушения эритроцитов (при ускоренном эритропоэзе) число ретикулоцитов может доходить до 50 %. Ретикулоциты характеризуются обилием кДНК глобиновых генов и очень активным белковым синтезом (особенно синтезом гемоглобина).

РЕТИКУЛЯРНАЯ ТКАНЬ. От лат. reticula – *сеточка*. Совокупность клеточно-тканевых элементов, включающих гистиоциты соединительной ткани, ретикулярные клетки костного мозга, селезёнки и лимфатических узлов. Другими словами, вся совокупность макрофагов (моноцитов), оседающих в разных частях организма и образующих ткани, входящие в состав небных миндалин, эндотелия кровеносных сосудов, слизистой оболочки кишечника, зубной мякоти и осуществляющих, наряду с микро- и макрофагами, фагоцитарные функции (см. **Макрофаги** и **Моноциты**). Синонимы: *макрофагальная система*, *ретикуло-эндотелиальная ткань*, *ретикуло-эндотелиальная система*.

РЕТИКУЛЯРНЫЙ. От лат. reticula – *сеточка*. Сетчатый. Относящийся к ретикулярной ткани. Синоним – *текстиформный* (англ. weave – *плести*).

РЕТИНА. От лат. retina – *сетка*. Сетчатая оболочка глаза.

РЕТИНИТ. От лат. retina – *сетка* и суффикса «ит», указывающего на воспаление. Воспаление сетчатой оболочки глаза.

РЕТИНОПАТИЯ. От лат. retina – *сетка*, греч. pathos – *страдание* и -ia – *условие*. Дегенеративные изменения сетчатки глаза, не связанные с воспалением. Различают несколько форм ретинопатии: *диабетическая*, *гипертоническая* (артериоспастистический ретинит), *лейкемическая* (характерная для лейкозов), *пигментная*, *серповидно-клеточная*, *тапеторетинальная* и *пролиферативная*. Для ретинопатий характерны застойные сосудистые явления (отёки сетчатки и макулы), спазм артерий и расширение вен, аневризмы и диффузные или точечные геморрагии (кровоизлияния) в сетчатку и её обильная реваскуляризация. Пролиферативная ретинопатия обусловлена усиленным ростом кровеносных сосудов сетчатки, вызванным неконтролируемой пролиферацией клеток сосудистого эндотелия, рост которого стимулируется сигнальным белком – фактором роста эндотелия А. Известна также ретинопатия недоношенных детей, которая является причиной их слепоты (см. **Меланопсин** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

РЕТИНОШИЗИС (РЕТИНОСХИЗИС). От лат. retina – *сетка* (сетчатая оболочка глаза) и греч. schisis – *разделение.* Сцеплённое с Х-хромосомой рецессивное заболевание, проявляющееся расслоением сетчатки вследствие её дегенерации с образованием кист между двумя слоями. Ювенильный ретиношизис в зоне нервного волокна у детей до 10 лет приводит к поражению макулы.

РЕТРАКТИЛЬНЫЙ. От лат. retractio – *сокращение*, *сжатие*. Способный укорачиваться, сокращаться, сократимый.

РЕТРАКТОЗИМЫ. Вещества, под воздействием которых происходит уплотнение стягивание кровяного сгустка (его ретракция). К ретрактозимам относится, например, *тромбостенин* (см. **Ретрактозимы**).

РЕТРАКЦИЯ. От лат. retractio – *сокращение*, *сжатие*. Свойство чего-либо сокращаться или укорачиваться, например, свойство кровяного сгустка (фибринового тромба) сокращаться, выдавливая сыворотку.

РЕТРОЛИСТЁЗ. От лат. retro – *обратно*, *назад* и греч. listhesis – *сдвиг скольжением* (англ. a slipping). Смещение тела позвонка кзади, нарушающее нормальную ось позвоночника. Синоним – *ретроспондилолистез.*

РЕФЛЕКС. От лат. reflexus – *отражение*. Физиологическая реакция организма на те, или иные раздражители, осуществляемая при помощи нервной системы. Рефлексы бывают врождённые (безусловные) и приобретённые (условные).

РЕФЛЕКСОГЕННЫЙ. От лат. reflexus – *отражение* и греч. genan – *порождать*. Вызывающий рефлекс, например, рефлексогенный стимул.

РЕФЛЮКС. От лат. refluxum – *течь назад*, *стекать*. Желудочно-пищеводный рефлюкс – заброс содержимого желудка в пищевод. Возникает при гастроэзофагеальной рефлюксной болезни (ГЭРБ), при эрозивно-язвенном рефлюкс-эзофагите. Сопровождается следующими симптомами: болями при глотании, изжогой, регургитацией кислым содержимым (см. **Регургитация**). Подавляется веществами, снижающими активность метаботропного рецептора глютамата-5, а также с помощью антацидных веществ и ингибиторов «протонового насоса» (см. также **Протоновый насос** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

РЕФРАКТЕРНОСТЬ. От лат. refractarius – *упрямый*. Невосприимчивость. Период невозбудимости мембраны нервных клеток и мышечных волокон, связанный с полной *инактивацией натриевых каналов* и повышением калиевой проводимости. Различают *абсолютную* и *относительную* рефрактерность.

РЕФРАКТЕРНАЯ АНЕМИЯ. От лат. refractarius – *упрямый* и «анемия». Любая анемия, при которой стойко сохраняется (персистирует) патологическое состояние, или даже прогрессирует, т.е. не поддаётся никакому виду лечения, кроме переливания крови.

РЕФРАКТЕРНАЯ ФАЗА. Отсутствие ответа на сигнал после серии аналогичных предшествовавших подобных ему сигналов. Характерна для возбудимости сердечной мышцы. Синонимы: *рефрактерный период*, *адиафория*.

РЕЦЕПЦИЯ. От лат receptio – *принятие* (recipio < re-capio – *принимать*, *впускать*, *получать*). Восприятие и преобразование энергии раздражителей в нервное возбуждение.

РЕЦИПИЕНТ. От лат. recipio (recipere) – *получать обратно*, *принимать*. Термин, использующийся в клинической и экспериментальной транс-

плантологии и биологии; обозначает организм, получающий от другого организма (донора) клетки, ткани или органы (и даже системы органов).

РИГИДНОСТЬ. От лат. rigide – *прямо*, *по прямой линии* (rigidus – *твёрдый*, *жесткий*, *негибкий*). Термин, обозначающий негибкость, непластичность чего-либо. Например, *ригидность* сосудистой стенки при атеросклерозе. В психиатрии – оцепенелость, неподвижность, окоченение. Например, *кататоническая ригидность* (каталепсия), при которой мышцы приобретают «восковообразное» состояние.

РИЛИЗИНГ-ГОРМОНЫ (рилизинг-факторы). От англ. release – *освобождать*. Определённые участки нервной системы функционируют как эндокринные железы и вырабатывают гормоноподобные вещества (*нейрогормоны*), воздействующие специфически на органы-мишени. В частности, регуляторные факторы, секретируемые определёнными клетками гипоталамуса, называются *рилизинг-гормонами*. Последние регулируют активность клеток аденогипофиза (передней доли гипофиза), вызывая освобождение соответствующих гипофизарных гормонов, откуда и получили своё название. Синоним – *либерины* (см. **Либерины** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

РОНХОПАТИЯ. От греч. rhonchos – *хрип* и pathos – *страдание*. Акустический феномен, возникающий во сне, в результате вибрации мягких структур глотки при прохождении струи воздуха через дыхательные пути. Основной симптом синдрома обструктивного апноэ сна (СОАС) (см. **Обструкция** и **Апноэ**). Синоним – *храп* (англ. snore).

РОТАТОРЫ. От лат. rotare (roto) – *вертеть*, *кружить*, *вращать*. Мышцы, осуществляющие поворот конечности в каком-либо суставе. Ротаторы, вращающие конечность наружу, называются *супинаторы*, а вращающие внутрь – *пронаторы*.

РУПТУРА. От лат. rupture – *грыжа* < ruptor – *разрушитель* (англ. hernia – *грыжа*). Выпячивание органа или его части через отверстие в межмышечных пространствах под кожу. Например, абдоминальные грыжи – выпячивание органов брюшной полости (кишок).

САГИТТАЛЬНЫЙ. От лат. sagitta – *стрела*. Располагающийся в переднезаднем направлении, образно, в плоскости выпущенной из лука стрелы. Например, *сагиттальный* разрез (*сагиттальная* плоскость разреза – плоскость, делящая тело продольно на две равные части).

САККАДЫ. От фр. saccade – *внезапная остановка лошади*. Быстрые, большие, произвольные и строго согласованные движения глаз, когда человек следит за перемещающимися в пространстве предметами. Другими словами, саккады – это изменения положения точки фиксации глаз. По-французски это слово также означает «хлопок паруса на ветру». В экстремальной ситуации, когда человек сильно взволнован, *саккад* много, и они имеют большую амплитуду. Выделяют ещё и *микросаккады* – фиксационные движения глаз, относящиеся к непроизвольным движениям глаз. Часть движений глаз выполняет и иные функции, в частности, социальные. Нейрофизиологами обнаружена нейронная активность в определённых зонах коры головного мозга, коррелирующая с этими микродвижениями глаз, которые вовсе не случайны и зависят от того, что зрительно воспринимается человеком. Отсюда следует, что микросаккады могут стать «окном» в наши мысли, если мы научимся их читать. Они указывают то, на чем мы втайне фиксируем своё внимание, даже если пытаемся отводить взгляд в сторону. Поэтому микросаккады с головой выдают наши скрытые подсознательные желания и наши тайные помыслы. За один день человек обычно совершает около 120 тыс. саккадических движений.

САККАДИЧЕСКИЙ. От фр. saccade – *внезапная остановка лошади*. Отрывистый, двигающийся толчками, перемещающийся от точки внезапной остановки до следующей остановки.

САККУЛЯРНЫЙ. От лат. saccus – *мешок*, *мешочек*, *сумка**. Мешкообразный, имеющий форму мешка.

*Вспомните французскую дорожную сумку с замками – sac de voyage – *саквояж*, где sac – *мешок*. В связи с мешкообразным телом корнеголовый усоногий рак, паразитирующий на морских крабах, носит название Саккулина (*Sacculina carcini*).

САКЛИНГ РЕФЛЕКС. От англ. suckling (sucker) – *сосунок*. Один из главных врождённых рефлексов у новорождённых, обеспечивающий их выживание в период грудного вскармливания. Этот термин психологи и физиологи также используют для обозначения определённого уровня незрелости нервной системы у человека, сохраняющего не угасшим младенческий рефлекс сосания. Проявляется он в форме пагубной привычки курения, связанной не только с наркотической зависимостью от никотина, но и удовлетворяющей не угасший с возрастом «саклинг рефлекс». Эта привычка становится навязчивым ритуалом, за которым курящий человек часто скрывает свою неуверенность и нуждается в паузах, предоставляемых самим ритуалом курения. Таким образом, курение, как псевдосимвол мужества, никакого отношения не имеет ни к мужеству, ни к «мачизму», как нарочитой, гипертрофированной форме мужества.

САКРАЛЬНЫЙ*. От греч. sakral (лат. sacrum) – *крестцовый* (os sacrum – *крестец*, *крестцовая кость*). Относящийся к крестцу, находящийся рядом с крестцом. Например, центр эрекции у мужчин располагается в сакральном отделе (сакральный центр).

*Другое значение слова *сакральный* связано с лат. sacer, sacra – *святой*, *священный*.

САЛИВАЦИЯ. От лат. saliva (сродни греч. sialon*) – *слюна*. Слюноотделение. В полость рта впадают протоки трёх пар крупных слюнных желёз: околоушных, подчелюстных и подъязычных, а также множества мелких желёз, находящихся на поверхности языка и слизистой оболочке неба и щёк.

Саливанты, *саливаторы* – вещества (средства), вызывающие (стимулирующие) образование слюны.

*Sialon > sialic, откуда образовано слово *сиаловый* (например, сиаловые кислоты).

САЛЬПИНГИТ. От греч. salpinx – *труба* и суффикса «ит» (itis), указывающего на воспаление. Воспаление маточных (фаллопиевых), или слуховых (евстахиевых) труб.

САЛЬПИНГООФОРИТ. От греч. salpinx – *труба*, oophoron – *яичник* и суффикса «ит» (itis), указывающего на воспаление. Воспаление маточных труб и яичника. Синоним – *аднексит*.

САЛЬТАТОРНЫЙ. От лат. saltatio – *танцующий* (ср.: salto – *танцевать*, *прыгать*, saltus (salio) – *прыжок*, *скачок*). Скачкообразный, резко меняющийся. Движения в виде пляски при хорее. В физиологии – сальтаторное проведение возбуждения.

САРКОПЕНИЯ. От греч. sarkos (sarx) – *мясо* и penia – *бедность*, *скудность*. Снижение числа мышечных волокон в мышцах. В норме наблюдается с возрастом, из-за чего падает мышечная активность и снижается мышечная сила.

САТУРАЦИЯ. От лат. saturatio – *насыщение*. Например, сатурация крови кислородом.

«СВЕТ В ТОННЕЛЕ». При умирании организма (во время фазы клинической смерти) видение яркого света, как будто в тоннеле, обусловлено возбуждением нейронов зрительного центра вследствие выраженной гипоксии мозга. Но дольше всего из сенсорных органов при умирании сохраняется деятельность слухового анализатора. Поэтому люди, находящиеся в состоянии клинической смерти, слышат звуки и голоса.

СЕБОРЕЯ (Seborrhea). От лат. sebum – *кожное сало* и греч. rhoia – *истекаю*, *вытекаю*. Повышенная функция сальных желёз, приводящая к избыточной продукции сальными железами кожного сала.

СЕГМЕНТ. От лат. segmentum – *отрезок*. В электрокардиографии *сегмент* – расстояние между двумя зубцами на электрокардиограмме (например, сегмент PQ – промежуток между концом зубца P и началом комплекса QRS).

СЕДАТИВНЫЙ. От лат. sedatio – *успокоение*. Успокаивающий. Например, седативные препараты, действие которых проявляется в общей заторможенности человека, вялости двигательных и речевых реакций на внешние раздражители, обусловленные уменьшением активности коры головного мозга.

СЕДАЦИЯ. От лат. sedatio – *успокоение*. Термин, использующийся во врачебной практике для обозначения легкого (поверхностного) внутривенного наркоза, применяемого обычно в стоматологии.

СЕКРЕТ. От лат. secretus – *отделенный*, *выделенный*. Продукт желёз внешней секреции, например, панкреатический сок – секрет поджелудочной железы, или слюна – секрет, отделяемый слюнными железами.

СЕКРЕЦИЯ. От лат. secretio – *отделение*, *выделение*. Процесс образования и выделения клеткой или железой физиологически активных продуктов (гормонов, ферментов и т.д.).

СЕКЦИЯ. От лат. sectio – *разрезание*. Вскрытие трупа (см. **Вивисекция**).

СЕМЕЙНАЯ ГИПЕРХОЛЕСТЕРИНЕМИЯ. Группа наследственных генетических заболеваний, вызванных редкими мутациями в гене, кодирующем рецептор, связывающий липопротеины низкой плотности (ЛНП)*. У людей, подверженных этому заболеванию, при гомозиготной *гиперхолестеринемии* уже в раннем возрасте появляются кожные *ксантомы,* и развивается атеросклероз коронарных и других сосудов с очень высоким риском развития сердечнососудистой патологии (см. также **Липопротеиды** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»** и **Рецептор-индуцированный эндоцитоз** в разделе **«Клеточная биология»**).

*Что приводит к нарушению рецепторно-опосредованного эндоцитоза холестерина и возрастанию в крови уровня ЛНП, транспортирующего холестерин.

СЕМИНОМА. От лат. semen – *семя* и греч. oma – *опухоль*. Опухоль яичка.

СЕНИЛЬНЫЙ. От англ. senile < лат. senex, senis (senilis)* – *старый*, *преклонный*, *старческий*. Буквально: старческий. Например, сенильные заболевания, сенильное состояние организма, сенильный возраст.

*Отсюда возникло имя римского политического деятеля и философа, воспитателя Нерона, Луция Аннея Сенеки, что просто означает Старик.

*Отсюда возникло имя римского политического деятеля и философа, воспитателя Нерона, Луция Аннея Сенеки, что просто означает «Старик».

СЕНСИБИЛИЗАЦИЯ. От лат. sensibilis – *чувствительный*. Повышение чувствительности организма к каким-либо веществам, лежащее в основе аллергических реакций (заболеваний). Другими словами, состояние организма, при котором повторное и значительно более слабое воздействие вещества вызывает больший эффект, чем предыдущее воздействие. Сенсибилизацию в общем смысле можно рассматривать как извращенный ответ организма на антигены. Соответственно, при лечении таких состояний применяют методы *десенсибилизации*.

При повторном воздействии ядовитых веществ на организм может происходить и обратное явление – ослабление эффектов в виде привыкания, или *толерантности* (см. **Толерантность**).

СЕНСИТИВНЫЙ. От позднелат. sensitivus – *чувствительный* < sensus – *чувство*, *восприятие*, *ощущение*. Буквально: чувствительный. Например, *сенситивный* орган. Синонимы: *сенсуальный*, *сенсорный*.

СЕНСИТИЗАЦИЯ. От позднелат. sensitivus – *чувствительный* и греч. -ia – *условия*. Термин, использующийся для обозначения явления повышенной чувствительности ЦНС, например, к наркотикам*.

*Наркотическую сенситизацию обеспечивает транскрипционный фактор *дельта-fosβ*, который в дофамин-чувствительных нейронах прилежащего ядра (*nucleus accumbens*) подавляет синтез белка *динорфина* и активирует ряд генов, кодирующих белки, такие как, например, белок *CDK5***, участвующие в повышении чувствительности реакций на потребление наркотиков.

**Циклин-зависимая киназа 5; способствует изменению структуры нейронов прилежащего ядра, что, в свою очередь, повышает их чувствительность к наркотикам.

СЕНСОРНЫЙ. От лат. sensus – *чувство*, *восприятие*, *ощущение*. Воспринимающий ощущения, чувствующий, например, *сенсорный* орган.

СЕПСИС. От греч. sepsis – *гниение* (англ. putrefaction). Общее заражение, вызванное гноеродными грамотрицательными микроорганизмами, а также присутствие других патогенных организмов (грибковый сепсис) и их токсинов в крови и тканях (генерализованная инфекция), приводящее к развитию *септического шока*. Как правило, септический шок приводит организм к быстрой гибели*. Механизм развития сепсиса связан с реакцией самого организма. Сепсис вызывает массовую продукцию фактора некроза опухолей альфа (ФНО-α, TNF-α) и других цитокинов, индуцирующих массовый апоптоз клеток (см. **Септический шок**, а также **Цитокины** и **Апоптоз** в разделе **«Клеточная биология»**). Синоним – *заражение крови*.

*У новорождённых младенцев сепсис протекает молниеносно.

СЕПТА. От лат. septum – *забор*, *перегородка*. Например, нозальная *септа* – носовая перегородка. Перегородка, закладывающаяся при делении бактерии.

СЕПТИЦЕМИЯ. От греч. septikos – *гнилостный* и haima – *кровь*. Форма сепсиса с преимущественным заражением крови.

СЕПТИЧЕСКИЙ. От греч. septikos – *гнилостный*. Связанный с поражением гнилостными и гноеродными микроорганизмами, например, *септический шок*.

СЕПТИЧЕСКИЙ ШОК. От греч. sepsis – *гниение* и фр. choc – *удар*. Терминальное состояние сепсиса, *сосудистый коллапс*, вызванный чрезмерно активными *деструктивными реакциями* иммунной системы и приводящий организм к гибели. Часто сепсис развивается в ответ на попадание в организм *липополисахаридов*, которые провоцируют макрофаги и дендритные клетки к высвобождению *цитокинов*, индуцирующих развитие воспалительных реакций (см. **Липополисахариды** и **Цитокины** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**). При сепсисе образуется огромное количество свободных радикалов – молекул, содержащих высокоактивные атомы кислорода, которые связывают *нейромедиаторы*, «выключая» их, что и приводит к *коллапсу*. У пациентов, выздоравливающих после сепсиса, обнаруживается высокий уровень фермента супероксиддисмутазы (SOD), который и защищает нейромедиаторы от разрушения. Согласно представлениям академика В.П. Скулачёва, *септический шок* следует рассматривать как механизм самоубийства, очищающий популяцию от инфицированных особей (у людей – индивидуумов). Другими словами, *смерть больного организма организована самим этим организмом*, а патоген (в частности *эндотоксин* – липополисахарид клеточной стенки грамотрицательных бактерий) лишь запускает этот процесс.

СЕРОЗНЫЙ. От лат. serum – *сыворотка крови*. 1. Сывороточный. 2. Связанный с серозной оболочкой, выстилающей полости тела и внутренние органы.

СЕРОЛОГИЯ. От лат. serum – *сыворотка* и греч. logos – *учение*. Раздел клинической иммунологии, изучающий особенности сывороток крови, главным образом их специфические иммунные и литические свойства.

СЕСАМОВИДНЫЙ. От греч. sesamum (sesamon) – *сезам* (кунжут). 1. Похожий формой на зерно кунжута. 2. Относящийся к сесамовидной кости. У человека крупнейшая сесамовидная кость – это надколенная чашечка (англ. *knee-cap*, лат. *patella*), лежащая кпереди коленного сустава и защищающая сухожилие четырёхглавой мышцы бедра, перекидывающееся через бедренную кость в виде связки надколенника. Синоним – *сесамоидный*.

СИГНАТУРА. От лат. signare – *обозначать, указывать* (signum – *знак, изображение*). 1. Ярлычок на бутылочке с лекарством с описанием способа приёма (устар.). 2. Часть рецепта с указанием способа употребления лекарства.

СИКАТРИЗАНТ. От лат. cicatrix – *рубец*. То, что вызывает процесс рубцевания ткани. Рубцующий агент.

СИКАТРИЗАЦИЯ. От лат. cicatrix – *рубец*. Заживление раны с образованием рубца.

СИКОЗ. От греч. sykosis – *изъязвление*. Хроническое воспаление волосяных фолликулов в области лица у мужчин.

СИЛИКОЗ. От лат. silex (silicium) – *кремень*. Профессиональное легочное заболевание у горняков, вызванное хроническим вдыханием кремнезёмной пыли (SiO_2). К примеру, частицы асбеста вызывают *асбестоз*.

СИМБИОНТНОЕ БАКТЕРИОНОСИТЕЛЬСТВО. Антибактериальная терапия и прививки как доминирующая идеология в медицине привела к разрушению эволюционно сложившихся экосистем – человек/бактерии-симбионты (симбионтное бактерионосительство). С утратой симбиотической микрофлоры произошло замещение её на патогенную микрофлору. В результате организм страдает из-за отсутствия производителей некоторых ферментов, витаминов, а также недополучает микроэлементы. ещё в 60-е гг. медики рапортовали о победе над стрептококками (они тотально подавляются антибиотиками), а ß-гемолитический стрептококк группы А продуцирует фибринолитический фермент (активатор плазминогена) *стрептокиназу*, нехватка которой тут же сказалась на статистике так называемых «сосудистых катастроф». Таким образом, медицина совершила непоправимый террористический акт, поскольку ß-гемолитический стрептококк группы А исчез из человеческой популяции. Поэтому «прививочно-таблеточные поколения» лишены защиты от вирусных инфекций и, в конечном счёте, от онкологии.

СИМПАТАЛГИЯ. От греч. sympathes – *чувствительный*, *восприимчивый* и algos – *боль*. Тяжёлые боли, возникающие при раздражении симпатических стволов.

СИМПАТИН. От греч. sympatheia – *сочувствие*, *влечение*. Смесь гормонов хромаффинной ткани, мозгового слоя надпочечников адреналина и норадреналина (см. **Катехоламины**). Синоним – *эпинефрин*.

СИМПАТИЧЕСКИЙ. От греч. sympathes – *чувствительный*, *восприимчивый*. Например, *симпатический отдел* вегетативной нервной системы.

СИМПЛЕКСНЫЙ. От лат. simplex – *простой*.

СИМПТОМ. От греч. symptoma – *совпадение*. Любое отклонение от нормальной функции организма, проявляющееся объективно или ощущаемое пациентом и указывающее на болезнь. Характерный признак болезни, её отличительная особенность, черта. Другими словами, объективный признак, указывающий на заболевание и выявляемый при обследовании пациента. Синонимы (лат.): *signum* (англ. *sign*) – знак, отметка, *симптом* или *предвестник*.

СИМПТОМАТИКА. Совокупность симптомов (симптомокомплекс), присущая какому-либо заболеванию или группе заболеваний.

СИМУЛЯЦИЯ. От лат. simulatio – *притворство*, *подражание* < simulo – *делать похожим*, *уподоблять*. Синоним – *аггравация*.

СИМФИЗ. От греч. symphisis – *срастание*. Хрящевое соединение костей, в котором имеется щелевидная полость, например, соединение лонных костей. Соединение, которое может расходиться (*гемиартроз*).

СИНАПСЫ. От греч. synapsis (где syn – *вместе* и hapto – *схватывать*) – *соединение*, *связь*, *сопряжение* (контакт). Функциональные контакты, образованные отростками нервных клеток, ответственные за химическую передачу возбуждения или торможения*. Различают синапсы межнейронные (контакты нервных клеток друг с другом) и органные (контакты с иннервируемыми ими мышечными, железистыми или рецепторными клетками в тканях и органах). *Синапсы* состоят из синаптического окончания, синаптической щели и постсинаптической мембраны. *Синапсы* обеспечивают передачу возбуждения между контактирующими клетками с помощью специальных веществ – *нейромедиаторов* или *нейротрансмиттеров*, которые, диффундируя через синаптичекую щель и взаимодействуя с рецепторами на постсинаптической мембране, вызывают в ней изменения, приводящие к электрогенезу. Это так называемая *вентильная* функция синапсов – передача возбуждения только в одном направлении – от *пресинаптической* клетки к клетке *постсинаптической*. *Синапсы*, оканчивающиеся на дендритах, делятся на две группы: *детонаторные* и *интеграторные* (см. также **Эфапсы**).

*Считается, что на одном нейроне может оканчиваться до 30 тыс синапсов, а головной мозг содержит до 100 млрд нейронов и, соответственно, до 300 трлн синапсов только в коре головного мозга, где содержится 10–14 млрд нейронов. Не следует думать, что нервные клетки обмениваются сигналами только через синапсы. Значительные количества нейромедиаторов освобождаются и вне синапсов.

СИНАРТРОЗЫ. От греч. syn – *вместе* и arthros – *сустав*. Соединение костей без полостей (неподвижное или малоподвижное соединение). Соединение костей с образованием полостей – *диартрозы*.

СИНДЕСМОЗ. От греч. syn – *вместе* и desmos – *соединение* (syndesmos – *связка*). Соединение костей соединительной тканью (малоподвижное соединение) – *синартроз*.

СИНДРОМ БАРТЕРА. Наследственное аутосомно-рецессивное заболевание, при котором наблюдается неполная реабсорбция ионов хлора (Cl^-) из первичной мочи, приводящая к снижению уровня K^+ в плазме крови, метаболическому алкалозу и развитию компенсаторного гиперальдостеронизма на фоне выраженной гипотонии. Заболевание вызывается мутациями в генах, кодирующих белки CIC-K-хлоридных каналов или субъединиц белка *бартина*, входящего в состав CLC-K/бартиновых каналов, экспрессирующихся клетками почек* и в клетках некоторых отделов внутреннего уха (преддверно-улиткового органа).

Поэтому синдром Бартера также сопровождается сенсорной глухотой.

*Каналы базолатеральной мембраны эпителиальных клеток нефрона (восходящей части петли Генле), участвующих в трансэпителиальном транспорте ионов Cl^- в почках.

СИНДРОМ ГУДПАСЧЕРА (Гудпастера)*. Аутоиммунное заболевание, обусловленное выработкой аутоантител против коллагена IV типа. В результате повреждаются базальные мембраны кровеносных сосудов, почечных клубочков и легочных альвеол, что, в свою очередь, приводит к острому васкулиту, гломерулонефриту, сочетающемуся с идиопатическим диффузным гемосидерозом лёгких, возникающим в результате легочных кровотечений. Клинически проявляется повторяющимися приступами одышки и анемией (чаще встречаются у детей), а при остром васкулите приводит к летальному исходу.

*Назван по имени американского патолога (Goodpasture E.W., 1886–1960).

СИНДРОМ «КРОВАВЫХ СЛЁЗ». Признак, характерный для генерализованного эндометриоза, при котором клетки эндометрия распространяются по многим органам тела (кишечник, лёгкие, слёзные железы и т.д.) и под влиянием гормональных изменений, протекающих в процессе менструального цикла, отторгаются, приводя к кровотечениям.

СИНДРОМ ЛИДДЛА. Редкая наследственная форма гипертонии, связанная с мутациями в генах*, кодирующих белки эпителиальных натриевых каналов почек (ENaCs), в результате чего они становятся гиперреактивными и резко увеличивают реабсорбцию Na^+ из первичного фильтрата в дистальных отделах почечных канальцев. В результате падает содержание K^+ в плазме, увеличивается её объём и возрастает кровяное давление.

*Мутации, происходят в генах, кодирующих β- или γ-субъединицу канала.

СИНДРОМ ПРИОБРЕТЁННОГО ИММУНОДЕФИЦИТА (СПИД). Инфекционное заболевание, вызываемое вирусами иммунодефицита человека (ВИЧ)* (см. **ВИЧ** в разделе **«Микробиология и вирусология»**). Обусловлено истощением лимфоидной ткани и резким снижением содержания в крови CD4 Т-клеток (Т-хелперов) в результате их гибели. В развитии заболевания различают четыре стадии. Первую стадию описывают как *гриппоподобное состояние*, длительностью до 2-х месяцев, в течение которой происходит резкое размножение вируса, накопление вирусных частиц в крови и падение приблизительно в два раза числа Т-хелперов. Затем следует *асимптоматическая стадия* – стадия мобилизации иммунных механизмов и накопления антител к вирусу, длящаяся от 2-х до 10–12 лет. В эту стадию возрастает число CD8 Т-клеток, атакующих инфицированные вирусом клетки, и почти возвращается к норме число CD4 Т-клеток. Однако, исчезнувший из крови вирус, накапливается на поверхности дендритных клеток в фолликулах лимфоидной ткани, где и персистирует, не уязвимый для иммунных атак, продолжая заражать интактные CD4-клетки. После этого наступает *симптоматический период*, когда резко падает число CD4 Т-клеток и нарастает содержание вируса в крови. Эта стадия может продолжаться от года до трёх лет, заканчиваясь полным истощением лимфоидной ткани, и переходит в последнюю стадию, характеризующуюся различными оппортунистическими инфекциями (у молодых пациентов часто развивается *саркома Капоши*) и заканчивающуюся летальным исходом.

*Люди, устойчивые к вирусу иммунодефицита, обладают мутацией в гене, кодирующем цитокиновый корецептор CCR5, который отвечает за проникновение вируса в CD4-клетки. Эта мутация встречается только у европейцев, и возникла она около 700 лет назад как мутация, некогда защищавшая от вируса оспы. Эпидемиология ВИЧ показывает, что в направлении с севера на юг устойчиво возрастает число заразившихся вирусом, а африканцы, вообще, не имеют устойчивости к вирусу ВИЧ.

СИНДРОМ ОБНАЖЁННЫХ ЛИМФОЦИТОВ. Заболевание, выражающееся иммунодефицитным состоянием, обусловленным отсутствием на поверхности лимфоцитов молекул II класса комплекса MHC. В результате при данной форме иммунодефицита в крови содержится незначительное количество CD Т-клеток.

СИНДРОМ СЕРЫХ ПЛАСТИНОК. Врождённый геморрагический диатез, при котором число пластинок (тромбоцитов) не изменено, но снижена их способность к накоплению α-гранул (см. **Тромбоциты**).

СИНЕРГИЗМ. От греч. synergeia – *содружество*, *сотрудничество*, где syn – *вместе* и ergon – *действие*. Буквально: *совместное действие*, например, лекарственных средств, факторов.

СИНЕРГИЧНОСТЬ. От греч. syn – *вместе* и ergon – *действие*. Совместность действия, например, функциональная синергичность.

СИНЕСТЕЗИЯ. От греч. syn – *вместе* и aisthesis – *чувство*, *ощущение*. Врождённое состояние психики, когда ощущения (обонятельные, осязательные, вкусовые, слуховые, зрительные) возникают не в чистом виде, а в сочетании с дополнительным чувством. Иначе, патологическое смешение чувств, возникающих при воздействии мономодального раздражителя (сенсорное смешение). При синестезии человек, например, видит «цвет музыки». В настоящее время синестезию объясняют взаимной активацией определённых областей мозга, в норме разобщённых функционально. *Синестеты* – представители немногочисленной категории людей, обладающие способностью смешивать ощущения.

СИНКАЛИД. Фармацевтический препарат – С-концевой октапептид молекулы *холецистокинина*. Вызывает сокращение гладкой мускулатуры желчного пузыря, тонкой кишки и расслабление сфинктера общего желчного протока, а также стимулирует желудочную и поджелудочную секрецию и выделение желчи. В клинической практике используют как желчегонное средство при взятии желчи.

СИНКОПА. От греч. synkope – буквально: *обрубание*, *сокращение*. Глубокий обморок с потерей сознания (синкопальное состояние, возникающее при резком падении артериального давления).

СИНОАТРИАЛЬНЫЙ. От лат. sinus – *изгиб*, *извив*, *пазуха* и atrial – *предсердие*. Относящийся к венозному синусу и правому предсердию сердца. Синоним – *синусо-предсердный*.

СИНОАТРИАЛЬНЫЙ УЗЕЛ (СА). От лат. sinus – *изгиб*, *извив*, *пазуха* и atrial – *предсердие*. Узел (водитель ритма сердца), расположенный в стенке правого предсердия вблизи места впадения в него верхней полой вены. Частота разрядов СА в покое у человека составляет ~70 в 1 мин. СА-узел – пейсмекер первого порядка, его также называют *номотопным* центром, что означает нормально расположенным центром возбуждения.

СИНОВИЯ. От греч. syn – *вместе* и ovum – *яйцо*. Вязкая жидкость, выделяющаяся синовиальной оболочкой в полость сустава и смазывающая суставные поверхности. Осуществляет также питание суставного хряща. *Синовия* содержит гиалуроновую кислоту. Синоним – *синовиальная жидкость* («суставная смазка»).

СИНОСТОЗ. От греч. syn – *вместе* и osteon – *кость*. Неподвижное соединение костей костным веществом.

СИНОТИЯ. От греч. приставки syn – *вместе* и otus – *ухо*. Врождённый порок, характеризующихся сращением, сближением нижних частей ушных раковин.

СИНУС. От лат. sinus – *изгиб*, *извив*, *пазуха*. 1. Канал в кровеносной или лимфатической системе, не содержащий характерных для сосудов оболочек (например, синусы мозга, аортальные синусы, каротидные синусы). 2. Пазуха (полость в кости или другой структуре). 3. Свищ – канал, сообщающийся с гнойной полостью.

СИНХОНДРОЗ. От греч. syn – *вместе* и chondros – *хрящ*. Соединение костей хрящом (неподвижное или малоподвижное соединение).

СИРИНГОМИЕЛИЯ. От греч. syrinx – *дудка*, *свирель* и myelos – *мозг*. Заболевание спинного мозга, характеризующееся образованием полостей и разрастанием глиозных клеток. Заболевание связано с нарушениями функционирования эпендимы (см. **Эпендима**).

«СИСТЕМА ВОЗНАГРАЖДЕНИЯ». Структура головного мозга, представляющая собой сложную сеть нервных клеток, реализующих положительное подкрепление (поддержание) тех форм активности, которые обеспечивают выживание и размножение*. Механизм поддержания связан с формированием в мозге двух видов ощущений – чувства удовольствия (гедонии), возникающего во время еды и занятий сексом и желания (стремления) это состояние переживать снова и снова. «Система вознаграждения» образована двумя звеньями – звеном, обеспечивающим мотивацию и стремление получить удовольствие и, скорее всего, не связанного с приятными ощущениями, и звеном, отвечающим за возникновение чувства удовольствия. Дофаминовая система мозга отвечает за возникновение острого желания, в том числе непреодолимого стремления к приёму наркотиков. Она представлена нервным путём, соединяющим сеть мезолимбических нейронов, расположенных в вентральной области покрышки (ВОП) у основания мозга (возле ствола мозга) и вырабатывающих нейротрансмиттер дофамин, и чувствительных к этому медиатору нейронов прилежащего ядра (*nucleus accumbens*), которое примыкает к основанию переднего мозга. Стимуляция этой системы заставляет животное или человека повторять те формы поведения или активности, которые ранее приносили удовольствие и блаженство (стимуляция заставляет желать стимуляцию), но не вызывает само чувство удовольствия. Молекулярно-клеточные изменения в этой системе, возникающие при приёме наркотиков, лежат в основе наркотической устойчивости и зависимости. Само же чувство удовольствия связано с зонами так называемых «гедонических точек», взаимодействующих с сетью дофаминовых нейронов, стимуляция которых усиливает ощущение удовольствия. Одна такая точка находится в медиальной оболочке (внутри прилежащего ядра), другая – в вентральном паллидуме, который связан с прилежащим ядром (см. **Паллидум**). В эту систему также входят нейроны поясной коры, формирующей кольцо вокруг мозолистого тела и нейроны орбитофронтальной коры, выделяющие *энкефалины* (см. **Энкефалины** и **Анандамид** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**). Синонимы: «*система подкрепления*», «*система удовольствия*».

*Анатомические зоны мозга, обеспечивающие положительные подкрепления в поведении животных, были обнаружены в 50-е гг. XX в. Джеймсом Олдсом (James Olds) и Питером Милнером (Peter Milner) из Университета Макгилла (США), которые проводили эксперименты с использованием электрической стимуляции мозга (так называемые «электроды удовольствия»). (*В настоящее время считают, что эти области мозга больше связаны с формированием желаний, а не чувства удовольствия*!) Эйфория, порождаемая приёмом наркотиков, также связана со стимуляцией «системы вознаграждения». В экспериментах на животных (крысы, низшие приматы) показано, что наркотическое удо-

вольствие для них предпочтительнее естественных форм стимуляции «системы вознаграждения».

СИСТОЛА. От греч. systole – *стягивание* (сокращение). Ритмически повторяющаяся фаза сокращения сердца, наступающая вслед за его расслаблением (диастолой). Во время систолы желудочки сердца выбрасывают кровь в крупные артерии (аорту и легочный ствол). Систоле желудочков предшествует систола предсердий.

СКАРИФИКАЦИЯ. От лат. scarificare – *надрезать*, *царапать* (англ. scar – *шрам*, *рубец*). Нанесение надрезов, царапин при, например, вакцинации. Выполняется стилетом – скарификатором.

СКВАМОЗНЫЙ. От лат. squama* (англ. squama) – *чешуя*, *кожица*, *шелуха*, *плёнка*. Чешуйчатый. Например, сквамозный лишай.

*Катаракта.

СКИРР. От греч. skirros – *твёрдый*. Фиброзный рак, с преобладанием стромы (соединительной ткани) над раковой тканью, например, одна из форм рака молочной железы. Отличается медленным ростом опухоли.

СКИРРОЗНЫЙ. От греч. skirros – *твёрдый*. Уплотнённый, твёрдый. Термин чаще применяют для характеристики опухолевой ткани, имеющей фибриллярную структуру (в противоположность *медуллярной* структуре).

СКЛЕРА. От греч. sklera – *твёрдая* (skleros – *твёрдый*, *сухой*). Наружная плотная (белочная) оболочка глаза, поддерживающая и сохраняющая его форму и целостность. К склере прикрепляются сухожилия глазодвигательных мышц.

СКЛЕРОЗ. От греч. skleros – *твёрдый*, sklerosis – *затвердевание*, *уплотнение*. Сужение просвета кровеносных сосудов на почве воспаления за счёт разрастания соединительной ткани. Ригидность сосудистой стенки.

СКОТОМА. От греч. skotoma – *темнота*, *мрак*. Изолированная область в пределах поля зрения, в которой зрение ослаблено или полностью отсутствует.

СКРОТУМ. От англ. *scrotum* – *мошонка*. Особый кожно-мышечный мешочек, в котором находятся семенники (яички) и их придатки. Мошонка образуется только у самцов млекопитающих* путём вытягивания всех слоёв брюшной стенки во время выхода семенников из брюшной полости через паховой канал**. Состоит из кожи, мясистой оболочки (сети мышечных волокон), серозной оболочки, покрывающей яички, и фасций мышц, поднимающих яички. Синоним – лат. *coleus*.

*У однопроходных, насекомоядных, отдельных неполнозубых, слонов и китообразных семенники остаются в брюшной полости и у взрослых особей. У человека иногда наблюдается *крипторхизм* (см. **Крипторхизм**).

**Эта анатомическая особенность обусловливает возникновение паховой грыжи (в просторечии, *килы*).

СКУТУЛЫ. От лат. scutula – *корочка*, *щиток* < scutum (scuta) – *щит*. Блюдцеобразные, желтоватые, корочковидные образования на коже, состоящие из грибковых гифов и спор, образующиеся при дерматомикозе (парше) (см. **Флавус**).

СЛАДЖ-ЭФФЕКТ. От англ. sludge – *густая грязь*, *тина*, *ил*. Буквально «заболачивание». При массированной кровопотере гибель организма наступает из-за остановки в тканевых капиллярах эритроцитов («стоящие эритроциты», «болото»), обусловленной защитной реакцией организма от кровопотери. При кровопотере, прежде всего, эритроцитарное «болото» возникает в лёгких. Это явление и называется *сладж-эффектом*. Оно обеспечивается спазмом периферических сосудов и падением артериального давления (поэтому кровь на периферии перестает течь), активацией процесса свёртывания и его распространения, за счёт чего быстро потребляются факторы свёртывания. Если в этот момент перелить кровь (хуже свежую), которая содержит много микросгустков и активированных тромбоцитов, то процесс свёртывания усилится. При этом остатки факторов свёртывания исчезнут в микротромбах, а выпавший в них тромбин начнет распадаться. Через этот механизм тромбы сами себя останавливают.

СМЕГМА. От греч. smegma – *препуциальная смазка* (англ. unguent), а также очищающее средство (притирание или благовоние). Выделения (секрет) препуциальных сальных желёз крайней плоти, скапливающиеся под кожей крайней плоти полового члена (или клитора у женщин), состоящие из кожного сала и слущенных эпителиальных клеток. Существуют данные, показывающие, что в результате бактериального разложения смегмы образуются канцерогены, которые могут быть причиной рака половой сферы у женщин. Поэтому *циркумцизия* (обрезание крайней плоти, принятое у некоторых народов) в условиях недостаточности гигиены играла определённую позитивную роль в сохранении женского здоровья*.

*Эпидемиологические данные распространения *карциномы шейки матки* в странах, где традиционно проводится *циркумцизия*, говорят в пользу этих представлений.

СМЕКТА. От греч. smecticus – *очищающий*. Препарат, использующийся для очистки кишечника перед эндоскопическими вмешательствами.

«СОЛНЕЧНОЕ СПЛЕТЕНИЕ» (лат. Plexus solaris). От греч. plecto – *плету*, *сплетаю*. Самое крупное сплетение симпатического отдела нервной системы у позвоночных, представляющее собой совокупность нервных узлов и ветвей, расположенных в брюшной полости у начала чревной и верхней краниальной брыжеечной артерий. В узлах солнечного сплетения начинаются постганглионарные симпатические волокна, образующие нервные стволы, расходящиеся в виде лучей

(радиально), что и дало образное название – «солнечное». Синоним – *чревное сплетение*.

СОМНАМБУЛИЯ. От лат. somnus – *сон* и ambulare – *подвижный*. Снохождение. Расстройство функций центральной нервной системы, наблюдающееся в любом возрасте, хотя наиболее распространено у детей и молодых людей, характеризующееся способностью выполнять во время сна сложные координированные, но бессознательные действия, например, хождение. Характерна для медленноволновой фазы сна.

СОМНОЛОГИЯ. От лат. somnus – *сон* и logos – *наука*. Научное направление в физиологии, изучающее механизмы сна и его нарушения. Основоположником считается американский ученый Натаниэль Клейтман (родился в России в 1895 г., умер в 1999 г.), открывший фазу быстрого сна. Следует отметить, что первую научную книгу, посвящённую сну, опубликовала в 1890 г. русская исследовательница Мария Манасеина.

СОМАТОМАММОТРОПИН. От греч.* soma – *тело*, лат. mammalis – *грудной* и греч. tropos – *поворот*. Плацентарный лактоген человека (ПЛЧ), секретируется трофобластом. Вызывает периферическую инсулинорезистентность для улучшения снабжения плода глюкозой.

*Византийского греческого языка.

СОМАТОМЕДИНЫ (SM). От греч. soma – *тело* и media – *среда*. Первое* (по времени) название инсулиноподобных факторов роста (IGF-I, или Sm-C) и (IGF-II**, или SmA). Оба имеют близкую молекулярную массу (~7кД, 70 и 67 аминокислотных остатков соответственно), сходный аминокислотный состав и образуются из более крупных предшественников путём протеолиза. Опосредуют действие соматропного гормона на хондроциты и остеоциты.

*Первоначально носили название *сульфатирующего фактора*, поскольку стимулируют включение сульфата в хрящ (синтез хондроитинсульфатов). Затем получили название «*неподавляемой инсулиноподобной активности*» и только позднее были названы *соматомединами*. По структуре факторы сходны с проинсулином и обладают инсулиноподобной активностью.

**Активность IGF-II идентична той, которую по отношению к крысам также называют «активностью, стимулирующей мультипликацию» или «фактором АСМ».

СОМАТОСТАТИН. От греч. soma – *тело*, лат. statio – *стояние, положение* и prote(in) – *белок*. Пептидный гормон, состоящий из 14 аминокислотных остатков впервые обнаруженный в гипоталамусе*. Угнетает синтез гормона роста в гипофизе, чем и было обусловлено его название. Получил также название «*ингибирующий гормон гормона роста*» (ИГ-ГР). Позднее соматостатин обнаружили во многих тканях и, в частности, в дельта-клетках островковой ткани поджелудочной железы, где он паракринным путём угнетает синтез инсулина и глюкагона, предотвращая резкие колебания уровня сахара в крови. Кроме того, соматостатин угнетает перистальтику кишечника и желчного пузыря, а также снижает продукцию пищеварительных соков, подавляя секрецию гастрина, секретина, мотилина, холецистокинина и желудочного ингибиторного полипептида.

Показано, что вещество SOM230, сходное с соматостатином, подавляет выработку фермента, ответственного за повреждение слизистой кишечника после лучевой терапии.

*Соматостатин впервые был выделен английским исследователем R. Guillemin, который получил в 1978 г. Нобелевскую премию за открытие регуляторных пептидов мозга.

СОМАТОТИПЫ. От греч. soma – *тело* и «тип». Типы телосложения, типы конституции (формы тела) человека, сочетающиеся обычно с особенностями характера и психики индивидуума. Наиболее известны две классификации – система немецкого антрополога Эрнста. Кречмера и система английского учёного Уильяма Шелдона. По Кречмеру выделяются три типа телосложения: *пикнический* (пикник), *лептосомный** (астенический) и *атлетический*. Система Шелдона выделяет *эндоморфный*, *мезоморфный* и *эктоморфный* физические типы. Название зависит от того, какой из зародышевых листков (слоёв) эмбриона предпочтительно развит у индивида. Обнаружена связь между соматотипами и склонностью их обладателей к некоторым заболеваниям.

*См. соответствующие статьи.

СОМАТОТРОПНЫЙ ГОРМОН (СТГ, соматотропин). От греч. soma – *тело* и tropos – *поворот*, *направление*. Гормон роста – эффекторный гормон пептидной природы (191 аминокислотных остатков), вырабатываемый ацидофильными клетками передней доли гипофиза (аденогипофиза). В нормальных физиологических условиях секреция СТГ носит эпизодический характер, преимущественно во время глубокого сна. Избыток СТГ в организме до закрытия эпифизов* (эпифизарных хрящей на концах костей) приводит к гигантизму** (*макросомии*), а после закрытия эпифизов – к акромегалии (*аппозиционному* росту костей и *экзостозам*) (см. **Акромегалия**). Недостаток СТГ в детском возрасте приводит к нанизму (см. **Нанизм**). Механизм действия гормона реализуется при участии соматомединов (инсулиноподобных факторов роста, IGF). В клинической практике гормон применяют для лечения *гипофизарной карликовости* (нанизма), а также переломов костей и ожогов. В настоящее время одобрено применение в США лекарственного средства под названием «*нутропин-депо*»***, представляющего собой деградируемые микросферы, содержащие гормон роста. Это препарат пролонгированного действия, инъекционное введение которого проводится всего один раз в месяц, а не ежедневно!

*Закрытие эпифизов вызывается повышением в растущем организме уровня половых гормонов.

**Интересно отметить, что в Библии есть упоминания о *гигантизме* (пример очень высокого роста Голиафа).

***От лат. nutrio – *питать*, *кормить*.

СОМНАМБУЛИЗМ (сомнамбулия). От лат. somnus – *сон*, *дремота* и ambulo – *прохаживаться*, *прогуливаться*. Расстройство сна, включающее сложные двигательные акты. Хождение во сне. Синоним – *лунатизм*.

СОМНИЛОКВИЯ. От лат. somnus – *сон*, *дремота*, loqui – *говорить*, *разговаривать* и -ia – *условия*. Речевая активность во время сна (англ. sleeptalking).

СОМНОЛОГИЯ. От лат. somnus – *сон*, *дремота* и греч. logos – *понятие*, *учение*, *наука*. Направление медицины, изучающее физиологию и патологию сна.

СОПОР. От лат. sopor – *сон*, *оцепенение*. Глубокое расстройство сознания, при котором отсутствует реакции на внешние раздражения (возможны реакции на сильные раздражители), но сохраняется рефлекторная деятельность и возможность психических реакций.

СПАЗМ. От греч. spasmos – *судорога*. Непроизвольное мышечное сокращение, или иначе, судорожное сокращение мышц. Если спазм сопровождается болями, то его называют *крампи*, а в случае чрезмерной выраженности – *конвульсией*.

СПАСТИЧЕСКИЙ. От греч. spasmodes – *конвульсивный*. Характеризующийся спазмом, состоянием увеличенного мышечного тонуса. Например, спастический приступ, спастическая параплегия.

СПАЙК. От англ. spike – *острый выступ, шип*. Потенциал действия нервных клеток.

СПИННБАРКЕЙТ. От нем. Spinnbarkeit – буквально: *неспособность к прядению*. Термин относится к цервикальной (шеечной) слизи, которая в овуляционный период у женщины приобретает вязкую эластичность (тянется).

СПЛАНХНОЛОГИЯ. От греч. splanchna – *внутренности* и logos – *учение*. Раздел анатомии, изучающий пищеварительную, выделительную и дыхательную системы.

СПЛЕНАЛГИЯ. От греч. splen (англ. spleen) – *селезёнка* и algos – *боль*. Боль в области селезёнки. Синонимы: *спленодиния* (от греч. odyne – *боль*).

СПЛЕНОМА. От греч. splen (англ. spleen) – *селезёнка* и oma – *вздутие*. Опухоль селезёнки (в общем смысле её увеличение).

СПЛЕНОМЕГАЛИЯ. От греч. splen (англ. spleen) – *селезёнка* и megas – *большой*. Синоним – *мегалоспления*. Например, увеличение селезёнки застойное, у больных малярией (гиперреактивное увеличение), гемолитическое.

СПЛЕНОПАТИЯ. От греч. splen (англ. spleen) – *селезёнка* и pathos – *страдание*. Общий термин, обозначающий любое заболевание селезёнки.

СПЛЕНЭКТОМИЯ. От греч. splen (англ. spleen) – *селезёнка* и ektome (лат. excision) – *отрезание*. Полное удаление селезёнки.

СПОДОГЕННЫЙ. От греч. spodos – *пыль*, *пепел*, *шлак* и genan – *порождать*. Например, сподогенные тромбы.

СПОНДИЛЕЗ. От греч. spondylos – *позвонок*. Хроническое заболевание позвоночника, характеризующееся дегенеративными процессами в позвонках.

СПОНДИЛИТ. От греч. spondylos – *позвонок* и суффикса «ит», указывающего на воспаление. Воспаление позвоночника или его отделов.

СПОНДИЛОАРТРОЗ. От греч. spondylos – *позвонок* и arthron – *сустав*. Хроническое заболевание межпозвоночных дисков, приводящее к их деформации и дегенерации.

СПОНДИЛОЛИСТЕЗ. От греч. spondylos – *позвонок* и lystes – *сдвиг*, *смещение*. Смещение позвонка, например, назад – *ретроспондилолистез*.

СПОРАДИЧЕСКИЙ. От греч. sporadikos – *рассеянный*, *разбросанный*, *единичный*, *одиночный*. В широком смысле – *незакономерный*, *возникающий от случая к случаю*. Например, спорадический тип заболевания или *спорадический* рак – случайный (не наследственный) рак, возникающий в результате накопления мутаций в генах, регулирующих пролиферацию соматических клеток.

СТАЗ. От греч. stasis – *остановка*, *стояние*, *неподвижность*. В общем смысле *стаз* – это остановка или замедление движения содержимого полых трубчатых органов. В медицинском смысле *стаз* – это прекращение тока крови на ограниченном участке в капиллярах, прекапиллярах и мелких венах, например, *стаз* крови при венозной гиперемии (см. **Гиперемия венозная**).

СТАРЕНИЕ. Предпоследняя стадия процесса непрерывного развития организма, начинающаяся после приобретения зрелых форм и функций и заключающаяся в длительном, сначала медленном, а затем ускоренном угасании и снижении жизненных функций. Старение – процесс универсальный*, сопровождающийся повышением вероятности возникновения заболеваний, иногда фатальных. Другими словами, при старении в организме со временем происходит «что-то», что увеличивает вероятность смерти, т.е. его надёжность и устойчивость неуклонно падают. Поэтому старение можно определить как медленный феноптоз, приводящий к нарушению порядка, почти как при болезни. Но при болезни есть вероятность его восстановления, а при старении – нет. Отсюда старение – это дорога с односторонним движением.

*Считается, что некоторые виды животных умирают без предварительного старения, например, морские птицы фрегаты и альбатросы, двустворчатые моллюски-жемчужницы и красные трубчатые черви, обитатели «чёрных курильщиков».

СТЕАТОЗ. От греч. steatos (stear) – *сало*, *жир* и -osis – *условие*, *состояние*. Жировая дегенерация (ожирение), например, стеатоз печени при диабете II-типа, обычно сопровождающийся общим ожирением организма, спровоцированным постоянным поступлением жира из печени (при избыточном питании – избыточным поступлением глюкозы в кровь из пищеварительного тракта).

СТЕАТОРЕЯ. От греч. steatos (stear) – *сало*, *жир* и rheo – *теку*, *истекаю*. Выделение большого количества жира с фекалиями. Стеаторея характерна для синдрома мальабсорбции, а также для заболеваний поджелудочной железы.

СТЕНОЗ. От греч. stenos – *узкий*, *тесный*. Сужение просвета трубчатых органов, затрудняющее по ним передвижение содержимого. Например, *стеноз* коронарных сосудов (кардиостеноз, или стенокардия), *стеноз* пищевода.

СТЕНОЗИРОВАННЫЙ. От греч. stenos – *узкий*, *тесный*. Суженный, например, стенозированный венечный сосуд.

СТЕНОКАРДИЯ. От греч. stenos – *узкий*, *тесный* и kardia – *сердце*. Заболевание сердца, обусловленное сужением просвета коронарных (венечных) сосудов в результате кардиосклероза (атеросклероза), проявляющееся в виде болевых приступов в области сердца (за грудиной или под лопаткой, иногда с иррадиацией в левую руку) при физических нагрузках или эмоциональных стрессах. Устаревшее название стенокардии – «*грудная жаба*».

СТЕРКОБИЛИН. От лат. stercus – *навоз*, *помет* (кал) и bilis – *желчь*. Пигмент, окрашивающий каловые массы в коричневый цвет.

СТОМАТИТ. От греч. stoma (stomatos) – *рот* и суффикса «ит», указывающего на воспаление. Воспаление слизистой оболочки рта.

СТРАБИЗМ. От греч. strabismos – *косоглазие* (англ. a squinting). Косоглазие – нарушение параллельности зрительных осей обоих глаз; заболевание с нечётким генетическим механизмом. Синоним – *гетеротропия*.

СТРЕСС. От англ. stress – *напряжение*. Состояние, возникающее у человека или животного под влиянием любых сильных воздействий (неблагоприятных стрессогенных факторов – *стрессоров*) и сопровождающееся перестройкой защитных сил организма. Концепция стресса была разработана канадским физиологом Гансом Селье и получила название «Неспецифический адаптационный синдром», который развивается по определённой схеме, состоящей из трёх стадий. Первая стадия стресса – «реакция тревоги» – время мобилизации всех защитных сил организма. Вторая стадия – стадия адаптации (стадия резистентности). И, наконец, третья стадия – стадия истощения, если стресс продолжается. Такой стресс вызывает болезнь, но и сама болезнь также вызывает стресс. Под действием стресса происходят нейрохимические изменения в ЦНС*, как в глубинных её структурах, таких как *гипоталамус*, *базальные ядра*, *стриатум*, *миндалина*, *стволовая часть мозга*, так и в префронтальной области коры головного мозга, в результате которых последняя утрачивает свой контроль над этими архаичными структурами мозга (см. **Префронтальная кора**). С эволюционной точки зрения, главной причиной стресса можно считать постоянную необходимость организма в адаптации, а по Гансу Селье «*адаптационная энергия всех живых существ есть величина конечная*».

*В результате повышения уровня стрессовых гормонов и нейротрансмиттеров, таких как катехоламины, кортизол, нейроэпинефрин и дофамин миндалина вводит ЦНС в состояние готовности к встрече с опасностью, но у человека выключает также «высший командный пункт» – префронтальную кору. В результате на фоне стресса «зашкаливают» эмоции, появляется компульсивность и возникает физический и интеллектуальный ступор. На мышах обнаружено, что при хроническом стрессе, длящемся дни или недели, дендриты принимающих нейронов миндалины увеличивается в размерах, а дендриты принимающих нейронов в префронтальной коре, напротив, уменьшаются. У человека также было обнаружено сокращение объёма серого вещества после длительного и сильного стресса.

СТРЕЧ-РЕЦЕПТОРЫ. От англ. stretch – *вытягивание*, *растягивание*. Легочные рецепторы, чувствительные к растяжению альвеол, связанному с созданием положительного давления. Эти рецепторы эффективно подавляются* анестетиком – γ-оксибутиратом натрия (ГОМК – гамма-оксимасляной кислотой).

*В клинической практике их блокируют при искусственной вентиляции лёгких (при использовании аппарата искусственного дыхания – «легочного протеза»), поскольку при таком типе дыхания грудное давление оказывается противоположным тому, которое наблюдается при естественном (спонтанном) типе дыхания.

СТРИАТУМ. От лат. striae (англ. stria) – *полоска*, *черта*, *бороздка*. Анатомическая структура головного мозга («*полосатое тело*»)*, куда относятся скорлупа, хвостатое ядро и «бледный шар» (см. **Паллидум**). Представляет собой одну из зон базальных ганглиев. Длинные тела стриарных клеток, образующих эту структуру, покрывают от 10 до 30 тыс. шиповидных отростков, поэтому их ещё называют *шипиковыми нейронами*. На одном стриарном нейроне замыкаются тысячи других нейронов (главным образом, корковых нейронов). Считается, что *стриатум* через анатомическую цепь *кора – стриатум – таламус – кора* вовлечен в биологические механизмы отсчета времени, а нейроны стриатума являются так называемыми «таймерами интервалов», позволяющими нам из-

мерять интервалы времени от секунд до нескольких часов. Синоним – *неостриатум*.

*Название дано из-за того, что на разрезе появляется полосатая исчерченность, возникающая из-за наличия тонких пучков миелиновых волокон.

СТРИДОР. От лат. stridor – *шипение*, *свист*, *скрип*, *шум*. Затрудненное шумное дыхание, дыхание с присвистом (дополнительным звуком с музыкальными оттенками), одышка с хрипом при дыхательной обструкции (англ. wheeze, snoring).

СТРИИ. От лат. striae* (англ. stria) – *полоска*, *черта*, *бороздка*. Полосы растяжения на коже, например, стрии, остающиеся у некоторых рожавших женщин на коже живота после беременности.

*Бог ветра у древних славян носил имя *Стрибог*, а ветер они называли «стри». От этого корня образованы такие слова, как *стрела*, *стрежень реки*, *встреча*, *отринуть*, *рыскать*, т.е. слова, означающие движение.

СТРИКТОР. От лат. strictus – *узкий*, *тесный*, *сжатый*. Буквально: «сжиматель». Синоним – *констриктор*.

СТРИКТУРА. От лат. strictura – *сжимание*, *сдавливание*. Сужение просвета трубчатых органов. Синоним – *коарктация*.

СТРУМА. От лат. struma – опухолевидное разрастание желёз внутренней секреции. Чаще термин применяют для обозначения *зоба* – хронического увеличения щитовидной железы. Синонимы: фр. goiter, англ. goitre – *зоб*, лат. gutter – *горло*.

СТРУМЭКТОМИЯ. От «струма», греч. ektos – *наружный* и tome – *рассекаю*. Оперативное рассечение щитовидной железы.

СТУПОР. От лат. stupor – *оцепенение*. Состояние угнетения ЦНС, выражающееся в полном обездвиживании. Особая разновидность ночных кошмаров у взрослых – *сонный ступор* при пробуждении или засыпании, при котором в течение короткого периода времени человек совершенно не может двигаться. Часто такой ступор наступает на фоне ясного сознания. В то же время при этом состоянии могут наблюдаться и пугающие галлюцинации.

СУБИКТЕРИЧНОСТЬ. От лат. sub – *под*, *близ*, *подле* и греч. ikterikos – *желтушный*, *относящийся к желтухе*.

СУБИКУЛУМ. От лат. subicula – *подставка*, *подкладка* (англ. underlayer), *суппорт*. Анатомическая структура мозга, представляющая собой основание гиппокампа (переходная область между парагиппокампальной извилиной и аммоновым рогом гиппокампа).

СУБСТАНЦИЯ ЧЁРНАЯ (substantia nigra). Часть базального ганглия, управляющая стриатумом с помощью продукции нейротрансмиттера дофамина.

СУГГЕСТИЯ. От лат. suggestio – *внушение*, *намёк*. Метод психотерапии, основанный на словесном воздействии на психику человека с лечебной целью. Может проводиться в состоянии бодрствования пациента, или в состоянии гипноза – *гипносуггестия*.

СУБФЕБРИЛЬНЫЙ. От лат. sub – *под*, *близ*, *подле* и febris – *лихорадка* (англ. a fever). Патологическое состояние, при котором температура тела выше нормальной. Субфебрильная температура – 37,0–37,8 С °.

СУПЕРАНТИГЕНЫ. От лат. super – *сверх* и *антигены*. Очень активные антигены, вызывающие бурную и неспецифическую реакцию иммунной системы (запускают продукцию провоспалительных молекул – медиаторов воспаления – цитокинов). Например, такие суперантигены выделяют стафилококки, в частности, золотистый стафилококк (*Staphylococcus aureus*), который часто является причиной грозных патологических состояний, таких как сепсис, синдром токсического шока и эндокардит. Суперантигены обычно называют *бактериальными токсинами*.

СУПЕРОРДИНАТНЫЙ. От лат. super – *над*, *сверх* и ordinatus – *упорядоченный*. Например, *суперординатные цепи управления* в ЦНС. К ним относятся восходящие и нисходящие связи между спинным мозгом и моторными центрами коры.

СХУ. Буквально: «синдром хронической усталости» (аббревиатура – СХУ). Болезнь, названная по основному симптому – *непреходящей усталости*, сопровождающейся мышечной слабостью и болями, потерей памяти и расстройствами сна, приводящими к потере трудоспособности. В течение длительного времени считалось, что заболевание имеет вирусную природу и в 80 % случаев виновниками заболевания являются вирусы герпеса, коксаки, Эпштейна – Барр и цитомегаловирусы. Затем были опубликованы данные в пользу присутствия в крови пациентов, страдающих СХУ, ксенотропного ретровируса лейкемии мышей (XMRV) и политропного ретровируса лейкемии мышей (pMLV), которые обычно обнаруживаются только в организме мышей. Последние исследования, проведенные рядом независимых лабораторий в разных штатах США, опровергли теорию вирусного происхождения СХУ. Синоним – *миалгический энцефаломиелит*.

СФЕРОЦИТОЗ. От греч. sphaira – *шар* и kytos – *клетка*. Анемия, обусловленная патологически изменённой врождённой формой эритроцитов (сфероцитов), в результате чего такие эритроциты задерживаются и разрушаются в ретикулярной ткани селезёнки. Ускоренное разрушение патологически изменённых эритроцитов характерно также для серповидно-клеточной анемии и талассемий (см. **Талассемия**).

СФИГМОГРАФИЯ. От греч. sphygmos – *пульс*, *биение сердца* и grapho – *пишу*. Метод исследования сердечной деятельности, путём измерения кровяного давления в артериях и частоты пульса.

СФИНКТЕР. От греч. sphinkter – *сжиматель*. Запирательный сфинктер (привратник). Вообще сфинктером называют кольцевидную мышцу (constrictor – «*сжиматель*»), замыкающую выходное отверстие полого органа, например, ректальный (анальный) сфинктер (старорусское название *жом*), сфинктер *пилорический* (sphincter pylori), сфинктер *препилорический* (располагается между фундальной и пилорической частью желудка) и *илеоцекальный* сфинктер, регулирующий переход содержимого тонкого кишечника в слепую кишку. Синоним – *констриктор*.

СЫВОРОТОЧНАЯ БОЛЕЗНЬ. Реакция замедленного типа, возникающая на введение в организм сыворотки крови, а также чужеродных сывороточных белков (при серотерапии и серопрофилактике). Причиной является образование иммунных комплексов чужеродных белков с антителами, образующимися против них. Выражается в повышении температуры тела (лихорадка), появлении сыпи, боли в суставах, нарушении пульса и дыхания. Эти симптомы могут сохраняться в течение нескольких лет.

«СЫВОРОТКА ПРАВДЫ». Фармакологическое средство, подавляющего волю человека. Готовится на основе амитала натрия.

ТАБЕС. От лат. tabes – *таяние*, *тление*, *гниение*. Прогрессирующее истощение, ослабление организма. Например, tabes dorsalis – сухотка спинного мозга – прогрессирующий склероз и воспаление задних корешков и столбов спинного мозга, а также периферических нервов, сопровождающиеся атрофией мышц, потерей чувствительности, невралгиями и стреляющими болями. Может быть следствием третичной стадии сифилиса или болезни Дюшенна (см. **Миодистрофия Дюшенна**). Синоним – *сухотка* (устар.), лат. putrefactio (англ. putrefaction – *гниение, разложение*).

ТАКТИЛЬНЫЙ. От лат. tactio – *прикосновение*, *осязание*, *чувство*. Осязательный, относящийся к чувству прикосновения. *Тактильная* чувствительность (*тактильные* рецепторы кожи) – рецепторные механизмы, осуществляющие поверхностную кожную чувствительность.

ТАЛАМУС. От греч. thalamus – *комната*. Зрительный бугор (представляет собой два зрительных бугра, расположенных в каждом полушарии мозга и связанных серой спайкой, в которой проходят пути, соединяющие между собой ядра обоих зрительных бугров).

ТАЛАССЕМИЯ*. От греч. thalassa – *море* и ha(ima) – *кровь*. Наследственная гемолитическая анемия (малокровие). Например, $\beta^{(+)}$-вариант *талассемии* вызывается мутацией, нарушающей сплайсинг β-глобиновой гяРНК. При этом заболевании в первом интроне возникает мутантный сайт сплайсинга.

*Носители *талассемии* впервые были обнаружены в 1925 г. среди жителей средиземноморского побережья, откуда и возникло название.

ТАНАТОЛОГИЯ. От греч. thanatos* – *смерть* и logos – *учение*. Наука о процессах умирания. Раздел медицины и биологии, изучающий причины и механизмы умирания. Под смертью понимают окончательное прекращение всех функций организма и, в первую очередь, функций мозга.

Для человека смерть страшна своей необратимостью, но именно она и делает жизнь сверхценной.

*По имени древнегреческого божества смерти *Таната* – сына Богини Ночи и Бога Кроноса.

От недр Земли и до колец Сатурна
Я жизнь познал и, кажется, недурно.
Из всех ловушек дьявола бежал –
Лишь узел смерти я не развязал!

Эпитафия на могиле Авиценны
в иракском городе Хамадане

ТАНАТОФОРНАЯ ДИСПЛАЗИЯ. От греч. thanatos – *смерть* и phore – *несущий*. Летальная форма врождённой карликовости, характеризующаяся широким спектром отклонений в физическом развитии, таких как *микромелия**, узкая грудная клетка, короткие рёбра, короткие и широкие кости таза, мышечная гипотония и отсутствие рефлексов (арефлексия). Новорождённые вскоре погибают от дыхательной недостаточности. Заболевание вызывается мутациями в определённых сайтах гена FGFR3 (см. **Ахондроплазия** и **Дисплазия**). Синонимы: *танатофорная карликовость*, *летальная карликовость новорождённых*.

*Микромелия. От греч. mikros – *малый* и meleia (melos) – *нога, конечность*.

ТАРГЕТНАЯ ТЕРАПИЯ. От англ. target – *цель, мишень*. Терапия, при которой лекарственные средства доставляются точно в целевой органмишень, в результате чего резко повышается эффективность лечения, и снижаются побочные эффекты.

ТАХИКАРДИЯ. От греч. tacheos – *быстрый*, *скорый* и kardia – *сердце*. Повышенная частота сердечных сокращений, в быту – сердцебиение. Термин обычно применяют для обозначения частоты сердечных сокращений свыше 100 ударов в минуту. Синоним – *тахиритмия*.

ТАХИКРОТИЧЕСКИЙ. От греч. tacheos – *быстрый*, *скорый* и krotos – *удар* (англ. striking). Относящийся к частому пульсу, или вызывающий его.

ТАХИПНОЭ. От греч. tacheos – *быстрый*, *скорый* и pnoia – *дыхание*. Учащённое дыхание (см. **Апноэ** и **Диспноэ**).

ТАХИФИЛАКСИЯ. От греч. tacheos – *быстрый*, *скорый* и phylaxia (phylaxis – *защита*, *иммунитет*, англ. protection). Биологическое явление, обусловленное угасанием ответа на воздействие химического вещества. В клинике – быстрое прогрессирующее снижение лечебного эффекта при повторном назначении лекарственного препарата.

Связано с *десенситизацией* рецепторов, отсутствием свободных рецепторов или уменьшением их числа. Пример тахифилаксии: при повторной стимуляции клеток клубочковой зоны надпочечников с помощью АКТГ ответная секреция альдостерона быстро угасает.

ТЕГУМЕНТ. От лат. tegumentum – *покрышка*, *оболочка*. Образования, находящиеся в среднем мозге. Средний мозг (mesencephali) – наименьшая по объёму часть мозга, содержащая только два ядра: *nucleus ruber* и *nucleus niger* («красное» и «чёрное» ядра).

ТЕКТОРИАЛЬНЫЙ. От лат. tectus (tectum) – *крытый*, *защищённый*. Покровный, относящийся к покровной ткани, мембране.

ТЕКТУМ. От лат. tectum (tego) – *крыша*, *кровля*, *потолок*. Любая плоская структура, покрывающая анатомическое образование, а также средний мозг. Например, зрительный тектум, ретинотектальные связи, тектоспинальный. Синоним – *тегментум* (покрышка) (см. **Тегумент**).

ТЕЛЕАНГИЭКТАЗИЯ. От греч. têlos – *конец*, *хвост*, angeion – *сосуд* и ektasis – *растяжение*, *расширение*. Локальное расширение капилляров и мелких артерий.

ТЕЛЬЦА ЛЕВИ*. Белковые скопления (в виде кластеров), обнаруживающиеся в клетках «чёрной субстанции» (*substantia nigra*) при паркинсонизме (см. **Болезнь Паркинсона**).

*Названы по фамилии немецкого патолога, открывшего их в 1912 г.

ТЕМПОРАЛЬНЫЙ. От лат. temporalis – *временный*. 1. Относящийся ко времени (временной). 2. Височный (*lobus temporalis*), относящийся к виску.

ТЕНДИНИТ. От греч. tenon, лат. tendon – *сухожилие* и суффикса «ит», указывающего на воспаление. Воспаление сухожилия.

ТЕНЗОРЫ. От лат. tendere – *натягивать, напрягать*. Напрягающие мышцы (эректоры).

ТЕНОРЕЦЕПТОР. От греч. tenon (tendon) – *сухожилие* и *рецептор*. Сухожильный рецептор, активирующийся при нагрузке на сухожилие.

ТЕНТОРИАЛЬНЫЙ. От лат. tentorius (tentorium) – *палатка*, *навес*. Относящийся к намёту мозжечка.

ТЕНТОРИУМ. От лат. tentorius (tentorium) – *палатка*. Намёт мозжечка. Соединительнотканная пластинка (навес), отделяющая затылочные доли большого мозга от полушарий мозжечка. Синоним – *мозжечковый намёт*.

ТЕРАНОСТИКА. От сокращённых слов «терапия» и «диагностика». Революционное направление в биомедицине, сочетающее в себе одновременно проводимые диагностику и лечение.

ТЕРМИНАЛЬНЫЙ. От лат. terminalis – *конечный*, *относящийся к концу* (процесса, жизни, заболевания). Например, *терминальная дифференцировка* клеток, когда они окончательно утрачивают способность к пролиферации в нормальных условиях (перитонеальные лейкоциты, ядросодержащие эритроциты птиц, адипоциты).

ТЕСТ НА КАНЦЕРОГЕННОСТЬ. Определение канцерогенности веществ. Обычно применяют два основных теста: 1) индукцию роста фага в лизогенных бактериях и 2) появление мутантов в нелизогенных культурах*. В основе обоих тестов лежит первичное событие, происходящее после повреждения ДНК, – индукция экспрессии генов (бактериальных или индукция фага) (см. **SOS-ответ** в разделе **«Микробиология и вирусология»**).

*Этот подход лежит в основе известного теста Эймса на канцерогенность.

ТЕТАНИЯ*. От греч. tetanos – *напряжение*, *оцепенение*, *судорога*. Длительные, болезненные и очень сильные сокращения скелетных мышц – судороги, при некоторых патологических состояниях, например, при дефиците паратгормона (см. соответствующую статью). Основной причиной возникновения тетании при дефиците паратгормона является резкое снижение уровня кальция в крови до 4,5–5,0 мг % (при норме 9,0–11 мг %).

*Описаны случаи тетании, при которой мышцы ломают собственные кости.

ТЕТАНУС. От греч. tetanos – *судороги*, *конвульсивное напряжение*, *оцепенение* (англ. convulsive tension). Сильное и длительное сокращение мышечного волокна или всей мышцы, если на них действуют ритмические раздражения с такой частотой, что их эффекты суммируются (другими словами, *тетанус* – это суммация одиночных раздражений, тонические спазмы). Различают зубчатый и гладкий тетанус. Сердечная мышца (миокард), в отличие от скелетных мышц, не может отвечать на частые раздражения суммацией одиночных сокращений; она, как функциональный синцитий, реагирует сокращением всех волокон по закону «все или ничего».

Судороги характерны для столбняка. Вызываются инфекционным агентом – столбнячной палочкой *Clostridium tetani*, вырабатывающей нейротропный токсин *тетаноспазмин*, поражающий ЦНС. Судороги могут быть вызваны и другими ядами, например, стрихнином (токсический *тетанус*).

ТЕТРОДОТОКСИН. От греч. tetra – *четыре* и toxikon – *яд*. Специфический блокатор натриевых каналов. Агент, приводящий к *альтерации* нервного волокна (от лат. alteratio – *изменение*) под воздействием внешнего повреждающего фактора.

ТИГМЕСТЕЗИЯ. От греч. thigma – *прикосновение* (англ. touch) и aisthesis – *чувствительность*. Осязательная чувствительность.

ТИМОЗИН. От лат. thymus – *тимус* и enzyme – *фермент*, *закваска*. Гемопоэтический фактор роста, вырабатываемый тимусом, и действующий на клетки-предшественники (см. **Эпикард**).

ТИМПАНИЧЕСКИЙ ЗВУК. От названия греческого ударного музыкального инструмента – *тимпан*. Звук, выявляемый при *перкуссии*.

ТИМУС (thymus). От греч. thymos – *бородавчатый нарост* (англ. warty excrescence). Лимфоидный, раздвоенный по форме орган*, расположенный в верхне-переднем средостении позади грудины. Тимус резко увеличивается в размерах после рождения. Необходим для нормального развития иммунной системы (место образования и «воспитания» Т-лимфоцитов). После окончания пубертатного возраста начинается инволюция органа и замещение лимфоидной ткани на жировую ткань (формируются *адипоциты*). Синонимы: *тимусная железа*, *вилочковая, зобная или загрудинная железа*.

*Обычно состоит из двух неодинаковых частей, соединённых общей соединительно-тканной капсулой. Соединительная ткань разделяет также части органа на дольки 0,5-2 мм, содержащие мозговое и корковое вещество. В тимусе клетки, образующие его строму, имеют эпителиальное происхождение (см. статью **Стромальные клетки**).**ТИНКТУРА.** От лат. tinctura – *настойка*. Спиртовая или водно-спиртовая настойка (вытяжка) лекарственного вещества.

ТИННИТУС. От лат. tinnitus – *звон*, *бряцанье* (tinnito – *звенеть*). Медицинский термин, обозначающий звон в ушах, возникающий, например, при токсических поражениях организма, при гипертонии и нарушении базилярного кровообращения при шейном остеохондрозе.

ТИРЕОГЛОБУЛИН. От греч. thyroidea – *щитовидная железа* и лат. globulus – *шарик* (глобулины – простые белки). Белок с мол. массой 670 кДа – основной компонент коллоида фолликулов щитовидной железы, являющийся главным молекулярным депо йода (в виде йодированных остатков аминокислоты тирозина).

ТИРЕОТОКСИКОЗ. От греч. thyreos – *щит* (thyreoeides – *щитовидный*) и toxikon – *яд*, *отравление*. Патологическое состояние организма, вызванное заболеванием щитовидной железы и обусловленное повышением её функции (избыточным количеством тиреоидного гормона). Часто вызывается эмоциональным стрессом.

ТИРЕОТРОПНЫЙ ГОРМОН. От греч. thyreos – *щит* (thyreoeides – *щитовидный*) и tropos – *поворот*. Гликопротеиновый гормон передней доли гипофиза, повышающий распад тиреоглобулина и выход тиреоидных гормонов из их депо в железе в кровь. Усиливает также поступление йода в клетки щитовидной железы и синтез тиреоидных гомонов, вызывает увеличение числа железистых клеток щитовидной железы. Выделение тиреотропных гормонов регулируется ядрами гипоталамуса. Синонимы: *тиротропин*, *тироидстимулирующий гормон*.

ТИРОКАЛЬЦИТОНИН. От греч. thyreos – *щит*, «кальций», tonus – *напряжение* и prote(in) – *белок*. Полипептидный гормон, секретируемый парафолликулярными клетками щитовидной железы и вызывающий гипокальциемию за счёт уменьшения резорбции остеокластами костной ткани.

ТИРОКСИН. От греч. thyreos – *щит*. Тиреоидный гормон щитовидной железы, образующийся в клетках фолликулов и накапливающийся в форме комплексного соединения с белком *тиреоглобулином* (йодированные остатки аминокислоты *тирозина*). При гидролизе специальной протеиназой тирозин высвобождается и конденсируется в эпителиальных фолликулярных клетках в *тироксин*, который поступая в кровь, связывается с белками-переносчиками – α-глобулинами плазмы крови. Такие же комплексы образует и другой гормон *трийодтиронин*. В тканях тиреоидные гормоны превращаются в *трийодтироуксусную* кислоту, активирующую окислительные процессы в митохондриях. Синонимы: 3,3′,5,5′-*тетрайодтиронин*, (T_4).

ТИРОЛИБЕРИН. От греч. thyreos – *щит* и liber – *свободный*. Нейрогормон гипоталамуса, способствующий освобождению тиреотропных гормонов. Синоним – *тиреотропин-рилизинг-гормон*.

ТИФЛИТ. От греч. typhlos – *слепой* и суффикса «ит», указывающего на воспаление. Воспаление слепой кишки.

ТКАНЕВЫЕ ГОРМОНЫ. Иначе, *гистогормоны* (см. **Гистогормоны**). Гормоноподобные вещества, обладающие паракринным, а возможно и эндокринным механизмом действия. К ним относятся *простагландины*, *простациклины* и *тромбоксаны*. Обнаружено, что сердце также вырабатывает полипептид, стимулирующий выведение почками натрия, и получивший название *предсердный натрийуретический фактор*, а почки вырабатывают гормон под названием *ренин* (от ren – *почка*) с протеазной активностью, который превращает *ангиотензиноген* (α2-глобулин, синтезируемый в печени) в декапептид *ангиотензин* I. Под действием следующей пептидазы, содержащейся в крови или лёгких и называемой *ангиотензин превращающим ферментом* (АПФ), декапептид превращается в октапептид – *ангиотензин* II.

ТОКОЛОГИЯ. От греч. tokos – *роды* и logos – *наука*. Наука о проведении родов, акушерство.

ТОКСЕМИЯ. От греч. toxikon – *яд* и haima – *кровь*. Нахождение токсинов в крови, поступивших извне или образовавшихся в самом организме.

ТОКСИКОЗ. От греч. toxikon – *яд* и -osis – *состояние*. Явление общего отравления организма, например, *токсикоз* беременных.

ТОКСОПЛАЗМОЗ. От греч. toxon – *арка*, *дуга*, *лук* (оружие), plasma – *нечто оформленное* и -osis – *состояние*. Паразитарное заболевание, вызываемое простейшими организмами рода токсоплазма, например, *Toxoplasma gondii* (внутриклеточными паразитическими амёбами), клетки которых имеют вид полумесяца, откуда и возникло название. Токсоплазмы передаются человеку от животных (преимущественно кошек). Клинические проявления заболевания многообразны, но

главными являются *хориоретинит** и *увеит**. Заболевание распространено практически во всём мире**. Представляет смертельную угрозу для пациентов, страдающих различными иммунодифицитными синдромами, включая СПИД. Установлено, что мыши, заражённые токсоплазмой, «плохо убегают» от кошки («эффект бесстрашия») и, тем самым, паразит с большим успехом передаётся кошке. Считается также, что токсоплазмы и их цисты, попавшие в мозг, «переделывают» и психику заражённого человека. Это один из примеров удивительного биологического феномена, когда паразит может управлять хозяином. Оказалось, что паразит, даже после полного излечения, каким-то образом оказывает долговременное влияние на поведение грызунов и, возможно, человека (см. **Токсоплазма**).

*Воспаление сосудистой оболочки сетчатки глаза (от греч. chorion – *оболочка* и лат. retina – *сетка*) и глазного яблока (лат. uveo – *быть мокрым*, *влажным*).

**Носителями токсоплазм являются почти треть человечества. Показано, что почти 25 % взрослых американцев уже заражены *Toxoplsma gondii* с бессимптомным или лёгким течением заболевания. В то же время паразит способен вызывать врождённые дефекты головного мозга и глаз у детей при заражении им беременных женщин, а также спонтанные аборты.

ТОЛЕРАНТНОСТЬ. От лат. tolerantia – *терпимость* < tolero – *переносить*, *терпеть*. В общем смысле – ослабление эффектов воздействия токсических соединений на организм (привыкание). Наиболее частой причиной толерантности является увеличение активности ферментов, обезвреживающих токсины (хотя есть и другие причины). Выделяется также *иммунологическая толерантность*, т.е. неспособность организма в ответ на контакт с чужеродным агентом, действующим как антиген у других людей, образовывать антитела. Толерантность может возникнуть при воздействии на организм очень больших доз антигена. Толерантность к компонентам собственного организма основана на приобретаемой ещё до рождения способности отличать «своё» от «чужого». Такая толерантность контролируется клетками Т-супрессорами. Изучение аллофенных мышей показало, что иммунологическая толерантность – это явление в значительной степени обусловленное процессами эмбрионального развития, а не просто выражение генотипа животного (см. **Аллофенность** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**). Синонимы: *иммунологический паралич*, *иммунологическая* «*неотвечаемость*».

ТОЛЕРОГЕНЫ. От лат. tolerantia – *терпимость* и греч. genan – *порождать*. Антигены, вызывающие при определённых условиях введения специфическую толерантность организма.

ТОМОГРАФИЯ. От греч. tomos – *часть*, *слой* и grapho – *пишу*. Метод послойного рентгеновского сканирования тела (органов) с затенением всех слоёв, кроме слоя, необходимого для визуализации. Существуют несколько типов томографии: 1. Компьютерная томография (CT). 2. Позитронно-эмиссионная томография (PET). 3. Одиночных фотонов эмиссионная компьютерная томография (SPECT). Синонимы: *планография* (planography), *планиграфия* (planigraphy), *стратиграфия*, *ламинография*, *рентгенотомография*, *биотомия*.

ТОНЗИЛЛИТ. От лат. tonsilla – *миндалевидные железы* и суффикса «ит», указывающего на воспаление. Воспаление небных миндалин различной этиологии.

ТОНЗИЛЛЯРНЫЙ. От лат. tonsilla – *миндалевидные железы*. Относящийся к небной миндалине (скоплению лимфоидной ткани).

ТОНУС. От лат. tonus < греч. tonos – *напряжение*. 1. Жизненная активность (высокий жизненный тонус). 2. Напряжение в мышечной системе (мышечный тонус). 3. Длительное возбуждение нервной системы.

ТОПИЧЕСКАЯ ДИАГНОСТИКА. От греч. topos – *место*. Диагностика, устанавливающая точное место, в котором произошло нарушение, обусловленное каким-то заболеванием. В настоящее время осуществляется с помощью новых томографических технологий (например, ядерно-магнитно-резонансной томографии), позволяющих увидеть тонкие структуры внутренних органов, как в анатомическом атласе.

ТОРАКАЛЬНЫЙ. От лат. thorax (thora-kos) – *грудная клетка* – (англ. chest). Грудной, относящийся к грудной клетке (полости), верхняя часть туловища, например, грудной отдел тела.

ТОРАКОТОМИЯ. От греч. thorax – *грудная клетка* (англ. thorax, chest, breasts) и греч. tomê – *разрезаю*. Операция вскрытия грудной клетки (полости) для хирургического доступа к расположенным в ней органам.

ТОРПИДНЫЙ. От англ. torpid – *оцепенелый, вялый, не реагирующий*. 1. Характеристика течения болезни, тяжело поддающейся лечению. 2. В зоологии – находящийся в спячке.

ТРАБЕКУЛЫ. От лат. trabeculae – *перемычка* < trabalis (trabs) – *брус*, *балка*. 1. Соединительнотканная перемычка, отходящая от капсулы органа. Трабекулы делят паренхиму органа на доли, например, трабекулы-перегородки в лимфатических узлах. 2. Перегородки (перекладины) губчатого вещества кости. Пример использования термина – *трабекулярная* мышца сердца.

ТРАНКВИЛИЗАТОРЫ. Так называются успокаивающие вещества, применяемые при функциональных расстройствах психики (неврозах) у человека. Термин имеет необычную историю. Он «родился» в 1957 г. в знаменитом лондонском Бедламе – больнице для психических больных, где

буйных пациентов привязывали к специальному креслу, носившему название «транквилизатор» (от лат. tranquillare – *успокаивать*). Впоследствии, когда были синтезированы лекарства, заменившие кресло «транквилизатор», они и получили соответствующее название.

ТРАНСКОБАЛАМИН. От лат. trans – *через*, *сквозь* и «кобаламин» (витамин B_{12}). Витамин B_{12}-связывающий глобулин – белок фракции α_1-глобулинов плазмы крови у человека и млекопитающих.

ТРАНСКОРТИН. От лат. trans – *через*, *сквозь*, cortex – *кора* (надпочечников) и prote(in) – *белок*. Кортизол-связывающий α_1-глобулин.

ТРАНСМИТТЕРЫ. От лат. transmittere (trans-mitto) – *передавать*, *посылать*, где trans – *через*, *за*, *по ту сторону* и mitto – *посылать*. Химические передатчики сигналов в синапсах (см. **Медиаторы**).

ТРАНСПЛАНТАТ. От лат. transplantare – *пересадка* < transplanto – *пересаживать*. Орган или фрагмент ткани, а также клеточный материал, не связанные с организмом донора и используемые для пересадки в организм реципиента с терапевтической целью (см. также **Графт**). Примеры: аллогенный (аутогенный) трансплантат, кожный трансплантат, периостальный (надкостничный) трансплантат.

ТРАНСПЛАНТАЦИОННЫЕ АНТИГЕНЫ. Антигены клеточной поверхности, контролируемые главным комплексом гистосовместимости (МНС), которые приходится учитывать при трансплантации клеток, тканей и органов.

ТРАНСПЛАНТАЦИЯ. От лат. transplantare – *пересаживать*. Пересадка тканей и органов по медицинским показаниям с целью приживления или с иной целью*. В зависимости от того, взят ли трансплантат от того же или от другого организма, различают следующие типы трансплантации: 1. *Аутотрансплантация*, или *аутопластическая трансплантация* (пересадка тканей в пределах одного организма). 2. *Гомотрансплантация* (пересадка в пределах одного вида организмов). 3. *Гетеротрансплантация, или ксенотрансплантация* (*ксенопластическая трансплантация*) (пересадка ткани от организма другой систематической группы, т.е. пересадка между видами)**. При пересадке органов возникают три сложно преодолимых препятствия (порога): 1. Сверхострое отторжение, происходящее в течение первых минут или часов после пересадки органа. 2. Острое сосудистое отторжение. 3. Отторжение на уровне клетки.

*У растений *трансплантация* называется *прививкой*.

**Ксенотрансплантация – пересадка между чужеродными организмами (между родами). *Органоксенотрансплантация* (от греч. xenos – *чужой*). С целью омоложения партийной элиты в СССР под руководством советского Франкенштейна – Ильи Ивановича Иванова – проводили пересадку обезьяньих половых желёз заинтересованным лицам. Затем были опыты профессора Хью и профессора Томаса Старцла (США, 1960-е гг.) по пересадке обезьяньей «дикой» почки (павиана) нуждающимся пациентам с почечной патологией, однако больные погибали почти сразу из-за того, что такие почки выделяли очень много мочи. Затем последовали опыты по пересадке ксено-β-клеток от кроликов и свиней человеку, пересадки печени от обезьян и свиней человеку.

ТРАНСПЛАНТАЦИЯ. От лат. transplantare – *пересадка* (лат. trans – *через* и planta – *растение*). Перемещение (пересадка) любых органов, тканей или клеток из одного организма в другой по медицинским показаниям или с экспериментальными целями. Синоним – *имплантация*.

ТРАНССУДАЦИЯ. От лат. trans – *через*, *сквозь* и sudare – *сочиться*. Просачивание жидкости через стенки сосудов в ткани, а также стенки полых органов в полость. Например, транссудация слизистой жидкости через плоский эпителий влагалища при сенсорном или психогенном возбуждении у женщин. Синоним – *экссудация* (выпот).

ТРАХЕЯ. От греч. tracheia* – *дыхательное горло*. Часть дыхательных путей, расположенная между гортанью и главными бронхами. В стенке трахеи располагаются хрящевые полукольца, соединённые связками.

*Изначально tracheia arteria – *грубая артерия*, где слово arteria возникло от aër (air – *воздух*). Связано это с представлениями древних греков, которые думали, что артерии – это каналы для воздуха.

ТРАХЕИТ*. От греч. tracheia – *дыхательное горло*. Воспаление слизистой оболочки трахеи.

*Суффикс «ит» указывает на *воспаление*, например, бурсит, тонзиллит, гастрит, колит и т.д.

ТРАХЕОТОМИЯ. От греч. tracheia – *дыхательное горло* и tomê – *разрезаю*. Вскрытие трахеи, например, при дифтерии.

ТРАХОМА. От греч. trachys – *шероховатый* и oma – *вздутие*. Хроническое инфекционное заболевание глаз, приводящее к слепоте, в результате помутнения хрусталика, рубцовых изменений конъюнктивы и деформаций глаз. Заболевание известно с античных времён и вызывается риккетсиями рода *Chlamidozoon*. Обычно заражение происходит при непосредственном контакте с больным человеком ещё в детстве, нередко от матери (не исключено и влияние мух). В настоящее время трахома встречается только на Среднем Востоке, в Египте, а также в других районах Африки и Азии. Трахома – это болезнь, связанная с грязью.

ТРЕМАТОДОЗЫ. От греч. trematodes – *снабжённый присосками* и osis – *состояние*. Глистные заболевания (инвазии), вызываемые любыми паразитическими плоскими червями дигенетически-

ми *трематодами* (см. **Дигенный** и **Трематоды** в разделе **«Зоология»**). Синоним – *дистоматозы** (дистомиазис).

*Раньше дигенетических трематод классифицировали как *Distoma* (*Distomum*) – буквально: с двумя ртами (из-за наличия двух присосок).

ТРИГГЕР. От англ. trigger – *устройство*, переключающееся скачком из одного состояния в другое. Спусковой крючок, пусковой физиологический механизм.

ТРИЗМ. От греч. trismos – судорожное сжатие челюстей, вследствие тонического сокращения жевательных мышц. Первый признак столбняка.

ТРИПСИН. От греч. thrypsis – *разжижение*. Протеаза (протеиназа) сока поджелудочной железы. Активность может быть подавлена ингибитором трипсина из сои – SBTI.

ТРИХРОМАТИЯ (трихромазия). От лат. tri – *три* и греч. chroma – *цвет*. Нормальное цветовое зрение. *Трихроматы* – люди с нормальным цветовым зрением, которые различают цвета, полученные смешением тонов трёх основных участков видимого спектра: красного, зелёного и синего. Определяется эта способность наличием в сетчатке глаза соответствующих светочувствительных элементов (см. **Дальтонизм**, **Дейтеранопия**, **Дихромазия** и **Протанопия**).

ТРОМБ. От греч. thrombos – *сгусток*. Сгусток свернувшейся крови, закупоривающий просвет кровеносного сосуда.

ТРОМБАНГИИТ. От греч. thrombos – *сгусток*, angeion – *кровеносный сосуд* (англ. vessel) и суффикса «ит», указывающего на воспаление. Воспаление внутренней оболочки сосудистой стенки (интимы) сопровождающееся образованием тромбов.

ТРОМБОАРТЕРИИТ. От греч. thrombos – *сгусток*, лат. arteria – *кровеносный сосуд, несущий кровь от сердца* и суффикса «ит», указывающего на воспаление. Воспаление артерий с образованием тромбов.

ТРОМБОЗ. От греч. thrombos – *сгусток*. Процесс образования тромба, тромбирование кровеносных сосудов. Вызывает инфаркт тканей, питаемых тромбированным сосудом. Например, коронарный тромбоз – закупорка венечных артерий. Синоним – *клоттинг* (от англ. clotting < clot – *комок*, *сгусток*, *свернувшаяся кровь*, *тромб*) – *тромбообразование*.

ТРОМБОКИНАЗА. От греч. thrombos – *сгусток*, kinema – *движение* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Фактор фосфолипопротеидной природы, «активатор протромбина», выделяющийся при разрушении тромбоцитов или тканей (см. **Тромбопластин**) и превращающий белок *протромбин* в фермент *тромбин*. Тромбин расщепляет растворённый в плазме фибриноген, превращая его в нерастворимый белок фибрин, волокна которого формируют основу тромба.

ТРОМБОКЛАСТИЧЕСКИЙ. От греч. thrombos – *сгусток* и klastos (klasis) – *сломанный*. Растворяющий тромб. Синоним – *тромболитический*.

ТРОМБОЛИЗИС. От греч. thrombos – *сгусток* и lysis – *растворение*. Растворение тромба. Синоним – *тромбоклазис*.

ТРОМБОН. От греч. thrombos – *сгусток*. Совокупность циркулирующих в крови тромбоцитов и их предшественников – *мегакариоцитов*.

ТРОМБОПЕНИЯ. От греч. thrombos – *сгусток* и penia – *бедность*, *скудность* (англ. poverty). Патологическое состояние, при котором снижено содержание тромбоцитов в периферической крови (см. **Тромбоцитопения**).

ТРОМБОПЛАСТИН. От греч. thrombos – *сгусток* и plastos – *вылепленный*. Фактор свёртывания крови *фосфолипопротеидной* природы, присутствующий в тканях (*тканевой* тромбопластин), тромбоцитах (*тромбоцитарный* тромбопластин) и лейкоцитах. Необходим для превращения *протромбина* в *тромбин*. Синонимы: *тромбокиназа, активатор протромбина* (см. **Тромбин** и **Тромбокиназа**).

ТРОМБОПОЭТИН. От греч. thrombos – *сгусток* и poiesis – *сотворение*, *творчество*. Регуляторный гликопротеин – гормон тромбообразования (*тромбоцитопоэза*). Вырабатывается в почках и действует на предшественники мегакариоцитов.

ТРОМБОСПОНДИНЫ. От греч. thrombos – *сгусток*, лат. sponda – *подножие*, *ложе* и греч. protein – *белок*. Гликопротеиды, содержащиеся в α-грану-лах кровяных пластинок (тромбоцитов). Белки из группы *тромбоспондинов*, например, TSP-2 препятствуют росту кровеносных сосудов.

ТРОМБОСТАЗ. От греч. thrombos – *сгусток* и stasis – *остановка*. Остановка циркуляции крови вследствие тромбоза сосуда.

ТРОМБОСТЕНИН. От греч. thrombos – *сгусток* и stenos – *узкий*, *тесный*. Белок тромбоцитов, способный подобно актомиозиновому комплексу сокращаться за счёт энергии АТФ. Принимает участие в процессе ретракции тромба, благодаря чему края раны стягиваются, что облегчает «выдвижение» в рану соединительнотканных клеток (фибробластов).

ТРОМБОТИЧЕСКИЙ. От греч. thrombos – *сгусток*. Относящийся к тромбозу, вызванный тромбозом или сопровождающийся тромбозом.

ТРОМБОФЛЕБИТ. От греч. thrombos – *сгусток*, phlebos – *вена* и суффикса «ит», указывающего на воспаление. Воспаление вен, сопровождающееся образованием венозных тромбов.

ТРОМБОЦИТЕМИЯ. От греч. thrombos – *сгусток*, kytos – *клетка* и haima – *кровь*. Увеличение количества тромбоцитов, циркулирующих в крови. Синоним – *тромбоцитоз*.

ТРОМБОЦИТОПАТИЯ. От греч. thrombos – *сгусток*, kytos – *клетка* и pathos – *страдание*. Любое нарушение процесса свёртывания крови, обусловленное дисфункциями тромбоцитов.

ТРОМБОЦИТОПЕНИЯ. От греч. thrombos – *сгусток*, kytos – *клетка* и penia – *скудость*, *бедность*. Патологическое снижение содержания тромбоцитов, циркулирующих в крови (меньше 60 тыс. в 1 мкл). Сопровождается *геморрагическим диатезом* (повышенной кровоточивостью).

ТРОМБОЦИТОПЕНИЧЕСКАЯ ПУРПУРА. От греч. thrombos – *сгусток*, kytos – *клетка* и penia – *скудность*, *бедность*. Мелкие точечные кровоизлияния из капилляров (см. **Петехии** и **Пурпура**).

ТРОМБОЦИТЫ. От греч. thrombos – *сгусток* и kytos – *клетка*. Клеточные фрагменты в виде пластинок, образующиеся при разрушении мегакариоцитов костного мозга (до 1 000 пластинок из одной клетки) при участии *тромбопоэтина* (см. **Грануломер** и **Гиаломер** в разделе «**Клеточная биология**»). Гранулы тромбоцитов (α-гранулы) содержат белки, аналогичные плазменным: фибриноген, факторы свёртывания V и VIII, фибронектин, альбумин, калликреин, тромбоспондин и α2-антиплазмин, а также специфические тромбоцитарные белки: тромбоцитарный фактор 3, фактор пластинок 4 (антигепарин), β-тромбоглобулин и фактор роста PDGF. Тромбоциты также способны выделять арахидоновую (эйкозотетраеновую) кислоту и превращать её в *тромбоксаны* – факторы агрегации тромбоцитов. Тромбоциты играют ключевую роль в процессе свёртывания крови (образовании тромба) при закупорке ран. Синоним – *кровяные пластинки* (англ. platelets).

ТРОМБОЭМБОЛИЯ. От греч. thrombos – *сгусток*, emballo – *вталкиваю*, *вбрасываю*. Закупорка сосуда (эмболия) тромботическими массами при отрыве и переносе тромба (см. **Эмболия**).

ТУБЕРАЛЬНЫЙ. От лат. tuber (tuberis) – *нарост*, *шишка*, *горб*. Бугровый, относящийся, например, к серому бугру гипоталамуса.

ТУБЕРКУЛА. От лат. tubercula – *бугорок* < tuber – *бугор*. Небольшое плотное возвышение на поверхности органа, слизистой оболочки или кожи.

ТУМИДНЫЙ. От лат. tumidus – *вздутый*, *раздувшийся*, *разбухший*. Отёчный. Набухший за счёт отёка, гиперемии и застоя крови и тканевой жидкости. Синоним – *тургидный*.

ТУРГИДНЫЙ. От лат. turgidus – *опухший*, *набухший*, *налитой*. Отёчный. Похожий на состояние тургора (см. **Тургор** в разделе «**Общая биология и экология**»). Синоним – *тумидный*.

УВЕАЛЬНЫЙ. От лат. uveo – *быть мокрым*, *влажным*. Например, увеальный тракт глаза.

УЛЬНАРНЫЙ. От лат. ulna – *локоть*. Часть руки от локтя до пальцев.

УМБИЛИКУС. От лат. umbilicus – *пуповина* (греч. omphalos – *пупок*). Пуповина.

УРГЕНТНЫЙ. От позднелат. urgens – *неотложный* (urgere – *не упускать*). Например, *ургентная диагностика* – диагностика с высокой степенью разрешения, использующая различные лучевые методы исследования, такие как компьютерная томография, ядерно-магнитно-резонансная томография, ультразвуковая диагностика и т.д., сопровождаемые компьютерными методами анализа и расшифровки получаемых данных. *Ургентное состояние* – состояние больного, требующее неотложной медицинской помощи.

УРЕОТЕЛИКИ. От греч. ur(on) (лат. urina) – *моча* и англ. tail – *конец*, *хвост*. Организмы, у которых конечным («хвостовым») продуктом азотистого обмена является мочевина. К *уреотеликам* относится и человек.

УРИКОТЕЛИКИ. От англ. uric (acid) – *мочевая кислота* и tail – *конец*, *хвост*. Организмы (птицы, земноводные, рептилии), у которых конечные («хвостовые») продукты азотистого обмена выводятся в виде мочевой кислоты. У млекопитающих и низших приматов мочевая кислота гидролизуется при участии *уриказы* до *аллантоина* – соединения, хорошо растворимого в воде (см. **Аммониотелики**).

УРТИКАРНАЯ СЫПЬ. От лат. urtica – *крапива* < urticula – *пузырь, мешочек*. Крапивница.

ФАБЕЛЛА. От лат. faba – *боб*. Сесамовидная* кость, расположенная в сухожилиях икроножной мышцы.

*От лат. sesamum – *кунжут* (сезам).

ФАВЕЯ. От лат. favus (faveolus) – *ямка* (пчелиные соты, англ. a honeycomb). Пятно на глазном дне, место скопления зрительных рецепторов – палочек, появляющееся в процессе эволюции впервые у приматов, имеющих заглазничную перегородку, которая стабилизирует глаз, в результате чего зрение становится более острым. Считается, что вместе со стереоскопическим и трихроматическим* зрением, появление фавеи резко улучшило зрение у наших далёких предков и обеспечило их выживание в условиях резкого сокращения площадей лиственных лесов.

*Трихроматия обеспечивала более эффективный поиск пищи – зрелых фруктов. Кроме того, у многих тропических растений листья красного цвета лучше подходят в пищу.

ФАВИЗМ. От ит. favismo < faba – *боб* (от названия конских бобов *Vicia faba*). Заболевание, распространённое в основном у представителей народов Средиземноморья. Известно с древности*, возникает у индивидуумов (чаще у мужчин) с генетически обусловленным дефицитом эритроцитарной глюкозо-6-фосфат дегидрогеназы** (Г6ФД), при употреблении в пищу бобовых, например, конских бобов *Vicia faba*. Характеризуется упадком сил, высокой температурой, анемией, болями в животе, рвотой и заканчивается коматозным состоянием. Нередко *фавизм* смертелен. Синоним – *анемия примахиновая* (от англ. primaquine < primakwin – *примахин* – синтетический хининовый антималярийный препарат***) (см. также **Латиризм**).

*Пифагорейцы и фламины-диалахи (жрецы в Древнем Риме) издревле воздерживались от употребления в пищу конских бобов (faba abstinere).

**Фермент необходим для стабилизации мембраны эритроцитов, и при его отсутствии она становится неустойчивой к действию некоторых соединений (в данном случае этими веществами являются *фитогемагглютинины*).

***Интересно, что люди, склонные к фавизму, невосприимчивы к малярии, особенно вызываемой *Plasmodium vivax*. Именно поэтому малярия повысила частоту носителей дефектного гена Г6ФД в Средиземноморье до 20 %.

ФАВУС. От лат. favus (англ. a honeycomb) – *пчелиные соты*. Хроническое инфекционное грибковое заболевание волосистой части головы, кожи или ногтей. Вызывается дерматофитами родов *Trichophyton* и *Microsporum*. Синонимы: *серпиго* (serpigo), *дерматофития*, *дерматомикоз*.

ФАКОМАЛЯЦИЯ. От греч. phaco – *хрусталик* и malakia – *размягчение*. Размягчение хрусталика.

ФАКОЭМУЛЬСИФИКАЦИЯ. От греч. phaco – *хрусталик* и лат. emulsus – *выдоенный*. Метод ультразвукового разрушения и аспирации (отсасывания) хрусталика при катаракте. Заменяет *факолиз* – метод хирургического удаления хрусталика.

ФАКТОР АНТИГЕМОФИЛИЧЕСКИЙ. Его недостаточность приводит к развитию классической гемофилии (гемофилии А) у мужчин, связанной с половой Х-хромосомой рецессивной патологией свёртывания крови. Синонимы: *антигемофилический глобулин А, фактор VIII, акселератор конверсии протромбина*.

ФАКТОР, ИНДУЦИРУЕМЫЙ ГИПОКСИЕЙ (HIF – Hypoxia Inducible Factor). Транскрипционный фактор, управляющий экспрессией ряда белков, связанных с адаптацией организма к гипоксии.

ФАКТОР КАСТЛА*. Белковый фактор (мукопротеид), секретируемый цервикальными клетками желез слизистой оболочки желудка и облегчающий всасывание витамина B_{12} (цианкобаламина) из кишечника. При пернициозной анемии (злокачественной анемии) наблюдается дефицит фактора Кастла. В слюне содержится тождественный фактор, названный *апоэритеином*. Синонимы: *внутренний фактор Кастла* (Castle's intrinsic factor, intrinsic factor), *гастромукопротеид*.

*От имени американского гематолога Castle W., выделившего этот фактор.

ФАКТОР КРИСТМАСА*. Фактор свёртывания крови, α_1-глобулин, контакт-чувствительный профермент (протеаза), необходимый для образования сывороточного тромбопластина. Вместе с фактором пластинок 3, фактором VIII и Ca^{2+} активирует фактор Х (фактор Стюарта-Прауэра). При недостаточности фактора развивается гемофилия В (болезнь Кристмаса – сцеплённое с Х-хромосомой рецессивное заболевание). Синонимы: *фактор IX (активированный)*, *плазменный компонент тромбопластина*.

*От фамилии ребёнка, страдавшего гемофилией.

ФАКТОР S. Небольшой гликопептид, относящийся к *гипногенным* веществам, выделенный из мочи и ликвора человека и животных, и вызывающий медленноволновой сон (дельта-сон) при введении другим животным.

ФАКТОРЫ АНГИОГЕНЕЗА. Вещества, сек-ретируемые макрофагами и стимулирующие образование кровеносных сосудов в заживающих ранах и строме солидных опухолей.

ФАКТОРЫ РИСКА. Факторы, не являющиеся непосредственной причиной заболевания, но увеличивающие вероятность её возникновения. Во многих случаях такими факторами являются курение, избыточное питание, чрезмерное потребление алкоголя, неблагоприятная экологическая обстановка.

ФАКТОРЫ СВЁРТЫВАНИЯ. Протеолитические ферменты, принимающие участие в процессе свёртывания крови и в норме присутствующие в крови в неактивной форме (в виде проферментов). В процессе свёртывания они каскадно активируют друг друга. Обозначаются римскими цифрами (факторы II, VII, VIII, IX, X, XI, XII), или имеют соответствующие названия.

ФАКТОР СТЮАРТА – ПРАУЭРА. Фактор свёртывания крови, профермент (протеаза), из группы α1-глобулинов. Является компонентом активатора протромбина. Образуется в печени (синтез зависит от витамина К). Синоним – *фактор Х* (активированный).

ФАКТОР ФЛЕТЧЕРА. Фактор свёртывания крови (протеаза), относится к группе β-глобулинов плазмы крови. Проактиватор активаторов плазминогена (в общем смысле – *лизокиназа*). Синоним – *прекалликреин*.

ФАКТОР ХАГЕМАНА*. Фактор свёртывания XII, из группы β-глобулинов плазмы крови, контакт-чувствительный профермент (протеаза). Изменяет форму при контакте с поверхностями. Активируется *калликреином* (см. **Калликреин**).

*Немецкий гематолог Hageman W.

ФАЛАНГИ. От греч. phalangos (phalanx) – *сустав*. Небольшие трубчатые кости, образующие скелет пальцев верхних и нижних конечностей у человека, передних и задних конечностей у высших позвоночных животных.

ФАЛЛОПИЕВЫ ТРУБЫ. Маточные трубы (яйцеводы). Названы по имени итальянского анатома и врача Габриэля Фаллопия (Фаллопио, 1523–1562) – ученика великого анатома эпохи Возрождения Андреаса Везалия (1514–1564).

ФАРМАКОЛОГИЯ. От греч. pharmakon – *яд*, *лекарство* и logos – *учение*. Наука, изучающая воздействие лекарственных средств на организм.

ФАСЦИЯ. От лат. fascis* – *связка*, *пучок*. Слой фиброзной ткани, тонкая соединительнотканная оболочка, покрывающая отдельные мышцы** или группы мышц, отделяя их друг от друга, а также покрывающая поверхности тела под кожей и отдельные органы.

*Родственное по происхождению слово – *фашизм*.

**Например, *глубокая фасция*, которая также формирует оболочки нервов и сосудов, покрывает различные органы, объединяя их в компактные структуры.

ФЕБРИЛЬНЫЙ. От лат. febris (англ. a fever) – *лихорадка*. Лихорадочный. Состояние, характеризующееся повышенной температурой тела. Синоним – *пирексия*.

ФЕМИНИЗАЦИЯ. От лат. femina – *жена*, *женщина* (самка у животных). Приобретение мужским организмом женских черт и свойств, например, при *синдроме тестикулярной феминизации* у мужчин. Существует также большая группа соединений (их называют «эндокринными разрушителями» или gender-benders), феминизирующих мужские особи у различных видов позвоночных от рыб до млекопитающих, включая человека, путём изменения уровня половых гормонов. К ним относятся антипирены*, фталаты, ароматические вещества, применяемые в пищевой промышленности и косметике, полихлорированные бифенилы, содержащиеся в упаковочных материалах, и пестициды.

*Вещества, предохраняющие органические горючие материалы от воспламенения и горения.

ФЕНЕСТРА. От лат. fenestra – *окно*, *отверстие*, *доступ* (англ. window). 1. Отверстие в анатомической структуре, обычно прикрытое перепонкой. Например, fenestra cochleae – *отверстие улитки*. В печени *фенестры*, имеющие диаметр около 0,1 мкм, представлены эндотелиальными клетками, образующими стенки синусоидов печеночных капилляров. Функционируют как своеобразные ситовидные пластинки, служащие биологическим фильтром между синусоидальной кровью и плазмой, заполняющей пространство Диссе. 2. В клинической практике фенестрами иногда называют свищевые отверстия. 3. В энтомологии фенестра – прозрачное пятно (например, на крыле бабочки) (см. **Фенестрированный**).

ФЕНЕСТРИРОВАННЫЙ. От лат. fenestra – *окно*, *отверстие*, *доступ*. Имеющий отверстия, просветы, «окна» или отверстия в органе или структуре, например, фенестрированные капилляры – капилляры с окончатой стенкой, прикрытой часто тончайшей мембраной. Синонимы: *окончатый*, *порозный*, *ячеистый*.

ФЕНОМЕН «УТРЕННЕЙ ЗАРИ». Резкое внезапное повышение концентрации глюкозы в крови (плазме) натощак в период между 5 и 9-ю часами утра без предшествующей гипогликемии*. Встречается у людей, принимающих инсулин.

*Гипогликемия компенсаторно приводит к гипергликемии за счёт включения контринсулярных механизмов («эффект маятника»).

ФЕОХРОМОЦИТ. От греч. pheochrom – *тёмный цвет* (где phaeo – *тёмно-жёлтый цвет*) и kytos – *клетка*. Хромаффинная клетка параганглиев и мозговой части надпочечников. Феохромоциты могут образовывать гормонально активные опухоли *феохромоцитомы*. Синонимы: *клетка хромаффинная*, *клетка феохромная* и *хромаффиноцит*.

ФЕОХРОМОЦИТОМА. От греч. pheo-chrom (phaeochroma) – *тёмно-жёлтый цвет* (пигмент), kytos – *клетка* и oma – *опухоль*. Гормонально активная опухоль, возникающая из адреналовой или экстрадреналовой хромаффинной ткани (чаще из феохромных клеток надпочечников – *феохромоцитов*). Эти опухоли не дают метастазов, но продуцируют большие количества *катехоламинов* (адреналина и норадреналина) даже при очень небольших (микроскопических) размерах, что вызывает тяжёлые гипертонические кризы, которые могут привести к летальному исходу (см. **Феохромоциты** в разделе **«Клеточная биология»**). Синонимы: *хромаффинома*, *хромаффиноцитома*, *феохромафинома*, *феохромабластома* и *параганглиома*.

ФЕТОР. От лат. fetor (fetoris, foetoris) – *дурной запах*, *зловоние*.

ФИБРИЛЛЯЦИЯ. От лат. fibrilla < fibra – *волокно* и -ia – *условия*. Грозный вид аритмии сердца, характеризующийся беспорядочным (асинхронным) сокращением отдельных волокон миокарда. На ЭКГ при фибрилляции желудочков регистрируются колебания различной формы, величины и частоты. Фибрилляция желудочков может возникнуть при гипоксии, тромбозе венечной артерии, чрезмерном растяжении или охлаждении сердца, при электротравме и передозировке некоторых лекарств и физиологически активных веществ (в том числе наркотических). Синоним – *мерцание* (мерцательная аритмия).

ФИБРИН. От лат. fibra – *волокно* и prote(in) – *белок*. Волокнистый нерастворимый белок, формирующий основу тромба. Образуется из фибриногена (димерного белка, мол. масса 340 000) под действием тромбина, путём расщепления на две субъединицы, каждая из которых состоит из трёх полипептидных цепей (α, β и γ). При этом из α и β цепей освобождаются два фибринопептида – A и B, обладающие сосудосуживающим действием. Мономеры фибрина, остающиеся после отделения фибринопептидов, полимеризуются под действием фибринстабилизирующего фактора (*фактора XIII*).

ФИБРИНАЗА. От лат. fibra – *волокно* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Фактор свёртывания крови. Фермент трансамидаза (ß-глобулин плазмы крови), образующийся в мегакариоцитах; присутствует в цитозоле тромбоцитов и в плазме крови. Вызывает образование

ковалентных связей между мономерами фибрина и переплетение его нитей, что приводит к образованию рыхлого по структуре тромба. Синонимы: *фибринстабилизирующий фактор*, *фактор XIII*, (XIII_a – активированный).

ФИБРИНОГЕН. От лат. fibra – *волокно* и греч. genan – *порождать*. Растворимый гликопротеид плазмы крови – важнейший компонент системы свёртывания крови, превращающийся в *фибрин* под действием *тромбина* в присутствии ионов Ca^{2+}. Синтезируется преимущественно в клетках печени. Другими словами, фактор коагуляции крови.

ФИБРИНОЛИЗ. От лат. fibra – *волокно* и lysis – *растворение*. Гидролиз фибрина. Процесс растворения сгустка крови (тромба) при участии фибринолитических ферментов, благодаря чему восстанавливается проходимость кровеносного сосуда.

ФИБРИНОЛИЗИН. От лат. fibra – *волокно*, lysis – *растворение* и prote(in) – *белок*. Сериновая протеаза с тромболитическим действием. Образуется из *проплазминогена* крови и превращается в активную форму *плазмин*. Синоним – *плазмин крови*. Высокоактивным активатором плазминогена является *урокиназа*. Для лечения тромбозов используют *стрептокиназу* – лизокиназу, вырабатываемую гемолитическим стрептококком.

ФИБРИНОЛИТИКИ. От лат. fibra – *волокно* и lysis – *растворение*. Противосвёртывающие агенты плазмы крови. Особо важный фибринолитик – *антитромбин III* – препятствует образованию и действию тромбина. К фибринолитикам также относятся *протеин С*, α1-макроглобулин, инактиватор *С1*.

ФИБРОЗ. От лат. fibra – *волокно* и греч. -osis – *состояние*. Под фиброзом понимают накопление в органе фиброзной (рубцовой) ткани. Другими словами, фиброз – избыточное образование волокнистой соединительной ткани, возникающее как результат различных патологических процессов (реактивный фиброз) и повреждений (репаративный фиброз). Например, в здоровой печени процессы фиброгенеза и фибролиза находятся в равновесии. Если рубцовая ткань разрастается быстрее, чем разрушается, наступает состояние фиброзирования органа. Главный стимулятор роста соединительной ткани – фактор роста *TGF*-ß. Разрастание рубцовой ткани приводит к нарушению метаболических функций органа (см. **Цирроз**). Фиброз – наиболее часто встречающееся осложнение лучевой терапии, что является одной из причин, препятствующих повышению терапевтической дозы облучения мягких тканей, например, при раке легкого (см. **Фиброплазия**). ещё один пример тяжёлого недуга, имеющего прогрессирующий характер – *идиопатический легочный фиброз*, при котором тонкие и нежные альвеолы замещаются грубой рубцовой тканью.

ФИБРОКАРЦИНОМА. От лат. fibra – *волокно* и греч. karkinoma – *опухоль*. Злокачественная эпителиальная опухоль любой локализации (кожа, лёгкие, толстая кишка, молочная железа, шейка матки и т.д.). Характеризуется инвазивным ростом и клеточным атипизмом. Может быть недифференцированной или напоминать нормальный эпителий (см. **Карциномы** и **Рак**). Синонимы: *фиброзный*, *скиррозный рак*.

ФИБРОМА. От лат. fibra – *волокно* и греч. oma – *опухоль*. Доброкачественная опухоль, происходящая из волокнистой соединительной ткани.

ФИБРОМАТОЗ. От лат. fibra – *волокно*, греч. oma – *опухоль* и -osis – *состояние*, *положение*. 1. Множественные фибромы. 2. Патологическое разрастание соединительной ткани (гиперплазия).

ФИБРОМИОМА. От лат. fibra – *волокно*, греч. myos – *мышца* и oma – *опухоль*. Лейомиома с преобладанием волокнистой ткани (см. **Лейомиома**). Синоним – *фиболейомиома*.

ФИБРОПЛАЗИЯ. От лат. fibra – *волокно* и греч. plasia – *рыхлый*, *взрыхлённый*. Процесс увеличения образования фиброзной ткани без признаков опухолевого роста.

ФИБРОЭПИТЕЛИОМА. От лат. fibra – *волокно*, греч. epi – *на*, *над*, thele – *сосок* и oma – *опухоль*. Опухоль кожи, состоящая из волокнистой соединительной ткани, пронизанной тяжами эпителиальных клеток.

ФИЗИОЛОГИЯ. От греч. physis – *природа* и logos – *учение* (в первоначальном смысле – *слово*). Наука о жизнедеятельности (функциях) целостного организма и его отдельных частей: клеток, тканей, органов, систем органов.

ФИЛЯРИОЗ. Заболевания, вызываемые паразитами рода *филярий* (нитчатки) сем. *Onchocercidae* (надсемейства *Filarioidea*). Зародыши и микрофилярии паразитов периодически циркулируют в кровотоке, тогда как взрослые особи обитают и размножаются в лимфатической системе у человека, вызывая воспаление и закупорку лимфатических протоков, вплоть до крайнего проявления болезни – слоновости (элефантиаза) (см. **Элефантиаз**). Синоним – *онкоцеркоз*.

ФИМА. От лат. phyma – *гнойный нарыв*.

ФИМОЗ. От греч. phimosis – *сжатие, стягивание*. Патологическое сужение крайней плоти, не позволяющее обнажить головку полового члена. У мальчиков может приводить к *баланопоститу*.

ФИСТУЛА. От лат. fistula – *дудка*. Искусственно наложенное или патологически возникшее сообщение полого органа с поверхностью тела (свищ). Методика наложение фистулы выводных протоков, применённая И.П. Павловым, позволила исследовать процессы слюноотделения, а методика наложения оперативным путём металлических фистульных трубок – механизмы желудочной секреции и пищеварения.

ФИТНЕС. От англ. fitness – *пригодность*, *приспособленность*, *соответствие*. Физическое благополучие, тренированность. Приспособленность организма к внешним условиям среды.

ФЛАВУС. От лат. flavus – *белокурый, золотистый, рыжеватый*. Синоним – *парша*.

ФЛАШИНГ. От англ. flashing – *сверкание*. Приливы крови к лицу, например, при начальном климаксе.

ФЛЕБИТ. От греч. phlebos (phleps) – *вена* и суффикса «ит», указывающего на воспаление. Воспаление вен (см. **Тромбофлебит**).

ФЛЕБОТОМИЯ. От греч. phlebos (phleps) – *вена* и tome – *разрез*, *рассечение*. Лечебное мероприятие, заключающееся в кровопускании (200–500 мл крови) с помощью прокола или разреза вены. Применяется при резких повышениях кровяного давления, сердечнососудистой недостаточности, отравлениях экзотоксинами (ядами) или при эндоинтоксикации (уремия), а также при пневмонии и др. заболеваниях (см. **Гемохроматоз**).

ФЛЕГМА. От греч. phlegma – *слизь*, *вязкая жидкость*, *мокрота*. По представлениям средневековых врачей и философов, *флегма* – телесная жидкость, определяющая вялый характер и плохое здоровье человека.

ФЛЕГМОНА. От греч. phlegmone – *воспаление* < phlego – *гореть*. Генерализованное (разлитое) гнойное воспаление подкожной жировой клетчатки, вызываемое анаэробными бактериями. При лечении флегмону хирургически рассекают для увеличения доступа к воспаленной ткани кислорода.

ФЛЕКСИЯ. От лат. flexio – *сгибание* (flexus – *изогнутый*). Сгибание конечности, приведение во внутрь (см. **Флексоры** и **Экстензия**).

ФЛЕКСОРЫ. От лат. flectere – *сгибать*. Любые мышцы-сгибатели.

ФЛИКТЕНЫ. От англ. phlyctena < греч. phlyktaina – *прыщ*. Поверхностные прыщи (пустулы), элементы сыпи, наполненные серозным экссудатом, возникающие на коже при стрептодермии, а также инфильтратные узелки (*фликтенулы*, заполненные лимфоидными клетками) в конъюнктиве и на роговице глазного яблока при фликтеновом кератоконъюнктивите.

ФЛЮОРОЗ. От лат. fluorum – *фтор* и греч. -osis – *состояние*. Изменение структуры эмали зубов при избыточном поступлении в организм фтора. Внешне *флюороз* проявляется неравномерной окраской эмали зубов – некоторые участки выглядят белее, чем другие. Избыток фтора приводит к снижению прочности из-за нарушения структуры гидроксиапатита зубов и любых других костей. Риск развития *флюороза* зависит от характера питания и наследственности, но на первом месте среди всех факторов стоит количество фтора, попавшего в организм (см. **Амелогенины**). При флюорозе возрастает устойчивость зубов к кариесу. Синонимы: «*пятнистые зубы*» и «*колорадское потемнение зубов*».

ФЛОГОГЕННЫЕ АГЕНТЫ. От греч. phlogogenes – *вызывающий воспаление*. Факторы, способствующие воспалению.

ФОВЕА. От лат. fovea – *ямка* (яма), *материнская утроба* (англ. a pit). Небольшое по величине округлое углубление (ямка) в задней части глаза, в месте, где зрительная ось пересекает сетчатку (в центре жёлтого пятна сетчатки глаза), насыщенное зрительными рецепторами (колбочками). Характеризуется отсутствием кровеносных сосудов. Место наибольшей остроты зрения. Синоним – *центральная ямка*.

ФОКОМЕЛИЯ. От греч. fok – *тюлень* и meleia (melos) – *нога*, *конечность*. Ласты тюленя. Тяжёлая патология внутриутробного развития организма (уродство), генетически детерминированная или вызванная применением беременными женщинами обезболивающего, седативного (успокаивающего) и снимающего чувство разбитости по утрам препарата *талидомида-кевадона* (синонимы: *контерган*, *таломид*), выпускавшегося в Западной Германии в 60-е гг. XX столетия. Весной 1961 г. в Западной Германии внезапно возросло число случаев рождения детей без рук и ног («талидомидные дети»), вместо которых были маленькие отростки, напоминающие плавники тюленей. По разным оценкам в странах Европы родились не меньше двадцати тысяч искалеченных детей. Случай с талидомидом заставил многие страны резко ужесточить контроль над внедрением новых лекарственных препаратов. Талидомид как высокотератогенное вещество был полностью запрещен к применению беременными женщинами. Согласно одной из гипотез причиной уродств является правосторонняя симметрия молекул талидомида, не свойственная биологическим молекулам.

ФОЛЛИКУЛЫ. От лат. folliculus – *мешочек* (англ. a small sac) < follis – *кожаный мешок*. В общем смысле, клеточные структуры сферической или округлой формы, имеющие полость. Анатомические пузырчатые образования в некоторых органах, определяющие архитектонику их внутреннего строения, например, полые легочные фолликулы или наполненные полужидким коллоидным веществом железистые фолликулы щитовидной железы.

ФОЛЛИКУЛЫ ВТОРИЧНЫЕ. Гистологические структуры коркового слоя лимфатических узлов, отличающиеся наличием светлой центральной части, заполненной активно пролиферирующими бластными клетками. Название «вторичные» определяется тем, что они образуются в ответ на проникновение в лимфатический узел антигенов. Синонимы: *зародышевые центры*, *центры размножения*.

ФОЛЛИКУЛЫ ЛИМФОИДНЫЕ. Скопления В-клеток в лимфоидных органах вокруг

плотной сети фолликулярных дендритных клеток (см. **Лимфоидный**).

ФОЛЛИКУЛЫ ПЕРВИЧНЫЕ. Естественные гистологические структуры коркового слоя лимфатических узлов, состоящие из лимфоидных клеток.

ФОЛЛИЛИБЕРИН. От лат. folliculus – *мешочек* и liber (liberum) – *свободный*. Релизинг фактор фолликулостимулирующего гормона.

ФОЛЛИТРОПИН. От лат. folliculus – *мешочек* и греч. tropos – *поворот*. Фолликулостимулирующий гормон (ФСГ).

ФОРНИКС. От лат. fornix, fornicis (англ. a vault, a brothel) – *свод* (дугообразный свод, арка). Дугообразная анатомическая структура, свод полости. В урологии – почечная структура (чашечка), в которую открываются собирательные трубочки. В анатомии ЦНС – парный дугообразный белый тяж, расположенный под мозолистым телом (*corpus callosum*), соединяющий прозрачную перегородку, переднее ядро таламуса и сосцевидные тела.

ФОТОРЕЦЕПТОРЫ. От греч. photos (phos) – *свет* и «рецептор». Светочувствительные образования, способные поглощать кванты света с помощью специальных пигментов (зрительных пигментов, или фотопигментов*) и преобразовывать их в энергию фотобиологических процессов, например, в процессе зрения. Минимальными фоторецепторами являются светочувствительные клетки у животных различных таксономических групп, которые можно подразделить на два класса: *цилиарные* и *рабдомерические*.

*Родопсинов (см. **Родопсины** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

ФРАКТУРА. От лат. fractura – *надлом*, *перелом*. Перелом кости.

ФРЕНАЛЬНЫЙ. От лат. frenum – *узда*. Относящийся к уздечке (любому анатомическому образованию, напоминающему складку).

ФРОНТАЛЬНЫЙ. От лат. frontis (frons) – *лоб*. Передний, лобный.

ФРОНТИТ. От лат. frontis (frons) – *лоб* и суффикса «ит», указывающего на воспаление. Воспаление слизистой оболочки лобной пазухи.

ФТИЗИАТРИЯ. От греч. phtisis – *разрушение* и iatreia – *лечение*. Раздел медицины, занимающийся изучением и лечением туберкулёза.

ФТОРИЗМЫ. От греч. phtoros – *гибель*, *разрушение*. Термин из патологии эмбриогенеза. Общее название различных вредных воздействий со стороны внешней среды, приводящих к аномалиям в развитии плода, вплоть до тяжёлых уродств.

ФУЛЬМИНАНТНЫЙ. От лат. fulmineus (fulminum) – *производимый молнией*, *молниеносный*, *молниеносно поражающий*, *губительный*. Возникающий внезапно, со значительной выраженностью или тяжестью. Например, фульминантное течение гепатита, фульминатные боли. Синоним – *скоротёчный*.

ФУНДАЛЬНЫЙ. От лат. fundus – *дно*. Например, *фундальный* отдел желудка млекопитающих и человека. В слизистой оболочке дна желудка локализованы пищеварительные железы, состоящие из *главных, добавочных* и *обкладочных* клеток. Сок, выделяемый железами малой кривизны желудка, отличается большим содержанием пепсина и высокой кислотностью.

ФУНКЦИЯ. От лат. functio – *деятельность*, *отправление*. Специфическая деятельность органа или организма.

ФУНИКУЛЯРНЫЙ. От лат. funiculus – *верёвочка*, *бечёвка*. Относящийся к канатику. Канатик – тяж, состоящий из множества продольно ориентированных сосудов, нервных волокон, протоков, например, семенной канатик (*funiculus spermaticus*).

ФУРУНКУЛ. От лат. furunculus – буквально: *мелкий вор* (англ. petty thief), *чирей*. Гнойная инфекция волосяного фолликула.

ХАМАРТОМА. От греч. hamartia – *ошибка*, *неправильность* и oma – *вздутие*. Опухоль в гипоталамусе. её главный диагностический признак – непроизвольный, неконтролируемый смех.

ХЕЙЛОСХИЗ. От греч. cheilo – *губной* и schiso – *расщелина*, *расщепление*. Порок развития, известный под названием «заячья губа» (расщелина верхней губы) и наблюдающийся в некоторых семьях у 20–54 % всех их членов.

ХЕМОТАКСИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ. От chemo – *химия* и taxis – *расположение по порядку* (буквально: *движение в сторону упорядочивания*). Вещества, привлекающие к очагу воспаления нейтрофилы. Эта функция свойственна *калликреину*, *факторам комплемента* C3a и C5a, *лимфокинам* и ряду веществ, секретируемых тучными клетками.

ХИАТУС. От греч. hiatus – *щель*, *отверстие*. 1. В общем смысле – промежуток или лакуна между органами. 2. Отверстие в диафрагме, через которое проходит пищевод. При ослаблении мышечной ткани вокруг хиатуса может возникнуть хиатальная грыжа, при которой брюшная часть пищевода и верхняя часть желудка продвигаются в грудную клетку. Хиатальная грыжа часто сопровождается изжогой.

ХИЛОМИКРОНЫ. От греч. chylos (лат. chylus) – *сок* и mikros – *малый*. Молекулярные комплексы в плазме крови, образованные триглицеридами и транспортными полипептидами. Хиломикроны крови разрушаются липолитическим ферментным комплексом, носящим образное название «*просветляющего фермента*», активирующегося гепарином, который освобождается базофилами (см. **Базофилы** в разделе **«Клеточная биология»**).

ХИЛОПОЭЗ. От греч. chylos (лат. chylus) – *сок* и poiesis – *творчество, создание*. Образование лимфы в кишечнике и её поглощение (резорбция) лимфатическими сосудами.

ХИЛУРИЯ. От лат. chylus – *сок*, uron – *моча* и -ia – *условия*. Патология, при которой у больного образуется так называемая «млечная моча», в результате наличия аномальной связи между выводящим мочевым трактом и лимфатической дренажной системой кишечника.

ХИЛУС. От позднелат. chylus (греч. chylos) – *сок*. Название лимфы, содержащейся в лимфатических сосудах брыжейки тонкого кишечника во время пищеварения и переносимой лимфатической системой через грудной проток в общую циркуляцию. Из-за высокого содержания в хилусе триглицеридов он имеет мутновато-белый цвет.

ХИМОЗИН. От позднелат. chymus (греч. chymos) – *сок* и греч. zyme – *закваска* (*дрожжи*). Фермент (протеаза) желудочного сока, вызывающий в присутствии ионов кальция (Ca^{2+}) створаживание молока (переход растворимого казеиногена в нерастворимый казеин) (см. **Казеин**). Секретируется главными клетками желудочных желёз. Главный компонент «сычужного фермента».

ХИМОТРИПСИН. От греч. chymos – *сок* и thrypsis – *разжижение*. Протеаза (протеиназа) желудочно-кишечного тракта (специфична к карбоксильным связям гидрофобных аминокислот). Синтезируется в поджелудочной железе и секретируется в неактивной форме в виде предшественника *химотрипсиногена*.

ХИМУС. От позднелат. chymus (греч. chymos) – *сок*. Содержимое тонкого кишечника – полужидкая пищевая кашица. Поступая из желудка, химус растягивает стенку тонкого кишечника и вызывает маятникообразные и перистальтические движения стенки кишки.

ХОДЖКИНА БОЛЕЗНЬ. Эпоним, данный в честь Лондонского патолога Томаса Ходжкина (1798–1866), описавшего впервые болезнь, характеризующуюся «некоторыми патологическими изменениями структуры», и который мало что говорит о самом заболевании. Поэтому в настоящее время заболевание называется *лимфогранулематоз*, из которого видно, что заболевание поражает лимфатическую систему.

Если истина лежала бы на поверхности, то не нужна была бы наука.

ХОЛАНГИОЦЕЛЛЮЛЯРНЫЙ РАК. От греч. chole – *желчь*, angeion – *сосуд* и cella» – *клетка*. Рак печени, возникающий из клеток желчных протоков (см. **Гепатоцеллюлярный рак**). Одна из немногих форма рака, при которой не обнаружена связь с курением.

ХОЛАНГИТ. От греч. chole – *желчь* и суффикса «ит», указывающего на воспаление. Воспаление желчных протоков.

ХОЛЕМИЯ. От греч. chole – *желчь*, haima – *кровь*. Повышенное содержание желчных кислот в крови, например, при *холестазе*.

ХОЛЕСТЕРИНЕМИЯ. От *холестерин* и греч. haima – *кровь*. Повышенное содержание в крови липопротеидов низкой плотности (ЛПН) («плохого холестерина»), приводящее к образованию атеросклеротических бляшек.

ХОЛЕЦИСТИТ. От гр. chole – *желчь* и kystis – *пузырь*. Воспаление желчного пузыря.

ХОНДРОДИСПЛАЗИЯ. От греч. chondros – *хрящ*, dys – *расстройство* и plasia – *рыхлый*, *взрыхлённый*. Системное врождённое заболевание скелета с нарушением развития костей *хрящевого генеза* (позвоночник, трубчатые кости, кости основания черепа). Синонимы: *хондродистрофия*, *микромелия*.

ХОНДРОДИСТРОФИЯ. От греч. chondros – *хрящ*, dys – *расстройство* и trophe – *питание*. Одна из форм врождённой аномалии скелета у человека, обусловленная нарушением образования кости (нарушение *остеогенеза*) и наследуемая как аутосомно-доминантный признак.

ХОРЕЯ. От греч. choreia – *пляска* (choros – *танец*). Название ряда неврологических заболеваний (заболеваний ЦНС), сопровождающихся гиперкинезом – непроизвольными, нерегулируемыми движениями, подергиваниями в различных группах мышц и, прежде всего, мышц конечностей (судорожными подергиваниями конечностей – виттова пляска). Во сне проходит.

ХОРИСТОМА. От греч. choristos – *отделимый*, *отделяющийся* и oma – *вздутие*, *опухоль*. Опухолеподобное образование, возникающее на месте *хористии* – порока внутриутробного развития, характеризующегося эктопическим расположением клеток той или иной ткани. Другими словами, опухоль, образующаяся в очаге аномального расположения ткани (см. **Хористии** в разделе **«Эмбриология и гистология»**).

ХРОМАФФИНОВАЯ ТКАНЬ*. От греч. chroma – *цвет* и affinis – *близкий*, *соседний*, *родственный*. Ткань, аналогичная (эмбриогенетически родственная) мозговому слою надпочечников, клетки которой вырабатывают *катехоламины* (симпатин – адреналин). Относится к симпатико-адреналовой системе. Образована хромаффинными клетками**, встречающимися не только в мозговом слое надпочечников, но и в экстранадпочечниковой ткани, локализованной в симпатических ганглиях малого таза, в толще отдельных ганглиев симпатической нервной цепочки и хромаффинных тельцах аорты и бифуркации сонных артерий.

*Филогенетически впервые встречается в нервных узлах кольчатых червей.

**Клетки окрашиваются двухромовокислым калием (бихроматом калия) в жёлто-коричневый цвет, что и послужило поводом к названию.

ХРОМАФФИННЫЕ ТЕЛЬЦА. От греч. chroma – *цвет* и affinis – *близкий*, *близкородственный*. Иначе, параганглии. Содержат хромаффинные клетки, вырабатывающие катехоламины (адреналин, норадреналин).

ХРОНАКСИЯ. От греч. chronos – *время* и taxis – *оценка*, *цена*. В физиологии возбудимых тканей *хронаксия* – это наименьшее время, в течение которого должен действовать ток удвоенной *реобазы* (пороговой силы), чтобы вызвать возбуждение. Иначе, мера возбудимости нервной или мышечной ткани.

ХРОНИЧЕСКИЙ. От греч. chronikos < chronos – *время*. Длительно существующий. Например, хронический воспалительный процесс – устойчивый, затяжной, застарелый, медленно прогрессирующий процесс воспаления.

ХРОНОТРОПНЫЙ. От греч. chronos – *время* и tropos – *поворот*, *перемена*. Изменяющий частоту, например, сердечных сокращений.

ХРОНОТРОПИЗМ. От греч. chronos – *время* и tropos – *поворот*, *перемена*. Изменение частоты периодического процесса под влиянием каких-либо внешний воздействий.

«ХРУСТАЛЬНЫЕ ДЕТИ». Дети с несовершенным остеогенезом, подверженные легко возникающим переломам костей (см. **Несовершенный остеогенез**).

ХУМУЛИН (ГУМУЛИН). От англ. human insulin – *инсулин человека*. Изготавливается полусинтетическим способом с использованием рекомбинантной ДНК (генно-инженерный инсулин). «Хумулин» фирмы «Eli Lilly» стал первым генетически модифицированным лекарственным препаратом, получившим в 1982 г. одобрение FDA. В настоящее время в клинической практике часто используются человеческие инсулины «Хумулин регуляр» фирмы «Eli Lilly» и «Лантус» (инсулин гларгин) производства фирмы «Авентис Фарма Дойчланд», Германия, содержащие по 100 МЕ в 1 мл раствора для подкожных инъекций.

ЦЕЛИАКИЯ*. От греч. koiliakia < koilos – *живот* (koilia – *чревный или брюшной*, относящийся к брюшной полости). Заболевание у детей (иногда и взрослых всех возрастов), связанное с непереносимостью белков клейковины злаков – *глютена* (глютенин) из пшеницы и ржи, и *авенина* – из овса. У больных целиакией *глютен* запускает аутоиммунную реакцию против энтероцитов слизистой оболочки тонкого кишечника, что приводит к тяжёлой хронической недостаточности пищеварения. При этом в кишечнике нарушаются процессы всасывания жиров, жирорастворимых витаминов (особенно витамина D), фолиевой кислоты, железа и других компонентов пищи, и всё это сопровождающиеся вздутием, псевдоасцитом и поносом, в результате чего развивается алиментарное истощение (см. **Глютен**, **Проламины** и **Тканевая трансглютаминаза** в разделе «**Биохимия и молекулярная биология**»).

*Название заболевания celiac affection было предложено в 1888 г. английским врачом Самуэлем Ги (Samuel Gee). По другой версии название заболеванию дал ещё в I в. н.э. греческий врач Аретей Каппадокийский.

ЦЕНТЕЗ. От греч. kentesis – *прокол*. Введение тонкой иглы (троакара, канюли) с диагностическими целями. Синонимы: *пункция* (англ. a puncturing, centesis), *перфорация* (пунктура). Например, *амниоцентез*, *плацентоцентез*, *кордоцентез* (см. также **Амниоцентез** в разделе «**Эмбриология и гистология**»).

ЦЕНТРАЛЬНАЯ ЯМКА. Анатомическое образование глазного дна, содержащее только колбочки; обеспечивает остроту зрения. Синоним – *фовеа*.

ЦЕРУМИНОЗ. От лат. cerumen < греч. keroumenos – *воск* (ушная сера). Избыточное образование ушной серы.

ЦЕФАЛГИЯ. От греч. kephale – *голова* и algos – *боль*, *страдание*. Головная боль (англ. head ache), характеризующая «разлитостью» в различных частях головы.

ЦЕФАЛОЦЕЛЕ. От греч. kephalon – *голова* и cele – *грыжа*. Врождённые мозговые грыжи – выпячивания содержимого черепа через имеющийся в нём дефект. В зависимости от содержимого грыжи различают: *менингоцеле* – грыжа, содержащая мозговые оболочки (от греч. meninges, meninx – *мозговые оболочки*), *энцефалоцеле* – в мозговых оболочках содержится мозговое вещество и *энцефалоцистоцеле* – мозговая ткань содержит полость (kystis), заполненную ликвором.

ЦИАНОЗ. От греч. cyanosis – *тёмно-синий*. Наблюдается при сердечной недостаточности (цианоз губ, ногтевых валиков).

ЦИКЛОПИЯ. От имени древнегреч. мифического одноглазого великана Kyklops (Циклоп). Порок развития человека и животных, характеризующийся наряду со многими морфологическими отклонениями, также и одноглазием.

ЦИЛИАРНЫЙ. От лат. cilia – *ресницы*. Ресничный (реснитчатый). Относящийся к реснице (англ. eyelash – *ресничка*). В другом значении, относящийся к волосовидному, подвижному выросту клеточной поверхности, содержащему девять пар периферических и две центральные микротрубочки (например, у клеток реснитчатого эпителия воздухоносных путей).

ЦИЛИАРНОЕ ТЕЛО ГЛАЗА. От лат. cilia – *ресницы*. Структура глаза (ресничное тело) наземных позвоночных и человека, преобразующее сыворотку крови во внутриглазную жидкость.

ЦИЛИАРНЫЙ НЕЙРОННЫЙ ФАКТОР. От лат. cilia – *ресницы*. Фактор, защищающий (поддерживающий) в жизнеспособном состоянии двигательные и сенсорные нейроны ЦНС.

ЦИНГА (англ. scurvy). Заболевание, обусловленное дефицитом в пище витамина С (аскорбиновой кислоты). Характерны слабость, истощение, анемия, отёки, разрыхление эпителия дёсен с образованием язв и кровотечения. Патогенез заболевания связан с нарушением синтеза соединительнотканных белков (коллагенов). Синоним – *скорбут* (лат. scorbutus) (нем. Skorbut < слав. skrobota –

изъязвленный рот) (см. **Аскорбиновая кислота** в разделе «**Биохимия и молекулярная биология**»). От цинги больше всех страдали моряки в дальних плаваниях. Средство от нее – лимонный сок – нашёл английский натуралист (ботаник) Бэнкс, принимавший участие в первой экспедиции Джеймса Кука на корабле «Индевор» в 1768–1771 гг. С тех пор английские корабли стали снаряжаться лимонами, а английские моряки получили прозвище «лимонники». Справедливости ради следует сказать, что Кук взял с собой запас квашеной капусты. В дальние экспедиции также брали солод и готовили из него сусло.

ЦИНЕРЕАЛЬНЫЙ. От англ. cinereous (cinerea) < лат. cinereus (cenerium) – *пепельного цвета*, *серый* (*серое вещество*). Относящийся к серому веществу головного и спинного мозга.

ЦИРКУЛЯЦИЯ. От лат. circulatio < circum – *круг*. Движение, ведущее к исходной точке, т.е. движение по кругу. Циркуляция крови, плацентарная циркуляция, экстракорпоральная циркуляция (искусственное кровообращение).

ЦИРКУМЦИЗИЯ. От лат. circum – *круг*, *вокруг* и incisio – *надрез, разрез* > circumcaedo – *режу по кругу*. Медицинский термин, обозначающий процедуру обрезания (кольцевого обрезания) крайней плоти у мальчиков по медицинским показаниям или в угоду национальных и религиозных традиций*. Синоним – *перитомия*.

**Циркумцизия* принята у арабов (мусульман) и иудеев. У мусульман обряд обрезания называется *суниат*. Мусульмане и иудеи переняли, в свою очередь, этот обычай у египтян. Древнегреческий историк Геродот отмечал, что «только три народа на земле подвергают себя обрезанию: колхи, эфиопы и египтяне». Обычай пришел из глубокой древности и был связан с заменой жестоких кровавых жертвоприношений на более мягкие культовые обряды. Считается, что первое обрезание израильтян, которые родились уже после исхода из Египта, провел израильский полководец Иисус Навин в местечке Галгал (по-еврейски «Галгал» означает «каменный круг», или «вальцовое место»).

В Полинезии до сих пор практикуется «субинцизия» – надрезание передней части крайней плоти без её удаления.

ЦИРРОЗ. От др. греч. kirrhos – *рыжий* (англ. tawny – *рыжевато-коричневый*). Бугристое фиброзное уплотнение какого-либо органа (чаще речь идёт о печени) с изменением цвета органа. Действительно, при этом хроническом деструктивном заболевании печени изменяется её внешний вид; поверхность становится зернистой, мелкобугристой и приобретает жёлтовато-красный оттенок, обусловленный задержкой желчи и стазом (остановкой) циркуляции крови. *Цирроз* – прогрессирующий воспалительный процесс в печени, характеризующийся диффузным поражением клеток печёночной паренхимы, обусловленный фиброзом с одновременным образованием узлов регенерации и нарушением нормальной архитектоники органа, приводящей к ухудшению циркуляции крови. Для цирроза характерны желтуха, портальная гипертензия, а на конечной стадии болезни – асцит. Цирроз может быть вызван разными причинами и, соответственно, подразделяется на: *алкогольный*, *билиарный*, *сердечный (псевдоцирроз)*, *холангиолитический*, *жировой*, *токсический*, *некротический*, *постнекротический и постгепатитный* (см. также **Фиброз**).

ЦИРЦИНАТНЫЙ. От лат. circinatio – *окружность*, *круг*, *круговорот*. Буквально *кольцевидный*, *круговой*, *имеющий форму круга*. Например, *цирцинатная* ретинопатия, которая характеризуется образованием полосы белого экссудата вокруг макулы сетчатки.

ЦИСТИНОЗ. От названия аминокислоты «цистеин» и -osis – *состояние*. Редкое заболевание человека, связанное с избыточным образованием в организме *цистеина*, приводящее к повреждению печени, почек и других органов.

ЦИТО (cyto). Медицинский и аптекарский термин, обозначающий указание на срочную работу. Сделать «цито», т.е. сделать быстро, немедленно.

ШИЗОФАЗИЯ. От греч. schizo – *расщеплять* и phasis – *высказывание*. Бессвязность и бессмысленность речи, «словесная окрошка» при некоторых формах шизофрении.

ШИЗОФРЕНИЯ. От греч. schizo – *расщеплять* и phren – *душа*, *рассудок*. Психическое заболевание, в патогенез которого вовлечены все отделы головного мозга, а клинические проявления связываются с нарушениями глутаматных систем (низким уровнем нейротрансмиттера-глутамата в разных областях мозга). При этом нарушения затрагивают почти все аспекты функционирования мозга – от сенсорных процессов до наиболее сложных форм мыслительной деятельности. В 2011 г. было установлено, что некоторые гены в клетках головного мозга у людей, страдающих шизофренией, в буквальном смысле «заблокированы» гистонами, на которых нет ацетильных групп, обеспечивающих более свободную упаковку ДНК в ДНК/гистоновых комплексах. В норме ацетилирование гистонов обеспечивает оптимальные условия для дифференциальной экспрессии генов, поскольку ДНК в хроматине становится «менее плотно упакованной». Отсюда был сделан вывод, что недостаточное ацетилирование гистонов в клетках головного мозга является молекулярной причиной шизофрении*, а само заболевание относится к группе патологий, обусловленных нарушением эпигенетических механизмов (см. **Эпигенез** в разделе «**Общая генетика, медицинская генетика и геномика**»). Клиническую симптоматику шизофрении часто дают нейроинфекции, вызванные стрептококками, или развивающиеся на фоне гриппа, краснухи и кори.

*Анализ нейронов фронтальной коры мозга у шизофреников выявил также более интенсивную, чем у здоровых людей, активность мобильных диспергированных элементов *L1*, которые могут приводить к серьёзным изменениям в характере экспрессии генов.

ШИСТОСОМОЗ. Хроническое паразитарное эндемичное заболевание человека, вызываемое *трематодами* из семейства *Schistosomatidae*. По данным ВОЗ им страдают более 200 млн человек в тропических и субтропических странах Африки, Азии и Америки. Заражение происходит при контакте с водой, населенной личинками трематод, которые проникают в организм человека через кожу. В результате развиваются тяжёлые иммунные реакции и прогрессирующие поражения внутренних органов человека, в том числе и репродуктивной системы у женщин.

ШОК*. От англ. schock (фр. choc) – *удар*. Опасное для жизни падение артериального давления, как правило, с развитием ДВС (диссеминированного внутрисосудистого свёртывания крови), в результате которого жизненно важные органы перестают функционировать. Шок – это синдром (в отличие от коллапса), развивающийся во времени. В зависимости от первопричины шок подразделяют на: 1. *Кардиогенный* (возникает при нарушении работы сердца). 2. *Гиповолемический* (при кровопотери или обезвоживании). 3. *Вазодилататорный* (при нарушении надлежащей регуляции просвета периферических артериол). Последний тип шока наиболее распространённый и может возникнуть после кардиогенного или гиповолемического шока. Но чаще всего возникает как следствие сепсиса (генерализованной инфекции и сопровождающего её воспалительного процесса) (см. **Коллапс**, **Сепсис** и **Септический шок**).

*Шок – это когда больной молчит и ни на что не жалуется, при этом обычно находясь в сознании.

ЭДЕМСА – СТОКСА ПРИСТУП. Потеря сознания с судорогами вследствие, внезапно возникающей «полной поперечной блокаде», приводящей к паузе кровоснабжения головного мозга до восстановления активности «желудочковых (вентрикулярных) центров» (пейсмейкеров третьего порядка). Состояние, угрожающее жизни.

ЭЙДЕТИЧЕСКАЯ ПАМЯТЬ. От греч. eidos – *сходство* – способность воспроизводить яркие картины предметов, явлений (перечень может быть продолжен – людей, цифр, объектов и любых данных).

ЭКЗАНТЕМА. От греч. exanthëma, где ex – *снаружи* и anthëma – *цветение*. Кожная сыпь любой этиологии.

ЭКЗЕМА. От греч. ekzema – *сыпь*. Заболевание кожи различной этиологии, проявляющееся высыпаниями, жжением и зудом. Чаще всего экзема связана с аллергическими реакциями и мутациями в гене белка филагрина (см. **Филагрин** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

ЭКЗОСТОЗЫ. От греч. exo – *вне* и osteon – *кость*. Костные наросты, покрытые хрящом, возникающие в результате аппозиционного роста, например, при акромегалии. Могут возникать на любых костях. Синонимы: *гиперостоз, порома*.

ЭКЗОФТАЛЬМ. От греч. exophtalmos – *пучеглазый*. Выпячивание глазного яблока, или *пучеглазие* – явление, наблюдающееся при *базедовой болезни* (см. **Базедова болезнь**). Аутоантитела, воздействуя на глазодвигательные мышцы и *ретробульбарную* клетчатку (клетчатку, расположенную позади глазного яблока), приводят к развитию этой формы *офтальмопатии*. При *экзофтальме* отмечается ряд глазных симптомов: широкое раскрытие глазных щелей, гиперпигментация век, редкое (6–8 раз в минуту) и неполное мигание, слабость конвергенции (сведения зрительных осей глазных яблок) с потерей способности фиксировать взгляд на предмете при рассматривании его вблизи (см. также **Энофтальм**).

ЭКЛАМПСИЯ. От греч. eklampsis – *вспышка*. Тяжёлый токсикоз беременности, характеризующийся внезапно возникающими приступами потери сознания и судорогами. Детская эклампсия – *родимчик* (возникает на почве расстройства функции паращитовидных желёз).

ЭКОПАТОЛОГИЯ. От греч. oikos – *дом*, *жилище* и «патология». Идиопатические заболевания, обусловленные низкодозовыми загрязнениями окружающей среды (воды, воздуха, продуктов питания). Проявляется чаще в виде различных форм аллергии.

ЭКСКОРИАЦИЯ. От лат. ex – *вне*, corium – *кожа* и -ia – *условия*. Нанесение ссадин.

ЭКСПИРАЦИЯ. От лат. ex – *вне*, spiro – *дышать*, *жить* (exspiro – *выдыхаю*) и -ia – *условия*. Акт выдоха. Происходит обычно пассивно, без участия мышц под действием сил тяжести и эластического сопротивления ребёрных хрящей, опускающих рёбра, сопротивления стенок живота и мышц диафрагмы. При форсированном выдохе участвуют внутренние косые межребёрные, а также другие мышцы.

ЭКСТРАВАЗАТ. От лат. extra – *сверх* и vas – *сосуд*. Жидкость выходящая через стенки кровеносных сосудов (тканевых капилляров). Синонимы: *выпот*, *экссудат*, *транссудат*.

ЭКСКРЕЦИЯ. От лат. excretum – *выделенное*. Выделение (удаление) конечных продуктов метаболизма (экскретов). В *экскреции* у позвоночных участвуют почки, кишечник, кожа, лёгкие или специальные железы (например, у фламинго железы клюва, выбрасывающие излишки соли). Синоним – *элиминация*.

ЭКСТЕНЗИЯ. От лат. extensio – *вытягивание*, *выпрямление*. Разгибание конечностей (см. **Флексия**, **Экстензоры**).

ЭКСТЕНЗОРЫ. От лат. extendere – *растягивать*. Мышцы-разгибатели.

ЭКСТИРПАЦИЯ. От лат. extirpatio – *вырывание с корнем* < stirps – *корешок*. Полное (радикальное) удаление органа хирургическим путём. Например, *экстирпация* печени в острых опытах на животных.

ЭКСТРАВАЗАЦИЯ. От лат. extra – *сверх*, vas – *сосуд* и -ia – *условия*. 1. Выход жидкости или белков из кровеносных сосудов (см. также **Эксудация**). 2. Процесс выхода клеток из кровяного русла в ткани, например, лейкоцитов. Для преодоления сил кровотока лейкоциты, используя селектины, «задерживаются» на поверхности эндотелия, переходя в состояние, называемое *роллингом** и обеспечиваемое процессом *непрерывной клеточной адгезии*. При полной остановке включаются интегриновые рецепторы эндотелиальных клеток, с которыми связываются лейкоцитарные лиганды, и лейкоцит, при участии белков-переносчиков, проходит через стенку сосуда. 3. Выход метастазирующих опухолевых клеток из сосудистого русла в эктопических местах.

*От англ. rolling – *прокатывание* (по поверхности стенки сосуда).

ЭКСТРАСИСТОЛА. От лат. extra – *сверх* и «систола» (греч. sistole – *стягивание*). Преждевременное сокращение сердца, прерывающее синусовый ритм, доминирующий в норме, обусловленное эктопическим очагом возбуждения. По происхождению экстрасистолы подразделяются на *наджелудочковые* (возбуждение приходит из СА-узла, предсердий или АВ-соединения) и *желудочковые* (см. **Интерполированный**). Синоним – *преждевременная систола*.

ЭКСТРАСИСТОЛИЯ. От лат. extra – *сверх*, «систола» и -ia – *условия*. Состояние, характеризующееся внеочередными сокращениями сердца, нарушающими временно его ритм.

ЭКССУДАТ. От греч. exsudatio – *выделение* < exudare – *потеть*. Выпот в ткани из кровеносных сосудов. Любая жидкость, выходящая из тканевых капилляров, или жидкость, накапливающаяся в тканях и полостях тела, в частности, при воспалительных процессах или при повреждении ткани. Выход экссудата обусловлен повышенной проницаемостью стенок мелких кровеносных сосудов* (капилляров). Синонимы: *выпот*, *экстравазат, транссудат*.

*Снижает проницаемость капилляров витамин *рутин*.

ЭКССУДАЦИЯ. От греч. exsudatio – *выделение*. Процесс образования экссудата, обусловленный повышенной проницаемостью капилляров.

ЭКСТЕНЗИЯ. От лат. extentio – *выпрямление*, *вытягивание*. Выпрямление, разгибание конечности или другой части тела (см. **Флексия**).

ЭКТАЗИЯ. От греч. ektasis – *растяжение*, *расширение*. Расширение полостных органов или трубчатых структур, например, *бронхоэктазия*, *эктазия сердца* (дилатация сердца) (см. также **Телеангиэктазия**).

ЭКТОПИЧЕСКИЙ. От греч. ektopos – *перемещённый*, где ektos – *снаружи* и topos – *место*. Находящийся в другом месте, не свойственном изначально. Например, эктопическое расположение органа или ткани, эктопический очаг (фокус) возбуждения – центр автоматизма в сердце, не относящийся к проводящей системе.

ЭКТОПИЯ. От греч. ektopos – *перемещённый* («в другом месте») и -ia – *условия*. Врождённое смещение внутреннего органа ближе к поверхности или на поверхность. В общем смысле, *эктопия* – перемещение в другое, необычное место (например, *эктопия* хрусталика, зрачка). Синонимы: *дистопия*, *гетеротопия*.

ЭКТРОМЕЛИЯ. От греч. ektro – *отсутствие* и meleia (melos) – *конечность*. Врождённое отсутствие одной или нескольких конечностей.

Интересно отметить, что эктромелию у мышей может вызывать вирус оспы мышей, поэтому его также называют вирусом эктромелии.

ЭКХИМОЗ. От греч. ek – *вне*, chymos – *сок* и -osis – *состояние*. Фиолетовое пятно кожного кровоподтёка (большая *петехия*).

ЭКХИМОМА. От греч. ek – *вне* и chymos – *сок*. Кровоподтёк в коже (небольшая гематома).

ЭЛЕВАЦИОННЫЙ. От лат. elevo – *поднимаю*. Например, «элевационная теория старения*» – наиболее глубоко разработанная геронтологическая концепция, в которой ключевое значение придается *повышению порога* чувствительности гипоталамуса к гомеостатическим сигналам, поступающим от трёх основных «супергомеостатов» – метаболического, адаптационного и репродуктивного. *Разработана В.М. Дильманом.

ЭЛЕДОИЗИН. Олигопептид (11 аминокислотных остатков), содержащийся в слюнной железе одного из видов моллюсков, обладающий брадикининной активностью*.

*Не имеет ни одной одинаковой пары аминокислот с брадикинином!

ЭЛЕФАНТИАЗ. От греч. elephas (лат. elephantus) – *слон*. Слоновость*. Тяжёлое паразитарное заболевание человека (онкоцеркоз**), вызываемое облигатными паразитами – нитчатками из рода филярий – *Wuchereria* (отсюда, синоним – *вухереориоз* или *эухереориоз*), взрослые особи которых обитают в лимфатической системе человека и вызывают воспаление и лимфостаз, приводящие к слоновости, чаще нижних конечностей (см. **Филяриоз**).

*Иногда слоновостью называют патологическое утолщение кожи – *пахидермию* (от греч. pachys – *толстый* и derma – *кожа*).

**В ряде случаев распространение этой ужасной болезни связано с сооружением плотин (пример – Верхняя Вольта). В зоне водослива таких ис-

кусственных водоемов обосновалось большое количество личинок симулиды (*Simulium damnosum*), переносчиков онхоцеркоза.

ЭЛИМИНАЦИЯ. От лат. eliminare – *изгонять*, где e(x) – *из* и limen – *порог*. Удаление, исключение. Например, *элиминация* повреждённых клеток через апоптоз. Элиминация (устранение) из организма продуктов жизнедеятельности (см. также **Экскреция**).

ЭМБОЛИЯ. От греч. embole – *бросание* или emballo – *вталкиваю*. Процесс переноса током крови или лимфы и закупорка меньших по калибру (размеру) сосудов массами (частицами), которые в норме не встречаются в русле крови, такими как: тромбы, агрегаты опухолевых клеток, частицы и капли жира, пузырьки воздуха (жировая и воздушная эмболия при огнестрельных ранениях), скопления микроорганизмов и т.д. У кессонных рабочих, водолазов, летчиков, встречается газовая эмболия при резком аварийном снижении давления внешнего воздуха. Частицы, закупоривающие сосуды, носят общее название *эмболов*. Застрявшие (*обтурирующие*) *эмболы* могут вызвать инфаркт миокарда, почки, селезёнки и т.д.

ЭМБРИОНИЗАЦИЯ. От греч. embryon – *зародыш* и -ia – *условия*. Понятие, с помощью которого наиболее точно описывается состояние, характеризующее раковые опухоли, вне зависимости от их типа. На опухоль следует смотреть, как на своеобразные *реминисценции* далёкого *филогенетического* и недавнего *онтогенетического* прошлого. Обнаружено, что в раковых опухолях «пробуждаются» гены, присущие нашим далёким предтечам, жившим более 600 млн лет назад, перед которыми стояла задача завоевания планеты, и которую можно было осуществить только одним путём – путём экспансивного деления. По-видимому, с появлением сложного процесса морфогенеза первичных организмов появились и запретительные механизмы, ограничивающие в определённый момент онтогенетического развития безудержную пролиферацию клеток (т.е. появилась система генов-супрессоров опухолей и генов ингибиторов клеточного цикла). Эти эволюционные наиболее поздние надстроечные механизмы с возрастом выходят из строя, и клетки «возвращаются» к своему первозданному состоянию. В связи с этим на рак стали смотреть как на *атавистическую* патологию. С другой стороны, рак – это и *онтогенетическая молодость* клеток. Отличительной способностью опухолевых клеток следует считать их *незрелость*, неспособность к дефинитивной терминальной дифференцировке. Процесс трансформации часто сопровождается образованием раковыми клетками *эмбриональных белков*, синтез которых в норме всегда прекращается после рождения (см. **Фетопротеин** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**). Наконец, следует отметить, что эмбрионизация раковых клеток это своеобразный уровень защиты опухолей от гомеостатических механизмов защиты организма. Выставляя на поверхности эмбриональные антигены, раковые клетки обманывают иммунную систему организма, получая зачастую его поддержку. Известно, что именно макрофаги, призванные уничтожать трансформированные клетки, стимулируют процесс ангиогенеза в солидных опухолях (см. **Стволовые опухолевые (раковые) клетки** в разделе **«Клеточная биология»**)

ЭМИНЕНЦИЯ. От лат. eminentia – *выступ*. Например, медиальная эминенция – часть гипоталамической воронки, залегающая в верхней части гипофизарной ножки на протяжении от зрительной хиазмы до отхождения пучка портальных вен.

ЭМПИЕМА. От греч. empуёma – *нарыв*, *гнойник* < pyon – *гной*. Скопление гноя в полом органе или в полости тела.

ЭМФИЗЕМА. От греч. emphysema – *вздутие*. 1. Термин обозначает присутствие воздуха в интерстициальной ткани органа и внутренних пространствах тела (например, в средостении, в подкожной клетчатке), обычно лишенных его. 2. Серьёзное легочное заболевание, при котором в лёгких за счёт увеличения воздушных пространств (деструкции альвеол, расположенных дистальнее терминальных бронхиол) происходит чрезмерное скопление воздуха. При наследственной эмфиземе лёгких механизм развития заболевания связан с дефектом белка α-*антитрипсина*, который не секретируется, а накапливается и разрушается в гранулярном ЭПР. При эмфиземе часто единственным способом спасения жизни является трансплантация лёгких.

По прогнозам ВОЗ из-за ухудшения среды обитания эмфизема в структуре причин смертности к 2020 г. выйдет на третье место.

ЭНАНТЕМА. От греч. en – *в*, *при* и antheö – *выступаю*, *высыпаю*. Сыпь любой этиологии, выступающая на слизистых оболочках.

ЭНДАРТЕРИИТ. От греч. endon – *внутри*, «артерия» и суффикса «ит», указывающего на воспаление. Воспаление внутренней оболочки (интимы) артерий.

ЭНДЕМИЧЕСКИЙ ЗОБ. От греч. endëmos – *местный*. Недостаточность функций щитовидной железы (гипотиреоз), характеризующаяся значительным разрастанием (гипертрофией) её ткани (увеличением количества фолликулов), но снижением продукции тиреоидных гормонов. Зоб вызывается недостаточностью йода в пище и воде.

Распространение эндемического зоба значительно сократилось из-за повсеместного применения йодированной соли и морских продуктов в питании населения. В прошлые века в Альпах встречались кретины с зобом, волочившимся по земле.

ЭНДЕМИЯ (эндемические заболевания). От греч. endëmos – *местный*. Так называются заболевания, постоянно распространённые в какой-

нибудь отдельной географической местности. Например, *эндемический зоб* обусловлен недостаточностью йода в пище и воде в определённой местности (Альпийский эндемический зоб).

ЭНДОКАРДИТ. От греч. endon – *внутри*, kardia – *сердце* и суффикса «ит», указывающего на *воспаление*. Воспаление эндокарда, сопровождающееся поражением сердечных клапанов. Различают: 1. Острый бактериальный (инфекционный) эндокардит. Его вызывают пиогенные микроорганизмы типа гемолитического стрептококка или стафилококка. 2. Подострый инфекционный эндокардит, который обычно вызывается *Streptococcus faecalis* или *Streptococcus viridans* (зеленящим стрептококком). 3. Абактериальный бородавчатый эндокардит. 4. Атипичный бородавчатый (синдром Либмана – Сакса). 5. Фибропластический париетальный (эндокардит Леффлера). 6. Ревматический эндокардит (проявляется как часть ревматического процесса). 7. Вальвулярный (клапанный) эндокардит (см. **Вальвулярный**).

*От нем. Endokard – внутренняя оболочка сердца (эндотелий и подэндотелиальный слой рыхлой соединительной ткани), выстилающая его полости и образующая створки клапанов.

ЭНДОКРАН. От греч. endon – *внутри* и kranion – *череп*. 1. Внутренняя полость черепа, её форма, несущая отпечатки борозд, извилин и сосудов головного мозга. 2. Слепок внутренней поверхности черепа.

ЭНДОКРИНОЛОГИЯ*. От греч. endon – *внутри*, krino – *отделяю* и logos – *учение*, *наука*. Наука о железах внутренней секреции** – органах, имеющих железистое строение, но не имеющих выводных протоков, и потому выделяющих свои секреты (гормоны) непосредственно в кровь*** (см. **Гормоны**). С общебиологической точки зрения *эндокринология* – наука о механизмах регуляции и интеграции функций в организме, изучающая также заболевания, вызванные нарушениями функционирования желёз внутренней секреции.

*Термин ввел в 1909 г. итальянский ученый Пенде.

**Понятие «внутренняя секреция» было введено в научный обиход французским физиологом Клодом Бернаром в 1855 г.

***Все эндокринные органы, несмотря на различия в строении, форме и локализации, имеют одно общее свойство – отсутствие выводных протоков (*glandulae sine ductibus*), и поэтому относятся к *инкреторным* органам.

ЭНДОЛИМФА. От греч. endon – *внутри* и lympha – «*чистая вода*». Жидкость, заполняющая полости внутреннего уха.

ЭНДОМЕТРИОЗ. От греч. endon – *внутри*, metra – *матка* и osis – *состояние*. Тяжёлое заболевание у женщин репродуктивного возраста. Характеризуется гипертрофией (разрастанием) выстилки матки – *эндометрия*. При этом отмечается избыточная продукция *эстрадиола*, а простагландинов в перитонеальной жидкости в 100 раз больше, чем в норме. При генерализованном эндометриозе ткань эндометрия может обнаруживаться в других органах (очаги эндометриоза, или эктопические опухоли эндометрия) (см. также **Синдром «кровавых слёз»**). Показано, что комплексы железа с оксидом азота (препарат «Оксаком»)* способны разрушать эндометриозные образования.

*«Оксаком» – «оксид азота комплекс». Препарат создан в 2008 г. в России (см. **Оксид азота** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

ЭНДОМЕТРИТ. От греч. endon – *внутри*, metra – *матка* и суффикса «ит», указывающего на воспаление. Воспаление эндометрия.

ЭНДОНЕВРИЙ. От греч. endon – *внутри* и neuron – *нерв*. Осевой цилиндр нервного волокна. Образован скоплением пучков нейрофибрилл (коллагеновых протофибрилл).

ЭНОФТАЛЬМ. От греч. en – *в* и ophthalmos – *глаз*. Западение глазного яблока внутрь глазницы или более глубокое, чем обычно, его расположение в глазнице. Наблюдается при поражениях вегетативных центров шейного отдела спинного мозга.

ЭНТЕРИТ. От греч. enteron – *кишки* и суффикса «ит», указывающего на воспаление. Воспаление тонких кишок.

ЭНТЕРОГАСТРИН. От греч. enteron – *кишки* и gaster (gastros) – *желудок*. Гормоноподобный пептид, образующийся в слизистой оболочке двенадцатипёрстной кишки. Стимулятор желудочной секреции, активирующий третью (гуморальную) фазу желудочного сокоотделения, называемую также кишечной фазой.

ЭНТЕРОГАСТРОН. От греч. enteron – *кишки* и gaster (gastros) – *желудок*. Гормоноподобный регулятор, угнетающий желудочную секрецию.

ЭНТЕРОКОЛИТ. От греч. enteron – *кишки*, colon – *толстый кишечник* и суффикса «ит», указывающего на воспаление. Воспаление тонкого и толстого кишечника.

ЭНТЕРОКРИНИН. От греч. enteron – *кишки* и krino – *выделяю*, *отделяю*. Гуморальный регулятор, возбуждающий перистальтические и маятникообразные движения кишечника. Подобным действием обладают также серотонин (5-гидрокситриптамин) и холин (ацетилхолин).

ЭНТЕРОПТОЗ. От греч. enteron – *кишки* и ptosis – *опущение*. Опущение кишечника и других органов брюшной полости, а также дряблый, отвисший живот при лептическом соматотипе (см. **Соматотипы**).

ЭНЦЕФАЛОН. От греч. enkephalos – *мозг*. Головной мозг (англ. brain). Часть головного мозга, расположенная между спинным мозгом и большими полушариями, называется *стволом мозга* (англ. brain stem) и включает продолговатый мозг, мост, мозжечок, средний и промежуточный мозг.

ЭНЦЕФАЛОПАТИЯ. От греч. enkephalos – *мозг* и pathos – *страдание*, *болезнь*. Термин, охватывающий любое органическое заболевание головного мозга. Синонимы: *церебропатия*, *цефалопатия*, *энцефалоз*, *цереброз*.

ЭНЦЕФАЛОФОНИЯ. От греч. enkephalos – *мозг* и phone – *звук, голос*. Образно «музыка мозга». Метод компьютерного преобразования энцефалограмм в особую музыку, которая у каждого человека своя. Помогает лечить различные нарушения сна или справляться с перегрузками при усвоении больших массивов информации в сжатые сроки.

ЭОЗИНОФИЛИЯ. От греч. eös – *заря* и phileo – *люблю*. Увеличение числа эозинофилов выше крайнего предела суточных колебаний. Наблюдается при аллергических реакциях, глистных и паразитарных инвазиях, а также при аутоиммунных процессах (заболеваниях*).

*Заболевания, при которых в организме появляются антитела против собственных клеток.

ЭПЕНДИМА. От греч. ependyma – *верхний покров*. Оболочка, выстилающая спинномозговой (центральный) канал и стенки желудочков мозга. Заболевания эпендимы могут приводить к *гидроцефалии*, *гидромиелии*, *сирингомиелии* и *кистам мозжечка*.

ЭПИГАСТРИЙ. От греч. epi – *над*, *сверху* и gaster (gastros) – *желудок*. Верхняя область живота, выше пупка и ниже грудины. Например, *эпигастральные* боли.

ЭПИДИДИМИС. От греч. epi – *над*, *сверху* и didimos (didimys) – *двойной*, *близнец* (яичко). Придаток яичка (прибавочная часть яичка, или *барышка**, устар.).

*В. Даль. Толковый словарь живого великорусского языка.

ЭПИДИДИМИТ. От греч. epi – *сверху*, *над*, didimos – *мужское яичко* и суффикса «ит», указывающего на воспаление. Воспаление придатка яичка – *эпидидимиса*.

ЭПИКАНТ. От греч. epi – *сверху*, *над* и нем. Kante – *напуск* < греч. kanthos (canthi, canthus) – *угол глазной щели* (медиальный или латеральный). Складка кожи, покрывающая внутренний угол глаза, характерная для монголоидного типа лица. Наряду с толстым веком создает раскосую форму глаза.

ЭПИКАРД. От греч. epi – *сверху*, *над* и kardia – *сердце*. Наружная серозная оболочка сердца, представляющая собой внутренний листок перикарда (*lamina visceralis* – висцеральная пластинка, непосредственно покрывающая сердце). В эпикарде у мышей обнаружены клетки со свойствами клеток-предшественников, способные к миграции внутрь сердечной мышцы и превращению в зрелые кардиомиоциты. Показано, что у эмбрионов мышей небольшой белок из вилочковой железы (тимуса) – тимозин β4 может стимулировать клетки-предшественники к формированию кровеносных сосудов и образованию новых кардиомиоцитов. Показано также, что у взрослых мышей этот белок активирует работу маркёрного гена эпикарда *Wt1* и после искусственного повреждения миокарда вызывает миграцию клеток-предшественников в зону повреждения, где они дифференцируются в функционально полноценные кардиомиоциты. Если для человеческого сердца свойственен тот же природный механизм регенерации, что и у мыши, то открываются радужные перспективы разработки нового метода лечения повреждённого после инфаркта миокарда.

ЭПИКАРДИЯ. От греч. epi – *сверху*, *над* и kardia – *вход в желудок (сердце)*. Абдоминальная часть пищевода (между пищеводным отверстием и кардией). Кардия – часть желудка, примыкающая к отверстию пищевода (кардиальному отверстию).

ЭПИЛЕПСИЯ. От греч. epilepsia < epilambano – *связываю*. По определению ВОЗ эпилепсия – это хроническое заболевание головного мозга, характеризующееся периодически наступающими повторными приступами судорог с потерей сознания*, которые возникают в результате чрезмерной активности нейронов (генерируемой эпилептическим очагом) и сопровождаются различными клиническими и параклиническими проявлениями.

*Внезапное кратковременное помрачение сознания, возникающее при некоторых формах эпилепсии, называется *абсансом* (от фр. absence – *отсутствие*).

ЭПИТАЛАМИН. От греч. epi – *сверху*, *над* и thalamus – *комната*, а в анатомии – «*зрительные бугры*». Пептидный экстракт эпифиза, восстанавливающий у старых животных (мышей, крыс) чувствительность гипоталамических центров к гомеостатическим сигналам, в частности, чувствительность половых центров к эстрогенам (см. **Элевационный**). Эпиталамин, наряду с мелатонином (см. **Мелатонин**) рассматривается как мощный геропротектор.

ЭПИТАЛАМУС. От греч. epi – *сверху*, *над* и thalamus – *комната* («зрительные бугры»). Дорзомедиальный отдел промежуточного мозга.

ЭПИФИЗ (устар.). От греч. epiphysis – *нарост*, *шишка* < epi – *над*, *сверху* и physis – *природа*, *образование*. 1. Шишковидное тело – непарное, уплощенное, железистое, структурное образование головного мозга, расположенное позади и несколько ниже зрительного бугра – *таламуса*, прикреплённое в области задней спайки и спайки поводков (между верхними холмиками крыши среднего мозга). Представляет собой эндокринный орган – рудимент «третьего глаза» пресмыкающихся, состоящий из нейроглии и железистых клеток. Вырабатывает гормон *мелатонин*, регулирующий смену периодов сна и бодрствования, т.е. регулятор, определяющий циркадные биоритмы (см. **Циркадные ритмы** в разделе **«Общая биология и**

экология»). Эпифиз у всех позвоночных, кроме млекопитающих, содержит светочувствительные клетки (*цилиарные фоторецепторы*), которые напрямую соединяются с афферентными нейронами (см. **Цилиарные клетки** в разделе **«Клеточная биология»**). Отсюда возник синоним – «*третий глаз*», поскольку активность железы возрастает при снижении освещённости (ночью) и прекращается днём. В процессе эволюции у людей размеры *эпифиза* уменьшились. Синонимы: *пинеальное* тело*, *пинеальная железа*, *верхний мозговой придаток* (*conarium* < греч. konarion – *маленькая шишка*, *маленький конус*). 2. Концевой (суставной) отдел трубчатой кости.

*От лат. pinea – *шишка*.

ЭПООФОРОН. От греч. epi – *сверху*, *над*, oon – *яйцо* и fero – *несу*. Придаток яичника. Синоним – *парааварium* (лат. *paravarium* – буквально: около яичника).

ЭПУЛИС. От греч. epi – *сверху*, *над* и ulon – *десна*. Опухолевидное разрастание десны. Синоним – *эпулид*.

ЭРАДИКАЦИЯ. От лат. eradicatio – *искоренение*, *полное удаление (с корнем)*, от radix – *корень*), истребление. Методика лечения. Например, при лечении язвенной болезни *эрадикация Helicobacter pylori* двумя антибиотиками в комбинации с ингибиторами «протонового насоса».

ЭРЕТИЗМ. От греч. erethisma – повышенная нервная возбудимость и раздражительность.

ЭРГОГРАФИЯ. От греч. ergon – *работа* и grapho – *пишу*. Запись механограммы ритмического движения мышцы, позволяющая определять количество выполненной мышцей работы. Для записи существуют специальные приборы *эргографы* (эргометры), например, велоэргометры, которые используются в медицине для определения функциональных возможностей организма.

ЭРЕКТОРЫ. От лат. erectio – *выпрямление*. Мышцы, выпрямляющие какую-либо часть тела.

ЭРИТЕМА. От греч. erythema – *краснота* (синоним – лат. purpura). Покраснение кожи в результате физических (термический, лучевой ожог) или химических воздействий. Например, *эритема* лица при обветривании на морозе (англ. windburn – *обветренность*).

ЭРИТРОБЛАСТОЗ НОВОРОЖДЁННЫХ. От греч. erythros – *красный*, blast – *росток* и -osis – *состояние*. Тяжёлая гемолитическая анемия человека, связанная с резус-несовместимостью (*Rh*-несовместимостью, резус-конфликтом) между матерью и плодом, возникающей в том случае, когда у резус-отрицательной матери развивается резус-положительный плод. При этом материнские антитела против *Rh*-фактора проникают в кровь плода и разрушают его эритроциты. В результате в периферической крови плода (новорождённого) из-за напряженного эритропоэза накапливаются незрелые *эритробласты*, неспособные к полноценному функционированию, откуда это заболевание и получило своё название. Заболевание проявляется особенно сильно при повторной резус-положительной беременности*. Синоним – *эмбриональный эритробластоз*.

*Особенно много эритроцитов плода попадет в кровь матери во время родов.

ЭРИТРОДЕРМИЯ. От греч. erythros – *красный*, derma – *кожа* и -ia – *условия*. Воспаление с *покраснением* и отёчностью кожных покровов. Сопровождает дерматозы, экземы и локально псориаз.

ЭРИТРОЛЕЙКЕМИЯ. От греч. erythros – *красный*, leukos – *белый, бесцветный*, haima – *кровь* и -ia – *условия*. Онкологическое заболевание крови, затрагивающее одновременно *эритропоэз* и *миелопоэз*, и обусловленное безудержной пролиферацией эритробластов и миелобластов, сопровождающейся активной миграцией незрелых клеток из костного мозга. Синонимы: *эритролейкоз*, *эритробластоматоз*, *миелоз эритремический*, *эритремия острая*, *болезнь Ди Гульельмо*.

ЭРИТРОПОЭЗ. От греч. erythros – *красный* и poiesis – *творчество* < poieo – *делаю*. Непрерывно протекающий процесс образования эритроцитов, восполняющий их естественную убыль. В процессе эмбриогенеза эритропоэз первоначально совершается в желточном мешке и амнионе (во внезародышевых частях), а затем источником эритроцитов у поздних зародышей и новорождённых животных становится печень. У взрослых животных источник эритроцитов – красный костный мозг*. В костном мозге плюрипотентные стволовые клетки превращаются в коммитированные стволовые клетки *гематоцитобласты*, которые после серии делений превращаются в *проэритробласты*, а затем в *базофильные эритробласты*, *полихроматофильные эритробласты*, *ортохроматические эритробласты*, *пронормоциты*, *нормоциты*, *ретикулоциты* и, наконец, в *зрелые эритроциты*. У человека весь процесс эритропоэза занимает около 72 ч и за 24 ч образуется 2×10^{11} эритроцитов, каждый из которых живёт около 120 суток. Гемоглобин же синтезируется в течение последних 24 ч, главным образом, в ретикулоцитах. Мощным стимулятором эритропоэза служит снижение парциального давления O_2, а регулятором пролиферации и дифференцировки эритроидных клеток является гормон *эритропоэтин*.

*В костях человека содержится 1 200–1 500 мл кроветворного костного мозга.

ЭРИТРОЦИТОЗ. От греч. erythros – *красный* и kytos – *клетка*. Физиологическое или патологическое увеличение числа эритроцитов в единице объёма крови.

ЭРИТРОЦИТЫ. От греч. erythros – *красный* и kytos – *клетка*. Безъядерные клетки крови человека и животных, в норме имеющие форму двояковогнутых дисков* – переносчики O_2 и CO_2.

Средний размер эритроцитов человека в диаметре составляет 7,5 мкм, при высоте (толщине) у края – 2 мкм. Содержат дыхательный пигмент гемоглобин, окрашивающий их в красный цвет. Эритроциты образуются в красном кроветворном мозге (в процессе *эритропоэза*). На этапе формирования *эритробласта* ядро клетки выталкивается (крайняя форма *диминуции* – тотальная энуклеация) и пожирается макрофагом. Есть и альтернативный вариант – *кариорексис* (деструкции ядра) с образованием *телец Жолли*, которые затем лизируются внутри клетки. Так образуются безъядерные *ретикулоциты*, теряющие в дальнейшем митохондрии и рибосомы. У птиц сохраняются ядросодержащие эритроциты**. Общее содержание эритроцитов во всей крови у человека около 25 триллионов (3,9–5 млн/мкл), а продолжительность жизни составляет ~120 суток, после чего эритроциты, утратившие в результате естественного процесса старения гибкость, выбраковываются и бесследно исчезают в недрах ретикуло-эндотелиальной системы селезёнки, печени и костного мозга. При этом у человека ежесекундно умирает и образуется вновь около 2,5 млн эритроцитов.

*Гемоглобин в эритроците находится в жидкокристаллическом состоянии, а его упаковка в кристалле, в конечном счёте, и определяет форму клеток, способных слипаться в агрегаты, имеющие структуру типа «монетных столбиков». У быков эритроциты имеют сферическую форму и не образуют «монетные столбики».

**У рыб зрелые эритроциты также содержат ядро.

ЭРОЗИЯ. От лат. erosio – *разъедание*. Разрушение поверхностного слоя ткани. При эрозии шейки матки происходит разрастание ткани в слизистой оболочке шейки матки, провоцирующее возникновение опухоли (карциномы шейки матки). Заболеванию способствуют аборты (тем более повторные) и частая смена половых партнеров, приводящая к инфицированию и длительной персистенции инфекции.

ЭСКУЛАП. В современном языке – ироничное, шутливое название врача. *Эскулап* – римское имя древнегреческого легендарного врачевателя Асклепия. Согласно древнегреческим мифам, Асклепия вырастил, воспитал и обучил искусству врачевания кентавр Хирон. Асклепий был настолько талантлив, что превзошел своего учителя и мог не только лечить людей, но и возвращать к жизни умерших. Это его умение вызвало гнев Аида – властелина царства мёртвых, а заодно с ним и олимпийского владыки Зевса, который и убил Асклепия молнией. После смерти Асклепия благодарные люди стали воспринимать его как бога врачевания, покровителя медицины, воздвигнув в его честь множество святилищ.

С культом Асклепия были также связаны состязания странствующих певцов-поэтов – «рапсодов» (от rhapto – *сшиваю* и ode – *песнь*), исполнявших под аккомпанемент лиры эпические песни.

С *Эскулапом* связано происхождение и древней медицинской эмблемы – чаши с лекарством, которую обвивает змей. Суть её возникновения объясняется древнегреческой легендой. Древние греки считали, что змеи знают целебную силу многих растений. Чтобы овладеть этими знаниями, человек-врачеватель должен был уметь сам превращаться в змею. Согласно мифу, Асклепий мог легко проделывать эту метаморфозу и поэтому владел многими секретами траволечения. Этот мифический сюжет и был закреплен в медицинской эмблеме: мудрая змея как бы контролирует, изучает содержимое чаши, чтобы соблюсти главный врачебный принцип: «Не навреди!» Следует отметить, что древние греки, поклонявшиеся змеям, неизменно изображали Афину, Асклепия и Гигиею (от имени этой богини возник термин *гигиена*) вместе со змеями. Отсюда считается, что Асклепий лечил больных людей малыми дозами змеиного яда. Также почти повсеместно распространено заблуждение, что медицинская эмблема изображает змею, отдающую свой яд для приготовления лекарства. Это совершенно неправильно, поскольку на эмблеме изображался неядовитый *эскулапов полоз* (такое название носит эта змея в систематике), который относится к змеям-яйцеедам.

Существует также легенда, согласно которой *Эскулап* превратился в змея, чтобы спасти Рим от эпидемии.

ЭСТРУС. От греч. öistros – *страсть*, *ярость* (течка). 1. Термин, обозначающий *течку* у самок млекопитающих и готовность к спариванию. 2. Особое психофизиологическое состояние готовности женщины к зачатию. Соответствует фолликулярной фазе полового цикла, т.е. совпадает по времени с созреванием фолликулов в яичниках.

ЭТИОЛОГИЯ. От греч. aitia – *причина* и logos – *учение* (слово). Наука о причинах и условиях возникновения болезней, а также причина возникновения болезни. Синонимы: *каузальность*, *каузальный генез*, где лат. causa – *причина*.

ЭУТИРЕОИДНОЕ СОСТОЯНИЕ. От греч. приставки eu – *хороший* (истинный, настоящий) и thyroidea – *щитовидная железа*. Здоровое состояние щитовидной железы (*Glandula thyroidea*).

ЭФАПСЫ. От греч. ephasis – *соприкосновение*, *узел*. Щелевые контакты между соседними нейронами (см. **Синапсы**).

ЭФФЕКТОР. От лат. effector – *виновник*, *творец* (creator). Функциональная структура (клетка), активируемая гуморальным фактором (регулятором, который может стимулировать или подавлять активность) или электрическим стимулом.

ЭФЕЛИДЫ. От лат. ephelides – *веснушки*. Небольшие пигментные пятна светло- и тёмно-

жёлтого цвета, расположенные преимущественно на лице, руках и реже на туловище. Обусловлены неравномерным распределением клеток *меланоцитов*, усиливающих под воздействием весеннего ультрафиолета синтез пигмента *меланина*.

ЭФФЕРЕНТНЫЙ. От лат. efferentis < effero (ex fero) – *выносить*, *уносить*. Центробежный. Направленный от нервного центра к периферическому эффектору (см. **Афферентный**).

ЮВЕНОЛОГИЯ. От лат. juvenilis – *юный* (неполовозрелый*) и logos – *наука*. Новая наука о способах сохранения и продления продуктивной жизни («второй молодости»), а не просто увеличения продолжительности жизни. У нее другие задачи и методы, чем у классической геронтологии.

*Русский эквивалент – *молодой*.

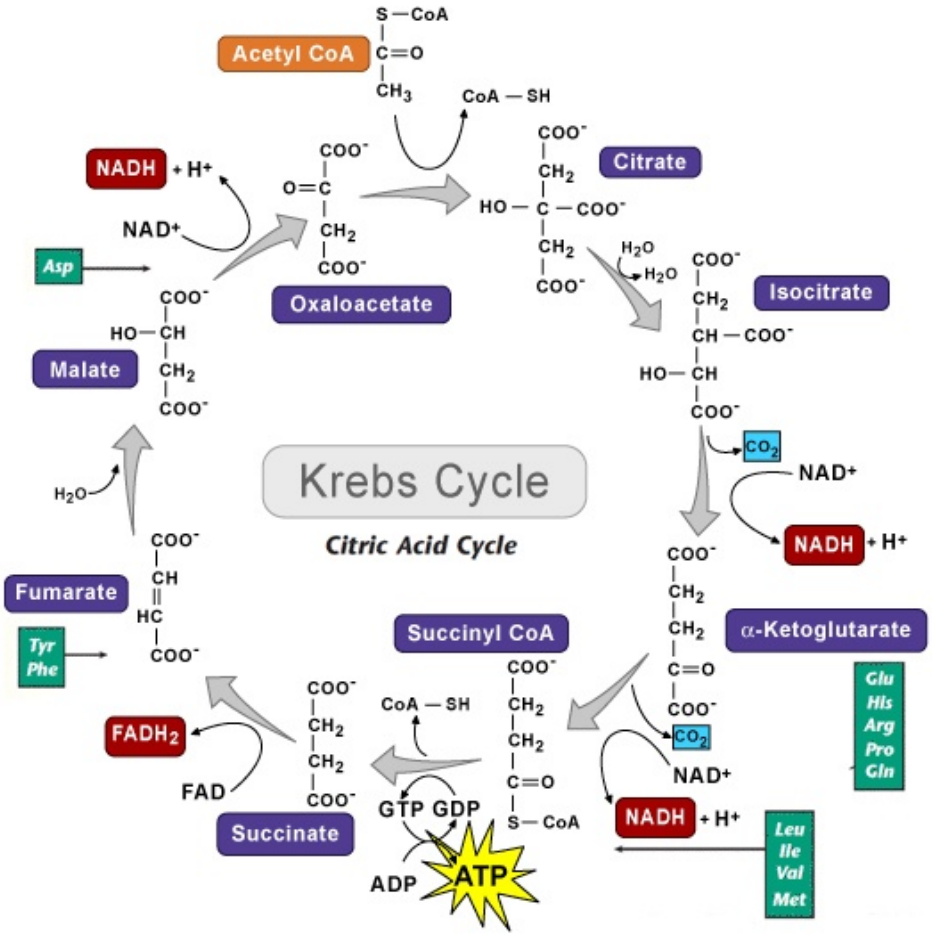
ЮКСТАГЛОМЕРУЛЯРНЫЙ АППАРАТ (комплекс). От греч. uksta, лат. juxta – *около*, *рядом* и новолат. glomerosus – *шарообразный*, *собравшийся в клубок* < glomus – *шарик*, *клубок*. Околоклубочковый аппарат. Комплекс клеток, состоящий из эпителиоидных клеток (юкстагломерулярных клеток), расположенных в стенке приносящей артериолы у места её вхождения в почечный клубочек, клеток «плотного пятна» дистального канальца и мезангиальных клеток*. Реагирует на уменьшение объёма крови и продуцирует протеолитический фермент *ренин* (см. **Ренин**).

*Клетки, заполняющие пространство между капиллярами.

Область инстинкта – точка, область разума – вся Вселенная.

БИОХИМИЯ И МОЛЕКУЛЯРНАЯ БИОЛОГИЯ

«Скорее всего, сущность природы не такая, какой её видит человек»



АБЕРРАНТНЫЕ БЕЛКИ. От лат. aberratio – у*клонение*, *удаление* (aberro – *отклоняться*). Дефектные (мутантные) белки, не подвергающиеся разрушению и приводящие к патологическим изменениям в клетках, тканях и органах (см. **Болезнь Альцгеймера** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**).

АБЗИМЫ. От англ. antibody (ab) – *антитело* и греч. en(zym) – *закваска*, *фермент*. Антитела-ферменты, производимые наряду с обычными антителами, иммунной системой. Такие каталитически активные антитела способны разрушать самые разнообразные молекулы. Абзимы обнаруживаются в больших количествах у людей, страдающих аутоиммунными заболеваниями, а также у беременных и лактирующих (кормящих) женщин. Абзимы в виде искусственных иммуноконъюгатов могут использоваться в качестве эффективных противораковых средств нового поколения. Противораковые абзимы лежат в основе специальной ADEP-терапии, означающей «*направляемый антителом фермент*, *действующий на пролекарство*». При таком подходе специфический абзим, попадая в область опухоли, превращает нетоксичное «пролекарство», циркулирующее в крови, в токсичное противораковое соединение*.

*Например, антитела, специфически связывающие карциноэмбриональный антиген, были конъюгированы с ß-глюкуронидазой для превращения в опухоли неактивного глюкуронилдоксорубицина в активный доксорубицин.

АБОРТИВНАЯ ИНИЦИАЦИЯ. От лат. abortivus – *недоношенный*, *остановленный* и initiatio – *начало*. Начальная стадия транскрипции, в течение которой РНК-полимераза останавливается после включения нескольких первых нуклеотидов и затем начинает всё заново. Абортивная инициация протекает при нахождении РНК-полимеразы в пределах промотора и может повторяться несколько раз, прежде чем РНК-полимераза приступит к элонгации.

АВАСТИН. От греч. a – начальная часть слова со значением отрицания и vas – *сосуд*. Противораковое средство. По химической природе представляет собой *нейтрализующее антитело*, направленное против фактора роста сосудистого эндотелия (ФРСЭ). В клинической фармакологии *авастин* – препарат, направленный против ФРСЭ и приготовленный на основе соответствующих моноклональных антител (МК-антител). Используется для подавления процесса ангиогенеза в опухолях, а также при других пролиферативных заболеваниях сосудов. Показано, что препарат не только разрушает сосуды, но и нормализует кровоток, упорядочивая локальное сосудистое русло опухоли. Поэтому введение в схему лечения цитостатиков (или лучевой терапии) резко повышает эффективность терапии солидных опухолей. Подобными эффектами обладает и препарат, блокирующий три основных типа рецепторов ФРСЭ, – *рецептин*. К сожалению, опухоли способны диверсифицировать (разнообразить) факторы ускорения ангиогенеза.

АВИДИН. От лат. avis – *птица* и eidos – *сходство*. Яичный белок, вырабатываемый бокаловидными клетками яйцевода птиц под воздействием прогестерона.

Авидин образует комплекс с витамином H (биотином), в результате чего биотин не усваивается организмом. Поэтому, с целью предотвращения дефицита биотина, следует употреблять в пищу только яйца, в которых белок полностью сварен.

АГАР (агар-агар). От малайск. agar-agar – *водорослевый желатин*. Смесь высокомолекулярных полисахаридов (агарозы и агаропектина*), содержащихся в некоторых морских водорослях (роды *Gelidium*, *Gracilaria*, *Ahnfeltia*). Получают агар-агар из багряной (красной) водоросли *анфельции*, произрастающей в Белом и Баренцевом морях. Из черноморской багряной водоросли *филлофоры* (*Phyllophora nervosa*) добывают агароид и агароидин. Агар-агар является природным гелеобразователем. Растворяется в воде только при нагревании, а при охлаждении водных растворов образует студень (гель). Используется в качестве основы для получения твёрдых питательных сред в микробиологии, а также в пищевой промышленности (приготовление мармелада, желе, пастилы) (см. **Агароза**).

*Агаропектин представляет собой цепочки, образованные остатками D-галактопиранозы, некоторые из которых этерифицированы серной кислотой.

АГАРИЦИНОВАЯ КИСЛОТА. От греч. agarikon – *грибы* (пластинчатые). Соединение (α-гексадециллимонная кислота), получаемое из пластинчатых грибов (гименомицетов). Обладает обезвоживающими свойствами.

АГАРОЗА. От малайск. agar-agar и суффикса «оза», указывающего на то, что это сахар. Водорастворимый полимер галактозы (Gal), состоящий из остатков D- и L-галактозы. Агарозу получают из красных водорослей и используют для приготовления гелевой основы питательных сред (агар-агара) (см. **Агар**).

АГГЛЮТИНИНЫ. От лат. ag-glutino (ag-glutinare) – *склеивать*, *приклеивать* (англ. agglutination – *склеивание*). 1. Общее название белков, относящихся к группе гликопротеинов и способных специфически связываться с углеводными остатками других гликопротеинов и гликолипидов*. Основное количество агглютининов представлено белками-лектинами. Участвуют в разнообразных физиологических процессах, протекающих в организме, как позвоночных, так и беспозвоночных животных, например, насекомых. Выделяют также группу растительных лектинов-агглютининов (см. **Лектины** в разделе **«Клеточная биология»**).

2. Антитела, образующиеся в организме под влиянием чужеродных веществ (антигенов) и вызывающие склеивание эритроцитов. Их называют также анти-А и анти-В.

*В результате чего агглютинины вызывают склеивание клеток, например, эритроцитов.

АГЛИКОН. От а – начальная часть слова со значением отрицания и glykys – *сладкий*. Буквально: «не-сахар». Соединённая с сахаром часть молекулы гликозида. Гликозиды часто обладают горьким вкусом и специфическим ароматом.

АГМАТИН. Токсический амин (из группы птомаинов) – продукт бактериального декарбоксилирования аргинина в кишечнике.

АГОНИСТЫ. От греч. agonistikos – *способный к борьбе*. Химически активные соединения (синтетические лиганды), вызывающие тот же эффект, что и природные регуляторы (гормоны, медиаторы). Агонисты гормонов – вещества, способные имитировать действие природных гормонов. Например, синтетические оральные контрацептивы представляют собой агонисты эстрогенов и прогестерона (см. **Антагонисты**).

АГОНИСТЫ ОБРАТНЫЕ. Лиганды, связывающиеся с неактивными формами рецепторов, и приводящие к их подавлению.

АГРЕКАН. От фр. agreger < лат. aggregare – *соединять*, *присоединять* и гликан. Протеогликан внеклеточного матрикса (ВКМ), с коровым пептидом которого соединено большое количество боковых «хвостов» гликозоаминогликана (ГАГ), в результате чего молекула внешне напоминает ёршик. При участии линкерных белков связывается с молекулами гиалуроной кислоты (гиалуронаном) и образует крупные комплексы (*агрегаты*) с волокнами коллагена II-типа в хрящевой ткани, откуда и получил своё название (см. **Протеогликаны**).

АДАПТОРНЫЕ МОЛЕКУЛЫ РНК. От англ. adapter < лат. adaptare – *приспосабливать* (приспособлять). Молекулы транспортных РНК (тРНК), специфичные к аминокислотам и определённым кодонам матрицы (мРНК). С помощью них в процессе белкового синтеза на рибосомах последовательность нуклеотидов в мРНК транслируется (переводится) в последовательность аминокислот в полипептиде. Синонимы: *трансфертные* РНК, *транспортные* РНК.

АДДУКТЫ. От лат. ad-duco, ad-ductum – *приводить*, *побуждать*, *склонять*. Общее название молекулярных комплексов, образующихся при взаимодействии некоторых веществ (например, ПАУ – полициклических ароматических углеводородов), образующих прочные ковалентные связи с ДНК и др. макромолекулами клетки. В процессах канцерогенеза в клетках возникают ДНК-, РНК- и белковые *аддукты* канцерогенов. Аддукты нарушают точное копирование генов, приводят к мутациям и другим изменениям в ДНК, способствующим образованию опухолей.

АДДУЦИН. От лат. ad-duco – *приводить* и prote(in) – *белок*. Белок спектринового цитоскелета, который формирует и поддерживает двояковогнутую форму эритроцита.

АДЕНИЛАТЦИКЛАЗА. Интегральный мембранный белок-фермент класса *лиаз*, синтезирующий из аденозинтрифосфата (АТФ, ATP) **«вторичный мессенджер»** – циклический 3′,5′-аденозинмонофосфат (цАМФ, cAMP). цАМФ – активатор различных клеточных протеинкиназ (например, киназы фосфорилазы печени). Аденилатциклаза активируется адреналином, глюкагоном и АКТГ. Инсулин и простагландины, напротив, подавляют её активность.

АДЕНИЛИРОВАНИЕ. Процесс химической модификации белков (ферментов) путём обратимого присоединения аденозинмонофосфата (АМФ, AMP).

АДЕНОЗИН. Нуклеозид – продукт конденсации аденина и *d*-рибозы. Входит в состав различных адениновых нуклеотидов (АМФ, АДФ, АТФ). Присутствует в продуктах гидролиза нуклеиновых кислот. Воздействуя на метаботропные рецепторы*, играет роль нейромодулятора, оказывая тормозное влияние на ряд возбуждающих синапсов. Синоним – *рибофуранозиладенин*.

*От греч. (metabo)le – *перемена*, *переход* и tropos – *поворот*, *изменение*. Рецепторы, влияющие на изменение метаболизма.

АДЕНОЗИНТРИФОСФАТ (АТФ, ATP). Эфир фосфорной кислоты и аденозина (аденозин-5'-трифосфат), молекула которого содержит высокоэнергетические связи (обозначаются знаком ~). Непосредственный предшественник адениловых нуклеотидов в составе РНК и ДНК. Служит основным поставщиком и хранилищем энергии в клетке (универсальным переносчиком химической энергии). Образно его называют единой разменной «энергетической монетой», или «жизненной силой», использующейся живыми клетками при молекулярных превращениях, протекающих с затратой энергии*. Синтезируется в процессах *гликолиза* и полного окисления глюкозы в цикле трикарбоновых кислот. АТФ также является медиатором в синапсах гладких мышц, образуемых метасимпатическим отделом вегетативной нервной системы. Его действие опосредуется пуриновыми рецепторами, сопряжёнными с ионными кальциевыми каналами. Синоним – *аденозинтрифосфорная кислота*.

*Центральную роль АТФ в энергетическом обмене показали в 1940 г. американские биохимики немецкого происхождения Фриц Альберт Липман (F.A. Lipmann, Нобелевская премия, 1953 г.) и Герман Мориц Калькар (H.M. Kalckar).

АДИПОНЕКТИН. От лат. adipos – *жир* и necto – *вязать, связывать*. Гормоноподобное вещество, продуцируемое клетками жировой ткани. Синоним – «*гормон удовольствия*».

АДФ-РИБОЗИЛИРОВАНИЕ (ADP-рибозилирование). Распространённая химическая модификация белков (в том числе гистонов), осуществляемая путём присоединения АДФ-рибозы (аденозиндифосфатрибозы) к остаткам глутамата и лизина, источником которой служит NAD^+. Гистоны могут быть моно- или олиго-АДФ-рибозилированы. Считается, что эта модификация ослабляет связь ДНК с гистонами и делает её более доступной для факторов транскрипции, а также белков, участвующих в процессах репликации и репарации. При этом в наибольшей степени модифицируется гистон H1.

АДРЕНАЛИН*. От лат. adrenalis – *надпочечниковый* (надпочечный), где ad – *при* и ren – *почка*. Гормон мозгового слоя надпочечников из группы *катехоламинов*, синтезирующийся также, наряду с норадреналином, и в хромаффинных клетках другой локализации (в клетках симпатоадреналовой системы). Образуется из предшественников – *дофамина* и *норадреналина*. Адреналин – медиатор реакций напряжения и защиты, его выделение возрастает при стрессе и гипогликемии. Синонимы: *эпинефрин*, *симпатин*.

*Гормон был впервые выделен из надпочечников в кристаллическом виде в 1901 г. английскими биохимиками Т. Олдридж и Л. Такамине.

АДРЕНОБЛОКАТОРЫ. От лат adrenalis – *надпочечный* и нем. Blockade < итал. bloccata – *преграждённая*. Вещества, «выключающие» адренорецепторы. В зависимости от того, какой тип рецепторов подавляется, их подразделяют на α- и ß-адреноблокаторы. К первым относятся производные спорыньи (*эрготамин* и *редергин*) и *фенитрон**. Ко вторым – *анаприлин* (индерал), *антин*, *пронеталол* и другие.

*Фенитрон активный антагонист гашиша.

АДРЕНОЛИТИКИ. От лат adrenalis – *надпочечный* и греч. lysis – *ослабление*, *растворение*. Соединения, оказывающие действие, антагонистическое адреналину и норадреналину, а также другим *симпатомиметикам*.

АДРЕНОМИМЕТИКИ. От лат adrenalis – *надпочечный* и греч. mimētēs – *подражатель*. Соединения, оказывающие действие, сходное с действием *катехоламинов* (адреналина и норадреналина). Например, к адреномиметикам относится *добутамин*.

АДЪЮВАНТЫ. От лат. adjuvare (juvo) – *помогать, способствовать*. Вещества, повышающие активность вакцин, а также вещества, предсказуемо влияющие на действие активного начала в лекарствах. В иммунологии это вещества-носители, повышающие иммуногенность различных антигенов. Например, адъювант Фрейнда* представляет собой коктейль из бактериальных стимуляторов (убитых микобактерий, используемых для увеличения иммуногенности), эмульгированных в минеральном масле (полный адъювант Фрейнда**). Неполный адъювант Фрейнда содержит только антиген, находящийся в составе водно-масляной эмульсии.

*По имени американского патолога Дж. Фрейнда (Freund J., 1890–1960).

**Вызывает выработку организмом фактора *некроза опухолей альфа* (TNF-α), разрушающего активированные иммунные клетки.

АКАРИЦИДЫ. От греч. akari – *клещ* и лат. caedere – *убивать*. Химические препараты, использующиеся для уничтожения клещей.

АКВОРИН. От названия гидромедуз рода *Acquorea* и греч. protein – *белок*. Фотопротеин, схожий по своим свойствам с фотопротеином *обелином*.

АКОНИТИН. Высокотоксичный алкалоид (*ацетилбензоилаконин*), содержащийся в клубнях аконита* (борца); особенно много аконитина в *Aconitum napellus*. Применяют исключительно как наружное средство при лечении суставов.

*Многолетние травы семейства лютиковых с клубневидными корнями и рассечёнными листьями.

АККУТАН. От лат. ac (ad) – приставка, обозначающая присоединение, близость и cutis – *кожа*. Буквально: *близкий к коже*. Препарат, использующийся в дерматологии для лечения *акне* и *псориаза*. Представляет собой производное витамина А (ретинола). Препарат запрещён для применения при беременности. У беременных женщин вызывает спонтанные аборты, приводит к нарушениям развития сердца, нервной системы и лицевого черепа у плода (т.е. является тератогеном).

«Не всякому помогает случай. Судьба одаривает только подготовленные умы».

Луи Пастер

АКОРИН. Дубильное вещество, получаемое из корневища аира (*Acorus*), откуда и произведено название. Используется в клинической практике как горечь и легкое желчегонное средство, стимулирующее аппетит.

АКРИДИНОВЫЙ ОРАНЖЕВЫЙ. Интеркалирующий флуоресцентный краситель основной природы. В клеточной биологии применяется для выявления нуклеиновых кислот (см. **Акридины**).

АКРИДИНЫ. От лат. acris < acer – *едкий*, *острый* и eidos – *сходство*. Химические соединения (производные *дибензопиридина*), обладающие мутагенным действием. Приводят к образованию «вставок» или, напротив, делеций отдельных нуклеотидов. Оказывают раздражающее действие на кожу и слизистые оболочки.

АКРИХИН-ИПРИТ. Флуоресцирующий алкилирующий агент, использующийся для выявления Q-сегментации (Q-полос) фиксированных митотических хромосом. Свойства агента легли в основу метода дифференциального окрашивания хромосом, позволяющего выявлять в них сегмен-

ты, или поперечные полосы – бэнды*. Акрихин-иприт связывается с гетерохроматиновыми районами хромосом, обогащёнными А–Т-парами. Синоним – *квинакрин* (см. **Квинакрин**).

*От англ. «band» – *тесьма, лента, полоса*. При облучении УФ-светом хромосом, обработанных акрихин-ипритом, проявляются поперечные светящиеся полосы, которые называют *Q-полосами*, а сам метод получил название *Q-окраска*. Метод впервые предложил шведский цитолог Касперссон с соавторами (T. Caspersson [et al.], 1968).

АКСЕРОФТОЛ. От греч. a – начальная часть слова со значением отрицания, xeros – *сухой* и ophthalmos – *глаз*. Синоним жирорастворимого витамина А, или *ретинола* (см. **Ретинол**).

АКТИВИРУЮЩИЕ ФЕРМЕНТЫ. Ферменты, катализирующие реакцию образования активированной аминокислоты (аминоацил-АМФ) из аминокислоты и АТФ, а также перенос аминоацил-АМФ на свою тРНК с образованием аминоацил-тРНК и АМФ. Синоним – *аминоацилсинтетазы*.

АКТИВНЫЙ ЦЕНТР. Участок молекулы фермента, взаимодействующий с другими молекулами и осуществляющий ферментативную реакцию.

АКТИН. От греч. aktis, aktinos – *луч**. Основной белок мышц (α-актин)** и микрофиламентов, представленный различными вариантами (изоформами), кодируемыми разными генами. У млекопитающих обнаружено шесть вариантов актина: два присутствуют в гладких мышцах, один – в скелетных, один – в сердечной мышце и два актина (ß-актин и γ-актин) – универсальные компоненты цитоплазмы всех клеток. Мономерная форма немышечного актина – G-актин (от лат. globula – *шарик*), связывает молекулу АТФ. При полимеризации за счёт гидролиза АТФ образует тонкую неустойчивую (динамичную) двуспиральную фибриллу F-актина*** (от лат. fibrilla – *волокно, нить*). В цитоплазме F-актин образует внутриклеточные *микрофиламенты*, которые стабилизируются специальными белками: *тропомиозином, филамином,* α-*актинином* и белками *миозинового типа*. Микрофиламенты также пронизывают *микроворсинки* каёмчатого эпителия кишечника, упрочняя и стабилизируя их. В микроворсинках микроволокна удёрживаются вместе актин-связывающими белками, такими как *виллин* и *фимбрин*, а с помощью белка *фодрина* связываются у основания и присоединяются к механическому каркасу кортикального слоя цитоплазмы, построенному из *промежуточных волокон*, расположенных в виде сетки или мата. Актиновые микрофиламенты (элементы цитоскелета) кортикального слоя цитоплазмы через белок *винкулин* (а также белки *катенин* и α-*актинин*) связываются с линкерными гликопротеидами плазматической мембраны (Е-*кадхеринами*) и формируют также адгезивный поясок (сцепляющую ленту, или ленточное соединение) в однослойных эпителиях (см. **Профилины** и **Тимозин-β4**).

*Логично также произвести слово «актин» от лат. activus – *деятельный*, составив его со словом protein.

**Главный белок тонких нитей мышечных волокон (мол. масса 42 kDa, составляет 20–25 % мышечного белка).

***В настоящее время общепринята следующая схема полимеризации актиновых микрофиламентов при движении клетки: в ответ на действие внешних сигналов (факторов роста) активируются белки WASp, Scar/WAVE, вызывающие активацию комплекса белков Arp2/3, обеспечивающего, в свою очередь, нуклеацию F-актина на боковых участках уже существующих актиновых нитей. Рост боковых филаментов продолжается до тех пор, пока остаются свободными плюс-концы. Так формируется густая сеть микрофиламентов, остановка роста которой обеспечивается специальными кэпирующими белками (см. **Белки нуклеации** в разделе «**Клеточная биология**»).

АКТИНИН (α-актинин). От греч. aktinos – *луч* и protein – *белок*. Палочковидный димерный биполярный белок, подобный актину и содержащий актин-связывающие домены кальпонинового типа*. Формирует рыхлые связки в актиновых пучках. Присутствует на плазматических мембранах в местах прикрепления актиновых микрофиламентов и на кончиках микроворсинок. Формирует также Z-диски миофибрилл поперечнополосатой мускулатуры. Функция Z-дисков заключается в связывании соседних саркомеров друг с другом. Миозиновые протофиламенты также связаны с Z-диском через фибриллярный белок *титин* (см. также **Титин (тайтин)**).

*Гомологичные домены (около 25 kDa), характерные для многих белков, связывающихся с актином.

АКТИНОВЫЕ СЕТИ. Сетеподобные структуры, образованные переплетениями актиновых филаментов. Характерны для цитоплазматического кортекса и ламеллоподий.

АКТИНОВЫЕ ФИЛАМЕНТЫ (микрофиламенты). Один из основных компонентов цитоскелета, обеспечивающий клеточную подвижность и сокращение (мышечные филаменты). Представляют собой двунитевые фибриллы F-актина, стабилизированные специальными белками (см. **Актин**).

АКТИНОМИЦИН D*. Антибиотик, продуцируемый *актиномицетами*, откуда и получил своё название (см. также **Актиномицины**). По механизму действия является ингибитором транскрипции (блокирует элонгацию цепей РНК) и представляет собой интеркалирующий цитостатический фактор с необратимым характером действия. Связываясь с ДНК (реагирует с 2-аминогруппой гуаниновых остатков в молекуле ДНК), препятствует функцио-

нированию РНК-полимеразы на матрице ДНК. При высоких концентрациях ингибирует также и синтез ДНК. Используется в клеточной биологии** как специфический ингибитор ДНК-зависимого синтеза РНК. Синоним – *дактиномицин*.

*Открыт в 1940 г.

**Нашёл также ограниченное клиническое применение как противоопухолевое средство при лечении опухолей почек (опухолей Уилмса) у детей. Высокотоксичен.

АКТИНОМИЦИНЫ. От греч. aktinos (aktis) – *луч* и mykes – *гриб*. Общее название группы антибиотиков (актиномицин, ауреомицин, стрептомицин, террамицин, хлоромицетин, эритромицин и множество других антибиотиков), продуцируемых микроорганизмами семейства *стрептомицетов* (*Streptomycetaceae**). Активны в отношении микобактерий, грибов, грамположительных бактерий.

*Относятся к актиномицетам (*Actinomycetales*).

АЛИФАТИЧЕСКИЙ. От греч. aleiphatos – *жир*, *масло* (англ. fat). Буквально: *жирный*. Термин используется для обозначения ациклических соединений углерода, в основном относящихся к жирным карбоновым кислотам, некоторым аминокислотам (алифатические аминокислоты – аланин, глицин, валин, изолейцин).

АЛКАЛОИДЫ. От позднелат. alkali – *щёлочь* и греч. eidos – *сходство*. Природные азотсодержащие гетероциклические вещества (основания), преимущественно растительного происхождения. Концентрируются в вакуолях (в клеточном соке) в виде легко растворимых в воде солей – продуктов взаимодействия с органическими кислотами*, а также в клеточной стенке листьев (кокаиновые растения), коре (хинное дерево), клубнях (аконит). Описано несколько тысяч алкалоидов, которые относятся, как правило, к вторичным или конечным метаболитам (экскретам) высших растений. К животным алкалоиды поступают с растительной пищей и обладают выраженной физиологической активностью. Многие алкалоиды ядовиты для животных.

*Дают соли яблочной, винной, лимонной и др. кислот.

АЛЛАНТОИН*. Хорошо растворимый продукт гидролиза мочевой кислоты *уриказой* (см. **Урикотелики**). У большинства млекопитающих *аллантоин* – один из конечных продуктов обмена нуклеиновых кислот. У человека и приматов уриказа отсутствует и поэтому в мочу выделяется мочевая кислота (наряду с мочевиной) (см. также **Аллантоис** в разделе **«Эмбриология и гистология»**).

*Обнаружен у животных и человека в амниотической жидкости и содержимом *аллантоиса*, откуда и получил своё название.

АЛЛИЦИН. От лат. allicio – *приманивать*, *привлекать* (allium sativum* – *чеснок* < alum – *дикий чеснок*). Летучее вещество чеснока (фитонцид), обладающее антибиотическими свойствами**, раздражающее слизистые оболочки глаз и верхних дыхательных путей. Образуется из другого чесночного вещества аминокислоты *аллиина****под действием фермента аллиин-лиазы. На воздухе быстро разрушается с превращением в *сульфоновую кислоту*, которая проявляет мощные антиоксидантные свойства, вступая во взаимодействие с различными радикалами.

*Латинское название чеснока allium произведено от имени бога Аллия (Тибет) (также Allia – левый приток Тибра). Чеснок – это единственное пищевое растение, которое содержит селен (антиоксидант) и германий. Чеснок также входил в состав эликсира молодости, известного у буддистов.

**Пары и экстракты чеснока убивают дифтерийную палочку и холерные бактерии.

***Аллиин не обладает запахом чеснока, который свойственен только аллицину.

АЛЛОКСАН. От греч. allos – *другой* и «ксантин»*. Химическое соединение, инъекция которого экспериментальным животным (например, мышам и крысам) приводит к избирательному повреждению β-клеток островков Лангерганса, продуцирующих инсулин. При этом α-клетки, продуцирующие глюкагон, остаются интактными. Поэтому аллоксан используют для получения экспериментального (аллоксанового) диабета** (см. также **Стрептозоцин**). Аллоксан получают при действии концентрированной азотной кислоты на мочевую кислоту.

*Под действием ксантиноксидазы окисляется в мочевую кислоту.

**Японским учёным Окамото (K. Okamoto) в начале 70-х гг. было показано, что диабет может развиваться и у потомков крыс, заболевших аллоксановым диабетом, т.е. приобретённый признак (индуцированный диабет) передаётся следующим поколениям!

АЛЛОКСАНТИН. От греч. allos – *другой* и xanthos – *жёлтый*. Каротиноидный пигмент *криптофитовых* водорослей.

АЛЛОПУРИНОЛ. От греч. allos – *другой*, лат. purus – *чистый* (пурин) и (ol)eum – *масло*. Синтетический препарат; угнетает процесс образования мочевой кислоты, снижает концентрацию уратов в крови и уменьшает отложение их в тканях и полостях тела. Является также ингибитором цитозольного фермента *ксантиноксидазы*, ответственного за образование некоторых форм АФК. Обладает выраженным терапевтическим эффектом при реперфузии (реоксигенации) органов и тканей после их кратковременной *аноксии* или *ишемии*. Используется как лекарственное средство при подагре, мочекаменной болезни, псориазе и некоторых лейкозах.

АЛЛОСТЕРИЯ. От греч. allos – *другой* и stereos – *пространственный*. Способность белка

изменять пространственную конфигурацию под влиянием аллостерических регуляторов (см. **Аллостерические регуляторы**).

АЛЛОСТЕРИЧЕСКИЕ БЕЛКИ. От греч. allos – *другой* и stereos – *пространственный*. Белки, свойства которых изменяются под действием *аллостерических регуляторов* (эффекторов), связывающихся с этими белками в специфических участках молекулы (аллостерических центрах – участках, отличающихся от активных центов).

АЛЛОСТЕРИЧЕСКИЕ ИНГИБИТОРЫ. От греч. allos – *другой* и stereos – *пространственный*. Вещества, подавляющие активность ферментов путём взаимодействия с отдельными участками молекулы фермента, расположенными вне активного центра. Такое связывание приводит к конформационным изменениям, снижающим активность фермента. Явление характерно, главным образом, для моно- или олигомерных ферментов (см. **Аллостерические регуляторы (эффекторы)** и **Аллостерические белки**).

АЛЛОСТЕРИЧЕСКИЕ РЕГУЛЯТОРЫ (эффекторы). От греч. allos – *другой* и stereos – *пространственный*. Небольшие регуляторные молекулы, обратимо связывающиеся с аллостерическими центрами на поверхности белков (ферментов) и вызывающие изменение их формы и активности. В качестве эффекторов могут выступать аминокислоты, АТФ, адениловая кислота и другие соединения.

АЛЛОСТЕРИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ. От греч. allos – *другой* и stereos – *пространственный*. Контроль скорости протекания отдельных метаболических процессов в организме путём изменения активности ферментов, имеющих *аллостерические регуляторные центры*. Обеспечивается за счёт способности молекул эффекторов, взаимодействующих с одним участком фермента, оказывать влияние на активность другого участка (активного центра). Другими словами, аллостерический контроль – это способность фермента изменять активность в результате присоединения к нему небольшой регуляторной молекулы в специальном сайте (аллостерическом центре). Процесс присоединения приводит к изменению конформации молекулы фермента и, как следствие, его активности (см. **Аллостерические регуляторы**). Синоним – *аллостерическая модуляция*.

АЛЛОФЕРОНЫ. От греч. allos – *другой* и лат. ferio – *ударять*, *бить*, *поражать*, *убивать*. Иммунные комплексы насекомых, состоящие из 15 белков и обладающие иммуномодулирующей функцией. Как иммуностимуляторы превосходят по эффективности все известные стимуляторы высших организмов, поскольку активируют не только отдельные звенья иммунитета, но и всю иммунную систему полностью. Аллофероны выделяют из жирового тела опарышей (личинок мух), живущих в среде, предельно загрязнённой бактериями. Показано, что у самых различных патогенных бактерий нет резистентности к аллоферонам. Поэтому аллофероны называют также «*антибиотиками насекомых*» (см. также **Интерфероны**).

АЛЬБУМИНЫ. От лат. albumen (albuminis) – *белок*, где album (albus) – *белый* и суффикса «ин», присутствие которого обязательно в названиях белков*. Простые глобулярные белки, хорошо растворимые в воде и солевых растворах. Относятся к основным резервным белкам организма, обладающим многочисленными физиологическими функциями. Так, альбумины плазмы крови, на долю которых приходится около 60 % от общего количества белков крови (35–45 г/л), определяют на 80 % коллоидно-осмотическое давление плазмы**. Кроме того, альбумины играют роль переносчиков многих веществ, транспортируемых кровью, таких как билирубин, уробилин, соли желчных кислот, жирные кислоты, витамины, некоторые гормоны (например, тироксин) и микроэлементы. Альбумины также связывают экзогенные вещества, в частности, антибиотики (пенициллин, сульфаниламиды), а также ионы тяжёлых металлов. Типичными представителями альбуминов являются *лактальбумин* – белок молока и *овальбумин* – яичный белок. Существуют и растительные альбумины, такие как *лейкозин* пшеничного зерна (от греч. leykos – *белый*), *легумин* и *легумелин* из семян гороха (от лат. названия семейства бобовых *Legumenosa*).

*Например, пепсин (фермент желудочного сока, от гр. peptos – *переваривать*), фибрин (волокнистый белок, обеспечивающий процесс свёртывания крови, от лат. fibra – *волокно*) и т.д.

**М. масса *альбумина* – одного из самых низкомолекулярных белков плазмы – составляет 69 kDa, а М. масса *преальбумина* – 61 kDa.

АЛЬГИНАТЫ. От лат. alga (algae) – *морская трава*, *водоросль*. Соли кислых полисахаридов, получаемых из бурых водорослей.

Используются в качестве сырья для изготовления синтетического шёлка. Показано, что альгинаты могут стать новыми компонентами для производства перспективных типов миниатюрных аккумуляторов, применяемых в различных гаджетах.

АЛЬГИНОВЫЕ КИСЛОТЫ. От лат. alga (algae) – *морская трава*, *водоросль*. Кислые, линейные полисахариды, построенные из остатков уроновых кислот (β-D-маннуроновой и α-L-гулуроновой кислот, связанных 1→4 гликозидными связями) и содержащиеся в бурых водорослях (в частности, в ламинарии, или «морской капусте»), а также в некоторых бактериях. Представляют собой структурные вещества, относящиеся к природным гелеобразователям.

АЛЬДОГЕКСОЗЫ. Гексозы, содержащие *альдегидную группу*. К альдогексозам относятся глюкоза*, аллоза, альтроза, манноза, гулоза, идоза, галактоза и талоза.

*Другое название глюкозы – декстроза (правовращающий сахар, от лат. dexter – *правый*).

АЛЬДОЗЫ. Моносахариды (триозы, пентозы и гексозы), содержащие *альдегидную группу*, откуда и возникло название. Образуются при окислении первичной спиртовой группы многоатомных спиртов – глицерина, ксилита и сорбита (соответственно, альдотриозы, альдопентозы и альдогексозы).

АМАНИТИН (А-АМАНИТИН). Грибной токсин (бициклический октапептид), яд бледной поганки (*Amanita pellucida*, *Amanita phalloides*), способный ингибировать эукариотические РНК-полимеразы: РНК-полимеразу II аманитин подавляет при концентрации 1 мкг/мл; РНК-полимеразу I при концентрации 100 мкг/мл, а РНК-полимераза III остаётся активной вплоть до концентрации 1 мг/мл. Бледная поганка продуцирует также и другие токсические пептиды, такие как *фаллоидин* и *фаллоин* (см. **Фаллоидин**).

АМИГДАЛИН. От имени древнегреческой богини красоты и молодости *Амигдалы*. Гликозид косточковых растений из семейства розоцветных (абрикос, горький миндаль, вишня, слива, персик), расщепляющийся в желудке с освобождением глюкозы и синильной кислоты (цианидов)*. Представляет собой сочетание дисахарида гентиобиозы и агликона, состоящего из остатков синильной кислоты и бензальдегида. Цианиды содержат и некоторые другие растения, например, пассифлора, на которой кормятся гусеницы *геликонид*, также накапливающие цианиды, что препятствует их поеданию птицами.

*Именно поэтому противоядием при отравлении цианидами служит глюкоза. Вспомните безуспешную попытку князя Феликса Юсупова с компанией отравить Григория Распутина синильной кислотой, помещённой в пирожное.

АМИЛАЗА. От греч. amylum – *крахмал* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент*. Деполимераза – гидролитический фермент (глико-зил-гидролаза), расщепляющий крахмал до олигосахаридов (сначала до декстринов, а затем до солодового сахара *мальтозы*). Существуют три типа амилазы – α, β и γ, различающиеся молекулярной массой и источником образования. Альфа-амилаза присутствует в слюне и в поджелудочном соке. Сладкий вкус зрелых плодов и солода – результат активности соответственно бета- и гамма-амилазы. Геном млекопитающих содержит множество копий гена AMY1, кодирующего α-амилазу, причём их количество варьирует у разных видов животных и даже у разных людей. У человека обнаружено наибольшее число копий этого гена, что отражает эволюционное приспособление к характеру питания, изменившемуся с появлением земледелия и, как следствие, увеличением объёмов потребляемого в пищу крахмала. Таким образом, амилаза человека – это продукт пищевой адаптации. Синонимы: *диастаза* и *птиалин* (см. **Птиалин**).

*Амилаза – первый из выделенных ферментов, описанный в 1833 г. французским биохимиком Пайя. В 1898 г. другой француз Дюкло предложил простой способ давать названия ферментам, добавляя суффикс «аза» к корню названия вещества, на которое действует данный фермент.

АМИЛОЗА. От греч. amylon – *крахмал* и суффикса «оза», указывающего на то, что это сахар. Один из основных полисахаридов крахмала (растворимый в воде неразветвлённый (линейный) крахмал*, цепь которого образована 200–300 остатками глюкозы). В амилозе молекулы глюкозы связаны между собой гликозидной связью C^1–C^4. В состав крахмала входит также *амилопектин*, в котором за счёт гидроксильных групп C^1 и C^6 осуществляется также ветвление молекулы крахмала**.

*При продолжительном кипячении 15–25 % амилозы переходит в раствор в виде коллоида (варка киселя).

**Амилоза и амилопектин относятся к *полиглюкозанам*.

АМИЛОПЕКТИН. От греч. amylon – *крахмал* и pektos – *свернувшийся*. Резервный, сильно разветвлённый (в отличие от линейной *амилозы*) полисахарид α-D-глюкозы, запасающийся в *амилопластах*. Представляет собой компонент обычного крахмала. Включает сотни тысяч остатков глюкозы (Мол. масса до 10^8 Da).

АМИНАЗИН. Нейротропное соединение, из группы транквилизаторов. Воздействует на ЦНС, понижая активность некоторых центров гипоталамуса.

АМИНОАЦИЛСИНТЕТАЗЫ. Ферменты, катализирующие реакцию образования аминоацил-АМФ (активированной аминокислоты и пирофосфата) при взаимодействии аминокислоты с АТФ, а также перенос активированной аминокислоты на транспортную РНК (тРНК) с образованием аминоацил-тРНК и свободного аденозинмонофосфата (АМФ). В каждой клетке должно быть, по меньшей мере, 20 различных *аминоацилсинтетаз* (по числу канонических аминокислот).

АМИНОГЛИКОЗИДЫ. Группа клинически значимых антибиотиков (около 20-ти), синтезирующихся различными микроорганизмами из родов *Micromonosporum* и *Streptomyces*, путём олигомеризации аминосахаров. В структуру таких олигосахаридных антибиотиков, как правило, входят *аминоциклитол** или 2-*дезоксистрептамин*, представляющие собой производные модифицированной *стрептозы* (сложного углевода) и *глюкозамина*. Аминогликозидные антибиотики подавляют процесс трансляции, связываясь с бактериальными рибосомами. Представителями семейства таких антибиотиков являются *гентамицин*, *неомицин*, *стрептомицин* и *сизомицин*, активные против аэробных грамотрицательных бактерий и, в частности, против *Pseudomonas* и *Mycobacterium tuberculosis*.

*В случае стрептомицина – *стрептидин*.

АМИНОКИСЛОТЫ. Органические соединения, обладающие свойствами карбоновых кислот и аминов (что и определило их название). Относятся к важнейшей группе метаболитов, из которых построены белки. В белках встречаются 20 основных (*природных*, *канонических* или *протеиногенных*) левовращающих аминокислот* (L-аминокислот), которые по своим химическим свойствам подразделяются на 4 группы: 1. *Нейтральные неполярные* – аланин (Ala), глицин (Gly), Валин (Val), лейцин (Leu), изолейцин (Ile), метионин (Met), пролин (Pro) фенилаланин (Phe) и триптофан (Trp). 2. *Нейтральные полярные* – аспарагин (Asn), глютамин (Gln), тирозин (Tyr), треонин (Thr), серин (Ser) и цистеин (Cys). 3. *Основные* (положительно заряженные) – аргинин (Arg), гистидин (His) и лизин (Lys). 4. *Кислые* (отрицательно заряженные) – аспарагиновая кислота (Asp) и глютаминовая кислота (Glu). Организм человека нуждается в десяти незаменимых аминокислотах, в число которых входят аргинин, гистидин, валин, лейцин, изолейцин, лизин, метионин, треонин, триптофан и фенилаланин. В среды для культивирования клеток обязательно добавляют тирозин, цистин и глютамин, в котором особенно нуждаются трансформированные клетки.

*У небольшого числа видов организмов есть ещё, по крайней мере, две дополнительные аминокислоты. Интересен также вопрос, почему «живое отобрало» только левые аминокислоты и правые сахара?

АМИНОНЫ (amynona). От греч. amynein – *отгонять*. Защитные вещества (телергоны-репелленты*), предохраняющие животных от нападения врагов (отпугивающие врагов) (см. **Телергоны**).

*От лат. repellentis – *отгоняющий*, *отталкивающий*.

АМПАКИНЫ. Новый класс фармакологических стимуляторов памяти, увеличивающих уровень нейротрансмиттера глутамата в нервной ткани. Представляют собой позитивные регуляторы особых глутаматных рецепторов – рецепторов *альфа-аминометилизоксазолпропионовой кислоты* (АМПК), откуда и получили своё название. Улучшают память и внимание у больных шизофренией. К сожалению, потеря памяти становится всё более острой социальной и экономической проблемой, поскольку в развитых странах всё больше людей с возрастом страдают синдромом, получившим название «слабо выраженное ухудшение когнитивных функций» («мягкие расстройства памяти»). Нередко этот синдром предшествует развитию болезни Альцгеймера, которая, как новая, грозящая человечеству эпидемия, объявлена важнейшей проблемой XXI в.

АМФЕТАМИНЫ. Синтетические наркотики – сильные стимуляторы активности ЦНС, сходные по действию с эфедрином и другими симпатомиметическими аминами. Амфетамины повышают в мозге концентрацию нейромедиатора дофамина.

α-Метилфенэтиламин (метиламфетамин) под названием «первитин» использовался в немецко-фашистской армии как биостимулятор. В комплексе с кофеином и кокаином позволял подводникам не спать до семи суток.

Тайские таблетки для похудения, отбивающие аппетит (читай, волю к жизни), также содержат амфетамин и поэтому официально запрещены к употреблению.

АМФИБОЛИКИ*. От греч. amphi – *с обеих сторон* (ampho – *оба*) и «мета(болизм)». Промежуточные соединения (метаболиты, интермедиаты), вовлечённые в метаболические циклические пути, играющие как *анаболическую*, так и *катаболическую* роль. Поэтому такие метаболические пути называются *амфиболическими* путями промежуточного метаболизма. Так, промежуточные соединения *цитратного* цикла**, протекающего в матриксе митохондрий, включаются не только в катаболические, но и во многие биосинтетические процессы, например, в процессы биосинтеза глюкозы, порфиринов и аминокислот. Митохондрии также поставляют в цитоплазму активированную уксусную кислоту (ацетил-КоА), включающуюся в синтез жирных кислот и изопреноидов***.

*Амфиболия (от греч. amphibolia) – «*двусмысленность*».

**Цикла трикарбоновых кислот, или цикла Кребса. Назван в честь английского биохимика немецкого происхождения Ханса Адольфа Кребса, который описал основные реакции аэробного окисления. Ему принадлежит также описание и орнитинового цикла синтеза мочевины. В 1953 г. Кребс получил Нобелевскую премию.

***Ацетил-КоА, образующийся в матриксе митохондрий, не может проходить через внутреннюю митохондриальную мембрану. Поэтому ацетильный остаток конденсируется с оксалоацетатом с образованием цитрата, который переносится в цитоплазму по механизму антипорта с малатом, где снова расщепляется с образованием ацетил-КоА и оксалоацетата.

АМФИФИЛЬНОСТЬ. От греч. amphi – *с обеих сторон* и phileo – *люблю*. Свойство соединений, имеющих как *гидрофобные*, так и *гидрофильные* области. К амфифильным соединениям относятся, например, фосфолипиды, способные образовывать в воде малые супрамолекулярные структуры – *мицеллы*, а также *планарные* бислойные структуры – *биологические мембраны*. В липидах гидрофильные (полярные) группы, состоящие из заряженных (*цвиттерионных*) фосфолипидных головок, остатков сахара (в гликолипидах) или гидроксильной группы холестерола, обращены в сторону водной среды, тогда как гидрофобные области (ацильные «хвосты») выталкиваются из воды, образуя внутреннюю часть двойного слоя* (см. также **Цвиттерионы**). Синоним – *амфипатичность*.

*Занимают термодинамически наиболее устойчивое положение внутри бислоя.

АМФИФИЛЬНЫЙ «ЗАВИТОК». От греч. amphi – *с обеих сторон* и phileo – *люблю*. Участок в молекуле белка, расположенный на N-конце, в котором заряженные аминокислоты сгруппированы на одной стороне альфа-спирали, а незаряженные (неполярные) локализованы на другой стороне. Такие белки характерны для митохондрий и их амфифильные «завитки» играют роль сигнальных участков*, содержащих от 12 до 80 аминокислотных остатков и обеспечивающих механизм транспорта белков в митохондрии (амфифильный «завиток» соединяется с участком (доменом) связывания *распознающего рецептора*, локализованного в наружной мембране митохондрий).

*Иначе, *топогенных* (от греч. topos – *место* и genan – *порождать*) сигналов, определяющих место назначения белков.

АМФОТЕРИЦИН (амфотерицин В). От греч. amphoteros – *тот и другой*. Амфотерный полиеновый антибиотик, выделенный из *Streptomyces nodosus* и обладающий противогрибковыми свойствами. По механизму действия представляет собой низкомолекулярное соединение, способное образовывать в липидных мембранах анионные каналы. Обладает выраженным токсическим действием вследствие увеличения мембранной проницаемости, приводящей к нарушениям ионного баланса в клетках. В клинической практике применяется с осторожностью, поскольку обладает выраженным *нефротоксическим* действием.

АМФОТЕРНЫЕ ВЕЩЕСТВА. От греч. amphoteros – *тот и другой*. Вещества, связывающие в зависимости от pH среды протоны (H^+) и гидроксильные ионы (OH^-), способные вступать в химические реакции и как кислота, и как основание. К таким веществам относятся белки. Амфотерность белков плазмы крови позволяет им поддерживать постоянство pH крови, т.е. играть роль pH-буферов. Выраженные буферные свойства характерны, например, для гемоглобина, представляющего собой более слабую кислоту, чем угольная кислота (H_2CO_3).

АНАБОЛИКИ. От греч. anabole – *подъём*. Вещества, усиливающие анаболизм (биосинтез белка) и способствующие положительному балансу азота. Относятся к мужским половым гормонам и используются в спорте в качестве *допинга**. Первое американское патентованное средство «дианабол» содержало метандростенолон (в просторечии, «метан»). «Большая пятёрка» стероидных анаболиков – *дианабол, нандролон, кленбутерол, станозолол* и *метилтестостерон*. Анаболики эффективно «сжигают» жир, особенно эффективен кленбутерол. Синоним – *анаболические стероиды*.

*Приём спортсменами синтетических анаболических стероидов приводит к наращиванию мышечной массы и увеличению выносливости организма. К сожалению, многие новые синтетические анаболики, например, *тетрагидрогестринон* (ТТГ) трудно обнаружить в организме спортсменов с помощью стандартных методов, использующихся при допинг-контроле.

«Дело науки – возведение всего сущего в мысль».

А.И. Герцен

АНАЛЕПТИКИ. От греч. analeptikos – *укрепляющий*, *тонизирующий* (англ. синоним restorative – *средство для приведения в сознание*). Фармакологические средства, возбуждающие центральную нервную систему. К природным аналептикам, антагонистам барбитуратов, относится, например, *стрихнин*, а также препарат *бемегрид*, которые применяют при тяжёлых отравлениях снотворными препаратами.

АНАНДАМИД. С санскр. «счастье». Внутренний каннабиноид («внутренняя марихуана» мозга), вырабатываемый мозгом аналог марихуаны, снижающий тревожность, снимающий депрессивное состояние и повышающий аппетит. Взаимодействуя со своими рецепторами на нейронах, вырабатывающих энкефалины (в так называемых «гедонических точках»), стимулирует выработку энкефалинов и усиливает чувство удовольствия (см. **Энкефалины**). Анандамид применяют при тяжёлой *анорексии*.

АНАПЛЕРОТИЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ (анаплеротические метаболиты). От греч. ana – *обратно* и plero – *пополнять*. Возмещающие реакции. Ферментативные процессы, пополняющие запас промежуточных продуктов обмена, например, в цитратном цикле. Анаплеротический характер носит деградация большинства аминокислот, которые могут превращаться в глюкозу и жирные кислоты. Важнейшей анаплеротической стадией в метаболизме высших животных является превращение пирувата в оксалоацетат, что позволяет включать в *глюконеогенез* пируватпоставляющие аминокислоты и лактат. Отсюда следует, что *глюконеогенез* поддерживается фактически за счёт деградации аминокислот*.

*В отличие от пирувата ацетил-КоА (CoA) не является анаплеротическим метаболитом, поскольку его углеродный скелет полностью окисляется до CO_2 в цитратном цикле. Отсюда следует, что жирные кислоты, поставщики ацетил-КоА, не могут участвовать в образовании глюкозы и поддерживать необходимый уровень сахара в крови. Поэтому при голодании в организме в первую очередь утилизируются не жиры, а белки (аминокислоты), которые, в свою, очередь, могут также превращаться в жирные кислоты.

АНАТОКСИНЫ. От греч. ana – *снова* и toxikon – *яд*. Обработанные и лишённые вредных

свойств токсины, сохраняющие иммунологические свойства (антигенность). Применяются для иммунизации. Синоним – *токсоид* (похожий на токсин, или «как бы токсин»).

Создатель *анатоксина* против дифтерии французский микробиолог Г. Рамон (G. Ramon).

АНГИОГЕНИН. От греч. angeion – *сосуд* и genan – *порождать*. Фактор пептидной природы, стимулирующий образование кровеносных сосудов (*ангиогенез*).

АНДРОГЕНЫ. От греч. andros (aner) – *мужчина* и genan – *порождать*. Собирательный термин, обозначающий мужские половые стероидные гормоны, обеспечивающие развитие и активность половых органов, формирование мужских вторичных половых признаков (маскулинизацию, вирилизацию) и особенностей телосложения. Кроме того, андрогенные гормоны являются самыми сильными когнитивными энхансерами. К андрогенам относятся: *тестостерон*, *андростандиол*, *андростандион*, *андростендиол*, *андростерон* (обладает слабым андрогенным эффектом). Вырабатываются главным образом семенниками (яичками), а также корой надпочечников. В группу андрогенов входят также синтетические не вирилизующие андрогенные препараты, применяемые в клинике при надпочечно-обменном синдроме и для лечения остеопороза. Синонимы: *тестоиды*, *либидогормоны**.

Для андрогенового рецептора свойственен выраженный полиморфизм в человеческих популяциях. Показано, что существуют значительные различия в последовательности первого экзона гена, кодирующего рецептор, который может содержать от 8 до 35 CAG-повторов. При низком числе повторов рецептор более чувствителен к андрогенам (выше степень связывания гормон-рецепторного комплекса).

В соответствии с гипотезой *дихронной эволюции* В.А. Геодакяна (см. **Дихронизм** в разделе **«Общая биология и экология»**), андрогены, сужая *норму реакции* мужского организма, приближают его к внешней среде и ускоряют эволюцию человека (см. **Эстрогены**).

*Андрогены также резко повышают либидо у женщин.

АНДРОСТАН. От греч. andros (aner) – *мужчина* и stan – *несущая часть* (основа). Углеводород, предшественник синтеза стероидных гормонов-андрогенов.

АНКСИОЛИТИКИ. От лат. anxius – *боязливый, беспокоящийся* и греч. lysis – *разложение, растворение*. Транквилизаторы, снимающие чувство беспокойства, тревоги и амока.

АНТАБУС*. Противоалкогольный препарат, ингибитор *алкогольдегидрогеназы*. Антабус, блокируя фермент, приводит к накоплению в крови образовавшегося из этилового спирта *ацетальдегида* и появлению комплекса тяжёлых отрицательных вегетативных реакций (тошноту и сильное общее недомогание), что препятствует повторному принятию алкоголя. Подобным действием обладает и препарат *дисульфирам*. Синоним – *тетурама*.

В Филадельфии (Университет Томаса Джефферсона) предпринята успешная попытка генно-инженерного внедрения (геннотерапевтический метод) в организм специально выведенных линейных крыс, обладающих склонностью к алкоголизму, гена, обусловливающего выработку альдегид-дегидрогеназы с низкой активностью.

АНТАГОНИСТЫ. От фр. antagoniste < греч. antagonistes – *противник*, *соперник*. Лиганды, селективно связывающиеся со специфическими рецепторами, но не вызывающие биологический эффект. Другими словами, химические соединения, блокирующие действие физиологически активных веществ, например эндогенных гормонов (используются в клинической практике для лечения гормонозависимых опухолей). Вторым примером могут быть *кальциевые антагонисты*, такие как бензотиазепины, дигидропиридины и фенилалкиламины, использующиеся для лечения гипертонии. Взаимодействуя с кальциевыми каналами (инактивируя их), они снижают уровень Ca^+ в гладких мышцах артерий, приводя к снижению их тонуса и увеличению просвета.

АНТИБАКТЕРИАЛЬНЫЕ ПОЛИПЕПТИДЫ (белки) НАСЕКОМЫХ. Полипептиды, присутствующие в гемолимфе насекомых, при инфицировании бактериями. Различаются по молекулярной структуре, аминокислотному составу и составляют несколько групп: 1. Абецины, апидацины, дрозоцины (2–4 kDa) и лебоцины. 2. Дефензины насекомых* (4 kDa). 3. Цекропины** (мол. масса около 4 kDa). 4. Аттацины (8–27 kDa), саркотоксины II, диптерицины и колеоптерицины. Следует отметить, что постоянно выделяются новые антибактериальные белки насекомых, которые нельзя отнести к уже известным группам, например, *гловелин*.

*Антибактериальные пептиды насекомых, которые встречаются и у позвоночных.

**От названия бабочки цекропии (*Cecropia*).

АНТИБИОТИКИ*. От греч. anti – *против* и bios – *жизнь*. Вторичные метаболиты микроорганизмов, способные в низких концентрациях подавлять жизненно необходимые процессы у других микроорганизмов и, тем самым, затормаживать их развитие и размножение. В клинических целях обычно используют химические производные природных антибиотиков. К настоящему времени известно больше 7000 различных антибиотиков. Антибиотики редко убивают напрямую**. Обычно гибель бактерий под действием антибиотиков происходит в результате возникающего окислительного стресса, приводящего к образованию свободных радикалов, которые повреждают белки, ДНК и мембранные липиды. Другими сло-

вами, антибиотики – оружие химической войны между различными видами микроорганизмов, использующееся ими для подавления какого-либо метаболического процесса в клетках-мишенях. Большинство известных природных*** антибиотиков продуцируется микроорганизмами из рода актиномицетов (стрептомицетов, *Streptomyces sp.*), а также определёнными видами других бактерий (например, миксобактерий) и грибов. По механизму действия антибиотики подразделяются на: 1. Ингибиторы биосинтеза белка, воздействующие на рибосомы, такие как *тетрациклины*, *пуромицин*, *аминогликозиды* (например, *стрептомицин*), *эритромицин* и *хлорамфеникол*. 2. Ингибиторы синтеза клеточных стенок у грамотрицательных бактерий – лактамные антибиотики (*пенициллины* и *цефалоспорины*). 3. Транспортные антибиотики – ингибиторы или имитаторы систем бактериального транспорта. Последние, встраиваясь в клеточную мембрану, приводят к потере бактериальной клеткой ионов. 4. Интеркаляторы, например, *дауномицин*. Следует подчеркнуть, что антибиотики, применяемые в клинических целях, при активных физиологических концентрациях не являются ядами для человека и животных. К сожалению, широкомасштабное, бездумное и неконтролируемое применение антибиотиков привело к появлению у патогенных микроорганизмов множественной устойчивости (резистентности) и эра антибиотиков, похоже, заканчивается! В результате сложившейся очень опасной ситуации человечество, исчерпав возможности создания новых по механизму действия антибиотиков, может оказаться перед непобедимым врагом (см. также **Бактериостатики**, **Бактерициды** и **Идиолиты** в разделе **«Микробиология и вирусология»**). Виды, продуценты антибиотиков, обладают различными механизмами защиты, предохраняющими их от самоуничтожения, такими как ферментативная деградация антибиотика, модификация *мишени* антибиотика в собственных клетках, активное удаление антибиотика из клеток и ограничение его проницаемости в клетки. У бактерий, чувствительных к антибиотикам, обнаружен фундаментальный механизм защиты с помощью образования сероводорода**** (H_2S), который, являясь сильнейшим восстановителем, гасит действие свободных радикалов. Бактерии, в которых нарушен механизм образования H_2S, становятся на порядок более чувствительными к действию антибиотиков. Показано, что у некоторых видов бактерий защитным фактором служит также оксид азота.

Следует отметить, что за истекшие 30 лет в клиническую практику были внедрены только 3! новых антибиотика, тогда как в предыдущие десятилетия их буквально «штамповали» сотнями. Последний совершенно новый антибиотик был зарегистрирован в 2003 г.

В связи с масштабным распространением инфекций, устойчивых к известным антибиотикам, в Шотландии в 2012 г. был принят проект под названием «Глубоководные антибиотики». Цель проекта найти неизвестные антибиотические вещества, производимые немногочисленными микроорганизмами (бактериями и грибами), обитающими в океанических глубоководных жёлобах, т.е. живущие в крайне экстремальных условиях, где эти вещества могут обеспечивать им селективные преимущества.

*Изначально термином «антибиотики» обозначались любые микробные продукты, которые в низкой концентрации могут ингибировать или убивать другие микроорганизмы. Первым в истории человечества антибиотиком, применяемым в медицинских целях, стал *пенициллин*. Он был выделен в 1929 г. из грибка, относящегося к группе зелёной плесени, английским микробиологом Александром Флемингом (Alexander Fleming, 1881–1955), получившим в 1945 г. Нобелевскую премию по физиологии и медицине (см. также **Лизоцим**). Премия была присуждена также английскому патологу Хоуарду Уолтеру Флори (1898–1968), впервые успешно применившему пенициллин в клинической практике и немцу, жившему с 1933 г. в Великобритании, Эрнсту Борису Чейну (1906–1979), установившему химическое строение пенициллина. Следует также отметить, что древние популяции людей могли обладать эмпирическими знаниями для получения продуктов, содержащих антибиотики и использовать их как лекарственные средства. Биоархеологи обнаружили в костях древних нубийцев тетрациклин, продуцируемый почвенными бактериями из рода *стрептомицет*. Предполагают, что антибиотик содержался в пиве, производимом целенаправленно с помощью специальной ферментации.

**Правильнее считать, что антибиотики подавляют развитие микроорганизмов, поскольку на фоне действия антибиотиков чаще возникают различные формы скрытых (замаскированных) инфекций.

***Существуют и синтетические антибиотики, такие, как, например, *сульфаниламиды*, а также антибиотики из группы *фторхинолонов* – ингибиторы ДНК-гиразы (см. **Гиразы (ДНК-гиразы)**).

****Всегда считалось что сероводород – это побочный продукт жизнедеятельности бактерий.

АНТИБИОТИКИ-ИОНОФОРЫ. От греч. ion – *движущийся*, *идущий* и phore – *переносить*. Малые органические молекулы, свойственные некоторым микроорганизмам и участвующие в транспорте (челночном переносе) определённых ионов через мембраны (действуют подобно ионным каналам). Их встраивание в цитоплазматическую мембрану приволит к потере бактериальной клеткой ионов и последующей её гибели. В эту группу входят *макротетралидные* антибиотики, повышающие проницаемость мембран для калия. К ионофорным антибиотикам относится и *валиномицин*.

В другую группу входят микробные соединения, переносящие железо, или специфически связывающие медь и цинк (см. также **Сидерофоры**). Хорошо изученный полипептид *грамицидин*, образующий каналы, также является ионофорным антибиотиком. Синоним – *транспортные антибиотики*.

АНТИМИЦИН. От греч. anti – *против* и mykes – *гриб*, *грибок*. Смесь нескольких соединений, продуцируемых некоторыми видами актиномицетов и обладающих антибиотическим действием против грибков (подавляет процесс дыхания). Применяется в растениеводстве против вредителей сельскохозяйственных растений.

АНТИОКСИДАНТЫ. От греч. anti – *против* и фр. oxydee – *окисленный* < греч. oxis – *кислый*. Вещества (со свойствами антидотов), с помощью которых клетки поддерживают низкий уровень токсичных веществ (см. также **АФК**) для них *оксидантов* (реакционноспособных свободных радикалов, отнимающих электроны от молекул), которые не только разрушают клеточные мембраны и белки, но и могут вызывать повреждения в ДНК (в том числе мутации, приводящие к опухолевой трансформации клеток). К антиоксидантам относятся некоторые природные вещества, такие как витамины Е, А и С, антоцианы, полифенолы, а также некоторые фармакологические препараты, препятствующие разрушительному действию окислителей.

Собственно антиоксидантными свойствами обладают многие вещества – донаторы электронов, такие как тиолы и меркаптаны, в частности, *меркаптоэтанол*, который используется для защиты питательных сред для культур клеток.

Все *антиоксиданты* обладают также и *прооксидантными* свойствами при повышении дозы, что ограничивает возможности их применения. Поскольку главным «поставщиком» оксидантов в клетках являются митохондрии (особенно стареющие и повреждённые митохондрии), разрабатываются митохондриально-адресованные антиоксиданты. Лидирующие позиции в разработке таких веществ занимает школа академика В.П. Скулачёва, под руководством которого на основе *пластохинона* из хлоропластов было сконструировано и синтезировано вещество SkQ1, способное задерживать, *по заверению разработчиков*, развитие 14 признаков старения у человека.

АНТИСЕПТИКИ. От греч. anti – *против* и septikos – *гнойный*. Вещества, вызывающие гибель микроорганизмов. Природные антисептики – *фенолы* – препятствуют цепным реакциям окисления. Фенольных соединений много в древесине сосны, в сфагновых мхах. Обеззараживающие свойства сфагновых мхов издавна известны в народной медицине (см. **Сфагнол**). Очень сильный природный антисептик – *слизь голотурий*.

АНТИТЕЛА. От греч. anti – *против* и «тело». Буквально: «противотела» («тела против антигенов»). Класс растворимых белков, продуцируемых активированными В-лимфоцитами (плазматическими клетками) в ответ на внедрение в организм чужеродных антигенов (см. **Антигены** и **Иммуноглобулины**). Антитела поступают в кровь (сывороточные антитела)*, либо связываются с особыми лимфоцитами, переносящими их к чужеродным антигенам. Обладают защитными и обезвреживающими свойствами. Антитела связывают антигены и способствуют их нейтрализации и удалению при участии фагоцитирующих клеток. Все антитела имеют общий план строения и состоят из нескольких субъединиц. Типичное строение имеют иммуноглобулины класса G (IgG). В простейшем случае антитела состоят из четырёх цепей (из двух HL-гетеродимеров): двух одинаковых тяжёлых (Н-цепи, от англ. heavy – *тяжёлый*, мол. масса 50 000) и двух одинаковых лёгких (L-цепи, от англ. light – *лёгкий*, мол. масса 25 000), соединённых дисульфидными мостиками. В свою очередь, каждая цепь состоит из *доменов*. Все четыре цепи образуют симметричную Y-образную структуру. N-концевые участки Н- и L-цепей составляют антиген-связывающие фрагменты (Fab), где F – fragment, a – antigen и b – bond – *связь*. Fab-фрагменты соединены с помощью гибкого участка («шарнира») с фрагментом Fc (где «с» от лат. constans – *постоянный*), который способен взаимодействовать с макрофагами, лимфоцитами и факторами комплемента. N-концевой домен Fab-фрагмента, связывающий антигены, называется *вариабельной областью* (V) (см. **Антигенсвязывающий центр**). С ней связана *константная область* (С), состоящая из одного домена L-цепи (С1) и 3–4 доменов Н-цепи (Сн1-4). С-область молекулы отвечает за лизис и фагоцитоз бактериальных клеток и макромолекулярных частиц после связывания с ними антитела. Такое же строение имеют антитела класса IgD и мономеры IgM (полные антитела класса IgM состоят из десяти гетеродимеров).

В зависимости от типа Сн-доменов иммуноглобулины относятся к одному из пяти классов: IgG (составляют 75 % всех иммуноглобулинов), IgM, IgA**, IgD и IgE (реагины). Синонимы – *иммуноглобулины* (Ig), *гаммаглобулины* (γ-глобулины) (см. **Домены** и **Иммуноглобулины**) Синоним – *иммуноглобулины*.

*Представляют собой белки плазмы (сыворотки) крови человека и животных, относящиеся к классу иммуноглобулинов (Ig) (γ-глобулинов – гликопротеинов с мол. массой от 150 до 1 000 kDa), образующихся в плазматических клетках (специализированных лимфоидных популяциях клеток, способных образовывать клоны), возникающих в результате антигензависимой дифференцировки В-лимфоцитов в *центрах размножения*.

**IgA вырабатывается в клетках, сходных с плазматическими и находящихся в слизистой дыхательной и пищеварительной систем.

За раскрытие структуры антител (гаммаглобулинов) американский биохимик Джеральд Эдельман (J.M. Edelman, p. 1929) и английский иммунолог Родни Портер (R.R. Porter, p. 1917) в 1972 г. были удостоены Нобелевской премии по химии.

АНТИФЕРМЕНТЫ. Вещества, вырабатываемые паразитами и препятствующие действию ферментов организма-хозяина. Благодаря антиферментам кишечные паразиты не перевариваются пищеварительными ферментами желудочно-кишечного тракта хозяина. Антиферменты тканевых и кровяных паразитов блокируют действие литических ферментов фагоцитов. В эту же группу входят и вещества-антикоагулянты, такие как *гирудин* и *табанин*, а также антифермент из слюны иксодовых клещей (*Ixodes ricinus*), препятствующий образованию *тромбопластина*.

АНТИФИДАНТЫ. От греч. anti – *против* и feed – *питать*. Вещества, защищающие растения от поедания животными. К антифидантам относятся, например, алкалоиды и цианиды. В то же время некоторые насекомые используют токсины (например, токсины молочая) для своей защиты от хищников, накапливая их в своём теле.

АНТИФОЛАТЫ. Препараты, антагонисты *фолиевой кислоты* (по-другому, витамина Bc или витамина B_{11}), которые подавляют фермент дигидрофолат-редуктазу (DHFR), участвующий в синтезе нуклеотидов. Антифолаты используются как антибиотики, ингибирующие синтез ДНК у патогенных микроорганизмов, в том числе дрожжеподобных грибков (см. **Фолиевая кислота**).

АНТОЦИАНЫ. От греч. anthos – *цветок* и kyanos – *синий*, *лазоревый*. Растительные пигменты, окрашивающие цветки в фиолетово-синий цвет. Представляют собой естественные антиоксиданты, обладающие антисклеротическим действием.

АПЕЛЛЕНТЫ. От лат. a, греч. a, an – частицы отрицания и лат. repellentis – *отгоняющий*, *отталкивающий*. Половые аттрактаны – вещества, привлекающие половозрелых особей противоположного пола. Вещества, противоположные по своему действию репеллентам. Облегчают встречу особей противоположного пола у видов, представленных небольшим числом особей или живущих на большом расстоянии друг от друга. Синоним – *эпагоны* (см. **Эпагоны**).

АПИЛАК. От лат. apis – *пчела* и lac – *молоко*. Маточное или пчелиное молочко – секрет фаринголабиальных желёз 7–14-дневных пчёл. Основной пищевой субстрат формирования половозрелых самок-маток (молочком заполняются так называемые маточники, в которых развиваются личинки, превращающиеся в маток). Содержит сложный комплекс физиологически активных веществ и используется в медицине как лекарственное средство, применяемое сублингвально в виде таблеток в комплексной восстановительной терапии (особенно у ослабленных детей). Обладает также свойствами *афродизиака*. Синоним – *королевское желе*.

АПИРАЗА. От греч. a – начальная часть слова со значением отрицания, pyr – *огонь* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Кальций-зависимый фермент АТФ-дифосфогидролаза, отщепляющий фосфат от АТФ и АДФ. Синоним – *аденозинтрифосфатаза*.

АПИТОКСИН. От лат. apis – *пчела* и греч. toxikon – *яд*. Пчелиный яд. Секрет ядовитых желёз жалящего аппарата пчёлы. Из активно действующих веществ содержит ферменты *гиалуронидазу* и *лецитиназу* А, пептид меллитин, а также муравьиную, соляную и фосфорную кислоты. Разрушает клеточные мембраны, вызывая боль, отёк и воспаление. Синоним – *меллитин* (см. **Меллитин**).

АПОМОРФИН. От греч. apo – *за* и «морфин». Рвотное средство. Физиологически активное вещество, раздражающее нервный центр рвоты в продолговатом мозгу, расположенный в области дна VI желудочка.

АПОФЕРМЕНТ. От греч. apo – *за* и «фермент». Белковая часть фермента, нуждающаяся в *коферменте* или *простетической группе** (небелковой активной химической группе, участвующей в катализируемой реакции). Комплекс, состоящий из *апофермента* и *кофермента*, называется *холоферментом* (где греч. holos – *весь*), т.е. *полным ферментом*.

*Простетическая группа – это кофермент, связанный с апоферментом постоянно. Если связь временная, то *кофермент* называется *косубстратом*. Простетическая группа может иметь различную химическую природу: от атомов металлов до нуклеотидов. Гетеротрофные организмы, неспособные синтезировать многие коферменты, нуждаются в простетических группах, которые поступают в форме витаминов.

АПРОТИНИН. От греч. a – начальная часть слова со значением отрицания и prote(in) – *белок*. Физиологический ингибитор нелизосомных сериновых протеаз. Содержится во многих органах млекопитающих. Получают из лёгких крупного рогатого скота.

АП-ЭНДОНУКЛЕАЗЫ. Эндонуклеазы, разрезающие цепь ДНК с образованием 5′-концов в *апуриновых* или *апиримидиновых* участках, откуда и получили своё название.

АРАБИНАН. От arabicus – *аравийский* (арабский). Полисахарид *L*-арабинозы (*L-Ara* – пектин). Входит в состав растительных клеточных стенок.

АРАБИНОЗА. От arabicus – *аравийский* (арабский). Пятиатомный сахар (*пентоза*), получивший вполне логичное название *арабиноза*, поскольку впервые был получен из *гуммиарабика* – углеводного полимера (полисахарида) (см. **Гуммиарабик**). Арабиноза встречается в растениях в свободном виде, но чаще содержится в виде высокомолекулярных полисахаридов – *пентозанов*.

АРБОРИЦИДЫ. От лат. arbor (arboris) – *дерево* и caedere – *убивать*. Химические соединения, убивающие древесную и кустарниковую растительность.

АРОМАТАЗА. От греч. aröma (arömatos) – *душистое вещество* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Фермент, участвующий в образовании женского полового гормона эстрадиола путём образования *ароматического кольца*, которое возникает в А-кольце молекулы тестостерона при удалении ангулярной (угловой) метильной группы, расположенной между А и В-кольцами. В результате эстрадиол, в отличие от тестостерона, представляет собой не C_{19}-, а C_{18}-стероид. Показано, что активность ароматазы повышается в присутствии алкоголя* (этанола) и гербицида *атразина* (см. **Атразин**).

*Именно поэтому алкоголь приводит к развитию гормонально зависимых форм рака молочной железы.

АРТАЛИН. От греч. artos – *хлеб*. Один из белков пшеничной клейковины.

АРТЕМИЗИНИН. От лат. Artemisia – *полынь*. Алкалоид полыни; подавляет развитие плазмодиев всех видов. Используется как противомалярийное средство*.

*Отвары однолетней полыни издавна используются для лечения малярии.

АСКОРБИНОВАЯ КИСЛОТА. От старославян. названия цинги – «скорбут», что означает «изъязвлённый рот», и греч. а – начальная часть слова со значением отрицания. γ-Лактон 2,3-дегидрогулоновой кислоты. Водорастворимый витамин, участвующий во многих метаболических процессах, таких как регуляция окислительно-восстановительных реакций, регуляция углеводного обмена и образование коллагена (выступает в качестве кофактора *пролилгидроксилазы* при синтезе коллагена). Антицинготный витамин и восстанавливающий агент (антиоксидант). Суточная потребность человека в аскорбиновой кислоте составляет 60–80 мг. Аскорбиновая кислота снижает клинический эффект гепарина и непрямых антикоагулянтов, поэтому передозировка её при склонности организма к гиперкоагуляции и тромбозам опасна для жизни (см. также **Цинга** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**). Синоним – *витамин С**.

Аскорбиновая кислота, принимаемая беременной женщиной в избыточных количествах, способна повреждать развивающийся плод! Кроме того, у плода наступает привыкание к высоким дозам витамина С, и после рождения у ребёнка возникают симптомы дефицита аскорбиновой кислоты и возрастает восприимчивость к инфекциям.

Следует заметить, что аскорбиновая кислота не является витамином для мышей, поскольку синтезируется в их организме.

*Это название также произошло от первой буквы слова «скорбут».

АСКОРБАТ. Соли аскорбиновой кислоты, а также её остаток, входящий в состав сложных эфиров.

АСПАРТАТ. От лат. asparagus – *спаржа*. Кислая протеиногенная моноаминодикарбоновая кислота (содержит карбоксильную группу в боковой цепи). Участвует в образовании пиримидиновых оснований (ключевой фермент биосинтеза пиримидина – *аспартат-карбамоилтрансфераза*, АКТ-аза). В ЦНС играет роль нейромедиатора. Синонимы: *аспарагиновая кислота* (Asp), L-*аминоянтарная кислота* (α-*аминосукцинат*).

АСПИРИН. От «ацетил» («а») и греч. Spira – *изгиб*, *извив* (изгибающийся прут – *ива* (верба)*). Ацетилсалициловая кислота** (АСК) – самое распространённое нестероидное противовоспалительное, анальгезирующее и жаропонижающее средство. Обладает также антиагрегантным действием, необратимо ингибируя *циклооксигеназу* (ЦОГ-1) и тем самым возникновение предшественника *тромбоксана* и *простациклина* (см. **Тучные клетки** в разделе **«Клеточная биология»**). Снижает экскрецию и реабсорбцию мочевой кислоты (уратов) в почках. На основании клинических данных известно, что у больных артритами, получавших аспирин как противовоспалительное средство, редко встречаются инфаркты миокарда, поэтому в последние годы препараты аспирина стали рекомендовать как средство против тромботических заболеваний***.

*Растение, из коры которого впервые была выделена *салициловая кислота*. Существуют и другие варианты объяснения происхождения слова *аспирин*: 1. От названия видов таволги, или лабазника (*Filipendula*) родов *спирея* (Spiraea), из которых добывали салицилаты. 2. От греч. asperum – *несущий шипы* (речь идёт о малине). В разных частях растения малины, в том числе и в ягодах, содержится аспирин. Поэтому малиновое варенье издавна используется в народной медицине как жаропонижающее средство. Много салицилатов также в коре ольхи, отвары которой использовались для снижения температуры и лечения подагры.

**Название произведено от латинского названия ивы Salix (семейство *Salicaceae*). Впервые аспирин синтезировал в 1860 г. французский химик Шарль Фредерик Жерар (Герхард), а в 1893 г. немецкий химик Фредерик Хофман разработал технологию производства ацетилсалициловой кислоты.

***Появляются также данные, говорящие о том, что регулярный приём аспирина приводит к развитию синдрома Рея, характеризующегося поражением мозга из-за накопления мочевины, а о повреждениях слизистой желудка и внезапных внутренних кровотечениях известно уже давно.

АТРАЗИН. Гербицид, наиболее широко использующийся в сельском хозяйстве США. Им загрязнены не только огромные территории пло-

дородных почв, но и водоёмы*. Считается, что атразин стимулирует синтез фермента *ароматазы* (см. **Ароматаза**) и, как следствие, высокой её активности, повышается уровень эстрогена у лягушек, что приводит у них к реверсии пола и превращению самцов в самок. Возможно также, что атразин нарушает выработку эстрогенов и у других животных (см. также **Гербициды**).

*Гербициды в настоящее время, к сожалению, уже вездесущие загрязнители. Показано, что у мужчин, живущих в сельскохозяйственных районах, из-за гербицидов снижен уровень сперматогенеза (см. также **Бисфенолы**).

Мы должны всегда помнить, что человечество живёт только за счёт милосердия Природы.

АТРОПИН. От греч. atropos – *необратимый*, *безвозвратный*. Алкалоид* «красавки», или белладонны (*Atropa belladonna*), применяющийся в клинической медицине как *холинолитик* (блокирует преимущественно М-холинорецепторы). Используют также как антидот при отравлении *мускарином* (атропин блокирует рецепторы, возбуждение которых вызывает отравляющее действие мускарина) (см. **Мускарин**).

*Содержится в дикорастущих растениях семейства паслёновых, таких как белена, дурман, скополия.

АТТРАКТАНТЫ. От лат. attraho (attractum) – *притягивать*, *привлекать*. Вещества, привлекающие животных (вещества, обладающие запахом). Существуют тысячи молекулярных рецепторов-белков, воспринимающих запахи. Поскольку молекулы на рецепторах в буквальном смысле «болтаются», запахи, как правило, невыразительны (см. **Феромоны**).

АУТОПРОЦЕССИНГ. От греч. autos – *сам* и англ. processing – *обработка*, *преобразование*. Процесс самоактивации (изменения конформации молекулы) некоторых проферментов (зимогенов) и превращения их в активные энзимы. Синоним – *автокаталитическая активация*, характерная, например, для пепсиногенов, которые при низких значениях pH (1–2,5) желудочного сока автокаталитически отщепляют блокирующие пептиды, содержащие аргинин («парализатор» пепсина).

АУТОФОСФОРИЛИРОВАНИЕ. От греч. autos – *сам* и «фосфорилирование». Процесс самофосфорилирования протеинкиназ (примером могут служить киназы, связанные с рецепторами). При этом фосфорилированию может подвергаться как сама молекула, содержащая каталитический сайт, так и в случае димерной молекулы киназы одна субъединица может фосфорилировать другую.

АФК (ROS*). Активные формы кислорода (оксиданты). В живых клетках митохондриями** генерируются различные формы АФК, такие как супероксид анион (O_2•-), гидроксильный радикал (OH•) (обладающий чрезвычайно высокой реакционной способностью) и, возможно, синглетный кислород (↑O_2), выполняющих разнообразные функции, в том числе и полезные (защитные). Согласно наиболее убедительной гипотезе старения, предложенной американским геронтологом (по первой профессии химиком) Денхамом Харманом (Denham Harman), ведущая роль в ослаблении жизненных функций организма с возрастом принадлежит именно АФК. Они окисляют различные биополимеры (ДНК, белки и, в первую очередь, мембранные липиды) и, кроме прямого токсического воздействия на клетки, запускают также процесс их *апоптоза* (см. также **Апоптоз** в разделе **«Клеточная биология»**). Однако недавно проведённые исследования на мышах и нематодах показали, что повышение содержания некоторых оксидантов коррелирует с увеличением продолжительности их жизни. По-видимому, оксиданты служат частью защитного механизма и в определённых случаях, образуясь в ответ на клеточные повреждения, посылают организму сигналы о необходимости включения систем репарации. Если этот механизм верен, то образование свободных радикалов не причина возрастных повреждений, а их следствие. В таком случае применение антиоксидантов в виде соответствующих витаминных комплексов и пищевых добавок принесёт организму не пользу, а вред (см. **Антиоксиданты**).

**Reactive oxygen species*.

**В клетке возникают и немитохондриальные АФК.

АФЛАТОКСИНЫ*. Клеточные токсины, производные кумаринов, продуцируемые клетками плесневых грибков *аспергиллов*. Обладают гепатотропным канцерогенным действием на печень многих видов позвоночных (от рыб до птиц и млекопитающих). Потенциально опасны и для человека. Задолго до образования рака печени афлатоксин индуцирует в ней десятикратное увеличение синтеза холестерина.

*Название получили от плесени *Aspergillus flavus*.

АЦЕТИЛ-КОА. От лат. acetum – *уксус*. Высокоактивный эфир уксусной кислоты и коэнзима А (кофермента А). Важнейший метаболит клетки, участвующий в процессе биосинтеза жирных кислот и цикле трикарбоновых кислот (цикле Кребса). Синоним – *активный ацетат* (см. **Кофермент А**).

АЦЕТИЛХОЛИН. Медиатор*, участвующий в передаче нервного сигнала в синапсах, т.е. передающий возбуждение с нервного окончания на какой-либо эффекторный орган. Например, у позвоночных животных передачу возбуждения с нервных окончаний (терминальных синапсов) на волокна поперечнополосатых мышц осуществляет ацетилхолин. В синаптической щели ацетилхолин быстро инактивируется *ацетилхолинэстеразой*,

которая расщепляет медиатор на *холин* и *ацетат* (см. **Физостигмин**, а также **Синапс** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**).

*От лат. mediator – *посредник*.

АЦЕТИФИКАЦИЯ. От лат. acetum – *уксус* («кислое вино»). Уксуснокислое брожение.

АЦИЛИРОВАНИЕ. Процесс присоединения остатка жирной кислоты (*ацильной* группы). Так белки могут быть ацилированы путём присоединения миристиновой(C_{14}) или пальмитиновой (C_{16}) кислот.

БДЕЛЛИНЫ. От лат. bdella – *пиявка*. Ингибиторы протеаз, содержащиеся в слюне пиявки. Препятствуют быстрой пролиферации бактерий эндосимбионтов пиявки – «пиявочных бактерий» (первоначально названных *Bacillus hirudinis*, в действительности *Aeromonas hydrophila*, обитающих в «желудковой кишке» пиявки и относящихся к факультативным анаэробам). *Бделлины*, наряду с *эглинами*, относятся к *бактериостатикам*.

БАКТЕРИОХЛОРОФИЛЛЫ. Обширное семейство пигментов зелёного цвета, молекулы которых связаны с белками фотосинтетического аппарата, не образующих кислород (аноксигенных) фототрофных бактерий. Содержат сопряжённую систему чередующихся одинарных и двойных связей, благодаря чему они способны поглощать и передавать световую энергию. Представляют собой циклические тетрапирролы с дополнительным изоциклическим кольцом, в которое замыкается боковая цепь, представленная в виде остатка пропионовой кислоты. Различают бактериохлорофиллы α, β, c, d, e и g.

БЕЛКИ. Важнейшие компоненты живых клеток, в основе которых лежат полипептидные молекулы (полиаминокислотные гетерополимерные цепи), образующие сложные пространственные структуры. Белки в организме формируют структуру клеток и межклеточного вещества, а также обеспечивают протекание метаболических реакций, лежащих в основе процессов жизнедеятельности (белки-ферменты). В состав природных белков входят 20 различных канонических аминокислот. Для белков очень важна их внутренняя упорядоченная трёхмерная структура, от которой зависит их функция*. Обнаружен удивительный консерватизм трёхмерной структуры белков. В процессе эволюции она изменяется не так быстро, как первичная последовательность кодирующих их генов**. Однако есть белки (их примерно 10 %), которые не имеют чёткой структуры, а приобретают её только при взаимодействии с другими молекулами. Такие белки называют *внутренне неупорядоченными*; к ним относятся, например, интегральные мембранные белки и белки, функцией которых является узнавание различных биологических объектов. Белки бывают не только белыми по цвету (как например, *овальбумин* – белок куриного яйца), но и цветными, т.е. могут иметь окраску. Названия неактивных форм белков (ферментов) в своём составе имеют корень «ген» (от лат. глагола genan – *порождать*), например, *фибриноген* – растворимая форма белка крови, порождающая нерастворимый волокнистый белок *фибрин*. Исключение составляет структурный белок соединительной ткани *коллаген* (см. **Коллагены**). Синоним – *протеины*.

*В то же время известно много структур белков, для которых неизвестна их функция.

Анализ протеомов 420 организмов, принадлежащих к разным таксономическим группам, проведённый биохимиком Густаво Каэтано-Анольес (Gustavo Caetano-Anolles, США), показал наличие у них от 5 до 11 % универсальных белков, структура которых осталась почти неизменной, как бы «законсервированной» со времён существования гипотетического «последнего всеобщего предка» под названием LUCA (см. **Лука в разделе **«Общая биология и экология»**).

БЕЛКИ ДЖОНСА. Негистоновые белки хроматина из так называемой группы белков с высокой электрофоретической подвижностью (HMG – *high mobility group*). Основных белков HMG четыре: HMG-1 (мол. масса 25,5 kDa), HMG-2 (мол. масса 26 kDa), HMG-14 (мол. масса 100 kDa) и HMG-17 (мол. масса 9,247 kDa). Эти белки особенно часто встречаются в активном хроматине, влияя на компактизацию фибрилл ДНП.

БЕЛКИ-ЛИКИ. От англ. leaky – *имеющий течь*. Белки, кодируемые мутантными генами и сохраняющие некоторую остаточную активность (см. **Мутации-leaky** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**).

БЕЛКИ, МЕЧЕННЫЕ ФЛУОРОХРОМАМИ. Белки, которые используют для трансфекции живых клеток с целью их визуализации, а также для исследования динамических процессов, происходящих в структурах цитоскелета. Таким белком, например, является Red Fluorescent Protein (RFP) – *красный флуоресцирующий белок*.

БЕЛКИ POLYCOMB. Семейство белков, регулирующих структуру хроматина и подавляющих транскрипцию генов.

БЕЛКИ TRITORAX. Семейство белков, регулирующих структуру хроматина и поддерживающих экспрессию генов.

БЕЛОК БЕНС – ДЖОНСА*. Высокотермостабильный белок, обнаруженный в моче больных миеломой (множественной миеломой). Встречается также иногда в моче у больных с поражениями ретикулоэндотелиальной системы. Представляет собой лёгкие цепи иммуноглобулинов (Ig) определённого типа, продуцируемые клетками миеломы.

*От имени английского врача Бенс Джонса Г. (Bence Jones H., 1813–1873).

БЕЛОК-Z. Белок, присутствующий в цитозоле клеток (в названии взята первая буква от сл. «золь»), который подобно сывороточному альбу-

мину осуществляет внутриклеточный транспорт длинноцепочечных жирных кислот.

БЕЛОК TOR. Аббревиатура TOR образована от англ. target onter rapamycin – *внешняя мишень рапамицина*. Серин-треониновая протеинкиназа, присутствующая в эукариотических клетках от дрожжей и растений до насекомых и млекопитающих, включая человека (наиболее полно изучен продукт двух дрожжевых генов *TOR1* и *TOR2*). Подавление активности этого белка у млекопитающих (версии белка *mTOR*) с помощью *рапамицина* уменьшает риск развития возрастных заболеваний и увеличивает продолжительность жизни (см. также **Рапамицин**).

БЕЛКОВЫЙ КОМПЛЕКС ARG2/3. Препятствует деполимеризации растущей цепи F-актина, связываясь с минус-концом микрофиламента (см. **Актин**).

БЕТА-АМИЛОИД. От лат. amilum – *крахмал* и eidos – *сходство*. Низкомолекулярный белок (пептид) – продукт протеолиза трансмембранного белка-предшественника APP. Протеолиз происходит под действием аспартильных протеаз-*секретаз* (последовательно действующих бета-секретазы и гамма-секретазы). При избыточном образовании способен агрегироваться (слипаться) в нерастворимые комплексы и филаменты, формирующие белковые отложения (бляшки) в центральной нервной системе, что является характерным проявлением болезни Альцгеймера (амилоид, присутствующий в виде бляшек, вообще характерен для нейродегенеративных заболеваний)*.

Различают нерастворимые и растворимые формы бета-амилоидов (Аβ), обладающие также и различными размерами, но одинаково ведущие себя в роли инициирующих «затравок» для роста белковых агрегатов. Последние мельче и разрушаются протеиназой К, а нерастворимые, подобно прионам, очень устойчивы к ферментативным воздействиям. Молекулы А-бета блокируют холинергические рецепторы, локализованные на постсинаптических принимающих нейронах. Некоторые мутации в двух родственных генах *пресинилина* 1 и 2 ассоциируются с агрессивной формой болезни Альцгеймера. Обнаружено, что высокие концентрации нормальных *прионов* в клетках головного мозга человека предотвращают образование β-амилоидных белков, подавляя активность фермента β-секретазы. Напротив, полисахарид *гепарин* увеличивает склонность А-бета к слипанию (см. **Секретазы**, **Пресенилины**, а также **Болезнь Альцгеймера** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**). Синонимы: β-*амилоидный белок*, *амилоид*, А-*бета*.

*Амилоидный белок возникает при распаде белка, кодируемого геном APP. Обнаружена редкая точечная мутация (нуклеотидная замена) в этом гене, защищающая от болезни Альцгеймера. Эта мутация препятствует работе одной из протеаз, расщепляющих белок APP, что и снижает уровень образования бета-амилоида на 40 %. Эта мутация не только снижает продукцию бета-амилоида, но и препятствует ухудшению когнитивных функций, в том числе памяти. В то же время другие мутации, напротив, повышают уровень продукции амилоида и, как правило, они связаны с тяжёлой наследственной формой болезни Альцгеймера, поражающей даже 30–40-летних людей.

БЕТАИН. От лат. beta – *свёкла*. Переносчик метиловых групп в организме, продукт окисления холина $(CH_3)_3N^+{=}CH_2COO^-$.

БЕТУЛИН. От лат. betula – *берёза*. Пробкообразующее вещество – *тритерпеновый* метаболит (тритерпеноид), – заполняющее клетки фелеммы (пробки) берёзы и платана (чинара)*. Экскреторно накапливается в процессе пробкообразования. Обеспечивает долговременную сохранность (устойчивость к гниению) берёсты. Бетулины (особенно бетулиновая кислота) обладают противораковыми и антивирусными свойствами. В клинической практике для лечения СПИДа используется препарат *бетуловир*, обладающий антиВИЧ активностью. Производные бетулина защищают внутренние органы от токсического действия гемостатиков и обладают гепатопротекторным действием.

*Береста содержит до 20 % бетулина от массы.

БИОГЕННЫЕ АМИНЫ. От греч. bios – *жизнь* (живой) и genan – *порождать*. Биологически активные амины – гистамин, дофамин и серотонин (см. **Гистамин**, **Дофамин** и **Серотонин**).

БИОДЕГРАДИРУЕМЫЕ (биорезорбируемые)МАТЕРИАЛЫ. Отлат.bios–*жизнь*,de-grado–*понижать*, *снижать* и resorbere – *поглощать через разрушение, всасывать*. Пластические формообразующие материалы, приготовленные на основе коллагеновых губок, полимерных синтетических гелей, фибринового геля, а для определённых целей – из гидроксиапатита и полиалканоатов, которые позволяют создавать тканеинженерные конструкции сложных форм, которые способны со временем разрушаться в организме реципиента (см. **Префабрикация**).

БИОМАРКЁРЫ. От лат. bios – *жизнь* и фр. marqueur – *отмечать* < marque – *отметка*. Специфические индикаторы, например, дефектные или несвоевременно появляющиеся белки, указывающие на особое состояние организма или на наличие конкретного заболевания. Обычно концентрация биомаркёра возрастает по мере прогрессирования заболевания, что может служить не только диагностическим, но и прогностическим признаком. Так, по мере развития патологического процесса при болезни Альцгеймера уменьшается уровень А-*бета* и возрастает уровень белка *тау*. Наиболее подходящими являются те биомаркёры, для которых существуют удобные методы их забора (кровь) и визуализации, позволяющие следить за ходом патологического процесса. Например,

разрабатываются тестовые системы, содержащие *зелёный флуоресцирующий* (флуоресцентный) *белок* (GFP) (см. **Флуоресцентные белки**). В настоящее время только для диагностики рака предстательной железы идентифицированы 12 типов биомаркёров, включая самый первый из маркёров *простатоспецифический антиген* (ПСА) (см. также **Фетопротеин**).

БИОТИН. От греч. biote – *относящийся к жизни*. Цис-тетрагидро-2-оксотиено[3,4-*d*]имидозолин-4-валерьяновая кислота. Водорастворимый витамин группы B, содержащийся в орехах (например, арахисе), бобовых и дрожжах. Кофермент карбоксилаз, способный в присутствии АТФ реагировать с гидрокарбонатом (HCO_3^-) с образованием N-карбоксибиотина, в результате чего активированная форма диоксида углерода может быть перенесена на другую молекулу. При недостатке в пище приводит к выпадению волос, воспалительным заболеваниям кожи и чрезмерному отделению кожного сала (себорее). Способен соединяться с белком *авидином*, который содержится в белке яиц, с образованием нерастворимого в воде и биологически неактивного биотин/авидинового комплекса. Синонимы: *витамин* H, *витамин* B_7.

БИОТИНИЛИРОВАНИЕ. Редкая модификация гистонов, основанная на присоединении биотина к остатку лизина в гистонах H3, H4 и H2A. По-видимому, участвует в инактивации хроматина, поскольку обнаруживается в прицентромерном гетерохроматине хромосом, теломерных повторах и в мобильных генетических элементах.

БИОТРАНСФОРМАЦИЯ. От лат. bios – *жизнь* и transformatio – *преобразование*, *превращение*. Биохимические превращения чужеродных токсических веществ, в результате которых образуются менее токсичные вещества. В данном случае биотрансформацию следует рассматривать как процесс *обезвреживания*, или *детоксикации* чужеродных веществ. Однако известны и случаи усиления токсичности веществ (ядов) при изменении их структуры в организме в процессе биотрансформации. Существуют и такие соединения, свойства которых начинают проявляться только в результате их биотрансформации.

БИСФЕНОЛЫ. От лат. bis – *дважды* и «фенолы». Бисфенол А – компонент, использующийся для изготовления пластиковых бутылок, способный переходить в хранящиеся в них жидкости (напитки). Бисфенолы нарушают процесс нормального деления клеток у эмбрионов, и могут приводить к различным врождённым дефектам у детей. Обладают *эстрогеноподобным действием* (мимикрируют эстрогены), поэтому нарушают процесс половой детерминации в организме мужского пола.

БОРНЕОЛ*. Кислородное производное бициклических терпенов – вторичный твёрдый спирт – компонент камфорного, лавандового и пихтового эфирных масел. Из борнеола путём дегидрирования синтезируется камфора. Борнеол как структурный аналог камфоры является её конкурентным антагонистом.

*От «Борнео» – остров в Малайском архипелаге (Калимантан), на котором призрастает камфорное дерево.

БРАНЧИНГ ФЕРМЕНТ. От англ. branch – *ветвь*, *ответвление*. Буквально: *ветвящий* фермент – (амило-[1→4]→[1→6]-трансглюкозидаза), который переносит фрагмент (1→4)-цепи с минимальной длиной в 6 остатков глюкозы на соседнюю цепь, присоединяя этот фрагмент (1→6)-связью, в результате чего образуется точка ветвления в молекуле гликогена в процессе биосинтеза гликогена.

БРОМЕЛИН (бромелайн, бромелаин). От названия тропических растений семейства *бромелиевых*, к которым относится ананас. Протеиназа (пептидаза, пептидная гидролаза) папаинового типа с оптимумом действия pH 6.0–7.0, активирующаяся цианидами и сульфгидрильными соединениями (восстановителями). Содержится в ананасах. Используют для приготовления белковых гидролизатов и перорального лечения посттравматических отёков, а также в вирусологии для удаления, например, заякоривающих пептидов, удерживающих вирусные белки в липидной оболочке.

БОТАКС. Название препарата, содержащего *ботулинический токсин* (или *ботулотоксин*) – сильнейший из ядов, известных человечеству*. Относится к группе *нейротоксинов* (вызывает паралич мышц). Для парализации одной нервной клетки достаточно одной молекулы токсина. В косметологии его используют в микродозах для «снятия» межбровных морщин или расслабления мускульных спазмов.

*Вырабатывается бактерией, вызывающей ботулизм. 1 г яда при добавлении в пищу может убить 14,5 тыс., а в виде инъекций – 8,3 млн человек.

БУФОГЕНИНЫ. От лат. Bufo-bufo – *жаба обыкновенная* и греч. genan – *порождать*. Группа токсических, физиологически активных, защитных веществ, содержащихся в секретах, вырабатываемых кожными железами многих видов амфибий. Буфогенины, такие как *буфотоксин*, *буфонин*, *буфоталин* и *буфагин*, относятся к стероидам, у которых 17-й углеродный атом стероидного ядра связан с непредельным Δ-лактоновым кольцом, обладают свойствами сердечных гликозидов. Другие (*буфотенин*, *буфотенидин* и *буфотионин*) представляют собой производные аминокислоты триптофана. Обладают никотиноподобным ганглиоблокирующим действием, резко повышая кровяное давление.

ВАЗОАКТИВНЫЙ ИНТЕСТИНАЛЬНЫЙ ПОЛИПЕПТИД (VIP). От лат. vas – *сосуд* и intestinum – *кишечник*. Нейропептид, синтезируемый определёнными нервными клетками, а также трансформированными β-клетками (инсулиноцитами) опухолей поджелудочной железы.

ВЕРСЕН. От лат. verso – *вращать*, *приводить в движение*, *обращать*. Хелатирующее соединение. Синоним – *этилендиаминтетрауксусная* кислота (ЭДТА).

ВЕСТЕРН-БЛОТТИНГ. От англ. western – *западный* и blotting (blotting paper – *промокательная бумага* < blot – *пятно*, *клякса*). Метод идентификации белков путём переноса их на нитроцеллюлозные фильтры с последующим выявлением с помощью соответствующего зонда, например, специфических антител.

ВИАГРА*. Цитрат силденафила (*sildenafil citrate*). Широко применяемый препарат для стимуляции мужской потенции при стрессах, неврозах и депрессиях, а также для лечения импотенции любой этиологии. Силденафил блокирует действие фосфодиэстеразы, содержащейся в тканях кавернозных (пещеристых) тел и регулирующей процесс оттока крови из полового члена. Однако фосфодиэстераза содержится также в сетчатке глаза** и миокарде, поэтому применение препарата чревато побочными действиями. Поэтому препарат противопоказан людям, страдающим ишемической болезнью сердца, особенно с нарушениями сердечного ритма. Одновременное применение Виагры с сердечными нитратами (нитроглицерином, нитролонгом и т.п.) чрезвычайно опасно для жизни, поскольку совместное действие препаратов снижает артериальное давление до критического уровня и может привести к смерти.

*Препарат первоначально применялся как гипотензивное сердечное средство (эффект, основанный на действии окиси азота), у которого впоследствии как побочное действие случайно обнаружилось свойство стимулировать эрекцию.

**У людей, принимающих алкоголь (а также при частом применении препарата), могут возникнуть искажения цветового восприятия – всё окрашивается в голубой цвет.

ВИНБЛАСТИН (vinblastine). От лат. названия *Vinca pervinca* – *барвинок** и blast – *росток*. Терпеновый индольный димерный алкалоид, впервые выделенный из *Vinca rosea*. В настоящее время винбластин получают из мадагаскарского барвинка (*Catharanthus roseus*)**. Обладает противоопухолевым цитостатическим действием. Разрушает нити веретена, взаимодействуя с тубулином, в результате чего останавливает делящиеся клетки в митозе. Применяют при лечении лимфомы Ходжкина, острого и хронического лейкозов, лимфосаркомы и хорионкарциномы (см. **Винкристин, Винкалейкобластин** и **Паклитаксель**).

*Род многолетних трав семейства кутровых.

**Низкое содержание алкалоида в растительном сырье делает его экстракцию очень дорогостоящей.

ВИНКАЛЕЙКОБЛАСТИН. От лат. названия *Vinca pervinca* – *барвинок*, греч. leykos – *белый* и blast – *росток*. Препарат винбластина сульфат.

ВИНКРИСТИН. От лат. названия *Vinca pervinca* – *барвинок* и crista – *хохолок*, *пучок*. Терпеновый индольный димерный алкалоид, получаемый из мадагаскарского барвинка (*Catharanthus roseus*). Подобно винбластину реагирует с тубулином, препятствуя митозу и тем самым проявляет противоопухолевую активность (эффективнее, чем винбластин при острых лейкозах).

ВИСКЕН. β-Адреноблокатор, вызывающий блокаду аденилатциклазного механизма синтеза цАМФ в клетке. Синоним – *пиндолол*.

ВИТАМИНЫ*. От лат. vita – *жизнь*. Буквально: «витальные амины». Сложные низкомолекулярные биоорганические соединения, необходимые в малых количествах многим *гетеротрофным организмам* для нормального протекания обменных (ферментативных) процессов (см. **Апофермент**). Витамины подразделяют на две группы: 1. *Водорастворимые витамины* (группа В), в которую входят: n-аминобензойная кислота, биотин, холин, фолиевая кислота, никотиновая кислота, пантотеновая кислота, пиридоксаль, рибофлавин и тиамин. 2. *Жирорастворимые витамины*: токоферол (эгевит), ретинол и витамины D_2 (*эргокальциферол*) и D_3 (*холекальциферол*). Следует заметить, что не все из известных витаминов являются таковыми для животных, например, в организме мыши синтезируется аскорбиновая кислота. Последние данные указывают на то, что витамином для человека может служить ацетилсалициловая кислота (аспирин). Очень меткое определение витаминам дал академик В.А. Энгельгардт: «*Витамины – это вещества, которые проявляют себя не своим присутствием, а своим отсутствием в организме*». Оно характеризует парадоксальную особенность витаминов для организма человека. При полном отсутствии в пище человека одного или нескольких витаминов у него развивается *авитаминоз*, а относительный их недостаток вызывает состояние, называемое *гиповитаминозом*.

Отсутствие способности у человеческого организма к синтезу витаминов, по-видимому, эволюционно связано с очень разнообразным характером питания (эврифагией) людей в прошлом, в результате чего постепенно отпала необходимость синтеза этих важных веществ.

Происхождение названий витаминов. 1. Витамин А, или ретинол, получил своё название от лат. названия сетчатки глаза – «ретины», поскольку улучшает сумеречное зрение (избавляет от «куриной слепоты»). 2. Витамин Р (комплекс полифенолов, его особенно много в черноплодной рябине и вишне) своё название получил от английского слова permeability – *проницаемость*, поскольку регулирует проницаемость сосудов. 3. Витамин РР (никотинамид), или **п**ротиво**п**елагренный. 4. Витамин Вс (фолиевая кислота) получил своё название от лат. folium – *лист*, поскольку был выделен из листьев (его много в листовой зелени, а особенно в

землянике). 5. Витамин D (противорахитический) имеет современное название *кальцитриол* (раньше назывался *кальциферол*).

*Становление и развитие учения о витаминах связано с именем русского исследователя Н.И. Лунина, который в 1880 г. открыл новую страницу в науке о питании. Однако основоположником учения о витаминах считается польский биохимик Казимир (правильно Казимеж) Функ (1884–1967), который в 1911 г. выделил из рисовых отрубей вещество, излечивающее от болезни *бери-бери* (тяжелейший полиневрит), и назвал его *витамином*. Название оказалось далеко не точным, поскольку к группе аминов относится только первый из открытых витаминов – тиамин, или витамин B_1. Однако название оказалось красивым и постепенно прижилось.

ВИТРОНЕКТИН. От лат. vitrum – *стекло* и necto (nexi) – *связывать*, *сплетать*. Мультифункциональный белок внеклеточного матрикса. Циркулирует в крови и принимает участие в процессах свёртывания крови.

ВНУТРЕННИЙ ФАКТОР (intrinsic factor). Гликопротеид желудочного сока, связывающий и защищающий от разрушения *цианокобаламин* (витамин B_{12}), который называется также «внешним фактором». При недостатке «внутреннего фактора» развивается тяжёлая форма анемии – *пернициозная* (мегалобластическая) анемия.

ГАЛАКТОЗИДАЗЫ (α- и β-галактозидаза). От греч. gala (galaktos) – *молоко*. 1. α-галактозидаза – фермент-гидролаза, катализирующая гидролиз α-галактозидов с освобождением галактозы. Синоним – *мелибиаза*. 2. β-галактозидаза – гидролаза, катализирующая гидролиз молочного дисахарида лактозы до глюкозы и галактозы, а также расщепление β-галактозидов и галактотрансферазные реакции. Для *E. coli*, например, β-галактозидаза – индуцибельный фермент (индуктором служит лактоза). У человека β-галактозидаза присутствует в различных тканях, в частности, секретируется железами тонкого кишечника. Синоним – *лактаза*.

ГАЛЛИЗИНЫ. Цитолитические гетеромультимерные белки, выделенные из *Galleria **mello**nella*, концентрация которых резко возрастает в гемолимфе и целомической жидкости после инъекции насекомым бактерий. Обладают гемолитической активностью *in vitro*. Обнаружено, что галлизины 1 и 2 *обладают способностью разрушать клетки некоторых опухолевых линий*; при этом галлизин 2 по своим свойствам подобен *фактору некроза опухолей человека* (TNF), а галлизин 1 в присутствии лизоцима проявляет антибактериальную активность в отношении бактерий, устойчивых к лизоциму.

ГАЛЛОКАТЕХИНЫ. От лат. galla – *чернильный орешек* и «катехины». Полифенолы-флавоноиды, которые встречаются реже, чем катехины и эпикатехин. Больше всего галлокатехинов в зелёном чае*. Эти катехины обнаружены также в наростах на листьях – *галлах* или *цецидиях*, вызываемых личинками некоторых насекомых (см. **Катехины**).

*Листья чая содержат до 30 % катехинов на сухой вес. При приготовлении чёрного чая катехины окисляются, и чай тем самым теряет свои целебные свойства.

ГАЛЛЮЦИНОГЕНЫ. От лат. hallucinatio – *бред*, *видение* и греч. genan – *порождать*. Психоактивные вещества, порождающие *галлюцинации*, т.е. вызывающие ложное восприятие окружающего мира, без воздействия соответствующих раздражителей. Однако сами галлюцинации индивидом воспринимаются как реальные явления. Некоторые галлюциногены, например псилоцибин*, обладают обезболивающим действием (снимают приступы так называемых *кластерных головных болей*), а также способны снимать страх у неизлечимых больных раком или облегчать симптомы депрессии. Известно, что отвар из грибов мухоморов содержит алкалоиды-галлюциногены *мускарин* и *мусцимол***, которые способны блокировать передачу нервных импульсов в синапсах, что резко снижает болевую чувствительность (см. также **Аутизм** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**). Синонимы: *психодислептические вещества*, *психоделики*.

*Активный ингредиент так называемых «волшебных грибов».

**От лат. musca – *муха*. Известно, что викинги пили отвар из мухоморов перед боем, что делало их бесстрашными воинами.

ГАММААМИНОМАСЛЯНАЯ КИСЛОТА (σ-аминомасляная кислота, ГАМК, GABA). Нейромедиатор (нейротрансмиттер), обладающий способностью тормозить многие физиологические процессы в центральной нервной системе. Способствует поддержанию баланса в нервной системе, демпфируя* чрезмерное возбуждение нейронов. Считается, что ГАМК играет ключевую роль в действии анестетиков (см. **Нейросупрессанты** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**). ГАМК образуется при участии фермента декарбоксилазы глютаминовой кислоты (реакция декарбоксилирования при участии фермента *GAD*67). Содержится в синаптических пузырьках быстроразряжающихся тормозных *интернейронов* (баскет- и чандельер-клетках**, содержащих кальцийсвязывающий белок *парвальбумин* и иннервирующих пирамидальные клетки). Синоним – γ-*аминобутират*.

*От нем. Dämpfer – *глушитель колебаний*.

**Клетки, напоминающие по форме, соответственно, корзину и люстру. От англ. basket – *корзина* и chandelier – *канделябр*, *люстра*.

ГАНГЛИОБЛОКАТОРЫ. От греч. ganglion – *нервный узел* (вздутие) и ит. bloccata – *прегра-*

дённая. Вещества, избирательно тормозящие передачу нервных импульсов в вегетативных ганглиях (узлах) в результате блокады в них холинорецепторов (см. также **Холинолитики**).

ГАНГЛИОЗИДЫ. От греч. ganglion – *нервный узел*. Гликолипиды, содержащие гликозидные связи с *сиаловой* кислотой. Присутствуют в особенно больших количествах в плазматических мембранах нервных клеток.

ГВАНЕТИДИН. Химическое соединение, обладающее способностью вызывать снижение содержания в ЦНС депонированных *катехоламинов* (действует подобно резерпину) (см. **Резерпин**).

ГЕКСОЗЫ. От греч. hex – *шесть* и суффикса «оза», указывающего, что это сахар. Шестиатомные сахара, например, глюкоза, манноза, галактоза. Синоним – *декстрозы*.

ГЕЛИКАЗА. См. **Хеликаза (ДНК-хеликаза).**

ГЕЛЬ. От лат. gelare – *замораживать* (gelidus – *холодный*, *ледяной*, gelo – *застываю*). Коллоидная система с непрерывной твёрдой фазой (средой) и дисперсной жидкой фазой (студнеобразное вещество, например, застывший раствор желатина – *желе*, *студень*). Иначе гель можно рассматривать как полимерную сетку, пропитанную растворителем. Поэтому гель подобен твёрдому телу и способен сохранять форму. Для коллоидов характерны золь-гельные (гель-зольные) переходы при изменении внешних условий (температура и давление). Гели нашли широкое применение в молекулярной биологии и генной инженерии для разделения веществ (белки, нуклеиновые кислоты). Электрофорез в гелях используется как важнейший этап установления «генного профиля» человека в криминалистике, а также при определении нуклеотидной последовательности ДНК. Жидкая часть цитоплазмы – основная плазма клетки, или матрикс цитоплазмы, образующий истинную внутреннюю среду клетки, представляет собой *гиалоплазму* или *цитозоль*, приближающийся по консистенции к гелю (является *тиксотропным* гелем) (см. **Золь, Коллоиды** и **Тиксотропия**).

ГЕМ. От греч. hema < haima – *кровь*. Простетическая группа молекулы гемоглобина – *протопорфирин*, комплексно связанный с двухвалентным ионом железа (Fe^{2+}).

ГЕМАТИН. От греч. hema < haima – *кровь*. Простетическая группа метгемоглобина; содержит трёхвалентное железо (Fe^{3+}), а не двухвалентное (Fe^{2+}).

ГЕМИН. От греч. haima – *кровь*. Продукт распада гемоглобина (хлорид гема, в котором железо находится в трёхвалентном состоянии, Fe^{3+}). В криминалистике определяют наличие гемина для установления присутствия крови на предметах.

ГЕМИНЕЙРИН. От греч. hemi – *полу* и neuron – *нерв*. Фармакологический препарат, представляющий собой тиазоловую часть тиамина (витамина B_1). Применяют в психиатрии, анестезиологии, невропатологии (например, при эпилепсии), а также при лечении *delirium** *tremens*** (алкогольной горячки).

*От лат. delirum, delirus – *помешанный*, *ветреный* (deliro – *отступать от борозды*, *отклоняться*). **От лат. tremendus (tremo) – *приводящий в трепет*, *страшный*.

ГЕМИЦЕЛЛЮЛОЗЫ. От греч. hemi – *полу* и «целлюлоза». Смесь нейтральных гетерогликанов (ксилан, ксилогликан, галактан и др.). Полисахариды (главным образом *уроиды*), близкие по природе к клетчатке. Компоненты матрикса оболочек растительных клеток. За счёт нековалентных связей образуют комплексы с целлюлозными волокнами, которые, в свою очередь, связываются с пектинами. Гемицеллюлозы, как и пектиновые вещества, связывают большое количество воды.

ГЕМОГЛОБИН. От греч. haima – *кровь* и globus – *шар*. Дыхательный тетрамерный белок эритроцитов *глобин*, содержащий простетическую группу – *гем* с ионом двухвалентного железа в центре (см. **Гем**). Связывает в лёгких кислород (оксигенация) и в форме HbO_2 переносит его к тканям, где кислород освобождается, а гемоглобин восстанавливается до Hb (дезоксигенация)*. При этом степень окисления железа не изменяется. У людей существуют четыре разновидности нормального гемоглобина: *эмбриональный*** (Hb Gower, $\alpha_2\gamma_2$ и $\xi_2\varepsilon_2$), *фетальный*** (HbF, $\alpha_2\delta_2$) и два типа гемоглобина взрослого человека (Hb A_1 и Hb A_2), каждый из которых состоит из двух α-глобиновых цепей (141 аминокислотный остаток) и двух других цепей (ß, δ, γ и ε), содержащих 146 аминокислотных остатков. Генетический локус, кодирующий α-цепь, активен в течение всей жизни, начиная с самых ранних стадий развития плода, в то время как ß-локус начинает полноценно функционировать только после рождения. Различают также несколько форм аномального гемоглобина: 1. *Серповидно-клеточный* (HbS) – гемоглобин, в котором глютаминовая кислота в 6-м положении ß-цепи заменёна на валин. 2. *Гемоглобин С* (HbC), в котором глютаминовая кислота в 6-м положении ß-цепи заменена на лизин, что снижает функциональную активность и пластичность эритроцитов. 3. *Гемоглобин М* (HbM) – группа гемоглобинов, в которых замещение одной кислоты способствует образованию метгемоглобина (при нормальной активности метгемоглобинредуктазы). 4. *Гемоглобин Н* (Hb-H) – гомотетрамер, образующийся при подавлении синтеза α-цепи (при этом эффективность переноса кислорода резко падает и возникает синдром, похожий на талассемию). 5. *Гемоглобин Барта**** – гомотетрамер, встречающийся в раннем эмбриогенезе и при ß-талассемии. Содержание гемоглобина в крови составляет у мужчин 140–180 г/л, а у женщин 120–160 г/л, т.е. в два раза больше, чем всех остальных белков плазмы (65–80 г/л).

*Поскольку для разрыва слабой химической связи между гемоглобином и кислородом нужна энергия, способность первого к освобождению кислорода быстро падает с понижением температуры тела. Полагают, что у животных, обитающих в условиях климатического холода, недостающая энергия освобождается при связывании гемоглобина с другими соединениями. Секвенирование генов, кодирующих тяжёлую цепь гемоглобина у шерстистого мамонта, показало, что тяжёлая цепь мамонта отличается от цепи азиатского слона по трём аминокислотам из 146. У человека встречается редкий вариант гемоглобинового гена, кодирующего так называемый *Rush*-белок, или *гемоглобин Rush–β101 (C-3)глютамин*, который содержит одну мутацию, характерную для мамонта. И эта мутация позволяет молекуле такого гемоглобина освобождать кислород при низких температурах, но это не адаптивная мутация, как у мамонта, а мутация, вызывающая особую форму анемии.

**Эмбриональный (образуется в первые три месяца развития плода) и фетальный (доминирует вплоть до рождения) гемоглобины обладают более высоким сродством к кислороду, поскольку отбирают его от гемоглобина системы HbA матери.

***Впервые обнаружен у пациента по фамилии Барт (HbBart's).

ГЕМОДЕЗ. От греч. haima – *кровь* и лат. des (de – *от*) – приставка, означающая *удаление*, *уничтожение*. Водно-солевой раствор поливинилпирролидона. Используется как сорбент многих токсических веществ, растворённых в крови (тяжёлые металлы, микробные токсины, лекарственные вещества).

ГЕМОЛИН. От греч. haima – *кровь*, lysis – *растворение* и prote(in) – *белок*. Белок с мол. массой 45 kDa, обнаруженный в небольшом количестве в гемолимфе личинок и куколок бабочек *Hyalophora cecropia*, относящийся к суперсемейству иммуноглобулинов, не обладающий бактерицидной активностью. Его обозначают также как белок P4. Способен связываться с бактериальными стенками, а также с белковыми компонентами гемолимфы и гемоцитами. Считается «структурно распознающей молекулой» при инфицировании насекомых. После инъецирования бактерий в гемолимфу интактных личинок его уровень возрастает в 18–30 раз.

ГЕМОПЕКСИН. От греч. haima – *кровь* и pexis – *присоединение*, *прибавление*. ß-глобулин плазмы крови, содержащий сиаловую кислоту, гексозы (манноза, галактоза и фруктоза), а также гексозамин. Участвует в связывании гема и порфиринов.

ГЕМОРРАГИНЫ. От греч. haima – *кровь* и rheo – *теку*. Токсины, присутствующие в различных ядах и токсических продуктах из некоторых растений, способные вызывать дегенерацию и разрушение (лизис) клеток эндотелия капилляров и мелких сосудов. Отравление ими сопровождается образованием геморрагий (кровотечений) в тканях (см. **Геморрагии** в разделе «**Анатомия, физиология и патология человека и животных**»).

ГЕМОСИДЕРИН. От греч. haima – *кровь* и sideros – *железо*. 1. Нерастворимый белок, образующийся при фагоцитарном разрушении *гематина*. В зависимости от происхождения имеет разный состав. 2. Название сильно преломляющих свет отложений железа в цитоплазме клеток в виде жёлтых или коричневых гранул. Такие депо «мёртвого железа», не участвующего в процессах дыхания, обнаруживают чаще всего при некоторых патологиях (обычно в печени и селезёнке). Как резерв железа гемосидерин содержит около 20 % (1 г) общего количества железа в организме человека (см. также **Гемохроматоз** в разделе «**Анатомия, физиология и патология человека и животных**»).

ГЕМОФУСЦИН. От греч. haima – *кровь* и лат. fuscus – *тёмно-красный, черноватый*. Коричневый пигмент, продукт метаболизма гемоглобина. Наряду с гемосидерином может присутствовать в моче.

ГЕМОЦИАНИН. От греч. haima – *кровь* и kyanos – *синий*. Дыхательный пигмент гемолимфы членистоногих (некоторых паукообразных) и моллюсков, имеющий голубой цвет* и содержащий в геме вместо иона железа медь (Cu^{2+}). Поэтому моллюски (например, кальмары) обладают истинной «*голубой кровью*» (см. **Гемэритрин** и **Хлорокруорины**).

*В кровеносных сосудах такая кровь почти не имеет цвета, но при контакте с кислородом она синеет.

ГЕМОЦИТИН. От греч. haima – *кровь*, kytos – *клетка* и prote(in) – *белок*. Лектиноподобный аглютинин, выделенный из гемолимфы тутового шелкопряда *Bombyx mori*. По своим свойствам гомологичен фактору адгезии тромбоцитов крови человека *von Willebrand* (фактор свёртывания Виллебранда). Гемоцитин с мол. массой 280 kDa гомологичен маннозо-связывающему белку млекопитающих. Стимулирует агрегацию гемоцитов после инъекции шелкопряду *B. mori* ЛПС, пептидогликанов или бактерий *E. coli* (см. также **Гемациты (гемоциты)** в разделе «**Клеточная биология**»).

ГЕМЭРИТРИН. От греч. «haima» – *кровь* и erythros – *красный*. Дыхательный пигмент гемолимфы у кольчатых червей, имеющий красный цвет (см. **Хлорокруорины**).

ГЕНТАМИЦИНЫ. Аминогликозидные антибиотики, синтезируемые различными штаммами *Micromonospora*. Широко использовались при культивировании тканей и клеток *in vitro* (см. **Аминогликозиды**).

ГЕПАРИН*. От греч. hepar – *печень*. Иначе, *гепарансульфат* из группы кислых мукополисаха-

ридов (серосодержащих *глюкозоаминогликанов*). Основной компонент внеклеточного матрикса (покрывающего клеточную поверхность), построенный из сульфатированных *d*-глюкуроновой кислоты и *d*-глюкозамина. При гидратации молекулы мукополисахаридов резко увеличивают свой объём. Гепарин, как и другие полисахариды, связывая ионы кальция, проявляет (в сочетании с кофактором белка сыворотки крови) выраженные *антикоагулянтные* свойства. Поэтому гепарин используется как естественное противосвёртывающее терапевтическое средство – *антикоагулянт*, проявляющий антитромбиновое и антипротромбиновое действие (препятствует агглютинации тромбоцитов) и способствует рассасыванию тромбов. При переходе клеток в состояние пролиферативного покоя количество гепарина на клеточной поверхности возрастает (гепарин – один из маркёров состояния покоя клеток) (см. также **Мастоциты** в разделе **«Клеточная биология»**).

*В наибольшем количестве содержится в печени и лёгких. Впервые гепарин был выделен из печени собаки (откуда и получил свое название), а затем из кишечника свиньи.

ГЕПАРИНАЗА. От греч. hepar – *печень* (гепарин) и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Фермент, расщепляющий кислые полисахариды семейства гепарина. При таком расщеплении из внеклеточного матрикса высвобождаются факторы роста, поскольку гепарин способен связывать многие факторы роста.

ГЕРБИЦИДЫ. От лат. herba – *трава, зелень* и caedes – *убийство*, *заклание* < caedere – *убивать*. Химические соединения, применяемые для уничтожения растительности (сорняков). К ним относятся хлорсульфоновые или имидазолиновые производные, глифосат, далапон, фосфинотрицин и др. Созданы трансгенные растения, устойчивые к этим гербицидам*.

*В основу нечувствительности положены гены, кодирующие ферменты, вызывающие деградацию некоторых гербицидов, или гены, кодирующие нечувствительные к гербицидам ферменты-мишени.

ГЕРЦЕПТИН (Herceptin). Противораковый препарат (международное несобственное название – *трастузумаб** (*трастуцимаб*)) – первое прицельное противораковое средство, созданное на основе «гуманизированных» мышиных моноклональных антител (см. **Моноклональные антитела** в разделе **«Клеточная биология»**). Герцептин связывается только с рецепторным белком HER2**, обильно экспонирующимся на поверхности опухолевых клеток при некоторых формах рака молочной железы***. Молекулы семейства HER-рецепторов (HER1, HER2, HER3, HER4) способны к димеризации, в результате которой изменяется конформация внутриклеточного домена рецептора, приводящая к запуску сигнального механизма деления клеток. *Герцептин*, присоединяясь к этим димерам, блокирует способность рецепторов стимулировать пролиферацию клеток и увеличивает скорость их поглощения и деградации. К сожалению, *герцептин* эффективен только у 20–25 % больных раком груди, т.е. у тех, у кого раковые клетки содержат большое количество рецепторов HER2 (см. **Авастин**, а также **Моноклональные антитела** в разделе **«Клеточная биология»**).

*Название, данное согласно международной номенклатуре, использующейся для моноклональных антител.

**Рецептором тирозиназы ErbB2, название которого отражено в названии препарата, где вторая часть слова образована от лат. percipio – *воспринимать* < capio – *брать*.

***Метастатических формах рака груди, при которых суперэкспрессируется тирозиназа ErbB2.

ГЕТЕРОМУЛЬТИМЕРНЫЕ БЕЛКИ. От греч. heteros – *другой*, лат. multum – *много* и греч. meros – *часть*. Белки, состоящие из различных субъединиц, кодируемых разными генами.

ГИАЛИН. От греч. hyalos – *стекло*. Название, данное довольно изменчивым внеклеточным и внутриклеточным комплексам, состоящим из белков типа глобулинов, конъюгированных с мукополисахаридами. Инфильтрируют соединительную ткань, придавая ей характерную стекловидность.

ГИАЛУРОНАН. Глюкозоаминогликан соединительной ткани, главным образом хрящей (см. **Гиалуроновая кислота**).

ГИАЛУРОНИДАЗА. От греч. hyalos – *стекло*, uron – *моча* и суффикса «аза», указывающего, что это фермент. Общее название группы ферментов*, вызывающих распад (гидролиз) гиалуроновой кислоты. Присутствует в сперме, в пчелином и змеином ядах. *Гиалуронидаза*, содержащаяся в ядах, способствует быстрому проникновению токсических веществ в кровь и ткани. Поэтому этот фермент часто называют «фактором распространения». В слюнном секрете медицинской пиявки также содержатся *гиалуронидаза*.

*Гиалуроноглюкуронидазы, гиалуронатлиазы и гиалуронглюкозаминидазы.

ГИАЛУРОНОВАЯ КИСЛОТА. От греч. hyalos – *стекло* и uron – *моча*. Кислый мукополисахарид (ГАГ – глюкозоаминогликан, или *уронид*) – основной компонент рыхлой соединительной ткани; входит также в состав стекловидного тела, хряща, пупочного канатика и суставной синовиальной жидкости, где играет роль смазки. Представляет собой неразветвлённую цепь дисахаридных остатков (до 12 000) глюкуроновой кислоты и N-ацетилглюкозоамина, не содержащих сульфатных групп. Преобладает во внеклеточном матриксе пролиферирующих клеток (синтезируется в большом количестве в процессе заживления ран) (см. **Урониды**). Синонимы: *гиалуронат* или *гиалуронан*.

ГИББЕРЕЛЛИНЫ. В Японии уже почти 200 лет известна болезнь молодых растений риса, которые, быстро вытягиваясь в длину, становятся в полтора раза длиннее нормальных растений. Это заболевание *баканаэ*, название которого переводится как «шалая болезнь». Вызывается она грибом *Gibberella fujikuroi*, паразитирующим на стеблях риса. Изучение заболевания привело к открытию веществ *гиббереллинов*, резко ускоряющих рост растений и в настоящее время широко применяемых в различных областях растениеводства, особенно в современной клеточной биотехнологии.

ГИДРОГЕНАЗА. От ср. лат. hydrogenium – *водород* и суффикса «аза», указывающего, что это фермент. Фермент, катализирующий отщепление протонов от HADP с образованием H_2. Способен также присоединять водород к ферредоксину и цитохрому C_3.

ГИДРОКОРТИЗОН. От греч. hydor – *вода* и «кортизон». Стероидный глюкокортикоид (17-гидроксикортикостерон (17-оксикортикостерон)), секретируемый корой надпочечников.

ГИДРОЛАЗЫ. От греч. hydor – *вода*, lysis – *распад* и суффикса «аза», указывающего, что это фермент. Общее название ферментов, катализирующих реакции расщепления, протекающие с присоединением H_2O в точке расщепления.

ГИДРОЛИАЗЫ. От греч. hydor – *вода*, (ly)sis – *растворение*, *распад* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Ферменты, катализирующие расщепление связи углерод-кислород с образованием H_2O.

ГИДРОФОБНОЕ СВЯЗЫВАНИЕ. От греч. hydor – *вода* и phobos – *страх*. Ассоциация друг с другом неполярных групп, находящихся в водном растворе, возникающая благодаря свойству молекул воды отталкивать неполярные молекулы.

ГИДРОФОБНОСТЬ. От греч. hydor – *вода* и phobos – *страх*. В общем смысле *гидрофобность* – это свойство веществ слабо взаимодействовать с водой (не смачиваться). Этим термином также обозначают сближение и взаимодействие между собой неполярных частей полипептидов, сопровождающееся ослаблением их взаимодействия с молекулами воды в растворе. *Гидрофобные взаимодействия* в белках – наиболее слабые из нековалентных взаимодействий. Противоположное свойство – *гидрофильность*.

ГИОСЦИН. От греч. hyoskyamos – *белена* (*Hyoscyamus niger*). Алкалоид белены, белладонны и дурмана, близкий к атропину по механизму действия. Синоним – *гиосциамин* (см. также **Скополамин**).

ГИПОКРЕТИН. Нейромедиатор, представляющий собой небольшую полипептидную молекулу, на которую реагируют гипокретические нейроны. Стимуляция гипокретических нейронов во время сна пробуждает животных.

ГИПОЛИПИДЕМИЧЕСКИЕ СРЕДСТВА. От греч. hypo – *под*, *ниже*, lipos – *жир*, *липиды* и haima – *кровь*. Лекарственные средства, снижающие содержание в крови липидов путём активации процесса размножения пероксисом, которые участвуют в процессе β-окисления жирных кислот. Возможно, что они активируют особый тип латентных транскрипционных факторов, называемых PPARs – *рецепторами*, *активируемыми пероксисомным пролифератором* (см. **Рецепторы, активируемые пероксисомным пролифератором (PPARs)** в разделе **«Клеточная биология»**).

ГИРАЗЫ (ДНК-гиразы). От лат. gyrare – *вращаться* (*раскручивать*) и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Вспомогательные белки (белковые машинки), способствующие раскручиванию двойной спирали ДНК с затратой энергии АТФ. Гиразы прокариот представляют собой ферментный комплекс, релаксирующий замкнутую кольцевую ДНК (зкДНК). Гиразы снимают отрицательную суперспирализацию, возникающую в результате раскручивания спирали в ходе репликации. Гиразы эукариот могут специфически разрушать неканонические структуры – *триплексы* и *квадруплексы* ДНК*. Синонимы: *ДНК-топоизомеразы* (топоизомеразы I и II) и «*расплетазы*» (белки, расплетающие ДНК) (см. **Топоизомеразы**).

Бактерицидные средства широкого спектра действия из группы *хинолонов*, *фторхинолонов* (например, *ломефлоксацин* и *ципрофлоксацин*) взаимодействуют с бактериальной ДНК-гиразой (с её тетрамером A2B2) и в результате нарушают транскрипцию и репликацию бактериальной «хромосомы», приводя клетку к гибели. К ингибиторам ДНК-гиразы относятся также некоторые *кумарины*, а к перспективным антибактериальным агентам с необычной структурой – *микроцины* (см. **Механизм-SOS** и **Микроцины** в разделе **«Микробиология и вирусология»**).

*Такие внутрицепочечные или межмолекулярные комплексы могут возникать в участках, богатых гуанином (G-богатых теломерах). Мутации гиразы, взаимодействующей с G- и C-богатыми цепями квадруплексов, вызывают синдром Блюма, характеризующийся спектром хромосомных перестроек и обусловленного ими специфического внешнего вида больных.

ГИРУДИН. Протеин с мол. массой около 20 kDa – ингибитор тромбина (антикоагулянт, предотвращающий действие тромбина на фибриноген), содержащийся в слюне медицинской пиявки (*Hirudo medicinalis*), откуда и получил своё название. Кроме того, слюна пиявки содержит комплекс биологически активных веществ, получивших название *бделлинов* и *эглинов* (см. соответствующие статьи), а также ферменты *дестабилазу* и *экстрактазу* (см. **Антиферменты**).

ГИСТАМИН. От греч. hystios – *ткань* и «амин». Биогенный амин, обладающий разнообразной физиологической активностью. Относится к сигнальным веществам – медиаторам локального действия, а также служит нейромедиатором в нервной ткани. Образуется из гистидина при участии декарбоксилазы и депонируется в интенсивно окрашивающихся основными красителями крупных гранулах тучных клеток и базофильных гранулоцитов. Участвует в развитии воспалительных процессов и аллергических реакций (насморк, слезотечение, сужение дыхательных путей), которые блокируются антигистаминными препаратами. Гистамин также важен для функционирования головного мозга и поддержания его в состоянии бодрствования (см. **Каталепсия** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**). Освобождение гистамина из гранул инициируется веществами, получившими название *либераторов*, взаимодействующих с рецепторами, активация которых повышает внутриклеточную концентрацию кальция (см. **Либераторы**). Действие гистамина обусловлено различными типами его рецепторов. Через Н1-рецепторы гистамин расширяет капилляры и повышает их проницаемость, вызывая отёк слизистых оболочек, а также сужает просвет бронхов, что приводит к астматическому удушью. В то же время через Н2-рецепторы гистамин замедляет ритм сердечных сокращений, а в желудке стимулирует освобождение обкладочными клетками соляной кислоты. В здоровом организме активность гистамина очень низкая (см. также **Мастоциты** в разделе **«Клеточная биология»**).

ГИСТОЛИЗИНЫ. От греч. hystos (hystion) – *ткань* и lysis – *растворение*. Группа *ксеноблаптонов*, представляющих собой ферменты паразитов, вызывающие нарушение целостности тканей организма хозяина. Способствуют внедрению паразита в тело хозяина, миграции его внутри тела и выходу личинки или половых продуктов наружу. *Гистолизины* включают протеолитические, гликолитические и липолитические ферменты, за счёт которых осуществляется «внешнее переваривание» тканей хозяина. Один из главных компонентов гистолизинов – *гиалуронидаза* (см. **Ксеноблаптоны** и **Гиалуронидаза**, а также **Гистолиз** в разделе **«Эмбриология и гистология»).**

ГИСТОННАЯ «ЗАСТЁЖКА». Условное название внутримолекулярной структуры в коровых гистонах, содержащей три α-спирали, соединённые двумя петлями. Синоним – *гистоновый фолд-домен.*

ГИСТОНЫ*. От греч. hystios – *ткань*. Семейство небольших (11–23 kDa), высококонсервативных ДНК-*связывающих* белков, входящих в состав ядерного нуклеопротеидного комплекса (белки, характерные только для хроматина)**, основной функцией которых является защита и сохранение в целостности ДНК. Свойства гистонов определяются относительно высоким содержанием лизина и аргинина. Октамер из гистонов (Н2А, Н2В, Н3 и Н4)×2 формирует коровую частицу *нуклеосомы* (её сердцевину), а гистон Н1, связываясь частично своим наиболее вариативным N-концом с октамером, другим – С-концом, богатым лизином, взаимодействует с ДНК, прикрывая *линкер* – участок ДНК, соединяющий соседние нуклеосомы. Гистоны Н3 и Н4 относятся к наиболее консервативным из всех исследованных белков: их аминокислотная последовательность практически одинакова у всех видов эукариот: от растений до животных и человека. Гистоны Н2А, Н2В имеют межвидовые вариации, а гистон Н1 представляет собой класс близкородственных белков, сильно обогащённых лизином (до 21 %), вариативность которых зависит также от ткани и физиологического состояния клетки (покоящиеся или делящиеся клетки). Гистоны обеспечивают первый уровень компактизации ДНК с плотностью упаковки, равной 6–7.

В хроматине дифференцированных клеток гистоны в значительной степени модифицированы (метилированы (например, гистон Н3 по лизину 4), ацетилированы или убиквитинированы и т.д.). В экспериментах на дрозофиле показано, что при синтезе ДНК модифицированные гистоны деградируют, но ферменты, модифицирующие их и создающие гистоновый эпигенетический паттерн, характерный для данного типа дифференцировки, сохраняются и модифицируют вновь синтезированные гистоны.

Интересно отметить, что у представителей примитивной группы эукариотических водорослей *Dinophyceae* нет гистонов и веретена деления, и у них соответственно не изменяется форма хромосом.

*За открытие гистонов и изучение химического состава ядра в 1910 г. немецкий биохимик Коссель (A. Kossel) получил Нобелевскую премию по физиологии и медицине.

**Представлены основным типом и минорными фракциями, варьирующими в клетках разных тканей одного организма.

ГЛИАДИНЫ. От греч. glua – *растительный клей*, *слизь* (англ. mucilage) и eidos – *сходство*. Семейство простых белков из группы *проламинов*, содержащих до 40 % глютамина и выделяемых из клейковины зерновых (пшеницы и ржи) (см. **Проламины**).

ГЛИБЕНКЛАМИД. Соединение, блокирующее работу АТФ-зависимых калиевых каналов, что приводит к открыванию кальциевых каналов в гладкомышечных клетках сосудов и суживание последних. Используется также для лечения сахарного диабета II-типа.

ГЛИКОГЕН*. От греч. glykys – *сладкий* и genan – *порождать*. Запасный полисахарид (полиглюкозан, гомогликан) грибов, дрожжей и животных с наибольшей степенью разветвлённости

молекул, образующийся в результате реакций конденсации молекул D-глюкозы. Сходен по строению с амилопектином крахмала. Окрашивается в коричневый цвет йодом (раствором Люголя). Молекулярный вес гликогена > 800 000, а молекулы очень крупные – от 150 до 300 Å. Синоним – «*животный крахмал*». При некоторых условиях количество гликогена в тканях резко возрастает (см. **Болезнь Гирке** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**).

*Гликоген был открыт великим французским физиологом и патологом – одним из основателей экспериментальной медицины Клодом Бернаром (C. Bernard, 1813–1878); он же дал и название этому полисахариду.

ГЛИКОДЕЛИН. От греч. glykys – *сладкий* и лат. delino – *покрывать*, *снимать*, *соскабливать*. Белок, принимающий участие в созревании иммунной системы. Обнаружено, что при вскармливании младенцев смесями, приготовленными из коровьего молока, незрелая иммунная система новорождённого может разрушать этот белок из-за его сходства с подобным белком коровьего молока. Это может привести к избыточному образованию Т-клеток, которые впоследствии могут атаковать бета-клетки поджелудочной железы, производящие инсулин. В результате у ребёнка может развиться диабет типа I.

ГЛИКОЗИДАЗЫ. От греч. glykys – *сладкий*, eidos – *сходство* и суффикса «аза», указывающего, что это фермент. Ферменты, «пришивающие» сахара к белковым молекулам или, напротив, укорачивающие («подстригающие») олигосахариды (отщепляющие избыточные остатки глюкозы и маннозы). Обычно локализованы на внешней стороне клеточной мембраны.

ГЛИКОЗИДЫ (глюкозиды). От греч. glykys – *сладкий* и eidos – *сходство*. Органические соединения – продукты конденсации сахара (углевода) и какого-либо органического радикала (аглюкона), возникающие в результате потери водорода полуацетальной группы сахара и образования связи через оставшийся кислород. Несмотря на название, гликозиды имеют горький вкус*. Аглюконы определяют токсичность и физиологическую активность гликозидов. Например, наперстянка пурпурная (*Digitalis purpurea*) из семейства норичниковых (*Scrophulariaceae*) содержит сердечные гликозиды, использующиеся в кардиологической практике. Синоним – *гетерозиды*.

*Большинство токсических веществ имеют горький (предупреждающий) вкус.

ГЛИКОЗИЛИРОВАНИЕ. Образование соединений с гликозильными радикалами. Например, соединение гемоглобина с глюкозой (образование фракции гемоглобина A_{IC} при сахарном диабете), происходящее в результате повышенной гликемии. Гипергликемия приводит к *неэнзиматическому гликозилированию* и других белков, особенно «долгоживущих», таких как коллагены и кристаллины.

ГЛИКОЗОАМИНОГЛИКАНЫ* (ГАГ). Мукополисахариды, состоящие из цепей сложных углеводов, содержащих аминосахара и уроновые кислоты. Представляют собой основное скрепляющее, высокогидратированное вещество (гель) межклеточного пространства, связанное с коллагенами и эластинами в различных тканевых структурах. Гликозоаминогликаны подразделяются на группы в зависимости от типа повторяющихся остатков дисахаридов, образующих их цепь. Так, *гепарансульфат* содержит D-глюкуроновую кислоту и D-глюкозамин, *гепарин* – L-идуроновую кислоту и D-глюкозамин, *гиалуроновая кислота* – D-глюкуроновую кислоту и D-глюкозамин, *дерматансульфат* – L-идуроновую кислоту и D-галактозамин, *кератансульфат* – галактозу и D-галактозамин, *хондроитинсульфат* – D-глюкуроновую кислоту и D-галактозамин (см. **Протеогликаны**).

*Возможно также написание *глюкозоаминогликаны*.

ГЛИКОКОНЪЮГАТЫ. От греч. glykys – *сладкий* и лат. conjugatio – *соединение*. Углеводные молекулы, представленные на поверхности клетки. Играют ключевую роль в развитии микробных инфекций, онкологических заболеваний и воспаления. На основе этих сложных углеводных молекул в настоящее время создаются вакцины против микроорганизмов (например, резистентных к антибиотикам штаммам «золотистого стафилококка», синегнойной палочки MRSA*) и раковых клеток. Возможно также создание новых типов антикоагулянтов и противовоспалительных препаратов.

*Самый опасный штамм.

ГЛИКОЛИЗ. От греч. glykys – *сладкий* и lysis – *распад*. Анаэробный процесс катаболизма моносахаридов* с образованием АТФ и молочной кислоты. Протекает в *основном веществе* цитоплазмы. Гликолиз как цепь реакций служит одним из главных путей включения глюкозы в процессы клеточного метаболизма через промежуточный продукт – пировиноградную кислоту (пируват). Синоним – *путь Эмбдена – Мейергофа*.

*Главным образом глюкозы, предварительно превращающейся во *фруктозо-1,6-бисфосфат* (дифосфат).

ГЛИКОЛИПИДЫ. От греч. glykys – *сладкий* и lipos – *жир*. Липиды, содержащие гидрофильные (полярные) углеводные группы в «головной» части молекулы и входящие в структуру клеточных мембран.

ГЛИКОНЕОГЕНЕЗ (глюконеогенез). От греч. glykys – *сладкий*, neos – *новый* и genesis – *возникновение*. Процесс образования глюкозы и гликогена из *неуглеводных предшественников*. Общий путь синтеза глюкозы начинается с пировиноградной кислоты (пирувата) и реализуется

путём обращения большинства стадий *гликолиза*. Глюконеогенез протекает главным образом в печени и незначительно в почках и слизистой оболочке кишечника. Активируется при голодании и восстановлении организма после интенсивной физической нагрузки, когда источником пирувата становится лактат, доставляемый кровью в печень из мышц. Начальными субстратами глюконеогенеза служат также промежуточные продукты *цикла трикарбоновых кислот*, *гликогенные* аминокислоты и *глицерин*. Как патологический процесс глюконеогенез запускается при сахарном диабете, приводя к распаду жиров и мышечных белков с развитием кетоза и кетоацидоза.

ГЛИКОПРОТЕИНЫ. От греч. glykys – *сладкий* и protos (proteios) – *занимающий первое место*, *первый*. Конъюгированные сложные белки (или пептиды – *гликопептиды*), содержащие углеводные компоненты (преимущественно гексозы и гексозамины). Содержатся в биологических жидкостях и тканях, а также в клеточных мембранах. Гликопротеины α_1-фракции глобулинов плазмы крови связывают 2/3 всего количества содержащейся в крови глюкозы. К гликопротеинам относятся амилоиды, муцины, мукоиды. Синоним – *мукопротеины*.

ГЛИКОФОРИН. От От греч. glykys – *сладкий*, phoreo – *несу* и prote(in) – *белок*. Интегральный гликопротеин эритроцитов человека (31 kDa), пронизывающий мембрану клетки. Первый детально изученный мембранный интегральный белок, представляющий собой сиалогликопротеин. Содержит 131 аминокислотный остаток, в котором 60 % молекулярной массы приходится на углеводные компоненты, представленные тетрасахаридами, включающими две молекулы сиаловой (нейраминовой) кислоты (Neu5Ac), галактозу (Gal) и N-ацетиламингалактозу (GalNAc), молекулы которых связаны через кислород с остатками серина и треонина. Олигосахаридные цепи также связаны через атом азота с остатками аспарагина (обозначается как Asn или N). Углеводные цепи присоединены только к N-концевому фрагменту, выступающему на внешнюю поверхность мембраны эритроцита. Сегмент, включающий 75-93 аминокислотный остатки, образует α-спираль, пересекающую мембранный бислой. *Гликофорин* является носителем антигенов MN-группоспецифичности крови, а также несёт участки, связывающие растительные *лектины* и вирусы.

ГЛИОТОКСИН. Токсический фактор вирулентности, продуцируемый грибами *Aspergillus fumigatus*.

ГЛИЦЕНТИН. От греч. glykys – *сладкий* и греч. enteron – *кишка*. Пептид, состоящий из 100 аминокислотных остатков, имитирующий действие глюкагона. Был выделен из L-клеток подвздошной и толстой кишок.

ГЛИЦЕРИН (glycerin). Трёхатомный спирт – $C_3H_5(OH)_3$, представляющий собой сладкую маслянистую жидкость – продукт омыления жиров и некоторых масел. Был открыт шведским химиком Карлом Вильгельм Шееле (1742–1786), на счету которого открытие и многих органических кислот: молочной, лимонной, щавелевой, мочевой и некоторых других. Синоним – *глицерол*.

ГЛИЦИН (GLY)*. От glykys – *сладкий*. Самая простая по структуре аминокислота (аминоуксусная кислота NH_2-CH_2-COOH), обладающая сладким вкусом (откуда и возникло название). У этой аминокислоты нет боковой цепи и с α-атомом углерода соединены только два атома водорода. В ЦНС глицин выступает в качестве нейромедиатора или комедиатора глутамата, связываясь через глициновый участок с рецепторами NMDA (N-метил-D-аспартатными рецепторами), представляющими собой ионные каналы. В клинической практике глицин используется как ноотропное средство.

*Глицин был выделен из желатина ещё в 1820 г. Интересно отметить, что название аминокислоты полностью совпадает с латинским названием зернобобовой культуры сои (*Glycine hispida*).

ГЛИЦИРРИЗИНЫ. От названия солодки – *Glycyrrhiza* – травянистого растения из семейства бобовых. Главные ингредиенты (гликозидные тритерпеноиды) солодкового корня (лакрицы, лакричника). Соединения со сладким вкусом, которые используются как отхаркивающее (разжижающее слизь) средство. Тритерпеноиды солодки, особенно *глицирризиновая кислота*, способны образовывать *клатраты*, связывающие токсические соединения и различные фармаконы. Клатраты некоторых фармаконов с глицерризиновой кислотой позволяют снизить терапевтические дозы препаратов в десятки, и даже в сотни раз! Глицирризиновая кислота также защищает ткани от токсических веществ, играет роль иммуннорегулятора (индуктора γ-интерферона) и способна ингибировать опасные вирусы (например, HTLV). Под названием *ниглизин* входит в состав перспективных антиВИЧ-препаратов.

ГЛОБУЛИНЫ. От лат. globula – *шарик* (англ. a little ball) и prote(in) – *белок*. Простые белки, нерастворимые в чистой воде, но растворимые в водных растворах солей. Семейство белков плазмы, содержащих в молекуле липидные или углеводные группы и подразделяемых фракционированием на несколько подгрупп (главные α-, ß- и γ-глобулины). Участвуют во многих физиологических процессах. Глобулины животного происхождения: *лактоглобулин* молока, *фибриноген* (предшественник фибриллярного белка *фибрина*), различные *иммуноглобулины*. Растительные глобулины: *легумин* из семян гороха (см. **Альбумины**), *фазеолин* из семян фасоли (от лат. названия фасоли faseola), *эдестин* из конопли и *глицинин* из сои.

ГЛЮКАГОН. От греч. glykys – *сладкий* и gone – *порождающее*. Полипептидный гормон (состоит из 29 аминокислотных остатков), секре-

тируемый α-клетками поджелудочной железы. Обладает контринсулярным действием*, активируя фосфорилазу печени**, вызывающую гликогенолиз – распад гликогена и, как следствие, повышение уровня глюкозы в крови (при диабете усиливает проявление болезни). Стимулирует также поглощение печенью аминокислот из крови и *глюконеогенез*. Снижает моторную и секреторные функции желудка, а также секреторную функцию поджелудочной железы. Глюкагон также образуется в А-клетках слизистой оболочки желудка. Из L-клеток подвздошной и толстой кишок выделены пептиды с глюкагоноподобной иммунореактивностью (см. **Глицентин**).

*В клинической практике для устранения (купирования) гипогликемии парентерально (подкожно или внутримышечно) вводят 0,5–2 мг кристаллического глюкагона.

**Подобным действием обладает и адреналин, но только в мышцах.

ГЛЮКАНЫ. От греч. glykys – *сладкий*. Полисахариды дрожжей и грибов. β-глюканы грибов обладают антираковыми свойствами, особенно выраженными против некоторых форм рака груди.

ГЛЮКОЗАМИНОГЛИКАНЫ. Полисахариды (мукополисахариды) соединительной ткани, в том числе и кости, направляющие кристаллизацию материала кости (сюда же относятся и протеогликаны). Разрушаются под действием фермента *гиалуронидазы* (см. **Мукоиды**).

ГЛЮКОКОРТИКОИДЫ. От греч. glykys – *сладкий*, лат. cortex – *кора* и греч. eidos – *сходство*. Кортикостероидные гормоны, образующиеся в основном в пучковой зоне коры надпочечников. Относятся к гормонам *антианаболического* и *катаболического** действия, отвечающим за развитие стрессовых реакций организма и обеспечение пермиссивной (разрешающей) роли в действии катехоламинов на гладкую мускулатуру. У человека главный глюкокортикоид – *кортизол*, уровень которого быстро повышается в крови при остром стрессе и обеспечивает адаптацию организма при длительном напряжении. Глюкокортикоиды также подавляют развитие воспалительных реакций (см. **Кортизол**).

*Название получили из-за своего наиболее важного метаболического эффекта – стимуляции *глюконеогенеза* – катаболического действия кортизола на белки. Под влиянием высокого уровня кортизола аминокислоты в печени превращаются в глюкозу. Подавляется также использование глюкозы клетками тела, в том числе за счёт подавления секреции инсулина, в результате чего возрастает уровень гликемии. При длительном действии *глюкокортикоидов* (стресс) проявляется их диабетогенный эффект.

ГЛЮКУРОНИД. От греч. glykys – *сладкий*, uron – *моча* и eidos – *сходство*. Гликозид глюкуроновой кислоты.

ГЛЮКУРОНОВАЯ (D-глюкуроновая) КИСЛОТА. От греч. glykys – *сладкий* и uron – *моча**. Одноосновная уроновая (гексуроновая) кислота – продукт окисления первой гидроксильной группы (атом углерода 6) D-глюкозы в карбоксильную группу. Глюкуроновая кислота широко распространена в органическом мире. У животных она входит в состав кислых мукополисахаридов, а у растений – в состав гемицеллюлоз, пектиновых веществ, некоторых растительных слизей, тритерпеновых сапонинов и камедей** (см. **Полиурониды**). Входит также в состав некоторых бактериальных полисахаридов. В организме человека функционирует как конъюгат, участвующий в инактивации многих ксенобиотиков (в том числе ядовитых и лекарственных соединений), а также некоторых продуктов обмена веществ, которые выводятся из организма с мочой в виде *глюкуронидов* (глюкуронаты, гликозиды глюкуроновой кислоты).

*Свободная *глюкуроновая кислота* была обнаружена в небольших количествах в моче, откуда и произошло её название.

**У многих организмов является предшественником в биосинтезе аскорбиновой кислоты.

ГЛЮТАМАТЫ. Соли и сложные эфиры глютаминовой кислоты.

ГЛЮТАМИН (Gln). δ-Амид глютаминовой кислоты, образующийся в печени при соединении глютаминовой кислоты с аммиаком или при окислении пролина. Входит в состав белков и присутствует в чистом виде в крови и тканях. Расщепляется в почках под действием глютаминазы с освобождением аммиака.

ГЛЮТАМИНОВАЯ КИСЛОТА (Glu). Каноническая аминокислота, входящая в состав белков. Является также ключевым возбудительным медиатором головного мозга, связывающимся с *NMDA*-рецептором (*N*-метил-*D*-аспартат рецептором) на поверхности нейронов. Кроме того, это аминокислота, оберегающая мозг от образующегося при обменных процессах аммиака. Превращается в гамма-аминомасляную кислоту, также являющуюся нейромедиатором.

ГЛЮТАТИОН (GSH)*. Природный клеточный трипептид, содержащий остатки гликокола (глицина), цистеина и глютаминовой кислоты (Glu-Cys-Gly). Встречается во всех клетках. Очень сильный восстановитель, в котором окисляется сульфгидрильная группа –SH (*окисленный* глютатион действует как акцептор водорода, а *восстановленный* – как донор водорода). Защищает от окисления и инактивации белки-ферменты, содержащие SH-группы. Окисленный глютатион восстанавливается *глютатионредуктазой*. К восстановителям относится также аскорбиновая кислота и L-цистеин.

*Открыт выдающимся английским биохимиком Фредериком Гопкинсом (1861–1947). Название дано как сокращение от глютаминовой кислоты и греч. theion – *сера*.

«Главное делайте всё с увлечением, это страшно украшает жизнь».

Л.Д. Ландау

ГЛЮТЕЛИНЫ (глутелины). От лат. glutis, gluten (glutineus) – *клейкий* и prote(in) – *белок*. Простые белки (такие как *глутенин*, *глиадин*), содержащиеся в злаковых растениях (главным образом в семенах, где вместе с *проламинами* составляют запасные белки эндосперма). При выпечке хлеба формируют его сетчатую структуру. Синоним (в технологии хлебопечения) – *клейковина*. Зерновые, например пшеницу с высоким содержанием белков, называют *сильными* (см. также **Глютен**).

ГЛЮТЕН. От лат. gluten (glutineus) – *клейкий*. Группа нерастворимых простых волокнистых белков пшеницы и других зерновых культур*, в состав которой входят *глиадин*, *глютененин* и ряд других белков (см. **Глютелины**). Глютен обогащён глютамином и пролином и обладает особой структурой, препятствующей его полному перевариванию в кишечнике. В результате глютен расщепляется до пептидов, а не отдельных аминокислот. У здоровых людей эти пептиды выводятся из кишечника, а у людей, склонных к целиакии, запускают аутоиммунную реакцию, приводящую к воспалительным процессам в слизистой оболочке тонкого кишечника (см. **Целиакия** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**). Синоним – *клейковина*.

*При замешивании муки с водой глютен образует плёнку, сдерживающую образующийся при брожении углекислый газ, что создаёт особую структуру хлеба. Мука, обогащённая глютеном, лучше подходит для изготовления хороших сортов хлеба и макаронных изделий.

ГЛЮЦИДЫ. От греч. glykys – *сладкий* и eidos – *сходство*. Обобщённое название углеводов.

ГОЛОЭНЗИМ. От греч. holos – *весь*, *полный*. Буквально: *полный энзим*. Например, инициация транскрипции у прокариот осуществляется голоэнзимом РНК-полимеразы, состоящим из собственно РНК-полимеразы и соединенного с ней σ-фактора, который необходим для узнавания промотора. Синоним – *голофермент*.

ГОМОМУЛЬТИМЕРНЫЙ БЕЛОК. От греч. homos – *равный*, *одинаковый*, лат. multum – *много* и греч. meros – *часть*. Белок, состоящий из идентичных субъединиц.

ГОМОПИРИМИДИНОВЫЙ САЙТ. От греч. homos – *равный*, *одинаковый*, *пиримидины* и англ. site – *местоположение*, *участок*. Участок двунитевой ДНК, содержащий в одной из цепей (нитей) только пиримидиновые основания.

ГОМОТЕЛЕРГОНЫ. От греч. homoios (homos) – *одинаковый*, *равный*, tele – *вдаль*, *далеко* и ergon – *действие*. Синонимы: *телергоны*, *феромоны* (см. **Телергоны** и **Феромоны**).

ГОМОЦИСТЕИН. От греч. homos – *равный*. Промежуточное соединение, участвующее в биосинтезе цистеина (2-Амино-4-меркаптомасляная кислота). Влияет на развитие сердечнососудистой патологии. Избыток её мешает усвоению витаминов B_{12}, B_6 и фолиевой кислоты, которые препятствуют накоплению «плохого холестерина» и возникновению гипертензии (гипертонии). При снижении метаболизма гомоцистеина показана диета «DASH» (Dietary Approach to Stop Hypertension – диетический подход, препятствующий развитию гипертонии), основанная на преобладании в рационе овощей, фруктов, орехов, пророщенных злаков и варёного мяса курицы. Расщепление гомоцистеина инициирует фермент метилентетрагидрофолатредуктаза (МТГФР), ген которого расположен в первой хромосоме.

ГОНОФИОНЫ. От греч. gonos – *пол* и phyon – *творить*. Половые феромоны, вызывающие формирование или изменение половых признаков у животных.

ГРАМИЦИДИН А*. Полипептидный антибиотик (циклопептид), образующий в липидных мембранах поры (катионные каналы), специфичные по отношению к ионам калия (облегчает их проникновение; уже при низких концентрациях представляет собой эффективный переносчик K^+). Обладает выраженным токсическим действием вследствие увеличения мембранной проницаемости, приводящей к нарушениям ионного баланса в клетках. Подобно грамицидину А, катионные каналы способен образовывать и антибиотик *аламетицин*.

*Имеет мало общего с грамицидином S (см. также **Циклоспорин А**).

ГРАМИЦИДИНЫ. Группа циклопептидных антибиотиков*, образуемых почвенными бактериями, в частности, *Bacillus brevis*. Широко использовались для лечения гнойных ран, флегмон и язв. Так называемый «советский грамицидин» был открыт в 1942 г. советскими микробиологами Г.Ф. Гаузе и М.Г. Бражниковой. В его составе присутствует редко встречающийся в природе D-изомер фенил-аланина (содержится также в антибиотике *тироцидине*).

*В эту группу кроме изомеров *грамицидина* и *тироцидина* входит также *лихениформин* (образуется *Bacillus licheniformis*) и ряд других антибиотиков-полипептидов.

ГРАНЗИМЫ. От лат. granulum – *зернышко* и энзимы – *ферменты**. Смесь протеолитических ферментов (специализированных сериновых протеаз), выделяемых цитотоксическими Т-клетками и разрушающих клетки-мишени, к антигенам которых они *примированы*. Одной из таких протеаз является гранзим В – сериновая протеаза, активирующая *эффекторные каспазы*, в частности, превращающая прокаспазу 3 в каспазу 3 (см. **Каспазы,** а также **Цитотоксины** и **Цитотоксические Т-лимфоциты** в разделе **«Клеточная биология»**). Синоним – *фрагментины* (см. **Фрагментины**).

*Находятся в гранулах цитотоксических Т-клеток и натуральных киллеров (Т-киллеров), откуда и произведено название.

ГУММИАРАБИК*. Прозрачные, смолоподобные выделения некоторых видов древесных акаций. Впервые в Европу *гуммиарабик* стали ввозить арабы. Его название происходит от лат. слова gummi – *камедь* (синоним *камеди* «гутта», от малайского getah, или *гуттаперча* – застывший сок гуттаперчевого дерева) и слова arabicus – *аравийский* (арабский). По химической природе *гуммиарабик* – углеводный полимер (полисахарид). Из него впервые был получен пятиатомный сахар *пентоза*, получивший вполне логичное название *арабиноза*. Нуклеиновые кислоты ДНК и РНК, как известно, состоят из нуклеотидов, содержащих в своей молекуле *пентозу* (*рибозу* в РНК и *дезоксирибозу* в ДНК). Впервые этот сахар в нуклеиновых кислотах обнаружил в 1908 г. американский биохимик П. Левен. Однако учёным он был уже известен раньше и даже получен синтетическим путём немецким химиком Эмилем Фишером. Фишер обнаружил, что по своей молекулярной структуре этот сахар очень близок к *арабинозе*, поэтому, несколько видоизменив название *арабинозы*, он дал вновь полученному сахару название *рибоза*. Отсюда нуклеиновые кислоты, содержащие *рибозу*, получили название *рибонуклеиновые кислоты* (РНК). Другой тип нуклеиновых кислот содержит сахар, отличающийся от *рибозы* отсутствием одного атома кислорода, поэтому получил название *дезоксирибоза*, где префикс «де-» означает *отсутствие*, а корень «окси» – *кислород*. Для удобства произношения приставка «де-» была видоизменена на «дез-» – получилась *дезоксирибоза***. Отсюда нуклеиновая кислота, содержащая *дезоксирибозу*, называется *дезоксирибонуклеиновая кислота*, или ДНК.

*Для современного молодого человека это слово, скорее всего, уже полная архаика, однако старшее поколение ещё очень хорошо помнит канцелярский клей *гуммиарабик*; тем не менее знание истории этого слова очень важно для понимания происхождения нескольких суперсовременных биологических терминов.

**Дезоксирибоза была открыта в 1929 г.

ГУММОЗНЫЙ. От лат. gummi – *камедь* и -osis – *состояние*. Содержащий камедь, относящийся к камедеобразованию и камедетечению.

G-БЕЛКИ*. Белки, связывающие гуаниновые нуклеотиды – ГТФ или ГДФ (GTP или GDP), откуда и получили своё название**. Представляют собой преобразователи рецепторных сигналов.

*Открыты Гилманом и соавторами (Gilman [et al.]), получившими в 1986 г. Нобелевскую премию по химии.

**В отечественной литературе первоначально обозначались как N-белки.

ДАУНОМИЦИН. Антибиотик интеркалирующего действия, подавляющий матричные процессы (репликация и транскрипция ДНК). Образует комплекс с ДНК (две молекулы дауномицина своей кольцевой системой встраиваются в молекулу ДНК между парами оснований G/C, а углеводная часть антибиотика укладывается в малую бороздку ДНК) (см. **Интеркаляторы (интеркалирующие агенты)**).

ДЕАМИДАЗЫ. От лат. de (des) – *отсутствие*. Ферменты, гидролитически удаляющие амидные группы. Синоним – *амидогидролазы*.

ДЕАМИНАЗЫ. Ферменты, вызывающие гидролиз -C–NH_2 связи пуринов, пиримидинов и птеринов. Деаминаза превращает цитозин в урацил.

ДЕАЦЕТИЛАЗЫ. Ферменты, удаляющие *ацетильные* группы у белков, например у гистонов. В экспериментальной практике используется ингибитор деацетилаз *трихостатин* А, подавляющий деацетилирование гистонов.

ДЕБРАНЧИНГ ФЕРМЕНТ. От лат. de (des) – *отмена* и англ. branch – *ветвь*, *ответвление*. Буквально: *деветвящий* фермент – (амило-[1→6]-глюкозидаза), осуществляющий гидролитическое расщепление (1→6)-связей в процессах гликогенолиза.

ДЕЗАМИНИРОВАНИЕ. Гидролитическое удаление аминогруппы (–NH_2).

ДЕЗИНТЕГРИН. От лат. de (des) – *отсутствие*, integer – *нетронутый*, *целый* и греч. prote(in) – *белок*. Протеаза *внеклеточного матрикса* семейства ADAM*, содержащая консервативный каталитический сайт, связывающий цинк, и разрушающая множество белков внеклеточного матрикса (ВКМ). Протеазы ADAM связываются с интегриновыми рецепторами, способствуя регуляции сборки и разрушения ВКМ.

*Протеазы адгезии и деградации, ассоциированные с матриксом.

ДЕЗОДОРАНТЫ. От лат. de (des) – *отсутствие* и odor – *запах*. Вещества, отбивающие дурной запах. Механизм их действия связан с глушением обоняния так называемым «розовым шумом». Показано, что чувствительность или нечувствительность к запахам определяется средой обитания человека. Обычно постепенно развивается нечувствительность к доминирующим запахам. В европейских странах нетерпимость к вони, как и потребность в чистоте и опрятности, прививалась медленно. Только к началу XIX в. женщины обзавелись собственным индивидуальным ароматом, в котором сначала доминировали сильные традиционные запахи на «животной основе» – амбра, мускус, цибетин, которые постепенно сменились растительными эфирными маслами и приготовленной на их основе туалетной водой.

ДЕЗОКСИРИБОНУКЛЕАЗЫ. Ферменты, разрезающие одну или обе цепи в дуплексе ДНК. Синоним – *ДНКазы*.

ДЕКАРБОКСИЛАЗЫ. Ферменты, удаляющие карбоксильную группу в виде CO_2.

ДЕКОРИН. От фр. decor – *украшаю* и греч. prote(in) – *белок*. Протегликан внеклеточного матрикса (ВКМ), в молекуле которого с коровым полипептидом соединена одна линейная цепь гликозоаминогликана (ГАГ), играющий роль распорки (спейсера) между коллагеновыми волокнами. Контролирует процесс сборки коллагеновых волокон и их толщину (диаметр) (см. **Протеогликаны**).

ДЕКСТРАНЫ. От лат. dexter – *правый*. Водонерастворимые полимеры D-глюкозы, D-фруктозы или сахарозы (полисахариды) с линейными или разветвлёнными главными цепями молекул и мол. массой более 1 млн Da. Относятся к полиглюкозидам (полифруктозидам), образующим защитные капсулы и слизи у бактерий (бактериальные слизистые полисахариды)*. Продукты их гидролиза с мол. массой 70–90 kDa применяются в качестве заменителей плазмы крови.

*Бактерии и декстраны составляют основную массу зубных камней (зубных бляшек), приводящих к разрушению зубной эмали и *кариесу* (от лат. caries – *гниль*).

ДЕКСТРИНЫ. От лат. dexter – *правый*. Промежуточные продукты (смесь олигомеров α-1,4-глюкозы) ферментативного (при участии амилазы слюны) или кислотного гидролиза крахмала, амилопектина и гликогена. При дальнейшем гидролизе декстрины превращаются в глюкозу (см. **Мальтоза, Птиалин** и **Диастаза**).

В настоящее время разрабатываются новые способы доставки чужеродных молекул ДНК для целей генной терапии с использованием в качестве «упаковочного материала» для такой терапевтической ДНК полимеров, состоящих из B-циклодекстринов (*B-cyclodextrins*), инкрустированных адамантан*-полиэтиленгликолем (АПЭГ). Такие положительно заряженные стабильные сферические CD-частицы диаметром ~1 нм малотоксичны, не отторгаются организмом и обладают «химическим якорем», с помощью которого они могут присоединять молекулы, доставляющие их к определённым клеткам (молекулы «адресной доставки»).

*От греч. adamant – *несокрушимый*, *алмаз*.

ДЕКСТРОЗА. От лат. dexter – *правый* и суффикса «оза», указывающего на то, что это сахар. Правовращающий сахар. Устаревшее название глюкозы.

ДЕМЕКОЛЦИН. Производное алкалоида *колхицина*; предотвращает сборку микротрубочек (применяется для лечения острого подагрического артрита) (см. **Колхицин**).

ДЕМЕТИЛАЗЫ. От лат. de (des) – *отсутствие*. Ферменты, удаляющие метильные группы в ДНК, РНК и в белках.

ДЕНАТУРАЦИЯ. От лат. de (des) – *отсутствие* и natura – *природа* (природные свойства). Потеря макромолекулой (белком) нативной конфигурации, например, в результате нагревания, значительного изменения pH или воздействия денатурирующих агентов. Сопровождается потерей биологической активности.

ДЕПСИДЫ. От греч. depso – *замешивать*, *выделывать* и eidos – *сходство*. Соединения, содержащие сложноэфирную (депсидную*) связь, образуемую за счёт фенольной гидроксильной группы одной молекулы фенолкарбоновой кислоты и карбоксильной группы другой.

*Название дано по предложению немецкого химика-органика Эмиля Германа Фишера (1852–1919), получившего Нобелевскую премию в 1902 г.

ДЕПСИПЕПТИДЫ. От греч. depso – *замешивать*, *выделывать* и «пептиды». Полимеры, в которые вместо аминокислот включаются также гидроксикислоты, а между мономерами чередуются амидные и сложноэфирные связи. Представляют собой продукты вторичного метаболизма микроорганизмов (см. **Вторичный метаболизм** в разделе **«Микробиология и вирусология»**).

ДЕРЛИН. Аббревиатура от англ. degradation endoplasmatic reticulum linked – *деградация, связанная с эндоплазматическим ретикулумом*. Белок, необходимый для ретроградной транслокации некоторых неправильно свёрнутых белков. Является ключевым компонентом системы ERAD (деградация, связанная с ЭПР) (см. **Ретротранслокация** в разделе **«Клеточная биология»**).

ДЕСМОЛАЗЫ. От греч. desmos – *связка*, *связь* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Ферменты, расщепляющие в органических соединениях связи между атомами углерода.

ДЕСПАЗА. От греч. (des)mos – *связка*, *связь*, лат. (pas)sus – *шаг* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. «Мягкий» гидролитический фермент, действующий на фибронектин и ламинин.

ДЕТЕРГЕНТЫ. От лат. detergere – *стирать*, *чистить* (от англ. deter – *отучивать*, *удерживать* и греч. ergon – *работа*, *действие*.) 1. В общеупотребительном смысле синтетические моющие вещества (стиральные порошки). 2. В лабораторной практике поверхностно-активные вещества (амфифильные соединения), использующиеся для разрушения липидных мембран, например *додецилсульфат натрия* (ДСН или SDS*) или неионные синтетические детергенты, такие как *тритон* (тритон – X100), *нонидет*, *эмульфоген* и *октилглюкозид* (см. также **Хаотропные вещества**). Природные детергенты эмульгаторы – соли желчных кислот.

*SDS – *sodium dodecyl sulphate*.

ДЕФЕНЗИНЫ. От лат. defensio – *защита* и греч. zyme – *закваска* (фермент). Противомикробные белки, убивающие бактерии путём встраивания в клеточную мембрану (по типу пептидных трубок, пронизывающих мембрану).

ДЕЦИТАБИН. Название препарата 5-аза-2′-дезоксицитидина – нуклеозидного аналога, ингибирующего DNMT (ДНК-метилтрансферазы). Для

того чтобы *децитабин* стал активным, он должен быть встроен в геном клетки, но это может приводить к мутациям в дочерних клетках. Препарат токсичен для костного мозга.

ДИАСТАЗА. От греч. diastasis – *разъединение*. Современное название *амилазы* – фермента слюны или поджелудочной железы (панкреатического сока), гидролизирующего (осахаривающего) крахмал. Синонимы: *амилаза*, *птиалин*.

ДИГИДРОТЕСТОСТЕРОН (ДГТ).Мужской половой гормон (17-гидрокси-5-андростан-3-он), производное *тестостерона*. Образуется из тестостерона в результате восстановления кольца А под действием фермента 5α-редуктазы. Андроген с активностью тестостерона. Обеспечивает рост волос на теле, утолщение голосовых связок и рост мышечной массы у мальчиков в период полового созревания. У мужчин высокий уровень ДГТ повышает уровень недоверия в сложных социальных ситуациях и уровень агрессивности. Синоним – *станолон* (stanolone).

ДИКУМАРОЛ. 3,3'-метилен *бис* (4-гидроксикумарин)*. Антикоагулянт, подавляющий образование *протромбина* в печени. В экспериментах на клеточных культурах обнаружено, что дикумарол и сходные с ним соединения могут подавлять активность фермента *NQO1*, а следовательно, и активность опухолевого супрессора белка *p53*. Синонимы: *дикумарин*, *бисгидроксикумарин*.

*Кумарин – производное оксикоричной кислоты в форме лактона; присутствует в виде глюкозида в некоторых растениях, например в цветках донника (определяет горьковатый запах донника). Значительно чаще в растениях встречаются гидроксилированные производные кумарина – *скополетин* и *эскулетин*.

ДИМЕР. От греч. di – *два* и meros – *часть*. Общий термин для обозначения структур (чаще белковых), образованных ассоциацией двух одинаковых субъединиц.

ДИМЕТИЛГЛИЦИН. Метилированный глицин. В 70-е гг. XX в. называли витамином B_{15}.

ДИМЕТИЛТРИПТАМИН (DMT). Соединение, обладающее галлюциногенным действием с паническим возбуждением. Психомиметик, который получают из южноамериканских растений, использующихся для приготовления нюхательного табака. Сходен по своему действию с ЛСД* и поэтому запрещён как наркотик. Содержится в чае под названием *оаска*, который употребляют приверженцы церкви Centro Espirita Beneficento Uniao do Vegetal в штате Нью-Мексико в США.

*ЛСД – диэтиламид лизергиновой кислоты.

ДИНОРФИН. Белок, образующийся в нейронах ЦНС, например в нейронах прилежащего ядра (*nucleus accumbens**), чувствительного к дофамину. При приёме наркотиков динорфин, в частности, угнетает освобождение дофамина из синаптических терминалей аксонов, принадлежащих нейронам вентральной области покрышки (ВОП) – основного звена мозговой «системы вознаграждения», тем самым подавляет её активность и усиливает потребность в наркотиках.

*От лат. accumbo – *возлежать*, *ложиться рядом*.

ДИСПЕРСИОННЫЙ. От лат. dispersus – *рассеянный.* Содержащий частицы раздробленного вещества, состоящие из многих молекул (частицы, которые можно выделить фильтрованием).

ДИФТЕРИЙНЫЙ ТОКСИН. Токсический белок (экзотоксин) с ферментативной активностью, продуцируемый дифтерийной палочкой (*Corynebacterium diphtheriae*). В эукариотических клетках (млекопитающие) дифтерийный токсин связывается с фактором элонгации eEF2 – GTP-зависимой «транслоказой» (аналог прокариотического фактора EF-G) и инактивирует его по механизму АДФ-*рибозилирования*. При участии никотинамидадениндинуклеотида (НАД) как кофактора токсин присоединяет к фактору eEF2 аденозиндифосфорибозил (АДФР), в результате чего конъюгат eEF2-АДФР становится функционально неактивным. Действие дифтерийного токсина очень эффективно: достаточно всего одной молекулы токсина, чтобы убить клетку (см. **Дифтерия** в разделе «**Микробиология и вирусология**»).

Следует отметить, что организм мыши устойчив к дифтерийному токсину из-за неспособности токсина проникать через плазматическую мембрану.

ДНК. Сокращённое название *дезоксирибонуклеиновой кислоты*. ДНК – высокополимерная молекула*, хранящая и передающая генетическую информацию. ДНК состоит из двух разнонаправленных полинуклеотидных цепей, соединённых друг с другом в соответствии со строгими правилами комплементарности и образующих в результате двойную спираль**. Такая структура ДНК позволяет легко ответить на вопрос о способе её воспроизведения. Напрашивается образное сравнение ДНК с эстафетной палочкой, которая передаётся от предков, обеспечивая преемственность биологических свойств в ряду поколений. Различают линейные молекулы ДНК, имеющие два конца («тупые» или «липкие»), и кольцевые молекулы (замкнутые), не имеющие концов. Структура ДНК с химической точки зрения очень ординарна, несмотря на своё значение для жизни. Следует отметить, что ДНК – это единственная молекула, которую клетки ремонтируют.

С общекультурной точки зрения ДНК – это самая популярная молекула. Она значима не только для науки, но и для формирования мировоззрения новых поколений образованных людей. Поэтому ДНК следует рассматривать как культурологический феномен, как квинтэссенцию интеллектуальных достижений человечества, как призму, через которую раскладывается весь спектр достижений в познании великих тайн живого.

Молекула ДНК – основа для становления новых исследований не только в области генетики и геномики, но и в области структурной химии, структурной нанотехнологии, ферментологии, теории вычислительных систем.

*Самый большой из известных полимеров, длина молекулы которого в миллиард раз больше её толщины. Обычно длину молекулы ДНК измеряют числом составляющих её пар оснований (сокращённо *п.о.* или *bp*). Несмотря на своё главенствующее значение для живых систем, ДНК очень уязвима для различных видов радиации и многих химических агентов. В ДНК любой клетки содержатся тысячи окисленных оснований, вследствие чего даже появилось образное название такой ДНК – «ржавая» ДНК. К счастью, в нормальных клетках ДНК постоянно ремонтируется с помощью специальных ферментных систем репарации, защищающих клетки от появления мутаций.

**Структуру ДНК в виде двуспиральной молекулы, в которой пары оснований A=T и G≡C расположены между сахарофосфатными непрерывными нитями, вывели в 1953 г. Джеймс Дьюи Уотсон (р. 1928 г.) и Френсис Харри Комптон Крик (1916–2004). Их молекулярная модель сразу объяснила, каким образом кодируется генетическая информация и как она копируется в процессе передачи от клетки к клетке и в ряду поколений.

ДНК-ПОЛИМЕРАЗЫ. От греч. poly – *много* и meros – *часть* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Ферменты, полимеризующие мононуклеотиды в длинные цепи ДНК, согласно последовательности матричной цепи. Другими словами, ферменты, катализирующие синтез ДНК на матрице ДНК (катализирующие образование 3′→5′ фосфодиэфирных связей в ДНК). Для начала синтеза ДНК-полимеразы нуждаются в затравке (праймере) РНКовой или ДНКовой природы со свободным 3′-гидроксильным концом. Эукариотические ДНК-полимеразы (например, ДНК-полимераза α), в отличие от прокариотических, не обладают 3′→5′ экзонуклеазной активностью. Ферментов, имеющих прямое отношение к синтезу ДНК, в природе существует очень много*, и они участвуют во множестве функций, а именно: в репликации, репарации, рекомбинации и обратной транскрипции – и в эукариотических клетках имеют различную клеточную локализацию (например, ядерные и митохондриальные ДНК-полимеразы).

*Связано это с огромным разнообразием прокариотических и эукариотических клеток, а также видов эукариотических организмов и, наконец, вирусной индукцией ферментов. В 1957 г. Артур Корнберг (Arthur Kornberg) из Стэндфордского университета обнаружил у бактерии *E. coli* фермент, катализирующий реакции полимеризации нуклеотидов, – ДНК-полимеразу (фермент Корнберга, или ДНК-полимераза I). Первой ДНК-полимеразой, действие которой было соотнесено с репликацией хромосом, была полимераза, индуцированная Т-чётным фагом (фагом Т-4) и обнаруженная в 1965 г.

ДНК-ПОЛИМЕРАЗА I*. Фермент, участвующий в репарации повреждённых участков ДНК (в заполнении пробелов между новообразованными фрагментами) и катализирующий образование 3′→5′-фосфодиэфирных связей (число нуклеотидов, полимеризованных при оптимальных условиях за 1 мин достигает 1 000**) (фермент нуждается в 3′-гидроксильном конце затравки!). Обладает двумя экзонуклеазными активностями. Одна из них ответственна за расщепление одноцепочечных участков ДНК в направлении 3′→5′***, а другая – двухцепочечных участков в направлении 5′→3′ (расщепляет двухцепочечную ДНК с 5′-конца, давая моно- и олигонуклеотиды). Способность ДНК-полимеразы удалять участки ДНК с нарушенной структурой, лежащие на пути наращивания цепи, физиологически очень удобна для удаления дефектов ДНК, таких как тиминовые димеры (см. **Тиминовые димеры**), а также для удаления РНК из гибридных комплексов. Синоним – *полимераза Корнберга*.

*Из ДНК-полимераз обнаружена первой (у *E. coli*), отсюда и получила обозначение ДНК-полимераза I. (Из 100 кг клеток *E. coli* получали от 0,6 до 1 г. чистого фермента).

**Это свойство называют *числом оборотов*.

***3′→5′ экзонуклеазная активность – составная часть полимеразного механизма; она дополняет способность полимеразы узнавать правильное основание при спаривании его с матрицей. С помощью этой активности в растущей цепи гидролизуется и удаляется неправильно спаренный (или неспаренный) концевой нуклеотид.

ДНК-ПОЛИМЕРАЗА II. Фермент, обладающий полимеразной активностью в направлении 5′→3′ и экзонуклеазным расщеплением в направлении 3′→5′. Участвует в репликации ДНК у прокариот.

ДНК-ПОЛИМЕРАЗА III. Фермент, катализирующий с высокой скоростью образование 3′→5′-фосфодиэфирных связей в ДНК. Главная функция фермента – репликация. Обладает также экзонуклеазной активностью в направлении 3′→5′, что способствует исправлению возникающих при репликации ошибок. Мутации гена *mut*D (см. **Гены-мутаторы** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**) изменяют характер активности субъединицы ε (эпсилон) ДНК-полимеразы III, что приводит к сбою в системе репарации встроенных нуклеотидов в направлении 3′→5′ и резко увеличивает частоту появления мутаций во всех реплицирующихся генах.

ДНК-РЕПЛИКАЗА. От лат. replicare – *отражать* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Фермент, осуществляющий собственно репликацию ДНК.

ДНК-СВИВИЛАЗЫ. От англ. swivel – *вращать*, *поворачивать на шарнирах*. Первоначальное название ферментов-топоизомераз I.

ДНК-(ЦИТОЗИН-5)-МЕТИЛТРАНСФЕРАЗЫ. От лат. transferre – *переносить* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Семейство ферментов, переносящих метильную группу на субстрат (молекула белка или молекула нуклеиновой кислоты). У млекопитающих, включая человека, известны несколько метилтрансфераз: DNMT, DNMT1*, DNMT2, DNMT3a, DNMT3b, DNMT3L (этот белок гомологичен DNMT3a и DNMT3b, но не имеет каталитической активности). Установлено, что DNMT1 участвует в «поддерживающем» метилировании ДНК *in vivo* путём модификации полуметилированной ДНК в процессе её репликации. Активность этого фермента возрастает в делящихся клетках, в которых он локализуется в участках (фокусах) репликации ДНК. В эмбрионах он не способен осуществлять метилирование *de novo*, однако в клетках *in vitro* этот фермент осуществляет как «поддерживающее» метилирование, так и метилирование *de novo*, обладая более высоким сродством к полуметилированной, чем к полностью деметилированной ДНК-матрице. Ферменты DNMT3a и DNMT3b необходимы для метилирования ДНК *de novo*. В эмбрионах, где в онтогенезе впервые происходит метилирование ДНК, обнаружена высокая их активность, почти полностью исчезающая в дифференцированных соматических клетках. Обнаружено, что инактивация DNMT2 в эмбриональных ES-клетках мыши не влияет на оба типа метилирования (как *de novo*, так и «поддерживающее»). Синоним – *метилтрансферазы*.

ДОЛИХОЛЫ. От греч. dolichos – *длинный*. Длинноцепочечные полиизопреноиды (n–14-24). Участвуют в переносе олигосахаридов на определённые остатки аспарагиновой кислоты (N-гликозилирование) в белках, синтезируемых на мембраносвязанных рибосомах гранулярного эндоплазматического ретикулума (см. **Трансгликозидазы**).

ДОПИНГ. От англ. (разгов.) dope – *наркотик*, *дурман*. Любое стимулирующее (или угнетающее) вещество (лекарство), вызывающее временный эффект и привыкание. Синоним – *наркотик*.

ДОФАМИН. Биоактивный амин – *3-гидрокситирамин*. Образуется из аминокислоты *диоксифениаланина*. Промежуточный метаболит тирозина. С биохимической точки зрения *дофамин* – предшественник норадреналина и адреналина, а с физиологической – нейротрансмиттер (медиатор) из группы *катехоламинов*. Выделяется адренергическими синапсами и участвует в передаче нервных импульсов в симпатической нервной системе. Присутствует в базальных ганглиях (чечевицеобразных и хвостатых ядрах) в ЦНС. В некоторых случаях выступает как *нейрогормон*, выделяемый хромаффинными клетками. Ключевой момент в патогенезе болезни Паркинсона – гибель клеток, продуцирующих *дофамин*. Увеличение высвобождения дофамина вызывают *амфетамины*. При приёме алкоголя дофамин расходуется с повышенной скоростью. Абстиненция, напротив, характеризуется высоким уровнем дофамина, в то время как уровень серотонина падает. Дофамин называют гормоном целеустремлённости и концентрации внимания. Синоним – *допамин* (*dopamine*).

ДРОНАБИНОЛ. Основное психоактивное вещество индийской конопли (*Cannabis sativa*). В клинической практике используется как противорвотное средство при химиотерапии рака (см. **Каннабиноиды**).

ЖИРНЫЕ КИСЛОТЫ. Продукт синтеза, а также распада жиров. Являются разобщителями процесса окислительного фосфорилирования. Сильная индивидуальная изменчивость толерантности (терпимости) к большим количествам пищи без увеличения массы тела, возможно, связана с различиями в способности индивидуумов синтезировать и выводить свободные жирные кислоты.

ЗАЯКОРИВАНИЕ БЕЛКОВ В МЕМБРАНАХ. Процесс, происходящий за счёт гидрофобных взаимодействий, которые обеспечиваются путём присоединения к белку *липофильного якоря*. Мембранными якорями могут быть жирные кислоты (ацильные остатки *пальмитиновой* (C_{16}) или *миристиновой* (C_{14}) кислот) или изопреноиды (пренилирование белков *фарнезолом* (C_{15}) или *геранилгераниолом* (C_{20})). Якорем может быть и *гликозилированный фосфатидилинозит* (GPI-якорь).

ЗИМОГЕНЫ. От греч. zyme – *закваска* (фермент) и genan – *порождать*. Белки-предшественники ферментов (проферменты), подвергающиеся при активации протеолитическому процессингу. Например, *трипсиноген*, выделяемый поджелудочной железой, превращается в тонком кишечнике в *трипсин* под действием фермента *энтерокиназы*, отщепляющей от трипсиногена 6 аминокислотных остатков, в результате чего белок становится функционально активным (см. **Энтерокиназа**).

ЗОЛЬ. От нем. Sol < лат. solvo – *освобождать*. Коллоидная система с непрерывной жидкой фазой и дисперсной твёрдой фазой, представленной частицами размером от 0,1 до 0,001 мкм (см. **Гель** и **Коллоиды**).

ЗОНДЫ. От фр. sonde < sonder – *исследовать*, *выведывать*. 1. Общее название молекул кДНК или синтетических олигонуклеотидов, используемых для выявления определённых последовательностей ДНК и РНК. Представляют собой фрагменты ДНК или РНК, содержащие меченные P^{32} нуклеотиды. Зонды «узнают» комплементарные последовательности в искомых молекулах ДНК или РНК. Например, с помощью специфических зондов проводят скрининг геномных библиотек (см. также **Ник-трансляция**). 2. Для выявления белков при блотт-анализе зондами могут служить специфические антитела. Синоним – *пробы*.

ЗОНУЛИН. От лат. zonula occludens – *запирающий поясок* («плотный контакт») и prote(in) – *белок*. Белок энтероцитов, повышающий у человека и высших животных проницаемость кишечника в зоне плотных контактов энтероцитов. Предполагают, что этот белок регулирует транспорт жидкости, крупных молекул и иммуннокомпетентных клеток между отдельными пространствами организма. Повышенное содержание зонулина, обусловливающее аномальную проницаемость кишечника, характерно для многих аутоиммунных заболеваний, таких как сахарный диабет типа I, ревматоидный артрит и рассеянный склероз, а также для хронических воспалительных заболеваний кишечника, в частности для *целиакии*. Показано, что глютен и его непереваренные пептиды вызывают высвобождение зонулина из энтероцитов, что приводит к повышению проницаемости «плотных контактов» при целиакии (см. **Глютен**, а также **Целиакия** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**).

ИЗОАКЦЕПТОРНЫЕ тРНК. От греч. isos – *одинаковый* и лат. acceptor – *принимающий* < accepto – *брать*, *принимать*. Молекулы транспортных (адапторных) РНК, несущие различные антикодоны, но соответствующие одной и той же аминокислоте. Через них осуществляется реализация принципа «вырожденности генетического кода».

ИЗОБЕЛКИ. От греч. isos – *равный*. Родственные белки. Например, группа белков промежуточных филаментов (ПФ), в состав которых входят четыре типа белков: 1. *Кератины* (цитокератины). 2. Составной тип сходных белков, таких как *виментин* (характерен для клеток мезенхимного происхождения), *десмин* (характерен для мышечных клеток), *глиальный фибриллярный белок* (входит в состав клеток глии – астроцитов и некоторых шванновских клеток) и *периферин* (входит в состав периферических и центральных нейронов). 3. Белки нейрофиламентов (встречаются в аксонах). 4. Белки ядерной ламины, сходные по строению и свойствам с другими белками ПФ; могут образовывать сополимеры.

ИЗОВИТЕКСИН. От греч. isos – *равный*, лат. vitae – *жизнь* и греч. oxys – *кислый*. Флавоногликозид зелёного овса. Используется в качестве биологически активной добавки для укрепления нервной системы.

ИЗОПРОТЕРЕНОЛ. Симпатомиметический стимулятор α-рецепторов. Расслабляет гладкие мышцы бронхов. Стимулирует также деление клеток слюнных желёз (действует как фактор роста). В виде гидрохлорида используется в препаратах для купирования приступов бронхоспазма при бронхиальной астме.

ИЗОФЕРМЕНТЫ. От греч. isos – *равный* и «ферменты». Энзимы с одинаковыми функциями, различающиеся первичной структурой и, следовательно, активностью; обычно экспрессируются в разных тканях организма.

ИЗОЦИАНАТЫ. От греч. isos – *равный* и «цианаты»* – соли и эфиры циановой кислоты. Соединения, которыми изобилуют растения семейства крестоцветных, к которому относятся все виды капусты, репа, брюква, турнепс, редька и редис. Установлено, что эти соединения синтезируются в норме в организме человека и предотвращают развитие рака лёгких, выступая как «естественные лекарства». У людей, склонных к раку лёгких, не работает ген, кодирующий фермент GTSM1, отвечающий за выработку собственных изоцианатов.

*От греч. kyanos – *тёмно-синий*.

ИЗОШИЗОМЕРЫ. От греч. isos – *равный*, shizo – *расщепляю* и meros – *часть*. Рестриктазы, узнающие одну и ту же последовательность в ДНК, эффекты которых зависят от характера метилирования этой последовательности.

ИМБИБИЦИЯ. От лат. imbibere – *впитывать*, *вбирать в себя* и -ia – *условия*. Явление впитывания воды гелями и их набухание. Вода может проникать в пространство межмолекулярной сети геля (межмицеллярная имбибиция) или даже внутрь звеньев цепи (внутримицеллярная имбибиция). Имбибиция геля всегда сопровождается выделением энергии, что отличает её от осмотического набухания (см. **Синерезис**).

ИММУНОГЛОБУЛИНЫ. От лат. immunio – *защищаю*, globula – *шарик* и prote(in) – *белок*. Общепринятое (номенклатурное) название белков-антител (сокращённо Ig от англ. *immunoglobulin*). Представляют собой гликопротеины, многие из которых обнаруживаются в плазме крови человека и животных (фракция γ-глобулинов). Выделяют пять классов иммуноглобулинов с различающимися функциями: IgA, IgD, IgE, IgG, IgM. Иммуноглобулины IgA, IgE, IgG и IgM *секретируются* В-лимфоцитами, а IgD не обнаруживается в жидкостях тела, принимая участие только в антигензависимых процессах. В ответ на внедрение в организм вирусов и бактериальных токсинов раньше всех секретируются мощные промоторы фагоцитоза – пентамеры IgM (содержат десять пар HL-цепей). Позднее секретируются димеры IgG, играющие также роль «антител-памяти». IgG, имеющие небольшие размеры, легко проникают через плацентарный барьер и обеспечивают иммунитет плода и новорождённого. IgA защищают слизистые оболочки желудочно-кишечного тракта и дыхательных путей, а у женщин-рожениц присутствуют в молозиве. Наконец, IgE отвечают за развитие аллергических реакций и называются *реагинами*.

ИММУНОФИЛИН. От лат. immunio – *защищаю*, греч. phileo – *люблю* и prote(in) – *белок*. Белок теплового шока hsp56. Входит в состав цитоплазматических шаперонных комплексов (см. **Рецепторы** в разделе **«Клеточная биология»**).

ИНВЕРСИЯ. От лат. inversio – *перестановка*. Расщепление сложных сахаров на простые или дисахаридов на моносахариды (монозы).

ИНВЕРТАЗА. От лат. inversio – *перестановка* (invertere – *обращать*) и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Фермент-гидролаза, расщепляющий сахарозу (тростниковый сахар) на глюкозу и фруктозу. Другое название – *инвертин*.

ИНВОЛЮКРИН. От лат. (involu)tio – *свертывание* и греч. krino – *выделяю*, *отделяю*. Белок эпидермиса. В эпидермисе человека присутствуют особые разновидности *инволюкрина*, отсутствующие у шимпанзе.

ИНДУКТОРЫ. От лат. inductor – *возбудитель*. Молекулы, вызывающие повышенное образование ферментов, участвующих в метаболизме этих молекул.

ИНДУЦИБЕЛЬНЫЕ ФЕРМЕНТЫ. Ферменты, скорость образования которых возрастает в присутствии индукторов.

ИНДУЦИРУЕМЫЙ ГИПОКСИЕЙ ФАКТОР (HIF-1A). Транскрипционный фактор, экспрессирующийся в условиях низкого содержания кислорода (гипоксии). Способен активировать более 40 генов, обеспечивающих рост и развитие кровеносных сосудов (ангиогенез). В регуляции индукции HIF-1α принимает участие киназа P13 (P13K) (см. **Киназа P13**). Фактор васкуляризации солидных опухолей.

ИНДУЦИРУЕМЫЙ ГИПОКСИЕЙ ФАКТОР (HIF-2A). Внутри тибетской популяции, обитающей на высоте более 4 тыс. м над уровнем океана, распространена редкая разновидность гена HIF-2α, позволяющая коренным жителям (шерпам Непала) избегать высотной болезни и связанной с ней хронической гипоксии (адаптационный признак, обеспечивающий увеличение содержания эритроцитов в крови).

ИНОЗИН. От греч. inos (ines) – *мускул, мускульное волокно*. Азотистое основание – *нуклеозид* (рибозилгипоксантин) – продукт превращения (дезаминирования) аденозина в цепочке аденозин → инозин → гипоксантин → мочевая кислота. Синоним – *рибоксин*.

ИНОЗИТ. От нем. Inosit < греч. inos – *мускульное волокно*. Название одного из витаминов группы В, представляющего с химической точки зрения шестиатомный циклический спирт. Содержится во многих животных и растительных тканях, входит в состав глицеролипида *фосфатидилинозита*. Синоним – *миоинозитол*.

ИНСУЛИН. От лат. insula (insulae) – *островок*. Пептидный гормон, секретируемый бета-клетками островков Лангерганса* (см. **Лангерганса островки**), расположенными преимущественно в каудальной (хвостовой) части поджелудочной железы. Синтезируется в виде предшественника (*препрогормона*), претерпевающего процессинг с удалением из центральной части молекулы С-пептида**. Молекула инсулина состоит из двух цепей – А-цепи (21 аминокислотный остаток) и В-цепи (30 аминокислотных остатков), соединённых двумя дисульфидными мостиками. Кроме того, в А-цепи присутствует внутренняя дисульфидная связь***. Гормон регулирует многочисленные функции в организме, из которых главной является обмен углеводов. Комплекс рецептор-инсулин стимулирует многие внутриклеточные процессы, в том числе синтез ключевых ферментов обмена углеводов, таких как гексокиназа, пируваткиназа, гликогенсинтетаза и др. Способствует внутриклеточному транспорту и утилизации глюкозы (в том числе за счёт стимуляции *гликогеногенеза* печенью), биосинтезу белков, образованию и накоплению нейтральных липидов (липогенез), снижает скорость продукции глюкозы печенью. Физиологический расход инсулина составляет 0,5–1 ед. на 1 кг массы тела. Применяется парентерально для лечения сахарного диабета первого типа****.

*От этой *островковой* ткани гормон и получил своё название. В 1922 г. канадские физиологи Фредерик Грант Бантинг***** (1991–1941) и Чарльз Бест (тогда ещё студент, который был помощником у Беста) выделили из поджелудочной железы фактор, обладающий мощным гипогликемическим действием, и назвали его инсулином. Уже в 1923 г. (что беспрецедентно!) Бантинг получил Нобелевскую премию по физиологии совместно с руководителем лаборатории, в которой проводил опыты на собаках, Джоном Ричардом Маклеодом, который, по большому счёту, к открытию имел лишь косвенное отношение. Благородный Бантинг денежную часть своей премии разделил с Бестом.

**От англ. connecting – *связующий*.

***Точную первичную аминокислотную последовательность (первичную структуру) молекулы инсулина расшифровал в 1955 г. английский биохимик Фредерик Сэнгер (Сенджер) (Sanger F., Нобелевская премия, 1958 и 1980 гг.).

****В клинической практике в настоящее время используются различные формы и виды инсулинов – пролонгированного и короткого действия. Например, НовоРапид (NovoRapid) – аналог человеческого инсулина короткого действия, в котором вместо пролина в положении 28 В-цепи стоит аспарагиновая кислота, что способствует ускорению процесса всасывания инсулина из подкожно-жировой клетчатки. Такой аспарт-инсулин не образует димеры и гексамеры, характерные для растворов обычного инсулина.

*****В английском языке существует понятие banting – *лечение ожирения голодной диетой*, или *голодная диета*. Понятие возникло от имени однофамильца Бантинга – толстяка-гробовщика, написавшего в середине XIX века книгу-бесселлер о том, как он боролся с собственным ожирением голодом. Фамилия Бест в английском языке также говорящая, и означает *лучший*.

ИНСПИССАЦИЯ. От англ. inspissation – *сгущение*, *уплотнение*. Процесс повышения плотности, сгущение раствора при испарении растворителя, уменьшение текучести.

ИНТЕГРАЗА. От англ. integrare – *составлять воедино* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Белок-фермент, кодируемый ретровирусами, в том числе и ВИЧ, который встраивает двухцепочечную ДНК-копию РНК-генома вируса, приготовленную вирусной обратной транскриптазой, в ДНК клетки-хозяина. Автономные клеточные *ретротранспозоны* (ретровирусоподобные элементы), содержащиеся в геноме человека, также кодируют *интегразу*, позволяющую им встраиваться в новые участки генома по обычному ретровирусному механизму.

ИНТЕГРАЦИЯ. От англ. integration < лат. integratio – *восстановление*, *возобновление* (в общем смысле, процесс объединения в одно целое). Молекулярно-биологический термин, отражающий процесс *встраивания* в ДНК какого-либо генетического элемента за счёт механизма рекомбинации. Иначе, сайт-специфическая рекомбинация.

ИНТЕГРИНЫ. От англ. integrate < лат. integer – *целый*, *составной*, *составлять воедино* и prote(in) – *белок*. Класс наиболее распространённых адгезивных αβ-гетеродимерных трансмембранных белков, представляющих собой рецепторы, располагающиеся в *фокальных контактах* – участках прикрепления клеток к экстраклеточному матриксу (extracellular matrix, ECM). Относятся к адгезивным молекулам клеточной поверхности, связывающим внеклеточный матрикс с цитоскелетом. С одной стороны, интегрины взаимодействуют с компонентами экстраклеточного матрикса, такими как *коллаген* и *фибронектин*, а с другой, с белками актиновых микрофиламентов цитоскелета, например с *винкулином*, тем самым, обеспечивая межклеточные контакты.

Выделены семейства интегринов – LFA, Mac, VLA, GPIIb. Например, интегрин α4ß7 в норме отвечает за миграцию и интеграцию Т-лимфоцитов в лимфоидную ткань кишечника (и, в конечном счёте, за её образование). К сожалению, этот белок играет одновременно и роль корецептора (дополнительного рецептора) в процессе связывания вируса иммунодефицита человека (ВИЧ) с клетками иммунной системы, несущими CD4-рецепторы*. Показано также, что интегрины могут активировать MAP-киназы, которые не реагируют на факторы роста, например MAP-киназу JNK.

В иммунной системе лигандами интегринов являются адгезивные молекулы клеточной поверхности лимфоцитов (ICAMS), включённые в состав *суперсемейства иммуноглобулинов* и играющие ключевую роль во взаимодействии лимфоцитов с *антигенпредставляющими* и *эндотелиальными* клетками. Интегрины также обеспечивают миграцию лейкоцитов и лимфоцитов в ткани (см. **Дефицит адгезии лейкоцитов** и **САМ-белки**).

Открыт очень интересный белок – альфа-интегрин, который является рецепторной молекулой, кодируемой «геном памяти», локализованным у человека на 16-й хромосоме. Этот ген управляет образованием новых синапсов между нейронами и их интеграцией в нейронную сеть мозга, а также изменяет свойства синапсов. «Ген памяти» первоначально был обнаружен у дрозофилы с мутацией, получившей название *volado***. Продукт этого гена необходим мушке во время обучения для запоминания и создания ассоциаций.

*Другим корецептором, способствующим проникновению вируса СПИДа в лимфоидные клетки, является корецептор CCR5. Эти рецепторные белки, не мудрствуя лукаво, можно назвать «коллаборационистами», сотрудничающими с «вирусом-оккупантом».

**Сленговое слово чилийских студентов, которым они называют своих профессоров, означающее *неуклюжий*, *рассеянный человек*.

ИНТЕИНЫ. От лат. (in)ter – *между* и pro(tein) – *белок*. Аминокислотные последовательности, удаляемые из вновь синтезированного полипептида в процессе его созревания (белковый сплайсинг).

ИНТЕРКАЛЯТОРЫ (интеркалирующие агенты). От лат. intercalatio – *вклинивание*, *вставка*. Группа химических агентов (мутагенных веществ), которые способны встраиваться (интеркалировать) между прилегающими (смежными) азотистыми основаниями матричной цепи ДНК без образования ковалентных связей. К этим соединениям, например, относятся акридин, этидий бромид (этидиумбромид), профлавин, вещество ICR-170. После встраивания интеркалятора в новом цикле репликации напротив его молекулы во вновь синтезируемой цепи появляется дополнительное случайное основание. Удаление интеркалятора в новом раунде репликации приводит к появлению новой пары оснований, что вызывает мутацию сдвига рамки считывания. *Акридиновый оранжевый* и *бромистый этидий** используется для оценки состояния хроматина (степени его конденсации)**. К интеркалляторам относятся некоторые антибиотики, например *рифамицин*, *дауномицин* и ингибитор биосинтеза РНК *актиномицин D* (см. соответствующие статьи).

*Эффективное трипаноцидное средство.

**Комплексы красителей с нуклеиновыми кислотами дают характерную вторичную флуоресценцию, на чём основан метод прижизненного окрашивания клеток.

ИНТЕРКАЛЯЦИЯ. От лат. intercalatio – *вклинивание*, *вставка*. Многие полициклические молекулы с планарной структурой взаимодействуют с двухцепочечной ДНК с помощью механизма *интеркаляции* – встраивания между смежными, расположенными стопкой парами оснований двойной спирали ДНК. При этом уложенные в стопку основания раздвигаются молекулами интеркалятора, что приводит к искажению сахаро-фосфатного остова ДНК.

ИНТЕРМЕДИАТ. От лат. inter-medius – *промежуточный*, *находящийся посреди*. Буквально: соединение-посредник в биохимических процессах.

ИНТЕРФЕРОНЫ*. От лат. inter – *между*, *взаимно* и ferio – *ударяю*. Иммуномодуляторы, обеспечивающие опосредованную устойчивость организма к вирусам. К ним относится группа веществ гликопротеидной природы, образующихся в клетках, заражённых вирусом**, и оказывающих на размножение вирусов прямое ингибиторное действие (в частности, этим свойством обладает интерферон-γ). Интерфероны способны проникать в клетки извне и стимулировать в них образование комплекса белков, препятствующих размножению вирусов (интерфероны препятствуют репликации чужеродных нуклеиновых кислот). Интерфероны часто называют «первой линией обороны»***, поскольку выработка антител требует определённого времени после инфекции. Кроме того, интерфероны активируют макрофаги и стимулируют их миграцию в зону присутствия вирусов. У интерферонов обнаружены и другие биологические свойства. Так, например, интерферон-ß, вырабатываемый покоящимися миелоидными клетками мыши линии М-1, блокирует пролиферацию стимулированных миелоидных клеток.

*Интерферон открыли в 1957–1958 гг. независимо друг от друга английские и японские исследователи. Давно было известно, что инфекция организма определённым вирусом часто ограничивает или даже исключает возможность инфекции другим, неродственным первому вирусом. Это явление было названо *интерференцией* вирусов. Алек Айзекс и Джин Линдеман (Isaacs, Lindemann, 1957) установили, что интерференцию обусловливает гликопротеид с низкой молекулярной массой, который и назвали *интерфероном* (см. **Интерференция** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**). Рекомбинантные интерфероны для клинических нужд получают в больших количествах с 1980 г., а с 1986 г. интерфероны стали использовать как первое иммунологическое противораковое средство в лечении волосатоклеточного лейкоза, а также болезни Ходжкина, при миеломах и нейробластомах (к сожалению, активные дозы интерферона повреждают нервные клетки). Показано также, что интерферон-α увеличивает антигенность опухолей путём повышения активности генов MHC (HLA) и повышает активность цитотоксических Т-лимфоцитов (Т-клеток киллеров).

**В организме образуются в основном в лимфоцитах и фибробластах.

***Вирус «испанки», убивший десятки миллионов человек в 1918–1919 гг., подавлял образование *интерферона* и провоцировал избыточную иммунную реакцию организма, опосредованную цитокинами. В результате развивалось катастрофическое воспаление лёгких.

ИНУЛИН. Полисахарид фруктозы (подобный крахмалу, но образованный остатками D-фруктозы – *фруктофуранозы*), содержащийся в клубнях и корнях некоторых растений в качестве запасного полисахарида, например в клубнях топинамбура («сладкого картофеля»), корнях георгинов, артишоков, одуванчиков и девясила (*Inula helenium* или *Inula elecampane*), откуда и получил своё название. Используют для питания при диабете и как контрольное вещество в клинической практике для определения почечного клиренса (скорости клубочковой фильтрации).

ИОНОФОРЫ. От греч. ion – *движущийся*, *идущий* и phore – *переносить*. Малые органические молекулы в клеточных мембранах некоторых микроорганизмов, осуществляющие челночный перенос ионов через мембраны. Некоторые пептидные антибиотики (циклические пептиды – *валиномицин*, *нигерицин*, или линейные пептиды – *грамицидин*) способны образовывать в мембранах каналы (в частности, митохондриальных мембранах), проходимые для одновалентных катионов. Они получили общее название «ионофоры». Сердечные гликозиды – ионофоры, помогающие регулировать ионные потоки в кардиомиоцитах. Синоним – *переносчики ионов*.

ИРИСИН. От англ. Iris – греческая богиня Ирида* и греч. prote(in) – *белок*. Тканевый гормон, «сжигающий» жир; способен имитировать эффекты продолжительных физических нагрузок. Этот гормон способствует превращению белого (запасающего) жира в бурый (сжигающий) жир** (см. **Жир бурый** и **Лептин** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**). В физиологических условиях гормон образуется в продолжительно и интенсивно сокращающихся мышцах и выделяется в кровь, которая и доставляет его к жировой ткани. Мишенью гормона является белок PGC1-альфа, участвующий во многих обменных процессах, протекающих в митохондриях (как транскрипционный фактор многих генов). Показано, что уровень *ирисина* повышается в крови людей *только после 10 недель интенсивных занятий физкультурой*!

У мышей был выделен ген, получивший обозначение SCD-1, который ответственен за синтез жирных кислот. Мыши, у которых отсутствует этот ген, не толстеют, несмотря на высококалорийное питание. Замечено также, что у мышей-мутантов по гену SCD-1 при избыточном поглощении сахарозы уровень сахара в крови оставался постоянным, а избыточные калории при этом просто «сгорали».

*У древних греков Ирида считалась вестницей богов. Отсюда и произведено название гормона, который играет роль *вестника*, передающего информацию от мышечной ткани жировой. Чтобы не было путаницы, следует отметить, что греческое слово iris означает *радугу*.

**Введение препарата гормона в подкожную жировую ткань животных приводило к превращению клеток белого жира в клетки, подобные клеткам бурого жира. Показано также, что мыши, генетически склонные к ожирению и получающие рацион, обогащённый жирами, при введении иризина начали худеть.

КАДАВЕРИН. От греч. kadaverik, англ. cadaveric – *трупный* (cadaver* – *труп*). Дурно пахнущий диамин (1,5-диаминопентан) экскрементов животных и человека, образующийся при бактериальном декарбоксилировании** аминокислоты *лизина*, часто образно называемый трупным ядом. Интересно отметить, что штаммы *E. coli* и *Shigella*, у которых отсутствует хромосомный участок, кодирующий ген лизиндекарбоксилазу *cadA,* и ген *ompT*, кодирующий специальную протеазу, обладают *энтероинвазивностью* (поражают кишечник), поскольку кадаверин ингибирует активность энтеротоксина этих штаммов, а протеаза действует на белок VirG, необходимый для внутриклеточного распространения.

Кадаверин в большом количестве содержится в пиве, в котором, кстати, есть ещё и другие не очень полезные для мужского организма вещества, например, *фитоэстрогены* (аналоги женских половых гормонов).

*Вспомните мифологических Кадавров.

**Бактериальное декарбоксилирование аргинина приводит к образованию *агматина*, тирозина к *тирамину*, орнитина к *путрессцину* и гистидина к *гистамину*. Интересно отметить, что некоторые амины являются мощными вазопрессорными агентами.

КАЗЕИНОГЕН. От лат. caseus (casei) – *сыр* и genan – *порождать*. Растворимый в воде белок молока, в желудке под действием химозина и пепсина в присутствии ионов кальция (Ca^{2+}) превращающийся в нерастворимый казеин (процесс створаживания).

КАЗЕИНЫ. От лат. caseus (casei) – *сыр* и греч. prote(in) – *белок*. Основные белки молока и сыра, образующиеся при створаживании молока из казеиногена (творог – почти чистый казеин). В казеинах серин этерифицирован по гидроксилу остатками фосфорной кислоты. В начале 80-х гг. XX в. было обнаружено, что *бета-казеин женского молока* при переваривании в желудочно-кишечном тракте младенцев образует не только аминокислоты, но и короткие уникальные фрагменты – *физиологически активные пептиды* (5–7 аминокислотных остатков), которые всасываются в кровь и влияют на процесс нормального созревания нервной системы у ребёнка*.

*Весомый аргумент в пользу грудного вскармливания детей или добавления синтетических пептидов в смеси для детского питания.

КАЛЛОГЛЮКАН. От лат. callus – *мозоль* и греч. glykys – *сладкий*. Структурный полимер клеточной стенки красных водорослей. Входит в группу гемицеллюлоз.

КАЛЬЦИЙ-КАЛЬМОДУЛИН-ЗАВИСИМЫЕ КИНАЗЫ (CaM-киназы). Киназы, активируемые Ca^{2+}–кальмодулиновым комплексом и фосфорилирующие остатки серина и треонина в определённых белках. В клетках головного мозга млекопитающих около 2 % общей массы белка приходится на аутофосфорилирующуюся CaM-киназу II. Она главным образом сконцентрирована в синапсах и участвует, возможно, в опосредовании механизмов памяти, из-за чего получила название «молекулы памяти».

КАЛЬЦИТОНИН. От «кальций», лат. tonus – *напряжение* и prote(in) – *белок*. Пептидный гормон, продуцируемый С-клетками щитовидной железы и контролирующий обмен кальция. Подавляет резорбцию почками ионов кальция и фосфата и повышает отложение кальция в костном матриксе (процесс биоминерализации). Является антагонистом паратгормона (паратирина).

КАЛЬЦИТРИОЛ (1a,25-дигидроксихолекальциферол). Гормон – продукт превращения путём гидроксилирования в почках и печени витамина D. Вместе с двумя другими гормонами – *паратгормоном* (паратирином) и *кальцитонином* принимает участие в регуляции метаболизма кальция. Стимулирует всасывание кальция и фосфатов в желудочно-кишечном тракте и включение их в костную ткань (улучшает процесс минерализации* кости). Недостаток кальцитриола у детей приводит к рахиту, а у взрослых к нарушению обмена кальция и, в частности, к остеопорозу.Синонимы (уст.) – *холекальциферол*, *кальциферол*, *витамин* D.

*Точнее, *биоминерализации* – процесса формирования (отложения) кристаллов гидроксиапатита в межклеточном матриксе костной ткани, в котором принимают участие кислая и щелочная фосфатазы. Межклеточный матрикс образован коллагеновыми волокнами и протеогликанами.

КАЛЬЦИФЕРОЛ. От «кальций» и лат. fero – *нести*. Устаревшее название жирорастворимого витамина D. В печени и почках кальциферол гидроксилируется с образованием гормона *кальцитриола* (новое название). В коже человека и животных кальциферол образуется из *7-дегидрохолестерина* при облучении УФ-светом (менее 3,650 Å). За счёт светозависимой реакции раскрытия кольца B кальцитриол превращается в *секостероид**. В морской среде витамин D аккумулирует планктон, облучённый на поверхности, который затем по пищевым цепям передаётся рыбам (отсюда, рыбий жир – идеальный источник витамина D). При недостатке витамина D нарушается процесс минерализации костей (у детей развивается *рахит*, а у взрослых – *остеомаляция*).

*От лат. seco – *срезать*, *скашивать*, *распиливать*. Стероид с раскрытым кольцом.

КАМФОРА. От араб. kafur < санск. karpuras (kapura) – *белая*. Бициклический терпен* – твёрдый продукт окисления борнеола, издавна использующийся в кардиологической практике как средство, возбуждающее сердечную деятельность. Содержится в эфирных маслах многих растений, но особенно много камфоры в древесине и листьях камфорного лавра**. В настоящее время камфору получают синтетическим путём из скипидара (см. **Борнеол**).

*Содержит два изопреновых звена, таких как *ментол* и *цитронеллол*. Соединения, состоящие из трёх изопреновых звеньев, называются *сексвитерпенами*.

**Называют также «каепутовое дерево» (от малай. kayuputi – *белое дерево*).

КАНАВАНИН*. Диаминомонокарбоновая аминокислота, представляющая собой оксигуанидиновое производное аргинина (структурный аналог аргинина), присутствующее в семенах многих бобовых растений. Вызывает угнетение роста грибов, некоторых бактерий и высших растений, которое может быть «снято» аргинином (канаванин как бы подменяет действие аргинина и тем самым проявляет антивитаминные свойства). При прорастании семян содержание канаванина резко падает.

*Термин образован от *канавалии* – растения семейства бобовых, в семенах которой был впервые обнаружен *канаванин*.

КАННАБИДИОЛ. Каннабиноид конопли. В экспериментах на крысах показано, что каннабидиол обладает способностью подавлять развитие раковых опухолей (см. **аннабиноиды**).

КАННАБИНОИДЫ. Недавно было обнаружено, что головной мозг человека вырабатывает специальные соединения – эндогенные каннабиноиды (эндоканнабиноиды), родственные веществам, содержащимся в индийской конопле* (*Cannabis sativa*), откуда и возникло их название, а также в получаемых из конопли марихуане и гашише (от араб. «хашиш» (hasis) – *трава*). Биологическая роль эндогенных каннабиноидов заключается в том, что центральная нервная система производит их для своей защиты от чрезмерного возбуждения нейронов.

Считается, что каннабиноиды обладают огромным фармакологическим потенциалом, поскольку принимают участие в процессах регуляции чувства боли, формирования памяти, а также в процессах воспаления и нейродегенерации, например при болезни Паркинсона и т.д. Уже выпускаются препараты, снимающие тошноту, возникающую в результате лечения *цитостатиками* (веществами, подавляющими деление клеток; к сожалению, не только в растущих опухолях!), или после сеансов облучения у пациентов, страдающих онкологическими заболеваниями (см. **Дронабинол** и **Каннабидиол**). К таким вспомогательным при химио- и радиотерапии препаратам относится, например, синтетический каннабиноид *набилон* (*nabilon*). В то же время соединения, входящие в состав индийской конопли (например, *каннабидол*, *тетрагидроканнабидол*), снижают иммунитет. Любители «травки» чаще болеют простудными заболеваниями и страдают от опухолей, поскольку эти соединения снижают выработку клетками фактора некроза опухолей (TNF), что и увеличивает вероятность возникновения рака. Принимаемые наркоманами каннабиноиды тормозят продукцию и активность собственных (эндогенных) каннабиноидов, что негативно сказывается на многих функциях мозга. При лечении наркозависимости для предотвращения тяги к наркотикам блокируют каннабиноидные рецепторы.

*В 2011 г. был расшифрован геном конопли.

КАНТАКСАНТИНЫ. Вещества, по химической природе сходные с провитамином А, или каротином. Впервые выделены из грибов лисичек (обуславливают их желтый цвет). Широко использовались в таблетках для искусственного загара, пока не стало ясно, что эти вещества опасны для здоровья, поскольку откладываются не только в коже, обеспечивая ей желто-коричневый оттенок, но и во внутренних органах, а также в сетчатке глаз, что вызывает патологическое состояние, называющееся «синдромом золотой пыли».

КАНТАРИДИН. От греч. kantharos – *жук*. Токсическое производное тетрагидрофурана (амнион); содержится в половых железах и гемолимфе жуков-маек (семейство *Meloidae*). Отпугивает хищных насекомых и оказывает сильное раздражающее действие на слизистые оболочки млекопитающих. Эти жуки издавна используются для приготовления *афродизиака* под названием «шпанская мушка», который вызывает жжение половых органов (раздражение слизистых оболочек и кожи), а также нередко боли в животе, тошноту и рвоту (при неумелом использовании и в больших дозах может приводить к судорогам и даже смерти) (см. **Кантариды** в разделе «**Зоология**»).

«…неверные взгляды, если они подкрепляются какими-то данными, не приносят вреда, ибо каждый находит спасательное удовольствие в их опровержении, а когда их ошибочность доказана, то тем самым закрывается один из путей к ошибке и в то же время открывается дорога к истине».

Чарльз Дарвин

КАНЦЕРОГЕНЫ. От лат. cancer – *рак* и греч. genesis – *рождающий*. Вещества и физические факторы, вызывающие изменения в генетическом аппарате клетки и её последующую опухолевую трансформацию. Канцерогены могут иметь химическую, вирусную, гормональную природу или быть физическими факторами (ионизирующее и

ультрафиолетовое излучения). Канцерогены часто подавляют иммунную систему, которая в норме ослабевает только в старости, вот почему рак преимущественная прерогатива пожилого возраста. В то же время наследственные, генетические формы рака бывают у детей и молодых людей. Например, к канцерогенам, повинным в возникновении рака печени, относится *афлатоксин* (см. **Афлатоксин**), а мочевого пузыря и мочеиспускательного канала – ароматические амины, такие как β-нафтиламин (наиболее сильный канцероген), бензидин и *орто*-толидин. Окружающая среда сильно загрязнена бензо-3,4-пиреном, бензантраценом, флюорантреном и холантреном. Последние два углеводорода содержатся в саже и гудроне. К сильнейшим канцерогенам относятся гидразины (входят в состав ракетных топлив) и нитрозамины, которые обладают органотропным эффектом (сродством к определённому органу). Онкологи считают, что мы живём в «окружении канцерогенов», а возможности загрязнения канцерогенами пищевых продуктов беспредельны! (см. **Тест на канцерогенность**). *Хорошо известно, что абсолютное большинство случаев онкологических заболеваний связано с загрязнением окружающей среды. При этом человечество истово надеется на появление чудесного средства, избавляющего от рака, продолжая неослабно загаживать всё вокруг.*

КАПАКТИНЫ. От англ. cap – *колпачок*, *шапочка* и актин. Белки, покрывающие концы актиновых нитей. Синоним – *кэпирующие* белки.

КАПСАЦИН. От лат. capsicum – *перец* < capsa – *сумка*. Алкалоид едкого перца, повышающий порог болевой чувствительности и стимулирующий выброс эндорфинов. Считается также, что жгучий перец стимулирует центры удовольствия, действуя как *афродизиак*. На основе капсацина производят болеутоляющее средство – специальный пластырь, раздражающий кожу и усиливающий местное кровоснабжение. Издавна настойки и мази из жгучего перца применяли при ревматических болях (см. **Паприка** в разделе «**Ботаника**»).

КАРБОХОЛИН. От лат. carbo – *уголь* и «холин». Соединение, сходное по физиологическому действию с ацетилхолином.

КАРДИОЛИПИН. От греч. kardia – *сердце** и lipos – *жир*. Необычный фосфолипид (дифосфатидилглицерин), встречающийся только у прокариот и во внутренних мембранах митохондрий и пластид. Составляет около 20 % всех липидов и обеспечивает непроницаемость внутренних мембран для большинства небольших молекул, за исключением очень мелких, таких как O_2 и H_2O (см. **Кристы** в разделе **«Клеточная биология»**).

*Впервые был выделен из сердечной мышцы, откуда и получил название.

**Отсюда следует, что внутренняя мембрана пластов по своему составу сходна с бактериальной плазматической мембраной, что подтверждает представление о симбиотическом происхождении митохондрий и пластид.

КАРДОЛ. Ядовитое вещество орехоподобных плодов кешью – бразильского дерева кешью (акажу) семейства сумаховых рода *Anacardium*, откуда и произошло название. Кардол локализуется только в оболочках плода, под скорлупой, поэтому кешью продают только очищенными.

КАРКАСНЫЙ УЧАСТОК. От ит. carcassa – *остов*, *скелет*. Консервативные последовательности аминокислот внутри вариабельной области (VDJ) иммуноглобулинов, формирующие остов антигенсвязывающего центра; не вступают в контакт с молекулой антигена.

КАРНИТИН. От греч. coro, carnis – *мясо**. γ-N-триметиламино-β-оксимасляная кислота. Присутствует в значительных количествах в мышцах, а также в других тканях. Карнитин переносит ацильные остатки жирных кислот из цитоплазмы в митохондрии с образованием ацилов кофермента А (ацетил-КоА), которые затем подвергаются окислению. Поэтому карнитин стимулирует окисление жирных кислот (см. **Карнитиновый челнок**). Недостаток карнитина встречается у недоношенных новорождённых детей и обусловлен либо нарушением биосинтеза, либо повышенной «утечкой» в почках. У взрослых потери карнитина могут происходить при гемодиализе, а также на фоне органической ацидурии. На основе карнитина синтезирован *аплегин*, который заставляет работать жирно-кислотный обмен в обход обычного глюкозо-кислородного пути при гипоксии мозга. Действует также и на сердечную мышцу. Карнитин в больших количествах содержат сперматозоиды, а в яйцеклетке его нет.

*У древних римлян существовало божество, укреплявшее мышцы, по имени Carna.

КАРНИТИНОВЫЙ ЧЕЛНОК (переносчик). От греч. coro (karnis) – *мясо*. Специальная транспортная система митохондрий, доставляющая в митохондриальный матрикс активированные (в форме ацетил-КоА) жирные кислоты. Активированные жирные кислоты становятся транспортабельными после их взаимодействия с *карнитином*, т.е. превратившись в *ацилкарнитин*.

КАРНОЗИН. От греч. coro (karnis) – *мясо*. Дипептид β-Ala-His, содержащийся в мышцах. Ускоряет образование макроэргических соединений, таких как АТФ и креатинфосфат.

КАРОТИНОИДЫ. От лат. carota – *морковь* (*Daucus carota*) и греч. eidos – *сходство*. Растительные светособирающие пигменты, содержащиеся в жёлто-красных плодах, овощах (моркови) и в других органах (прежде всего, в листьях) растений. Фотосинтетические вспомогательные каротиноиды входят также в состав водных фотосинтезирующих (фототрофных) организмов. Каротиноиды представляют собой полиеновые соединения с системой сопряжённых двойных связей, основу ко-

торых составляют длинные полиизопреноидные цепи, и принадлежат к классу терпенов (тетратерпенов). Каротиноиды служат вспомогательными фотосинтетическими пигментами, поглощающими кванты света в коротковолновой части спектра. У некоторых микроорганизмов принимают участие в реакциях *фототаксиса* (см. **Фототаксис** в разделе «**Общая биология и экология**»), а также в защите клеток от *синглетного* кислорода (предотвращают вредные для клеток реакции фотоокисления) (см. **Антиоксиданты** и **АФК**). Каротиноиды, содержащие кислород, называются *ксантофиллами*. К каротиноидам относятся α- и ß-каротины* моркови, *ликопин***, *криптоксантин* и *лютеин* (содержатся в плодах и листьях томатов и перца, а также в некоторых зелёных водорослях, например *Chlorella vulgaris*), *зеаксантин****, *флавоксантин* (в зёрнах и листьях кукурузы), *виолаксантин* (в цветках фиалки), *тараксантин* (в жёлтых цветках одуванчиков *Taraxacum*), *неоксантин* (в листьях люцерны), *фукоксантин* (пигмент бурых водорослей), а также *оксинон*, *аппоксантин* и *лороксантин* (пигменты одноклеточных водорослей). Благодаря хорошей растворимости в жирах каротиноиды называют также *липохромами*.

*Локализуются в *пластоглобулах* или образуют кристаллы (см. **Пластиды** в разделе «**Клеточная биология**»). Каротины являются предшественниками витамина А.

**Сильнейший природный антиоксидант и антиканцероген.

***Характерен также для цианобактерий.

КАРРАГЕНАНЫ*. Водорастворимые полисахариды (полимеры галактозы), получаемые из красных водорослей. Обладают желирующими свойствами (см. **Агароза**)

*От «карраген» – «ирландский мох» – промышленное название двух видов красных водорослей, из которых получают желеобразную массу, использующуюся для аппретирования (окончательной отделки) тканей.

КАСПАЗЫ. От англ. caspases, где первая буква от cysteine – *цистеин*, далее корень asp от «аспартат» и суффикс «аза», указывающий, что это фермент. Протеолитические клеточные ферменты семейства эволюционно консервативных цистеиновых протеаз (14 членов). Иначе, это *аспазазы*, узнающие специфические тетрапептидные участки в белках (*каспазные сайты*) и расщепляющие пептидную связь по карбоксильному концу остатка аспарагиновой кислоты (обеспечивают ограниченное расщепление белков*). Одна из главных функций каспаз – обеспечение разрушения клетки при апоптозе. В этом процессе принимают участие инициирующие каспазы-2,-8,-9,-10,-12 и эффекторные каспазы-3,-6,-7, субстратами которых являются более 60 различных белков (см. также **Субстраты апоптоза**). Каспазы С и D принимают участие в регуляции митоза, расщепляют митотические циклины А и В.

*Поэтому каспазы входят в группу *фрагментинов* (гранзимов).

КАСТОРАМИН. От греч. kastor – *бобр* и «амин». Алкалоид корневищ *кубышки жёлтой* (*Nuphar lutea*, кувшинки). Накапливается в теле бобров, ондатр, выхухоли и др. животных, питающихся корневищами этих растений.

КАТАБОЛИТЫ. От греч. katabole – *сбрасывание вниз*. Соединения, образующиеся при распаде сложных органических соединений (как правило, питательных веществ). Синоним – *диссимиляты*.

КАТАЛИЗ*. От греч. katalysis – *разрушение*. Ускорение химической реакции веществами, которые не входят в состав конечных продуктов реакции.

*Термин предложил в 1836 г. шведский химик и минералог Йёнс Якоб Берцелиус (1779–1848). Позднее М. Траубе сделал предположение, что каталитическая способность органических тканей обусловлена белками, а к концу XIX в. белковые тканевые катализаторы стали привычно называть *ферментами* (см. также **Ферменты**).

КАТЕЛИЦИДИН. От лат. catella – *цепочка* и caedo – *убиваю*. Природный пептидный антибиотик широкого спектра действия, вырабатывается иммунными клетками при контакте с возбудителями (активен против многих бактерий, вирусов и грибов). Экспрессия гена *кателицидина* регулируется витамином D.

КАТЕНАНЫ. От лат. catena – *цепь*, *оковы*. Химические соединения (структуры) типа «кольцо, сцепленное с кольцом». В трансформированных клетках повышено содержание катенановых молекул ДНК.

КАТЕПСИН. От греч. (kat)abole – *сбрасывание вниз* и «пепсин». Протеолитический фермент с оптимумом действия при pH 4,7, содержащийся в небольшом количестве в желудочном соке.

КАТЕХИНЫ. От малайск. catechu – название экстракта* цейлонской акации (акации *катеху*), применяемого для дубления кож. Вещества из группы *полифенолов* (таннинов) – одни из самых мощных природных антиоксидантов**. Наряду с лигнином и таннинами инкрустируют клеточные оболочки древесных растений (см. **Пирокатехины**). Используются в клинической практике как капилляроукрепляющее средство (Р-витаминное действие)***, превосходящее по эффективности *рутин* (см. **Рутин**). Синоним – *катехолы*.

*Содержит действующее начало – катехин, близкий к антоцианидинам.

**Эпигаллокатехин (*epigallocatechin gallate*, *EGCG*) – главный катехин зелёного чая, способствует рецессии (от лат. recessus – *отступление*) различных форм рака через усиление экспрессии ингибитора циклин-зависимых киназ p27. Например, эпигаллокатехин-3-галлат в форме препарата *индигала* применяется как средство коррекции гиперпластических и неопластических процессов в

ткани предстательной железы (проапоптотическое и антипролиферативное средство).

***Снижение проницаемости капилляров и увеличение их прочности (упругости).

КАТЕХОЛАМИНЫ*. Пирокатехины с алкиламином в боковой цепи. Общее название гормонов и медиаторов дофамина (дофа), норметанефрин (3-метоксинорадреналин), норадреналина и адреналина, предшественником которых является аминокислота тирозин. Все катехоламины вызывают возбуждение адренорецепторов (см. **Пирокатехины**). Синоним – *катехоламиновые нейротрансмиттеры*.

Агонист дофамина – бромкриптин, представляющий собой производное алкалоидов спорыньи (блокирует секрецию молока). Фенотиазины, напротив, ингибируют синтез или действие дофамина. Их побочный эффект – *гинекомастия*.

*Содержат о-диоксибензол – *катехин* или *катехол* как составную часть своих молекул + амин, откуда и произошло название.

КВЕРЦЕТИНЫ. От англ. queer – *странный*, *сомнительный*. Флавоноиды (биофлавоноиды) высших растений*, обладающие широким спектром физиологической активности, в частности, выраженной антиоксидантной активностью. Как и рутин (флавоноид), укрепляют эндотелий сосудов и регулируют тонус сосудистой стенки, показаны при атеросклерозе и ишемической болезни сердца. В настоящее время дигидрокверцетины получают из коры лиственницы. Кверцетины также содержатся в красном вине. 3-рамноглюкозид кверцетина – витамин *рутин* (см. **Резвератрол** и **Рутин**).

Исследователями из Университета Джона Хопкинса (США) в клинических испытаниях показано, что *кверцетин* при совместном применении с *куркумином* (полифенольное соединение из корневищ пряного растения *Curcuma longa*) подавляют образование полипов толстой и прямой кишки.

Интересно отметить, что *кверцетин* и его производные *кверцитрин* и *рутин* стимулируют действие *гетероауксина* – индолилуксусной кислоты (ИУК).

*Ни грибы, ни лишайники не способны синтезировать флавоноиды.

КВЕРЦИТРИН. От англ. queer – *странный*, *сомнительный* и лат. citrus – *лимонное дерево*. 3-рамнозид *кверцетина* из группы флавонолов – широко распространённых в растениях *жёлтых красящих* пигментов. Содержится в листьях чая, ягодах винограда (особенно много в косточках), листьях табака, хмеля и яблони, а также в коре многих видов дуба (см. **Кверцетин** и **Рутин**).

КВИНАКРИН (Quinacrine). От англ. quinine – *хинин* и греч. krino – *отделяю*. Производное акридина (β-хинина*) – одного из алкалоидов хинного дерева. Флуоресцентный интеркалирующий краситель (флуорохром) – акрихин-иприт, использующийся в цитологической практике для выявления Y-хромосомы. В клинической медицине используется как противомалярийное и противогельминтное средство. Синоним – *акрихин* (*акрихин-иприт*) (см. **Акрихин-иприт**).

*Стереоизомер хинина – противомалярийное и антиаритмическое средство.

КЕТОН. Кетоновое соединение, выделяющееся в результате гибели клеток при умирании организма. Образно его называют запахом смерти.

КЕЙЛОНЫ*. Англ. транскрипция слова *халоны* (от греч. χαλαω – *ослаблять*, *замедлять*). Водорастворимые вещества белковой природы, найденные во всех типах тканей, обладающие тканевой (но не видовой) специфичностью** и участвующие в процессах регуляции пролиферации клеток путём её подавления (кейлоны выступают в роли ингибиторов пролиферации, действующих нетоксично, преходяще и обратимо в G_1- и G_2-периодах цикла). Показано, что в трансформированных клетках содержание *кейлонов* резко снижено (см. **Халоны**).

*Выделены впервые из эпидермиса мыши английскими исследователями Буллоу и Лоуренсом (Bullough W.S., Laurence E.B.) в 1968 г.

**Вещества, действующие на близком расстоянии в пределах одной ткани.

КЕРАТИНЫ. От греч. keras – *рог* и protein – *белок*. Нерастворимые фибриллярные белки с мол. массой от 40 до 70 kDa (кислые или нейтральные), встречающиеся в эпителиальных клетках (кератиноцитах) и роговых образованиях (волосы, ногти, шерсть, когти, перья, рога, копыта и панцири) у человека и животных. Обеспечивают эластичность и механическую прочность кожи. В эпителии встречается до 20 форм кератинов, и 10 форм найдено в волосах и ногтях. В коже человека присутствуют особые разновидности кератинов, не найденные у шимпанзе и других приматов (см. **Инволюкрин**). Личинки платяной моли, кожеедов и пухоедов способны восстанавливать дисульфидные связи между цепями кератинов и протеолитически расщеплять их.

КЕРАТОГИАЛИН. От греч. keras – *рог* и hyalos – *стекло*. Белковый компонент омертвевших (ороговевших) клеток эпидермиса у млекопитающих, опадающих (слущивающихся) в виде чешуек или более крупных лоскутов.

КЕТАМИН*. Широко известный анальгетик, анестетик и релаксант, предотвращающий связывание глютамата с *NMDA*-рецептором и токсичный для нервных клеток. Кроме того, в экспериментах на крысах показано, что кетамин стимулирует выработку белков, участвующих в образовании новых синапсов в нейронах префронтальной области коры головного мозга, активируя фермент *mTOR*, и тем самым снимает симптомы депрессии у крыс.

*Под название *Special K* известен также как наркотик (влияет на сознание и вызывает галлюцинации).

КЕФАЛИНЫ. От греч. kephalon*, cephalon – *голова*. Сложные эфиры глицерина (глицеролипи-

ды), содержащие инозит или серин и носящие названия *фосфатидилинозит* и *фосфатидилсерин*. Входят в состав клеточных мембран. Содержатся в большом количестве в головном и спинном мозге.

*Интересно, что от kephalon происходит название рыбы *кефаль*, а также имя любимого коня Александра Македонского – Буцефала, которое переводится как «Бычья голова».

КИНАЗЫ. От греч. kinema – *движение* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Ферменты, отвечающие за образование в белковых молекулах фосфатных эфиров. Различают два основных типа киназ – *тирозинкиназы* (Tyr), фосфорилирующие белки по тирозиновым остаткам, и *серин-треонинкиназы* (Ser-Thr), активные по остаткам серина и треонина. В клетке содержится более тысячи различных киназ. Большинство внеклеточных сигналов передаётся в ядро через каскады киназ (см. **MAP-киназы**).

КИНАЗА P13. Протеинкиназа, являющаяся регулятором вторичных мессенджеров, участвующих в процессах ангиогенеза, а также пролиферации и выживания клеток.

КИНИНЫ. От греч. kinema – *движение*. Пептиды, обладающие биологической активностью (расширяют просвет сосудов и увеличивают скорость кровотока, повышают проницаемость капилляров и вызывают чувство боли). Представляют собой своеобразные местные гормоны (или точнее, гормоноиды) – в общем кровотоке их сразу разрушают специальные ферменты. Кинины существуют в виде предшественников (кининогенов), не проявляющих своего действия, и освобождаются только при участии особых ферментов – калликреинов. Кинины плазмы крови – *брадикинин* и *каллидин*.

КИНУРЕНИН. От греч. kinema – *движение* и uron – *моча*. Метаболический продукт синтеза из триптофана никотиновой кислоты (триптофан → *кинуренин* → оксикинуренин → оксиантраниловая кислота → никотиновая кислота (витамин PP, или ниацитин)).

КИРРОМИЦИН. Антибиотик, подавляющий биосинтез белка в бактериальных клетках путём связывания с фактором элонгации EF-Tu. Этот фактор акцептирует и переносит аминоацил-тРНК в сайт А бактериальной рибосомы.

КЛАРИФИКАНТ. От лат. clarus – *светлый*, *ясный* (англ. clear) и ficantis (facio) – *делать*. Вещество, способное осветлять мутную жидкость (осветлитель).

КЛАСТЕР. От англ. cluster – *гроздь*, *пучок*, *группа*, *скопление*. 1. Например, кластерами являются агрегаты из молекул воды, сохраняющие в жидкой воде структуру льда (по 57 молекул в каждом). 2. Кластеры рибосомных генов.

КЛАСТЕРОСОМЫ. От англ. cluster – *гроздь*, *группа* и греч. soma – *тело*. Кластеры *репликонов*, объединённые в репликационные единицы, связанные с белками ядерного матрикса и с ферментами репликации.

КЛАТРАТЫ. От лат. clathratus – *защищённый решёткой* < от греч. clatri – *решётка*. Соединения с включениями, в которых молекулы соединения-«хозяина» образуют каркас, в полостях которого располагаются молекулы соединения-«гостя». Одна из распространённых форм *клатратов* – гидраты. В современной фармакологии разрабатываются клатраты глицерризиновой кислоты*, содержащие различные фармаконы, которые позволяют минимум на порядок (а то и в 100 раз!) уменьшить терапевтическую дозу лекарств.

*Метаболит солодки (*Glycyrrhiza*), получаемый из корней (см. **Глицирризины**).

КОАГУЛЯЦИЯ. От лат. coagulatio – *слипание*. Явление слипания частиц коллоидной системы, приводящее к их осаждению (выпадению осадка).

КОАКТИВАТОРЫ. От лат. co – *вместе*, *совместно* и activatio – *возбуждение*. 1. Малые регуляторные молекулы, играющие роль активаторов репрессоров (репрессор связывается с ДНК только в присутствии такой малой молекулы, изменяющей его конформацию). 2. Транскрипционные факторы, не связывающие ДНК, но необходимые для взаимодействия ДНК-связывающих активаторов с транскрипционным комплексом.

КОАЦЕРВАТЫ. От лат. coacervatus – *накопленный* < cervate – *сгруппированный*, *скученный*. Молекулярные структуры (протеиноиды) – коллоидные капли в растворе воды, обособленные от раствора и способные избирательно накапливать различные соединения. Предполагают, что коацерваты существовали в первичном бульоне и были структурами, положившими начало зарождения жизни.

КОДЕИН. От лат. codeinum < греч. kodia – *маковая головка*. Наркотический препарат, получаемый из млечного сока мака. В прошлом широко применялся как болеутоляющее средство, а также как средство против кашля.

КОКАИН. От исп. cocaina < языка племени кечуа coca – название южноамериканского кустарника с кожистыми листьями. Наркотический алкалоид, содержащийся в листьях кокаинового куста *Erythroxilon coca* и других видов *Erythroxilon*. При местном применении оказывает болеутоляющее действие, а при употреблении внутрь – сосудосуживающее и сильно выраженное психотропное действие. Употребление кокаина приводит к наркомании, называемой *кокаинизмом*. Кокаин, употребляемый беременной женщиной, может вызвать сердечный приступ у плода. В организм будущей матери он может также проникать вместе с семенной жидкостью отца.

КОКАРБОКСИЛАЗА. Тиаминпирофосфат – кофактор фермента карбоксилазы.

КОЛИНЫ. От лат. colina (culina) – *кухня*, *еда*. Летучие соединения, выделяемые во внешнюю

среду высшими растениями и специфически действующие на другие растения (аллелопатический вид взаимодействия растений) (см. **Аллелопатия** в разделе **«Общая биология и экология»**).

КОЛИПАЗА. От лат. co – *вместе*, греч. lipos – *жир* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Кофактор липазы (триацилглицеринлипазы), содержащейся в секрете поджелудочной железы. Для эффективного действия липазы необходимы также соли желчных кислот (см. **Липаза**).

КОЛЛАГЕНЫ. От греч. kolla – *клей* и genan – *порождать*. Буквально: «порождающие клей». Наиболее распространённое семейство фибриллярных белков* – основных белковых компонентов соединительной ткани, секретируемых фибробластами и другими соединительнотканными клетками. Для коллагенов характерна стержневая структура, образованная тремя скрученными в правостороннюю суперспираль полипептидными цепями (называемыми α-цепи), имеют около 30 изоформ, в зависимости от которых формируются фибриллы или сети. Содержат последовательности –Gly-X-Y, где в положении X чаще всего находится пролин, а в положении Y – 4-гидроксипролин. Коллагены I, II и III типов образуют фибриллы внеклеточного матрикса (ВКМ) кожи, кости, сухожилий и хряща. Коллаген IV типа входит в состав базальной мембраны.

*Коллаген – самый распространённый белок в живых организмах.

При длительной варке нерастворимый в воде коллаген костей и хрящей превращается в растворимый желатин (денатурированный коллаген), образующий коллоидный раствор, застывающий при охлаждении в *студень* или *холодец* (в физической химии такое состояние называют *гель*). При нагревании *гель* переходит в жидкое состояние – *золь*.

КОЛЛОИДЫ. От греч. kolla – *клей* и eidos – *сходство*. Двухфазная система, в которой частицы одной фазы распределены в другой. В коллоидных растворах различают дисперсную фазу (совокупность раздробленных частиц) и дисперсионную среду (среду, в которой эти частицы находятся). Коллоиды образуются из веществ, которые не кристаллизуются и не проходят сквозь биологические мембраны, а также сквозь пергаментную бумагу.

КОЛЦЕМИД. Алкалоид, нарушающий структуру и организацию системы микротрубочек клетки. Колцемид получают из «безвременника осеннего» («осеннего колхидца») – многолетнего травянистого растения семейства лилейных. *Колцемид* может действовать как синергист эпидермального фактора роста (ЭФР, EGF) (см. также **Колхицин**).

КОЛХИЦИН*. Алкалоид, получаемый из «безвременника осеннего» (*Colchicum autumnale* – осенний колхидец),** откуда и произошло название. Колхицин относится к митотическим ядам, поскольку специфически связывается в эквимолярном соотношении с димерами тубулина и препятствует их полимеризации, тем самым разрушая микротрубочки веретена деления и микротрубочки цитоскелета. Возникающая деполимеризация микротрубочек вызывает сжатие клеток. В результате колхицин приводит к *статмокинезу* – подавлению процесса нормального ядерного деления. Таким же действием на клетку обладают и некоторые другие вторичные вещества (вторичные метаболиты) растений, такие как *колцемид*, *нокодазол* и *подофиллотоксин* (см. также **Колцемид** и **Винбластин**). Напротив, стабилизирующим действием на микротрубочки обладает *таксол* (см. **Таксол**).

*Колхицин впервые был обнаружен и изучен в 1931 г. английским биохимиком Людфордом.

**Колхицин получают также из шафрана (крокуса).

КОНВЕРТАЗА (конвертаза С3/С5). От лат. converto – *изменяю* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Сериновая протеиназа (например, конвертаза *С3*) – ранний компонент системы комплемента, создающая *амплифицирующий* ферментативный каскад реакций за счёт протеолиза компонента *С3* системы *комплемента* на два фрагмента, обладающих различными функциями. Меньший фрагмент *С3а* принимает участие в развитии воспалительного процесса и индуцирует миграцию (хемотаксис) лейкоцитов в очаг инфекции. Больший фрагмент *С3b* за счёт реакционноспособной *тиолсложноэфирной группы* ковалентно связывается с поверхностью бактериальной клетки (процесс *опсонизации* патогена) и приводит к формированию *мембраноатакующего комплекса* (см. **Мембраноатакующий комплекс** в разделе **«Микробиология и вирусология»**).

КОНЕЙРОМЕДИАТОРЫ. От лат. co – *вместе*, *с*, греч. neuron – *нерв* и лат. mediator – *посредник*. Медиаторы, освобождающиеся и действующие совместно*. Примеры партнёрства: норадреналин и АТФ, ацетилхолин и АТФ, ацетилхолин и глутамат, ГАМК и глицин, дофамин и серотонин.

*Долгое время считалось, что любой нейрон запасает и высвобождает только один тип нейромедиатора, пока английский биохимик Джеффри Бернсток (G. Burnstock, 1976) не обнаружил явление *комедиации* с участием АТФ (см. также **Экто-АТФазы**).

КОНИИН, КОНИЦЕИН. От названия болиголова (*Conium maculatum*) – очень ядовитого растения из семейства зонтичных (*Umbrelliferae*, *Apiaceae*). Алкалоиды, вызывающие паралич ЦНС.

КОННЕКТИН. От англ. connection – *связь* и prote(in) – *белок*. Второе название мышечного белка *титина* (см. **Титин (Тайтин)**).

КОНСТАНТНЫЙ УЧАСТОК. От лат. constans – *постоянный*. Наименее вариативная часть белка, одинаковая для всех молекул данного типа. Такие участки характерны для иммуноглобулинов и Т-клеточных рецепторов. Синоним – *С-участок*.

КОНФОРМАЦИЯ. От лат. conformatio – *форма*, *пространственное строение*. Геометрическая форма молекул органических соединений. Может изменяться в результате вращения атомов вокруг простых связей при сохранении порядка ковалентных связей в молекуле.

КОСТИМУЛЯТОР. От лат. co < cum – *с*, *вместе с кем-либо*, *совместно*. Белок, локализованный на клеточной поверхности антигенпрезентирующих клеток и играющий роль дополнительного сигнала для антигенреактивных клеток. Например, для В-клеток им является лиганд CD40L.

КОРДИЦЕПИН. От названия паразитического гриба *кордицепса* спорыньи (*Cordyceps*). Ингибитор полиаденилирования* мРНК – *3′-дезокси-аденозин*.

*Обычно в конце транскрипции к 3′-концу присоединяется полиадениловая последовательность, которая может включать до 200 звеньев АМФ, наподобие мотива (…AATAAA…) (см. также **Кэп-структура** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**).

КОРЕПРЕССОРЫ. От лат. co – *вместе*, *с* и repressor – *сдерживающий*. Метаболиты, присоединение которых к репрессору приводит к специфическому ингибированию тех ферментов (или их синтеза), которые участвуют в процессах синтеза этих метаболитов.

КОРТИЗОЛ. От лат. cortex – *кора*. Кортикостероидный гормон коры надпочечников, синтезирующийся из холестерина через образование 17α-*гидроксипрогестерона* при участии фермента 17α-*гидроксилазы* – продукта гена CYP_{17}. Этот ген, как и ген кортизола, локализован в хромосоме 10 и необходим также для синтеза *тестостерона* и *эстрадиола*. В свою очередь, образование кортизола стимулирует АКТГ, синтез которого находится под контролем гипоталамуса. Кортизол необходим практически всем клеткам и тканям организма, от головного мозга до иммунной системы, но главное, что он отвечает за развитие адаптивных реакций стресса. Образно кортизол можно назвать «включателем переключающих генов», в результате чего изменяется экспрессия сотен генов в чувствительной к кортизолу клетке. Его уровень в крови всегда повышается при любом *долговременно* действующем стрессе*. При этом он подавляет иммунную систему** через механизм включения в Т-лимфоцитах (Т-хелперах) экспрессии гена TCF, локализованного также в хромосоме 10, продукт которого тормозит образование ключевого в реакциях иммунного ответа лимфокина – *интерлейкина-2* (IL2). Кроме того, кортизол считается своеобразным «стоп-сигналом» или «тормозом», удерживающим от агрессивного поведения. Установлено, что у детей с выраженной агрессивностью в крови мало кортизола.

*Краткосрочный, немедленно действующий стресс резко повышает содержание в крови других гормонов стресса – *катехоламинов* – адреналина и норадреналина, обеспечивающих незамедлительные физические реакции (оборону или бегство у животных).

**Наиболее непонятную с биологической точки зрения «побочную» реакцию кортизола.

КОРТИЗОН*. От лат. cortex – *кора*. Стероидный гормон, подобный по механизму физиологического действия кортизолу.

*Швейцарский химик-органик Тадеуш Рейхштейн выделил кортизон и установил его строение, а также разработал методику синтеза гормона из семян *Strophantus* (см. **Строфантин**). За эту работу он был удостоен в 1950 г. Нобелевской премии по физиологии и медицине (совместно с американцами – химиком Эдуардом Кендаллом и врачом Филипом Хенчем). Позднее выяснили, что лучшим источником кортизона могут быть мексиканские лианы *диоскореи*.

КОРТИКОСТЕРОИДЫ. От лат. cortex – *кора*, steros – *твёрдый* и eidos – *сходство*. Стероидные гормоны, синтезирующиеся в коре надпочечников, например кортизол. Принимают участие в развитии многих важных физиологических процессов, особенно связанных с адаптацией организма к стрессу. Обладают противовоспалительным и иммуносупрессорным действием, в результате чего используются в клинической практике*. Могут индуцировать апоптоз лимфоцитов, особенно созревающих тимоцитов.

*Кортикостероиды подавляют действие цитокинов – медиаторов процесса воспаления.

КОР-ФЕРМЕНТ. От англ. core – *сердцевина*, *ядро* < лат. corona – *венец*. Комплекс субъединиц РНК-полимеразы, необходимый только для процесса элонгации синтезируемой РНК. Синоним – *минимальный фермент*.

КОСТНЫЕ МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЕ БЕЛКИ. От англ. Bone morphogenetic proteins (BMPs). Белки, обеспечивающие эмбриональный морфогенез и принадлежащие к суперсемейству трансформирующих факторов роста. Экспрессируются в областях организаторов зародыша и обладают многочисленными функциями. Контролируют репродукцию, миграцию и апоптоз клеток, образование осевой структуры зародыша, дифференцировку клеток мезодермы, формирование нервной системы и морфогенез кишечника. Во взрослом организме являются молекулярными регуляторами *остеогенеза* (откуда и получили своё название).

КОТИНИН. От греч. cotinus – *физетовое* («жёлтое») *дерево* (*Rhus cotinus*), из которого получают ярко-оранжевое красящее вещество. Основной продукт метаболизма никотина, имеющий выраженную жёлтую окраску и присутствующий в крови и моче курящего человека (появляется также при пассивном курении).

КОФАКТОРЫ. От лат. co – *вместе* и «факторы». В общем смысле – помощники ферментов.

Кофакторами ферментов могут быть ионы, например ионы цинка и витамины (см. **Коферменты**).

КОФЕИН. От нем. Koffein < фр. cafeine. Биологически активное соединение-алкалоид *триметилксантин*; содержится в больших количествах в кофе. Мощный универсальный стимулятор активности центральной нервной системы. Запускает активность нейронов даже у улиток. Обнаружено, что кофеин может сдерживать развитие яйцеклетки, благодаря чему эту его способность уже используют в экспериментах по клонированию (см. **Стволовые эмбриональные клетки человека, полученные методом клонирования** в разделе **«Клеточная биология»**).

КОФЕРМЕНТ А*. Акцептор ацетильной группы – *ацетил кофермент* (CoA-SH). Участвует в реакциях расщепления углеводов при дыхании, связывая ацетильную группу (-CO–CH_3), образующуюся в результате окислительного декарбоксилирования пирувата. Синоним – *коэнзим* А.

*Выделил кофермент А, исследовал его химическую структуру и биологическую роль американский биохимик немецкого происхождения Фриц Альберт Липман (Нобелевская премия, 1953 г.) (см. также **Аденозинтрифосфат**).

КОФЕРМЕНТЫ. От лат. co – *вместе* и «ферменты». Небелковые органические соединения, например $НАД^+$, участвующие в ферментативных реакциях в качестве активных центров (акцепторов), в составе сложных белковых ферментов (голоферментов). *Кофермент*, связанный с *апоферментом* постоянно, называется *простетической группой*.

КРАХМАЛ*. Запасный растительный полисахарид глюкозы (резервный гомополимерный углевод), состоящий из двух компонентов – *амилозы* (15–20 %), имеющей неразветвлённую спиральную структуру, и *амилопектина* (80–85 %), образованного разветвлёнными цепями, включающими 25–30 остатков глюкозы. Моносахаридные остатки глюкозы в крахмале соединены α-глюкозидными связями. Такой гомополимер называют *глюкозаном*, или *глюканом*.

*В русском языке слово *крахмал* было заимствовано из польского языка, где оно звучит как «крухмал» («крохмал»). В свою очередь, в польский язык оно проникло из немецкого (krochmal < нем. Krafmehl – *сильная мука*) и на протяжении XVIII в. вытеснило исконно русское название этого продукта – «скорбило». В английском языке слово *крахмал* – faecula (второе значение этого слова – *осадок*) является однокоренным неблагозвучному для нашего уха слову *фекалии.*

КРЕАТИН. От лат. creatio – *сотворение* < creare – *творить*. Азотсодержащие вещество – β-*метилгуанидинуксусная* кислота – компонент скелетных мышц позвоночных. Входит в состав фосфокреатина – вещества, запасающего энергию в мышечных клетках и нейронах в результате ферментативного взаимодействия креатина с АТФ под действием креатинкиназы* (см. **Креатинкиназа**). Небольшие количества фосфокреатина содержатся также в почках, печени и гладких мышцах.

*Фосфокреатин – химический аккумулятор энергии в мышечных волокнах (креатин + АТФ ↔ креатинфосфат + АДФ).

КРЕАТИНИН. От лат. creatio – *сотворение*. Ангидрид креатина, возникающий в результате спонтанного распада фосфокреатина. Представляет собой конечный продукт обмена у млекопитающих, подлежащий удалению из организма через почки.

КРЕАТИНКИНАЗА. От лат. creatio – *сотворение* и «киназа» (см. **Киназы**). Фермент, катализирующий высокоэнергетическую реакцию, обеспечивающую энергией мышечное сокращение (см. **Креатин**).

КРЕАТИНУРИЯ. От «креатин», греч. uron – *моча* и ia – *условие*. Повышенное выделение креатинина с мочой, характерное для интенсивной мышечной активности, а также при увеличении мышечной массы (например, у спортсменов) (см. **Креатин**).

КРИОПРОТЕКТОРЫ. От греч. kryos – *холод* и лат. protectio – *прикрытие*. Вещества, способные предотвращать развитие повреждений биологических объектов при их замораживании и последующем оттаивании (отогреве). В эту группу входят вещества, принадлежащие к разным классам химических соединений, – многоатомные спирты (этиленгликоль, глицерин), амиды (диметилацетамид), оксиды (диметилсульфоксид или ДМСО), искусственные полимеры (полиэтиленгликоль, поливинилпирролидон). Криопротекторы входят в состав криозащитных сред.

КРИСТАЛЛИНЫ. От лат. crystallum < греч. krystallos – *горный хрусталь* и prote(in) – *белок*. Белки, обеспечивающие преломление света хрусталиками. С нарушением их структуры связано развитие *катаракты* (см. **Факинин** и **Филензин**, а также **Катаракта** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**).

КСАНТИН. От греч. xanthos – *жёлтый*. 1. Продукт окисления гуанина или гипоксантина, являющийся предшественником мочевой кислоты. Присутствует в моче и содержится во многих органах. 2. Жёлтый растительный пигмент.

КСАНТОЗИН. Рибонуклеотид, содержащий ксантин. Продукт дезаминирования гуанозина, в котором атом кислорода замещает группа -NH_2.

КСАНТОФИЛЛЫ. От греч. xanthos – *жёлтый* и phyllon – *лист*. Жёлтые растительные пигменты – каротиноиды, содержащие в своей молекуле кислород, такие как *аллоксантин*, *лороксантин* (пигмент зелёных водорослей, например, *Botryococcus braunii*), *изорениератин*.

КСЕНОБЛАПТОНЫ. От греч. xenos – *чужой* и blaptona – *повреждать*. Токсические вещества (телергоны), вырабатываемые паразитами и

служащие для химического воздействия на живую среду обитания (организм хозяина). Вызывают определённые изменения в метаболизме, строении и функциях организма хозяина, а также влияют на процессы его роста, развития и размножения и даже могут изменять поведение хозяина (см. **Телергоны**). Ксеноблаптоны подразделяются* на: 1) гистолизины; 2) антиферменты; 3) трофагогоны; 4) тилакогены.

*Подразделение предложил в 1958 г. советский биолог Я.Д. Киршенблат.

КСЕНОНУКЛЕИНОВЫЕ КИСЛОТЫ (КсНК). От греч. xenos – *чужой*. Новые искусственные молекулы, сходные по структуре с нуклеиновыми кислотами, созданные биологами-синтетиками и обладающие всеми свойствами, характерными для РНК и ДНК, а также новыми особенностями. В КсНК в качестве «перил» или остова молекулы служат не цепочки полимеризованных сахарофосфатных групп, а совершенно другие соединения, например треоза и циклогексан.

КУРАРЕ. Смесь ядовитых алкалоидов *кураринов*. Представляет собой сгущённые экстракты сока южноамериканской лианы рода «стрихнос» (сем. логаниевых), которую называют *чилибухой*. Главное вещество кураре – *тубокурарин*. Кураре делает постсинаптическую мембрану нечувствительной к ацетилхолину, занимая его место на рецепторах, и тем самым приводит к расслаблению мышц (их параличу) (см. **Аналептики** и **Стрихнин**).

КУРКУМИН. От названия индийской пряности *куркума* (приправы *карри*, получаемой из корневищ растения *Curcuma longa*). Биофлавоноид-антиоксидант с широким спектром физиологического действия – активатор «*липидных сенсоров*» макрофагов, в результате чего «агрессивные» макрофаги М1 превращаются в «миролюбивые» макрофаги М2, участвующие в процессах восстановления повреждённых тканей (см. **Факторы некроза опухолей (ФНО-α, TNF-α и ФНО-β, TNF-β)**).

ЛАКТАЗА. От лат. lac – *молоко* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Фермент пищеварительного тракта (тонкого кишечника), обеспечивающий переваривание молочного сахара лактозы. Продукция лактазы контролируется двумя аллелями одного гена. Доминантный ген *L* активен всю жизнь человека, а рецессивный ген *l* (ген лактазного дефицита) активен только максимум до 4 лет. Поэтому у людей с генотипами *LL* и *Ll* фермент вырабатывается всю жизнь, и они способны усваивать лактозу (и, соответственно, молоко), а у людей с генотипом *ll* – только в раннем детстве*. Отсутствие фермента приводит к непереносимости молока, ряду кишечных расстройств и связанных с ними заболеваний. Синоним – β-*галактозидаза*.

*У млекопитающих ген лактазы прекращает работу тогда, когда в нём отпадает необходимость (взрослые животные не питаются молоком). У человека мутация продлённой лактазной активности, приведшая к сохранности экспрессии гена лактазы, была, по-видимому, подхвачена отбором примерно 10 тыс. лет назад (в эпоху неолита) в первых скотоводческих популяциях Северной Европы и послужила селективным преимуществом для выживания в условиях зимнего голода детей, несущих активный ген.

ЛАКТАЛЬБУМИН. От лат. lac – *молоко*, album – *белый* и суффикса «ин». Белок молока. Обладает способностью взаимодействовать с гистонами хроматина, а также с жирными кислотами, образуя стабильные комплексы. α-Лактальбумин человеческого молока в кислой среде меняет свою конформацию и, связывая олеиновую кислоту, превращается в фактор, вызывающий апоптоз опухолевых клеток, поэтому грудное вскармливание может защищать от рака и мать, и дитя. Комплекс* получил название HAMLET – аббревиатура от Human Alpha-Lactalbumin Made Lethal to Tumor Cells – *человеческий альфа-лактальбумин, вызывающий гибель опухолевых клеток*.

*Методами электрофореза установлено, что такие комплексы обладают способностью «проделывать» дырки в плазматической мембране, способствуя своему проникновению в клетку.

ЛАКТАМАЗА. Бактериальный фермент, разрушающий лактамные антибиотики, такие как пенициллин или ампициллин.

ЛАКТАТ. От лат. lac – *молоко*. Молочная кислота. В 1922 г. английский физиолог Арчибальд Вивиен Хилл (A.V. Hill, 1886–1977) и немецкий биохимик Отто Мейергоф* (O. Meyerhof, 1884–1951) получили Нобелевскую премию, в частности, доказав, что в условиях отсутствия кислорода большинство клеток вырабатывают из глюкозы молочную кислоту.

*Вспомните цикл Эмбдена – Мейергофа.

ЛАКТОЗА. От лат. lac – *молоко*. Молочный сахар. Синонимы: *лактин*, *лактолин*.

ЛАКТОНЫ. От лат. lac – *молоко*. Ангидриды оксикислот.

ЛАКТОФЕРИН. От лат. lac – *молоко* и fero (ferre) – *носить*, *нести*. Белок человеческого молока – один из сильнейших природных антибиотиков, подавляющий развитие очень многих микроорганизмов и даже раковых клеток. Обеспечивает иммунитет детей-грудничков.

Получены трансгенные мыши и козы по имени «Лак1» и «Лак2», продуцирующие *лактоферин** человека, а в Китае получен табак, синтезирующий лактоферин.

*Цена одного грамма лактоферина на мировых рынках – 3 000 долл.

ЛАМИНАРИН. От названия *ламинарии* (laminaria*) – морской водоросли («морской капусты») из рода ламинариевых. Полисахарид, получаемый из водорослей.

*От лат. lamina – *пластинка*.

ЛАНОЛИН. От лат. lana – *шерсть* и oleum – *масло*. Жироподобное вещество, получаемое при промывке овечьей шерсти. Обладает способностью поглощать большое количество воды без снижения лубрикаторных свойств*. Входит в состав различных мазей.

*От лат. lubricare – *делать скользким*, *смазывать*.

ЛАРВИЦИДЫ. От лат. larva – *личинка* и caedere – *убивать*. Инсектициды, применяемые для уничтожения личинок и гусениц насекомых.

ЛЕВОМИЦЕТИН. От лат. levo – *облегчать* и греч. mykes – *гриб*, *грибок*. Антибиотик, образуемый культурой одного из актиномицетов, называемого *Actinomyces venezuelae*, и подавляющий биосинтез белка. Эффективен против многих грамотрицательных микроорганизмов, в частности, вызывающих брюшной и сыпной тиф. Отличительной особенностью левомицетина является наличие в молекуле двух атомов хлора и нитрогруппы NO_2, что отражено в синонимичных названиях – *хлоромицетин* и *хлорамфеникол*.

ЛЕВУЛЁЗА (левулоза). От «левый» и суффикса «оза», указывающего на то, что это сахар (см. **Декстроза**). Синоним фруктового сахара – фруктозы. Теоретически имеет преимущества перед глюкозой, поскольку включается в обменные процессы без участия гексокиназы, активируемой инсулином.

ЛЕЙКОТРИЕНЫ. От греч. leukos – *белый*. Гормоноподобные* продукты метаболизма арахидоновой (эйкозатетраеновой**) кислоты из группы эйкозаноидов, вырабатываемые нейтрофильными и эозинофильными лейкоцитами, а также тучными клетками и макрофагами. Относятся к основным медиаторам воспаления, а также к веществам, участвующим в аллергических и анафилактических (главным образом) реакциях. Стимулируют хемотаксис лейкоцитов и обусловливают спазм гладкой мускулатуры. Синтез лейкотриенов катализируется *липооксигеназами*. Обозначают LTB_4, LTC_4, LTD_4, LTE_4 (см. также **Эйкозаноиды**).

*Обладают очень коротким, но эффективным в низких концентрациях действием.

**Три- и тетраненасыщенные (содержащие три и четыре двойные, т.е. «полиеновые» связи).

ЛЕЙПРОРЕЛИН. Блокатор синтеза тестостерона и эстрогенов. Применяют для химической кастрации насильников и при лечении рака простаты. Синоним – *Lupron*.

ЛЕЙЦИНОВАЯ «ЗАСТЁЖКА». Пептидный мотив (последовательность аминокислот, содержащая чередующиеся остатки лейцина в каждой седьмой позиции) в белке, характерный для определенного класса факторов транскрипции и обеспечивающий процесс их димеризации. Синоним – *лейциновая «молния»*.

ЛЕПТИНОТАРЗИНЫ. От родового названия колорадского жука *Leptinotarsa*. Термолабильные белки с мол. массой 50–60 kDa (в зависимости от вида жука) из группы гемолизинов, обладающие антибактериальной активностью и отвечающие за токсичность гемолимфы колорадского жука по отношению к позвоночным животным*. Лептинотарзины синтезируются клетками *сферулоцитами*, которые секретируют их в гемолимфу.

*Установлено, что *лептинотарзины* способны изменять проницаемость кальциевых каналов в *синаптосомах* мозга крысы, что проявляется увеличением выброса ряда нейромедиаторов (см. **Синаптосомы** в разделе **«Клеточная биология»**).

ЛЕЦИТИНЫ. От греч. lekithos – *яичный желток* (англ. egg yolk). Глицеролипиды (фосфолипиды), содержащие холин (фосфатидилхолины, холинфосфоглицерины) – группа сложных липидов. При гидролизе распадаются на молекулы жирных кислот, глицерофосфат и холин. Входят в состав биологических (клеточных) мембран; особенно много лецитинов в миелиновых оболочках.

ЛИАЗЫ. От греч. (ly)sis – *растворение*, *распад* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Ферменты, удаляющие радикалы негидролитическим путём с образованием в молекулах двойных связей.

ЛИБЕРАТОРЫ. От лат. liber – *свободный*. Вещества различной природы, такие как аллергены (например, пыльцы растений), тканевые гормоны, а также лекарственные препараты, стимулирующие освобождение *гистамина* из крупных гранул тучных клеток и базофильных гранулоцитов.

ЛИБЕРИНЫ. От лат. liber – *свободный* и prote(in) – *белок*. Синоним релизинг-факторов (*рилизинг-гормонов*) (см. **Рилизинг-гормоны (рилизинг-факторы)** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**).

ЛИГАЗА (ДНК-лигаза). От лат. ligature – *связь*, *связка* (ligamen – *завязка*) и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Фермент, репарирующий (лигирующий) одноцепочечные разрывы ДНК, а также соединяющий фрагменты Оказаки (OF), после того как ДНК-полимераза I заместит РНК-праймеры последовательностью ДНК. Лигаза образует связь между смежными 3′-OH и 5′-P концами одноцепочечного разрыва в дуплексе ДНК (см. также **Полинуклеотидлигаза**).

ЛИГНИН. От лат. lignum – *дерево* (срубленное!), *древесина*. Макромолекулярное вещество – смешанный полимер с ароматическими и алифатическими компонентами (полимер конифирилового спирта, сохраняющий фенольные свойства мономера). Инкрустирует клеточную оболочку (матрикс) древесных растений, что и ведёт к их одревеснению и повышению прочности. Обладает ярко выраженными антиоксидантными свойствами.

ЛИДЕРНАЯ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЬ БЕЛКА. От англ. leader < lead – *вести*. Буквально: ведущая последовательность. Короткая N-концевая последовательность, обеспечивающая инициацию

прохождения синтезирующегося пептида через мембрану (через транслокон) ЭПР (см. **Транслокация белка** и **Транслокон** в разделе «**Клеточная биология**»).

ЛИЗОЦИМ*. От греч. lysis – *растворение*, *распад* и zyme – *закваска.* Фактор неспецифической иммунной защиты организма, представляющий собой антибактериальный гидролитический фермент, вызывающий *бактериолиз* путём разрушения клеточных оболочек некоторых бактерий (разрушает пептидогликановый слой основного вещества бактериальной стенки). Другими словами, лизоцим обладает *муколитическим* действием, в результате чего подавляет рост и размножение бактерий. По своей природе это основной белок, присутствующий во многих тканях и средах организма, а также в различных секретах и выделениях (молоко, слюна, слёзы, слизь носоглотки) у всех млекопитающих, а также в яйцах и в некоторых микроорганизмах и растениях. Особенно много лизоцима в гранулах полиморфноядерных лейкоцитов и макрофагов. В тонком кишечнике лизоцим секретируют *клетки Панета*. Синоним – *мурамидаза*.

*Лизоцим был открыт в 1922 г. английским микробиологом Александром Флемингом (1881–1955), открывшим также пенициллин. Получены трансгенные козы, выделяющие в молоко лизоцим. Такое молоко препятствует развитию у грудных детей кишечных инфекций. Из-за высокой активности лизоцима в слюне у собак в народе издавна говорят: «*У собаки сто лекарств на языке*».

ЛИКОПИНЫ (ликопены, lycopenes). От лат. названия томатов – *Lycopersicon*. Красные пигменты (каротиноиды), содержащиеся в зрелых томатах, а также в других овощах, ягодах и фруктах, – предшественники каротиноидных пигментов (α-, β- и γ-каротинов). При избыточном потреблении продуктов, содержащих ликопины, может возникнуть псевдожелтуха (ликопинемия). Ликопины – эффективные антиоксиданты и антиканцерогены, оказывают благотворное влияние на физиологию предстательной железы и предотвращают дистрофию жёлтого пятна сетчатки глаза.

ЛИМФОТОКСИНЫ. От лат. lympha и греч. toxikon – *яд.* Неспецифические цитотоксические вещества, выделяемые лимфоцитами и макрофагами в процессе взаимодействия с антигенами и повреждающие многие типы клеток. К ним относятся лимфокины, токсические фосфолипиды и лизосомные гидролазы, участвующие в реакциях клеточного иммунитета.

ЛИОФИЛИЗАЦИЯ. От греч. lyo – *растворяю* и phileo – *люблю.* Метод обезвоживания органических материалов (биологических объектов), заключающийся в заморозке и последующей сушке в вакууме. Синоним – *сублимационная сушка*.

ЛИОФИЛЬНЫЙ. От греч. lyo – *растворяю* и phileo – *люблю.* Термин, обозначающий диспергированную фазу, имеющую высокое сродство к диспергирующей среде (растворителю) (см. **Лиофобный**).

ЛИОФОБНЫЙ. От греч. lyo – *растворяю* и phobikos – *страх*, *боязнь*. Термин, обозначающий диспергированную фазу, имеющую малое сродство к дисперсионной среде (см. **Лиофильный**).

ЛИПАЗА. От греч. lipos – *жир* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Фермент, расщепляющий жиры (липиды) пищи. Например, желудочная липаза у грудных детей расщепляет до 25 % жиров молока. Ей «помогает» также липаза, содержащаяся в женском молоке и активирующаяся под действием липокиназы желудочного сока детей. У взрослых желудочная липаза не имеет большого значения, поскольку нуждается в предварительной эмульгации жира желчными кислотами.

ЛИПИДЫ. От греч. lipos – *жир.* Описательный термин, объединяющий жироподобные вещества (соединения), растворимые в неполярных растворителях, например в эфире. К липидам, в первую очередь, относятся сложные эфиры трёхатомного спирта глицерина и жирных кислот (жиры); последние синтезируются в цитоплазме и митохондриях, а у растений в хлоропластах. Липиды мембран синтезируются в гладком эндоплазматическом ретикулуме, откуда они поступают в аппарат Гольджи, и только затем – в плазмалемму. К липидам также относятся липоиды и стероиды.

ЛИПОАТ. Соль или эфир липоевой кислоты (см. **Липоевая кислота**).

ЛИПОКАИН. От греч. lipos – *жир*, (ka)llikreas – *поджелудочная железа* и prote(in) – *белок*. Гормоноподобный липокаический фактор (полипептид) поджелудочной железы (продуцируется эпителиальными клетками панкреатических канальцев). Активирует липотропные вещества, содержащиеся в продуктах питания (творог, овсяные хлопья) и способствует синтезу фосфолипидов. В печени липокаин соединяется с гепарином.

ЛИПОКИНАЗА. От греч. lipos – *жир*, kineo – *двигать* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Активатор липазы, содержащийся в желудочном соке грудных детей.

ЛИПОЕВАЯ КИСЛОТА (lipoic acid)*. Витаминоподобное соединение, участвующее в процессе декарбоксилирования пирувата. Восстанавливается в дигидролипоевую кислоту (последняя содержит две сульфгидрильные группы), которая может служить дитиоловым антидотом. Ежедневная потребность человека в липоевой кислоте 1–2 мг. Ценный лекарственный препарат, применяемый при заболеваниях печени и нарушениях углеводного и жирового обменов. Синонимы: *тиоктовая кислота* (альфа-липоевая кислота), *фактор* II, ЭСПА-липон (фармакологические препараты – *октолипен*, *берлитион*, их используют при диабетической полинейропатии).

*Впервые была выделена из печени животных в 1951 г. американским биохимиком Ридом.

ЛИПОИДЫ. От греч. lipos – *жир* и eidos – *сходство*. Жироподобные вещества (см. **Фосфолипиды** и **Сфинголипиды).**

ЛИПОКСИГЕНАЗА. Фермент, катализирующий окисление ненасыщенных жирных кислот и их эфиров. Синоним – *липооксидаза*.

ЛИПОПОЛИСАХАРИДЫ (LPS). От греч. lipos – *жир*, poly – *много* и «сахариды» Основной компонент наружной мембраны (клеточной стенки) грамотрицательных бактерий, молекулы которого образуют защитный покров бактериальных клеток, например энтеробактерий, и обладают наиболее мощной иммуногенной активностью. Липополисахариды *различных типов* состоят из трёх компонентов: липида А (токсичный компонент), олигосахаридного остова и О-специфического полисахарида. Токсичный компонент – *эндотоксин*, как в связанной форме, так и особенно после высвобождения из клеточной стенки вызывает повышение температуры и воспалительные реакции, а иногда провоцирует развитие *септического шока* (см. **Септический шок** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**). Некоторые типы липополисахаридов вносят вклад в устойчивость бактерий к компонентам сыворотки – белкам *комплемента* C3b и C5b (препятствуют образованию мембраноатакующего комплекса). Липополисахариды, содержащие сиаловые кислоты, подавляют образование *конвертазы* С3 (см. **Конвертаза**).

ЛИПОПРОТЕИДЫ. От греч. lipos – *жир*, protein – *белок* и eidos – *сходство*. Особые белки плазмы крови, переносчики липидов (триглицериды и холестерин), которые «загружаются» в печени и затем транспортируют их по всему организму. Полностью загруженный липидами белок имеет низкую плотность и называется VLDL (аббревиатура от англ. very-low-density-lipoprotein – *липопротеид очень низкой плотности*). По мере того, как белок отдаёт в тканях липиды, он превращается в LDL (low-density-lipoprotein – *липопротеин низкой плотности*). Такой липопротеид в клинической практике и в быту обычно называют «плохим холестерином». В конце концов, отдав весь связанный с ним холестерин, белок превращается в HDL (high-density-lipoprotein – *липопротеид высокой плотности* или, условно, «хороший холестерин»), который в печени снова загружается липидами. Оказалось, что развитие сердечнососудистой патологии и образование атеросклеротических бляшек на стенках артерий напрямую зависит от соотношения в крови «хорошего» и «плохого» холестерина. Чем больше доля «плохого» или, напротив, меньше доля «хорошего», тем выше вероятность развития атеросклероза. В крови соотношение разных форм липопротеидов зависит от нескольких факторов: 1. От количества рецепторов на клетках печени, связывающих липопротеиды. 2. От количества рецепторов на клетках, потребляющих холестерин. 3. От наличия в геноме тех или иных аллелей генов, кодирующих белки апо-бета (APOB) и апо-эпсилон (APOE), контролирующие взаимодействие белка VLDL и обмен холестерина с рецепторами клеток, потребляющих липиды. Эксперименты показывают, что у мышей с нокаутированным геном APOE очень быстро развивается атеросклероз даже на низкохолестериновой диете. Отсюда ясно, что мутации в генах, кодирующих липопротеиды и их рецепторы, влияют на концентрацию циркулирующих в крови холестерина и триглицеридов и при снижении активности способствуют развитию сосудистой патологии. Кроме того, сами аполипопротеидные белки (особенно апоЕ) в популяциях человека отличаются высоко выраженным полиморфизмом и их способность отщеплять триглицериды и холестерин от VLDL сильно варьирует у разных форм белка (апоЕ2, апоЕ3 и апоЕ4). Наименьшей активностью обладает апоЕ2, поэтому у гомозигот по апоЕ2 гену наблюдается высокая предрасположенность к атеросклерозу (см. также **Полиморфизм** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**).

ЛИПОСОМЫ. От греч. lipos – *жир* и soma – *тело*. Модельные многослойные мембранные структуры или однослойные пузырьки (vesicles) диаметром ~25 нм. Могут быть получены путём смешивания фосфолипидов в водном растворе с последующей обработкой ультразвуком. Полость липосом может быть загружена различными соединениями, которые при слиянии липосом с клеточной поверхностью могут быть доставлены в клетку.

ЛИПОТРОПИН (В-липотропин). От греч. lipos – *жир* и tropos – *поворот*. Пептид, содержащий 91 аминокислотный остаток, соответствующий С-концу проопиомеланокортина (ПОМК). Содержит последовательности γ-липотропина, метэнкефалина, β-эндорфина и β-меланоцит стимулирующего гормона (β-МСГ), которые являются продуктами его расщепления. Стимулирует *липолиз* и мобилизацию жирных кислот. Считается, что липотропин имеет большее значение как источник образования β-эндорфина (его предшественник).

ЛИПОФИЛЬНОСТЬ. От греч. lipos – *жир* и phileo – *люблю*. Способность веществ растворяться в жирах.

ЛИПОФУСЦИН. От греч. lipos – *жир* и лат. fuscus – *тёмный*, *чёрно-бурый* (fuscinus – *темнота*). Восковидная смесь липидов и белков в виде гранул коричневого цвета, накапливающаяся в результате неполного лизосомного переваривания в клетках головного мозга (а также в миокарде или почках) при старении организма или при некоторых неврологических заболеваниях (например, при болезни Альцгеймера). Инфильтрация нейронов или их аксонов липофусцином приводит к образованию сенильных бляшек (в результате ак-

сон раздувается) и служит знаком неспособности клеток выводить повреждённые или неправильно модифицированные белки (нарушения в системе *аутофагии* в нейронах). Хорошо окрашивается суданом и не растворяется в растворителях жиров. Накопление липофусцина можно ускорить у мышей в эксперименте, создавая нехватку кислорода и витамина Е, однако при этом ожидаемая продолжительность жизни не уменьшается (см. **Фусцин** и **Цероиды**). Синонимы: *пигмент изнашивания*, *пигмент старения*, *пигмент липоидный*, *пигмент жёлтый* (бурый).

ЛИПОХРОМЫ. От греч. lipos – *жир* и chroma – *цвет*. Пигменты животных и растительных клеток, представляющие собой комплексы жирной кислоты и углеводов. К ним относятся: витамин А, каротин, ксантофилл, лютеин и т.д. Синоним – *каротиноиды*.

ЛИХНЕВМОНЫ. От греч. lichneuma – *лакомство*. Особые телергоны, представляющие собой лакомые средства обмана, обеспечивающие оригинальный тип межвидовых отношений. Вырабатываются мирмекофилами* или термитофилами*, в результате чего у рабочих муравьёв или термитов, слизывающих лихневмоны, возникает определённое поведение, похожее на наркотическое или возбуждённое состояние, и они кормят прижевальцев и ухаживают за их потомством, инода даже убивая свою собственную королеву-самку.

*Постоянные обитатели муравейников или термитников. К ним относятся, например, самки видов муравьёв, у которых нет собственных рабочих особей или мирмекофильные жуки.

ЛЮТЕИН. От лат. luteus – *золотисто-жёлтый*, *шафрановый*. Жёлтый пигмент из группы флавонов, содержащийся в листовых овощах. Низкое потребление лютеина коррелирует с высоким риском развития катаракты и провоцирует дегенерацию сетчатки.

ЛЮЦИФЕРИНЫ. От лат. lucifer – *несущий свет*, *светоносный*. Органические соединения, входящие в состав природных биолюминисцентных систем.

В 1887 г. Рафаэль Дюбуа (Raphaël Dubois, 1818–1896) обнаружил, что при смешивании светящихся органов моллюска с холодной водой в течение нескольких минут наблюдается свечение, однако при контакте с горячей водой оно быстро исчезает. Дюбуа предположил, что помимо кислорода для этого явления необходим еще какой-то компонент, который содержится именно в холодной воде. Таким образом, после опытов Дюбуа стало понятно, что для биолюминесценции необходимы два компонента, один из которых при нагревании разрушается. Одно вещество он назвал «люциферином», а другое, которое разрушается при нагревании, – «люциферазой».

ЛЮЦИФЕРАЗА. От лат. lucifer – *несущий свет*, *светоносный* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Фермент, взаимодействующий с люциферином и приводящий к биолюминесценции.

МАЙЯРА РЕАКЦИЯ. Образование канцерогенов при нагревании некоторых видов пищи. Геном человека, по сравнению с другими видами животных, обладает особенностями, защищающими его от продуктов этой реакции.

МАКРОЛИДЫ. Антибиотики, синтезируемые некоторыми актиномицетами. В основе их строения лежит макроциклическое лактонное кольцо (макролид). К макролидам относится эритромицин, в молекуле которого лактонное кольцо связано с остатками двух сахаров – *дезозамина* и *кладинозы*.

МАКРОМОЛЕКУЛЫ. От греч. makros – *крупный* (*большой*), *длинный* и лат. molecula – *массочка*. Вещества, молекулы которых имеют массу от нескольких тысяч до миллионов дальтон (Da). По структуре обычно представляют собой полимеры (биополимеры), например, такие как нуклеиновые кислоты и белки.

МАКСИЗИМЫ. От англ. maxi – часть составных слов, обозначающая нечто, что большего размера < maxime – *больше всего* и греч. enzym – *закваска*, *фермент*. Модифицированные рибозимы, активность которых можно контролировать с помощью малых регуляторных молекул (см. также **Рибозимы**).

МАЛЕИНОВАЯ КИСЛОТА. От лат. malum – *яблоко*. Яблочная (двухосновная) кислота. Синоним – *малат*.

МАЛЬТАЗА. От англ. malt – *солод*, *солодовый напиток* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Фермент слюны, расщепляющий дисахарид мальтозу на две молекулы виноградного сахара (глюкозу). Осуществляет второй этап гидролитического расщепления крахмала пищи после амилазы (диастазы) слюны.

МАЛЬТОЗА. От англ. maltose, где malt – *солод* и суффикса «оза», указывающего на то, что это сахар. Солодовый сахар. Дисахарид, состоящий из двух молекул глюкозы – промежуточный продукт расщепления крахмала.

МАННИТ. От греч. manna < др. евр. mân – *дар**. Шестиатомный спирт. При окислении маннита образуется фруктоза. Синоним – *маннитол*.

*Слово «манна» известно с библейских времён как понятие «манна небесная», или «небесный дар» – пища, падавшая с неба для странствовавших по Синайской пустыне евреев (см. **Маннитол**).

МАННИТОЛ. Шестиатомный алифатический спирт, присутствующий во многих растениях, а также в водорослях* и грибах, овощах и плодах (например, в моркови и ананасах). Выделяется на поверхности коры у некоторых деревьев, например оливковых или ясеня, а также аравийского тамарикса**. Получают электролитическим восстановлением фруктозы. Обладает свойствами

сорбента. В клинике используется как осмотический диуретик. Синоним – *маннит*.

*Особенно много маннитола в бурых водорослях из семейства ламинариевых (морская капуста).

**Засохшие выделения *маннита* на коре аравийского тамарикса (*Tamarix mannifera*).

МАР-КИНАЗЫ. Аббревиатура от англ. mitogen-activated protein kinases – митоген-активированные киназы. Киназы, лежащие на последней ступени (downstream) внутриклеточной передачи митогенного сигнала, субстратами которых обычно являются факторы транскрипции. В ядро МАР-киназы проникают только в фосфорилированном виде. Семейство МАР-киназ насчитывает более десятка белков с мол. массой 37–45 кД и включает группу киназ ERK (extracellular signal-regulated kinases), связанных с митогенами (факторами роста), группу киназ JNK (c-Jun N-terminal kinase), субстратом которых служит протоонкоген c-jun и группу p38, которые активируются цитокинами и факторами, вызывающими клеточный стресс. Сами МАР-киназы активируются вышерасположенными (upstream) протеинкиназами МЕК или МКК (митоген-активируемыми киназами киназ), каждая из которых фосфорилирует только свою конкретную МАР-киназу.

МАР-КИНАЗ ФОСФАТАЗЫ. Семейство лабильных белков-фосфатаз (например, МКР-1), инактивирующих МАР-киназы (ERKs). Являются частью сложного механизма, препятствующего длительной активации ERKs.

МАРКЁРЫ ДНК. От фр. marque – *метка*, *отметка*. Фрагменты ДНК известного размера, используемые для калибровки фрагментов в электрофоретическом геле.

МАТЮРАЗЫ (матуразы). От англ. maturation – *созревание* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Белки, контролирующие процесс созревания транскрибированных РНК (РНК-редактирование). Помогают РНК принять конформацию, необходимую для автокаталитического сплайсинга. Матюразы кодируются интронами группы I или II.

МЕДИАТОРЫ. От лат. mediator (medius) – *посредник* (*медиум*). Биологически активные вещества, выделяемые терминальными окончаниями аксонов в синаптическую щель и осуществляющие химическую передачу нервного импульса между нейронами или нейроном и эффекторной клеткой. Примеры медиаторов – ацетилхолин, дофамин, симпатин (адреналин), норадреналин, 5-гидрокситриптамин (серотонин), глутамат, глицин и γ-аминомасляная кислота. Синоним – *трансмиттеры*.

МЕЛАНИН. От греч. melanos – *чёрный*. Высокомолекулярный тёмно-коричневый пигмент* нерегулярного типа**, широко распространённый в живой природе (обнаруживается у бактерий, грибов, насекомых, растений и млекопитающих). У животных и человека меланин синтезируется в специализированных клетках *меланоцитах*. Образование меланина связано с активностью ферментов *фенолоксидаз*. Ключевым ферментом является *тирозиназа*, окисляющая в результате ряда последовательных реакций аминокислоты *фенилаланин* и *тирозин* в индол-5,6-хинон с последующей полимеризацией последнего. У млекопитающих этот фермент находится под контролем одного гена в локусе С (*color*). Одна из мутаций этого гена приводит к отсутствию тирозиназы, а гомозиготные особи, не способные синтезировать меланин, являются *альбиносами* (см. **Альбинизм** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**). Синоним – *эумеланин*.

*На самом деле *меланоциты* способны продуцировать меланины разных оттенков, от жёлтых до чёрно-коричневых. Различают два основных типа меланина – *эумеланин* (коричневый или чёрный) и *феомеланин* (жёлтый). У рыжих и блондинов синтезируется феомеланин (от греч. (pheo) chrom – *жёлтый пигмент*).

Главная функция меланина – защита. Там, где высокий уровень инсоляции, там обитают тёмнокожие люди. Насекомые, кроме кутикулы экзоскелета, содержащей меланин, формируют белково-меланиновые капсулы вокруг паразитов-патогенов (см. также **Гемациты (гемоциты)** в разделе **«Клеточная биология»**). Бытует мнение, что меланин помогает грибам выживать даже в условиях атомных реакторов. Любые виды физической энергии при малых дохах (до 20 сантигрей) меланин переводит в тепло. При больших дозах выступает как радиопротектор, защищая клетки от мутаций. Кроме того, он блокирует передачу апоптотического сигнала от облучённой клетки к нормальным клеткам.

**Полимер, состоящий из разных мономеров.

МЕЛАНОПСИН. От греч. melanos – *чёрный* и opsis – *зрение* и prote(in) – *белок*. Светочувствительный белок сетчатки глаза млекопитающих (в том числе и человека), участвующий в регуляции циркадного ритма. Показано, что мыши, мутантные по гену *Opn4*, кодирующему меланопсин, а также мыши, рожденные от самок-матерей, содержавшихся на поздних сроках беременности в полной темноте, страдают от потери зрения из-за обильной пролиферации кровеносных сосудов в сетчатке (ретинопатии) (см. также **Ретинопатия** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**).

МЕЛЛИТИН. От лат. mellitus – *медовый*. Пчелиный яд, или, точнее, пептид, содержащийся в пчелином яде и повреждающий клеточные мембраны (мембрано-активный яд). Приводит к образованию *простагландинов* (см. **Апитоксин**, а также **Простагландины**).

МЕНАКРИН. Антимикробный лекарственный краситель, полученный непрямым синтезом

из метиленового синего. Во время Второй мировой войны нашёл широкое применение в качестве противомалярийного препарата* (заменен позднее *хлорохином*). Известен также под названиями *акрихин* и *атебрин*.

*Вызывает пожелтение кожи.

МЕСКАЛИН. Психомиметик (галлюциноген) – алкалоид, получаемый из мексиканского кактуса лофофора (*Lophophora*). Обладает способностью вызывать *синестезию.*

МЕТАБОЛИЗМ. От греч. metabole – *перемена*, *поворот*, *изменение*, *переход.* Совокупность химических реакций, протекающих в клетках и необходимых для поддержания процессов жизнедеятельности. *Метаболизм* складывается из двух противоположно направленных процессов: *анаболизма* и *катаболизма*. В более узком смысле – *промежуточный обмен*. С точки зрения активности метаболизма существует важный принцип: «*Выживает тот, кто не спешит*».

МЕТАБОЛИТЫ. От греч. metabole – *перемена*, *поворот*, *изменение*, *переход.* Различные биохимические продукты нормального обмена веществ (метаболизма). По-другому, промежуточные продукты обмена веществ, а также продукты, возникающие при синтезе и распаде макромолекул. Изменение их концентрации без изменения количества или активности ферментов регулирует биохимические процессы, например интенсивность дыхания.

МЕТАБОЛИЧЕСКАЯ ИНЖЕНЕРИЯ. Биотехнологический подход, позволяющий осуществлять модификацию определённых этапов метаболических путей в клетках различных организмов-продуцентов. Например, удалять ингибиторы реакций или обходить скорость-лимитирующие стадии синтеза, осуществлять суперэкспрессию генов (путём интеграции сильных промоторов) и тем самым повышать выход продукта. Используется также метод переноса полных метаболических путей в новые организмы*.

*Выдающийся пример – синтез витамина А в зернах риса путем переноса всех компонентов метаболического пути ретинола из других организмов.

МЕТАБОЛИЧЕСКИЙ ПУТЬ. Ряд последовательных биохимических процессов, в результате которых в живой клетке (организме) происходит превращение одних веществ в другие.

МЕТАЛЛОПРОТЕИНАЗЫ. Протеолитические ферменты, содержащие в каталитическом центре молекулы ионы металла. Например, некоторые аминопептидазы, эндопептидазы и дипептидазы содержат Zn^{2+}.

МЕТАЛЛОТИОНЕИН. Низкомолекулярный белок печени, с высоким содержанием остатков цистеина (содержащий *тиогруппы*) и индуцируемый главным образом ионами тяжёлых металлов. Имеет высокую *аффинность* (сродство) к кадмию, ртути, цинку, меди (их двухвалентным ионам). Принимает участие в обезвреживании печенью тяжёлых металлов.

МЕТАМЕРИЯ. От греч. meta – *вне*, *сверх* и meros – *часть*. 1. Сегментация или разделение тела животных на ряд члеников (например, метамерия у кольчатых червей). 2. Вид изомерии или принцип повторяемости в построении органических веществ. Большая часть высокополимерных биологических соединений построена в соответствии с этим принципом.

МЕТАПИРОН. Химическое соединение, тормозящее синтез гидрокортизона в коре надпочечников.

МЕТГЕМОГЛОБИН. От греч. meta – *сверх*. Гемоглобин, в котором атом железа окислен до трёхвалентного состояния (Fe^{3+}). В норме такое окисление происходит спонтанно, в то время как для связывания кислорода необходимо восстановление железа до двухвалентного состояния. В эритроцитах восстановление железа происходит с участием восстановленного *никотинамидадениндинуклеотида* (НАДН).

МЕТИЛАЗА. Фермент, добавляющий метильные группы ($-CH_3$) к молекулам-мишеням.

МЕТИЛАЗА *DE NOVO*. Фермент DNMT1, метилирующий в процессе эмбриогенеза неметилированные последовательности ДНК-мишени.

МЕТИЛАЗА ПОДДЕРЖИВАЮЩАЯ. Ферменты DNMT3A и DNMT3B, добавляющие метильные группы к уже метилированным наполовину сайтам-мишеням (см. **Метилтрансферазы**).

МЕТИЛКСАНТИНЫ. Родственные соединения, в группу которых входят такие биологически активные вещества, как кофеин (*триметилксантин* кофе) и теобромин чая. Смесь мелилксантинов входит также в состав горьких какао-бобов и, соответственно, шоколада и способна вызывать лёгкое чувство эйфории.

МЕТИЛИРОВАНИЕ ДНК. Химическая модификация ДНК, представляющая собой процесс энзиматического присоединения метильных групп к основаниям, находящимся в составе ДНК. Является эпигенетическим механизмом модификации генома. Метилирование ДНК обнаружено как у прокариот, так и у эукариот, исключая дрожжи. Модификации подвергаются только цитозиновые остатки (по пятому положению кольца), которые фланкируются остатком гуанина, лежащим со стороны 3′-конца, т.е. выделяется динуклеотид 5′CpG. В результате образуется 5-метил-цитозин, при этом метилируются обе комплементарные цепи ДНК. У млекопитающих метилирование вовлечено в сложные процессы регуляции экспрессии генов* за счёт механизмов ДНК-белкового взаимодействия в хроматине, поскольку препятствует считыванию информации с генов (см. **Метилцитозинсвязывающие белки**). В дифференцированных клетках большинство генов и их промоторов находятся в «отключённом» состоянии. Паттерны метилирования не передаются

через родительские гаметы, а «стираются» вскоре после зачатия. Восстановление исходной картины метилирования происходит *de novo* в процессе эмбриогенеза (см. **Метилаза *de novo***). Этот процесс многоразовый, осуществляется сменяющими друг друга в определённые моменты эмбриогенеза волнами метилирования-деметилирования, и в дальнейшем поддерживается неизменным в клетках взрослого организма (см. **«Поддерживающее» метилирование)**. Чем руководствуются ферменты, возвращающие метильные группы на прежние места, подлежащие импринтингу, загадка? Но ясно, что этот процесс не безошибочный и может приводить к сбоям в эпигенетическом механизме наследования (см. также **Эпигенетика** и **Импринтинг** в разделе **«Общая генетика, медецинская генетика и геномика»**). Существует гипотеза, согласно которой метилирование – это форма защиты генома от транспозонов и вирусов, а также других подвижных генетических элементов генома (эндогенных «паразитов»)**, нарушающих при транспозиции его структуру.

*Как правило, чем больше степень метилирования сегмента ДНК, тем меньше вероятность его транскрипции в РНК. Молчащие аллели импринтированных генов обычно содержат множество метилированных групп.

Примерно 45 % генома человека занимают вирусные неполные геномы, гены и их фрагменты, и большинство из них обильно метилированы (см. **Эгоистичная ДНК).

МЕТИЛЦИТОЗИНСВЯЗЫВАЮЩИЕ БЕЛКИ. Метилирование CpG-сайтов ДНК у млекопитающих приводит к формированию многосубъединичных репрессирующих белковых комплексов, которые индуцируют деацетилирование гистонов. В состав этих комплексов входят *метилцитозинсвязывающие белки*, из которых наиболее изучен MeCP2. Этот белок локализуется в ядре в комплексе с гистоновыми деацетилазами и связывается только с сайтами, содержащими метилированные динуклеотиды CpG. В результате связывания MeCP2 через корепрессор индуцирует деацетилирование гистоновых белков, приводящее к модификации структуры хроматина и подавлению транскрипции*. Таким образом, метилирование – это эпигенетический процесс подавления транскрипционной активности (см. **Метилирование ДНК**).

*Установлено, что неметилированные CpG-островки содержат хроматин с открытой конфигурацией, в котором гистоновые белки, образующие нуклеосому, находятся в ацетилированной форме (так называемый *транскрипционно компетентный хроматин*). Деацетилирование гистонов изменяет структуру хроматина и делает её недоступной для транскрипционных факторов.

МЕТИЛХОЛАНТРЕН. Один из сильнейших канцерогенов, в том числе и для человека.

МЕТИОНИН. Незаменимая аминокислота, донатор подвижных метильных групп. Необходима для обмена серосодержащих аминокислот, синтеза адреналина (эпинефрина), креатинина и главным образом синтеза *холина* (поэтому препятствует жировой дегенерации печени при циррозах, гепатозах и гепатитах), а также для синтеза др. биологически важных веществ. Участвует в реакциях переметилирования, дезаминирования, декарбоксилирования, обладает детоксицирующим действием. Используется для комбинированной терапии атеросклероза, сахарного диабета и дефицита белка.

МЕТОТРЕКСАТ. Ингибитор фермента *дигидрофолатредуктазы*. Антиметаболит, препятствующий синтезу тимидинмонофосфата и, следовательно, ДНК. Давно применяется в клинической практике как противоопухолевое средство. Синоним – *аметоптерин*.

МЕХАНОЗАВИСИМЫЙ ФАКТОР РОСТА. Физиологически активный белковый фактор, обладающий высокой специфичностью к мышечной ткани млекопитающих и стимулирующий процессы регенерации (репарации) в мышцах. На его основе могут быть созданы перспективные средства для лечения тяжёлых мышечных дистрофий, а также препараты для увеличения мышечной силы*.

*В экспериментах на мышах и крысах инъекции препарата временно увеличивают силу животных в 1,5–2 раза.

МИКРОФЛЮИДИКА. От греч. mikros (лат. micro) – *малый* и fluidus – *текучий*. Лабораторная техника прецизионного манипулирования микроскопическими каплями растворов, используемая для минилабораторного анализа различных токсинов, патогенов (вирусов) и их генов с помощью портативных кремниевых чипов.

МИОГЛОБИН. От греч. myos (mys) – *мышца* и «глобин». Мышечный гемоглобин, резервирующий кислород в мышцах как у позвоночных, так и у беспозвоночных животных. По структуре похож на гемоглобин, но состоит лишь из одной полипептидной цепи*. Поскольку в составе миоглобина находится гем, мышцы, содержащие его, окрашены в красный цвет («медленные» мышцы), в отличие от «быстрых» белых мышц.

*Третичную структуру миоглобина расшифровал в 1957 г. английский биохимик Джон Коудерн Кендрью (J.C. Kendrew), получивший Нобелевскую премию в 1962 г.

МИОЗИНЫ. От греч. mys (myos) – *мышца* и prote(in) – *белок*. Группа фибриллярных сократительных белков, представленных 18 семействами. Миозины входят в состав миофибрилл мышечных волокон, где образуют толстые биполярные филаменты саркомеров. Существуют также различные немышечные миозины с разнообразными клеточными функциями*, способные или неспособные

к олигомеризации. Миозин поперечнополосатой (произвольной) мускулатуры, а также сердечной мышцы представляет собой асимметричный гексаметр с молекулярной массой 460 kDa, включающий две тяжёлые цепи (по 200 kDa) и четыре лёгкие (15–27 kDa) (см. **Меромиозины**). Эти комплексы собираются в толстые биполярные филаменты саркомеров. Миозиновые белки содержат три структурных домена: *хвостовой* (С-концевой участок), *регуляторный* (плечо рычага, с которым связываются лёгкие цепи) и *моторный* (N-концевой участок). Например, в миозине II различают вытянутую фибриллярную часть, состоящую из двух закрученных друг на друга α-спиралей (хвостовой и регуляторный домены), и глобулярные «головки» (моторные домены), находящиеся на одном конце каждой из спиралей. Эта концевая часть молекулы миозина представляет собой миозиновую АТФазу, содержащую сайт связывания нуклеотидов (АТФ, АДФ-Ф или АДФ), и несущую *актиновую щель*, способную связываться с актиновыми филаментами (F-актином). Функционирование миозинов осуществляется согласно механохимическому принципу, в основе которого лежит конформационный поворот плеча рычага, сопряжённый с гидролизом АТФ (*рабочий ход*, генерирующий усилие за счёт механохимического цикла).

*Миозины входят в состав микрофиламентов (но не филаментов)** немышечных клеток, обеспечивающих транслокацию их внутренних компонентов (органеллы и транспортные везикулы) или самих клеток, а также в состав стресс-фибрилл.

**Такие филаменты обнаружены лишь в клетках некоторых амёб.

МИОИНОЗИТ. От греч. myos (mys) – *мышца* и «инозит», где inos – *мускул*, *волокно*. Шестиатомный циклический спирт (полиспирт).

МИОСТАТИН. От греч. myos (mys) – *мышца*, statos – *стоящий* и prote(in) – *белок*. Регуляторный фактор (белок), останавливающий в норме рост мышц.

МИТОМИЦИН С. От «митоз» и mykes – *грибок*. Антибиотик, взаимодействующий с ДНК (образует поперечные сшивки в ДНК, останавливающие репликативную вилку) и вызывающий гибель как микробных, так и клеток животных. Особенностью этого антибиотика является то, что, проникая в клетку, он переходит под воздействием ферментов в восстановленную (гидрохиноновую) форму и лишь затем реагирует с ДНК. Используется при химиотерапии опухолей. Антибиотик обладает высокой токсичностью.

Близким аналогом *митомицина* С является *порфиромицин*.

МИТОТИЧЕСКИЕ ЯДЫ. От греч. mitos – *нити*. Токсические вещества, поражающие ахроматические структуры клетки (нарушающие функции митотического веретена – *веретена деления*) и действующие главным образом во время метафазы путём подавления SH-групп в белках. Эти «яды веретена» могут поражать и другие компоненты клеток, построенные путём полимеризации и молекулярной ориентации мономеров. К таким ядам относится, например *колхицин* (см. **Колхицин**). Такой же конечный эффект на митотическую клетку оказывают аминоптерин, соли кадмия, мышьяковистой кислоты, хлорацетофенон, йодацетамид, уретан и другие вещества, взаимодействующие с SH-группами.

МИЦЕЛЛЫ. От позднелат. micella < mica – *крошка*, *крупинка*, *крупица*. 1. Отдельная частица коллоидной системы с жидкой дисперсионной средой. Понятие «мицеллы» было предложено немецким цитологом Карлом Негели в 1864 г., который выдвинул спорную концепцию, направившую клеточную биологию (цитологию) в русло коллоидной химии (представления интересны только с исторической точки зрения). 2. *Мицеллы* – это бислойные структуры (мембраны), у которых полярные группы ориентированы в воду. Мицеллы формируются при растворении в воде *амфифильных* соединений (так называются вещества, имеющие в своей структуре как полярные, так и неполярные группы).

МОДУЛЯТОР. От лат. modulator – *соблюдающий ритм* (о певце) < modulatio – *размеренность*. Молекула, способная соединяться с областью рецептора, удалённой от активного центра, и изменять конформацию молекулы рецептора. Поэтому такие вещества также называются *аллостерическими регуляторами*.

МОДУЛЯЦИЯ. От лат. modulatio – *соразмерность*, *размеренность*. Обратимое изменение активности ферментов в результате нековалентного взаимодействия с небольшими по размеру *молекулами-эффекторами*. Эффекторы в большинстве случаев представляют собой промежуточные метаболиты и могут быть *изостерическими* (сходными в химическом отношении с субстратом) и потому способными связываться с каталитическим центром фермента, подавляя его активность. При этом субстрат и эффектор конкурируют за молекулу фермента (явление называется *конкурентное торможение*). Модуляция может происходить и путём изменения конформации фермента за счёт присоединения *аллостерических эффекторов* (активаторов или ингибиторов) (см. **Аллостерическая регуляция**).

МОЛЕКУЛЯРНАЯ ПАТОЛОГИЯ. Область исследований патологии клеток (патоцитологии) на молекулярном уровне. Представления о молекулярных болезнях возникло после исследований знаменитого американского биохимика Лайнуса Полинга, показавшего, что в основе серповидноклеточной анемии лежит замещение в молекуле гемоглобина всего одной аминокислоты. В дальнейшем стало ясно, что присутствие аномальных молекул в составе макромолекулярных внутри-

клеточных комплексов нарушает структуру и функционирование клеток, приводя к серьёзным заболеваниям.

«МОЛЕКУЛЯРНЫЕ ПИНЦЕТЫ». Молекулы, способные захватывать другие молекулы (например, молекулы белка) с образованием нековалентных химических связей. Для лечения болезни Паркинсона разработано соединение CLR01, имеющее форму в виде буквы С, с расположенными на концах молекулы своеобразными «руками», способными захватывать патогенный белок альфа-синуклеин в тех местах, где расположены остатки лизина, и препятствовать образованию им белковых агрегатов, ответственных за гибель резидентных нейронов. Действие CLR01 было успешно опробовано на культурах клеток и модельном трансгенном организме аквариумной рыбки Данио, несущей белок альфа-синуклеин, меченный зелёным флуоресцентным белком. Последнее обстоятельство дало возможность отслеживать действие «молекулярного пинцета» и показать его способность препятствовать образованию патогенных агрегатов и отмиранию нейронов.

МОРФИН. Алкалоид опия*, получаемого из млечного сока опийного мака (*Papaver*), содержащего также *кодеин* и *папаверин*. Морфин – мощное обезболивающее средство, приводящее к наркомании (морфинизму). Мозг приматов синтезирует собственные эндогенные опиаты (эндорфины), влияющие на восприятие, поведение и память. Их образование кодирует ген *Prodynorphin*, экспрессия которого выражена сильнее у человека по сравнению с шимпанзе.

*Название получил от имени бога сна и сновидений Морфея (сына Гипноса) из пантеона богов древнегреческой мифологии.

МУКОИДЫ. От лат. mucus – *слизь* и греч. eidos – *сходство*, отсюда mucoid – *похожий на слизь*. Мукоиды – вещества, образующие слизи. К мукоидам также относятся муциформные вещества (муциноиды) – мукополисахариды, мукопротеиды, протеогликаны (см. **Муциформный**). Мукоидный секрет вырабатывается *добавочными* клетками дна желудка (fundus). Защищает слизистую оболочку желудка от повреждающего действия пептидаз желудочного сока и соляной кислоты (см. **Добавочные клетки** в разделе **«Клеточная биология»**). Синоним – *муциноиды*.

МУКОЛИТИЧЕСКИЙ. От лат. mucus – *слизь* и lysis – *растворение*. Способный растворять, разжижать слизь. Муколитическими свойствами обладают отхаркивающие препараты, например бромгексин и мукалтин.

МУЛЬТИМЕРНЫЕ БЕЛКИ. От лат. multum– *много* и греч. meros – *часть*. Белки, состоящие из трёх и более субъединиц (до нескольких десятков).

МУСКАРИН. От лат. musca – *муха*. Ядовитый алкалоид, содержащийся в мухоморе. От мускарина получили своё обозначение мускариночувствительные М-холинорецепторы. Они представлены главным образом в гладких мышцах бронхов, желудочно-кишечного тракта, глаз, потовых желёз и в сердечной мышце. Мускарин оказывает своё действие в момент прохождения через плазматическую мембрану. Мускариновый эффект снимается атропином (см. **Атропин**).

МУСКУС. От лат. muscus < санскр. muskás – *мошонка*, *яичко*. Пахучие выделения сложного химического состава из особых желёз самцов кабарги, овцебыка (мускусного быка), бобра, крокодила и некоторых других животных. Мускус обладает стабилизирующим и облагораживающим действием на летучие ароматические вещества. Применяется в парфюмерии. Подобные вещества выделяют некоторые растения, например лекарственный дягиль.

МУЦИФОРМНЫЙ. От лат. mucilago – *слизь* и form – *форма*. Слизеподобный (см. **Муцины**).

МУЦИНЫ. От лат. mucus – *слизь*, *сопли*. Секреты слизистых железистых клеток, содержащие *мукополисахариды* и высокогликозилированные белки, экспонированные на клеточной поверхности. К муцинам относятся выделения слизистых оболочек дыхательных путей, пищеварительного канала, уретры и прочих полых органов. Муцины также содержатся в основном веществе соединительной ткани. В иммунной системе муцины участвуют в процессах миграции лимфоцитов, взаимодействуя с L-селектинами мигрирующих клеток (см. **Мукоиды**, а также **Селектины** в разделе **«Клеточная биология»**).

НАНОТРУБКИ БИОЛОГИЧЕСКИЕ. От греч. nanos – *маленький*, *крохотный*. Созданы пептиды, способные к самосборке в нанотрубки, на наружной стороне которых преобладает аминокислотная последовательность, названная IKVAV, которая способствует росту нейронов. Подобные опорные структуры могут удерживать в себе стволовые клетки и дают им сигналы к делению и дифференцировке в нейроны.

НАРКОТИКИ. От греч. narke – *оцепенение* (narkoticos). Любое вещество с потенциальным анальгезирующим и ступорозным действием, сочетающимся со значительными колебаниями настроения, влияющее на поведение и вызывающее при повторном приёме (введении) возникновение зависимости. Для медицинских целей наибольшее применение получил опиоид *морфин*, приготовляемый из опийного мака *Papaver somniferum* (мак «снотворный»). Антагонистом опиоидных средств является *натрексон* гидрохлорид (natrexone).

НАСЦЕНТНЫЙ БЕЛОК. От англ. nascent – *рождающийся* < лат. nascentia – *рождение* < nascor – *рождаться, происходить*. 1. Неполностью синтезированный белок. Его полипептидная молекула ещё связана с тРНК и через неё с рибосомой. 2. Новообразованный белок.

НАТИВНО НЕСВЁРНУТЫЕ БЕЛКИ. От лат. nativus – *прирождённый*. Белки, существую-

щие в клетках без жёсткой пространственной организации. Становятся структурированными лишь при взаимодействии с различными соединениями или другими белками. К таким белкам могут относиться, например, металлсвязывающие белки, такие как небольшие по размерам белки семейства S100*, обычно существующие в димерной форме. Эти белки способны связывать около двух сотен других белков, что является признаком *нативной несвёрнутости*.

*Белки S100 в настоящее время используются как маркёры в диагностике многих заболеваний.

НАТИВНЫЙ. От лат. nativus – *прирождённый*, в общем смысле – *нетронутый*. Например, нативная конформация белка. Изменение нативной конформации белка, не сопровождающееся разрывом ковалентных связей, называется *денатурацией*.

НЕАМИН. От «(не)матода» и «амин». Соединение, выделяемое почвенными нематодами, стимулирующее образование у почвенных плесневых грибов-копрофилов ловчих органов – *гаррот* (см. **Копрофилы** в разделе «**Ботаника»**).

НЕБУЛИН. От лат. nebula – *туман*, *дымка* (англ. nebula – *туманность*) и греч. prote(in) – *белок*. Белок саркомера, взаимодействующий с тонкими актиновыми филаментами саркомера и регулирующий их сборку и длину. Небулин тянется от Z-диска до тропомодулина, кэпирующего минус-конец актинового филамента.

НЕЙРАМИНИДАЗА. Фермент, действующий на нейраминовую кислоту*. Нейроминидаза миксовирусов, например вируса гриппа, разрушает** мукопротеидные рецепторы на клетках-мишенях (см. **Сиаловые кислоты**).

*Нейраминовая кислота представляет собой циклический конденсат маннозы и пирувата.

**По меткому выражению Нобелевского лауреата Ф. Бернета (MacFarlain Burnet) «ощипывает» поверхность клетки.

НЕЙРИН. От греч. neuron – *нерв*. Токсический амин, образующийся в толстом кишечнике при бактериальном разложении фосфатидилхолина и холина.

НЕЙРОМЕДИАТОРЫ. От греч. neuron – *нерв* и лат. mediator – *посредник*. Вещества, обеспечивающие связь между нейронами и регулирующие биохимию мозга. Уровень нейромедиаторов в разных областях головного мозга, с одной стороны, определяется генетически (т.е. является врождённым), а с другой, – зависит от событий внешней среды. Поэтому у разных людей нейромедиаторы «работают» неодинаково, и все люди по-разному реагируют на происходящее с ними. Синонимы: *нейротрансмиттеры*, *трансмиттеры* (см. **Нейротрансмиттеры**).

НЕЙРОТРАНСМИТТЕРЫ. От греч. neuron – *нерв* и лат. trans – *через*, *сквозь* и mittere – *посылать*. Вещества, молекулы которых «перескакивают» синаптическую щель. Пресинаптический нейрон высвобождает нейротрансмиттеры (например, серотонин, симпатин или ацетилхолин) в составе крошечных синаптических пузырьков, которые диффундируют через щель, а рецепторы постсинаптического нейрона связывают медиатор, что приводит к изменению способности клетки реагировать на другие раздражители. Затем пресинаптический нейрон с помощью специальных белков-переносчиков – транспортёров – поглощает остатки нейротрансмиттера из синаптической щели. Синонимы: *нейромедиаторы*, *медиаторы* (см. **Нейромедиаторы, Медиаторы**).

НЕЙРОТРОФИНЫ. От греч. neuron – *нерв* и trophe – *питание*. Класс пептидных соединений (белков), играющих важную роль в формировании и развитии ЦНС у позвоночных животных. У млекопитающих нейротрофины участвуют также в процессах памяти, обучения и реакциях, обеспечивающих чувствительность к токсинам и дефициту кислорода.

Расшифровка генома *дафнии* – планктонного ветвистоухого рачка, обитающего в пресных водоёмах, показала, что в нём содержатся гены, кодирующие нейротрофины. Этот факт говорит о том, что нервная система рачков значительно более сложная, чем принято считать.

НЕЙТРАЛЬНЫЕ ЗАМЕНЫ В БЕЛКЕ. Замены аминокислотных остатков в белке, не приводящие к изменению его структуры и активности (если белок фермент).

НЕМЕРТИН. Прогаптон, вырабатываемый немертинами рода *Lineus* (см. **Прогаптоны**).

НЕОМИРТИЛЛИН. От греч. neos *новый* и видового названия черники *Vaccinium myrtillus*. Гликозид, содержащийся в плодах черники. Улучшает сумеречное зрение.

НЕОНИКОТИНОИДЫ. От греч. neos – *новый*, «никотин» и греч. eidos – *сходство*. Новый класс пестицидов* (инсектицидов), имитирующих действие алкалоида никотина (см. **Никотин**).

*От лат. pestis – *зараза*, *повальная болезнь* и caedo (caedes) – *убийство*.

НИДОГЕН. От лат. nidus – *гнездо* (англ. nest) и genan – *порождать*. Гликопротеин внеклеточного матрикса (ВКМ) с мол. массой 150 kDa, имеющий гантелеобразную форму. Связывается с ламинами, коллагеном IV типа и белками клеточной поверхности, формируя единую каркасную структуру ВКМ. Синоним – *энтактин*.

НИКАЗЫ. От англ. nick – *зарубка*, *насечка*, *щель*, *прорез* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Ферменты *эндонуклеазы*, делающие однонитевые разрывы в молекуле ДНК.

НИК-ТРАНСЛЯЦИЯ. От англ. nick – *зарубка*, *щель*, *прорез* и лат. translatio – *передача*. Процесс репликации ДНК, характерный для ДНК-полимеразы I из *E. coli*, которая способна стартовать в точке однонитевого разрыва в дуплексе ДНК

со стороны 3′-ОН конца, вызывая деградацию впереди лежащей последовательности в направлении 5′→3′ и замещая её новой последовательностью, комплементарной неповреждённой цепи. На этой реакции полимеризации основан метод введения *in vitro* радиоактивной «метки» в ДНК, в одной из цепей которой предварительно делается однонитевой разрыв («ник»). При наличии в реакционной среде нуклеозидтрифосфатов, меченных изотопами, вновь синтезированная цепь ДНК оказывается радиоактивной. Такую меченую ДНК используют в качестве специфических молекулярных зондов (см. **Зонд**).

НИКОТИН*. Алкалоид листьев табака**, особенно токсичный для беспозвоночных животных. Представляет собой естественную защиту растения от насекомых, поедающих листья. Выяснилось, что никотин снимает симптомы некоторых хронических воспалительных заболеваний и, в частности, таких, как болезнь Альцгеймера, болезнь Паркинсона или язвенный колит***. Считается, что из никотина можно получать сильные противовоспалительные средства.

*Назван по фамилии французского дипломата Жака Нико, который в 1560 г. привёз табак в Европу из Америки.

**Никотин, как и многие другие физиологически активные соединения растений, синтезируется в корнях табака и транспортируется в листья.

***Никотин, связываясь с рецепторами на поверхности макрофагов, блокирует массовое образование цитокинов, ответственных за развитие воспалительного процесса.

НИСТАТИН. Полиеновый антибиотик* (лактон, имеющий крупное кольцо), широко применяемый в практической медицине**, против редких, но весьма опасных дрожжевых и грибковых инфекций (действуют только на клетки, содержащие в составе цитоплазматической мембраны стеролы, особенно *эргостерол****).

*Полиены не всасываются в кишечнике, и поэтому их применяют перорально только для предотвращения микозов кишечника, возникающих на фоне длительной антибактериальной терапии с применением антибиотиков широкого спектра действия.

**Вторым по значимости в лечении микозов является амфотерицин А.

***Взаимодействие с холестеролом происходит так же, в результате чего при длительном применении нистатина возникает опасность нефрита и гемолиза эритроцитов.

НОЗЕРН-БЛОТТИНГ. От англ. northern – *северный* и blotting (blotting paper – *промокательная бумага* < blot – *пятно*, *клякса*). Метод идентификации молекул РНК, основанный на переносе их из агарозного геля на нитроцеллюлозные фильтры, на которых положение искомых молекул РНК определяют путём гибридизации с соответствующими радиоактивными зондами.

НОНАКТИН. Ионофорный антибиотик, избирательно связывает и переносит ионы аммония.

NO-СИНТАЗА. Фермент, синтезирующий оксид азота (NO) в организме человека, а также других животных. Этот газ участвует во многих физиологических и биохимических процессах, таких как иммуномодуляция, снижение тонуса стенок кровеносных сосудов, передача нервных импульсов (см. также **Оксид азота**).

НОПАЛИН. Один из *опинов*, способных возбуждать рост опухолей у заражённых растений.

НОРАДРЕНАЛИН. Постганглионарный адренергический медиатор. В ЦНС клетки, синтезирующие норадреналин, находятся в стволе мозга, и его синтез (наряду с синтезом нейромедиатора *дофамина*) направляется и регулируется нейронами префронтальной зоны коры головного мозга. В нормальном состоянии префронтальная кора управляет реакциями ствола мозга на стресс и нашим поведением. В условиях стресса миндалина стимулирует избыточный синтез норэпинефрина и дофамина, что приводит к ослаблению влияния префронтальной коры мозга и активирует нейроны миндалины и стриатума. В результате возрастает уровень эмоций и формируется импульсивное поведение (см. **Катехоламины**). Синонимы: *норэпинефрин*, *артеренол*, *левартеренол*.

НУКЛЕАЗЫ. От лат. nucleus – *ядро* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Общее название гидролитических ферментов (гидролаз), расщепляющих фосфодиэфирные связи в полинуклеотидных цепях нуклеиновых кислот с образованием моно- и олигонуклеотидов. Подразделяются на *рибонуклеазы* и *дезоксирибонуклеазы*, а также на *неспецифические нуклеазы*. Кроме того, нуклеазы подразделяются на *экзонуклеазы* (отщепляют концевые нуклеотиды со стороны 5′- или 3′-концов полинуклеотидов) и *эндонуклеазы* (проводят расщепление внутри полинуклеотидной цепи). Новосибирскими учёными обнаружена *противоопухолевая* и *антиметастатическая* активность нуклеаз (РНКазы А и ДНКазы I) на моделях метастазирующих опухолей мышей – гепатоме А1 и карциноме лёгких Льюиса. Синонимы: *ДНКазы* и *РНКазы*.

Впервые идею о противоопухолевом потенциале ДНКазы I высказал Рудольф Иосифович Салганик (Salganik [et al.], 1967).

НУКЛЕАЗА МИКРОКОККОВАЯ. От лат. nucleus – *ядро* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Эндонуклеаза из микрококков, расщепляющая ДНК хроматина в межнуклеосомных участках.

НУКЛЕАЗА S1. От англ. single – *одиночный*. Специфическая эндонуклеаза, разрезающая только одноцепочечные участки ДНК. Клетки, стимулированные к пролиферации, становятся чувствительными к нуклеазе S1 задолго до начала синтеза ДНК.

НУКЛЕИН. От лат. nucleus – *ядро* < nux – *орех* (ядро ореха). Название, которое дал швейцарский врач и биохимик Фридрих Мишер* в 1868 г. органическому веществу, которое он выделил из ядер клеток гноя, а затем из молок лосося. Ученик Мишера Рихард Альтман в 1889 г. переименовал нуклеин в *нуклеиновую кислоту*. Немецкий биохимик Альбрехт Коссель выделил из нуклеиновой кислоты два пиримидина, которые он назвал *цитозином* и *тимином*, и два пурина, названные *гуанином* и *аденином*. В 20-х гг. XX в. П. Левен и У. Джонс показали, что существуют два различных типа нуклеиновых кислот, названных рибонуклеиновой (РНК) и дезоксирибонуклеиновой (ДНК).

*Увы, сам Мишер отвергал мысль о том, что в нуклеине может быть закодирована генетическая информация, поскольку соединение казалось ему слишком простым и однообразным, для того чтобы претендовать на роль хранителя наследственных признаков.

ОБЕЛИН. От родового названия морского колониального гидроидного полипа *Obelia** и prote(in) – *белок*. Фотопротеин, представляющий собой мономерный фосфобелок (фосфопротеин) с мол. массой 30 kDa. Для обелина характерен спектр люминесценции с максимумом излучения при 469 нм. По основным физико-химическим свойствам обелин сходен с другим фотопротеином *акворином*.

*От греч. obelus – *вертел*.

ОВАЛЬБУМИН. От лат. ovum – *яйцо* и albumen – *белок* < albus – *белый*. Белок яйца (разновидность альбумина). Синтезируется в яйцеводах птиц после воздействия эстрадиола.

ОДМИХНИОНЫ. От греч. odme – *запах* и iknion – *след*. Телергоны животных, служащие для нанесения пахучих меток («следов»), облегчающих ориентировку на местности, а также придающие индивидуальный или «семейный» запах гнезду и различным объектам, расположенным на территории обитания данного вида. Синоним – *следовые вещества*.

ОКАДАЕВАЯ КИСЛОТА (ОА). Полиэфирное гидрофильное соединение жирной кислоты*, обладающее физиологической активностью (токсичностью), которое получают из чёрной губки *Halichondria okadai*, откуда она и получила своё название. Образуется морским планктоном (динофлагеллятами) и накапливается в губках, питающихся планктоном. ОА накапливают также двустворчатые моллюски. ОА используется в лабораторной практике с исследовательскими целями для подавления активности серин/треониновых протеинфосфатаз PP2A (ОА связывается с каталитической субъединицей протеинфосфатазы) и PP1. ОА также является сильным опухолевым промотором.

*Благодаря этим свойствам ОА легко проникает через плазматическую мембрану клеток.

ОКЕНОН. Арильный* моноциклический каротиноид, обнаруженный у некоторых пурпурных серобактерий.

*Арильная группа – общее название одновалентных радикалов углеводородов ароматического ряда.

ОКСАЛАЗА. От названия щавелевой кислоты – «оксалат» и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Фермент, катализирующий окисление щавелевой кислоты кислородом воздуха.

ОКСАЛАТЫ. От греч. oxis – *кислый* и hals – *соль*. Соли щавелевой кислоты.

ОКСИД АЗОТА. Простое химическое соединение (NO), непрерывно образующееся в норме в тканях животных и человека, а также в клетках микроорганизмов. Обладает регуляторным действием на многие важнейшие биологические процессы в организме* и одновременно является агентом с цитотоксическим воздействием (токсичен в свободной форме). В результате многолетних исследований было обнаружено, что оксид азота в определённых комплексах с железом лишён своих токсических свойств, сохраняя при этом регуляторные свойства** (см. также **NO-синтаза**).

На нематодах *Caenorhabditis elegans*, не способных к синтезу оксида азота, в кишечнике которых обитали бактерии *Bacillus subtilis*, производящие NO, было показано, что газ, образуемый бактериями, проникает в ткани червя и активирует 65 генов, в число которых входят гены, участвующие в защите червя от стресса, иммунном ответе, а также гены, связанные с продолжительностью жизни. В их числе находятся и гены *daf-16* и *hsf-1*, участвующие в регуляции транскрипции генов, ответственных за стрессоустойчивость и продолжительность жизни. В результате черви, заселённые бактериями, продуцирующими оксид азота, жили на две недели дольше, чем их собратья, в кишечнике которых обитали мутантные штаммы, лишённые этой способности, а это составляет 15 % от средней продолжительности жизни червя***.

*Прежде всего, оксид азота расслабляет кровеносные сосуды и снижает кровяное давление. За это открытие, сделанное в 80-е гг. XX в., американские фармакологи Р. Фарчготт, Ф. Мьюрэд и Л. Игнарро в 1992 г. получили Нобелевскую премию. Кроме того, оксид азота препятствует тромбозу сосудов, повышает эластичность эритроцитов, снижая тем самым вероятность гипоксии, и повышает выживаемость животных при кровопотерях. За уникальные свойства это простейшее соединение обычно называют «*универсальным регулятором биологических процессов*».

**Сначала эти комплексы были обнаружены в дрожжевых клетках, а затем и в клетках животных. Это открытие принадлежит д.б.н. Анатолию Федоровичу Ванину из Института химической физики им. Н.Н. Семёнова РАН.

***В совместных российско-американских исследованиях под руководством Евгения Нудлера (Eugeny Nudler) (Cell, 2013).

ОКСИДАНТЫ. Вещества, «отбирающие» электроны у других соединений. Считается, что оксиданты активируют гены, продукты которых запускают воспалительный процесс. Особый тип оксидантов – пероксиды липидов, входящих в состав плазматической мембраны клеток эндотелия сосудов, запускающие хронический воспалительный процесс, приводящий к развитию атеросклероза.

В экспериментах на зелёной водоросли *Volvox carteri*, способной размножаться бесполым и половым путём, обнаружено, что высокий уровень оксидантов, вызванный тепловым шоком, активирует гены, запускающие половое размножение и освобождение в среду половых феромонов.

ОКСИТОЦИН*. Полипептид, состоящий из девяти аминокислотных остатков (нонапептид), вырабатываемый нейронами гипоталамуса и поступающий по их аксонам в заднюю долю гипофиза (депо окситоцина находится в *нейрогипофизе*). Синтезируется также в миндалине, прилежащем ядре (*nucleus accumbens*) и в субгенуальной области передней поясной извилины. В ЦНС играет роль нейромедиатора (сигнальной молекулы), модулируя выделение *дофамина* («фактора вознаграждения»), а циркулируя в крови, – роль гормона с кинетическим действием, который стимулирует выделение молока у кормящих женщин и вызывает родовые схватки у беременных (сокращение мускулатуры матки). Синтетический окситоцин под названием *питоцин* используется для родовспоможения. Показано, что уровень окситоцина поднимается как у мужчин, так и у женщин во время оргазма. Его также называют «гормоном доверия»** и «гормоном материнской любви». При многих психических и неврологических заболеваниях (шизофрения, депрессия, болезнь Альцгеймера, тревожные состояния) нарушается работа окситоциновой системы, в результате чего возникают аномалии социального взаимодействия. Окситоцин называют также «молекулой морали», поскольку он оказывает влияние на желание человека вести себя в соответствии с правилами поведения и морали.

*Впервые выделен и синтезирован в 1950, 1953 гг. Винсентом дю Виньо (Vincent du Vigneaud из Корнельского университета, Итака (США), получившим в 1955 г. Нобелевскую премию по химии).

**На поведенческом уровне повышает степень доверия и снижает беспокойство у подавляющего большинства (98 %) людей.

ОКС-ФОС*. От англ. ox-phos – *окислительное фосфорилирование*.

*Термин, использующийся в англоязычной литературе. Сравните с термином «редокс потенциал».

ОЛИГОПЕПТИДЫ. От греч. oligos – *немногий* (мало) и peptos – *переваренный*. Короткие аминокислотные последовательности (от 2 до 10 аминокислотных остатков), соединённых пептидными связями. К олигопептидам относятся такие физиологически активные вещества, как дипептид карнозин, трипептид глютатион, вазопрессин, окситоцин, антибиотик грамицидин S*.

*Грамицидин А относится уже к полипептидам.

ОММАХРОМЫ. От греч. omma – *глаз* и chroma – *цвет*. Пигменты глаз у насекомых. В их образовании участвует незаменимая аминокислота *триптофан* (см. **Омматидий** в разделе «**Зоология**»).

ОМЕГА-3, ОМЕГА-6, ОМЕГА-9 ПОЛИНЕНАСЫЩЕННЫЕ ЖИРНЫЕ КИСЛОТЫ (Ω-3,6,9 ПНЖК). Незаменимые (эссенциальные) факторы питания, содержащиеся в рыбьем жире и не синтезирующиеся в организме человека, такие как, например, *докозагексаеновая кислота*. Входят в состав фосфолипидов (фосфатидилсерина и фосфатидилэтаноламина) и являются структурными компонентами клеточных мембран, а также служат строительным материалом для синтеза особого класса биологически активных веществ – *эйкозаноидов* (например, из омега-6 синтезируется *простагландин* E1) (см. **Эйкозаноиды**). Способствуют нормализации обмена липидов (гиполипидемическое действие), улучшают состояние сосудистой стенки, снижают агрегацию тромбоцитов и препятствуют развитию атеросклероза (формированию атеросклеротических бляшек).

Регулярное употребление в пищу омега-3-, -6 и -9 жирных кислот приводит к снижению уровня холестерина в крови и, соответственно, снижению риска возникновения и развития сердечно-сосудистых заболеваний. Обнаружено также, что омега-3 кислоты снижают вероятность фибрилляции предсердий – одной из опасных форм нарушения сердечного ритма. Кроме того, при длительном наблюдении за пациентами старше 60-ти лет, страдающими хроническими сердечнососудистыми патологиями, обнаружено, что длина теломер в лейкоцитах больше у тех индивидуумов, у кого выше уровень омега-3-жирных кислот в крови (см. **Теломеры** в разделе **«Клеточная биология»**).

ОПИН. От лат. opinio – *предположение*. Производное аргинина, синтезирующееся в клетках растений, заражённых корончатым галлом (см. **Галлы корончатые** в разделе «**Ботаника**»).

ОПИУМ (опий). От греч. (лат.) opion – *маковый сок* (poppy-juice). Высохший млечный сок несозревших плодов снотворного мака *Papaver somniferum* или *P. album*. Содержит больше двадцати алкалоидов, включая *морфин*, *носкапин*, *кодеин*, *папаверин*, *тебаин* и др. Синоним – *меконий*.

ОРЕКСИН. От греч. orexis – *аппетит*. Нейрогормон, выделяющийся в мозге во время голодания. Считается, что *орексин*, воздействуя на так называемые «гедонические точки» мозга, усиливает аппетит, а также чувство удовольствия от поедания пищи*.

*Пища – основной ресурс, обеспечивающий выживание особи или индивида.

ОРНИТИН. От греч. ornithos (ornis) – *птица**. Соединение, участвующее в биосинтезе мочевины в печени у позвоночных животных (орнитиновый цикл).

*Своё название *орнитин* получил из-за того, что впервые был обнаружен в помёте птиц.

ОССЕИНЫ. От лат. os, ossis – *кость* и prote(in) – *белок*. Группа белков – главная органическая составная часть костной ткани.

ОФИДИОТОКСИНЫ. От англ. ophidian < греч. ophis – *змея* и toxikon – *яд*. Общее название ядов, вырабатываемых ядовитыми железами змей и представляющих собой смеси нескольких веществ, среди которых главную роль играют токсические белки. По своему действию токсические вещества змеиных ядов подразделяются на *нейротоксины*, *геморрагины*, *гемолизины*, *цитотоксины*, *преципитины* и *протеазы* (протеолитические ферменты). Например, яд эфы, разрушая стенки сосудов, вызывает внутренние кровотечения, а яд аспида (египетской кобры), блокируя передачу импульсов по нервным волокнам, вызывает паралич дыхательного центра. Яд гадюки вызывает свёртывание крови и гемолиз эритроцитов, а яд щитомордника, напротив, препятствует её свёртыванию. В яде некоторых змей присутствуют и безазотистые вещества – змеиные *сапотоксины*. Так из яда кобры выделяют *офиотоксин*, а из яда гремучей змеи – *кроталотоксин*.

Знаменитый понтийский царь Митридат Эвпатор (132–63 гг. до н.э.) исследовал действие ядов на преступниках и на себе, ища способы лечения змеиных укусов. На основе его опытов было создано сложное универсальное противоядие «терьяк», которое широко применялось в течение многих веков. В древности в Индии существовал оригинальный способ убийства – поцелуй «девушки-дишканди», которых с детства приучали к малым дозам яда.

ОФИОТОКСИН. От греч. ophis – *змея* и toxikon – *яд*. Прогаптон из группы *сапотоксинов*, содержащийся в яде кобры (см. **Прогаптоны** и **Сапотоксины**).

ПАКЛИТАКСЕЛЬ (паклитаксел). От слова «пакля» (отход первичной переработки пеньки) и лат. названия тиса (тисса) – *Taxus*. Природная субстанция – митотический ингибитор, содержащийся только в коре очень редкого и медленно растущего* тихоокеанского тисового дерева. Используется для приготовления очень эффективных препаратов для лечения ряда опухолей (рака лёгкого, яичников и молочной железы). В настоящее время налажено его производство в суспензионных культурах растительных клеток (см. также **Таксол**).

*По продолжительности жизни деревья тиса относятся к почти вечным видам. Достоверно зарегистрированная продолжительность жизни тиса в Англии более 1600 лет. Первые плоды у тиса появляются только через 300 лет. Кора и листья тиса токсичны и при опадении на почву они уничтожают все другие виды растений вокруг дерева, оставляя тису разлагающиеся органические останки.

ПАЛЬМИТИНОВАЯ КИСЛОТА. От лат. palmes – *пальмовая ветвь*. Одноосновная насыщенная карбоновая кислота. В больших количествах содержится в пальмовом масле.

ПАЛЬМИТИНЫ. От лат. palmes – *пальмовая ветвь*. Эфиры пальмовой кислоты (составная часть многих животных жиров).

ПАНГАМОВАЯ КИСЛОТА. Водорастворимый витамин группы В (витамин-B_{15}). Гипо- и авитаминоз приводит к ослаблению сердечной деятельности, нарушению синтеза окислительных ферментов и непереносимости алкоголя.

ПАНКРЕАТИН. От греч. pancreas – *поджелудочная железа*. Фармакологический препарат, содержащий пищеварительные ферменты поджелудочной железы – трипсин и амилазу.

ПАНКРЕАТИЧЕСКИЙ ПОЛИПЕПТИД. От греч. pancreas – *поджелудочная железа*. Полипептидный гормон, продуцируемый F-клетками поджелудочной железы. Влияет на содержание гликогена в печени и желудочно-кишечную секрецию.

ПАНТОТЕНОВАЯ КИСЛОТА. От греч. pantos – *весь*. Биологически активное вещество – предшественник кофермента А, широко распространённое в растительных и животных тканях. Обозначают как витамин B_3, входящий в водорастворимую группу витаминов В.

ПАПАИН. Фермент млечного сока дынного дерева *Carica papaya* (папайи), откуда и получил своё название, образующийся в вакуолях млечников. Обладает неспецифическим протеолитическим действием на животные белки*, а также трансамидазной, трансэстеразной, тиолазной и эстеразной активностями. Синоним – *папайотин*. Сок ананасов также способен к гидролизу белков (см. также **Бромелин**).

*Используют в клинической практике для лечения *протрузий* (грыж межпозвоночных дисков).

ПАРААМИНОБЕНЗОЙНАЯ КИСЛОТА. Важный фактор роста (витамин) для многих микроорганизмов и особенно для бактерий, населяющих кишечник животных и человека. Входит в состав фолиевой кислоты («витамин в витамине»). Повышает общий тонус организма при гипертонической болезни, атеросклерозе и солнечных ожогах.

ПАРАОКСОНАЗА. От греч. para – *около*, oxys – *кислый* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Фермент с антиоксидантными свойствами. Уровень *параоксоназы* в крови курильщиков значительно ниже, чем у некурящих людей.

ПАРАПРОТЕИНЫ. От греч. para – *около* и protos – *первый*. Одно из названий иммуноглобулинов (используется в физиологии крови).

ПАРАТГОРМОН (ПТГ)*. От названия паращитовидных желёз (glandulae parathyreoidae). Пептидный гормон (84 аминокислотных остатков**, мол. масса 9 500) паращитовидных желёз, участвующий в минеральном (кальциевом) гомеостазе***. Повышает реабсорбцию кальция почками и всасывание кальция в кишечнике, через стимуляцию образования *кальцитриола*. В случае недостаточности кальция в пище повышает уровень кальция в крови через стимуляцию активности *остеокластов* (что приводит к деминерализации кости) и подавление активности *остеобластов* и *остеоцитов*. Кальций, поступающий в кровь, под влиянием паратгормона в норме вымывается из старых, но не из растущих костей. При гиперфункции паращитовидных желёз (*гиперпаратиреоидизм*) происходит резорбция и деминерализация костной ткани. При гиперпаратиреоидизме развивается *нефрокалькулёз* и *кальцифилаксис* (отложение кальция в почках – кальциевые камни и в меньшей степени в сердце, сосудах и пищеводе). Синонимы: *паратиреоидный гормон*, *паратирин*.

*В эволюции впервые появляется у животных, адаптировавшихся к наземному существованию.

**Образуется из препроПТГ, содержащего на N-конце сигнальный (лидерный) пептид, состоящий из 25 аминокислотных остатков и дополнительный гексапептид. Последний отщепляется в аппарате Гольджи перед поступлением гормона в секреторные везикулы.

***Содержание кальция в крови в норме 10–11 мг %.

ПАРАТИРИН. От лат. названия паращитовидных желёз (glandulae parathyreoidae). Синоним – *паратгормон*.

ПАРКИН. От названия болезни Паркинсона. Белок, участвующий в патогенезе болезни Паркинсона (см. также **Синуклеин (альфа-синуклеин)**).

ПАТАТИН. От англ. potato – *картофель* и греч. prote(in) – *белок*. Белок, обеспечивающий устойчивость к фитофторе. Ген пататина используется для получения устойчивых сортов генномодифицированого картофеля (ГМ-картофеля).

ПЕДЕРИН. Токсичный амнион, содержащийся в гемолимфе у жуков рода *Paederus* из семейства *Staphylinidae*. При попадании на слизистые оболочки млекопитающих *педерин* вызывает сильное раздражение. Способен подавлять пролиферацию клеток при низких концентрациях (1,5 нг/мл) (см. **Амнионы**).

ПЕКТИНЫ. От греч. pektos – *свернувшийся*, *студнеобразный*. Кислые полимеры галактуроновой кислоты и её метилового эфира, содержащие боковые цепочки из остатков нейтральных моносахаридов. Относятся к желеобразующим полисахаридным веществам, присутствующим в первичной клеточной стенке, межклеточном веществе и клеточном соке растений. Пектины пищевого назначения получают из яблок или свёклы в виде мармелада. Используются как антидоты; способны присоединять ионы многих металлов с образованием пектинатов. Пектины присутствуют также в хлебной корке.

ПЕНИЦИЛЛИН*. От лат. penicillus – *кисточка*. Антибиотик, вырабатываемый микроскопическими грибами (плесенями) рода *Penicillium***, названных так потому, что под микроскопом они имеют форму метёлочек и кисточек. Пенициллин содержит в своей структуре реакционноспособное β-лактамное кольцо и относится к группе β-*лактамных антибиотиков*, подавляющих образование пептидогликанов бактериальной стенки путём ковалентного связывания фермента *трансамидазы*. В общем смысле пенициллин препятствует поступлению из среды некоторых аминокислот, необходимых для построения клеточной стенки и образования новых бактериальных клеток***. Поэтому пенициллин – это субстратный ингибитор, выступающий в роли «суицидного субстрата» только для растущих бактерий. Практически не оказывает токсического действия на животные ткани.

*Открытие пенициллина принадлежит английскому микробиологу Александру Флемингу (A. Fleming, 1881–1955), который установил в 1929 г., что один из видов плесени (*Penicillium notatum*) выделяет диффундирующий фактор, подавляющий рост стафилококков. Получил Нобелевскую премию в 1945 г. совместно с Х. Флори и Э. Чейном, которые выделили неочищенный высокоактивный сухой препарат пенициллина (см. также **Лизоцим**). Советский пенициллин под названием *крустозин* впервые получила в 1942 г. микробиолог З.В. Ермольева (1898–1974).

**Характерная зеленоватая окраска, специфические запах и вкус сыра «Рокфор» обусловлены тем, что в нём развивается плесень *Penicillium roqueforti*.

***Например, добавление пенициллина к культуре стафилококка препятствует поступлению глютаминовой кислоты и тем самым подавляет рост культуры.

ПЕНИЦИЛЛИНАЗА. Фермент, вырабатываемый некоторыми микроорганизмами (в основном стафилококковыми штаммами), расщепляющий пенициллин (катализирует гидролиз пенициллина до пенициллоиловой кислоты). Обусловливает устойчивость (резистентность) к пенициллинам. Синоним – *цефалоспориназа*.

ПЕНТОЗАНЫ. Полимеры пентозы. Входят в группу гемицеллюлоз.

ПЕНТОЗЫ. От греч. pente – *пять* и суффикса «оза», означающего, что это сахара. Пятиатомные сахара, например, арабиноза, рибоза, ксилоза.

ПЕПСИНЫ*. От греч. peptos – *переваренный* (pepsis – *пищеварение*). Протеазы, вырабатываемые главными клетками фундального отдела желудка (дна) и расщепляющие белки пищи до пеп-

тидов различной степени сложности при кислой реакции желудочного содержимого (pH ниже 4). При pH выше 5 действие пепсинов прекращается. Пепсины выделяются в неактивной форме – в виде *пепсиногенов*, которые превращаются в активные ферменты под влиянием соляной кислоты после отделения от молекулы пепсиногена полипептида, содержащего аминокислоту аргинин (его также называют «парализующий пептид»). Пепсины относятся к эндопептидазам, расщепляющим пептидные связи между тирозином и фенилаланином (см. **Гастриксин**).

*Пепсин открыл в желудочном соке в 1836 г. немецкий анатом, физиолог, гистолог и зоолог Теодор Шванн (Schwann) (1810–1882).

ПЕПТИДНО-НУКЛЕИНОВЫЕ КИСЛОТЫ (ПНК). Синтетические аналоги олигонуклеотидов*, способные специфически связываться с двойной спиралью ДНК с помощью *хугстиновских связей*. В ПНК заряженный дезоксирибозный сахарофосфатный остов ДНК заменён на близкий по структуре белковый остов, к которому прикреплены азотистые основания. Мономером основной цепи в ПНК является N-(2-аминоэтил)-глициновое звено, соединённое через метилен-карбонильные связи с тем или иным азотистым основанием. Располагаясь в большой борозде двойной спирали, ПНК образуют с ДНК комплексы различного строения. Так, ПНК с произвольной последовательностью оснований образует с однонитевой ДНК и РНК дуплексы, превышающие по стабильности дуплексы ДНК/ДНК. ПНК перспективны как новые генно-терапевтические лекарственные средства, обладающие ген-направленными (подавляют элонгацию транскрипции) и антисмысловыми эффектами**.

Существует гипотеза (Egholm [et al.], 1993), согласно которой ПНК были первыми молекулами, предшественниками РНК.

*Впервые полиамидные аналоги нуклеиновой кислоты были синтезированы в 1991 г. в Дании П.Е. Нилсеном (Nielsen P.E.).

**Перспективны как противораковые средства.

ПЕПТИДЫ. От греч. peptos – *переваренный*. Короткие аминокислотные последовательности (обычно от 10 до 20 аминокислотных остатков), соединённых пептидными связями. При переваривании белков протеазами сначала образуются пептиды и только затем свободные аминокислоты (см. также **Олигопептиды** и **Пептоны**).

Впервые пептидный синтез осуществил немецкий биохимик Эмиль Герман Фишер (Fischer E.H., 1852–1919, Нобелевская премия 1902 г.).

ПЕПТИДИЛ-ПРОЛИЛ-ИЗОМЕРАЗЫ. Ферменты, контролирующие *цис-транс*изомеризацию X-Pro-связей в синтезируемых пептидах.

ПЕПТОНЫ. От греч. peptos – *переваренный*. Смесь промежуточных продуктов переваривания (гидролиза) белков.

ПЕРЕХОДНЫЕ БЕЛКИ (transition proteins, TP). Небольшие ядерные белки головоногих моллюсков, хрящевых рыб и млекопитающих, участвующие в двухэтапном процессе замены гистонов на *протамины* при созревании сперматозоидов. Значительно варьируют по массе и аминокислотному составу у разных видов, но в целом они более основные, чем гистоны. У млекопитающих известны четыре переходных белка, из которых TP1 и TP2 составляют 90 % (см. также **Протамины**).

ПЕРИЛИПИН. От греч. peri – *вокруг*, *около*, lipos – *жир* и prote(in) – *белок*. Протеин, обволакивающий капли жира в жировых клетках и не позволяющий ему расщепляться под действием липаз. При отсутствии такой защиты жир «выгорает» быстрее. В экспериментах на мышах показано, что «обжирающиеся» мыши с нокаутированным геном *перилипина* не толстеют.

ПЕСТИЦИДЫ*. От лат. pestis – *зараза*, *повальная болезнь* и caedo (caedes) – *убийство*. Комплекс химических препаратов, предназначенных для борьбы с животными и растениями, приносящими вред человеку и хозяйству. В состав группы пестицидов входят гербициды, инсектициды, акарициды, фунгициды и зооциды.

*Для борьбы с вредными животными используются также вещества, извлекаемые из растений – пиретрум и ротенон.

ПИЛОКАРПИН. От лат. pilus – *волос* и греч. karpos – *плод*. Растительный алкалоид – антагонист холинолитиков (антидот) – вещество, возбуждающее холинорецепторы (действующее подобно ацетилхолину). Оказывает своё действие в момент прохождения через плазматическую мембрану.

ПИПЕРИН. От лат. piper – *перец*. Алкалоид черного перца.

ПИРОГАЛЛОВЫЕ КИСЛОТЫ. От греч. pyr – *огонь* и лат. galla – *чернильный орешек**. Органические соединения класса фенолов. Синоним – *пирогаллол*.

*Галлы – наросты на листьях некоторых растений.

ПИРИДОКСИН. Одно из трёх производных *пиридина*, входящих в группу водорастворимых витаминов, объединённых общим названием витамин B_6. В эту же группу входят *пиридоксаль* и *пиридоксамин*. Активной формой витамина B_6 является пиридоксаль-5′-фосфат, участвующий в виде кофермента в активации аминокислот. Пиридоксаль-5′-фосфат входит также в состав гликоген-фосфорилазы, отвечающей за процесс расщепления гликогена.

ПИРОГЕНЫ. От греч. pyr – *огонь* и genan – *порождать*. Соединения, повышающие температуру тела.

ПИРОКАТЕХИНЫ. От греч. pyr – *огонь* и от названия акации *катеху*. 1. Органические соединения класса фенолов, которые входят в состав смол, выделяемых акацией *катеху*, откуда и произошло

название (см. **Катехины**). 2. *О*-диоксибензол (катехол, катехин, пирокатехин) – составная часть молекул *катехоламинов* (адреналина, норадреналина и дофамина) (см. **Катехоламины**).

ПИРОЛИЗИДИН. Токсичный алкалоид растений, который используют некоторые виды бабочек для защиты от хищников. Обладает отвратительным запахом. Бабочки могут накапливать его до ½ массы тела. У самцов пиролизидин выступает в роли феромона. Чем сильнее (отвратительнее) пахнет самец, тем лучше будут защищены яйца.

ПЛАЗМАЛОГЕНЫ. От греч. plasma – *нечто вылепленное* и genan – *порождать*. Общее название фосфолипидов организма, входящих в состав плазматической мембраны и других биологических мембран. Первые два фермента, участвующие в реакциях синтеза *плазмалогенов*, содержатся в пероксисомах (см. **Пероксисомы** в разделе **«Клеточная биология»**).

ПЛАСТОХИНОН. От греч. plastos – *вылепленный* и «хинон». Компонент цепи переноса электронов, содержащийся в хлоропластах. По строению и функциям близок к убихинону (см. **Убихинон**). Антиоксидант В.П. Скулачева SKQ1* содержит молекулу пластохинона.

*Показано, что SKQ1 увеличивает продолжительность жизни мышей с нокаутированным геном p53, а также предотвращает развитие катаракты и дистрофии сетчатки у быстро стареющих мышей, выведенных Барбарой Кэннон.

ПЛЕЙОТРОФИН. От греч. pleon – *больше*, trophe – *питание* и prote(in) – *белок*. Белок млекопитающих, вовлеченный во многие метаболические процессы и, в частности, способствующий образованию *остеобластов*, которые превращаются в *остеоциты* – клетки, образующие костную ткань. Показано, что повышенная продукция плейотрофина у трансгенных мышей* препятствует развитию у них остеопороза (потери костной ткани) в условиях микрогравитации (невесомости) в космосе. Эта проблема чрезвычайно актуальна для космонавтов, находящихся длительное время на МКС и теряющих за экспедицию от 20 до 30 % костной ткани.

*Трансгенным мышам была внедрена генно-инженерная конструкция, содержащая ген плейотрофина под контролем промотора человеческого гена плейотрофина.

«ПОДДЕРЖИВАЮЩЕЕ» МЕТИЛИРОВАНИЕ. Энзиматический процесс метилирования ДНК, осуществляемый ДНК-(цитозин-5)-метилтрансферазой 1 (DNMT1), характерный только для клеток взрослого организма. Осуществляется во вновь синтезированной цепи ДНК при делении клеток и поддерживает относительно неизменными установившиеся в эмбриогенезе паттерны метилирования, присущие данному типу клеток (см. **Метилирование ДНК**).

ПОЛИАМИНЫ. От греч. poly – *много* и «амины». Широко распространённый класс физиологически активных веществ, встречающихся в организме в норме или являющихся продуктами действия кишечных бактерий на белки. Из полиаминов в организме человека присутствуют *путресцин* (1,4-диаминобутан), *спермидин* и *спермин*. Они образуются из L-орнитина, который, в свою очередь, образуется из L-аргинина под действием аргиназы, а также из L-метионина. Биосинтез полиаминов осуществляется при участии индуцируемых ферментов *орнитиндекарбоксилазы* и S-*аденозилметиониндекарбоксилазы*. Полиамины снижают кровяное давление, понижают температуру тела и участвуют в различных физиологических процессах, связанных, в свою очередь, с *процессами деления клеток*. Для микроорганизмов и культивируемых клеток млекопитающих полиамины являются факторами роста.

В 2013 г. исследователи из Университета Индианы (США) обнаружили, что один из ферментов катаболизма полиаминов *диамин-ацетилтрансфераза**, кодируемая геном SAT1, может служить биохимическим маркёром суицидальных наклонностей у людей. Это открытие, в свою очередь, может оказаться полезным для разработки диагностического теста для применения в клинической психиатрии.

*Переносит ацильные группы на полиамины.

ПОЛИ-А-СЕГМЕНТ. 3′-концевая последовательность, состоящая из 100–200 остатков АМФ (AMP) в матричных РНК.

ПОЛИМЕРАЗНАЯ ЦЕПНАЯ РЕАКЦИЯ (ПЦР). Метод размножения молекул ДНК* – технология «генетического копирования», позволяющая увеличивать число копий отдельного участка ДНК в миллионы раз. Широко используется с конца 1980-х гг.

*За разработку метода Кэрри Маллис (Mullis) получил в 1993 г. Нобелевскую премию по химии.

ПОЛИМИКСИН. От греч. poly – *много* и англ. mix – *смешивать*. Смесь антибиотиков пяти типов, обозначаемых как A, B, C, D и E и выделяемых из культур *Bacillus polymyxa*, откуда и произошло название. Проявляют одинаковую активность против грамотрицательных бактерий, но различаются токсичностью.

ПОЛИНУКЛЕОТИДЛИГАЗА. Фермент, обеспечивающий репарацию однонитевых разрывов в ДНК, т.е. напрямую соединяющий ковалентной связью разорванные концы в цепи ДНК (см. **Лигаза (ДНК-лигаза)**).

ПОЛИЭТИЛЕНГЛИКОЛИ. Воскоподобные продукты конденсации оксида этилена и воды, растворимые в воде при нагревании, с общей формулой $HO(CH_2CH_2O)_nH$, т.е. имеющие разную молекулярную массу. В клеточной биологии используются как фузогены в экспериментах по гибридизации (слиянию) клеток в культуре. Синоним – *карбовакс*.

ПОЛИПЕПТИДЫ. От греч. poly – *много* и peptos – *переваренный*. Небольшие белки, содержащие от 6 до 90 аминокислотных остатков.

ПОЛИПРЕНОЛЫ. От греч. poly – *много* и преноидные соединения. Близкие к стеролам соединения, образованные 5-углеродными изопреноидными звеньями (единицами), содержащиеся в высокой концентрации в некоторых растениях, в частности, в хвойных. К полипреноидам относятся каучук, камфора, жирорастворимые витамины A, D, E и K, провитамин A *каротин*, убихинон. У животных присутствуют в гипофизе и негроидной субстанции («чёрном веществе») головного мозга. Считаются перспективными биохимическими факторами для применения в комплексной терапии старения. Синоним – полипреноиды.

ПОЛИУРОНИДЫ. От греч. poly – *много* и uron – *моча* и eidos – *сходство*. Общее название *уроновых* кислот*, входящих в состав пектиновых веществ некоторых растительных слизей и других сложных полисахаридов у растений (см. также **Глюкуроновая (D-глюкуроновая) кислота**).

*Уроновые кислоты образуются при окислении у моносахаридов первичной спиртовой группы с превращением её в карбоксил (карбоксильную группу –COOH). В результате из глюкозы образуется *глюкуроновая* кислота, из галактозы – *галактуроновая*, а из маннозы – *маннуроновая* кислота.

ПОРФИРИНЫ. От греч. porphyreos – *пурпурный*. Широко распространённые в природе пигменты, состоящие из четырёх пиррольных колец, объединённых в циклическую структуру. Порфирины в качестве простетической группы (в виде порфиринового кольца) входят в состав белков-хромопротеидов. К таким белкам относятся: 1. Гемоглобины, миоглобин (содержат *гем*)* и гемоцианин**. 2. Каталаза и пероксидаза (содержат *гемин*)***. 3. Цитохромы *a* (содержит *цитогемин*), *b* и *c* (содержат *гемин*). 4. Хлоролипопротеиды, в состав которых входят хлорофиллы *a* и *b*****. К порфиринам относятся также жёлчные пигменты.

*Гем содержит Fe^{2+}. **Гем содержит Cu. ***Гемин содержит Fe^{3+}. ****Содержат Mg. Все они относятся к *металлопорфиринам*.

«ПОСАДОЧНЫЕ ПЛОЩАДКИ». В стерической структуре многих регуляторных белков-киназ* и транскрипционных факторов обнаружены специальные сайты для связывания с нужными молекулами – «посадочные площадки», или docking grooves, где docking – *производить стыковку*, *ставить в док*, *т.е. на место* и grooves – *канавка*, *желобок*, *прорез*, *паз*.

*В частности, ERKs, JNK и p38.

ПРЕАЛЬБУМИН. От лат. prae – *перед* и albumen (albuminis) – *белок*. Белок альбуминовой фракции плазмы крови, способный транспортировать гормон *тироксин* и его метаболит *йодтиронин*. Синоним – *транстиретин*.

ПРЕГНАН. От лат. praegnas – *беременность*. Углевод, из которого синтезируется ряд физиологически активных веществ: 1) прогестеронов; 2) некоторых адренокортикоидов; 3) прегнановых спиртов и кетонов.

ПРЕГНЕНОЛОН. Общий предшественник всех кортикостероидов, образующийся из холестерола (холестерина). Из прегненолона образуются прогестерон и 17α-гидроксипрегненолон, из которых образуются андрогены, а из прогестерона через 17α-гидроксипрогестерон → 11-дезоксикортизол → кортизол. Из прогестерона через ряд превращений (11-дезоксикортикостерон → кортикостерон → 18-гидроксикортетикотерон → альдостерон). Образование альдостерона стимулирует ангиотензин II, а кортизола АКТГ.

16-дегидропрегненолон (16-D) – действующее начало многих пероральных противозачаточных средств. Содержится в диком ямсе. Определённые виды паслёна (Solanum) содержат *соласодин*, который легко можно превратить в 16-D.

ПРЕДНИЗОЛОН. Синтетический (дегидрированный) аналог кортизола с аналогичным действием, использующийся в клинической практике как противовоспалительное средство.

ПРЕНИЛИРОВАНИЕ БЕЛКОВ. Присоединение к белкам пренильных остатков* (связывание их с фарнезолом (C_{15}) или геранил-гераниолом (C_{20})), которые служат мембранными липидными якорями. Например, якорь белка Rab** (мономерной ГТФазы), расположенный на С-конце молекулы, состоит из двух прениловых (геранил-гераниловых) цепей, которые закрепляют белок на мембране.

*Остатки изопреноидов.

**Ras-подобные Rab ГТФазы (Rab-GAP, стимулирующая гидролиз ГТФ), название которых произведено от англ. rat brain – *мозг крысы*. Белки впервые были обнаружены, как гомологи ГТФаз дрожжей Ypt1p, при скрининге кДНК-библиотек головного мозга крысы. Белок Rab участвует в процессах везикулярного транспорта из ЭПР в аппарат Гольджи, а также в самом аппарате Гольджи.

ПРЕСЕНИЛИНЫ. От лат. prae – *пре*, *перед* и senilis (senex) – *старческий*. Родственные гены (*presenilin* 1 и 2), кодирующие белки, служащие составной частью аспартильной протеазы-секретазы-γ (гамма-секретазы), участвующей в образовании избыточных количеств опасного пептида *бета-амилоида* (А-бета), образующего растворимые комплексы и филаменты, в свою очередь, участвующие в формировании на нейронах амилоидных бляшек и запускающих каскад процессов, приводящих к изменению *тау-белков* (τ-белков) локализованных внутри нейронов (см. **Бета-амилоид** и **Секретазы**, **Тау-белки**).

ПРЕФАБРИКАЦИЯ. От лат. prae – *пре*, *перед* и fabricatus – *изготовленный*. Формообразование тканей со специально заданными свойствами на основе биодеградируемых материалов (см. со-

ответствующую статью) для пластической регенеративной (реконструктивной) медицины. Технологии префабрикации позволили воссоздать зрелую хрящевую ткань в виде ушной раковины человека из хондробластов крысы.

ПРЕЦЕССИЯ*. От лат. praecessio – *предваряю*. 1. Ускоренное продвижение половых хромосом к полюсам клетки по сравнению с аутосомами в процессе митоза (в анафазе). Синоним – *гетерокинез* хромосом.

*Термин предложен американским цитологом Вильсоном (E.B. Wilson, 1928).

2. Неоднозначное спаривание между основаниями (в кодоне и антикодоне) двойной цепи ДНК, в противоположность нормальному спариванию Уотсона – Крика. Прецессионные пары возникают между необычными основаниями, например, между гипоксантином и аденином, урацилом и цитозином, урацилом и гуанином.

ПРЕЦИПИТАЦИЯ. От лат. praecipitatio – *стремительное падение* < praecipito – *низвергать, сбрасывать*. Процесс образования химического осадка (*преципитата*), возникающего за счёт склеивания частиц.

ПРИОНЫ*. От лат. prior – *более ранний*, *предшествующий* и греч. protein – *белок*. 1. Инфекционные агенты белковой природы. Ведут себя как наследуемые признаки, хотя и не связаны с нуклеиновыми кислотами. К прионам относятся, например, агент PRP^{sr}, вызывающий скрепи овец** и бычий губчатый энцефалит, а также фактор Psi, ответственный за особое наследственное состояние дрожжевых клеток. 2. Деформированные и очень устойчивые к изменению своей конформации версии некоторых обычных белков, присутствующих в нервных клетках в норме. Прионы, меняя конформацию обычных белков, запускают цепную реакцию, в результате которой происходит слипание друг с другом молекул белков с изменённой конформацией и накопление в нервных клетках нерастворимых белковых агрегатов, приводящих нейроны к гибели. Индуцированная прионами гибель нейронов имеет место не только при экзотических патологиях, таких как болезнь куру-куру*** и болезнь Крейтцфельдта – Якоба или при коровьем бешенстве (бычьем губчатом энцефалите), но и, возможно, при широко распространённых нейродегенеративных заболеваниях, таких как болезни Паркинсона и Альцгеймера. Возможно, что прионный механизм патогенеза лежит также в основе болезни Лу Герига и травматических энцефалопатий боксёров и футболистов (см. **Болезнь Крейтцфельдта – Якоба (БКЯ)** и **Болезнь Лу Герига** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**).

Следует отметить, что прионоподобное поведение белков – явление довольно распространённое в биологическом мире и необязательно связанное с патологиями. Так, обнаружено, что некоторые белки грибов обеспечивают клеткам выживание, используя прионоподобную стратегию. А исследователи из Колумбийского университета продвигают необычную идею, согласно которой прионоподобное поведение некоторых белков стабилизирует связи между нейронами («закрепляет» определённые участки нервных сетей), тем самым обеспечивая механизмы долговременной памяти. Прионоподобное поведение и прионные домены в структуре обнаруживаются и у некоторых белков, вовлечённых в процессы регуляции экспрессии генов (эти белки меняют свою структуру по образу других подобных им молекул). Например, прионные домены присутствуют в белках *hnRNPA1* и *hnRNPA2B1*, мутации в которых могут вызывать поражения нервной, мышечной и костной систем.

*Стенли Прузинер (Stanley Prusiner) из Калифорнийского университета в Сан-Франциско в 1980-х гг. определил возбудителя «почесухи», а для обозначения белковых инфекционных агентов, вызывающих «губчатую нейродегенерацию» мозга, ввёл термин «прионы». (За открытие прионов Стенли Прузинер в 1997 г. получил Нобелевскую премию.) В настоящее время термином «прионы» обозначают любые белки, «навязывающие» свою конформацию другим таким же белкам, которые необязательно становятся патогенными агентами.

**Заразное смертельное заболевание овец с длительным инкубационным периодом, названное также «*почесухой*» (больные овцы до крови расчёсывают о загоны шкуру). Заболевание известно в Европе с XVIII в.

***Прогрессирующее нейродегенеративное заболевание мозга, заканчивающееся смертью. Было распространено среди папуасов Папуа-Новой Гвинеи (народ форе), которые практиковали ритуальный каннибализм.

ПРОГАПТОНЫ (Prohaptona). От греч. pro – *перед*, aptein (hapto) – *хватать*, *схватывать*. Химическое охотничье оружие – ядовитые вещества телергоны, служащие некоторым животным для обездвиживания или убийства добычи (см. также **Офидиотоксины** и **Телергоны**).

ПРОГЕСТАГЕНЫ. От греч. pro – *перед*, gesto* (gero) – *носить*, *нести* и genan – *порождать*. Гормоны, обладающие активностью прогестерона *(гормоны беременности)*, в том числе синтетическое производное тестостерона.

**Гестия* – богиня домашнего очага у древних греков (аналог древне-римской Весты).

ПРОГЕСТЕРОН. От греч. pro – *перед*, gesto – *носить*, *нести*. 4-прегнен-3,20- дион. Антиэстрогенный стероидный гормон, вырабатываемый жёлтым телом (*corpus luteum*) яичника (синтезируется клетками лопнувшего фолликула). Относится к группе *гестагенов*. Готовит слизистую оболочку матки к восприятию оплодотворённой яйцеклетки (раннего эмбриона). После внедрения плода в мат-

ку и образования плаценты начинает также синтезироваться в последней, обеспечивая нормальное течение беременности (из-за чего и получил своё название). В клинической практике используется для нормализации менструального цикла. Синонимы: *лютеогормон*, *лютеостерон*, *прогестин*, *гормон жёлтого тела*.

Прогестерон вырабатывается в избытке при *лютеомах* (опухолях яичника, возникающих из клеток фолликула). У женщин опухоль приводит к маскулинизации, проявляющейся аменореей, гипертрихозом и увеличением размеров клитора.

ПРОГЕСТИН. От греч. pro – *перед*, gesto – *носить*, *нести*. 1. Гормон жёлтого тела. 2. Синтетические гормоны, обладающие свойствами прогестерона и применяемые для сохранения беременности. *Прогестины* маскулинизируют женский плод, что часто приводит к рождению девочек, напоминающих мальчиков-сорванцов.

ПРОЗАК. Психотропный препарат, подавляющий обратное всасывание серотонина в синапсах. Способен инициировать нейрогенез.

ПРОЗЕРИН. Препарат, обладающий антихолинэстеразным действием (см. **Физостигмин**).

ПРОКОЛЛАГЕН. От греч. pro – *перед* и «коллаген». «Незрелая» форма молекулы коллагена, на N- и С-концах которой присутствуют аминокислотные последовательности, предотвращающие полимеризацию.

ПРОЛАКТИН. От греч. pro – *перед* и лат. lactatio < lac – *молоко*. Тропный гормон аденогипофиза (передней доли), стимулирующий рост молочных желёз (пролиферацию клеток)* во время беременности и продукцию молока после родов у женщин, а у мужчин – сперматогенез. Синонимы: *лактогенный гормон*, *лактотропин*, англ. PRL.

У животных и птиц пролактин является внутренним фактором, определяющим поведение (запускающим определённую программу поведения). Так, например, у голубей он пробуждает инстинкт заботы о потомстве, а у кур-несушек вызывает кудахтанье.

*Особенно в присутствии инсулина.

ПРОЛАКТОЛИБЕРИН. От греч. pro – *перед*, лат. lactatio – *молоко*, liber – *свободный* и prote(in) – *белок*. Нейрогормон гипоталамуса (рилизинг-фактор), стимулирующий выработку пролактина передней долей гипофиза. Синоним – *пролактин-высвобождающий гормон*.

ПРОЛАМИНЫ. От лат. prolatio – *откладывание* и «амины»*. Простые белки растительного происхождения, запасаемые исключительно в семенах самых разнообразных злаков. Хорошо изученные следующие проламины: *глиадин* из семян пшеницы и ржи, *гордеин* из семян ячменя, *зеин* из семян кукурузы (от zea – *кукуруза*), *авенин* из семян овса и *каферин* из семян сорго (см. также **Целиакия** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**).

*Согласно второй версии название дано из-за того, что при гидролизе дают значительные количества аминокислоты *пролина* и аммиачного азота. При гидролизе проламинов образуется также много глютаминовой кислоты.

ПРОНАЗА. От лат. pronum – *спуск*, *тяготение вниз* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Сильный протеолитический фермент.

ПРОСТАГЛАНДИНЫ (PGE_2, $PGF_{2\alpha}$, PGD_2.). От греч. prostates – «*стоящая впереди*» (предстательная железа, простата*) и лат. glandulla – *железа* < glans – *жёлудь*. Биологически активные гормоноподобные вещества (*простаноиды*), относящиеся с химической точки зрения к *эйкозаноидам* (производным арахидоновой кислоты; образуются в ходе циклооксигеназной реакции последней**). Обладают вазодиляторными свойствами, инициируют боль и воспаление (см. **Эйкозаноиды** и **Лейкотриены**).

*Название получили из-за того, что впервые были обнаружены в предстательной железе, хотя присутствуют во всех органах.

Физиологическим стимулом образования простагландинов служат адреналин, ангиотензин II и брадикинин. Патологические стимулы – любой процесс, приводящий к обмену фосфолипидов, повреждающий мембраны и вызывающий ишемию (см. **Меллитин).

ПРОСТАЦИКЛИНЫ (PGI_2). Биологически активные вещества, с химической точки зрения относящиеся к *эйкозаноидам*. Как и простагландины, образуются из арахидоновой (эйкозотетраеновой) кислоты через стадию образования циклических эндопероксидов под действием циклооксигеназы (откуда и получили своё название). Преимущественно локализуются в клетках эндотелия. Обладают вазодиляторным действием и тормозят агрегацию тромбоцитов (см. **Простагландины**).

ПРОСТЕТИЧЕСКИЕ ГРУППЫ. От лат. prostiti – *быть выставленным*. Небелковые группы ферментов, прочно соединённые с белком-ферментом, в отличие от *кофакторов*, которые ассоциируются со своими *коферментами* (белками-ферментами) только во время реакции. К простетическим группам относится, например, гем в гемоглобине.

ПРОТАМИНЫ (Protamines, P). От греч. protos – *первый* (протеины) и амины. Разнородное семейство небольших простых белков основного характера с мол. массой 4–12 kDa (например, у лосося 32, а человека 50–57 аминокислотных остатков), отличающихся высоким содержанием аргинина (у человека до 48 %) и бо́льшим ограничением аминокислотного состава по сравнению с гистонами. Протамины содержат и другие основные аминокислоты – лизин и гистидин, а также остатки цистеина, способные образовывать дисульфидные «мосты», связывающие вместе разные молекулы.

Протамины являются основными белковыми компонентами хроматина спермы у многих беспозвоночных и позвоночных животных (замещают гистоны постоянно или временно) (см. **Переходные белки**). В ходе сперматогенеза протамины образуют комплексы с ДНК и обеспечивают очень плотную упаковку гаплоидного набора хромосом в объёме ядра сперматозоида, составляющего всего 5 % от объёма ядра соматической клетки. Типичные представители протаминов – *клупеин**, содержащийся в молоках сельди, и *сальмин*** из спермы лосося. Нативные протамины существуют в виде растворимых солей.

В клинической практике *протамины* используются как антидоты природного антикоагулянта *гепарина* (см. **Гепарин**). В течение длительного времени протамины использовались также как стабилизаторы инсулина в препаратах пролонгированных форм протамин-инсулинов. В настоящее время эти препараты больше не выпускают из-за их высокой способности вызывать инсулинорезистентность (протамины также снижают сердечный выброс, вызывают вазоконстрикцию сосудов лёгких, тромбоцитопению и могут приводить к анафилаксии).

*От лат. clupea – систематическое название рода рыб семейства сельдёвых (*сельди*), например, сельдь восточная (Clupea pallasi) и *рыба бешенка* (Clupea alosa).

**От лат. salmo – *лосось*.

ПРОТЕАЗЫ. От греч. protos – *первый* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Ферменты-гидролазы, разрушающие пептидные связи в белках и полипептидах (протеолитические ферменты). Могут действовать как эндо-, так и экзопептидазы. Примеры протеаз: трипсин, панкреатин (очищенный*), пепсин, папаин, эластаза, коллагеназа.

*Неочищенный панкреатин содержит также дезоксирибонуклеазу.

ПРОТЕИДЫ. От греч. protos – *первый* (протеины) и eidos – *сходство*. Белки, в которых присутствуют небелковые (простетические) группы.

ПРОТЕИНДИСУЛЬФИДИЗОМЕРАЗА (PDI). Представитель семейства ферментов, контролирующих образование дисульфидных мостиков в белках в процессе их созревания. Белок относится к постоянным компонентам полостей ЭПР и обладает высоким сродством к ионам кальция (Ca^{2+}). Содержит два тиоредоксиновых домена, восстанавливающих серу, и способствующих правильному образованию дисульфидных связей (мостиков) в белках, созревающих в полостях ЭПР. Синоним – *дисульфидизомераза*.

ПРОТЕИНКИНАЗЫ. От греч. греч. protos – *первый* (протеины), kinema – *движение* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Ферменты, модифицирующие белки фосфорилированием (ковалентным присоединением ортофосфата при участии АТР с образованием ADP) по остаткам серина, треонина и тирозина. Противоположное действие оказывают *фосфатазы*.

ПРОТЕИНОИДЫ. От греч. protos – *первый* и eidos – *сходство*. Нерастворимые фибриллярные белки, входящие в состав волос, рогов, копыт (кератин) и шёлка (фиброин). Характерной особенностью протеиноидов является высокое содержание серы.

ПРОТЕИНЫ*. От греч. protos (proteios) – *занимающий первое место*, *первичный*. Белки, состоящие только из аминокислотных остатков (простые белки). В белках аминокислотные остатки соединены друг с другом пептидной связью.

*Название было дано в 1838 г. голландским биохимиком Жераром Мюльдером, который сформулировал свою теорию протеина. Мюльдер писал: «Без сомнения это наиболее существенный из известных компонентов живой материи и, повидимому, жизнь без него была бы невозможна. Поэтому это вещество должно быть названо *протеином*».

ПРОТЕОГЛИКАНЫ*. От греч. protos (proteios) – *занимающий первое место*, *первый* и glykys – *сладкий*. Разнообразные по размеру и составу белки внеклеточного матрикса (ВКМ), в том числе матрикса соединительной ткани, с которыми через остатки серина и аспарагина связаны гликозоаминогликаны (ГАГ) – полимеры, состоящие из линейных цепей повторяющихся остатков дисахаридов (см. **Гликозоаминогликаны**). Другими словами, протеогликаны – это цепи ГАГ, связанные с «коровым» белком. Поэтому протеогликаны отличаются от *гликопротеинов* типом и расположением сахарных остатков, присоединённых к молекулам белков. Во всех протеогликанах к остатку серина первым присоединяется «соединительный трисахарид», состоящий из ксилозы и двух остатков галактозы. Протеогликаны образуют внеклеточные гидратированные гели с порами различных размеров (что позволяет тканям противостоять силам сжатия) и участвуют в межклеточной сигнализации, связывая факторы роста, а также другие секретируемые белки, например протеазы, изменяя их активность. К протеогликанам ВКМ относятся *агрекан* и *декорин*, а два других – *глипикан* и *синдекан* входят в состав клеточной мембраны, где они играют также роль рецепторных молекул (см. **Агрекан** и **Декорин**, а также **Глипикан** и **Синдекан** в разделе **«Клеточная биология»**).

Синоним – *мукопротеины* (белки, соединенные с *мукополисахаридами*).

*Название «протео» получили из-за того, что содержат полипептидную (белковую) сердцевину (кор), к которой присоединены сложные сахара *гликаны*.

ПРОТЕОЛИЗ. От греч. protos – *первый* и lysis – *растворение*. Ферментативный распад белков (деградация) до пептидов и аминокислот. Раз-

личают *внутриклеточный протеолиз*, происходящий при участии лизосом и протеасом, и *протеолиз в пищеварительном тракте*, протекающий в желудке и тонком кишечнике при участии пищеварительных ферментов-протеаз. Существует также *автопротеолиз* (автокаталитический протеолиз), при котором белок в определённых условиях самостоятельно отщепляет от себя часть аминокислот.

ПРОТОВЕРАТРИН. От греч. protos – *первый* и названия чемерицы (*Veratrum*) из семейства лилейных (*Liliacaeae*). Алкалоид, поражающий центральную нервную систему. В чемерице также содержится *протовератридин* и ряд других алкалоидов.

ПРОТОКСИН От греч. protos – *первый*, *первичный* и toxikon – *яд*, *токсин*. Белок, синтезируемый *Bacillus thuruingiensis*, токсичный для многих насекомых, особенно растительноядных, но безвредный для млекопитающих. В кишечнике насекомых превращается в активный *дельта-токсин*. Ген протоксина используется для создания трансгенных растений, не поедаемых насекомыми. Так, например, был создан картофель, устойчивый против колорадского жука.

ПРОТРОМБИН. От греч. pro – *перед* и thrombos – *сгусток* и prote(in) – *белок*. Гликопротеин плазмы крови (около 20 мг/100 мл), превращающийся в присутствии тромбопластина и ионов кальция в тромбин (см. **Тромбин**). Образуется и запасается паренхиматозными клетками печени. Синоним – *фактор II*.

ПСИХОМИМЕТИКИ. От греч. psyche – *душа* и mimetos – *подражать*. К ним относятся в основном вещества (яды), блокирующие М-холинорецепторы головного мозга, что приводит к затруднению или извращению передачи импульсов в центральных холинергических структурах.

ПСОРАЛЕНЫ (Psoralens). От фр. psora – *зуд* и лат. leno – *посредник*. Фоточувствительные химические вещества (фотосенсибилизаторы), содержащиеся в некоторых фруктах и зерновых культурах. Активированные солнечным светом псоралены могут связываться с ДНК и убивать делящиеся клетки. Используются для лечения кожных заболеваний уже в течение нескольких тысячелетий в восточной медицине (Индия, Египет).

ПСОРИАЗИН. От фр. psora – *зуд* (псориаз, изъязвления) и prote(in) – *белок*. Белок, присутствующий в моче при раке мочевого пузыря (ранний маркёр заболевания).

ПТЕРИНЫ. От греч. pteron – *крыло*, *перо*. Гетероциклические азотсодержащие соединения. Входят в состав пигментов глаз и крыльев насекомых.

ПТЕРОПТЕРИН. Химическое соединение, сходное по строению с фолиевой кислотой, но содержащее три остатка глютаминовой кислоты (см. **Фолиевая кислота)**. Синоним – *птероилтриглутаминовая кислота*.

ПТОМАИНЫ. От греч. ptoma – *падаль*. Токсичные соединения (амины), образующиеся при бактериальном разложении белков (трупный яд). Синоним – *птоматины*.

ПУРИНЫ. От лат. purus – *чистый*. Органические азотсодержащие вещества (азотистые основания*, такие как *аденозин*, *гуанозин*, *ксантин* и *гипоксантин*), входящие в состав нуклеиновых кислот в виде нуклеотидов. Пуриновые нуклеотиды служат не только мономерами для синтеза нуклеиновых кислот, но и являются компонентами ряда ферментов, таких как ФАД, НАД и НАДФ, а также играют роль вторичных внутриклеточных посредников (мессенджеров). К последним относятся циклические нуклеотиды цАМФ и цГМФ. Наконец, к пуриновым производным относятся конечные продукты пуринового обмена веществ, например, *мочевая кислота* у животных, избыточное накопление которой в тканях и суставах у человека приводит к *подагре* (мочекислому диатезу), и *кофеин*, и *теобромин* у растений.

*Интересно отметить, что азотистые основания (пурины и пиримидины) обнаружены в метеоритах, возраст которых больше 4,5 млрд лет (т.е. больше возраста Земли).

ПУРОМИЦИН. От названия азотистых оснований «пурины» и греч. mykes – *гриб*. Антибиотик, подавляющий биосинтез белка на всех типах рибосом (прокариотических и эукариотических). Представляет собой структурный аналог 3′-концевого участка тирозил-тРНК. Поэтому, имитируя аминоацил-тРНК, препятствует образованию пептидной цепи, в результате чего происходит освобождение незавершённых цепей с присоединённой молекулой пуромицина (преждевременная терминация элонгации – освобождение полипептидных цепей до их окончательного образования на рибосомах). Другими словами, пуромицин, конкурируя с молекулами аминоацил-тРНК за акцепторный участок на рибосоме (участок связывания А), включается в С-концевое положение растущей полипептидной цепи. Действие пуромицина частично обратимо под влиянием гормонов щитовидной железы.

ПУТРЕСЦИН. От лат. putresco – *гнить* (putrescibilis – *подверженный гниению*, *тлению*). Биогенный амин – 1,4-диаминобутан. Продукт декарбоксилирования орнитина (продукт бактериального гниения в толстом кишечнике). Является мономером полиаминов *спермина* и *спермидина* при их синтезе в тканях млекопитающих.

РАПАМИЦИН*. Противогрибковое бактериальное вещество** (метаболит, обладающий фунгицидным действием). Относится к макроциклическим лактонам. Первоначально *рапамицин* предполагали использовать для борьбы с дрожжевыми инфекциями, но затем в опытах на культурах клеток млекопитающих было обнаружено, что он обладает способностью ингибировать про-

лиферацию иммуннокомпетентных клеток, способствуя приживлению трансплантатов, а также подавлять рост злокачественных опухолей. Но главное, на разных биологических объектах продемонстрирована способность *рапамицина* увеличивать максимально возможную для данного вида продолжительность жизни, что сразу сделало его предметом пристального интереса геронтологов. Исследование механизма действия рапамицина показало, что он, связываясь с белком FKB12, ингибирует активность серин-треониновой протеинкиназы, которую назвали «*мишенью рапамицина*», или белком TOR***. TOR-киназы эукариотов относятся к семейству фосфатидилинозитолкиназ PIKK. Их С-конец похож на каталитическую область фосфатидилинозитол-3-киназ (PI3K), а N-конец связывает комплекс FKBP12-рапамицин (см. также **Белок TOR**). Используется в качестве иммуносупрессанта в трансплантологии. Обладает также способностью стимулировать аутофагию, способствующую выживанию клеток в условиях голодания и недостатка кислорода (вспомните роль низкокалорийной диеты в увеличении продолжительности жизни у мышей и дрозофил). Синоним – *сиролимус*.

*Термин образован от названия острова Пасхи, которое на местном наречии звучит как Рапа-Нуи и греч. myces (mycos) – *гриб*.

**Выделено в 1972 г. из бактерий *Streptomyces hygroscopicus*, обнаруженных в почве, привезённой с острова Пасхи экспедицией под руководством профессора из Университета Макгилла (Новая Шотландия, Канада) Стенли Скорина (Stenley Skorina) в 1964 г.

***Аббревиатура от англ. Target of rapamycin – *мишень рапамицина*. TOR играет ключевую роль в регуляции клеточного роста и в энергетическом метаболизме клетки.

РАЦЕМАЗЫ. От лат. racemus – *виноградная кисть*, *гроздь* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Ферменты-*изомеразы* (класс изомераз), катализирующие обратимое превращение стереоизомеров, например, аминокислот.

РАЦЕМАТЫ. От лат. racemus – *виноградная кисть*, *гроздь*. Смеси, содержащие равные количества химических соединений, молекулы которых обладают асимметрией (например, правые и левые изомеры сахаров или аминокислот, называемые также *энантиомерами*) (см. **Энантиомерия**).

РЕАКТИВ ШИФФА*. Клеточный краситель, в состав которого входит розовый краситель *пара-розанилин* (три-(аминофенил)-метан гидрохлорид), использующийся для выявления клеточной ДНК, мукополисахаридов и белков.

*Назван по имени немецкого химика Шиффа (H. Schiff, 1823–1915), работавшего во Флоренции.

РЕАКЦИИ В-ОКИСЛЕНИЯ. Реакции, протекающие в пероксисомах и приводящие к расщеплению жирных кислот на два углеводородных фрагмента с образованием ацетил-кофермента А (CoA) (см. **Пероксисомы** в разделе **«Клеточная биология»**).

РЕВЕРТАЗА. От лат. reversio (англ. reverse) – *обратный* (возврат), *поворот*. Фермент, синтезирующий ДНК на матрице РНК (копирует РНК-последовательность в ДНК-последовательность). Ревертаза открыта в 1970 г. американским учёным Говардом Теминым*, выделившим первые молекулы фермента из оболочки вируса саркомы Рауса (онкогенного вируса), который имеет следующую структуру генома: *gag-pol-env-src*-гены, где ген-*gag* кодирует синтез вирусных группоспецифических антигенов (структурных белков вирусной частицы), ген-*pol* – *обратную транскриптазу*, ген-*env*-синтез гликопротеидов вирусной оболочки (от англ. envelope – *обёртка, оболочка*) и ген-*src* – тирозиновую протеинкиназу, ответственную за трансформацию клеток. Такие РНК-содержащие вирусы теперь называются *ретровирусами*. Эти данные свидетельствовали о том, что генетическая информация в отдельных случаях может передаваться по схеме РНК → ДНК. В геноме человека насчитываются сотни или даже тысячи копий гена ревертазы, который по большому счёту не нужен нашему организму, а нужен только особой группе «эндопаразитов» – *ретровирусам* и *ретротранспозонам* (см. **Обратная транскрипция** и **«Эгоистичная ДНК»** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**). Синонимы: *РНК-зависимая ДНК-полимераза*, *обратная транскриптаза* (reverse transcriptase – RT).

*За открытие ревертазы Говарду Темину (H.M. Temin) и Дэвиду Балтимору (D. Baltimore) в 1975 г. была присуждена Нобелевская премия по химии. Термин «ревертаза» был предложен В.А. Энгельгардтом.

РЕГЕНЕКТИН. От лат. regeneratio – *возрождение* и «лектин». Лектиноподобный белок, образующийся вокруг мышечных клеток у нимфы американского таракана *Periplaneta americana*, экспрессирующийся на поздней стадии восстановительной регенерации после повреждения органов или частей тела (антенн, ног, глаз и т.п.). После окончания процесса регенерации (эпиморфоза) этот лектин исчезает из восстановленных органов. Предполагают, что он играет роль клеточно-специфического «цемента» в регенерирующих органах.

РЕЗВЕРАТРОЛ (ресвератрол). Низкомолекулярный компонент, содержащийся в кожице красного винограда, способный легко проникать в ЦНС и замедлять разрушение повреждённых нейронов, через повышение активности фермента, участвующего в синтезе никотинамиддинуклеотида (НАД). НАД, в свою очередь, регулирует активность белка – продукта сиртуинового гена (SIRT1), повышающего жизнеспособность клеток (и организма в целом) в условиях дефицита пищи, а так-

же проявляющего эффект антистарения (см. **Сиртуины (Sirtuins)**). На мышах с излишней массой обнаружено, что резвератрол оказывает такое же действие на увеличение продолжительности жизни, как и ограничение потребляемых калорий*. Показано также, что *резвератрол*, содержащийся в красном вине, способствует снижению сахара в крови при диабете и обладает противоопухолевыми свойствами.

*К сожалению, *резвератрол* никак не влиял на продолжительность жизни мышей с нормальной массой.

РЕЗЕРПИН. Алкалоид, получаемый из различных видов раувольфии (*Rauwolfia*) семейства кутровых. Применяется в клинической практике как транквилизатор, способствующий снижению артериального давления. Обладает способностью понижать содержание в ЦНС, а также в периферических тканях катехоламинов (симпатина или адреналина) и 5-гидрокситриптамина (серотонина). Синоним – *рауседил*.

РЕЗОЛВАЗА (резольваза). От лат. resolvo – *развязывать*, *освобождать* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Фермент, кодируемый подвижными генетическими элементами – транспозонами. Обеспечивает сайт-специфическую рекомбинацию между двумя транспозонами, представленными прямыми повторами в *коинтегратных* молекулах (см. **Коинтеграт** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**).

РЕКОВЕРИН. От лат. приставки re, означающей обратное действие и англ. cover – то, что *покрывает*, *охватывает*. Кальций-связывающий белок зрительной системы. Функционирует на стадии релаксации, возникающей после стадии возбуждения фотонами света рецепторных клеток глаза.

РЕКОМБИНАЗА. От лат. re – *снова*, combinatio – *соединение* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Фермент, катализирующий процесс гомологичной рекомбинации (реакции обмена нитями между гомологичными молекулами ДНК). Способен вырезать генетический материал, содержащийся в непосредственном окружении гена, кодирующего рекомбиназу. Считается перспективным для удаления потенциально опасных генов, использующихся для получения индуцированных плюрипотентных стволовых клеток (iPS cells) (см. **Стволовые инициированные (индуцированные) клетки** в разделе **«Клеточная биология»**). У *E. coli* таким ферментом является белок RecA; он осуществляет центральную стадию процесса рекомбинации – *распознавание гомологии* и обмен нитями между молекулами ДНК. Активной формой белка является волокно, состоящее из множества *мономерных* идентичных субъединиц RecA. Процесс обмена нитями между молекулами ДНК происходит как ряд последовательных взаимодействий нитей ДНК между собой и разными центрами внутри белкового волокна RecA (см. также **Рекомбинация гомологичная (гомологическая)** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**).

РЕЛАКСАЗА. От лат. relaxatio – *ослабление*, *разрядка* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Фермент, разрезающий одну из цепей высокоспирализованной ДНК и обеспечивающий релаксирование (раскручивание) ДНК. При этом релаксаза удерживает образующийся 5′-конец.

РЕНАТУРАЦИЯ. От лат. re-natus – *рождаться опять*, *вновь появляться* (re – *возобновление* и natura – *природа*). Буквально: *возрождение*. 1. Восстановление нативной структуры белка. 2. Ассоциация (реассоциация) денатурированных одиночных цепей ДНК, образующих в результате снова двойную спираль (см. **Денатурация**).

РЕНИН. От лат. ren (renis) – *почка* (греч. nephron, англ. kidney) и prote(in) – *белок*. Протеолитический фермент (аспартил-протеиназа), образующийся в юкстагломерулярном комплексе почек* и превращающий *гипертензиноген* (ангиотензиноген)* плазмы крови в активный декапептид *ангиотензин* I и тем самым повышающий внутрипочечное и артериальное давление (см. **Ангиотензин I** и **Тканевые гормоны**).

*В ответ на уменьшение кровенаполнения клубочковых альвеол и повышение концентрации ионов натрия в дистальных отделах нефронов.

**Синтезирующийся в печени гликопротеин плазмы крови из фракции α_2-глобулинов.

РЕННИН. От лат. re-neo – *распускать пряжу*. Протеаза желудочного сока, вырабатывающаяся главным образом у младенцев. Способствует переходу казеина в параказеин (процесс свёртывания молока) при оптимуме pH 6,0–6,5. Синонимы: *химозин*, *сычужный фермент* (у молодых животных). Под названием препарат *реннет* протеаза используется в сыроделии.

РЕПЛИКАЗА. От лат. replicare – *отражать* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Общее название ферментов-полимераз, синтезирующих дочерние копии ДНК или РНК-последовательностей. К репликазам относятся ДНК-полимеразы (синтезирует ДНК на ДНК-матрице), РНК-полимеразы (синтезируют РНК на ДНК-матрице) и ревертазы (синтезируют ДНК на РНК-матрице).

РЕПРЕССИБЕЛЬНЫЕ ФЕРМЕНТЫ. От лат. repressor – *сдерживающий* и англ. able – *способный*. Ферменты, скорость образования которых снижается при накоплении определённых метаболитов. Синоним – *репрессируемые ферменты*.

РЕСТРИКТАЗЫ. От лат. restrictio – *ограничение* < restrictus (restrictum) – *тесный*, *узкий*, *сжатый* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. В буквальном смысле «ограничиваю-

щие ферменты»*. Эндодезоксинуклеазы (эндонуклеазы), участвующие в специфическом разрезании по определённым сайтам обеих цепей в молекулах ДНК. Узнают короткие последовательности нуклеотидов в ДНК (обычно 4–7 членную последовательность)** и разрезают их в месте связывания с тотальной ДНК или в другом месте (зависит от типа фермента). Важным условием активности рестриктаз является отсутствие метилирования в сайтах связывания***. Рестриктазы – это главный молекулярный инструмент в генной инженерии. Рестриктазы именуют по названию бактерий, которые являются их источником. Например, первая из примерно 400 известных в настоящее время рестриктаз была выделена Х. Смитом из *Haemophilus influenzae* и получила обозначение *Hin*dIII, где буква d означает штамм (штамм R_d), а римская цифра – порядковый номер в ряду аналогичных ферментов. Синонимы: *ферменты рестрикции, эндонуклеазы рестрикции*.

*В 1959–1962 гг. швейцарский генетик Вернер Арбер с сотрудниками обнаружил ферменты, которые ограничивают размножение фаговой ДНК в бактериях путём её специфической деградации, а в 1969 г. высказал предположение о возможности их использования для конструирования гибридных молекул ДНК. За открытие ферментов рестрикции и их применение в молекулярной генетике В. Арбер (W. Arber), Д. Натанс (D. Nathans) и Х. Смит (H. Smith) получили в 1978 г. Нобелевскую премию.

**Например, рестриктаза EcoRI, выделенная из *E. coli* RY13, разрезает с образованием липких концов гексамерный палиндромный сайт

G↓AATTC
CTTAA↑G.

Рестриктазы используют для диагностики некоторых заболеваний, вызванных точковыми мутациями, которые приводят к появлению новых или исчезновению старых сайтов рестрикции (меняют число сайтов рестрикции). Например, в случае серповидноклеточной анемии (S-анемии) точковая мутация в ß-глобиновом гене приводит к исчезновению сайта, узнаваемого рестриктазой *Mst II*, в результате появляются более длинные рестрикционные фрагменты, по которым и выявляют носителей дефектного гена или больных S-анемией.

***Рестриктазы присутствуют только в тех клетках, где есть и сайт-специфические метилазы.

РЕТИНАЛЬ. От лат. retina – *сетка*. Светочувствительный каротиноид из группы ретиноидов, интегрированный в процесс зрительного восприятия в сетчатой оболочке глаза (ретине) (см. **Ретинол** и **Родопсин**).

РЕТИНОИДЫ. От лат. retina – *сетка* и греч. eidos – *сходство*. Большая группа липофильных молекул, структурно сходных с витамином А и с витамином D.

РЕТИНОЛ. От лат. retina – *сетка* и oleum – *масло*. Жирорастворимый *витамин А** (A_1, A_2, A_3) – предшественник группы ретиноидов, в которую входят *ретиналь* и *ретиноевая кислота***. Образуется при окислительном расщеплении ß-каротина (провитамина А). Источниками витамина А являются только продукты животного происхождения, в то время как *каротиноиды* содержатся в растительных продуктах. Некоторые формы ретинола могут сохраняться в жировых тканях в течение длительного времени (1–3 года) после употребления. Синоним – *аксерофтол*.

*При недостатке витамина А возникает нарушение сумеречного зрения (так называемая «куриная слепота»)***, ксерофтальмия, а у детей наблюдается ещё и нарушение роста. Поэтому витамин А часто называют «витамином роста». Избыточный приём витамина А беременными женщинами способен вызывать врождённые аномалии у плода (см. **Аккутан**).

**Играет роль фактора роста.

***У куриц из-за низкого содержания в сетчатке глаза зрительных элементов (палочек и колбочек) отсутствует зрение в темноте, из-за чего и было дано название болезни, характеризующейся недостаточностью сумеречного зрения при дефиците витамина А.

РЕФЛЕКТИН. От лат. reflecxio (reflexus) – *отражение* и prote(in) – *белок*. Белок, продуцируемый клетками *иридофорами* кожи кальмара. Служит животному для создания и изменения цвета тела, например, с целью маскировки или в качестве средства коммуникации (при половом взаимодействии, демонстрации агрессии) (см. **Иридофоры** в разделе **«Клеточная биология»**). Молекулы этого белка образуют наночастицы, формирующие стопки пластинок, отражающие определённые цвета. Эти пластинки располагаются между складками мембраны иридофора. При воздействии нейротрансмиттера на мембрану активируется биохимический процесс, нейтрализующий электрический заряд молекул рефлектина, в результате чего белки сближаются, что увеличивает отражательную способность пластинок и изменяет их шаг, приводя к изменению отражённого цвета.

РИБОЗИМЫ. От РНК и греч. enzym – *закваска*, *фермент*. Каталитически активные рибонуклеиновые кислоты (молекулы РНК, обладающие ферментативными свойствами)*, субстратами которых, в первую очередь, служат сами молекулы РНК или нуклеотиды. Другими словами, рибозимы – это ферменты, построенные исключительно из РНК и катализирующие различные биохимические процессы, в том числе и преобразование самой РНК (её разрезание**, сшивание свободных концов и полимеризацию цепи). Только молекула РНК объединяет в себе два фундаментальных свойства – способность к репликации и способность к катализу. Отсюда, *рибозимы* – каталити-

ческие РНК, которые позволяют объяснить многие функции малых ядерных РНК (мяРНК) и мяРНП-частиц в ядре, а также функции рибосом, в которых сборку белков катализируют не только белки, а и рибосомные РНК (см. также **Максизимы**).

Рибозимы рассматривают как своеобразные биохимические реликты, сохранившиеся в процессе эволюции с тех далёких времён, когда белки ещё не приобрели доминирующего значения как главные инструменты биохимических реакций. Рибозимы теоретически можно использовать в терапевтических целях для расщепления определённых мРНК, блокируя тем самым синтез соответствующих белков, хотя практические попытки реализации таких подходов пока оказались неудачными, например, в лечении рака молочной железы на поздней стадии. Синонимы: *РНК-энзимы*, *РНК-катализаторы*.

*Со времени открытия функций нуклеиновых кислот считалось, что молекулы ДНК и РНК сохраняют и переносят генетическую информацию, а белки-ферменты обеспечивают каталитическую активность. Разделение функций у этих классов макромолекул на информационные и каталитические было основным принципом биохимии. И всё же природа всегда сложнее, чем мы думаем. В действительности оказалось, что функции макромолекул могут пересекаться, и понятие *фермент* следует толковать более широко. В 1982 г. Томас Кеч (Чех) (T.R. Cech) и Сидней Альтман (S. Altman), изучая свойства молекул РНК у *Tetrachymena thermophila*, обнаружили, что РНК могут катализировать свой собственный сплайсинг. Такие способные к автокатализу молекулы были названы «рибозимами» (Нобелевская премия 1989 г.).

В связи с открытием каталитических свойств у молекул РНК лауреат Нобелевской премии 1980 г. американский биохимик и биофизик Уолтер Гилберт*** (Gilbert W., p. 1932) написал в 1986 г. в журнале «Nature» следующие слова: «*Вероятно, первой ступенькой в эволюции биологического мира стало появление молекул РНК, которые были способны катализировать процессы сборки самих себя в нуклеотидном бульоне*».

**Такую активность можно использовать для специфического связывания и расщепления транскриптов, образующихся на повреждённых генах. Для этого необходимо вводить в конструкцию рибозима антисмысловые последовательности, комплементарные с мРНК-мишенью. Например, получено лекарственное средство рибозим «Herzyme», которое может расщеплять мРНК *EGF* (мРНК эпидермального фактора роста).

***Осуществил клонирование и введение в геном *E. coli* экспрессирующегося гена, кодирующего инсулин человека (Нобелевская премия была получена совместно с американским биохимиком Полом Бергом и английским биохимиком Фредериком Сенгером, уже обладателем Нобелевской премии 1958 г. за расшифровку структуры молекулы инсулина).

РИБОНУКЛЕАЗА Н. Специфическая нуклеаза, атакующая только РНК в комплексах (гибридах) ДНК/РНК. Кодируется геномом ретровирусов и содержится в их вирионе.

РИБОНУКЛЕАЗЫ. Ферменты, расщепляющие РНК. Подразделяются на ферменты, расщепляющие одно- или двухцепочечные молекулы РНК, а также на *экзонуклеазы* (расщепляющие РНК с концов) или *эндонуклеазы* (расщепляющие молекулы РНК внутри цепочки).

РИБОФЛАВИН. От названия «рибозы» и лат. flavus – *золотисто-жёлтый*. Водорастворимый витамин жёлтого цвета группы B (витамин B_2), которым наиболее богаты дрожжи, печень, почки*. В рибофлавине азотистее основание (6,7-диметил-изоаллоксазин) связано с остатком многоатомного спирта D-рибита, образующегося при восстановлении D-рибозы (откуда и произошло название витамина). Принимает участие в регуляции окислительно-восстановительных процессов и тканевом дыхании. Соединение рибофлавина с фосфорной кислотой называется флавинмононуклеотидом, который является активной группой окислительно-восстановительных ферментов, участвующих в переносе протонов (H^+). Взаимодействуя с АТФ, образует коэнзимы – *флавинаденинмононуклеотид* и *флавинадениндинуклеотид*, которые входят в состав *флавинпротеинов*, таких как, цитохромредуктаза, оксидазы аминокислот, диафораза, глутатионредуктаза, ксантиноксидаза и др. Активируемая рибофлавином пиридоксалькиназа превращает *пиридоксин* в активную форму *пиридоксальфосфат*. Необходим для поддержания нормальной функции глаз, синтеза эритропоэтина и гемоглобина. Синтезируется нормальной кишечной микрофлорой (см. **Флавины**).

*Для промышленного производства рибофлавина используется грибок *Eremothecium ashbyii*, мицелий которого содержит кристаллы витамина.

РИФАМИЦИН. Интеркалирующий, токсичный для эукариотических клеток, цитостатический антибиотик, способный встраиваться в двойную спираль ДНК и тем самым препятствующий репликации и транскрипции.

РИФАМПИЦИН. Ингибитор бактериальной РНК-полимеразы. Как антибиотик используется для лечения туберкулёза. Синоним – *рифампин*.

РИЦИН. От лат. ricinus – *клещ*. Сильный белковый токсин, содержащийся в семенах клещевины* обыкновенной *Ricinus*** *communis*. Обладает ферментативной активностью (одна молекула убивает клетку; необратимо изменяя рибосомы, в результате чего подавляет биосинтез белка). Рицин проявляет своё действие, не раньше чем через 15 часов после попадания в организм, сначала вызывая геморрагии в сетчатке глаза, а затем тяжёлые расстройства кишечника и гемолиз эритроцитов.

Обнаружить присутствие яда в организме потерпевшего не удаётся, поэтому яд использовался как идеальное средство для безнаказанных политических убийств***. В настоящее время рицин используют для получения иммунотоксинов.

*Из них же получают слабительное средство – касторовое масло (в быту – *касторка*), обладающее сильным раздражающим действием на кишечник.

**Название образовано из-за внешнего сходства семян клещевины с восточным клещом.

***Методики были разработаны доктором Г.М. Марановским – своеобразным советским двойником фашистского врача-палача Йозефа Менгеле. Марановским была также разработана «таблетка правды» – препараты КС и КолаС, подавляющие волю человека и развязывающие его язык (см. **Скополамин**).

РИЦИНОЛЕВАЯ КИСЛОТА. От лат. ricinus – *клещ* и oleum – *масло*. Главная составная часть масла клещевины (касторового масла). Образуется путём гидроксилирования олеил-КоА (олеиновой кислоты).

РНК (RNA). Рибонуклеиновая кислота. Важнейшая биологическая молекула, отличающаяся от ДНК сахаром (в сахарофосфатном остове содержится рибоза, откуда и произошло название) и одним основанием (вместо *тимина* – *урацил*)*. РНК-молекула, обладающая множеством функций, от хранения информации (РНК-содержащие вирусы) до катализа (рибозимы). В современных организмах РНК выступает в качестве посредника – транслятора информации, связывающего между собой ДНК и белки. Поэтому такие молекулы РНК называются информационными РНК. Именно такая РНК переводит триплетный код ДНК в последовательности аминокислот в белках в процессе синтеза белка на рибосомах. Но и сами рибосомы образованы несколькими молекулами РНК, создающими опорный остов рибосомы и осуществляющими ферментативные функции. При этом молекулы адаптерных или транспортных РНК (тРНК) буквально вылавливают аминокислоты из цитозоля и доставляют их на рибосомы к месту синтеза полипептидных связей. Практически все основополагающие биологические функции в клетке происходят при участии РНК. Например, репликация ДНК начинается с синтеза коротких «затравочных» РНК – РНКовых праймеров, обеспечивающих для ДНК-полимераз свободный 3′-ОН конец. Кроме того, РНК может служить матрицей для синтеза ДНК (обратная транскрипция) при переносе транспозонов и встраивании в геном ретровирусов, а также при синтезе хромосомных теломер (РНКовая матрица теломеразы). Многие ферменты для активации нуждаются в присутствии небольших молекул РНК. Сама РНК может катализировать собственные преобразования (*процессинг* и *сплайсинг* матричных РНК), а также удлинение своей цепи. В составе сложных молекулярных комплексов – *сплайсосов*, обеспечивающих процесс созревания первичных РНК, присутствуют небольшие молекулы РНК. В настоящее время уже стал общеизвестным факт *переписывания* в различные молекулы РНК практически 80-ти процентов ядерной ДНК в клетках. Кроме того, также общепринято считать, что при зарождении жизни РНК предшествовала ДНК и белкам**.

*Тимин синтезируется из урацила, т.е. РНКовый компонент предшествует ДНКовому.

**За открытие примечательных свойств РНК Томас Сеч (Thomas Cech) и Сидни Альтман (Sidney Altman) в 1989 г. получили Нобелевскую премию.

РНК-ПОЛИМЕРАЗА. Фермент (точнее, «молекулярная машина»), осуществляющий синтез РНК на матрице ДНК (фермент транскрипции, катализирующий синтез мРНК на матрице ДНК). Не нуждается в праймере и не способна исправлять ошибки (не обладает, в отличие от ДНК-полимеразы, 3′→5′ экзонуклеазной активностью), в результате чего синтез РНК идёт с большим числом ошибок, чем синтез ДНК. В то же время сама РНК-полимераза может останавливаться при повреждении ДНК, что служит знаком для включения систем репарации ДНК. Считается, что для перемещения РНК-полимеразы по матрице ДНК не требуется специальных источников энергии, поскольку для этого достаточно тепловых движений молекул. Скорость присоединения нуклеотидов РНК-полимеразой от 10 до 50 в секунду. Регуляция активности РНК-полимеразы осуществляется при участии многочисленных транскрипционных факторов, регуляторных последовательностей ДНК – энхансеров и сайленсеров, а также при участии самой синтезируемой молекулы РНК, которая может сворачиваться определённым образом и взаимодействовать с РНК-полимеразой, ускоряя, замедляя или останавливая процесс транскрипции. Синоним – *ДНК-зависимая РНК-полимераза*.

РОДОПСИН. От греч. rhodon – *розовый* (роза) и opsis – *зрение*. Зрительный пигмент* (пурпур), обеспечивающий чувствительность сетчатки глаза к световым квантам и представляющий собой комплекс ретиналя (*ретинена* – производное витамина А) и белка *опсина* (родопсин – окрашенный пигментом белок – белковый фоторецептор). Окраска *родопсина* обусловлена ретиналем (см. **Ретиналь** и **Бактериородопсин**).

*Комплекс родопсин локализуется в мембранных дисках палочек сетчатки и относится к семейству «серпантинных рецепторов» (см. **Серпантинные рецепторы** в разделе **«Клеточная биология»**).

РУТИН. От лат. rutinus – приготовленный из руты. 3-рамноглюкозид *кверцетина* из группы флавонолов. Содержит сахарный остаток рутинозы (дисахарид глюкозы и рамнозы). Является витамином, использующимся вкупе с аскорбиновой кислотой (препарат аскорутин*) для укрепления

сосудистой стенки (капилляроукрепляющее средство, устраняющее повышенную проницаемость капилляров). Синоним – *рутозид.*

*Используется в комплексной терапии при гемморагическом диатезе, трофических нарушениях и язвах кожи, варикозном расширении вен и хронической венозной недостаточности.

САГАМИЦИН. Аминогликозидный антибиотик, синтезируемый штаммом *Micromonospora sagamicensis*, откуда и получил своё название. Представляет собой продукт метилирования гентамицина $C_{1\alpha}$ (см. **Аминогликозиды**).

САЛИЦИЛОВАЯ КИСЛОТА. От лат. salix (salicis) – *ива.* Орто-оксибензойная кислота – соединение ароматического ряда; обладает антисептическими свойствами. Играет роль растительного гормона, активирующего, наряду с жасмоновой кислотой, системную реакцию растений на заражение патогенами с целью предотвращения последующих атак.

САМОСБОРКА. Термин, отражающий способность внутриклеточных органелл и вирусов самопроизвольно собираться из соответствующих компонентов в функциональные структуры, обладающие энергетически самым выгодным состоянием. Например, бактериальные рибосомы самопроизвольно собираются в функциональные «машинки» из трёх типов рибосомных РНК и 55 отдельных белков. Этапы самосборки (их три) хорошо прослежены с помощью масс-спектрометра на примере 30S малой субъединицы бактериальной рибосомы и занимают в искусственных условиях около 90 минут.

САНТОНИН. Противоглистное средство, содержащееся в соцветиях цитварной полыни, называемых «цитварное семя» (от нем Zitwer < араб. dzatwar).

САПОНИНЫ. От лат. sapo – *мыло.* Одна из групп глюкозидов, дающих при взбалтывании с водой стойкую пену (омыляющиеся глюкозиды).

САПОТОКСИНЫ. От лат. sapo – *мыло* и греч. toxikon – *яд.* Безазотистые (небелковые) омыляющие токсические вещества, содержащиеся в яде некоторых змей, например, *офиотоксин* кобры или *кроталотоксин* гремучей змеи.

САУЗЕРН-БЛОТТИНГ. От англ. southern – *южный* и blotting (blotting paper – *промокательная бумага* < blot – *пятно*, *клякса*). Метод идентификации фрагментов ДНК, основанный на переносе их из агарозного геля на нитроцеллюлозные фильтры, на которых положение искомых молекул ДНК определяют путём гибридизации с соответствующими радиоактивными зондами.

САХАРАЗА. От греч. sakchar < санскр. çarkara – *песок* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Фермент, расщепляющий дисахарид *сахарозу* на глюкозу и фруктозу. Синонимы: *сахароза-α-глюкозидаза*, *инвертаза*.

САХАРОЗА. От греч. sakchar < санскр. çarkara – *песок**. Тростниковый или свекловичный сахар (дисахарид). Сахароза гидролизуется в полости двенадцатиперстной кишки ферментом поджелудочной железы *сахароза-α-глюкозидазой* до глюкозы и фруктозы.

*Отсюда происходит название пустыни Сахара.

СВЕДБЕРГ. Единица Сведберга* – константа седиментации при ультрацентрифугировании; обозначается буквой S. Пропорциональна скорости седиментации (см. **Седиментация**) при данном центробежном ускорении и зависит от молекулярной массы и формы молекулы. Так, эукариотические рибосомы относятся к 80S типу, а прокариотические – 70S типу.

*По имени шведского физико-химика Теодора Сведберга (Theodor Svedberg, 1884–1971), разработавшего седиментационный метод определения молекулярной массы макромолекул (белков). Представил экспериментальные доказательства реальности молекул. Нобелевская премия 1926 г.

СЕДИМЕНТАЦИЯ. От лат. sedimentum – *оседание*. Физико-химический процесс осаждения твёрдых частиц, а также макромолекул, взвешенных в жидкости (или газе), происходящий под действием силы тяжести (или центробежной силы, возникающей при центрифугировании).

СЕКАЛИН. От лат. Secal – *рожь* и prote(in) – *белок*. Белок эндосперма ржи, сходный с глютеном (см. **Глютен**).

СЕКРЕТАЗЫ. От лат. secreto (secretus) – *секрет*, *выделения* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Протеолитические ферменты, содержащие в активном центре остатки двух молекул аспарагиновой кислоты (аспартильные протеиназы). Различают бета- и гамма-секретазы* (β- и γ-секретазы), выступающие в роли «молекулярных ножниц», отщепляющих низкомолекулярные бета-амилоидные пептиды (А-бета)** от крупного трансмембранного белка-предшественника APP (*amiloid-beta-precursor protein*). При болезни Альцгеймера секретазы производят избыточные количества бета-амилоидного белка, который в водной среде вне нейронов тут же образует водорастворимые агрегаты (комплексы) и длинные филаменты, возникающие, в свою очередь, из комплексов. Такие образования нарушают связи между нейронами и губительны для них (см. **Болезнь Альцгеймера** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**).

*Бета-секретаза одним своим концом погружена в плазматическую мембрану и присутствует в больших количествах в нейронах головного мозга. Гамма-секретаза представляет собой полностью интегральный гетеромультисубъединичный комплекс, «вшитый» в клеточную мембрану, в состав которого входят несколько молекул белка, кодируемого геном *пресинилином*, объединённых с двумя другими погружёнными в мембрану белками. Гамма-секретаза играет важную роль в созревании стволовых клеток в костном мозге и в клеточ-

ной дифференцировке в различных тканях. Наконец, гамма-секретаза расщепляет *Notch*-рецептор (от англ. notch – *зарубка*, *метка*), в результате чего сегмент белка попадает внутрь клетки в качестве *сигнальной молекулы*.

**Пока неясно, для чего клеткам нужен А-бета (возможно, это сигнальная молекула).

СЕКРЕТИН* (Secretin). От лат. secreto – *секрет*, *выделения* и prote(in) – *белок*. Гуморальный регулятор («пищеварительный гормон»), вырабатываемый дуоденальными эпителиальными клетками в ответ на стимулирующее действие кислого содержимого желудочного сока. Образуется из неактивного предшественника – *просекретина*. *Секретин*, поступая в кровь, стимулирует экзогенную панкреатическую секрецию поджелудочной железы (главным образом секрецию бикарбоната). Активация просекретина происходит под действием неорганических кислот (преимущественно соляной кислоты, поступающей из желудка), большинства органических кислот, а также солей жирных кислот (мыла) (см. также **Панкреозимин**). Синоним секретина – *экскретин*.

*Открыт в 1902 г. английскими физиологами У. Бэйлисом и Э.Г. Старлингом, которые первыми использовали термин *гормон*; с открытия секретина началась история эндокринологии как науки (см. **Гормоны**).

СЕРИЦИН. От лат. sericeus – *шелковый*. Белок, склеивающий нити шелка и паутины (стабилизирующий структуру белка *фиброина*), откуда и получил свое название. Содержит до 40 % *серина* и значительные количества *глицина*, а также аспарагиновой кислоты. Синоним – «*шелковый клей*».

СЕРОТОНИН. От лат. serum – *сыворотка* и tonus – *напряжение*. Вазоактивный амин (5-окситриптамин*), содержащийся в гранулах тучных клеток. В центральной нервной системе играет роль морфогенетического фактора развития мозга** и нейромедиатора (ключевого переносчика сигналов между нервными клетками головного мозга, главным образом, в стволовой его части). Действие серотонина осуществляется через 5–7 специальных рецепторов. В обиходе серотонин называют «гормоном счастья» и «гормоном настроения», поскольку сбои в серотониновой системе головного мозга сильно сказываются на настроении человека. Считается, что серотонин играет ключевую роль в развитии депрессии. У людей импульсивных, склонных к суициду и страдающих тяжёлыми депрессиями снижена продукция серотонина нейронами *дорсального ядра шва*. Этот серотонин способен перемещаться в орбитальную префронтальную зону коры головного мозга и активировать её. Уровень свободного серотонина контролируется так называемой системой обратного захвата серотонина, которая в зависимости от необходимости то связывает, то выпускает обратно серотонин. Эта система обеспечивается специальными транспортными белками, которые переносят серотонин обратно в секретирующие его нервные клетки. Серотонин влияет также на обменные процессы. В частности, как и катехоламины, активирует фосфорилазу печени. Наконец, серотонин, наряду с норадреналином, как нейротрансмиттерный катехоламин включён в систему торможения поведения, при снижении активности которой наблюдается неконтролируемое и агрессивное поведение. Почти во всех тканях организма в норме содержится *моноаминоксидаза* – фермент, разрушающий серотонин.

*В 1933 г. Эрспармер (Ersparmer) указал на существование вещества, синтезирующегося аргентофильными клетками слизистой оболочки тонкого кишечника и стимулирующего перистальтику. Это вещество было названо *энтерамином*. Позднее американские учёные Раппорт, Грин и Пейдж (Rapport, Green, Page, 1948) обнаружили вазоконстрикторное (повышающее кровяное давление) начало в бычьей сыворотке, отождествив его с 5-окситриптамином, и назвали *серотонином*. У млекопитающих и человека серотонин синтезируется из аминокислоты триптофана и действует через 5–7 специальных рецепторов. Инактивируется (дезаминируется и окисляется), как и катехоламины, под воздействием фермента *моноаминоксидазы*.

**1. Ингибирует пролиферацию предшественников нейронов. 2. Стимулирует миграцию предшественников. 3. Стимулирует транскрипцию генов нейромедиаторов. 4. Меняет характер выделения нейромедиаторов.

СИАЛОВЫЕ КИСЛОТЫ. От греч. sialon – *слюна**. N- или O- ацилпроизводные нейраминовой кислоты. Второе название N-гликолил- и N-ацетилнейраминовых кислот (одноосновных полиоксиаминокислот, производных нейраминовой кислоты). Нейраминовая кислота представляет собой 9-углеродный сахар с высококислотной карбоксильной группой (продукт ацетилирования свободной аминогруппы нейраминовой кислоты). В связанном состоянии входят в состав *ганглиозидов*, *гликопротеидов* и *муцинов* (слизей). Присутствуют во всех животных тканях, отвечая за антигенные и рецепторные свойства клеток. Освобождаются под действием фермента *нейраминидазы*.

*Сиаловые кислоты содержатся в слюне, придавая ей слизистый характер.

СИГМА ФАКТОР (σ-фактор). Субъединица бактериальной РНК-полимеразы, участвующая в инициации транскрипции.

СИГНАЛ-ПЕПТИДАЗА. Фермент, отщепляющий сигнальные пептиды при созревании белков.

СИГНАЛЬНЫЕ ПЕПТИДЫ. Короткие участки, расположенные на N- или C-концах, реже – в центральной части полипептидной цепи, обладающие определёнными физико-химическими

свойствами (например, гидрофобностью, или зарядом), которые более важны, чем аминокислотная последовательность. Концевые участки после выполнения своей функции удаляются специфическими сигнал-пептидазами. Сигнальные пептиды (сигнальные участки) обеспечивают сигналы для механизмов сортировки белков в клетке.

Сигнальный центральный пептид, например, имеют ядерные белки и белки секреторных везикул. Сигнальный N-концевой пептид характерен для белков секреторного пути и митохондриальных белков, а С-концевой – для белков пероксисом и эндоплазматического ретикулума. Для лизосомных белков характерна специальная сигнальная группа, представленная *маннозо-6-фосфатом*, а мембранные белки имеют *стоп-транспортный* сигнальный пептид (*стоп-транспорт-сигнал*), представленный неполярной последовательностью, с помощью которой эти белки «заякориваются» в мембранах (см. **Заякоривание белков в мембранах**).

СИГНАЛЬНЫЕ УЧАСТКИ (сигнальные последовательности). Представляют собой трёхмерные структуры на поверхности белка (иначе, *структурные сигналы*), составленные из различных фрагментов полипептидной цепи или фрагментов нескольких цепей, образующих белок. Связываются рецепторами, локализованными в мембранах органелл, и с помощью белков-посредников узнанные таким образом белки переносятся энергозависимым способом через мембраны органелл. Так обеспечивается селективность переноса. Кроме того, сигнальные участки служат местом узнавания для ферментов, модифицирующих белки. Понятие сигнальных участков в некоторых случаях совпадает с понятием сигнальных пептидов и сигнальных последовательностей.

СИДЕРОМИЦИНЫ. От греч. sideros – *железо* и mykes – *гриб*. Антибиотики, обладающие избирательной активностью в отношении бактерий и нетоксичные для клеток млекопитающих. Образуют прочный хелатный комплекс с атомами трёхвалентного железа (Fe^{3+}) и по своей структуре родственны *сидерофорам* (сидераминам). Примером сидеромицинов может служить ферримицин A_1, содержащий полную структуру фактора роста *ферриоксамина* В из группы сидераминов.

СИДЕРОФОРЫ. От греч. sideros – *железо* и phore – *переносить*. Вещества, необходимые для солюбилизации и поглощения железа, образуемые различными штаммами *Micromonospora*, *Nokardia* и *Streptomyces*. Относятся к *вторичным метаболитам* и обладают свойствами антибиотиков*. Описано более 100 сидерофоров. К таким антибиотикам-сидерофорам относится, например, *нокордамин*. Синоним – *сидерамины*.

*Лишают другие микроорганизмы, не способные поглощать комплекс железо/сидерамин, источника железа и тем самым подавляют их рост.

СИНЕРЕЗИС. От греч. syn – *вместе*, *совместно* и reos – *истечение*. Явление уменьшения объёма геля за счёт потери поглощённой воды (явление, обратное набуханию геля, отделение воды от геля) (см. **Имбибиция**).

СИНИГРИН. От названия горчицы (синапис, *Sinapis*) и лат. aigre – *острый*. Гликозид (глюкозид), содержащийся в семенах чёрной горчицы и в виде калиевой соли в хрене. Придаёт им специфический запах и горький вкус.

СИНТАЗЫ. От греч. synthesis – *соединение* и суффикса «аза», указывающего, что это фермент. Ферменты, катализирующие реакции, обратные реакциям, катализируемым *лиазами* (см. **Лиазы**).

СИНТЕТАЗЫ. От греч. synthesis – *соединение* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Класс ферментов, катализирующих реакции соединения молекул.

СИНУКЛЕИН (альфа-синуклеин). От греч. syn – *вместе*, *совместно*, nucleus – *ядро* и protein – *белок*. Нейронный белок, считающийся одним из главных факторов, провоцирующих возникновение и развитие болезни Паркинсона. При заболевании его структура нарушается, становится неупорядоченной и аморфной, что приводит к возникновению белковых агрегатов, вызывающих гибель резидентных нейронов (см. **Молекулярные пинцеты**, а также **Болезнь Паркинсона** и **Нейродегенерация** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**). Синоним – *паркин*.

СИРТУИНЫ (Sirtuins). Семейство белков-ферментов, кодируемых различными вариантами гена *SIR2**, и участвующих в процессах «упаковки ДНК» (формирования хроматина) и поддержания целостности хромосом. Влияют на продолжительность жизни организмов и способность переносить биологические стрессы (предупреждают преждевременное старение организма).

Показано, что *Sirt2* модифицирует белок микротрубочек *тубулин*, *Sirt3* влияет на выработку энергии митохондриями и температуру тела, мутации в гене белка *Sirt6* приводят к преждевременному старению организма. Обнаружено, что препараты, полученные из корня жень-шеня, стимулируют выработку сиртуинов.

СКАТОЛ. От греч. skatos (skor) – *кал*. Гетероциклическое соединение – *метилиндол* – продукт превращения аминокислоты *триптофана* (в результате реакции декарбоксилирования) в процессе бактериального гниения белков в толстом кишечнике. Содержится в кале и придаёт ему характерный фекальный запах.

СКВАЛЕН. От лат. squaleo – *быть покрытым коркой*, *быть шероховатым*, *жёстким*. Широко распространённый в живой природе* ненасыщенный углеводород $C_{30}H_{50}$ из группы ациклических тритерпенов. При циклизации сквалена возникают тритерпеноидные стерины, в частности *ланосте-*

рин или *циклоартенол*, которые превращаются в различные стероиды.

*В больших количествах присутствует в печени акул, растительных маслах (оливковом, льняном и др.).

СКВОЛАМИН. От лат. squolor – *шероховатость*, *шершавость* и «амин». Биологически активное вещество, получаемое из кожи акул, обладающее свойствами природного антибиотика. Это удивительное вещество подавляет также развитие вирусов.

СКОПОЛАМИН. От лат. scopolia* – *растение семейства паслёновых*. Алкалоид с холинолитическим механизмом действия (препятствует связыванию ацетилхолина с мускариновыми рецепторами и вызывает поражение центральной нервной системы), содержащийся в плодах дурмана безвредного, белладонны (красавки), белены и скополии, например, японской белладонны (*Scopolia japonica*). Эти растения семейства паслёновых (*Solanaceae*) содержат также и другие алкалоиды, такие как *атропин*, *гиосциамин* и *тосцин***. На основе скополамина изготавливали так называемую «таблетку правды», «развязывающую» язык допрашиваемого человека*** (см. также **Атропин** и **Рицин**). Скополамин входит в состав пластыря, предотвращающего укачивание. Синоним – *гиосцин* (см. **Гиосцин**).

*Название дано от имени итальянского учёного Скополи (Scopoli).

**Сильный алкалоид (форма скополамина), содержится в мандрагоре (*Atropa mandragora*), также относящейся к семейству паслёновых. Мандрагора – род многолетних бесстебельных трав с толстым корнем и подземным ветвящимся стеблем-каудексом («крахмаловместилищем»), носящим особое название *альраун* (с древности корень мандрагоры известен как «магический корень»). При всасывании в кровь *тосцин* вызывает сильное возбуждение, в том числе и сексуальное.

***В истории спецслужб известны «таблетки правды» КС и колаКС, приготовленные Григорием Марановским – сотрудником НКВД.

СКОПОЛЕТИН. От лат. scopolia – *растение семейства паслёновых*. Алкалоид, содержащийся в плодах дурмана безвредного, белладонны (красавки), белены и скополии, например японской белладонны (*Scopolia* japonica*).

«СНУРПСЫ». От англ. аббревиатуры snurps (snRNP) (small nuclear ribonucleic particles – *малые ядерные нуклеопротеидные частицы*). Небольшие стабильные РНК-регуляторы, образующие с белками комплексы, обозначаемые буквой U с цифрами, например, U1, U2. Входят в состав сплайсосом.

СОЛЮБИЛИЗАЦИЯ. От поздлат. solubilis – *растворимый*. В общем смысле – коллоидное растворение. Процесс взаимодействия мицелл липидов с поверхностно-активными веществами (органическими растворителями, хаотропными веществами и детергентами) при очистке, например интегральных белков. С солюбилизацией также связан процесс пищеварения липидов в тонком кишечнике, который осуществляют желчные кислоты (холевая, ксенодезоксихолевая) и их соли (гликохолевая и таурохолевая), обладающие свойствами детергентов (см. также **Таурин** и **Хаотропные вещества**).

СОЛЯЦИЯ. От лат. solacium – *облегчение*. Процесс превращения актинового геля (актин, связанный с филамином образует гелеподобный, вязкий раствор) в более жидкий раствор. Превращение геля в золь. Соляцию ускоряет гельзолин (в присутствии Ca^{2+} разрушает сшивки между актиновыми филаментами клеточной коры).

СОМАТОМЕДИНЫ (SM). От греч. soma – *тело* и лат. medius – *середина* < mediatus – «*выступающий посредником*». Второе название семейства полипептидных факторов роста*, включающих инсулин и называемых *инсулиноподобными факторами роста* (IGF-I, или Sm-C) и (IGF-II, или Sm-A)**. Оба имеют близкую по значению мол. массу (7 кД) и сходную первичную структуру. В механизмах регуляции клеточного цикла играют роль факторов прогрессии (например, для фибробластов, стимулированных PDGF A-A) или компетенции (например, для хондроцитов), в зависимости от типа клеток.

*Соматомедины впервые были описаны как некий фактор-медиатор, содержащийся в сыворотке крови и необходимый для проявления действия гормона роста (соматотропного гормона) в культуре хондроцитов. Поскольку фактор стимулировал включение H^3-тимидина в хондроциты, его первоначально назвали *тимидиновым фактором*.

**Обнаружено, что определённая версия гена, расположенного на хромосоме 6, и кодирующего рецептор IGF_2R фактора роста IGF-II, чаще встречается у очень одарённых детей (вундеркиндов), поэтому этот ген был назван «*геном интеллекта*». Скорее всего, ген влияет на рост и формирование головного мозга в эмбриогенезе.

СОМАТОСТАТИН. От греч. soma – *тело*, лат. statio – *стояние*, *положение* и prote(in) – *белок*. Пептидный гормон, состоящий из 14 аминокислотных остатков, впервые обнаруженный в гипоталамусе*. Угнетает синтез гормона роста (соматотропного гормона – СТГ) в гипофизе, чем и было обусловлено его название. Получил также название «*ингибирующий гормон гормона роста*» (ИГ-ГР). Позднее соматостатин обнаружили во многих тканях, и в частности в дельта-клетках островковой ткани поджелудочной железы, где он паракринным путём подавляет работу α- и β-клеток, синтезирующих глюкагон и инсулин, и тем самым предотвращает резкие колебания уровня сахара в крови. Кроме того, соматостатин угнетает перистальтику кишечника и желчного пузыря и снижает секрецию пищеварительных желёз, за-

медляя всасывание пищи. Соматостатин используется в клинике для укрепления стенок сосудов, повреждающихся при лучевой терапии. Показано, что вещество SOM230, сходное с соматостатином, подавляет выработку фермента, ответственного за повреждение слизистой кишечника после лучевой терапии (см. **Статины**).

*Впервые выделен английским исследователем R. Guillemin, который получил в 1978 г. Нобелевскую премию за открытие регуляторных пептидов мозга.

СОРБИТ. От лат. sorbum – *ягода рябины** (sorbus – дерево *рябина*). Шестиатомный алифатический спирт – один из наиболее распространённых спиртов в растениях (встречается во всех фруктах и ягодах, особенно много в соке рябины). Широко используют как сахарозаменитель и для синтеза аскорбиновой кислоты (см. **Маннитол**).

*Впервые был выделен из сока ягод рябины, откуда и получил своё название.

СПЕРМАЦЕТ. От греч. sperma – *семя* и лат. cetus < греч. ketos – *крупное морское животное* (кит, дельфин, акула). Воскоподобное вещество, содержащееся в полостях головы кашалота (особом «мешке»). Используется в парфюмерии и косметике.

СПЛИТТИНГ. От англ. split-ting – *расщепление*. Фрагментация молекулы путём расщепления ковалентных связей.

СТАТИНЫ. От греч. states – *стоящий*, *остановленный* (лат. statum (statuo) – *устанавливать, ставить*). 1. Название, данное пептидным нейрогормонам (ингибирующим факторам), вырабатывающимся в нейронах гипоталамуса и выделяющимся в терминалях аксонов, заканчивающихся на сосудах воротной системы гипофиза в срединном возвышении (иначе, гормоны или химические посредники, угнетающие секрецию гипофизарных, тропных гормонов) (см. **Соматостатин**). Примером может служить *соматостатин**, подавляющий образование гормона роста – соматотропина или *ПИФ* – пролактин-ингибирующий фактор. Синоним – *ингибирующие факторы* (*гормоны*, *или химические посредники*).

2. Название *статины* носит также семейство факторов, нормализующих обмен холестерина (снижающих содержание холестерина в кровеносном русле) и обладающих рядом других физиологических свойств. Статины впервые были получены из плесневых грибов. Как гиполипидемические средства** используются в клинике для лечения первичной или комбинированной *гиперхолестеринемии* и *гиперглицеридемии* (для профилактики сердечно-сосудистых нарушений), а также для укрепления стенок сосудов при лучевой терапии***. Статины не только снижают уровень холестерина в крови, но и оказывают противовоспалительное, а значит, и противораковое действие. Наконец, согласно эпидемиологическим данным люди, принимающие статины, в меньшей степени подвержены развитию болезни Альцгеймера.

*Соматостатин – первый из открытых статинов (см. **Соматостатин**).

**Например, *симвастатин* и *аторвастатин* (фармпрепарат *аторис*) – ингибиторы ГМГ-КоА редуктазы – фермента, осуществляющего ранний этап синтеза холестерина. *Правастатин* используется не только для профилактики инсультов, он также снижает вероятность возникновения диабета.

***Делаются попытки использовать один из статинов *ловастатин* для превентивной терапии ректальных кровотечений после лучевой терапии рака предстательной железы.

С-РЕАКТИВНЫЙ БЕЛОК (CRP). Сывороточный β-глобулин (с мол. массой 21 kDa), концентрация которого повышается в крови у больных некоторыми воспалительными (инфекционными), дистрофическими и онкологическими заболеваниями. Активирует систему комплемента и способствует *конглютинации*, *преципитации*, *опсонизации* и *фагоцитозу* бактерий. В системе *in vitro* осаждает так называемый С-углевод, присутствующий во всех типах пневмококков.

СТАТМИН. От лат. status – *установленный*, *стояние* и prote(in) – *белок*. 1. Внутриклеточный сигнальный белок, участвующий в передаче пролиферативных стимулов. Повышенный уровень фосфорилированной формы белка указывает на наличие детской лейкемии (используется как маркёр для диагностики этого заболевания).

2. Ген, повышенная экспрессия которого связывается с проявлениями бесстрашия.

СТЕРЕОИЗОМЕРЫ. От греч. stereos – *пространственный*, isos – *равный* и meros – *часть*. Молекулы одного химического вещества, имеющие одинаковые структурные формулы, но разное расположение в пространстве химических групп, связанных с одним атомом. Стереоизомеры по-разному вращают поляризованный свет (D- и L-формы) и по-разному ведут себя в ферментативных реакциях.

СТЕРИЧЕСКИЙ. От греч. stereos – *пространственный*. Термин, относящийся к расположению в пространстве атомов входящих в состав молекулы. Синоним – *стереохимический*.

СТЕРИНЫ. От греч. steros – *твёрдый*. Органические вещества, содержащиеся в живых организмах (растениях, грибах и животных) в свободном состоянии или в виде сложных эфиров с жирными кислотами. К стеринам относятся *холестерин* животных и *эргостерин*, *стигмастерин*, β-*ситостерин* растений (см. **Стероиды** и **Холестерин**).

СТЕРИНЭСТЕРАЗА. От греч. steros – *твёрдый*, aither – *эфир* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Фермент секрета поджелудочной железы, гидролизующий эфиры холестерина. Синоним – *холестеринэстераза*.

СТЕРОИДЫ. От греч. steros – *твёрдый* и eidos – *сходство*. Органические соединения – производные тетрациклической структуры, имеющие четыре сочленённых кольца – три шестиатомных (фенантреновое ядро) и одно – пятиатомное (циклопентановое). Относятся к группе циклических изопреноидов – тритерпенов. В природе существуют тысячи стероидов, являющихся производными *стеринов* (см. также **Холестерин**); многие из них обладают выраженной биологической активностью, например, половые гормоны (андрогенные стероиды, в том числе анаболические стероиды), адренокортикостероиды, гормоны линьки членистоногих – *экдизоны*, а также витамины D. Рецепторы стероидных гормонов, называемые *акцепторами*, локализуются в ядре и относятся к кислым хроматиновым белкам. В организме человека присутствуют шесть стероидных гормонов: *альдостерон*, *кальцитриол*, *кортизол*, *прогестерон*, *тестостерон* и *эстрадиол*.

Некоторые растительные стероиды используются как контрацептивы, а стероиды-контаминанты окружающей среды негативно влияют на развитие самцов у рыб и других животных, а также сперматогенез у человека.

СТОЛБНЯЧНЫЙ ТОКСИН (СТ). Высокомолекулярный белок-нейротоксин с нейропаралитическим действием на позвоночных животных, состоящий из двух цепей. Его лёгкая цепь (L-цепь) обладает протеолитической активностью и разрушает сигнальные белки – *синтаксин* и *синаптобревин*, необходимые для передачи сигнала между нейронами. Таким образом СТ блокирует выход нейромедиаторов в ЦНС.

СТРЕНД. От англ. strand – *стренга*, *прядь*, *нить*. Полимерная цепь молекулы. Например, бета-стренд (β-стренд) – фрагмент полипептидной цепи в молекуле белка, представленный бета-складчатой структурой.

СТРЕПТОЗОЦИН. Химическое соединение, обладающее диабетогенным действием (см. **Аллоксан**).

СТРЕПТОКИНАЗА. От греч. streptos – *цепочка*, kineta – *движение* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Литическая киназа (лизокиназа) *гемолитического стрептококка* (откуда и дано название). Используется в клинической медицине для лечения тромбозов.

СТРЕПТОЛИДИГИНЫ. Антибиотики, подавляющие процесс элонгации транскрипции в бактериях (ингибиторы бактериальной РНК-полимеразы).

СТРЕПТОМИЦИН. От греч. streptos – *цепочка* и mykes – *гриб*. Аминогликозидный антибиотик*, полученный из почвенной бактерии *Streptomyces griseus* и из почвенного лучистого грибка *Actinomyces globisporus streptomycini* (откуда и произведено название). Представляет собой соединение азотистого основания *стрептидина* с азотсодержащим дисахаридом *стрептобиозамином*. Специфически связывается с бактериальной рибосомой (30S субъединицей) и подавляет биосинтез белка. Широко применялся для лечения некоторых форм туберкулёза и туберкулёзного менингита (см. **Аминогликозиды**).

*Был открыт в 1944 г. американским микробиологом Зельманом Ваксманом (1888–1973) (Нобелевская премия, 1952 г.).

СТРИХНИН. От греч. strychnos – «*рвотный орешек*». Алкалоид из южноамериканской лианы рода «стрихнос» (семейство логаниевых), которую называют *чилибухой*. Стрихнин относится к природным *аналептикам* – оказывает сильное возбуждающее действие на ЦНС (см. **Аналептики**). Чилибуха содержит также *курантины*. Из других разновидностей добывают яд *кураре* – сгущённые экстракты чилибухи.

СТРОМЕЛИЗИНЫ. От греч. stroma – *подстилка* и lysis – *распад*. Класс металлопротеиназ внеклеточного матрикса человека, разрушающих коллагены типа IV, V, IX, X, агрекан, ламинин, желатин, фибронектин и энтактин (нидоген). Протеазы, деградирующие ВКМ.

СТРОФАНТИН. От греч. strophe – *кружение*, *обращение* (вокруг) и anthos – *цветок*. Гликозид, получаемый из семян ядовитых тропических растений семейства кутровых (*Strophantus*), – деревянистых лиан, реже кустарников. Применяется как сердечный гликозид в кардиологической практике при сердечной недостаточности. Ингибирует Na^+/K^+ АТФазу*.

*При изучении ингибирующего действия *строфантина* было установлено, что клетки мозга и почек затрачивают на поддержание работы Na^+/K^+ АТФазы до 75 % всего клеточного АТФ.

СУБСТРАТ. От лат. substratum – *подстилка*, *подкладка*, где sub – *под* и stratum – *ложе*, *постель*, *слой* (стерно). 1. Вещество, на которое воздействует фермент. 2. Предмет или вещество, на котором обитают организмы, а также культивируются клетки или микроорганизмы.

СУИЦИДНЫЕ СУБСТРАТЫ. От лат. sui – *себя* и caedere – *убивать*. Субстратные аналоги, содержащие дополнительную реакционную группу, способную образовывать ковалентную связь с активным центром фермента. В результате происходит неконкурентное ингибирование активности фермента.

СУКРАЛОЗА. От англ. sucralose – *октакиссахароза* < sucrose – *тростниковый сахар* (сахароза) < санск. «саккара» (saccharum) – *сахар*. Сахарозаменитель, получаемый при производстве обычного сахара. Превосходит по сладости во много раз сахарозу (1 крупинка сукралозы заменяет 1 чайную ложку сахарозы). Подобным свойством обладает и гликозид *стевиозид** (в сто раз слаще сахарозы!), который используется в качестве подсластителя пищевых продуктов. Из пищевых сахарозаменителей распространены также *цикламат* и *аспартам*.

*Получают из очень «сладкого» растения *стевии* (*Stevia rebaudiana*).

СУМОИЛИРОВАНИЕ. Процесс модификации белков (в том числе гистонов) путём присоединения к ним по остаткам лизина небольших белков (около ста аминокислотных остатков) семейства SUMO (small ubiquitin-related modifier). У дрожжей *S. cerevisiae* сумоилируются все коровые гистоны, а у млекопитающих только гистон H4, что привлекает деацетилазы и приводит к подавлению транскрипции.

СУПЕРОКСИДДИСМУТАЗА (SOD). Природный фермент, превращающий свободные радикалы (главным образом, супероксид анион, O_2•-), возникающие в результате процессов окисления в организме, в безвредные молекулы*. Во всём мире учёные ведут поиск соединений, имитирующих действие супероксиддисмутазы. Эти вещества особенно нужны для защиты пациентов, получающих курсы радиотерапии. Создан препарат *протектан CBLB502*, который действует как регулятор генной активности, приводящий к увеличению выработки *супероксиддисмутазы*.

*Фермент был обнаружен в организме мышей в 1969 г. исследователями из Университета Дьюка (США), что очень укрепило «свободнорадикальную теорию старения» Денхама Хармана.

СУРФАКТАНТЫ. От англ. surface – *поверхность*. Вещества, обладающие малым поверхностным натяжением. В лёгких* сурфактанты препятствуют спадению альвеол (стабилизируют их размеры). Сурфактант лёгких представляет собой *альфа-лецитин*, покрывающий мономолекулярной плёнкой внутреннюю поверхность альвеол.

*В лёгких сурфактанты секретируют пневмоциты II типа.

СУСПЕНЗИЯ. От лат. suspensio – *подвешивание*. 1. Дисперсная система из твёрдых частиц, взвешенных в жидкости. Некоторые лекарственные формы готовятся в виде суспензий для приёма per os (через рот), или *парентерально*. 2. Суспензия клеток.

СФАГНОЛ. От греч. sphagnos – *губка*. Антисептик фенольной природы, содержащийся в сфагновых мхах. Сфагновый мох издавна использовался в народной медицине как перевязочный материал для обеззараживания ран (см. **Антисептики**, а также **Гиалиновые клетки** в разделе **«Ботаника»**).

ТАБАНИН. От лат. названия скотского слепня *Tabanus bovinus*. Протеин слюны самок слепня, препятствующий свёртыванию крови путём предотвращения действия тромбина на фибриноген плазмы крови.

ТАКСОЛ. От лат. названия тиса (тисса) – *Taxus* (семейство *Taxaceae*) – вечнозелёных растений (деревьев и кустарников*) и суффикса -ol, указывающего на то, что это спирт. Противоопухолевый препарат, содержащий ядовитый алкалоид-канцеростатик, который получают из коры тиса тихоокеанского («тиса ядовитого**»). Обладает способностью стабилизировать микротрубочки (способствует полимеризации тубулина даже при низких концентрациях его в клетке***) (см. также **Колхицин** и **Паклитаксель**). Синоним – *таксин*.

*Тис в настоящее время получил название «дерево надежды».

**Семена и листья издревле считались ядовитыми (вызывали *Taxo se exanimare* – буквально: ощущение безжизненности). Для получения 1 кг препарата снимали кору с 3 тыс. деревьев. В настоящее время *таксол* получают модификацией неактивного соединения 10-*дезацетилбакатина*, являющегося метаболитом *тиса ягодного*, или *европейского* (*Taxus baccata*).

***В одной из первых концепций рака предполагалось, что в трансформированных клетках нарушается образование микротрубочек.

ТАЛИДОМИД. Препарат, применявшийся в западноевропейских странах* как седативное средство беременными женщинами и приведший к рождению в 1957–1961 гг. около 10 000 детей с симптомами фокомелии («*талидомидные дети*»). Талидомид – очень сильный тератоген (см. **Тератогены** и **Фокомелия** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**). Синоним – *контерган*.

*Производился в ФРГ.

ТАННИНЫ. От фр. tannin < tanner – *дубить кожу*. Дубильные вещества растений, обладающие вяжущим вкусом, из группы полифенолов. Инкрустируют, наряду с лигнином, клеточные оболочки древесных растений. В вакуолях растений содержатся *таннины* галловой (C_7) и протокатеховой (C_{15}) кислот. Таннины* связывают алкалоиды и некоторые соли с образованием нетоксичных таннатов.

*Танины входят в состав универсального антидота под названием ТУМ, содержащего также активированный уголь и жжёную магнезию (MgO).

ТАУ-БЕЛКИ (τ-белки). Цитоплазматические белки, стабилизирующие нейронные микротрубочки и, следовательно, отвечающие за внутриклеточный и аксональный транспорт. Считается, что при болезни Альцгеймера агрегаты А-бета (бета-амилоида) приводят к активированию в нейронах киназ, с избытком фосфорилирующих тау-белки. Такие фосфорилированные белки отсоединяются от микротрубочек и образуют перекрученные нити и клубочки, закупоривающие аксоны и дендриты, а микротрубочки при этом распадаются. В результате изменённые тау-белки выводят нейроны из строя (см. **Болезнь Альцгеймера** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**). Мутации в гене *may*, ассоциированные с другими нейродегенеративными заболеваниями, также могут провоцировать образование тау-нитей, имеющих отношение к гибели нейро-

нов. К таким заболеваниям относятся, прежде всего, некоторые формы приобретённого слабоумия – болезнь Паркинсона, лобно-височная деменция и деменция, связанная с тельцами Леви.

ТАУРИН. От лат. taureus – *воловий*, *бычий* < греч. taura – *яловая корова*. Модифицированная аминокислота ($NH_2CH_2CH_2SO_3H$). Входит в состав таурохолевой кислоты – компонента желчи (наряду с другим конъюгатом – гликохолевой кислотой* – образует соли желчных кислот). Таурин способствует регенерации тканей, обладает мембраностабилизирующим и иммуномодулирующим действием, а также снижает уровень холестерина в крови. Влияет на синтез ретинола. Сильный антиоксидант. Используется в офтальмологии при катаракте и глаукоме, а также при приготовлении препаратов интерферона, поскольку способствует сохранению его биологической активности. Таурин содержится в значительных количествах в кальмарах. Синоним – *тауфон*.

*Холевая кислота, конъюгированная с глицином.

ТАУТОМЕРИЯ. От греч. tautos – *тот же самый* и meros – *часть*. Вид изомерии, при котором изомеры, например нуклеотиды, могут попеременно находиться в лактимной или лактамной формах (кетоенольная таутомерия). Это обстоятельство очень важно для процессов спаривания оснований и мутагенеза.

ТАФЦИН. От англ. tuft – *пучок*. Тетрапептид – *индуктор специфического эндоцитоза* иммуноглобулинов (IgG) лейкоцитами и макрофагами, рецепторы которых связывают антитела строго избирательно.

ТЕЙХОЕВЫЕ КИСЛОТЫ. От греч. teichos – *стенка*. Один из двух классов полимеров, наряду с мураминовой кислотой, присутствующие как сопутствующие компоненты в клеточных стенках грамположительных бактерий. Представляют собой неразветвленные полимеры фосфата и глицерина или рибитола, этерифицированные моно- или олигосахаридами (с образованием простых эфиров), или D-аланином (с образованием сложных эфиров) по свободным гидроксильным группам.

ТЕЛЕРГОНЫ*. От греч. tele – *вдаль*, *далеко* и ergon – *действие*. Летучие физиологически активные вещества (химические раздражители), выделяемые животными во внешнюю среду и воздействующие на другие организмы. К телергонам относятся *феромоны*, *аттрактанты* и *эпагоны* животных.

*Термин ввёл в 1957 г. Я.Д. Киршенблат.

ТЕМПЕРАТУРНЫЙ ОПТИМУМ ФЕРМЕНТОВ. Температура среды, соответствующая наиболее благоприятному для роста организма интервалу.

ТЕНАСЦИН. От лат. tenacis – *тягучий*, *липкий* и prote(in) – *белок*. Буквально тяжело отделяемый (англ. sticky – *липкий*) белок. Гликопротеин эмбрионального матрикса. Состоит из шести субъединиц, подобных субъединицам фибронектина. Образует связи с *фибронектином*, *синдеканом*, а также протеогликанами (*аггреканом*, *бревиканом* и *версиканом*) внеклеточного матрикса (ВКМ). Играет важную роль в морфогенезе, модулируя пролиферацию, дифференцировку и миграцию эмбриональных клеток.

ТЕОБРОМИН. От греч. theobroma – *пища богов*, где theos – *бог*. Соединение из группы метилксантинов. Содержится в чае и какао-бобах (theobroma cacao) и, соответственно, в шоколаде (на языке майя «чоколатль»)*.

*По представлениям индейцев человек, выпивавший чоколатль, становился «радужным мостом» между землёй и небом.

ТЕРМОГЕНИН. От греч. terme – *тепло*, *жар* и genan – *порождать*. Природный разобщающий агент* – управляемый протонный канал в митохондриях жировых клеток (адипоцитов) бурового жира. Другими словами, *термогенин* – это белок, осуществляющий перенос протонов через внутреннюю мембрану митохондрий, который в клетках бурой жировой ткани рассеивает существующий в норме протонный градиент. Поэтому в бурой жировой ткани образуется много тепла и ей принадлежит ведущая роль в термогенезе.

*Вещества, которые функционально разъединяют сопряжённые процессы окисления и фосфорилирования в митохондриях (к ним относится, например, переносчик протонов *2,4-динитрофенол*), и тем самым повышают продукцию тепла (температуру тела).

ТЕРПЕНОИДЫ. От греч. terebinthinos – *терпентиновое дерево* и eidos – *сходство*. Общий термин, использующийся для обозначения широкой группы органических соединений – углеводородов, в которую входят *терпены**, *фитол*, *каротиноиды*, *каучук*, *гутта*, а также *убихиноны*, *пластохиноны* и *витамин* К.

*К терпенам относятся камфора, ментол, гераниол, пинены, терпинеол, цитраль. Терпены содержатся не только в соке хвойных растений (живице), но и в эфирных маслах.

ТЕСТОСТЕРОН. От лат. testiculus – *яичко*, *семенник* (didimus, orchis). Стероидный мужской половой гормон (17-гидрокси-4-андростен-3-он). Наиболее важный из андрогенов, контролирующих развитие и функции половых желёз (семенников, тестикул, яичек). В процессе онтогенеза отвечает также за развитие вторичных мужских половых признаков*. Образуется в интерстициальных клетках семенников (клетках Лейдига), а также корой надпочечников (в сетчатой зоне) и, возможно, в небольших количествах в яичниках. Под действием фермента 5-альфаредуктазы I и II типов** тестостерон превращается в активную форму – *дигидротестостерон* (ДГТ), оказывающий андрогенные эффекты, особенно выраженные в предстательной железе и обусловливающие её

рост***. Кроме того, тестостерон оказывает очень сильное влияние на мозг мужчины, определяя в большей или меньшей степени психофизические стереотипы мужского поведения****. В процессе эмбриогенеза запуск синтеза тестостерона напрямую зависит от гена SRY, локализованного в Y-хромосоме (см. **Y-хромосома** и **Клетки Лейдига** в разделе **«Клеточная биология»**).

*Развитие мускулатуры, характер волосяного покрова и огрубение голоса.

**Конкурентным ингибитором альфа-редуктазы является финастерид – синтетическое азастероидное соединение, применяемое в клинической практике под названиями *альфинал* и *пенестер*.

***Доброкачественная форма роста (гиперплазия) предстательной железы, приводящая к возникновению аденомы, обусловлена превращением тестостерона в ДГТ.

****Установлено, что у гениальных женщин в крови больше тестостерона.

ТЕТРАЦИКЛИНЫ. От греч. tetra – *четыре* и kyklos – *круг*, *кольцо*. Название получили из-за того, что в молекуле присутствуют четыре замкнутых шестичленных кольца. Группа антибиотиков, в которую входят *тетрациклин*, *хлортетрациклин* (ауреомицин*, биомицин) и *окситетрациклин* (террамицин**). Представляют собой антибиотики широкого спектра действия, активные в отношении возбудителей многих заболеваний (действуют как на грамотрицательные, так и грамположительные микроорганизмы). Воздействуют на рибосомы, подавляя биосинтез белка (трансляцию) и нарушают обмен магния.

*Получил название из-за золотисто-жёлтой окраски (от лат. aurum – *золото*) и выделен из культуры актиномицета *Actinomyces aureofaciens* (в первом кольце молекулы один из атомов водорода замещён атомом хлора).

**Образуется актиномицетом *Streptomyces rimosus* и является производным тетрациклина, у которого в третьем кольце молекулы один атом водорода заменён оксигруппой, откуда и возникло название *окситетрациклин*.

В 1980 г. биоархеолог Джордж Армелагос из Университета Эмори, США (*George Armelagos*, Emory University) обнаружил, что в костях древних нубийцев (в том числе в костях 4-летнего ребенка), живших в начале первого тысячелетия н.э. на территории нынешнего Судана, присутствует тетрациклин в количествах, которые говорят о том, что эти люди принимали его внутрь регулярно. Источником тетрациклина считают пиво, которое древние пивовары готовили из солодового сусла, содержавшего *стрептомицеты*, продуцирующие тетрациклин. Отсюда сделан вывод, что лекарственные терапевтические средства, созданные на основе эмпирического подхода, могли использоваться человечеством задолго до возникновения современной лекарственной медицины.

ТЕТАЦИН. Комплексон (хелатон), использующийся в клинической практике как эффективный антидот при свинцовой интоксикации – $CaNa_2$ ЭДТА (см. также **Трилон Б, Хелатон**).

ТЕТРОДОКСИН*. Нейротоксин рыбы фугу (её также называют «рыба собака», «рыба шар» – *Sphoeroides rubripes*** из семейства кузовковых), содержащийся, главным образом, в коже, в печени и яичниках (и икре). Блокирует передачу импульсов в аксонах преганглионарных холинергических нервных волокон и соматических двигательных нервов (выключает ионные каналы в нейронах), что приводит к параличу ЦНС***. Яда, полученного из одной особи, достаточно, чтобы убить 30 человек.

Блюда, приготовленные из рыбы фугу, вызывают чувство онемения, покалывания и жжения во рту. В клинической медицине яд используют для снятия наркотической зависимости. В вудизме шаманы используют этот нейротоксин для зомбирования людей через процедуру «мнимой смерти» (обездвиживания, безволия и полной потери памяти). Для этой цели приготовляют настой из рыбы, определённых видов червей и трупного материала человека, которым опаивают обречённых.

*Токсин выделяют также некоторые скалозубые рыбы и тритоны.

**Рыба фугу имеет самый малый из уже секвенированных геномов позвоночных, всего 400 Мб (для сравнения у *Drosophila melanogaster* – 165 Мб), который содержит наименьшее количество повторяющихся последовательностей.

***Тетродоксин связывается с Р-петлями *селективного фильтра* потенциал-зависимых натриевых ионных (Na^+) каналов, обеспечивающих генерацию и распространение потенциала действия в нейронах (см. **Сигнатурная последовательность** в разделе **«Клеточная биология»**).

ТИАКРЕМОНОН (Thiacremonone). Сульфид чеснока, блокирующий антиапоптотические гены *Bcl-2, COX-2, XIAP, iNOS, cIAP/2* и активирующий проапоптотические гены *BAX, PARP*, а также ген каспазы 3.

ТИАМИН. Витамин B_1, который применяют в комплексной терапии невритов, невралгий, радикулитов, периферических параличей, энцефалопатий, дистрофии миокарда, дерматозов неврогенного происхождения, пиодермии, экземе, псориазе и ряде других патологий. Входит в состав фермента пируватдекарбоксилазы (расщепляющей пировиноградную кислоту на уксусный альдегид и CO_2) в виде фосфорнокислого эфира (тиаминпирофосфата*). Тиаминпирофосфат также входит в состав ферментов, катализирующих окислительное декарбоксилирование кетокислот. Наиболее богаты тиамином зерновые продукты (отруби и зародыши). Синонимы: *аневрин*, «Б-*прим*».

*Кокарбоксилазы.

ТИКСОТРОПИЯ. От греч. tixis – *касаясь* (англ. touching) и tropos – *поворот*. Свойство неко-

торых гелей (например, гелей с малоустойчивыми трехмерными сетями) разжижаться при встряхивании (терять структурированность твёрдой фазы и переходить в золь). Разрушение структуры геля может происходить под влиянием механического воздействия: удара, встряхивания, непрерывного давления, тангенциальной силы резания и т.д.

ТИЛАКОГЕНЫ. От греч. thylaxion – *сумка* и genan – *порождать*. Вещества, вызывающие реактивное разрастание соединительной (фиброзной) ткани в области локализации паразита. Такие новообразования могут иметь самую разнообразную форму и гистологическое строение. Их называют *зооцецидиями*, *галлами* или *тилациями* (см. **Тилации** в разделе **«Зоология»**).

В литературе существует некоторая терминологическая путаница. Термин «зооцецидии» не следует применять для галлов животных, так как цецидиями обычно называют галлы растений, которые делят на «зооцецидии», вызываемые животными-паразитами и «фитоцецидии», вызываемые растениями-паразитами, грибами или бактериями.

ТИМИНОВЫЕ ДИМЕРЫ*. Спаренные ковалентными связями два тиминовых основания. В ДНК, облучённой ультрафиолетом, в участках с лежащими смежно тиминами возникают аберрации, получившие название *тиминовые димеры*. Они не могут спариваться с аденином и потому нарушают спиральную структуру ДНК. Если димеры не будут устранены, то спаренные основания не смогут играть роль матрицы и при новом раунде синтеза ДНК на этих местах окажутся пропуски (см. **ДНК-полимераза I**, а также **Репарация** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**). Синонимы: *фотодимеры тимина, тиминовые сшивки.*

*От греч. di – *два* и meros – *часть*.

ТИМОПОЭТИН. От греч. poiesis – *творчество* < poieo – *делаю* и prote(in) – *белок*. Фактор роста – образуется и функционирует в одном и том же органе – тимусе. Он синтезируется в эпителиальных клетках тимуса, а функционирует в тимоцитах. В клинической практике *тимопоэтин* используют для увеличения числа «боеспособных» Т-клеток, прежде всего, при терапии опухолевых заболеваний.

ТИОКТОВАЯ КИСЛОТА. От греч. «teion» – *сера*. См. **Липоевая кислота (lipoic acid)**.

ТИРАМИН*. От греч. tyros – *сыр* (англ. cheese) и «амин». Декарбоксилированный тирозин – симпатомиметический биогенный амин, содержащийся в наибольших количествах в сырах, пиве, сухом вине и фасоли. Образуется также в процессе бактериального гниения в толстом кишечнике. Обладает выраженным гипертензивным действием**. Механизм действия связан с освобождением катехоламинов из тканевых депо (см. **Фенамин**).

*Систематическое название – *параоксифенилэтиламин*.

**Приём ингибиторов моноаминоксидазы (ипразид, ниаламид) на фоне потребления пищевых продуктов и напитков, содержащих тирамин, может приводить к гипертоническим кризам с тяжёлыми последствиями. Механизм связан с торможением реакции детоксикации (окислительного дезаминирования) тирамина.

ТИРОЗИН. От греч. tyros – *сыр.* Природная α-аминокислота – компонент большинства белков.

ТИТИН (ТАЙТИН). Титин (тайтин). От Titan (Титаны)* в древнегреч. мифологии – имён гигантов – детей Урана (Неба) и Геи (Земли), вступивших в борьбу с Зевсом за обладание небом, и сброшенных за это в Тартар, и prote(in) – *белок*. Фибриллярный белок актомиозинового комплекса, похожий на нитку бус, участвующий в мышечном сокращении и связывающий («заякоривающий») миозиновые (толстые) протофиламенты с Z-диском**. Обеспечивает пассивную эластичность скелетных мышц. Это самый большой белок у человека, содержащий 27 000 аминокислотных остатков (мол. масса около 3 MDa). Ген титина содержит 234 экзона! Синоним – *коннектин*.

*Один из сынов Геи – исполин Титий.

**В состав Z-дисков входят белки α- и β-*актинин*, *виментин* и *десмин*.

ТОКОФЕРОЛ (Т). От гр. tokos – *роды*, *потомство*, phere – *несу* («приносящий плоды») и лат. oleum – *масло.* Неофициальное название жирорастворимого витамина Е. Входит в группу соединений с хромановым циклом и существует в нескольких формах (в зависимости от структуры молекулы, например, в эту же группу входит *метилированный токотриенол*, или *метилированный токол*). Такие соединения содержатся только в растениях (например, α-токоферол (α-Т, 5,7,8-*три-метилтокол*) получают из проростков пшеницы). Токоферол в буквальном смысле повышает плодовитость животных и является одним из важнейших природных антиоксидантов для ненасыщенных липидов. Токоферолу также приписывают противораковые свойства. В 2013 г. было показано, что одна из форм токоферола (γ-токоферол) подавляет в клетках рака предстательной железы активность протеинкиназы В (*Akt*), обеспечивающей выживаемость опухолевых клеток. Только структура, присущая гамма-токоферолу, позволяет ему эффективно связываться с протеинкиназой *Akt*. При этом токоферол буквально привлекает другой белок PHLPP1, относящийся к опухолевым супрессорам и запускающий инактивацию протеинкиназы *Akt*. В результате рост опухоли приостанавливается. Синоним – *витамин Е.*

ТОКСИН ПЛОТНЫХ КОНТАКТОВ (Zot). От лат. zonula occludens toxin – *токсин запирающего пояска.* Так называется некое вещество, обладающее способностью разрыхлять плотные контакты между энтероцитами слизистой оболочки кишечника, увеличивая их проницаемость для

пептидов и даже белков (в частности для белка клейковины злаковых *глютена*) (см. **Зонулин**, а также **Целиакия** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**).

ТОКСИНЫ. От греч. toxikon – *яд*. Вещества, способные вызывать отравление и гибель животных и человека, например, белковые токсины змей и древесных лягушек, гликозиды, алкалоиды и сапонины растений, бактериальные токсины (дифтерийный, ботулинический). Одним из сильнейших ядов считается токсин стрекательных клеток – *нематоцистов*, расположенных в щупальцах у некоторых представителей отряда кубомедуз, токсичность которого в 50 раз выше, чем у яда гремучей змеи и в 150 раз яда пчелы-убийцы*. Но ещё большей токсичностью обладают яды некоторых видов древесных лягушек. Производные термины – *токсический* (эффект), *токсичность* (способность оказывать вредное влияние).

*Ядом одной кубомедузы, который парализует сердечную мышцу, можно убить 60 человек.

ТОКСОИДЫ. От греч. toxikon – *яд* и eidos – *сходство*. Буквально: похожие на токсины, «как бы токсины». Токсины, потерявшие свои патогенные свойства, но сохраняющие иммуногенность, вследствие чего могут использоваться для профилактической иммунизации.

ТОПОИЗОМЕРАЗЫ. От греч. topos – *место*, isos – *одинаковый*, *равный*, meros – *часть* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Класс ферментов, осуществляющих топологическую* перегруппировку ДНК (снимающих суперспирализацию, т.е. меняющих «число зацеплений»** в ДНК) или, другими словами, релаксирующих суперспирализованную ДНК. или, по-другому кольцевой молекулы ДНК). Топоизомеразы типа I вносят *временный разрыв в одну из цепей* ДНК в области перед репликативной вилкой, что позволяет спирали вращаться вокруг своей оси и, тем самым, изменяют число зацеплений последовательно на единицу. Топоизомеразы типа II создают временный двухцепочечный разрыв, удерживая вместе концы обеих цепей, и изменяют число зацеплений последовательно «на два» (Синоним – *гиразы* (см. **Гиразы** и **Порядок зацепления**).

*Топология – область математики, изучающая общие свойства поверхностей, которые не меняются при их всевозможных деформациях.

**«Число зацеплений» – количество раз, которое две цепи ковалентно замкнутой двухцепочечной ДНК пересекают друг друга.

ТОРИБОНЫ. От греч. toriben – *вызывать тревогу*. Пахучие вещества тревоги и испуга, вызывающие реакции бегства или защиты, активной обороны у некоторых видов животных (пчёл, общественных ос, муравьёв, тлей, пресноводных моллюсков, рыб, головастиков амфибий и мышей). Действуют на других особей той же семьи или стаи. Например, у жалящей пчелы вместе с выделяемым ядом (и оторванным жалящим аппаратом с ядовитыми железами, если она жалит позвоночное животное) выделяется *торибон* – изо-амил-ацетат (напоминающий запах бананового масла), метящий запахом врага и вызывающий ярость у других особей.

ТРАНСГЛИКОЗИДАЗЫ. От лат. trans – *по ту сторону*, греч. glykys – *сладкий* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Ферменты, переносящие олигосахариды в блоке с долихолом (см. **Долихол**) в процессе N-гликозилирования белков.

ТРАНСЛОКАЗЫ. От лат. trans – *по ту сторону*, locus – *место* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Общий термин, обозначающий, во-первых, белок, осуществляющий перемещение пептидил-тРНК на рибосоме из участка А в участок Р в процессе трансляции. Синоним – *фактор элонгации* G (EF-G) (см. **Фактор элонгации трансляции (eEF2)**). Во-вторых, транслоказами также называют ферменты, находящиеся во внутренней мембране митохондрий и перемещающие субстраты через непроницаемую внутреннюю мембрану (см. **Кардиолипин**). Например, существуют специфические субстраты для АДФ, пирувата.

ТРАНСЛОКАТОРЫ. От лат. trans – *по ту сторону*, locus – *место*. Белки-переносчики (через мембрану) нуклеотидов в митохондриях.

ТРАНСПОЗАЗА. От позднелат. transpositio – *перестановка* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Фермент, с помощью которого осуществляется транспозиция (перемещение) мобильных генетических элементов – *транспозонов* (интеграция транспозонов в новые сайты). Бактериальные транспозазы.

ТРАНСПОРТЁРЫ. От лат. transportare – *переносить*, *перемещать*, *перевозить*. Белки, которые осуществляют транспорт различных молекул через плазматическую мембрану, а у бактерий – через клеточную мембрану. Используют два альтернативных механизма – АТФ-зависимый или независимый. В бактериях обнаружены транспортёры, использующие сразу оба механизма.

ТРАНСФЕРАЗЫ. От лат. transferre – *переносить* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Ферменты, переносящие различные химические группы с одних соединений на другие.

ТРАНСФЕРРИН. От лат. trans – *по ту сторону*, ferrum – *железо* и prote(in) – *белок*. Транспортный белок из группы ß-глобулинов – переносчик ионов железа и меди. Обеспечивает захват ионов железа в кишечнике, где они освобождаются из пищи, перенос их кровью и потребление различными клетками (главным образом, эритробластами, ретикулоцитами, фибробластами) с помощью специфического эндоцитоза самих молекул трансферрина*. Кроме того, этот белок аккумулируется в печени, где железо запасается. Каждая молекула трансферрина содержит по два атома Fe^{3+} (в норме 1 мг Fe^{3+} на 1 л плазмы).

*Трансферрин взаимодействует с особыми рецепторами на поверхности плазматической мембраны, и затем образовавшийся комплекс втягивается (интернализуется) внутрь клетки.

ТРАНСФОРМИРУЮЩИЕ ФАКТОРЫ РОСТА БЕТА (transforminggrowthfactorsß, TGF-ß). Семейство факторов роста, включающее более 40 членов, добавление которых в питательную среду способствует росту фибробластов в суспензии (изначально *адгезивных*, т.е. зависимых от прикрепления к субстрату клеток). Обнаружены первоначально как продукты активности опухолевых клеток.

ТРИКЛОЗАН. Распространённый антибактериальный агент (биоцид) – компонент туалетного мыла, зубных паст и прочих гигиенических принадлежностей. Специфический ингибитор синтазы жирных кислот II типа. Этот тип синтазы характерен для *апикопластов* малярийного плазмодия (см. **Апикопласт** в разделе **«Клеточная биология»**), в то время как в клетках млекопитающих присутствует синтаза I типа. Поэтому триклозан может применяться как антибиотик при лечении малярии, не оказывающий вредного воздействия на организм хозяина. Недавно было обнаружено, что триклозан резко ослабляет мышечное сокращение и нарушает кровоток у мышей через взаимодействие с *рианодиновыми* рецепторами, регулирующими работу кальциевых каналов, которые обеспечивают перенос ионов Ca^{2+} через плазматическую мембрану внутрь мышечного волокна и других клеток. Триклозан парадоксально активирует кальциевые каналы в мышечных клетках, приводя к «гашению» входящих нервных стимулов, что ослабляет сократительную способность мышц и миокарда и соответственно приводит к сердечной недостаточности!

ТРИЛОН Б. Натриевая соль ЭДТА (Na_2ЭДТА) – этилендиаминтетрауксусная кислота. Комплексон, эффективно связывающий ионы, в частности ионы кальция. В клинической практике, наряду с унитиолом, служит эффективным средством экстренной помощи при интоксикации сердечными гликозидами (см. **Унитиол** и **Хелаты**).

ТРИПАНОВЫЙ КРАСНЫЙ. Синтетический гистологический азокраситель, у которого Пауль Эрлих* в 1904 г. обнаружил антимикробное действие и который стали применять при лечении *трипаносомоза* лошадей**. Отсюда краситель и получил своё название.

*Пауля Эрлиха считают основоположником химиотерапии. В 1910 г. он открыл соединение мышьяка – *сальварсан*, которое как стандартное средство (позднее его производное – *неосальварсан*) использовалось для лечения сифилиса вплоть до 1945 г., когда был открыт пенициллин.

**Болезни, называющейся *сурра*. Позднее на основе трипанового красного был создан нетоксичный препарат *сурамин*, применявшийся для лечения трипаносомоза человека.

ТРИПАНОВЫЙ СИНИЙ. Кислотный азокраситель, использующийся для окрашивания гематологических и гистологических препаратов.

ТРИПТОФАН. Незаменимая аминокислота. У млекопитающих и человека участвует в образовании серотонина (5-окситриптамина) и никотиновой кислоты (витамина РР). С нарушениями обмена триптофана связан ряд заболеваний (включая слабоумие), а недостаток в пище может приводить к ряду функциональных и органических расстройств. Поэтому для повышения пищевой ценности белков добавляют синтетический триптофан. Однако пищевая добавка, содержащая триптофан (L-*tryptophan*), неоднократно приводила к эозинофильно-миалгическому синдрому с летальным исходом.

ТРОЙНОЙ ТЕСТ. Скрининг материнских сывороточных факторов (СМСФ) крови беременных женщин, с помощью которого исследуют содержание трех веществ: альфа-фетопротеина (АФЛ), вырабатываемого печенью плода и попадающего через плаценту в кровь матери, хорионического гонадотропина (ХГ) и неконъюгированного эстрадиола (НЭ). Тест позволяет выявить наличие, например, синдрома Дауна у плода на сроках беременности до 22 недель.

ТРОМБИН. От греч. thrombos – *сгусток* и prote(in) – *белок*. Фермент, образующийся в норме только в изливающейся из повреждённых сосудов крови из *протромбина* в присутствии *тромбопластина* и ионов Ca^{2+} под воздействием фермента *тромбиназы*. Тромбин представляет собой пептидазу, преимущественно расщепляющую аргининовые связи. Превращает растворимый белок фибриноген в фибриллярный нерастворимый белок фибрин (за счёт частичного протеолиза). Вызывает свёртывание крови или плазмы. Синонимы: *тромбаза* или *фибринфермент*.

ТРОМБОКСАНЫ (Thromboxanes). От греч. thrombos – *сгусток*, англ. box – *запирать*, буквально: *класть в ящик* и окончания -ane. Физиологически активные производные арахидоновой (эйкозотетраеновой) кислоты (эйкозаноиды) из группы паракринных веществ, продуцируются нейтрофилами и тромбоцитами. Вызывают агрегацию тромбоцитов и обладают вазоконстрикторным (сосудосуживающим) действием. Принимают участие в механизмах свёртывания крови (вызывают агрегацию тромбоцитов). Биохимически связаны с простагландинами. Обозначают $ТХА_2$, $ТХВ_2$.

ТРОМБОСПОНДИНЫ. От греч. thrombos – *сгусток*, лат. sponda – *ложе* и prote(in) – *белок*. Белки из группы *тромбоспондинов* (например, TSP-2), препятствующие росту кровеносных сосудов.

ТРОПАНОВЫЕ АЛКАЛОИДЫ. От лат. Atropa – *белена* (красавка). Алкалоиды белены и мандрагоры (растений семейства паслёновых, куда также входят дурман и красавка) – первые анестетики, применявшиеся ещё в медицинской практи-

ке в Древнем Риме. Один из главных алкалоидов, получаемых из этих растений – холинолитический спазмолитик *атропин*.

ТРОПОМИОЗИН. От греч. tropos – *поворот* и «миозин». Мышечный белок, стабилизирующий микрофиламенты фибриллярного актина (F-актина) и придающий им необходимую жёсткость. Представляет собой вытянутую в виде тяжа молекулу, состоящую из двух цепей α и ß, и укладывающуюся на молекуле F-актина в борозде между двумя спиральными нитями актина (см. **Актин**). В немышечных клетках участвует в образовании так называемых «куполов», или «лесов» цитоскелета, окружающих ядра.

ТРОПОМОДУЛИНЫ. От греч. tropos – *поворот*, лат. modulus – *мера*, *соразмерность* и греч. prote(in) – *белок*. Семейство белков, осуществляющих *кэпирование* заострённых концов (минус-концов) актиновых филаментов. Эти белки контролируют длину актиновых филаментов, находящихся в составе саркомеров в волокнах поперечнополосатых мышц, а также актиновых филаментов в эпителиальных клетках и эритроцитах. Высокое сродство к заострённым концам проявляется в присутствии белка *тропомиозина* (см. **Тропомиозин**). Кэпирование актиновых филаментов со стороны плюс-конца (оперённого конца) осуществляется белком CapZ; через этот белок тонкие актиновые филаменты присоединяются к Z-диску.

ТРОПОНИН. От греч. tropos – *поворот* и prote(in). Комплекс, состоящий из трёх мышечных белков, включающий тропонин T (TnT), тропонин I (TnI) и тропонин C (TnC), располагающийся в зоне I-дисков миофибрилл и связывающийся с тропомиозином. TnI – ингибирует взаимодействие между актином и миозином. TnC – белок, связывающий кальций (четыре иона Ca^{2+} на молекулу белка) и аналогичный белку *кальмодулину. Тропонин* характерен только для поперечнополосатых мышц (см. **Кальмодулин**).

ТУБУЛИН. От лат. tubulus – *трубочка* и prote(in) – *белок*. Димерный глобулярный белок, образующий за счёт процесса полимеризации различные клеточные микротрубочки, в том числе и микротрубочки митотического веретена. Состоит из двух мономеров – α-тубулина (53 kDa) и ß-тубулина (55 kDa).

ТРОФАГОГОНЫ. От греч. trophe – *питание*, *пища* и agogein – *привлекать*. Факторы, вырабатываемые паразитами и вызывающие в организме хозяина приток пищевых веществ к месту локализации паразита.

ТУНИКАМИЦИН. От лат. tunica – *оболочка*, *кора*, *кожица* и mykes – *гриб*. Антибиотик, влияющий на синтез пептидогликанов бактериальных стенок. Ингибитор ферментов-гликозилтрансфераз, участвующих в гликозилировании гликопротеинов (подавляет перенос пептидилмурамовой кислоты из комплекса с UDP на ундекапренолфосфат).

ТУРБИДНЫЙ. От лат. turbidus – *неспокойный*, *взволнованный*, *бурный* (англ. confused). Мутный, непрозрачный.

ТУФТЦИН. Иммунностимулятор, усиливающий активность гранулоцитов, моноцитов и лейкоцитов, специализирующихся на уничтожении инородных тел. Представляет собой простой олигопептид – тетрапептид Trp–Lys–Pro–Arg, присутствующий в крови. Обнаружено, что при остром миелоидном лейкозе в сыворотке крови уровень туфтцина резко снижается, а лейкемические клетки, обработанные туфтцином *in vitro*, погибают.

УАБАИН. Сердечный гликозид – ингибитор Na^+/K^+-АТФазной помпы – транспортного белка-носителя, откачивающего из клеток Na^+ в обмен на K^+. Одновременно подавляет и активный, сопряжённый с натриевым насосом, транспорт глюкозы в щёточной каёмке энтероцитов (см. **Энтероциты** в разделе **«Клеточная биология»**).

УБИКВИТИН. От лат. ubique – *везде*, *повсюду* и prote(in) – *белок*. Низкомолекулярный (76 аминокислотных остатков) высококонсервативный белок, присутствующий во всех клетках не только высших организмов, но и у животных других систематических групп. Из-за повсеместной, всевсюдной встречаемости и получил своё название. Участвует в процессе модификации гистонов (*убиквитинирование* гистонов по остаткам лизина), а также выступает в качестве «чёрной метки»* в циклических процессах *избирательного* внутриклеточного протеолитического расщепления белков (убиквитин-зависимая система деградации белков). С помощью фермента *убиквитинлигазы* присоединяется к белкам или надмолекулярным комплексам, подлежащим уничтожению (протеолитическому расщеплению в протеасомах). При этом обычно присоединяется несколько копий убиквитина*. Сами же молекулы убиквитина перед попаданием меченого белка в протеасому отсоединяются и используются повторно (см. **Протеасомы** в разделе **«Клеточная биология»**). Интересно отметить, что митохондрии сперматозоидов «помечены» убиквитином и потому зигота их «разбирает» на части**. В результате в новом организме остаются только митохондрии, полученные от матери.

За открытие роли убиквитина в клеточной системе распада белков (*нелизосомного внутриклеточного протеолиза*) израильским учёным Аарону Чехановеру, Ирвину Роузу и Аврааму Гершко в 2004 г. была присуждена Нобелевская премия по химии.

*Сам убиквитин способен дополнительно присоединять ещё несколько остатков убиквитина.

**Высокий процент неудач при клонировании (высокий уровень летальности плодов) можно объяснить присутствием в клонированных эмбрионах двойного набора митохондрий.

УБИКВИТИНИРОВАНИЕ. 1. Ковалентное связывание белков с активированными молекулами убиквитина (формирование олиго- или полице-

почек убиквитина). Меченные убиквитином белки деградируют в протеасомах (см. также **Протеасомы**). 2. Присоединение убиквитина (обычно одной молекулы) к остатку лизина в гистонах (моноубиквитинирование). В зависимости от гистона процесс может быть вовлечён в *инактивацию* хроматина или в *инициацию* и *элонгацию* транскрипции.

УБИХИНОЛ. Продукт восстановления *убихинона*.

УБИХИНОН (UQ). От лат. ubique – *везде*, *повсюду* и «хинон». Соединение из группы линейных изопреноидов – 2,3-диметокси-5-метил-1,4-бензохинон (замещённый *бензохинон*). Входит в состав коферментов с изопреноидным «липидным якорем»*. Является компонентом системы переноса электронов; локализован между *флавопротеидами* и *цитохромом* b. Встречается повсеместно во всех клетках, отсюда и получил своё название. Состоит их шестичленного углеродного кольца, способного акцептировать и отдавать электроны и очень длинного «хвоста» (9 или 10 *изопреноидных* звеньев). Синонимы: *коферменты* Q_9 и Q_{10} (*коэнзимы* Q).

*К этой же группе относятся *пластохинон* и *менахинон* (витамин K_2) (см. **Филлохинон**).

УНИТИОЛ. От лат. (uni)versalis – *всеобщий* и «тиол» (содержащий тиоловые группы –SH). Отечественный антидот, содержащий две тиоловые группы, весьма эффективный при отравлении соединениями ртути, мышьяка, свинца, кадмия, никеля, хрома, кобальта, некоторых радиоактивных элементов и сердечных гликозидов (выступает как донатор сульфгидрильных групп). Представляет собой водорастворимый аналог британского антилюизита.

УРАТЫ. От греч. uron – *моча*. Мононатриевые соли мочевой кислоты – конечного продукта метаболизма пуринов в организме человека. У организмов, неспособных к синтезу аскорбата (приматов и человека), потеря уриказы обеспечила селективные преимущества, поскольку ураты выступают в роли антиоксидантов в процессе неферментативного превращения в аллантоин, замещая антиоксидантную функцию аскорбата (см. **Подагра***).

*Накопление при подагре кристаллов урата натрия («узлов») в полостях, в мягких тканях и суставах и их фагоцитоз полиморфноядерными лейкоцитами в суставной щели (синовиальной жидкости) приводят к острому подагрическому артриту. Хронический подагрический артрит приводит к деформации суставов. Угнетает процесс образования уратов (мочевой кислоты) лекарственный препарат аллопуринол.

УРИКАЗА. От англ. uric – *мочевой* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Фермент, превращающий мочевую кислоту в *аллантоин*. Синоним – *уратоксидаза*

УРОБИЛИН. От греч. uron – *моча* и лат. bilis – *желчь*. Пигмент мочи, придающий ей соответствующую окраску (по степени окисления – от жёлтой до красной). Представляет собой *уропорфирин* – один из естественных продуктов распада гемоглобина (продукт распада билирубина в кишечнике).

УРОГАСТРОН. От греч. ur(on) – *моча* и gaster (gastros) – *желудок*. Флуоресцентный пигмент – фактор мочи, тормозящий желудочную секрецию и сократительную активность желудка.

УРОКИНАЗА. От греч. ur(on) – *моча* и kinesis – *движение*. Протеиназа мочи – высокоактивный тканевый активатор плазминогена (расщепляет плазминоген до плазмина). Обладает эффектами *стрептокиназы*. Урокиназа часто образуется в больших количествах в опухолях у человека и участвует в процессах роста опухоли и её метастазирования.

УРОНИДЫ. От греч. uron – *моча* и eidos – *сходство*. Группа соединений, состоящая из глюкуроновой, галактуроновой и гиалуроновой кислот. Их полимеры представляют гидратированные гели, способные к сильному набуханию. Урониды входят в состав гемицеллюлоз и слизей. Галактурониды с частично метилированными карбоксильными группами служат строительными блоками для синтеза *пектинов*.

УРОНОВЫЕ КИСЛОТЫ. От греч. uron – *моча*. Объединённое название β-D-маннуроновой и α-L-гулуроновой кислот.

ФАКИНИН. От англ. facoid – *чечевицеобразный* и греч. prote(in) – *белок*. Высокоспецифический и высококонсервативный белок промежуточных филаментов («филаментов типа бус»)*, характерных для клеток хрусталика глаза. Отвечает, наряду с белком *филензином*, за дифференцировку и свойства (упругость, прозрачность и сохранность на протяжении жизни организма) клеток хрусталика глаза (см. также **Филензин**). Синоним – *кристаллин* (crystallin, CP49 – *crystal protein*) (см. **Кристаллины**).

Мутации в гене *факинина* ответственны за развитие у человека ранней семейной катаракты.

*Название филаменты получили за характерный профиль поверхности, видимый в электронном микроскопе.

ФАКТОР. От лат. factor – *создатель*, *виновник*, *делающий*, *производящий* (factus – *искусно сделанный* < facio – *делать*, *совершать*). 1. Причина какого-либо процесса, явления, реакции; действующее начало; одна из причин чего-либо, например, физиологического процесса. 2. Ген (наследственный фактор). 3. Жизненно важный элемент (микроэлемент, витамин, провитамин). 4. Показатель, коэффициент.

ФАКТОРЫ ИНИЦИАЦИИ (IF). От лат. factor – *делающий*, *производящий* и initiatio < «nitium – *начало*. Белковые факторы, специфически связывающиеся с малой субъединицей рибосомы в процессе инициации трансляции (факторы, обеспечивающие первую фазу трансляции – инициацию). В прокариотических организмах этих факторов три: IF1 и IF3 непосредственно связываются с 30S

субъединицей, а IF2 сначала образует комплекс с GTP и только после этого связывается с 30S субъединицей, что облегчает её ассоциацию с мРНК и аминоацил-тРНК, соответствующей инициирующему кодону AUG*. Затем с образовавшимся комплексом ассоциируется 50S-субъединица. На следующей стадии факторы инициации освобождаются и происходит гидролиз GTP до GDP и ортофосфата (P), после чего наступает следующая фаза трансляции – *элонгация*. Эукариотические клетки содержат больше факторов инициации, и у них ведущую роль играет *кэп-структура* мРНК (см. **Кэп-структура** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**, а также **Факторы элонгации**, **Транслоказа**, **Фузидиевая кислота** и **Элонгация**).

*У прокариот стартовая тРНК несёт *N-формилметионин*, а у эукариот – *метионин*.

ФАКТОРЫ НЕКРОЗА ОПУХОЛЕЙ (ФНО-α, TNF-α и ФНО-β, TNF-β)*. Цитокины, запускающие каскад воспалительных реакций. Выступают также в роли эффекторных молекул, участвующих в реакциях апоптоза. Развитие сепсиса связано с массовой продукцией фактора некроза опухолей альфа (ФНО-α, TNF-α), индуцирующего, наряду с другими цитокинами, массовый апоптоз клеток. ФНО-α активирует белок под названием *ядерный фактор каппа бета* (nuclear factor kappa B – *NF-kappa B*), который включает один из генов, участвующих в реакциях *воспаления* и *клеточной пролиферации*. Здесь просматривается явная связь между процессом воспаления и неконтролируемым клеточным делением (см. **Воспаление**, а также **Сепсис** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**).

*TNF – *tumor necrosis factor*. Интересно отметить, что стимулирующее воспаление действие *TNF* и *NF-kappa B* блокирует целебная пряность *куркума* (приправа *карри*, получаемая из корневищ растения *Curcuma longa*), которую в качестве *противовоспалительного* средства использовали ещё в древнеиндийской системе врачевания Аюрведа (более 5 000 лет назад). Известно, что куркума, содержащая натуральное фенольное антиоксидантное соединение *куркумин* (биофлавоноид), снижает уровень холестерина в крови, помогает иммунным клеткам разрушать амилоидные бляшки, образующиеся при болезни Альцгеймера, и уменьшает воспаление суставов при ревматоидном артрите. Препарат куркумин используется также в комплексной терапии некоторых форм рака, поскольку при определённых условиях подавляет пролиферацию раковых клеток.

ФАКТОРЫ ОСВОБОЖДЕНИЯ (RF). От англ. releasing factor. Белки, участвующие в считывании стоп-сигналов в процессе трансляции и освобождении вновь синтезированного пептида. Терминация трансляции наступает при попадании в акцепторный участок рибосомы стоп-кодонов (UAA, UAG или UGA), которым в норме не соответствует ни одна аминоацил-тРНК. В результате *фактор-RF1* в присутствии комплекса *фактор-RF3/GTP*, поставляющего энергию, катализирует гидролитическое расщепление эфирной связи между тРНК и С-концом пептида, освобождая последний от рибосомы. Синонимы: *факторы терминации*, *релизинг-факторы*.

ФАКТОРЫ СПЕЦИФИЧНОСТИ. Белки, обратимо ассоциирующиеся с коровой частью РНК-полимеразы (кор-ферментом) и узнающие промоторы.

ФАКТОРЫ ТРАНСКРИПЦИИ. Любые белки (белковые факторы), необходимые для инициации процесса транскрипции, но не являющиеся самой РНК-полимеразой. Факторы транскрипции обеспечивают инициацию транскрипции, регулируя процесс сборки транскрипционного комплекса (*транскриптосомы*). Среди факторов транскрипции выделяют *общие факторы транскрипции* (TF), среди которых обнаружены (выделены и очищены) TFIIA, TFIIB, TFIID, TFIIE, TFIIF, TFIIH и TFIIJ. Эти факторы представлены в активных клетках очень обильно, поскольку связываются с промоторами всех экспрессирующихся генов. Кроме TF в клетках присутствуют тысячи других дополнительных регуляторных белков, так называемых транс-регуляторных факторов. Они взаимодействуют с регуляторными сайтами энхансеров, сайленсеров и самих промоторов и влияют на скорость транскрипции. Наборы этих факторов в разных клетках сильно различаются (в зависимости от того, какие гены в них активны), и они обычно представлены малым числом специфических молекул.

ФАКТОРЫ ЭЛОНГАЦИИ ТРАНСЛЯЦИИ. От лат. elongatia – *удлинение*. Факторы удлинения полипептидной цепи при трансляции. Белки, циклически ассоциирующиеся с рибосомами и обеспечивающие включение каждой новой аминокислоты в растущую полипептидную цепь в процессе трансляции. Элонгация осуществляется следующим образом: тРНК, несущая подходящую аминокислоту, связывается с акцепторным участком рибосомы в комплексе с фактором *EF-T (EF-TU)*, содержащим *GTP*. Затем следует гидролиз GTP (на GDP и P) и диссоциация комплекса. (Другой фактор элонгации EF-Ts обеспечивает обмен GDP на новый GTP, т.е. регенерирует комплекс *EF-TU/GTP* для присоединения новой аминоацил-тРНК к акцепторному участку рибосомы.) Далее происходит перенос растущей пептидной цепи связанной с тРНК, находящейся в пептидильном участке (P-участок), на аминогруппу новой аминокислоты в акцепторном участке (A-участок). Эта пептидилтрансферазная активность обеспечивается исключительно рибосомной РНК (рибозимная реакция) (см. **Рибозимы**). После переноса растущей цепи в A-участок с рибосомой связывается ещё один GTP-содержащий фактор элонгации *EF-G*.

Гидролиз GTP этим фактором обеспечивает энергией продвижение (транслокацию) рибосомы чётко на один кодон в направлении 3′-конца. При этом растущая пептидная цепь сдвигается в Р-участок, поскольку присоединена к тРНК, связанной своим антикодоном с кодоном мРНК. При этом А-участок освобождается и его занимает следующая аминоацил-тРНК, соответствующая новому кодону (см. **Транслоказа**, **Факторы терминации** и **Элонгация**).

ФАЛЛОИДИНЫ. От лат. fallo (falsum) – *ложный*, *обманчивый* и eidos – *сходство*. Токсические циклические пептиды, продуцируемые бледной поганкой вида *Amanita phalloides*, связывающиеся с актиновыми филаментами (с минус-концом филаментов) клеток и предотвращающие их деполимеризацию. Длительное воздействие этих веществ на клетки вызывает их гибель. Фаллоидины по структуре близки *аманитину* (см. **Аманитин** и **Цитохалазин)**.

ФАРМАКОНЫ. От греч. pharmakon – *лекарство*. Общее название современных лекарственных препаратов.

ФАРНОХИНОН. От «фарнезил» и «хинон». Жирорастворимый витамин K_2. Недостаток в пище приводит к нарушениям свертывания крови (коагулопатиям). Витамин К в качестве кофактора необходим для синтеза остатков γ-*карбоксиглютаминовой* кислоты (Gla), входящей в состав факторов свёртывания II, VII, IX и X.

ФЕКАПЕНТАНЫ. От лат. faex (faecis) – *осадок*, *отстой* (в переносном смысле – отбросы). Вещества, образующиеся в толстом кишечнике и обладающие мутагенным действием. Их образование стимулируется насыщенными жирными кислотами. Считается, что фекапентаны отвечают за процесс канцерогенеза в толстом кишечнике.

ФЕНАМИН. От греч. phenik – *фенол* (где phaino – *освещаю* и суффикса -ol, указывающего на то, что это спирт) и «амин». Симпатомиметический амин.

ФЕНИЛТИОКАРБАМИД (ФТК). Вещество очень горького вкуса, которое используется для выявления чувствительности людей к «горькому». 75 % людей ощущают вкус ФТК, а 25 % не чувствуют никакого вкуса, поскольку в этих двух популяционных группах существует различие в активности вкусовых рецепторов (рецепторного белка, кодируемого двумя вариантами гена*). Этот ген был идентифицирован у неандертальцев, живших 48 тыс. лет назад.

*Изменённый вариант гена кодирует рецептор, не способный связывать ФТК.

ФЕНОТИАЗИНЫ. Применяются как антипсихотические средства. Связываются с кальмодулином (см. **Кальмодулин**) и предотвращают его взаимодействие с кальций-зависимыми ферментами. Вызывают расслабление гладкой мускулатуры.

ФЕРМЕНТЫ*. От лат. fervere – *кипеть*. Белковые высокоспецифические (высокоизбирательные**) биокатализаторы химических процессов в живой клетке. При этом в ходе реакции сами ферменты не изменяются, а только ускоряют протекание реакций***. Составлен каталог ферментов, в котором каждый из них снабжён номером и «систематическим» названием. Как правило, названия ферментов оканчиваются на суффикс «аза». Синоним – *энзимы*.

*В научный обиход этот термин ввёл голландский иатрохимик Я.Б. ван Гельмонт (1579–1644 гг.), предположивший, что спиртовое брожение вызывается какими-то веществами. Гельмонт не придумал термин, а взял его у древнеримского учёного Плиния Старшего, который ещё в I в. н.э. процесс брожения назвал «ферментацией», поскольку при брожении выделяются пузырьки углекислого газа и кажется, что жидкость как бы кипит.

**Каждый фермент обладает *субстратной специфичностью* и катализирует только одну определённую реакцию, т.е. обладает *специфичностью действия*.

***На самом деле ферменты не только ускоряют или замедляют уже начавшиеся биохимические реакции, но и обладают способностью их инициировать.

ФЕРМЕНТЫ С ПРОЦЕССИВНЫМ МЕХАНИЗМОМ ДЕЙСТВИЯ. От англ. processive enzymes < лат processio – *движение вперёд*. Ферменты, действующие на определённый субстрат и не отделяющиеся от него между повторяющимися каталитическими событиями.

ФЕРОМОНЫ*. От греч. phero – *нести* (ferein – *несу*, *переношу*) и hormao – *возбуждать*. Биологически активные вещества, выделяемые живыми организмами в окружающую среду и влияющие на поведение и функциональное состояние других особей этого же вида. Феромоны – летучие вещества (пахучие химические послания), воздействующие на специальные рецепторы и активные в чрезвычайно низких концентрациях (другими словами, химические регуляторы, вызывающие подпороговые стимулы, благодаря которым внешний мир строится изнутри)**. К феромонам относятся половые *аттрактанты* (например, у ночных бабочек), представляющие собой комплексы веществ, определяющих половую активность особей (см. **Аттрактанты**). В эту же группу входят вещества тревоги («аларм-феромоны»)*** и «следовые» феромоны (вещества для прокладывания пахучих следов, например, «муравьиных дорог»), а также вещества для мечения территории, определяющие социальное поведение особей. У человека феромоны обладают способностью создавать так называемый «образ запаха». Например, вещество, создающее «запах хряка», не чувствует большинство мужчин. Напротив, его хорошо чувствуют очень многие женщины. Запах гормона *андро-*

стерона также воспринимается исключительно женщинами. К сожалению, ещё неизвестно, каким веществом женщины воздействуют на мужчин. Мужские феромоны присутствуют в запахе пота и мочи. Некоторые испытуемые ощущение запаха мужских феромонов передают эмоционально: «*Будто тебя окунули в дерьмо, а оно оказалось сладким*». Различают феромоны *сигнальные* и *запускающие*; последние способны запускать у получателя долговременные физиологические изменения (например, маточное вещество пчёл, тормозящее развитие яичников у рабочих особей). По другой классификации феромоны подразделяются на: 1) праймер-феромоны – подготавливают реакции организма; 2) релизер-феромоны – вызывают почти мгновенную реакцию. Интересно, что у человека существует гематогенное обоняние, заключающееся в том, что при введении вещества в кровь ощущается его запах. Из этого следует, что определённые клетки мозга («обонятельный мозг») напрямую воспринимают запахи****. Кроме того, путь запахов из носа в мозг – самый короткий путь. Синоним – *гомотелергоны*.

*Термин предложили в 1959 г. немецкий биохимик Петер Карлсон и швейцарский зоолог Мартин Люшер.

**У человека феромоны, скорее всего, вызывают подпороговые (неосознаваемые) стимулы.

***От англ. alarm – *тревога*.

****У человека обонятельные клетки живут всего 40 дней.

ФЕРРЕДОКСИНЫ. От лат. ferrum – *железо* и греч. oxys – *кислый*. Белки, содержащие железо и проявляющие свойства переносчиков электронов. Присутствуют в зелёных растениях, водорослях и анаэробных бактериях. Участвуют в процессах фотосинтеза и окислительно-восстановительных реакциях, например, при фиксации атмосферного азота.

ФЕРРИТИН*. От лат. ferrum – *железо* и prote(in) – *белок*. Белок, вырабатывающийся в печени (обнаружен также в слизистой оболочке тонкого кишечника и селезёнке), связывающий и запасающий железо в форме Fe^{3+} (составляет до 20 % веса белка; на одну молекулу приходится до 2 000 атомов железа). В норме ферритин происходит из разрушающихся путём фагоцитоза эритроцитов и катаболизма гемоглобина в макрофагах, ретикулярных клетках или гистиоцитах. При определённых состояниях может также возникать и из экзогенного железа. Белок, освобождённый от железа, называется *апоферритином*.

Благодаря высокой электронной плотности частиц ферритина его используют для «окрашивания» γ-глобулинов в иммунохимических методах детекции антигенов (белков) с помощью электронного микроскопа.

*Был выделен в кристаллической форме в 1937 г. Лауфбергером.

ФЕРРОПРОТЕИНЫ. От лат. ferrum – *железо* и prote(in) – *белок*. Белки, содержащие железо в простетических группах, такие как, например, гемоглобин, миоглобин и цитохромы.

ФЕТОПРОТЕИН*. От лат. fetus – *плод*, *зародыш* и protein – *белок*. Плодный (фетальный) белок (гликопротеид), присутствующий в больших количествах в развивающемся плоде и в крови беременных женщин (особенно во втором триместре беременности), а также в очень низких концентрациях у здоровых взрослых людей. Относится к группе карциноэмбриональных антигенов. Синтезируется печенью плода. Повышение концентрации у взрослых людей наблюдается с неизменным постоянством при некоторых предраковых заболеваниях печени, а также при злокачественных гепатоцеллюлярных формах рака печени. Поэтому фетопротеин используется в клинических исследованиях как диагностический опухолевый маркёр. Синонимы: *α-фетопротеин* (АФП), *карциноэмбриональный белок*, *раково-эмбриональный протеин*, *фетоглобулин*.

*Впервые был выделен в лаборатории Г.И. Абелева из сыворотки плода человека и первоначально назван ЭСБ – *эмбриональный сывороточный белок*. Позднее оказалось, что ЭСБ полностью идентичен гликопротеиду, выделенному Ю.С. Татариновым из крови больных раком печени. В настоящее время белок *α-фетопротеин* является одним из важных диагностических опухолевых маркёров, использующихся для диагностики гепатом (опухолей печени) и опухолей, возникающих из зародышевых клеток (тератом семенников) человека и животных.

ФИБРИЛЛИН. От лат. fibrilla – *волоконце* и prote(in) – *белок*. Белок, участвующий в образовании волокнистых структур соединительной ткани, которые важны для целостности внутренних органов. Мутации в гене фибриллина приводят к развитию синдрома Марфана. Многообразие аллелей гена фибриллина выражается в различных вариантах фенотипа – от ярко выраженных до почти стёртых форм (см. **Синдром Марфана** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**).

ФИБРОИН. От лат. fibra – *волокно*. Фибриллярный белок из группы склеропротеинов, составляющий основу паутины, образуемой паутинными железами пауков и некоторых паукообразных, а также шёлковых нитей, образуемых гусеницами шелкопрядов. Выделяется в виде вязкой жидкости, затвердевающей на воздухе в очень прочные* нерастворимые нити диаметром несколько мкм. Вторичная структура фиброина построена по типу β-складчатого слоя.

*Паутина прочнее и эластичнее шёлка (прочность на разрыв до 250 кг/мм^2), поскольку содержит большие количества склеивающего фиброин (и клеящего) белка *серицина*. Используется для по-

строения ловчих сетей (тенёт), яйцевых коконов, убежищ, а самцы пауков изготавливают из неё сперматофоры (сперматические сеточки). Молодь некоторых видов пауков использует длинные нити паутины как парашюты при расселении на большие расстояния с помощью ветра.

ФИЗОСТИГМИН. Антихолинестеразный препарат, содержащий ядовитый алкалоид – растительный аналог прозерина – действующее начало ядовитых калабарских бобов* (африканское тропическое растение *Physostigma venenosum*), откуда и получил название. Блокирует нервно-мышечную передачу возбуждения (см. **Кураре**). Используется как антагонист холинолитиков (вызывает сужение зрачков). Легко проникает через гематоэнцефалический барьер. Синоним – *эзерин*.

*В Западной Африке использовали для наказания преступников.

ФИКОБИЛИНЫ. От греч. phykos – *водоросль* и лат. bilis – *желчь*. Близкие по строению к хлорофиллу, только имеющие нециклическую структуру тетрапиррольные пигменты красных (багряных) водорослей и цианобактерий – *фикоциан* или *фикоцианин* (синий) и *фикоэритрин* (красный) (см. **Фикобилисомы** в разделе **«Микробиология и вирусология»**).

ФИКОБИЛИНПРОТЕИДЫ. От греч. phykos – *водоросль*, лат. bilis – *желчь*, protein – *белок* и eidos – *сходство*. Сложные пигменты цианобактерий, красных и некоторых криптофитовых водорослей, участвующие в поглощении света. Состоят из белковых субъединиц, содержащих в качестве простетических групп *фикобилины*. С белковой молекулой фикобилиновая группа связана через остаток цистеина (через тиоэфирную связь). К фикобилинпротеидам относятся *аллофикоцианин*, *фикоцианин* и *фикоэритрин*, которые поглощают фотоны в диапазоне длин волн от 480 до 650 нм.

ФИКОЦИАНИНЫ. От греч. phykos – *водоросль* и kyanos – *лазурный*, *небесно-синий*. Синие пигменты из группы фикобилинов, способные поглощать и переносить на хлорофилл кванты солнечной энергии. Синонимы: *фикоцианы*, *фикоцианобилины*.

ФИКОЭРИТРИНЫ. От греч. phykos – *водоросль* и erythros – *красный*. Пигменты из группы фикобилинов, играющие роль дополнительных фотосинтетических молекул-акцепторов, передающих энергию света на хлорофилл (см. **Фикобилины** и **Фикоцианины**). Содержатся в клетках красных водорослей и цианобактерий.

ФИЛАГРИН. От лат. filamentum – *нить*, англ. agree – *быть сходным*, *соответствовать* и греч. prote(in) – *белок*. Белок, взаимодействующий в процессе дифференцировки кератиноцитов с кератиновыми филаментами с образованием в верхних слоях эпидермиса дополнительных структур – плотных эластичных комплексов, ответственных за формирование основного защитного слоя кожи. Мутации в филагрине приводят к сухости кожи и *экземе* (см. **Экзема** в разделе **«Анатомия, физиология и патология животных и человека»**).

ФИЛЕНЗИН. От лат. filamentum – *нить*, lens – *чечевица* (линза) и греч. prote(in) – *белок*. Высокоспецифический и высококонсервативный белок промежуточных филаментов («филаментов типа бус»)*, характерных для клеток хрусталика глаза. Отвечает, наряду с белком *факинином*, за дифференцировку и свойства (упругость, прозрачность и сохранность на протяжении жизни организма) клеток хрусталика глаза. Синоним – *кристаллин* (см. **Кристаллины**).

*Название филаменты получили за характерный профиль поверхности, видимый в электронном микроскопе.

ФИЛИПИН. От греч. phileo – *любить* и lypos – *жир*. Полиеновый антибиотик, специфически взаимодействующий с холестеролом плазматических мембран эукариотических клеток и вызывающий образование в них агрегатов холестерола (частиц диаметром ~20 нм), что указывает на гетерогенное распределение холестерола в плазмалемме эукариотических клеток.

ФИЛЛОХИНОН. От греч. phyllon – *лист* и «хинон». Жирорастворимый витамин K_1 из группы линейных изопреноидов. Дефицит витамина К наблюдается редко, поскольку он вырабатывается микрофлорой кишечника. Участвует в процессах свертывания крови через механизм карбоксилирования факторов свертывания (в качестве кофактора необходим для синтеза остатков γ-*карбоксиглютаминовой* кислоты (Gla), входящей в состав факторов свёртывания II, VII, IX и X). Эффективный антагонист* синтетических дикумариновых (кумариновых) противосвертывающих средств (антикоагулянтов), применяющихся для лечения тромбозов (см. также **Фарнохинон**).

*Входит в состав препарата *викасола*, повышающего свёртываемость крови и устраняющего кровоточивость.

ФИТИН. От греч. phyton – *растение*. Гексафосфаты алейроновых зёрен. Кальций-магниевая соль инозитфосфорной кислоты* – минеральный компонент алейроновых зёрен – наименее растворимый компонент вакуолярного сока в растительных клетках. Осаждается первым в виде так называемого *глобоида* при образовании в семенах алейроновых вакуолей.

*Используется в клинике как антисвинцовое противоядие. Получают из обезжиренных конопляных жмыхов.

ФИТОАГРЕССИНЫ. От греч. phyton – *растение* и лат. aggressus (aggressio) – *нападаю*. Микробные продукты, активные против растений. Известно более 150 таких веществ, многие из которых обладают ещё и антибиотической активностью в отношении других микроорганизмов. Часто

фитоагрессины называют также фитотоксинами (см. **Фитотоксины**).

ФИТОАЛЕКСИНЫ. От греч. phyton – *растение* и alexo – *отражаю*. Белки растений, защищающие их от *фитотоксинов* (см. **Фитотоксины**).

ФИТОГЕМАГГЛЮТИНИН (ФГА). От греч. phyton – *растение*, haima – *кровь* и лат. agglutinare – *склеивать*. Растительный белок (фитомитоген – лектин), получаемый из фасоли обыкновенной (*Phaseolus vulgaris*) и стимулирующий в культуре, как неспецифический антиген, пролиферацию (*бласттрансформацию*) лимфоцитов, полученных из периферической крови. На Т-лимфоциты ФГА действует сильнее, чем на В-лимфоциты. Синоним – *фитолектин*.

ФИТОЛ. От греч. phyton – *растение* и суффикса «ол», указывающего на то, что это спирт. Длинный «хвост» молекулы хлорофилла, состоящий из 20-ти углеродных атомов.

ФИТОМИТОГЕН. От греч. phyton – *растение*, mitos – *митоз* и genan – *порождать*. Любой растительный лектин, вызывающий бласттрансформацию лимфоцитов. Синоним – *митогенный лектин*.

ФИТОНЦИДЫ*. От греч. phyton – *растение* и лат. caedere – *убивать*. Биологически активные летучие вещества, выделяемые некоторыми высшими растениями: чесноком, луком, хреном, горчицей, черемухой и т.д., которые способны подавлять рост микроорганизмов (в том числе патогенных). Так из чеснока выделен антибиотик, названный *аллицином*.

*Приоритет в открытии фитонцидов принадлежит советскому учёному Б.П. Токину.

ФИТОСТЕРИНЫ. От греч. phyton – *растение* и «стерины». Стерины растительных клеток (замещают холестерин). Входят в состав клеточных мембран.

ФИТОТОКСИНЫ. От греч. phyton – *растение* и toxikon – *яд*. Микробные продукты, ядовитые для растений (см. **Фитоагрессины**).

ФИТОФЕРРИТИН. От греч. phyton – *растение*, лат. ferrum – *железо* и prote(in) – *белок*. Железосодержащий белок – аналог ферритина из растительных клеток, например, зародыша гороха.

ФИТОЭКДИЗОНЫ. От греч. phyton – *растение* и ekdisis – *линька*. Экдизоноподобные стероидные соединения, обнаруженные у некоторых растений (растительные стероиды) (см. **Экдизоны**).

ФИТОЭСТРОГЕНЫ. От греч. phyton – *растение* и «эстрогены». Эстрогены растительного происхождения. Могут изменять гормональный статус у человека и животных. Участвуют в процессах восстановления костной ткани. Значительные количества фитоэстрогенов содержится в борщевике, а также в некоторых пищевых продуктах, например, в пиве.

ФЛАВИНЫ. От лат. flavus – *беловатый*, *рыжеватый* (англ. yellow). Пигменты жёлто-оранжевого цвета, являющиеся простетическими группами (компонентами) флавопротеинов (см. **Флавопротеины**). К флавинам относятся *рибофлавин* (витамин B_2) и *кверцетин**. Синонимы: *флавоны*, *флавиновые пигменты*.

*Содержится в красном вине.

ФЛАВОНОИДЫ*. От лат. flavus – *беловатый*, *рыжеватый* и греч. eidos – *сходство*. Фенольные соединения, содержащиеся в высших растениях. Присутствуют в виде гликозидов или соединений с органическими кислотами. К флавоноидам относится *кверцетин*, *индолы*, *рутин*, *катехины*. Многие из флавоноидов представляют собой растительные пигменты (*антоцианы*, *ауроны*, *лейкоантоцианы*, *флавоны*, *халконы*). Обладают способностью связывать свободные радикалы, т.е. являются пищевыми антиоксидантами. Синоним – *биофлавоноиды*.

*Открыты Альбертом Сент-Георги.

ФЛАВОПРОТЕИНЫ. От лат. flavus – *беловатый*, *рыжеватый* и protein – *белок*. Ферменты дыхательной цепи, простетическая группа которых представлена *флавином* (флавинадениндинуклеотидом – FAD) или, реже, флавинмононуклеотидом – FMN (см. **Флавины**).

ФЛИППАЗЫ. От англ. flipper – *плавник*, *ласты* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Неспецифические ферменты-переносчики, встроенные в мембраны эндоплазматического ретикулума, перемещающие вновь синтезированные глицерофосфолипиды с цитозольной поверхности во внутренний слой мембраны в процессе биосинтеза клеточных мембран.

ФЛУОРЕСЦЕНТНЫЕ БЕЛКИ. От названия минерала *флюорита*, у которого впервые было обнаружено свойство флуоресценции (от лат. fluore – *течь*, *литься*) и лат. суффикса -escentia, означающего *слабое действие*. Незаменимый инструмент современных биологических исследований, позволяющий метить и визуально отслеживать отдельные белки в клетке, а также наблюдать работу генов. Первым открытым флуоресцентным белком был так называемый *зелёный флуоресцентный* (флуоресцирующий) *белок* (GFP)* медузы. Первоначально все природные флуоресцирующие белки были обнаружены только у бактерий и беспозвоночных животных (кораллов и медуз). Молекулы этих флуоресцентных белков уже модифицированы с помощью методов белковой инженерии таким образом, что они могут светиться разными оттенками и с различной интенсивностью. Недавно был открыт первый для позвоночных организмов флуоресцентный белок, совсем не похожий на уже известные флуоресцирующие белки. Японские химики из Университета Кагосимы, изучавшие питательные свойства японского пресноводного угря (*Anguilla Japonica*), случайно обнаружили свечение его мышечной ткани. Позднее молекулярный биолог Ацуши Мияваки (Atsushi Miyawaki) с кол-

легами из Института исследований мозга в Вако выделили фрагменты самого белка и идентифицировали его ген, получивший название UnaG**. Этот белок светится зелёным светом в возбуждающем синем свете, у него нет собственного хромофора – специального участка последовательности, характерного для таких белков. UnaG начинает флуоресцировать только тогда, когда связывается с билирубином. Кроме того, он светится тем ярче, чем ниже уровень кислорода в мышечной ткани (в продуцирующих его клетках). Этот белок, как считают исследователи, можно использовать для визуализации анаэробных участков в опухолевой ткани.

*От англ. Green Fluorescent Protein – *зелёный флуоресцирующий белок*. За открытие и исследование GFP японскому биохимику Осаму Симомуре и американским учёным Роджеру Циену и Маритину Чалфи в 2008 г. была присуждена Нобелевская премия по химии.

**От японского слова unagi – *угорь*. Соответственно и сам белок получил название UnaG.

ФЛУОРОХРОМЫ. От названия минерала *флуорита* (лат. fluore – *течь*, *литься*), у которого впервые было обнаружено слабое свечение, и греч. chroma – *цвет*. Соединения, способные к цветовой флуоресценции (флуоресцентные красители). Наиболее часто используются следующие флуорохромы: алофикоцианин (APC), перидинин-хлорофилл протеин (Per-CP), фикоэритрин (PE), флуоресцеин изотиоцианат (FITS).

ФОЛАТ. От лат. folium – *лист*. Остаток фолиевой кислоты в составе сложных эфиров и солей.

ФОЛАТЫ. От лат. folium – *лист*. Группа водорастворимых соединений, содержащих птеридиновое ядро, а также остатки парааминобензойной и глутаминовой кислот. В природе наиболее распространена фолиевая кислота (*птероилмоноглютаминовая* кислота) и её полиглутаматы. Синонимы: *фолацин*, *витамин* B_c.

ФОЛИЕВАЯ КИСЛОТА. От лат. folium – *лист*. Название дано потому, что фолиевая кислота преимущественно содержится в листовых овощах (например, в шпинате) в виде полиглютаматов, в бобах и томатах, а также в печени и почках животных. В организме человека синтезируется микрофлорой кишечника. Входит в состав витаминов группы В (витамин B_{11}). Химическое название *2,4-Диоксо-6-метил-1,2,3,4-тетрагидропиримидин*. Относится к группе *птеринов* (*птероилмоноглютаминовая* кислота). В организме восстанавливается до тетрагидрофолиевой кислоты (тетрагидрофолата, который образуется из дигидрофолата), являющейся коферментом, участвующим в различных метаболических процессах – синтезе аминокислот (гистидина и метионина), пуринов и пиримидинов (тимидилата), обмене холина. Фолиевая кислота необходима для нормального эритропоэза (вместе с *цианокобаламином* – витамином B_{12}), созревания *мегалобластов* и образования *нормобластов*. Поэтому используется для лечения и профилактики некоторых видов анемий (мегалобластной анемии, макроцитарной гиперхромной анемии* и лейкопении, вызванной ионизирующим излучением и лекарственными средствами, анемий, связанных с болезнями тонкой кишки**). Фолиевая кислота, поступившая в организм в избыточном количестве, выводится почками в неизменном виде.

На стадии синтеза тимидилата можно прервать синтез ДНК и, соответственно, рост быстрорастущих раковых клеток. В клинической практике для этих целей применяются ингибиторы тимидилатсинтазы (например, *фтордезоксиуридин*) или дигидрофолатредуктазы (например, антагонисты фолата). К структурным аналогам – антагонистам, или антиметаболитам фолиевой кислоты, подавляющим синтез ДНК (цитостатикам, блокирующим прохождение клетками S-фазы), относятся *аминоптерин* (4-аминофолат) и *аметоптерин* (метотрексат, или 4-амино-10-метилфолат). Эти соединения как канцеростатики используются для лечения лейкемии, а также как иммунодепрессанты в трансплантологии.

*Недостаток фолиевой кислоты ведёт к развитию макроцитарной анемии.

**Всасывание фолиевой кислоты происходит преимущественно в верхних отделах двенадцатиперстной кишки.

ФОСФАГЕНЫ. От греч. phos – *свет*, phoros – *несущий* («фосфор») и genan – *порождать*. Общее название веществ, предотвращающих быстрое истощение запасов АТФ (ATP) в мышцах, которые поставляют макроэргический фосфат, необходимый для ресинтеза АТФ из АДФ (ADP). К таким веществам, например, относится *креатинфосфат* (образуется из креатина и АТФ во время расслабления мышцы, когда потребность в энергии невелика).

ФОСФАТАЗЫ (протеинфосфатазы). Ферменты, отщепляющие фосфатные группы от белков, т.е. обладающие действием, противоположным действию киназ (протеинкиназ). Имеют большую специфичность, чем киназы и относятся к наиболее высококонсервативным белкам, практически не изменяющимся в процессе эволюции. Подразделяются на два основных типа – *тирозиновые* и *серин-треониновые* фосфатазы, отщепляющие фосфатные группы от соответствующих аминокислотных остатков в фосфорилированных белках. Идентифицировано четыре типа серин-треониновых протеинфосфатаз: PPI, PP2A, PP2B, PP2C, имеющих одинаковые каталитические, но отличающиеся друг от друга регуляторные субъ-единицы.

ФОСФОЛИПАЗА. От греч. phos – *свет*, lipos – *жир* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Фермент, гидролизующий *фосфолипиды*. Синонимы: *лецитиназа*, *лизофосфолипаза*, *фосфатидаза*.

ФОСФОМИЦИН. От греч. mykes – *гриб*. Антибиотик, содержащий остаток фосфорной кислоты и подавляющий, подобно *циклосерину*, синтез пептидогликанов бактериальной стенки, путем ингибирования образования UDP-мурамовой кислоты. Синоним – *фосфономицин*.

ФОТОДИМЕР ТИМИНА. От греч. photos (phos) – *свет*, di – *два* и meros – *часть*. Соединение, образующееся из двух тиминов, стоящих рядом вдоль цепи ДНК, после того как один из этих тиминов поглотил фотон ультрафиолетовой части спектра. Тиминовые сшивки – причина повреждения клеток ультрафиолетовым светом. Тиминовые сшивки «залечиваются» *фотореактивацией* и *эксцизионной репарацией* (см. **Фотореактивация** и **Репарация эксцизионная** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**). Синонимы: *тиминовая сшивка*, *тиминовый димер*.

ФОТОЛИАЗА. От греч. photos (phos) – *свет*, lysis – *растворение* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Фермент репарации ДНК, обнаруженный у прокариот и низших эукариот*. Активируется фотоном видимого света, в результате чего расщепляет тиминовые димеры с полным восстановлением исходной формы тиминов. Кодируется геном *phr* (см. **Фотореактивация**).

*Фотолиазы нет у млекопитающих и человека.

ФОТОЛИЗ. От греч. photos (phos) – *свет*, lysis – *растворение*. Разложение химических соединений под действием света.

ФОТОРЕАКТИВАЦИЯ*. Явление, обнаруженное у низших эукариот и прокариот (первоначально у парамеций, актиномицетов и бактериофагов), при котором освещение видимым светом приводит к восстановлению жизнеспособности после летальных доз УФ-облучения. Фотореактивация приводит к разрушению тиминовых димеров и катализируется ферментом *фотолиазой*, которая разделяет димер на мономеры и восстанавливает водородные связи в паре А-Т между комплементарными цепями (см. **Фотолиаза**).

*Название было предложено М. Дельбрюком.

ФРАГМЕНТИНЫ. От лат. fragmentum – *обломок*, *кусок*, *остатки* и prote(in) – *белок*. Смесь протеолитических ферментов, выделяемых цитотоксическими Т-лимфоцитами (Т-киллерами) и разрушающих клетки-мишени, к антигенам которых они *примированы* (см. **Перфорины**). Синоним – *гранзимы*.

ФРУКТОЗА. От греч. fructus – *плод*. Кетогексоза. Один из двух продуктов гидролиза сахарозы. Важный питательный продукт при сахарном диабете, поскольку в отсутствие инсулина превращается в гликоген. К кетогексозам также относятся *галактоза* и редкий дисахарид *генциобиоза*. Синонимы: *фруктовый сахар*, *левулёза*.

ФУЗИДИЕВАЯ КИСЛОТА. Антибиотик, подавляющий действие фактора элонгации G (EF-G) (см. **Факторы элонгации**).

ФУКОКСАНТИН. От лат. fucus – *лишайник* и греч. xanthos – *жёлтый*. Коричневый пигмент бурых водорослей. Присутствует в клетках у *Laminaria saccharina* – обитательницы северных морей, а также у диатомовых водорослей и динофлагеллят. Определяет цвет хроматофоров и, соответственно, окраску таллома бурых водорослей.

ФУНГИСТАТИКИ. От лат. fungus – *гриб* и греч. states – *стоящий*. Вещества природного и синтетического происхождения, подавляющие размножение грибковых микроорганизмов.

ФУНГИЦИДЫ. От лат. fungus – *гриб* и caedere – *убивать*. Химические соединения, убивающие грибковые микроорганизмы. Применяются для борьбы с грибами-паразитами (возбудителями болезней животных и растений), а также грибами-ксилофагами, разрушающими деревянные сооружения.

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ГРУППА. От лат. functio – *исполнение*. Ковалентносвязанные атомы, которые в химических реакциях ведут себя как единое целое.

ФУРОКУМАРИН. От «фуран» и «кумарин». Мощный сенсибилизатор кожи к повреждающему действию УФ-излучения. Содержится в борщевике.

ФУСЦИН. От лат. fuscus – *тёмный, чёрно-бурый*. Липохромный пигмент (липопигмент), относящийся к группе *цероидов* (см. **Липофусцин** и **Цероиды**). Синонимы: *липофусцин*, *пигмент липоидный*, *пигмент изнашивания*.

ФУТПРИНТИНГ. От англ. footprinting – *отпечаток*, *след* (ноги). Метод изучения ДНК-белковых взаимодействий, основанный на том, что в участках ДНК, связанных с белком (например, белком-репрессором) ДНКаза не может внести разрыв в молекулу ДНК, и потому фрагменты, которые образуются в результате расщепления чистой ДНК, в этом участке отсутствуют, т.е. возникает пробел (футпринт, отпечаток).

ХАЛОНЫ. От греч. chalo (χαλω) – *расслабляю** (χαλαω – *нарушать*, *менять*, *расстраивать*). Тканеспецифические регуляторы пролиферации клеток, найденные во всех тканях в соответсвии с теорией, разработанной английскими исследователями Буллоу и Лоренсом (Bullough W.S., Laurence E.B., 1960), и независимо от них норвежцем Иверсеном (Iversen O.H., 1970). Согласно теории халон при помощи механизма отрицательной обратной связи ингибирует пролиферацию молодых клеток того вида, из зрелых клеток которого он выделен. В общем смысле, халоны – это регуляторные вещества – ингибиторы пролиферации, действующие на близком расстоянии в пределах одной ткани. С помощью представлений о халонах удалось объяснить механизм возникновения компенсаторного роста органов и тканей, например, гипертрофию одной почки в случае потери второй. Синоним (англ.) – *кейлоны*.

*Термин введён по контрасту со словом *гормон* (от греч. ορμαω – *возбуждаю*) Буллоу и Лоуренсом для обозначения тканеспецифического фактора из клеток эпидермиса мыши, обратимо подавляющего размножение эпидермальных клеток.

ХАОТРОПНЫЕ ВЕЩЕСТВА*. От греч. chaos – *разверзаюсь* (пропасть) и tropos – *поворот*. Вещества, разрушающие двойной фосфолипидный слой (RBr, KSCN, дийодсалицилат лития).

*Первоначально применялись для солюбилизации мембранных белков, например, *гликофорина* из мембран эритроцитов. В последнее время для этих целей чаще используются детергенты (см. **Детергенты**).

ХЕЛАТЫ, ХЕЛАТОРЫ (хелатоны). От греч. khêle – *щипцы*, *клешни* (краба, рака). Соединения, способные образовывать прочные неионизирующие водорастворимые комплексы с неорганическими катионами (в том числе с тяжёлыми металлами). Примером хелата служит ЭДТА* (этилендиаминтетрауксусная кислота). Синонимы: *клешнеобразующие агенты* и *комплексоны*.

*В 30-х гг. XX в. была запатентована немецкой фирмой «Фарбениндустри» в качестве средства смягчения воды.

ХЕЛИКАЗА (ДНК-хеликаза, ДНК-геликаза). От англ. helix – *завиток*, *спираль* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Белок-фермент, продукт гена *dnaB* у прокариот, например, у *E. coli*, участвующий в формировании репликативного комплекса (реплисомы) (см. **Ориджин** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**). Геликаза расплетает двойную спираль ДНК на две одиночные цепи в процессе репликации, разрывая водородные связи между основаниями двух цепей. В результате образуются одноцепочечные участки ДНК и репликативная вилка продвигается вперёд. Одноцепочечные молекулы ДНК тут же покрываются специальным белком, получившим название *дестабилизирующий спираль* белок – helix-destabilizing proteins, или *SSB-protein*, (*single-strend DNA-binding proteins*), исключающим возможные нарушения и повреждения в структуре одиночных цепей ДНК. При этом *SSB*-белки не закрывают оснований и оставляют их доступными для ДНК-полимеразы.

ХЕМОСИНТЕЗ*. От греч. chemo (chemi) – «химия» и synthesis – *соединение*, *сочетание*, *составление*. Автотрофный тип обмена веществ, свойственный некоторым микроорганизмам, использующим в качестве источника энергии для синтеза органических соединений реакции окисления простых неорганических соединений.

*Хемосинтез был открыт в 1890 г. русским учёным С.Н. Виноградским (1856–1953) при изучении бесцветной бактерии беггиатоа (*Beggiatoa*) – обитательницы горячих сероводородных источников, окисляющей H_2S и накапливающей серу (при недостатке сероводорода бактерия способна окислять и серу). Виноградский открыл также бактерии нитрификаторы и изучал железобактерии.

ХИМЕРНЫЕ БЕЛКИ. От греч. Chimaira – *мифологическое чудовище*. Белки, молекулы которых включают фрагменты разных белков. Синоним – *гибридные белки*.

ХИМОЗИН. От греч. chymos – *сок* (кашица) и «энзим». Фермент желудочного сока, створаживающий казеин. Традиционный фермент в сыроделии, необходимый для созревания сыра. Получают из сычуга – четвёртого отдела желудка телят*. Представляет собой аспартильную протеиназу, расщепляющую в молекуле казеина пептидную связь между Phe_{105}–Met_{106} с образованием пара-k-казеина и макропептида. Синоним – *сычужный фермент*.

*Синоним (англ.) – *abomasum*.

ХИНИН (хина). От англ. *quinine* < испанск. quina < перуанск. язык кечуа kina (kinakina) – *кора*. Алкалоид хинного дерева *цинхоны* (*Cinchona lancifolia*) и других растений из семейства мареновых (*Rubiaceae*). С химической точки зрения – полиаминоглюкозид. Хинин издавна используется для лечения малярии*, поскольку угнетает жизнедеятельность малярийного плазмодия, однако современные штаммы плазмодия уже выработали к нему устойчивость**. У человека хинин угнетает центр терморегуляции и снимает тяжёлый озноб, возникающий в результате массового выхода плазмодиев из эритроцитов. Способен также замедлять распространение возбуждения в пучке Гиса (удлиняет рефрактерный период). Раньше широко использовался как антифибриллянт. Правовращающий изомер хинина носит название *хинидин*.

*Хинин впервые был поучен в 1820 г. из коры хинного дерева («хинной корки»), которую в Европу завезли ещё отцы-иезуиты.

**В настоящее время появились новые препараты, полученные из полыни (*Artemisia*), в частности, *артемизинин*, который подавляет развитие всех штаммов малярийного плазмодия, не чувствительных к хинину.

ХИНОНЫ. Продукты окисления фенолов и полифенолов (и их производных – катехинов) полифенолоксидазой при различных повреждениях растений, в результате которых фермент и субстрат соединяются. Образующиеся при этом хиноны взаимодействуют с белками с образованием интенсивно окрашенных комплексов (почернение бананов, картофеля, грибов). Изменение цвета – следствие химического процесса, обеспечивающего механизмы защиты растений от инфекции (хиноны осаждают (дубят) белки, что преграждает путь инфекции). Система (пара) хинон/гидрохинон (кофермент Q – витамин K_1) принимает участие в реакциях фотосинтеза, а также входит в состав дыхательной цепи (цепи переноса электронов) (см. **Филлохинон** и **Убихинон**).

ХИРАЛЬНОСТЬ. От греч. cheir – *рука*. Свойство молекул иметь ту или иную стереохимическую ориентацию. Другими словами, несовпадение зеркальных форм молекул. «Живое» уже на ранних этапах химической эволюции отобрало «левовращающие» аминокислоты (L-аминокислоты) и «правовращающие» сахара (D-сахара).

ХИТИН*. От греч. chitôn – *оболочка*, *покров*, *туника*. Полисахарид (гомополимер N-ацетилглюкозамина) – основной компонент наружного скелета насекомых и панцирей ракообразных (водных рачков, например, креветок). Хитин – также главный волокнистый компонент клеточных стенок грибов (аскомицетов, зигомицетов и базидиомицетов).

*Из хитина морских крабов получают полисахаридное вещество *хитозан*, на основе которого изготавливается сорбционный и повязочный материал.

ХЛОРАМФЕНИКОЛ. Антибиотик, продуцируемый* *Streptomyces venezuelae* и подавляющий биосинтез белка у бактерий путём специфического взаимодействия с бактериальными 70S-рибосомами (подавляет элонгацию пептидной цепи, ингибируя пептидилтрансферазу), не взаимодействуя при этом с эукариотическими 80S-рибосомами.

*Образуется из *хоризмовой кислоты*, которая превращается в *п*-аминофенилпировиноградную кислоту, а не в *п*-оксифенилпировиноградную кислоту, как при синтезе тирозина.

ХЛОРОБАКТИН. От греч. chlöros – *зелёный* и «(бакт)ерия». Каротиноид, присутствующий в зелёных серных бактериях (см. **Каротиноиды**).

ХЛОРОКРУОРИНЫ. От греч. chlöros – *зелёный* и лат. cruor (cruoris) – *кровь*. Дыхательные пигменты зеленоватого оттенка, присутствующие в крови у некоторых видов кольчецов (см. **Гемоцианин** и **Гемэритрин**).

ХЛОРОФИЛЛЫ. От греч. chlöros – *зелёный* и phyllon – *лист*. Растительные пигменты, присутствие которых в хлоропластах высших растений* определяет их зелёную окраску. В основе химического строения хлорофиллов лежит тетрапиррольная структура, представляющая собой конъюгированную систему с чередованием двойных и простых связей по кольцу. Такая резонансная система обеспечивает возможность различных перестроек с перераспределением внешних электронов без сдвига в положении какого-либо из образующих её атомов.

*У низших растений хлорофиллы находятся в *хроматофорах*.

ХОЛЕКАЛЬЦИФЕРОЛ. От греч. chole – *желчь*, phero – *несу* и лат. oleum – *масло.* Витамин D_3 или «*солнечный витамин*». Образуется под действием УФ-света в кератиноцитах кожи из 7-дигидрохолестерола.

ХОЛЕСТЕРИН. От греч. chole – *желчь*, steros – *твёрдый*. Органическое вещество из группы стеринов, дающее реакции, характерные для спиртов и способное соединяться с жирными кислотами подобно глицерину (реакции этерификации). В клетках холестерин выполняет структурную функцию и локализуется в мембранах (в основном во внутриклеточных мембранах*), а также является предшественником пяти важных *стероидных* гормонов, различающихся по своему действию – *альдостерона*, *кортизола*, *прогестерона*, *тестостерона* и *эстрадиола*. В комплексе с белками (липопротеидные комплексы) холестерин присутствует в крови. Холестерин, не использованный на образование гормонов, миелина или цитоплазматических мембран может присутствовать в клетках в виде депо свободного холестерина, а в условиях патологии откладывается также в виде гранул, или липоидных включений, загромождая клетки. Такому избыточному накоплению холестерина наиболее подвержены клетки сосудистых стенок артерий, что в конечном счёте приводит к атеросклерозу. Роль холестерина в патологии по существу определяется его метаболической стойкостью и тенденцией к накоплению (см. **Стерины, Холестеринемия** и **Атеросклероз** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**.

*Именно поэтому холестерин отсутствует в клетках эубактерий и цианобактерий, у которых нет внутриклеточных мембран.

ХОЛЕЦИСТОКИНИН. От греч. chole – *желчь*, kystis – *пузырь* и kynema – *движение*. Гуморальный регулятор (пептидный гормон), образующийся в слизистой оболочке двенадцатипёрстной кишки под действием соляной кислоты, жирных кислот и некоторых пищевых веществ, вызывающий сокращение и опорожнение желчного пузыря в разгар пищеварения. Стимулирует секрецию амилазы поджелудочной железой и уменьшает у животных потребность в пище (наряду с другими пептидами, относится к регуляторам чувства насыщения). Противоположным эффектом обладает *гастрин* (см. **Гастрин**).

Холецистокинин-4 называют также «пептидом страха».

ХОЛИН. От греч. chole – *желчь*. Липотропный фактор. С дефицитом холина связаны нарушения синтеза фосфолипидов из жиров и накопление нейтральных жиров в печени (жировая инфильтрация печени при гепатозах, гепатитах и циррозах) (см. также **Метионин**).

ХОЛИНОЛИТИКИ. От греч. chole – *желчь* и lysis – *растворение.* Вещества, прерывающие или тормозящие медиаторную функцию ацетилхолина. К таким веществам относится, например, алкалоид атропин (см. **Атропин**).

ХОЛИНЭСТЕРАЗА. От греч. chole – *желчь*, aither – *эфир* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Класс ферментов, катализирующих гидролиз ацетилхолина и некоторых других соединений. Синоним – *ацетилхолинэстераза*.

Для уничтожения насекомых используется инсектицид *тиофос* (паратион) – необратимый ингибитор холинэстеразы.

ХОЛОФЕРМЕНТ. От греч. holos – *весь*. Полная форма фермента (активная форма).

ХОНДРОИТИНСЕРНАЯ КИСЛОТА. От греч. chondros – *хрящ*. Кислый мукополисахарид, склеивающий (цементирующий) клетки в тканях. Богата кислыми мукополисахаридами соединительная ткань.

ХОНДРОИТИН. От греч. chondros – *хрящ*. Препарат против болей в костях и суставах. Относится к полисахаридам – гликозаминогликанам.

ХОРДЕИН. От лат. Hordeum – *ячмень* и prote(in) – *белок*. Белок эндосперма ячменя, сходный с глютеном и плохо растворимый в воде (см. **Глютен**).

ХРОМОПРОТЕИДЫ*. От греч. chroma – *цвет* и «протеиды». Соединения пигментов со специфическими белками.

*Термин «хромопротеиды» носит условный характер, так как с белками могут соединяться и окрашенные липиды, например, ретинен, соединённый с опсином (образуют зрительный пигмент – *родопсин*).

ЦВИТТЕРИОНЫ (цвиттер-ионы). От нем. zwitter – *смешанный* (двуполый) и ионы. Биполярные (диполярные) ионы. Полярные группы заряженных фосфолипидных головок мембранных липидов (см. **Амфифильность**).

ЦЕРАМИД. От греч. keras (keratos) – *рог* и «амид». Липид, образованный жирной кислотой, соединённой амидной связью со сфингозином – ненасыщенным аминоспиртом с длинной цепью, представляющий собой один из активаторов протеинфосфатазы типа 2А (PP2A), освобождающий кальций из внутриклеточных депо – цистерн эндоплазматического ретикулума и митохондрий.

ЦЕРЕБРОЗИДЫ. От лат. cerebrum – *мозг* и греч. eides – *похожий*. Липиды, содержащие полярную группу углевода, связанную с аминоспиртом сфингозином. Значительные количества цереброзидов входят в состав миелиновой оболочки мякотных нервов.

ЦЕРОИДЫ. От греч. keroumenos – *воск* и eidos – *сходство*. Восковидные пигменты жёлто-коричневого цвета, образующиеся в результате лизосомного окисления и полимеризации жиров (главным образом, ненасыщенных жирных кислот) и накапливающиеся в виде гранул в клетках печени, почек, артерий, капилляров, миокарда, элементах ретикуло-эндотелиальной системы и т.д. при старении и дегенеративных изменениях. Наличие гранул липохромов в клетках ЦНС считается одним из важных показателей сенильных изменений и процессов дегенерации, а также при других патологиях, таких как, например, *поздний юношеский церебральный сфинголипидоз*. Цероиды представляют собой смеси различных веществ, имеющие не всегда одинаковый состав и сохраняющихся неопределённо долго после прекращения действия факторов, вызвавших их образование (см. также **Липофусцин** и **Фусцин**). Синонимы: *липопигменты*, *липохромы*, *пигменты изнашивания*.

На свете очень много такого, что мы плохо усвоили и что надо постоянно повторять.

ЦЕРУЛЕИН*. От лат. caeruleus (англ. cerulean) – *небесно-голубой*, *лазурный* и prote(in) – *белок*. Декапептид, обладающий гипотензивной активностью, способен также стимулировать гладкую мускулатуру (например, сокращение желчного пузыря), пищеварительную секрецию и освобождение инсулина. По молекулярной структуре похож на гастрины и холецистокинин. У прокариот ингибирует синтез жирных кислот и тем самым синтез липополисахаридов и экспрессию белков *общих поринов*, таких как OmpC и OmpF у *E. coli*, поскольку их синтез зависит от синтеза липополисахаридов.

*Впервые был изолирован из лягушки вида *Hyla caerulea*, откуда и получил своё название.

ЦЕРУЛОПЛАЗМИН. От лат. caeruleus – *небесно-голубой* < caelum – *небеса* (англ. heaven – *небо*), «плазма» и prote(in) – *белок*. Медьсодержащий белок из фракции α_2-глобулинов плазмы крови, голубого цвета (связывает 90 % всей меди, содержащейся в плазме*; на каждую молекулу приходится 8 атомов меди). Обладает оксидазной активностью и участвует в эритропоэзе.

*При этом медь, доставляемая к клеткам, переносится не церулоплазмином, а альбумином.

ЦЕФАЛОСПОРИНЫ. От греч. kephalë – *голова* и spora – *семя*. Антибиотики, продуцируемые плесенью рода *Penicillium* (содержат в своей структуре реакционноспособное β-лактамное кольцо). Отсюда их относят к группе β-лактамных антибиотиков. Ингибируют синтез клеточных стенок у грамотрицательных бактерий.

ЦИАНОКОБАЛАМИН. От греч. kyanos – *лазурный*, «кобальт»* и «амин». Витамин B_{12}, содержащий кобальт – альфа-(5,6-диметилбензимидазолил) кобамид – обладает сложным метаболическим и гемопоэтическим действием. В организме (печени) превращается в кофермент – *аденозилкобамин*, или *кобамид* и входит в состав многих ферментов (в частности в состав редуктазы, восстанавливающей фолиевую кислоту в тетрагидрофолиевую кислоту) (см. **Фолиевая кислота**). Кобамид необходим для переноса одноуглеродистых фрагментов (в частности, метильных групп), поэтому он участвует в синтезе дезоксирибозы, креатина, метионина, холина и в реакциях превращений многих др. соединений. Способствует созреванию эритроцитов и накоплению в них соединений, содержащих сульфгидрильные группы.

Клетки тонкого кишечника несут на поверхности рецепторы, связывающие цианокобаламин, в результате чего витамин транспортируется через клеточную мембрану. Интересно отметить, что разрабатываются методы транспортировки белковых лекарственных соединений путём «пришивки» их к молекулам витамина B_{12}.

*Растворы кобаламина имеют розово-красный цвет.

ЦИАНОТОКСИНЫ. От «цианобактерии» и греч. toxikon – *яд*. Токсины, выделяемые цианобактериями во время массового цветения водоёмов. Подразделятся на *гепатотоксины* и *нейротоксины*, поражающие, соответственно, печень и нервную систему млекопитающих. К ним относятся очень устойчивые к кипячению и хлорированию воды циклические пептиды *микроцистин* и *нодуларин* (по названию родов токсичных цианобактерий) – канцерогены и гепатотоксины, приводящие к циррозу и раку печени. Более редкие нейротоксины – *анатоксины* и *сакситоксины* относятся к алкалоидам и поражают нейромышечные синапсы (см. **Цианобактерии** в разделе **«Микробиология и вирусология»**).

ЦИКАЗИН. Потенциально опасное вещество, содержащееся в орехе саговника (цикадопсиды, *Cycadopsida*, откуда и произошло название), которое в кишечнике животного с нормальной кишечной флорой превращается в канцерогенное соединение.

ЦИКЛОГЕКСИМИД. Антибиотик (ингибитор трансляции), подавляющий элонгацию биосинтеза белка на эукариотических рибосомах (исключая митохондриальные рибосомы). Используется только в экспериментальной лабораторной практике.

ЦИКЛОДЕПСИПЕПТИДЫ. Циклические пептиды, состоящие из амино- и оксикислот, соединенных депсидными связями, откуда и получили своё название. Физиологическая роль этих веществ связана с их способностью избирательно транспортировать вещества через плазматическую мембрану, например, *валиномицин* транспортирует ионы K^+. Некоторые обладают свойствами антибиотиков.

ЦИКЛОПЕПТИДЫ. Физиологически активные пептиды, имеющие циклическое строение. К ним относятся многие антибиотики, образуемые микроорганизмами, например, грамицидин и тироцидин, 10 токсинов бледной поганки (*Amanita phalloides*), из которых самый ядовитый α-*аманитин*. К циклопептидам относятся и гормоны животных *вазопрессин* и *окситоцин*.

ЦИКЛОСПОРИН А. Фармакологический препарат – циклический полипептидный антибиотик*, у которого 7 из 11 аминокислотных остатков метилированы по азоту. Первоначально применялся как противогрибковый агент, но позднее у него были обнаружены выраженные иммуносупрессивные свойства. Как иммунодепрессант и цитостатик широко применяется для предотвращения отторжения трансплантированных тканей и органов, а также для лечения аутоиммунных заболеваний, поскольку его действие направлено против активированных лимфоцитов. Механизм действия связан с ингибированием митохондриальных пор**, а также с подавлением активности гена, кодирующего интерлейкин-2. В результате циклоспорин способствует выживаемости клеток после ишемии. В то же время применение циклоспорина А чревато серьёзными нефротоксическими осложнениями, поскольку он приводит к падению уровня кальций-связывающего белка *калбиндина*, в результате чего происходит кальцификация почечных канальцев (см. **Калбиндин**).

*В эту группу также входят грамицидин С, тироцидины и полимиксины.

Ингибирует порообразование и изменение мембранной проницаемости митохондрий (см. также **Апоптоз в разделе **«Клеточная биология»**).

ЦИКЛОФИЛИНЫ. От лат. cyclus < греч. kyklos – *круг*, phileo – *люблю* и prote(in) – *белок*. Семейство белков-ферментов, вызывающих изменения в конформации остатков пролина в белках, в том числе в гистонах (входят в состав комплексов, модифицирующих гистоны). Другими словами, ферменты изомеризации пролина (пролин-изомеразы), к которым относятся также семейства белков Pin1 и FKBP (FK506-связывающие белки). Эти белки участвуют в процессах регуляции клеточного цикла, транскрипции и сплайсинге.

ЦИМАРИН. От лат. cyma (cymae) – *молодой побег капусты*. Гликозид, содержащийся в корнях кендыря* (*Trachomitum*) коноплёвого.

*Род многолетних трав или полукустарников семейства кутровых.

«ЦИНКОВЫЕ ПАЛЬЦЫ». Важная группа ДНК-связывающих белков – регуляторов транскрипции. Содержат характерный домен, включающий два цистеиновых и один гистидиновый остаток, связывающие ион цинка (Zn^{2+}) таким образом, что расположенная между ними полипептидная последовательность образует петлю, похожую на палец, в связи с чем белки и получили своё название *zinc finger proteins* – «цинковые пальцы». Эти белки своими «цинковыми пальцами» узнают и связываются каждый со своей определённой последовательностью ДНК, например GCGTGGGCG, проявляя активность только в присутствии ионов Zn^{2+}. В клетках человека образуется примерно 2,5 тыс. типов белков, несущих «цинковые пальцы».

В настоящее время генные инженеры включили в арсенал своих инструментов искусственно созданные цинкосодержащие белки, специально сконструированные для связывания с определёнными последовательностями ДНК. Так, созданы наборы нуклеаз с «цинковыми пальцами», которые разрезают ДНК в заданном месте (в целевом

сайте-мишени), например, для получения клеток Т-хелперов с делетированным геном, кодирующим цитокиновый корецептор CCR5, для лечения ВИЧ-инфекции. Новые «цинковые пальцы», содержащие такие *эффекторные нуклеазы*, получили название TALEN («целевые эндонуклеазы»). С их помощью исследователи могут «включить» или «выключить» любой ген в живом организме.

ЦИТОГЕНЫ. От греч. kytos – *клетка* и genan – *порождать*. Синтетические препараты пептидов (2–4 аминокислотных остатка), использующиеся как тканеспецифические регуляторы генной активности, комплементарно взаимодействующие с ДНК (см. **Цитомедины**).

ЦИТОЛИЗИНЫ. От греч. kytos – *клетка*, lysis – *разложение, растворение* и prote(in) – *белок*. 1. Термин, относящийся к любым веществам, способствующим растворению клеток. 2. Иммуноглобулины с цитотоксическим характером действия, которое проявляется только в присутствии комплемента (иммунный цитолиз лежит в основе реакции связывания комплемента). Цитолизины подразделяются по типу клеток, на которые направлено их действие.

ЦИТОМЕДИНЫ. От греч. kytos – *клетка* и лат. media (medium) – *посредничающий*. Короткие пептиды (2–4 аминокислотных остатка) – тканеспецифические пептидные биорегуляторы. Пептиды получают из всех органов: тимуса, эпифиза, плаценты, бронхов, сердца и т.д. Например, *эпиталон* – препарат пептидов эпифиза восстанавливает уровень мелатонина, тем самым, способствуя продлению жизни, а *ретиноламин* активирует процессы восстановления сетчатки (стимулирует стволовые клетки глаза).

ЦИТОХАЛАЗИНЫ. От греч. kytos – *клетка* и chalasis – *расслабление*. Природные пептиды, вырабатываемые плесневыми грибами (*Helminthosporium dermatoideum*) и подавляющие в низких дозах (цитохалазины B и D) полимеризацию актиновых микрофиламентов (присоединение актина на плюс-конце) за счёт специфического связывания с актином. В результате цитохалазины препятствуют делению клеток и их подвижности*. Относятся к группе цитостатиков. Подобным действием обладает *латрункулин А*, а *фаллоидины*, напротив, предотвращают деполимеризацию актиновых микрофиламентов (см. **Латрункулин А** и **Фаллоидины**).

*Если в эксперименте цитохалазин тормозит какое-либо движение, то считается, что оно связано с участием актина.

ЦИТОХРОМЫ. От греч. kytos – *клетка* и chromos – *цвет*. Ферменты цепи дыхания (компоненты цепи электронного транспорта, Ц.Э.Т.)*. У животных дыхательная цепь включает цитохромы b_k, $b_т$, c_1, c, a и a_3, которые входят в состав мультиферментных комплексов, локализованных во внутренней мембране митохондрий. В качестве простетических групп содержат *железопорфирины*, или *гемы*. В центре гема цитохромов находится атом железа, который попеременно окисляется или восстанавливается (Fe^{2+} или Fe^{3+}).

*Цепь электронного транспорта устроена таким образом, что предыдущие компоненты дыхательной цепи окисляются последующими переносчиками и в конце концов электроны при участии *цитохромоксидазы* переносятся на кислород (конечный акцептор, образующий при присоединении протонов воду).

ЦИТРИН. От лат. citrus – *лимонное дерево*. Витамин P (3-рамногликозид кверцетина)*. Название объединяет ряд веществ, укрепляющих стенки сосудов (капилляров). Недостаток витамина в пище приводит к нарушению проницаемости сосудов и кровоизлияниям. К группе цитрина относится и гликозид *гесперидин*. Синонимы: *рутин*, *кверцитрин*.

*Гликозид, содержащий сахарный остаток *рутинозы*, который, в свою очередь, состоит из остатков глюкозы и рамнозы.

ЦИТРУЛЛИН. Диаминомонокарбоновая аминокислота, образующаяся из *орнитина* в цикле мочевины человека и животных. Впервые была найдена в соке плодов арбуза (*citrullus*), откуда и получила своё название. Встречается наследственное нарушение метаболизма *цитруллина*, характеризующееся повышенным содержанием аминокислоты в крови (*цитруллинемия*), моче и ликворе, приводящее в детстве к задержке умственного развития.

ЭЙКОЗАНОИДЫ. От греч. eikosa – *двадцать* и eidos – *сходство*. Термин, который применяется ко всем жирным кислотам, содержащим двадцать углеродных атомов (C_{20}-кислотам). Это особый класс биологически активных веществ, обладающих широким спектром физиологической активности (влияют на процессы тромбообразования, воспаления, поддержания тонуса кровеносных сосудов и бронхов и т.д.). Окисленные эйкозаноиды, включающие *простагландины*, *тромбоксаны*, *лейкотриены*, гидрокси- и гидроперокси-жирные кислоты, образуются из *арахидоновой кислоты* – самой распространённой в мембранах клеток млекопитающих полиненасыщенной жирной C_{20}-кислоты. Синоним – *арахидонаты*.

ЭКДИЗОНЫ. От греч. ekdisis – *линька*. Сигнальные стероидные гормоны насекомых, ракообразных* и других членистоногих, вызывающие линьку и метаморфоз. Стимулируют экспрессию определённых генов в клетках личиночных желёз**, а также образование яиц взрослыми насекомыми и адаптацию членистоногих к меняющимся условиям среды. Представляют собой наиболее раннюю эволюционную форму стероидов. Различают α- и β-экдизоны. У дрозофил ядерные рецепторы экдизона состоят из двух различных субъединиц (гетеродимеров) – субъединицы ECR

(экдизоновый рецептор) и субъединицы USP (ultraspiracle – *сверхдыхальце*). Обнаружено, что при мутации в одном из аллелей гена ECR, приводящей к снижению дозы белка ECR, мутантные мухи (имаго) живут значительно дольше, чем имаго дикого типа. За весь период развития дрозофилы (эмбрион, личинки трёх возрастов, куколка и имаго) экдизон, выделяясь с разной интенсивностью 8 раз, запускает каскадную экспрессию около 700 генов. Антагонистами экдизона являются *ювенильные гормоны* насекомых. Синоним – *гормоны линьки*.

*Гормон линьки ракообразных называется *крустэкдизоном* (от лат. crusta – *корка*, *скорлупа*).

**Введение экдизона (20-гидроксиэкдизона, или 20Е) личинкам *Chironomus* приводит к возникновению меньше чем через час специфических пуфов на политенных хромосомах.

ЭКДИЗОТРОПИН. От греч. ekdisis – *линька* и tropos – *поворот*. Пептидный гормон, вырабатываемый нейросекреторными клетками членистоногих и стимулирующий секрецию экдизона из проторакальных желёз в гемолимфу.

ЭКДИСТЕРОИДЫ. От греч. ekdisis – *линька*, steros – *твёрдый* и eidos – *сходство*. Группа стероидных веществ, производных *экдизона* насекомых и некоторых других животных, а также родственные им по химической природе *фитоэкдизоны* растений.

ЭКДИСТЕРОН. От греч. ekdisis – *линька* и steros – *твёрдый*. Синоним β-экдизона, стимулирующего отложение новой кутикулы при линьке членистоногих.

ЭКЗОНУКЛЕАЗЫ. От греч. exo – *вне*, *снаружи* и «нуклеазы». Ферменты, последовательно отщепляющие нуклеотиды с концов полинуклеотидной цепи. Различаются специфичностью в отношении 3′- или 5′-концов РНК или ДНК.

ЭКЗОПЕПТИДАЗЫ. От греч. exo – *вне*, *снаружи*, peptos – *переваренный* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Ферменты, катализирующие гидролиз пептидных связей в концевых участках полипептидной цепи (см. **Эндопептидазы**).

ЭКСПАНДАЗА. От англ. expand – *расширять* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Второе название фермента *деацетоксицефалоспорин-С-синтазы*. Под действием этого фермента пятичленное кольцо пенициллина N становится шестичленным в процессе синтеза антибиотика.

ЭКТО-АТФазы. От греч. ektos – *вне*, *снаружи*. Ферменты, располагающиеся на поверхности большинства клеток и отщепляющие от АТФ фосфатные группы по цепочке АТФ→ АДФ→ АМФ→ аденозин.

ЭЛАСТАЗА. От греч. elastikos – *гибкий*, *тянущийся* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Гидролаза эластина. Структурно похожа на трипсин и некоторые другие сериновые протеазы. Образуется из профермента – проэластазы.

ЭЛАСТИН. От греч. elastikos – *гибкий*, *тянущийся* и prote(in) – *белок*. Фибриллярный белок внеклеточного матрикса, а также эластичных соединительнотканных структур, синтезирующийся в виде растворимого белка *тропоэластина* с мол. массой 72 kDa, формирующего за счёт образования ковалентных поперечных связей между остатками лизина эластиновые волокна (эластин зрелый). Синоним – *эластицин*.

ЭЛАСТИН ЗРЕЛЫЙ. Эластин, модифицированный *лизилоксидазой* и собранный в волокна.

ЭЛЕИДИН. От греч. elaion – *оливковое масло* и eidos – *сходство*. Белок, родственный кератину. Синтезируется клетками блестящего слоя эпидермиса.

ЭЛЕКТРОЛИТЫ. От греч. elektron – *янтарь* (электрон) и litos – *растворимый*. Вещества, диссоциирующие в растворе на ионы, благодаря которым раствор приобретает способность проводить электрический ток.

ЭЛЕКТРОФОРЕЗ. От греч. elektro и foresis – *перенесение*. Движение частиц (в частности белков) в электрическом поле, находящихся в поддерживающей среде (например в геле).

ЭЛЕНИУМ. Нейролептик с мягким снотворным действием. У древних греков название Elenios носили сказочные «Острова блаженства».

ЭЛЛАГИТАНИН. Танин гранатового сока – мощный антиоксидант, тормозящий развитие рака простаты (см. **Танины**).

ЭЛОНГАЦИЯ. От лат. e(x) – предлог «из» и longus – *длинный*. Удлинение биополимеров в процессе их биосинтеза, в частности, полипептидной цепи при биосинтезе белка.

ЭЛЮАНТ (элюент). От лат. eluens – *вымывающий*. Растворитель для элюирования (см. **Элюция**).

ЭЛЮАТ. От лат. elutus < eluo (ex luo) – *вымывать*, *смывать*. Подвижная (смытая) фаза (элюант), содержащая очищенный (выделенный) компонент.

ЭЛЮЦИЯ (ЭЛЮИРОВАНИЕ). От лат. elutus < eluo (lui, lutum) – *смывать*, *удалять*. 1. Способ разделения твёрдых веществ путём вымывания подходящими растворителями (элюантами). 2. В микробиологии с помощью метода элюции смывают не прикрепившиеся к мембране клетки (удаляются только что отделившиеся дочерние клетки). Метод используется для анализа клеточного цикла.

ЭМЕТИН. От лат. emeto (ex meto) – *жать*, *косить*. Активное начало корня ипекакуаны* (рвотного корня), специфически действующее при амёбной дизентерии. Наряду с хинином *эметин* – самое раннее традиционное противомикробное средство, сохранившее своё значение до наших дней. При отравлении вызывает раздражение слизистых оболочек, рвоту и кровавый понос.

*Кустарниковое растение семейства мареновых. Растёт во влажных тропических лесах Бразилии. Культивируется для получения корней, использующихся как лекарственное сырьё.

ЭМУЛЬСИЯ. От лат. emulgare – *выдаивать*. Коллоидная система, в которой одна жидкая фаза диспергирована в другой жидкой фазе.

ЭНАМЕЛИЗИН. От англ. enamel – *эмаль* и греч. lysis – *растворение*. Металлопротеиназа (ММП-20) матрикса (внеклеточного матрикса, ВКМ), деградирующая белок *энамелогенин* (амелогенин), продуцируемый *амелобластами* – клетками, секретирующими эмаль зубов (см. **Амелобласты** в разделе **«Клеточная биология»**).

ЭНАНТИОМЕРИЯ. От греч. enantios – *противоположный* и meros – *часть*. Вид изомерии химических соединений, молекулы которых асимметричны. Например, при оптической изомерии молекулы являются зеркальными отражениями друг друга и, соответственно, вращают плоскость поляризации света на один и тот же угол в противоположные стороны (правое и левое вращение). Такие изомеры обозначают как D- и L-изомеры, например, D- и L-аминокислоты, или D- и L-сахара. Смеси, содержащие равные количества *энантиомеров**, называются *рацематами* и обозначаются символами d,l или ± (см. также **Рацематы**).

*Называются также *антиподами*.

ЭНДОГЕННЫЕ ОПИАТЫ. От греч. endon – *внутри*, genan – *порождать* и «опиаты» – вещества со свойствами опия (опиума), где лат. opium < греч. opos – *сок растения*. Опиоидоподобные факторы, вырабатываемые в самом организме (см. **Эндорфины**).

ЭНДОНУКЛЕАЗЫ. От греч. endon – *внутри* и «нуклеазы» Ферменты, расщепляющие внутренние фосфодиэфирные связи в полинуклеотидной цепи нуклеиновых кислот. Различаются специфичностью в отношении РНК, одноцепочечных и двухцепочечных ДНК (см. **Экзонуклеазы**).

ЭНДОПЕПТИДАЗЫ. От греч. endon – *внутри*, peptos – *переваренный* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Ферменты (гидролазы), катализирующие гидролиз пептидных связей в удалённых от концов участках полипептидной цепи в белках и полипептидах (не на концах, где гидролиз ведут *экзопептидазы*).

ЭНДОРФИНЫ. От греч. endon – *внутри* и морфины*. Эндогенные морфины (пептиды** с морфиноподобными свойствами, физиологические наркотики), играющие роль нейромедиаторов и нейромодуляторов. Название получили из-за того, что в ЦНС связываются с теми же рецепторами, что и *морфиновые опиаты*, играя роль эндогенных регуляторов чувствительности к боли. Влияют на поведение (эмоции), обучение и питание. Участвуют в регуляции температуры тела и кровяного давления. Способны также вызывать асимметричные изменения тонуса мускулатуры. При асимметричных поражениях мозга нарушается существующий в норме баланс эндорфинов. В целом биологическая роль эндорфинов заключается в защите ЦНС от перегрузок и перевозбуждения; они способны переводить организм в состояние гипобиоза***. Нервная система использует десятки различных веществ, передающих информацию об ощущениях, боли, удовольствии и т.д. Эндорфины могут играть важную роль в построении более или менее искусственного представления о мире в нашем сознании на основе образов, создаваемых органами чувств. В популярной литературе *эндорфины* называют «гормонами счастья и удовольствия», поскольку они представляют собой естественные подавители тревоги и боли. Синоним – *эндогенные опиаты*.

*Название образовано от имени древнегреческого бога сновидений *Морфея* (Morpheios). Морфин (морфий) – алкалоид опийного мака.

Например, β-эндорфин образуется в гипофизе из проопиомеланокортина (ПОМК) – предшественника, общего для адренокортикотропного гормона (АКТГ) и α-меланоцитостимулирующего гормона (α-МСГ), и представляет собой С-концевой участок β-липотропина (см. **Липотропин). Для образования α- и γ-эндорфинов требуется отщепление от С-конца β-эндорфина 15 и 14 аминокислот соответственно. Экспрессия гена ПОМК обнаружена во многих тканях позвоночных, включая мозг, легкие, ЖКТ, половой тракт и лимфоциты.

***Механизм такой защиты был закреплён эволюционно, поскольку способствует выживанию организма в пограничных для жизни условиях.

ЭНДОТЕЛИНЫ. От термина «эндотелий» – *эпителий*, *выстилающий изнутри сосуды*. Пептидные «гормоны» – самые мощные из известных вазоактивных факторов, вызывающих сокращение гладкой мускулатуры.

ЭНЗИМЫ*. От греч. en zyme – *в закваске*. См. **Ферменты**.

*У этого слова своя история. Немецкий химик Эдуард Бухнер (1860–1917), получив экстракты дрожжевых клеток, предпринял попытку законсервировать их с помощью тростникового сахара (по аналогии с приготовлением фруктовых соков) и через несколько дней обнаружил, что жидкость не законсервировалась, а забродила. Бухнер предположил, что экстракты содержат вещества, сбраживающие сахар (буквально превращающие воду в вино), которые он назвал *зимазой* (от греч. ξιμη – *дрожжи*). За эту работу Бухнер в 1907 г. получил Нобелевскую премию. В 1878 г. В. Кюнне (1837–1900) такие внутриклеточные белки-*зимазы* предложил называть *энзимами*, где *en* означает *внутри*.

ЭНКЕФАЛИНЫ. От греч. en (endon) – *внутри* и kephalone – *голова*. Пептидные нейротрансмиттеры (нейрогормоны) с опиатоподобными эффектами (естественные опиоиды мозга), обеспечивающие

биохимию удовольствия. Стимулы, вызывающие удовольствие и наслаждение, побуждают нейроны так называемых «гедонических точек» коры головного мозга выделять энкефалины. Считается, что в соседних нейронах энкефалины запускают синтез *анандамида*, который, в свою очередь, усиливает выработку энкефалинов (см. **Анандамид**).

Энкефалины также локализуются в нервных клетках желудка, двенадцатипёрстной кишки и желчного пузыря.

ЭНОЦИАНИН. От греч. en – *внутри* и kyanos – *лазурный*. Пигмент синеватого оттенка (антоциан) из кожицы винограда тёмных сортов.

ЭНТЕРОКИНАЗА*. От греч. enteron – *кишка* и kinema – *движение* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Фермент, активирующий трипсиноген и превращающий его в трипсин. Активация состоит в отщеплении от молекулы пепсиногена «парализующего» гексопептида.

*Открыта в 1899 г. в лаборатории И.П. Павлова его учеником Н.П. Шеповальниковым. Павлов назвал энтерокиназу «ферментом фермента».

ЭПАГОНЫ. От греч. epagona – *привлекать* (epagoge – *приведение* < agogein – *привлекать*). Вещества, привлекающие других особей своего вида. Действуют преимущественно на половозрелых взрослых особей противоположного пола. Синонимы: *апелленты*, *половые аттрактанты*.

ЭПИМЕРЫ. От греч. epi – *на*, *при* и meros – *часть*. Изомеры простых сахаров, различающиеся конфигурацией в положении –H и –OH групп при втором, третьем и четвёртом атомах углерода. Так биологически важными эпимерами глюкозы являются *манноза* и *галактоза*, образующиеся путём эпимеризации при 2 и 4 атомах углерода соответственно.

ЭПИНЕФРИН. От греч. epi – *над*, *сверх* и nephros – *почка*. Гормон мозгового слоя надпочечников. Синоним – *адреналин* (см. **Адреналин**). Обладает противогистаминным действием.

ЭПИТОПЫ. От греч. epi – *над*, *сверх* и topos – *место*. Антигенные детерминанты, расположенные на поверхности антигена. В зависимости от числа эпитопов на поверхности антигена иммунная система синтезирует ряд различных антител.

ЭПОЭТИН-АЛЬФА. Препарат гормона *эритропоэтина*, первоначально предназначавшийся для лечения анемии, возникающей вследствие хронической почечной недостаточности (ХПН). Более поздние версии препарата получили название *прокрит* и *эпрекс*. Широко используется как допинговый препарат, резко увеличивающий кислородную ёмкость крови (приводящий к эритроцитарной полицитемии). Синоним – *эпоген*.

ЭРГОКАЛЬЦИФЕРОЛ. От гр. ergon – *работа* и phere – *несу* (буквально: переносящий кальций). Витамин D_2 – производное одного из растительных стеролов. Биологической активностью не обладает. Через реакцию гидроксилирования, катализируемую ферментом 1-альфа-гидроксилазой, превращается в активную форму – 1,25-дигидровитамин D (главным образом в печени и почках).

ЭРГОТАМИН. От фр. ergot – *спорынья*. Алкалоид спорыньи (см. **Эрготоксин**).

ЭРГОСТЕРИН. От фр. ergot – *спорынья*. Полициклический спирт из группы стеринов. Под действием УФ-света эргостерин способен превращаться в витамин D_2. Содержится в растениях, дрожжах, спорынье.

ЭРГОТИЗМ. От фр. ergo – *спорынья*. Смертельное отравление пищевыми продуктами, приготовленными из поражённого спорыньей (головнёй) зерна. Склероции («рожки») спорыньи содержат сильнодействующие алкалоиды (производные лизергиновой кислоты), а также *клавинные алкалоиды* – агроклавин, элимоклавин и др., поражающие нервную систему. Заболевание было распространено в Европе в средние века и унесло многие тысячи жизней. Может протекать в конвульсивной* или гангренозной** формах. Синоним – *клавицепстоксикоз* (см. **Пиреномицеты** в разделе **«Ботаника»**).

*В народе её называли «злыми корчами», поскольку заболевание проявляется судорогами и галлюцинациями.

**Форма болезни называлась «антонов огонь», по имени ордена Святого Антония, члены которого заботились о больных людях.

ЭРГОТОКСИН. От фр. ergot – *спорынья* и греч. toxin – *яд*. Галлюциногенный токсин спорыньи – группа алкалоидов спорыньи (см. **Эрготизм**). Спорынья – паразитический гриб из класса сумчатых грибов, обитающий на злаках (чаще ржи). Вместо зёрен на поражённых колосьях образуются *склероции* (плотные скопления гиф гриба, от греч. scleros – *твёрдый*, называемые в просторечии «чёрные рожки»), которые содержат *эрготамин* и другие токсичные алкалоиды, используемые в медицине.

ЭРИТИН. Гликозид желтушника* раскидистого, или серого (*Erysimum diffusum*), издавна использующегося как лекарственное растение.

*Род одно-, дву- или многолетних трав семейства крестоцветных.

ЭРИТРОМИЦИН. От греч. erythros – *красный* и mykes – *гриб*. Антибиотик – ингибитор биосинтеза белка, продуцируемый стрептомицетами. Нарушает нормальную функцию большой (50S) субъединицы бактериальных и эукариотических митохондриальных рибосом (подавляет процесс терминации).

ЭРИТРОПОЭТИН (ЕРО). От греч. erythros – *красный*, poiesis – *творчество* < poieo – *делаю* и prote(in) – *белок*. Гликопротеидный фактор роста (гормоноподобный фактор с мол. массой 34 kDa), вырабатывающийся в почках и селезёнке (а также эмбриональной печени) и стимулирующий образование костным мозгом эритроцитов (стимулирует

пролиферацию и обеспечивает дифференцировку клеток-предшественников эритроцитов). Секреция эритропоэтина стимулируется гипоксией. Нарушение функции почек ведёт к снижению продукции эритропоэтина и способствует возникновению анемии*. Рецепторы к одной из форм эритропоэтина обнаружены на нейронах головного мозга (эритропоэтин продуцируют клетки глии), клетках сетчатки глаза и волосковых клетках ушной улитки**.

*Поэтому эритропоэтин (генноинженерный) применяется для лечения анемии, связанной с хронической почечной недостаточностью (ХПН). Относится к запрещённым для употребления спортсменами допинговым препаратам.

**Эритропоэтин защищает эти клетки от гипоксии, а волосковые клетки также и от повреждающего воздействия гентамицина. Следует подчеркнуть, что механизм адаптации к гипоксии сходен у всех многоклеточных организмов от трихоплакса (*Trichoplax*) до человека.

ЭССЕНЦИАЛЬНЫЕ ЖИРНЫЕ КИСЛОТЫ. От лат. essentia – *сущность*. Полиненасыщенные жирные кислоты, синтезировать которые организм не способен, поэтому они относятся к незаменимым соединениям. К ним относятся α-линоленовая (ω3), линолевая (ω6), и арахидоновая. Последняя синтезируется, главным образом, из линолевой кислоты и не является незаменимой, если в пище присутствует линолевая кислота. Эссенциальные жирные кислоты служат предшественниками локально действующих гормоноподобных соединений – *лейкотриенов*, *простагландинов* и *тромбоксанов*. Синоним – *незаменимые жирные кислоты*.

ЭСТЕРАЗЫ. От греч. aither – *эфир* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Ферменты, обеспечивающие процессы *эстерификации*, т.е. образования эфирных связей, например, при липогенезе – синтезе жиров (триацилглицеролов) из глицерина и жирных кислот, протекающем в жировой ткани. К ним, в частности, относится эстераза С – ацетилэстераза животных тканей. Блокатором эстераз является лекарственный препарат физостигмин.

ЭСТРАДИОЛ. От греч. oestrus – *течка* (oistros – *страсть*, *ярость*) и diol – то же, что и *гликоль*. Стероидный гормон – главный *эстроген*, действующий избирательно и регулирующий менструальный цикл у половозрелых женщин (накапливается в матке* и во влагалище). Эстрадиол стимулирует циклическую пролиферацию клеток слизистой оболочки матки. В период полового созревания отвечает за развитие вторичных половых признаков у женщин**. Синтезируется в яичниках, а в период беременности – и в плаценте.

*Показано, что в каждой клетке матки содержится не менее 2 500 рецепторов эстрадиола.

**Развитие молочных желёз, характер жировых отложений, особенности голоса и роста волос на голове и теле, а также психофизиологические особенности.

ЭСТРОГЕНЫ. От греч. oestrus – *течка* и genan – *порождать*. Женские половые гормоны, образуются путём метилирования* тестостерона с превращением его в эстрол. Синтезируются клетками внутренней оболочки (*theca interna*) фолликулов в яичниках. Установлено, что в лёгких эти гормоны распадаются на производные соединения, такие как 4-гидрокси-эстрогены (4-OHEs), обладающие канцерогенными свойствами, в результате чего они могут способствовать развитию рака лёгких, особенно в присутствии табачного дыма**.

Эстрогены снимают нежелательные симптомы, возникающие вследствие наступления менопаузы у женщин; они входят также в состав гормональных контрацептивов.

*Метилирование (присоединение радикала CH_3–) выступает в роли феминизатора маскулинного гормона тестостерона. В соответствии с гипотезой *дихронной эволюции* В.А. Геодакяна (см. **Дихронизм** в разделе **«Общая биология и экология»**), эстрогены, расширяя *норму реакции* женского организма, удаляют его от внешней среды и тем самым замедляют эволюцию (см. также **Андрогены**).

**На мышах установлено, что уровень 4-OHEs в присутствии табачного дыма повышается в 4 раза. 4-OHEs активируют пролиферацию клеток и одновременно способствуют образованию свободных радикалов, повреждающих клетки.

ЭТОФИОНЫ. От греч. ethos – *обычай*, *привычка* и phyon – *творить*. Вещества (*гомотелергоны*), вызывающие характерное поведение и проявление определённых инстинктов у животных. Синоним – *релизеры поведения*.

ЭФЕДРИН. От названия растений порядка *Ephedrales* – эфедровые. Лекарственный алкалоид, получаемый из некоторых видов эфедры, которую часто называют хвойником. Эфедрин способен связывать оксидазу, инактивирующую адреналин, что резко удлиняет и усиливает действие последнего.

ЯНТАРНАЯ КИСЛОТА. Входит в состав миелина. В организме образуется из метилмалоновой кислоты при участии кобамида (см. **Цианокобаламин**).

«Наука – это искусство понимания Природы».

Дж. Боас

БОТАНИКА

В этот раздел включены грибы (Fungi или Mycophyta), хотя они и составляют самостоятельное царство гетеротрофных организмов. Сюда же включены лишайники (Lichenes) и слизевики (Myxophyta), сочетающие в себе признаки грибов и животных. Некоторые авторы относят гетеротрофные неживотные организмы, обладающие особыми отличиями метаболизма, к отдельному царству природы – микоидам. В раздел «Ботаника» включены также и автотрофные низшие растения, объединённые в группу водорослей



АБЛАКТИРОВКА. От лат. ab-lacto (ablactatus) – *отнимать от груди*. Редко применяемый метод прививки, заключающийся в сближении привоя и подвоя, т.е. без отрезания привоя от исходного растения. Синоним – *метод сближения*.

АБЛАСТИЧЕСКИЙ. От греч. a – начальная часть слова со значением отрицания и blastos – *росток*. Не образующий зародыша или почек, неспособный к прорастанию.

АБОРТИВНЫЙ. От лат. abortivus – *недоношенный*, *недоразвитый*. Стерильный, недоразвитый.

АБСЦИЗИЯ. От лат. abscisio – *отрезание*, *отсечение*. Опадение листьев, сбрасывание листвы (греч. *апоптоз*).

АБСЦИЗИНЫ. От лат. abscisum (abscido) – *отрезать*, *отсекать*, *разъединять*. Производные *абсцизовой кислоты*. Гормоны растений, тормозящие рост стеблей и колеоптилей и увеличивающие продолжительность периода покоя. Способствуют образованию отделительного слоя при опаде листьев (запускают апоптоз отделительных клеток черешка). Осенью накапливаются в семенах и почках. По химической природе представляют собой *изопреноиды* (*сесквитерпеноиды*). Абсцизины, как и *гиббереллины* (*дитерпеноиды*), синтезируются из общего предшественника – *мевалоновой кислоты*.

АБСЦИЗОВАЯ КИСЛОТА*. От лат. abscisum– *отрезать*, *отсекать*, *разъединять*. Соединение из класса изопреноидов. Относится к растительным гормонам и является представителем группы естественных ингибиторов роста. Тормозит рост, регулирует процессы опада листьев и осеннего увядания растений, в частности, ингибирует активность α-амилазы в эндосперме ячменя. Является антагонистом *гиббереллинов*.

*Впервые была выделена из незрелых плодов хлопчатника.

АВОКАДО. От ацтекс. «яйцо». Систематическое название – *персея американская* (*Persea americana*). Вечнозелёные деревья семейства лавровых, высотой до 25 м, с крупными грушевидными плодами массой до 600 г., содержащими до 30 % масел.

АВТОГАМИЯ. От греч autos – *сам*, gamos – *брак* и -ia – *условия*. Самоопыление, при котором рыльце опыляется пыльцой своего же цветка.

АВТОСТЕРИЛЬНОСТЬ. От греч. autos – *сам* и лат. sterilitas – *бесплодие*. Неспособность пыльцы прорастать на рыльце своего цветка.

АВТОХОРИЯ. От греч. autos – *сам*, choreo – *продвигаюсь* (chore – *место*) и -ia – *условия*. Способ распространения плодов и семян самим растением без участия внешних факторов. Разновидность автохории – *барохория*. Растения, самостоятельно рассеивающие плоды и семена без участия внешних факторов (ветра, животных), называются *автохорами*.

АГАМЕОН. Вид, размножающийся *апомиксисом*. Состоит из одних апомиктических особей (см. **Апомиксис**).

АДЕЛЬФОГАМИЯ. От греч. adelphi – *братья*, gamos – *брак* и -ia – *условия*. Скрещивание между особями, полученными в результате вегетативного размножения одного и того же материнского растения.

АДКРУСТАЦИЯ. От лат. ad – *к*, *при* (предлоги, указывающие на добавление) и греч. crusta – *корка*. Процесс, противоположный *инкрустации*. Поверхностное покрытие веществами без *импрегнации* (без наполнения и пропитывания). Адкрустирующими веществами, например, являются *бетулин* и *суберин* пробки (фелеммы). С помощью элетронно-микроскопических методов показано, что суберинoвый слой наложен изнутри в виде тонкой ламеллы на первичную целлюлозную оболочку, что и обусловливает феномен опробковения клеток. Кутикулярные слои эпидермиса также формируются за счёт процесса адкрустации кутином, при этом они могут перемежаться слоями пектиновых веществ. В то же время кутин может пропитывать ламеллы целлюлозы.

АДКРУСТИРУЮЩИЕ ВЕЩЕСТВА. От лат. ad – *к*, *при* (предлоги, указывающие на добавление) и греч. crusta – *корка*. Вещества, скапливающиеся (откладывающиеся) на поверхности различных типов растительных клеток, гифов грибов и клеток водорослей. Такие вещества образуют, например, кутикулярные наружные слои эпидермальных клеток и внутренние суберинoвые слои клеток перидермы (пробки). К адкрустирующим веществам относятся *кутины*, *суберины*, тритерпен *бетулин* берёзы, а также *спорополленины*, *растительные воска* и *пектины* (см. **Кутины**, **Суберины**, **Спорополленины** и **Инкрустация**).

АКИНЕТЫ. От греч. akinetos – *неподвижный*. Клетки нитчатых зелёных водорослей с утолщённой оболочкой, содержащие большой запас питательных веществ и служащие для размножения и переживания неблагоприятных условий жизни. Образуются из вегетативных клеток.

АКРОГАМИЯ. От греч. akron – *конечность*, *вершина*, gamos – *брак* и -ia –*условия*. Проникновение пыльцевой трубки внутрь семязачатка при оплодотворении через микропиле. Синоним – *порогамия*.

АКРОПЕТАЛЬНОСТЬ. От греч. akron – *конечность, вершина* и лат. peto – *искать*, *стремиться*, *стараться достать*. Направление роста боковых ветвей от основания ствола вверх, а также характер распускания цветков в ботрических соцветиях от основания к верхушке.

АКТИНОМОРФНЫЕ ЦВЕТКИ. От греч. aktinos – *луч* и morphe – *форма*. Цветки, форма которых имеет не менее двух плоскостей симметрии, проходящих через центр цветка. Считаются

эволюционно более древними, чем *зигоморфные* цветки (см. **Зигоморфные цветки**).

АЛЕЙРОНОВЫЕ ЗЁРНА. От греч. aleuron – *мука*. Органоиды семян, в которых запасаются белковые *ассимиляты* (альбумины, глобулины) и гексафосфаты – *фитин* (кальций-магниевая соль инозитфосфорной кислоты). Возникают в процессе обезвоживания семян из *алейроновых вакуолей*. Фитин осаждается первым, образуя *глобоид*, а затем начинают осаждаться макромолекулы белка глобулина, образуя *кристаллоид**. После обезвоживания *алейроновые вакуоли* превращаются в твёрдые *алейроновые зёрна*, которые при прорастании семян снова обводняются и превращаются в вакуоли.

*Особенно крупные кристаллы белка глобулина *эксцельзина* обнаружены в семенах бразильского ореха *Bertholletia excelsa*, а зерновки злаков имеют мелкие алейроновые вакуоли, содержащие только глобоиды.

АЛЛЕЛОПАТИЯ. От греч. allelon – *друг друга*, pathos – *страдание* и -ia – *условия*. Влияние растений друг на друга посредством выделяемых во внешнюю среду биологически активных соединений (колинов, фитонцидов, антибиотиков). Обычно аллелопатию рассматривают как несовместимость растений друг с другом, но в более широком смысле *аллелопатия* играет регуляторную роль в возникновении и формировании растительных группировок, а также в почвообразовательных процессах.

АЛЛОГАМИЯ. От греч. allos – *другой*, gamos – *брак* и -ia – *условия*. Способ размножения, при котором цветок одного растения опыляется пыльцой цветка с другого растения (см. также **Гейтоногамия**). Синоним – *перекрёстное опыление*.

АЛЛОРИЗА. От греч. allos – *другой* и rhiza – *корень*. Корневая система, в которой присутствуют как главный, так и придаточные корни (*аллоризная* корневая система).

Имея корневую систему, растения одновременно обитают в двух средах, отличающихся физическими и химическими условиями. Корни растений не только поглощают влагу и минеральные вещества из почвы, они являются местом синтеза многих физиологически активных соединений, которые поступают в побеги и листья и регулируют их жизнедеятельность (т.е. корни контролируют растение!).

Если составить в одну линию корешки корневой системы, например, у ржи, то её длина достигнет 600 км (при этом скорость роста такой интегральной линии достигает 5 км в сутки). Если учитывать также все корневые волоски, то общая длина корневой системы возрастёт до 10 000 км. Такое обилие корней не только эффективно питает влагой и минеральными веществами растение, но и укрепляет почву, препятствуя эрозии. Корневая система позволяет растениям, сидящим на одном месте, всё время двигаться (буквально: находиться в поиске), осваивая новое пространство.

АЛЛОХОРИЯ. От греч. allos – *другой*, choreo – *продвигаюсь* и -ia – *условия*. Способ распространения семян и плодов при помощи внешних факторов (*биотических* – при участии животных или птиц, и *абиотических* – ветра или воды). Растения, распространяющиеся при помощи внешних факторов, называются *аллохорами* (см. **Зоохория**, **Анемохория** и **Гидрохория**).

АЛОИДИН. От греч. aloë – бот. название *алоэ*, а также *горькое лекарство* (турец. sabur, сабур – выпаренный сок из алоэ) и eidos – *сходство*. Ткань в листьях у алоэ, секретирующая компоненты желеобразного сока, который сочится из повреждённых листьев алоэ.

АМБРОЗИЯ. От греч. ambrosia – *бессмертный*, где a – начальная часть слова со значением отрицания и brotos – *смертный*. 1. Травянистые растения семейства сложноцветных*. 2. Бело-розовые налёты, образованные мицелием некоторых сумчатых грибов, на стенках древесных ходов**, прогрызенных личинками жуков-короедов.

*Пыльца обладает ярко выраженными аллергенными свойствами.

**Чаще встречаются под корой на границе с лубяной древесиной.

АМИЛОПЛАСТЫ. От греч. amylon – *крахмал* и plastos – *вылепленный*. Лейкопласты растительных клеток, единственная функция которых сводится к образованию и откладыванию крахмальных зёрен. Присутствуют главным образом в запасающих органах (корневищах, клубнях, эндосперме и т.п.) (см. также **Хилум**).

АМПЕЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ. От нем. Ampel – *висячая лампа*, *висячая ваза для цветов* (ампля). Растения с длинными свисающими побегами. Обычно их культивируют с декоративной целью в амплях.

АМФИВАЗАЛЬНЫЙ. От греч. amphi – *вокруг*, *около*, *с обеих сторон* и лат. vas – *сосуд*. Термин, отражающий строение пучков сосудисто-волокнистой проводящей ткани, в которых ксилема находится в центре пучка, а её окружает флоэма.

АМФИКАРПИЯ. От греч. amphi – *с обеих сторон*, karpos – *плод* и -ia – *условия*. Образование одним растением надземных и подземных плодов.

АМФИКРИБРАЛЬНЫЙ. От греч. amphi – *с обеих сторон* и лат. crebre – *плотно*, *часто*, *густо*. Термин, отражающий строение пучков сосудисто-волокнистой проводящей ткани, в которых флоэма находится в центре пучка, а её окружает ксилема.

АМФИМИКСИС. От греч. amphi – *вокруг*, *около*, *с обеих сторон* и mixis – *смешивание*, *смешение*. Обычный способ образования семени путём оплодотворения яйцеклетки, т.е. путём слияния мужской и женской гамет (слияния ядер гамет, или *кариогамии*, с образованием диплоидной *зиготы*). Синоним – *амфигония*.

АНАТРОПНЫЙ СЕМЯЗАЧАТОК. От греч. a (an) – начальная часть слова со значением отрицания и tropos – *поворот*. Семязачаток, ориентированный в своём росте в направлении плаценты, т.е. повернутый по отношению к своей семяножке на 180° (см. **Атропный** и **Кампилотропный**). Синоним – *обратный семязачаток*.

АНГИОГАМИЯ. От греч. angeion – *сосуд*, gamos – *брак* и -ia – *условия*. Слияние неподвижной яйцеклетки, заключённой в архегоний или оогоний, с проникающими в них сперматозоидами (см. **Гаметангиогамия**).

АНГИОСПЕРМЫ. От греч. angeion – *сосуд* и sperm – *семя*. Название покрытосемянных растений, семяпочки которых скрыты внутри завязи и семена погружены в околоплодник. К ангиоспермам относится большинство высших цветковых растений.

АНДРОГЕНЕЗ. От греч. andros – *мужчина* и genesis – *рождение*. Партеногенетическое развитие зародыша с отцовским набором хромосом из ядра спермия при дегенерации ядра яйцеклетки. Андрогенез связан с *псевдогамией*, т. е. инициируется опылением. Синоним – *мужской партеногенез** (см. **Мерогония**, а также **Партеногенез** в разделе **«Эмбриология и гистология»**).

*Раньше его также называли *этеогенезом*, или *эфебогенезом* (от греч. ephebos – *юноша*, англ. ephebic – *взрослый*).

АНДРОГИНИЯ. От греч. andros – *мужчина*, gyne – *женщина* и -ia – *условия*. 1. Одновременное появление мужских и женских цветков на одном и том же растении (однодомность). 2. Появление мужских цветков на женских соцветиях. 3. Последовательное появление мужских и женских цветков на одном и том же соцветии.

АНДРОДИЭЦИЯ. От греч. andros – *мужчина*, di – *два* и oikia – *дом*, *жилище*. Вариант цветения, когда на одной особи развиваются только двудомные (гермафродитные), а на другой только мужские цветки.

АНДРОМОНОЭЦИЯ. От греч. andros – *мужчина*, monos – *один* и oikia – *дом*, *жилище*. Вариант цветения, когда на одном растении (особи) развиваются как гермафродитные (обоеполые), так и мужские цветки.

АНДРОЦЕЙ. От греч. andros – *мужчина* и oikia – *дом*, *жилище*. Мужская часть цветка. Совокупность тычинок (мужских половых органов) одного цветка. Различают андроцей *интрорзный* (от англ. introrse – *обращённый внутрь*, *к оси*) или *экстрорзный* (от англ. extrorse – *обращённый наружу*) в зависимости от того, куда направлены пыльцевые мешки (гнёзда пыльника) – внутрь или наружу. При связи пыльников с тычиночной нитью только в одной точке андроцей подвижен (см. также **Стамина**).

АНДРОЦЕЙ СИНАНТЕРНЫЙ. От греч. syn – *совместно* и antheros – *цветущий*. Андроцей, в котором пыльники сращены вместе. Тычиночные нити могут срастаться в один пучок (*моноадельфический* пучок пыльника), или большее число пучков – *диадельфический*, *полиадельфический* пучки пыльника.

АНЕМОФИЛИЯ. От греч. anemos – *ветер* и philia – *склонность* (любовь). Перекрёстное опыление при помощи ветра. Анемофилия характерна для злаковых (*Gramineae*), осоковых (*Cyperaceae*) и многих древесных растений (берёза, дуб, лещина). В результате приспособления к ветроопылению у таких растений околоцветник подвергся сильной редукции, а цветки лишены окраски и запаха. Кроме того, такие растения образуют большое количество лёгкой пыльцы. Синоним – *анемогамия*.

АНЕМОХОРИЯ. От греч. anemos – *ветер*, choreo – *продвигаюсь* и -ia – *условия*. Способ распространения семян и плодов потоками воздуха (абиотический способ). Если семена крупные, то у них имеются специальные адаптации – крылья, оперения, опушение (парашютики, волоски). Многие эпифиты и паразиты имеют очень мелкие семена. Например, у заразихи масса семени всего 1 мкг (0,001 мг).

АНИЗОГАМИЯ. От греч. a (an) – начальная часть слова со значением отрицания, isos – *равный*, gamos – *брак* и -ia – *условия*. Половой процесс, при котором сливаются неравные по размерам или подвижности гаметы, например, у хламидомонад. Синоним – *гетерогамия*.

АНТЕРИДИИ. От греч. antheros – *цветущий* и eidos – *сходство*. Мужские органы полового размножения (гаметангии) у аскомицетов, базидиомицетов, оомицетов и высших растений. В антеридиях образуется большое количество мужских подвижных гамет – *сперматозоидов* (неподвижные гаметы у голосеменных растений называются *спермиями*). При слиянии антеридиев с оогониями происходит оплодотворение (см. также **Антерозоиды** и **Гаметангии**).

АНТЕРИДИОЛ. От греч. «антеридий» (antheros – *цветущий*) и лат. (ol)eum – *масло*. Гормональный стероид, образующийся у некоторых оомицетов (например, *Achlya bisexualis*), стимулирующий развитие на соседних гифах *антеридиев*. Секретируется женскими гаметами (см. **Гамоны** в разделе **«Эмбриология и гистология»**).

АНТЕРОЗОИДЫ. От греч. antheros – *цветущий*, zoon – *животное* и eidos – *сходство*. Подвижные мужские половые клетки (условно, сперматозоиды) у некоторых растений (водорослей, мхов, плаунов и хвощей), а также у некоторых оомицетов. Антерозоиды снабжены жгутиком и способны к хемотаксису, в результате чего активно перемещаются в поисках яйцеклетки.

АНТИПОДЫ. От греч. anti – *против* и podos (pus) – *нога*. Клетки зародышевых тканей растений. В некоторых антиподиальных клетках ячменя, фасоли встречаются гигантские политенные хромосомы, тело которых не разделяется на диски

и междисковые участки и они не образуют пуфы (см. **Пуфы**).

АНТОЦИАНИНЫ. От греч. anthos – *цветок* и kyanos – *лазоревый*, *лазурь*. Пигменты группы антоцианов, накапливающиеся в вакуолях при созревании плодов и обеспечивающие их характерную окраску.

АНТОЦИАНЫ. От греч. anthos – *цветок* и kyanos – *лазоревый*, *лазурь*. Пигменты фенольной природы, содержащиеся в клеточном соке у многих растений и обусловливающие их окраску в синий, фиолетовый и красный цвета (антоцианы свёклы, лепестков цветов, листьев). Антоцианы играют светозащитную роль у растений, обитающих на открытых местах.

АНТОФЕИН. От греч. anthos – *цветок*, «(фе)нол» и суффикса «ин». Пигмент клеточного сока тёмно-бурового или чёрного цвета, присутствующий в лепестках венчика бобов (*Vicia faba*). Имеет фенольную природу.

АНТОХЛОР. От греч. anthos – *цветок* и chloros – *зелёный*. Жёлто-зелёный растительный пигмент. От антохлора зависит жёлтая окраска кожуры лимона и цветков мака, георгины, льнянки.

АНТРАКНОЗ. От греч. anthrax – *уголь*. Паразитарное заболевание растений (смородины, винограда, бобовых, тыквенных и пр.), вызываемое несовершенными грибами (меланкониевыми) При антракнозе на растениях появляются углублённые бурые пятна, окружённые чёрной канвой, откуда и произведено название.

АПЕКС. От лат. apex – *верх*, *верхушка*, *вершина* (производное от apex – *апикальный*). Верхушка осевых органов растений. Ткань, из которой состоит апекс, называется *апикальной меристемой*. На апексе расположены инициальные клетки (или даже только одна такая клетка). Синоним – *конус нарастания*.

АПЕРТУРЫ. От лат. apertura – *отверстие*. Утончённые места в экзине в форме пор или борозд, через которые происходит прорастание пыльцы (см. также **Интина** и **Экзина**).

АПЕРТУРОВИДНЫЙ. От лат. apertura – *отверстие*. Похожий на апертуру (термин используется в палинологии). Синоним – *ороидный* (ротовидный).

АПИКАЛЬНЫЕ МЕРИСТЕМЫ. От лат. apex – *верх*, *верхушка* и «меристемы» – *образовательные ткани*. Верхушечные меристемы осевых органов растения (стебля или корня).

АПЛАНОСПОРЫ. От греч. aplanes – *неподвижный* и spora – *семя*, *сев.* Споры у водорослей, смеющие плотную оболочку и лишённые жгутиков (см. **Зооспоры** и **Гипноспоры**).

АПОГАМЕТИЯ. От греч. apo – *над*, *сверху*, *от*, *вдали*, gamete – *жена* и -ia – *условия*. Способ размножения растений путём развития зародыша из клеток зародышевого мешка (см. **Апогамия** и **Апоспория**).

АПОГАМИЯ. От греч. apo – *над*, *сверху*, *от*, *вдали*, gamos – *брак* и -ia – *условия*. Апомиктическое развитие зародыша семени – развитие не из яйцеклетки, а из других клеток зародышевого мешка. *Апогамия нередуцированная* – развитие зародыша из диплоидных синергид или антипод. *Апогамия редуцированная* – развитие зародыша из гаплоидных синергид или антипод. Такой тип отклонения от нормы относится к общему явлению, называемому *апомиксисом* (см. **Апомиксис**). Синоним – *апогаметия*.

АПОКАРПНЫЙ. От греч. apo – *над*, *сверху* и karpos – *плод.* Тип гинецея, который образован одним плодолистиком или несросшимися между собой (свободными) плодолистиками, каждый из которых образует отдельную камеру. На внутренней поверхности камер, обычно вдоль шва, сидят семяпочки (см. также **Гинецей** и **Ценокарпный**).

АПОМИКСИС. От греч. apo – *над*, *сверху*, *от*, *вдали* и mixis – *смешивание (смешение).* Замена полового процесса размножения другим процессом, не связанным с оплодотвореним (слиянием гамет). У некоторых цветковых растений* семя может развиваться и без оплодотворения. Отсюда, *апомиксисом* называется способ бесполого размножения, при котором не происходит скрещивания** (*автономный апомиксис*). В некоторых случаях для образования плода (зародыша) требуется опыление, но пыльца на рыльце пестика не прорастает. Апомиксис может протекать в форме *партеногенеза****, *апогамии*, *апоспории*, *нуцеллярной эмбриони*и и *интегументальной эмбриони*и. Апомиксису противопоставляется процесс нормального *двойного оплодотворения*, называемый *амфимиксисом*.

*Термин *апомиксис* ввёл немецкий ботаник Ганс Винклер (Winkler, 1906). *Апомиксис*, с которым не был знаком Г. Мендель, сделал его несчастным человеком. По совету чванливого мюнхенского профессора ботаники Карла Негели, Мендель пытался проверить полученные на горохе результаты на другом растении – ястребинке (*Hieracium*), которая относится к апомиктическим растениям. Естественно, что у Менделя ничего не получилось. Лучше бы Карл Негели воздержался от своих советов.

**При апомиксисе обычно нарушается *мейоз*, поэтому яйцеклетка содержит не гаплоидный, а диплоидный набор хромосом.

***Термин *партеногенез* обычно используется для зоологических объектов.

АПОПЛАСТ (система апопласта). От греч. apo – *от*, *из* и plastos – *вылепленный*. Транспортная и вентиляционная система, образованная за счёт пространства между клетками паренхимы (система межклетников) (см. также **Аэренхима**).

АПОРОГАМИЯ. От греч. a – начальная часть слова со значением отрицания, poros – *отверстие*, gamos – *брак* и -ia – *условия*. Процесс опло-

дотворения у некоторых растений с упрощённым цветком, при котором пыльцевая трубка проникает в семязачаток, минуя *микропиле* (последний может даже зарастать). Апорогамия может быть двух типов – *мезогамия* и *халазогамия* (см. соответствующие статьи).

АПОСПОРИЯ. От греч. apo – *над*, *сверху*, *от*, *вдали*, spora – *спора* и -ia – *условия*. Отклонение от нормы, при котором развитие зародыша происходит в зародышевом мешке, но без оплодотворения, из диплоидных клеток нуцеллуса или интегумента, т.е. из клеток спорофита, а не из мегаспоры. Этот случай относится к явлению, называемому *апомиксисом* (см. **Апомиксис**).

АПОТЕЦИИ. От лат. apotheca (греч. apotheke, apothekion) – *кладовая*, *погреб*, *хранилище*. Открытые плодовые тела (обычно чашевидной формы) у грибов дискомицетов, например, *саркосцифы ярко-красной* (Sarcoscypha coccinea). Апотеции лишайников представляют собой мелкие структуры округлой или овальной формы, расположенные на поверхности таллома (чаще верхней). Состоят из уплощённой центральной части – диска, верхний слой* которого образован многочисленными сумками и стерильными гифами – *парафизами*. По периферии диск окружён валиком – *эксципулом* (см. **Парафиз** и **Эксципул**).

*Гимениальный слой, поэтому диск обладает репродуктивной функцией.

АППРЕССОРИИ. От лат. appressus – *прижимать к себе* и -ia – *условия*. Тип всасывающей структуры у *микобионтов* лишайников, представляющий собой концевую часть гифы, которая упирается в клеточную стенку водоросли (*фикобионта*), не вдавливая и не повреждая её (см. также **Гаустории** и **Импрессории**).

АРАБИДОПСИС. Arabidopsis thaliana (русское название «резушка Таля», или «резуховидка Таля») – небольшое растение, огородный сорняк из семейства крестоцветных – излюбленный объект (модельный вид) для биологов, работающих в области экспериментальной биологии и генетики растений. Геном *арабидопсиса* состоит из 120 млн пар нуклеотидов, содержит 27 тыс. генов в 5-ти хромосомах и детерминирует синтез 11 тыс. белков. У *арабидопсиса* впервые обнаружены 2 белка, останавливающие рост семян (до 30 дней) при неблагоприятных условиях (например при засухе) и возобновляющие его снова. Первый белок блокирует рост; он получил обозначение *AB15*, а второй – *AFP*, связывая первый, возрождает растение к жизни снова. С помощью арабидопсиса удалось понять, как растения фиксируют в памяти окончание зимы и определяют время года по изменению продолжительности светового дня и повышению средней температуры, а также какие гены (генные локусы) контролируют процесс цветения (см. **Флориген** и **Яровизация**). У арабидопсиса обнаружен ген DDM1, кодирующий фермент DDM1 (decrease DNA methylation – *уменьшающий метилирование ДНК*), который отвечает за то, чтобы процесс метилирования транспозонов и геномных повторов не переходил на функциональные гены. Мутация гена DDM1 (мутантный ген обозначается как ddm1) открывает путь для свободного метилирования, в результате чего при самоопылении растения большая часть становятся уродливыми (карликовыми, с узенькими листьями)* (см. **Транспозоны** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**).

*Синдром карликовости (гиперметилирования) получил название «бонсай» (см. **Синдром бонсай**).

АРБОРЕТУМ. От лат. arboretum (arbustum) – *древесные насаждения* < arbor (arboris) – *дерево*. Дендрарий.

АРЕОЛЫ. От лат. areola – *небольшая площадь*. Отдельные фрагменты таллома накипных лишайников, разделённые трещинами. Ареолы характерны для *ареолированных* слоёвищ, образующихся только на камнях (эндолитных лишайников).

АРИЛЛОИД. От позднелат. arillus – *мантия* и греч. eidos – *сходство*. Ложный ариллус (разросшийся наружный интегумент).

АРИЛЛУС. От позднелат. arillus – *мантия*. Мясистое образование (вырост) вокруг семени у некоторых эндозоохорных растений (см. **Зоохория**), происхождение которого не связано с семязачатком. Например, кувшинка имеет мясистый губчатый *ариллус*. Синоним – *присемянник*.

АРТРОСПОРЫ. От греч. arthron – *сустав* и spora – *семя*. Споры грибов, образующиеся при распаде гифов (мицелия) на отдельные тонкостенные клетки. Синоним – *оидии* (см. **Оидии**).

АРХЕГОНИИ. От греч. arche – *начало* и gone – *рождение*. Женские многоклеточные органы полового размножения (гаметангии) у аскомицетов, базидиомицетов, оомицетов и высших растений. В архегониях развивается одна крупная неподвижная яйцеклетка (см. **Антеридии** и **Гаметангии**).

АРХЕСПОРИАЛЬНАЯ КЛЕТКА. От греч. arche – *начало* и spora – *семя*. Крупная клетка, располагающаяся внутри нуцеллуса (*мегаспорангия* или *семязачатка*) в женских стробилах-шишках (жёстких мегастробилах), которая двукратно делится, а из образующихся четырёх клеток три отмирают. Оставшаяся клетка увеличивается в размерах и превращается в мегаспору.

АРХИКАРП. От греч. arche – *начало* и karpos – *плод*. Женский половой орган у высших грибов.

АСКА. От греч. askos – *мешок*. Особая клетка у грибов аскомицетов, в которой развиваются споры.

АСКОГОН. От греч. askos – *мешок* и gone – *семя*. Расширенная (нижняя) часть *архикарпа* у асковых (высших) грибов (см. **Архикарп** и **Трихогина**).

АСКОМИЦЕТЫ. От греч. askos – *мешок* и mykes (myketos) – *гриб*. Сумчатые грибы, бесполое размножение которых происходит при помощи спор, развивающихся в асках.

АССЕКТАТОРЫ. От лат. assectator – *почтительно следующий*, *верный спутник*. Не господствующие, но постоянные виды растений в растительных сообществах (см. также **Эдификаторы**).

АТРОПНЫЙ СЕМЯЗАЧАТОК. От греч. a – начальная часть слова со значением отрицания и tropos – *поворот*. Семязачаток, ориентированный в своём росте в том же направлении, что и семяножка (фуникулус) (см. **Анатропный** и **Кампилотропный**). Синоним – *прямой семязачаток*.

АШЕБ (Acheb). Сообщество эфемерных видов, развивающееся в пустыне после дождей (см. **Эфемеры**).

АУКСИНЫ. От греч. auxano – *увеличиваю*, *расту*. Фитогормоны, стимулирующие рост растений (ускоряющие растяжение клеток и их рост)*. Важнейший из ауксинов назван *гетероауксином* и представляет собой β-*индолилуксусную кислоту* (ИУК), которая может образовываться из триптофана (см. также **Кверцетины** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

*Согласно «теории кислотного роста» ауксин стимулирует расширение клеток за счёт секреции ими ионов водорода (H^+). Закисление внешней среды ослабляет связи между волокнами целлюлозы, что и позволяет клеткам растягиваться (см. **Экспансин**).

АЭРЕНХИМА. От греч. aer – *воздух* и enchyma – *наполняющее*. Паренхима, содержащая обширные межклетники. Иначе, воздухоносная паренхима у растений, обитающих на заболоченных почвах.

БАЗИГАМИЯ. От греч. basis – *основание*, gamos – *брак* и -ia – *условия*. Проникновение пыльцевой трубки в нуцеллус при оплодотворении через основание семяпочки (халазу). Синоним – *халазогамия*.

БАЗИДИИ. От греч. basidion – *небольшое основание*, *фундамент*. Органы полового спороношения у высших грибов (базидиомицетов). Представляют собой одноклеточные цилиндрические структуры, внутри которых обычно развиваются четыре споры (*базидиоспоры*). В зависимости от строения различают несколько типов базидий: *гетеробазидия*, *холобазидия* и *фрагмобазидия* (*телиобазидия*) (см. соответствующие статьи). В базидии происходит слияние ядер дикариона и образование диплоидного ядра, которое затем редукционно делится, образуя 2–4 базидиоспоры. Базидии гомологичны аскам (сумкам), только базидиоспоры, в отличие от аскоспор, находятся не внутри сумки, а отделяются от базидия кнаружи.

БАЗИДИОМИЦЕТЫ. От греч. basidion – *небольшое основание*, *фундамент* и mykes (myketos) – *гриб*. Класс грибов, имеющих специальные органы полового размножения – *базидии*, на которых развиваются споры. К базидиомицетам относятся шляпные грибы, трутовики, головнёвые, ржавчинные и др. грибы. Синоним – *базидиальные грибы*.

БАЗИПЕТАЛЬНОСТЬ. От греч. basis – *основание* и лат. peto – *стремлюсь*. Направление в развитии боковых органов побега от вершины к основанию.

БАКТЕРОИДНАЯ ТКАНЬ. От слова «бактерия» и греч. eidos – *сходство*. Внутренняя опухолевая ткань клубеньков на корнях у бобовых растений, содержащая скопления азотусваивающих бактерий (клубеньковых бактерий), например *Bacillus radicicola*. Возникает за счёт активной пролиферации клеток перицикла и флоэмной паренхимы.

БАЛЛИСТЫ. От фр. baliste – *метательное орудие* < греч. ballo – *бросаю*. Растения, имеющие морфологические приспособления, позволяющие семенам выбрасываться с силой из созревших плодов. Механизм выброса чаще связан с повышением тургорного давления в живых клетках. Классический пример – «бешеный» огурец. У других представителей *баллист* напряжение может возрастать в мёртвых клетках плода, что приводит, например, к скручиванию створок зрелого боба, отбрасывающих семена на большое расстояние.

БАРОХОРИЯ. От греч. barys – *тяжёлый* (baros – *тяжесть*) и choreo – *продвигаюсь* и -ia – *условия*. Наиболее простая разновидность *автохории*, при которой тяжёлые созревшие семена и плоды распространяются под действием силы тяжести (простой опад на землю). В дальнейшем могут разноситься водой или животными.

БАРРАЖ. От фр. barrage (нем. Barrage) – *заграждение*. Один из типов несовместимости у грибов – антагонизм мицелиев у разных штаммов аскомицетов *Podospora anserina*, выражающийся во взаимном торможении роста мицелиев, как только расстояние между их гифами достигает нескольких миллиметров. Синоним – *аверсия* гифов*.

*От фр. aversia – *отвращение*.

БЛАНЖЕВЫЙ. От фр. blanche – *белый*, *телесного цвета*. Термин применяется для обозначения этапа спелости семян, когда они приобретают способность прорастать, а их зародыш переходит к автономному питанию. Используется термин и для обозначения спелости плодов томатов – томаты *бланжевой спелости*. У зерновок злаков этот период носит название периода *восковой спелости*, а у некоторых бобовых – *фазы бурых бобиков*.

БОЛЕТУСОВЫЕ ГРИБЫ. От греч. boletus – *белый гриб*. См. **Гименомицеты**.

БОТРИДИЙ. От греч. botrys – *гроздь* и eidos – *сходство*. Гроздевидный тип соцветия.

БОТРИЧЕСКИЕ СОЦВЕТИЯ. От греч. botrys – *гроздь*. Соцветия, у которых выражена главная ось и которые обычно имеют неограни-

ченный верхушечный рост. Поскольку боковые ответвления дают цветки, их распускание часто (но не всегда) идёт *акропетально* (от основания соцветия к верхушке), т.е. цветение начинается с нижних цветков, а затем постепенно распускаются и верхние (как у кипрея (Иван-чая), а также у мальвы). Синонимы: *моноподиальные* соцветия или *бокоцветные*, *открытые*.

БРАКТЕИ. От лат. bractea – *тонкий металлический листик*. Зачаточные прицветники. Мелкие чешуевидные листья-прицветники (например, у сирени).

БРАКТЕОЗНЫЕ СОЦВЕТИЯ. От лат. bractea – *тонкий металлический листик* и греч. -osis – *состояние*. Соцветия с мелкими чешуевидными листьями – прицветниками (*брактеями*).

БРИОФИТЫ (Bryophyta). От греч. bryon – *мох* и phyton – *растение*. Мхи. Занимают промежуточное положение между *таллофитами* и *кормофитами*. Вегетативное тело мхов представляет собой либо таллом (у печёночников), либо разделено на стебель и листочки (у лиственных мхов), но всегда вместо корня снабжено ризоидами.

ВАЙИ. От греч. baion – *пальмовая ветвь*. Название листьев папоротника.

ВЕГЕТАЦИЯ. От нем. Vegetation – *растительность* < лат. vegetatio – *возбуждение* < vegeto – *оживлять*, *одушевлять*. Период активной жизнедеятельности растения (период активного роста).

ВЕГЕТАТИВНОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ. Размножение растения из любого вегетативного органа (или отдельной его части), основанное на процессах регенерации части растения с превращением её в новый индивид. В природе существуют разнообразные формы вегетативного размножения: 1. Выводковыми почками (почки, опадающие на почву или в воду). 2. При помощи укороченных побегов (например, побеги, образующиеся в узлах усов у клубники). 3. При помощи корневищ, а также корневыми отпрысками (корневой порослью). 4. Клубнями и луковицами. 5. Черенками или чубуками (виноградные черенки).

ВЕРНАЛИЗАЦИЯ. От лат. verno – *становиться весенним*, *оживать весной*, *зеленеть*. Синоним – *яровизация* (см. **Яровизация**).

ВИВИПАРИИ. От лат. viviparia – *живорождение*, где viva – *жизнь* и paro – *рождать*. Выводковые луковички. У некоторых растений, например у мятлика луковичного, кроме обычного семенного способа размножения, существует и другой способ – образование живородящей формы – выводковых луковичек, или луковичек-вивипариев.

ВИЛТ. От англ. wilt – *увядать*. 1. Преждевременное увядание растения, обычно вследствие заболевания или паразитарного поражения. 2. Заболевание хлопчатника, вызываемое паразитирующими в сосудистой ткани несовершенными грибами рода *Verticillium**.

*От лат. verticillus – *вращательный диск*, *веретёна*.

ВИОЛЕНТЫ*. От лат. violentia – *склонность к насилию*, *беспощадность*. Виды растений, которые энергично захватывают всё новые территории, прочно удерживая их за собой. Примером вида-льва в зоне прохладного умеренно-влажного климата служит ель, вытесняющая все другие древесные породы (см. **Эксплеренты**).

*Термин предложил советский ботаник Л.Г. Раменский; он также образно называл такие виды «львами растительного мира».

ВИРГИНАЛЬНЫЙ. От англ. virginal – *девственный*. Период жизни растения, продолжающийся от начала автотрофного питания до первого цветения.

ГАЛЛЫ. От лат. galla – *чернильный орешек*. Патологические наросты на стеблях и листьях, вызываемые личинками галловой мушки, а также другими насекомыми* и клещами, вырабатывающими *телергоны-цецидогены***. Содержат галловую кислоту (gallic) и другие дубильные вещества. Особенно большие количества дубильных веществ содержат галлы, образующиеся на листьях дуба. Красные галлы – это стадия развития полярных карликовых ив (форма выживания растения в неблагоприятных условиях). При благоприятных условиях из галлов формируются карликовые растения. По строению галлов можно судить о видовой принадлежности вызвавших их паразитов. Синонимы: *цецидии* и *тилации* (см. также **Тилакогены** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

*Так, пилильщики вместе с яйцом выделяют вещества, раздражающие ткани растений и вызывающие образование галлов.

Такие животные называются *цецидозоями* (см. **Цецидозои в разделе **«Зоология»**).

ГАЛЛЫ КОРОНЧАТЫЕ. От лат. galla – *чернильный орешек* и corona – *венец*. Опухолевые образования (наросты) у цветковых растений, возникающие в результате заражения бактерией *Agrobacterium tumefaciens*, несущей *нопалиновые* плазмиды, которые содержат гены для синтеза *нопалина** (см. **Галлы**, **Вектор** и **Плазмиды Ti** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»** и **Опин** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

*Один из опинов, способный возбуждать рост опухолей у заражённых растений.

ГАЛОФИТЫ. От греч. halos (hals) – *соль* и phyton – *растение*. Растения (солеросы), обитающие на сильно засолённых солончаковых (галоморфных) почвах (по берегам морей, на солончаках). Подразделяются на истинные галофиты (*эугалофиты*), такие как, например, солянки (солерос, сведа), *криногалофиты* и *гликогалофиты* (см. соответствующие статьи).

ГАМЕТАНГИИ. От греч. gametes – *супруг* (gamete – *супруга*) и angeion – *сосуд*. 1. Однокле-

точные футляры у водорослей и многих грибов, в которых образуются одиночные или множественные мужские или женские гаметы. В гаметангиях у водорослей все клетки способны трансформироваться в гаметы. Иногда содержимое гаметангиев не дифференцировано и при половом процессе происходит слияние самих гаметангиев. 2. Многоклеточные органы полового размножения у аскомицетов, базидиомицетов, оомицетов и высших растений: при этом мужские гаметангии называются *антеридиями*, а женские *архегониями* или *оогониями*. У высших растений гаметангии защищены оболочкой, образованной стерильными клетками. Подвижные гаметы принято считать мужскими, а неподвижные – женскими.

ГАМЕТАНГИОГАМИЯ. От греч. gametes – *супруг*, angeion – *сосуд*, gamos – *брак* и -ia – *условия*. Половой процесс, свойственный многим грибам, например, всем сумчатым грибам (аскомицетам), при котором сливаются не отдельные клетки, а половые органы (сливаются многоядерные гаметангии и их ядра без образования гамет). В частности, гаметангиогамия характерна для плесневого гриба *Mucor* (см. **Соматогамия**).

ГАМЕТИЧЕСКАЯ РЕДУКЦИЯ. От греч. gametes – *супруг* (gamete – *супруга*) и лат. reductio – *возвращение*, *обратное приведение*. Редукционное деление ядра (уменьшение числа хромосом до гаплоидного набора), происходящее при образовании гамет. Характерна для животных (см. **Гаметогенез** в разделе **«Эмбриология и гистология»**) и некоторых водорослей (например, диатомовых).

ГАМЕТОСПОРОФИТЫ. От греч. gametes – *супруг*, spora – *спора* и phyton – *растение*. Водоросли, способные на одном талломе образовывать как органы бесполого, так и полового размножения.

ГАМЕТОФИТ. От греч. gametes – *супруг* (gamete – *супруга*) и phyton – *растение*. 1. Растения, на которых развиваются половые органы. 2. Половое (гаплоидное) поколение у водорослей, мхов и папоротников, имеющих смену полового и бесполого (спорофит) поколений (см. **Спорофиты**).

ГАПЛОСПОРИДИИ. От греч. haploos – *простой*, spora – *семя*, *сев* и eidos – *сходство*. Паразитические организмы, близкие примитивным грибам.

ГАПЛОСТЕЛЬ. От греч. haploos – *простой* и stele – *столб*. Наиболее примитивный по строению тип стебля (см. **Протостела**).

ГАПЛОСТЕМОНИЯ. От греч. haploos – *простой* и stem – *ствол*. Строение цветка с одним кругом тычинок.

ГАПТОТРОПИЗМ. От греч. hapto – *касаюсь* (haptikos – *касательный*) и tropos – *поворот*, *направление*. Реакция некоторых растений на соприкосновение с твёрдыми предметами, приводящая к изменению направления роста (иначе, ростовой ответ на раздражение прикосновением). Такие реакции характерны для вьющихся растений, или усиков, а также для лазающих растений, например, лиан. Синоним – *тигмотропизм*.

ГАСТРОТЕЦИЙ. От греч. gaster – *желудок* и theke (лат. theca) – *чехол*, *сумка*. Редкий тип открытых плодовых тел у сумчатых лишайников.

ГАУСТОРИИ. От лат. haustus – *черпание*, *питьё*, *втягивание* < haurio – *вбирать в себя*, *поглощать*. В общем смысле – приспособления у растений и грибов (микобионтов лишайников) для всасывания питательных веществ, а также корни-присоски паразитических растений. Служат для проникновения в тело растения-хозяина. В состав *халаз* входят *гаусториальные* клетки.

ГЕЙТОНОГАМИЯ. От греч geiton – *сосед*, gamos – *брак* и -ia – *условия*. Опыление цветков пыльцою с других цветков того же растения. Форма самоопыления, которая оказывается единственно возможной у растений с однополыми цветками (см. также **Ксеногамия**).

ГЕЛИОФИТЫ. От греч. helios – *солнце* и phyton – *растение*. Светолюбивые растения. Синоним – *ореады* (от лат. oreades – в древнегреч. мифологии *нимфы гор* < греч. oros – *гора*).

ГЕЛОФИТЫ. От греч. helos – *болото* и phyton – *растение*. Растения криптофиты, у которых клубни, корневища или луковицы во время неблагоприятного для вегетации сезона спрятаны в иле. Болотные растения.

ГЕНЕРАТИВНЫЙ ПЕРИОД. От лат. generare – *порождать*. Период жизни (онтогенеза) растения от первого цветения до последнего. Иначе, период зрелости и размножения. В этот период растение плодоносит и оставляет потомство – плоды с семенами.

ГЕОКАРПИЯ. От греч. geo – *земля*, karpos – *плод* и -ia – *условия*. Способ распространения плодов растений путём внедрения завязи в почву.

ГЕОКСИЛЬНЫЙ. От греч. geo – *земля* и xylon – *древесина*. Настоящие кустарники, у которых образование новых скелетных осей замещения идёт не только в процессе кущения, но и путём подземного ветвления. При этом образуются подземные одревесневшие оси, так называемые *ксилоподии* (от греч. xylon – *древесина* и podos – *нога*), из почек которых вырастают надземные оси.

ГЕОФИТЫ. От греч. geo – *земля* и phyton – *растение*. Растения, имеющие подземные органы (части) для запасания питательных веществ, позволяющие им переживать, например, засушливый период года. Типичные геофиты – луковичные, корневищные, клубневые и клубнелуковичные растения.

ГЕРБАРИЙ. От лат. herbarius – *травяной*. Коллекция засушенных растений.

ГЕРБИЦИДЫ. От лат. herbi – *трава* и caedere – *убивать*. Химические соединения, применяемые для уничтожения сорных растений (см. **Дефолианты**).

ГЕСПЕРИДИЙ. От лат. названия цветкового растения *Gesperia* и греч. eidos – *сходство*. Много-

гнёздный многосемянной плод, относящийся к группе ягодообразных плодов. Синоним – *померанец* (лат. pomarancia, где итал. pomo – *яблоко* и arancia – *апельсин*) – горький апельсин – вечнозелёное дерево семейства рутовых*, а также его плод.

*Включает цитрусовые растения.

ГЕТЕРОБАЗИДИЯ. От греч. heteros – *другой* и basidion – *небольшое основание*, *фундамент*. Органы полового спороношения у базидиальных грибов, состоящие из расширенной нижней части (*гипобазидии*) и верхней – *эпибазидии* (см. **Базидии**).

ГЕТЕРОГАМИЯ. От греч. heteros – *другой*, gamos – *брак* и -ia – *условия*. Половой процесс у низших растений, при котором сливаются разные по величине и физиологическим особенностям подвижные половые клетки (гаметы) (см. **Изогамия**).

ГЕТЕРОСТИЛИЯ. От греч. heteros – *другой*, stylos – *столб* и -ia – *условия*. Разностолбчатость. Вариант развития на одной особи цветков с различной высотой тычинок и столбиков. При этом рыльца пестиков отличаются также по форме, так как должны улавливать разную пыльцу. При гетеростилии исключается возможность самоопыления, опыление обеспечивается только насекомыми. Хрестоматийным примером такого растения служит дербенник иволистный (*Lythrum salicaria*), у которого процесс опыления исследовал ещё Чарльз Дарвин. Цветки у *Lythrum salicaria* имеют пестики трёх различных величин и 12 тычинок, расположенных в два круга.

ГЕТЕРОЦИСТЫ. От греч. heteros – *другой* и kystis – *пузырь*. Особые, несколько увеличенные по размерам клетки у нитчатых и колониальных нитчатых водорослей, через которые происходит разрыв нитей при размножении. Образующиеся кусочки нитей называются *гормогониями* (см. **Гормогонии**).

ГИАЛИНОВЫЕ КЛЕТКИ. От греч. hyalos – *стекло*. Характерные для сфагновых мхов мёртвые клетки, содержащие в стенках поры, через которые засасывается вода*. Лишены хлоропластов и цитоплазмы. Сфагнумы, находящиеся в воздушно-сухом состоянии, способны поглотить воды в 20 раз больше собственной массы, поэтому даже в засушливый период сфагнумы поддерживают высокую влажность на болотах, создавая особый водный режим.

*От греч. sphagnos – *губка*.

ГИББЕРЕЛЛИНЫ. От названия паразитического гриба *Gibberella*. Эндогенные регуляторы роста растений (*фитогормоны*), стимулирующие их рост и развитие (стимулируют в большей степени рост стебля и гипокотиля как за счёт деления клеток, так и их растяжения), а также способствующие прорастанию семян, клубней и луковиц (прерывают период покоя или «спячку», вызванную абсцизовой кислотой во время развития и созревания семян). Наконец, гиббереллины играют важнейшую роль в регуляции процессов цветения, особенно для видов растений, произрастающих в тропиках. По химической природе – дитерпеновые полициклические кислоты; синтезируются, как и *абсцизины*, из *мевалоновой кислоты*. Известно больше 60 соединений, различающихся только функциональными группами, главное из которых *гибберелловая кислота*. Гиббереллины образуются также некоторыми видами микроскопических грибов*.

*В Японии уже почти 200 лет известна болезнь молодых растений риса, которые, быстро вытягиваясь в длину, становятся в полтора раза длиннее нормальных растений. Это заболевание *баканаэ*, название которого переводится как «шалая болезнь». Вызывается оно микроскопическими грибами аскомицетами *Gibberella fujikuroi*, паразитирующими на стеблях риса и вызывающими их гипертрофированный рост. Изучение заболевания привело к открытию веществ *гиббереллинов*, резко ускоряющих рост растений и в настоящее время широко применяемых в различных областях растениеводства, особенно в современной клеточной биотехнологии.

ГИГРОМОРФНОСТЬ. От греч. hygros – *влажный* и morphe – *форма*. Формирование у растения анатомических признаков устойчивости к высокой влажности среды.

ГИГРОФИЛЫ. От греч. hygros – *влажный* и phileo – *люблю* (philia – *склонность*). Наземные растения и животные, приспособленные к обитанию в местах с избыточной влажностью (болота, поймы рек, берега водоёмов, влажная почва).

ГИГРОФИТЫ. От греч. hygros – *влажный* и phyton – *растение*. Растения, приспособленные к избыточному увлажнению среды обитания. Для гигрофитов характерны большие листья с тонкой кутикулой и стебли с неразвитой механической тканью. К гигрофитам относятся стрелолист (*Sagittaria sagittifolia*), тростник обыкновенный (*Phragmites communis*) и рис посевной (*Oryza sativa*).

ГИДАТОДЫ. От греч. hydatos – *вода* и hodos – *путь*. Железы в эпидермисе растений, образованные группами бесцветных клеток с тонкими стенками (*эпитемой*), через которые выделяется капельножидкая вода (процесс *гуттации*) (см. соответствующие статьи).

ГИДАТОФИТЫ. От греч. hydatos – *вода* и phyton – *растение*. Растения, погружённые в воду, прикреплённые (кувшинка) или не прикреплённые (ряска) корнями к грунту.

ГИДРОФИЛИЯ. От греч. hydro – *вода* и philia – *склонность*. Перекрёстное опыление при помощи воды.

ГИДРОФИТЫ. От греч. hydro – *вода* и phyton – *растение*. Растения, обитающие в воде (погружённые в воду) и быстро погибающие вне водной среды. К таким растениям относятся кувшинка белая (*Nymphaea alba*), рдесты (*Potamogeton*) и элодеи*

(*Elodea*). Опыление у гидрофитов осуществляется при помощи воды (*гидрофилия*).

*От фр. elodee < греч. helodes – *болотный*. Из-за способности разрастаться на поверхности водоёмов в огромном количестве элодею называют также «водяной чумой».

ГИДРОХОРИЯ. От греч. hydro – *вода* и choreo – *продвигаюсь*. Широко распространённый в природе способ распространения плодов и семян с помощью воды. Красноречивый пример – заселение отдалённых океанических островов кокосовыми пальмами.

ГИМЕНИЙ (гимениальный слой). От греч. hymen – *плёнка*, *кожица*, *покров*. Слой спорообразующих клеток в плодовом теле базидиальных грибов*, который развивается на трубчатом (у трутовиков и болетусовых грибов**) или пластинчатом (пластинниковых грибов***) *гименофоре*. Гимений присутствует также у лишайников.

*От греч. basidion – *небольшое основание*. К базидиальным грибам относятся высшие грибы (*гименомицеты*), в том числе шляпочные, с мицелием членистого строения гиф.

**Белый гриб, подберёзовик и подосиновик.

***Опёнок, мухомор, бледная поганка и т.д.

ГИМЕНОМИЦЕТЫ. От греч. hymen – *плёнка*, *покров* и mykes – *гриб*. Базидиальные грибы с открытым спороносным слоем (гимением) на плодовых телах, относящиеся к группе высших. К неё входят почти все шляпочные грибы (например, белый, маслёнок), трутовики, паразитирующие на деревьях, и домовые грибы-сапрофиты.

ГИМЕНОФОР. От греч. hymen – *плёнка*, *покров* и phoreo – *несу*. Структуры плодовых тел базидиальных грибов, несущие на поверхности *гимений* со спорами.

ГИМНОПЛАСТ. От греч. gymnos – *голый* и plasto – *нечто вылепленное*. Растительная клетка, лишённая оболочки, буквально «голый протопласт».

ГИНЕЦЕЙ. От греч. gynaikeios < gyne – *женщина* и oikia – *дом*. Вся совокупность женских органов размножения (плодолистиков, или пестиков), находящихся в одном цветке (совокупность женских частей цветка) (см. **Карпеллы**).

ГИНОГЕНЕЗ. От греч. gyne – *женщина* и genesis – *рождение*. Форма партеногенеза (апомиксиса) – партеногенетическое развитие зародыша с полностью материнским набором хромосом после опыления, но без оплодотворения яйцеклетки. При этом яйцеклетка имеет гаплоидный набор хромосом. Гиногенез связан с *псевдогамией*, т.е. индуцирован опылением. Синоним – *редуцированный женский партеногенез*.

ГИНОДИЭЦИЯ. От греч. gynaikos (gyne) – *женщина*, di – *два* и oikia – *дом*. Вариант цветения, когда на одном отдельном растении (особи) развиваются только обоеполые, а на другом только женские цветки.

ГИНОМОНОЭЦИЯ. От греч. gynaikos (gyne) – *женщина*, monos – *один* и oikia – *дом*. Вариант цветения, когда на одном растении развиваются только обоеполые (гермафродитные) и женские цветки.

ГИНОСТЕГИЙ. От греч. gyne – *женщина* и stege – *крыша*. Адаптационная анатомическая структура цветка, образующаяся в результате срастания пестика и тычинок, облегчающая опыление цветка насекомыми.

ГИНОФОР. От греч. gyne – *женщина* и phoro – *носить*. 1. Конический вырост цветоложа – стерильный участок цветка, образующийся между тычинками и плодолистиками, например, у гравилата. 2. Тонкая ножка (цветоножка), несущая пестик, например, у астрагала. 3. Сильно удлиняющаяся трубочка чашечки у земляного ореха (*Arachis hypogaea*), которая внедряется в почву, где и происходит развитие плода.

ГИПАНТИЙ. От греч. hypo – *мало*, *внизу* и anthos – *цветок*. Расширенное цветоложе, с которым срастаются основания листков околоцветника и тычинок (яблоко).

ГИПНОСПОРЫ. От греч. hypnos – *сон* и spora – *семя*, *сев*. Споры водорослей, имеющие очень толстую оболочку и способные к длительному покою (переживанию неблагоприятных условий) (см. **Зооспоры** и **Апланоспоры**).

ГИПОДЕРМА. От греч. hypo – *мало*, *внизу* и derma – *кожа*. Ткань, располагающаяся под *эпиблемой* на корнях растений.

ГИПОКОТИЛЬ. От греч. hypocotyle, где hypo – *мало*, *внизу* и kotyle – *углубление*. В развивающемся зародыше – подсемядольное колено (зародышевый стебелёк – часть зародыша между семядолями и зародышевым корешком). Участок стебля растения, где стебель переходит в корень.

ГИПОТЕКА. От греч. hypo – *мало*, *внизу* и theka (лат. theca) – *хранилище*, *вместилище*, *кладовая*. Меньшая створка коробочки (оболочки, панциря) диатомовых водорослей. Стенки панциря имеют разнообразные утолщения и выросты, придающие каждому виду водорослей свой рисунок, который служит систематическим признаком (см. также **Эпитека**).

ГИПОФИЗА. От греч. hypo – *мало*, *внизу* и physis – *образование*. Клетка-подвеска (суспензора), примыкающая к зародышу и инициирующая корневой зачаток (корневой полюс).

ГИФАЗМА. От греч. hyphe – *ткань*, *«паутина»* и plasma – *нечто образованное*. Рыхлый мицелий.

ГИФЫ. От греч. hyphe – *ткань*, *«паутина»*. Нитчатые клеточные структуры, образующие грибницу и плодовые тела грибов*. Гиф представляет собой тонкую трубочку, содержащую многоядерный протопласт. Гифы могут быть членистыми – разделёнными на компартменты

септами (перегородками) или нечленистыми (таломные грибы).

*Некоторые грибы, например дрожжи, не имеют гифовой организации.

ГЛЕБА. От лат. gleba (glebae) – *глыба*, *комок*. Рыхлая ткань внутри плодового тела, обычно округлой формы, у грибов из порядка гастеромицетов (*Gasteromycetalis*). Представляет собой скопление большого количества тёмных по окраске спор вперемешку с *капиллицием* (см. также **Капиллиций** и **Перидий**).

ГЛИКОГАЛОФИТЫ. От греч. glykys – *сладкий*, halos (hals) – *соль* и phyton – *растение*. Солончаковые растения, корневая система которых малопроницаема для солей. К таким растениям относятся определённые виды полыни и мангровые растения (см. также **Киногалофиты**).

ГОМОРИЗА. От греч. homos – *равный* и rhiza – *корень*. Корневая система, формирующаяся из придаточных корней (первичная гоморизная корневая система у папоротникообразных). Вторичная *гомориза* формируется из придаточных корней после отмирания зародышевого главного корня (у семенных растений).

ГОМФ. От греч. gomphos – *гвоздь*. Морфологическое образование (в виде короткой толстой ножки), которым слоёвище (таллом) листовых лишайников крепится к субстрату. Другими словами, гомф – орган прикрепления. Гомф состоит из грибных гиф, называемых *ризинами* (см. **Ризины**).

ГОРМОГОНИИ. От греч. hormao – *двигаю*, *привожу в движение* и gone – *семя*. Фрагменты трихомов (кусочки нитей) у нитчатых водорослей, служащие для размножения (см. также **Гетероцисты**).

ГРАНЫ. От лат. granum – *зерно*. Функциональные и структурные единицы хлоропластов. Состоят из сложенных в стопки мембран со встроенными в них пигментами фотосинтетической системы (см. **Хлорофилл**).

ГРИОТЫ. От англ. greate – *великий*, *большой*. Сорта вишни с тёмно-красными, почти чёрными плодами. Например, сорт ширпотреб Чёрная был выведен И.В. Мичуриным. Синоним – *морели* (от англ. morello – вишня красная).

ГУММОЗНЫЙ. От лат. gummi – *камедь*. Содержащий камедь, относящийся к камедеобразованию и камедетечению.

ГУТТАПЕРЧА. От малайск. gutah pertia – *смола дерева перчи*. Млечный сок, получаемый из листьев гуттаперчевого дерева – эвкоммии (*Eucommia*) или коры бересклета бородавчатого (*Euonymus verrucosa*).

ГУТТАЦИЯ. От лат. gutta – *капля*, *пятнышко*. Капельный процесс выделения растением избыточной воды (или растворов) в условиях затруднённой транспирации. Осуществляется *гидатодами* (см. **Гидатоды**). Состав гуттационной жидкости варьирует от чистой воды до сложной смеси веществ. Выделение воды из перерезанных сосудов называют *плачем* растения.

ДЕСМОТУБУЛА. От греч. desmos – *связь* и лат. tubula (tubulus) – *трубочка*. Мембранная трубочка (тяж эндоплазматического ретикулума (ретикулюма)), проходящая через плазмодесму (канал плазмодесмы). Через десмотубулы сообщаются между собой элементы эндоплазматического ретикулюма соседних клеток (см. **Плазмодесмы**).

ДИАСПОРЫ. От греч. diaspora – *рассеяние*. Части растений (чаще семена и плоды), предназначенные для размножения и отделяющиеся от материнского растения естественным образом.

ДИКТИОСТЕЛА (диктиостелиум). От греч. diktios (diktion) – *сеть* и лат. stela – *столб*. Разновидность трубчатой стелы. Другими словами, тип центрального цилиндра (стелы) стебля у высших растений, при котором концентрическая флоэма окружает ксилему, образуя сетчатый цилиндр. Характерна для папоротников.

ДИХАЗИЙ. От греч. dichazo – *делю надвое* (развилина). Цимоидные соцветия с двумя осями ветвления (на каждой оси имеется по две оси следующего порядка), как, например, у гвоздики. Синоним – *развилка*.

ДИХОГАМИЯ. От греч. dichazo – *делю надвое* и gamos – *брак*. Явление неодновременного развития тычинок и рыльца в одном цветке. В зависимости от того, какие структуры цветка созревают раньше, выделяют *протандрию* и *протогинию* (см. соответствующие статьи). *Дихогамия* препятствует самоопылению двуполых цветков.

ЖАСМОНОВАЯ КИСЛОТА. Компонент эфирного масла, получаемый из жасмина пахучего (Jasmineum odoratissinum). Активирует наряду с салициловой кислотой системную реакцию растений на заражение патогенами с целью предотвращения последующих атак.

ЗАРОДЫШ. Группа недифференцированных клеток, возникающих при делении-дроблении зиготы, у высших растений.

ЗИГОТИЧЕСКАЯ РЕДУКЦИЯ. От греч. zygote – *запряжённые вместе* (соединённые в пару), иначе, *супруги* (zygon – *пара*, *ярмо*) и лат. reductio – *возвращение*, *обратное приведение*. Уменьшение числа хромосом (до гаплоидного набора), происходящее по типу мейоза при первом делении зиготы.

ЗИГОМОРФНЫЕ ЦВЕТКИ. От греч. zygon – *пара* и morphe – *форма*. Цветки, форма которых имеет одну плоскость симметрии (венчик у которых «разрезан» только в одном направлении). Зигоморфность – результат приспособления цветков к опылению насекомыми, способ проникновения которых внутрь цветка диктуется его формой. Такие цветки характерны, например, для шалфея, гороха, львиного зева. Синоним – *неправильные цветки*.

ЗООСПОРЫ. От греч. zoon – *животное* и spora – *семя*. Способные к передвижению одноклеточные споры у водорослей, снабжённые жгутиками и обеспечивающие, как и неподвижные споры, бесполый путь размножения.

ЗООФИЛИЯ. От греч. zoon – *животное* и philia – *склонность*. Опыление цветков при участии животных. Например, мадагаскарские мышиные лемуры опыляют цветки баобаба.

ЗООХОРИЯ. От греч. zoon – *животное*, choreo – *продвигаюсь* и -ia – *условия*. Способ распространения плодов и семян (диаспор) животными. Семена и плоды переносятся на шерсти, перьях, лапах, а также в случае эндозоохории в желудочно-кишечном тракте. У многих растений семена, проходя через желудочно-кишечный тракт животных, не только не перевариваются, сохраняя всхожесть, но и нуждаются в таком способе активации. Так, например, тапиры в Эквадорских Андах распространяют семена многих растений, которыми они питаются (см. **Эндозоохория**)

ЗООЦЕЦИДИИ. От греч. zoa (zoon) – *животное* и лат. cecidi (cado) – *падать*, *погибать*. Галлы растений, образование которых вызвано животными-паразитами.

ИДИОБЛАСТЫ. От греч. idios – *своеобразный* и blastos – *росток*. Растительные клетки, сильно отличающиеся по форме, структуре и строению от других клеток данной ткани. Например, *каменистые* клетки в плодах груши или айвы.

ИЗИДИИ. От греч. isos – *равный* и eidos – *сходство*. Специализированные структуры вегетативного размножения листоватых и кустистых форм лишайников. Морфологически представляют собой мелкие выросты на поверхности лишайников (на периферии таллома) и состоят из нескольких клеток водоросли, оплетённых гифами гриба (т.е. содержат элементы *микобионта* и *фикобионта*). *Изидии* встречаются реже, чем *соредии* (см. **Соредии**).

ИЗОГАМИЯ. От греч. isos – *равный* и gamos – *брак*. Половой процесс у низших растений, при котором сливаются одинаковые по форме, размерам и физиологическим особенностям подвижные половые клетки (гаметы), например, у улотрикса (*Ulothrix zonata*) или хламидомонад (*Chlamidomonas*) (см. **Гетерогамия**).

ИМПРЕССОРИИ. От лат. impressio (англ. impression) – *вдавление*, *тиснение*, *отпечаток* и -ia – *условия*. Тип всасывающей структуры у лишайников, представляющий собой боковые выросты микобиотов, которые в отличие от *гаусторий* не разрушают клеточную оболочку водоросли, а только вдавливают её. Импрессории в больших количествах образуются у лишайников, обитающих в сухих местах.

ИНДУЗИИ. От лат. indusium – *верхняя туника*. Небольшие выросты на поверхности листа (покрывальца) у папоротников, защищающие *сорусы* спорангиев (см. **Сорусы**).

ИНКРУСТАЦИЯ. От лат. incrustatio < incrustare – *покрывать*, где in – внутри, греч. crusta – *корка* и -ia – *условия*. Процесс включения внутрь клеточной оболочки особых веществ. Так инкрустация растительной клеточной оболочки полимером с фенольными свойствами *лигнином* (полимером кониферилового спирта) повышает её устойчивость и прочность (особенно на сжатие) и приводит к одревеснению (процессу *лигнизации* клеток). К инкрустирующим веществам также относятся дубильные полимерные соединения из группы танинов (таннинов)*, например, *катехин* древесины акации. Инкрустировать клеточную оболочку могут и зольные вещества (SiO_2, $CaCO_3$).

*От фр. tannin < tanner – *дубить кожу*.

ИНСЕКТОФИЛИЯ. От лат. insectum – *насекомое* и греч. philia – *склонность*. Перекрёстное опыление при участии насекомых. Синоним – *энтомофилия*.

ИНТЕГУМЕНТ. От лат. integumentum – *крыша*, *покров*, *покрывало*. Защитный покров семяпочки у семенных растений, окружающий *нуцеллус* (нуцеллус и интегумент образуют *семязачаток*). Интегумент возникает из стерильных мегаспорангиев.

ИНТЕГУМЕНТАЛЬНАЯ ЭМБРИОНИЯ. Образование зародыша за пределами зародышевого мешка из клеток интегумента (см. **Интегумент**, **Нуцеллус** и **Нуцеллярная эмбриония**).

ИНТИНА. От лат. intus – *изнутри*. Внутренняя тонкая и нежная оболочка микроспоры, состоящая, главным образом, из целлюлозы (см. также **Экзина**).

ИНТУССУСЦЕПЦИЯ. От лат. into – *внутрь* и susceptio – *принятие на себя*. Очень быстрый рост поверхности (мембраны) растущих клеток* путём встраивания новых молекул между уже существующими старыми молекулами. Также разрастаются оболочки растительных клеток в результате внедрения новых молекул целлюлозы и протопектина. Синонимы: *интеркаляция*, *аппозиционный рост*.

*Показано, что поверхность быстрорастущих клеток тычиночных нитей злаков может увеличиться в 65 раз за один час!

КАЛАМИТЫ. От греч. kalamos – *тростник*. Вымершие членистостебельные, главным образом, древовидные растения. Считаются родоначальниками хвощей и древовидных папоротников.

КАЛИКУЛУС. От лат. calyculus (англ. calycle)* < calyx (calix) – *маленькая почка* или *чашечка цветка*. Подчашие (эпикаликс). *Каликулярный* – подчашечный.

*Гидротека у гидроидов (зоология).

КАЛИКС. От греч. calyx (calix) – *чашка*, *цветочная чашечка*, а также *кожура*, *шелуха*.

КАЛИПТРА. От лат. calyptra < греч. kalyptra – *колпачок*. 1. Корневой чехлик – защитная «шапочка» (колпачок) корешка. 2. Калиптра также может формироваться из сросшихся лепестков.

КАЛИПТРОГЕН. От лат. calyptra < греч. kalyptra – *колпачок* и genan – *порождать*. Зона нарастания корневого чехлика у растений.

КАЛЛОЗА. От лат. callus* – *мозоль* и суффикса «оза». Полисахарид глюкозы из группы гемицеллюлоз, *адкрустирующий* (скапливающийся на поверхности) внутреннюю стенку различных типов растительных клеток (ситовидных и пыльцевых трубок, гифов грибов).

*Название было дано французским учёным Манженом (Mangin L., 1890) как производное слова «каллюсы», которые закупоривают ситовидные трубки к моменту прекращения их активной деятельности.

КАЛЛУС (каллюс). От лат. callus – *мозоль*, *толстая кожа*. Новообразование у растений, состоящее из живых паренхимных клеток, возникающих из раневой меристемы за счёт процессов дедифференцировки (передифференцировки) или метаплазии. При этом клетки постоянной ткани дедифференцируются в эмбриональную каллюсную ткань (*раневой каллюс*), которая после активной пролиферации регенерирует утраченные ткани. Таким образом, каллюс представляет собой малодифференцированную ткань, способствующую заживлению повреждений у растений. Каллюсы также способны образовывать придаточные корни и почки, например, при размножении растений черенками. Наконец, каллюсы возникают в местах внедрения паразитов. В экспериментальной практике каллюсы используют для получения культур растительных тканей. Синонимы: *каллусная ткань*, *тил* (англ. tylosis).

КАЛЛУСНЫЕ КУЛЬТУРЫ. От лат. callus – *мозоль*. Культуры, получаемые при посадке кусочков ткани (эксплантатов) любого органа растения на искусственную питательную среду. В результате начинаются клеточные деления, приводящие к образованию каллусной ткани. Диплоидные каллусы способны регенерировать нормальные растения, называемые *регенерантами*.

КАЛЬЦЕФИЛЫ. От лат. calx (calcis) – *известь*, *известняк* и греч. phileo – *люблю*. Растения, приспособленные к обитанию на известковых почвах (не переносящие такие почвы растения называются *кальцефобами*).

КАМБИЙ. От позднелат. cambio – *меняю* (cambium – *смена*, *обмен*). Слой активно пролиферирующих клеток (образовательная ткань). У двудольных и голосеменных растений камбий залегает между древесиной и лубом и обеспечивает прирост осевых органов в толщину. У растений за счёт клеток камбия может происходить регенерация (см. **Феллоген**).

КАМЕДИ. От греч. kommidion < от др. египет. Густой сок, быстро застывающий на воздухе, выступающий у некоторых древесных растений на поверхности коры при глубоких её повреждениях. Камеди образуются в результате более или менее полного перерождения клеточного содержимого или межклеточного вещества целых участков растительных тканей как результат защитной реакции растений или в результате физиологических причин. Основу камедей составляют полисахариды и соли сахаро-камедиевых кислот. Синоним – *гумми* (лат. gummi – *древесный клей, камедь*).

КАМПАНУЛА. От лат. campanula – *колокольчик* < campana – *колокол*. Название цветковых растений-колокольчиков.

КАМПЕШЕВОЕ ДЕРЕВО. От фр. campeche < от названия города Campeche в Мексике. Иначе, сандаловое дерево (сандал) – *Haematoxylon campechianum* из семейства бобовых, растущее в Центральной и Южной Америке. Из его древесины получают гистологический (цитологический) краситель широкого применения – *гематоксилин*, а также краску *синий сандал**.

*Про пьяных красильщиков тканей когда-то говорили: «насандалился».

КАМПИЛОТРОПНЫЙ СЕМЯЗАЧАТОК. От лат. campe (campa)* – *изгиб*, *поворот* < греч. kampia – *гусеница* и tropos – *поворот*. Изогнутый семязачаток (см. **Атропный семязачаток** и **Анатропный семязачаток**).

*В переносном смысле – *уловки, увёртки*.

КАНТАРОФИЛИЯ. От греч. kantharos – *жук* и phileo – *люблю*. Способ перекрёстного опыления у некоторых растений (например, саговниковых) с помощью жуков.

КАПИЛЛИЦИЙ. От лат. capillaris – *волосяной*, *волосной* и греч. kytos – *клетка*. Скопление нитевидных упругих волокон сосудистой ткани, формирующих вперемешку со спорами плодовые тела (спорангии) у некоторых грибов (например, у дождевиков из гастеромицетов) и миксомицетов. Капиллиций способствует разрыхлению массы из спор и лучшему их распространению (см. также **Эталии**).

КАРПЕЛЛЫ. От греч. karpos – *плод*. Видоизменённые листочки, называемые *плодолистиками*, из которых формируется пестик. Карпеллы – другое название плодолистиков женской части цветка, указывает на то, что из них (из нижней части пестика) впоследствии развивается плод. Пестик может быть построен из одного или нескольких плодолистиков (см. **Апокарпный**, **Ценокарпный** и **Гинецей**). Синоним – *пестик**.

*Его используют для названия всей совокупности плодолистиков одного цветка.

КАРПОГОН. От греч. karpos – *плод* и gonos – *семя*. Женский орган полового размножения у красных водорослей в виде одной колбообразной клетки с сильно вытянутым «горлышком», нося-

щим название *трихогина* (см. **Трихогина**). В карпогоне из оплодотворённой яйцеклетки образуются споры (*карпоспоры*).

КАРПОГЕНЕЗ. От греч. karpos – *плод* и genesis –*рождение*. Процесс формирования плода и созревания семян. Плод развивается из нижней части пестика – завязи. Реже в образовании плода принимает участие столбик и ещё реже – рыльце. Плод называется *ложным*, если в его образовании принимают участие не только пестик, но и другие части цветка – основания околоцветника и тычинок, а также цветоложе.

КАРПОЛОГИЯ. От греч. karpos – *плод* и logos – *наука*. Раздел морфологии растений, изучающий строение и образование плодов и семян.

КАУДЕКС. От лат. caudex – *ствол*, *бревно*. Видоизменённый подземный побег (стебель), в котором запасаются питательные вещества (обычно представляет собой крахмаловместилище). В отличие от корневища каудекс не отмирает со стороны своего нижнего конца, а переходит в главный корень. Каудекс характерен, например, для мандрагоры.

КИНОГАЛОФИТЫ. От греч. kinema – *движение*, halos (hals) – *соль* и phyton – *растение*. Растения-галофиты, способные выделять скапливающиеся в них соли с помощью специальных выделительных желёзок. К таким растениям относятся некоторые виды кермека, тамариска, растущие в сухих степях, полупустынях и пустынях (см. также **Гликогалофиты**).

КЛАВУС. От лат. clavus – *гвоздь*, *желвак*, *бородавка*. Склероций, «рожок» спорыньи (см. **Склероции**).

КЛАДОДИИ. От греч. klados – *ветвь* и eidos – *сходство*. Видоизменённые побеги растений с уплощёнными стеблями, имеющими форму листьев и выполняющими их функции. Синоним – *филлокладии*.

КЛАДОПТОЗ. От греч. klados – *ветвь* и ptos (ptosis) – *падение вниз*. Ежегодное сезонное опадение веточек.

КЛЕЙСТОГАМИЯ. От греч. kleistos – *запертый* и gamos – *брак*. Процесс самоопыления и самооплодотворения в нераскрывшихся цветках (клейстогамных цветках). Явление, характерное для многих фиалок, арахиса, у которых нераскрывшийся бутон сразу превращается в плод.

КЛЕЙСТОКАРПИЙ. От греч. kleistos – *запертый* и karpos – *плод*. (См. **Клейстотеций**).

КЛЕЙСТОТЕЦИЙ. От греч. kleistos – *запертый* и theke – *сумка*. Тип плодового тела у высших асковых грибов – полностью замкнутое образование с находящимися внутри него *асками*, которые освобождаются только после разрушения стенок плодового тела. Синоним – *клейстокарпий*.

КЛИМАКТЕРИЙ. От греч. klimaktër – *ступень лестницы*. Термин, отражающий резкий подъём окислительных процессов и усиление дыхания в созревающих после сбора плодах. Исключение составляют только плоды цитрусовых растений. Этот же процесс сопровождается наибольшим выбросом этилена, играющего роль гормона созревания.

КОЛЕНЬЯ. От лат. colens – *различные группы населения*. У растений, живущих в местах постоянного переувлажнения, например, у болотного («таксодиум») и чёрного («нисса») кипариса – побеги, идущие вертикально от корней. Поднимаясь над поверхностью воды, они снабжают затопленные части растения воздухом.

КОЛЕОПТИЛЕ (колеоптиль). От греч. koleos – *ножны* и ptilon – *перо*. Первый после семядоли зародышевый лист злаков, не имеющий листовой пластинки и представленный в виде плёнчатого колпачка, «пробивающего» почву и защищающего почечку. На поверхности раскрывается и пропускает растущее «пёрышко» – первый и последующие зелёные листья.

КОЛЕОРИЗА. От греч. koleos – *ножны* и rhisa – *корень*. Чехол (особая сумка) на первичном корешке у злаков. При прорастании семени зачаточный корешок разрывает колеоризу и выходит наружу. Из него в дальнейшем формируется главный корень.

КОЛЛЕНХИМА. От греч. kolla – *клей* и enchyma – *наполняющее*, *налитое*. Механическая опорная растительная ткань, лежащая под эпидермисом молодых растущих стеблей и листовых корешков. Образована только живыми клетками, вытянутыми вдоль оси органа. Наряду со склеренхимой образует внутри тела растения своеобразный арматурный каркас.

КОМА. Семенные волосяные придатки у некоторых растений. Название дано по аналогии, *кома* – газопылевая оболочка у кометы.

КОНИДИИ. От греч. konia – *пыль* и eidos – *сходство*. Экзогенные споры, образующиеся у многих грибов на поверхности специального мицелия – *конидиеносца* (см. **Спородохии**, **Спорангии** и **Коремии**). Обеспечивают механизм бесполого размножения. Конидии покрыты плотной оболочкой и очень устойчивы к внешним воздействиям.

КОНИДИЕНОСЦЫ. От греч. konia – *пыль* и eidos – *сходство*. Специальные гифы, ориентированные вертикально, на которых (на вершине или сбоку) образуются конидии.

КОНТРФОРСЫ. От фр. contre-force – *противодействующая сила*. Доскообразные корни-подпорки у деревьев, укрепляющие нижнюю часть ствола.

КОПРА. От англ. copra < порт. copra < санскр. khopra – *череп*. Молочного цвета мякоть плода ореха кокосовой пальмы (*Cocos nucifera*), образующаяся из эндосперма незрелых плодов (кокосового молока), отвердевающего в процессе созревания ореха; используется для получения кокосового масла.

КОПРОФИЛЫ. От греч. kopros – *помёт* и phileo – *люблю*. Почвенные грибы, живущие на навозных кучах или в почве, богатой гумусом. Некоторые почвенные плесневые грибы (хищные *гифомикоты* (гифомицеты) из группы несовершенных грибов (*Fungi imperfecti*)) не только разлагают органические останки, но при случае питаются и почвенными нематодами, коловратками и даже насекомыми, используя различные приспособления, в том числе приспособление, получившее название *гаррота** («сжимающееся кольцо»). У таких хищных грибов на гифах имеются специальные образования в виде колечек, свёрнутых наподобие петли ковбойского лассо. Стоит только червю заползти в такое кольцо, как клетки кольца резко стягиваются, и червь оказывается в смертельной ловушке. Ещё более интересно то, что образование этих ловчих органов у грибов стимулируют сами черви, выделяя активное вещество *неамин* (см. **Неамин** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

*Гаррота – пыточный обруч (а также, закрутка, жгут), некогда употреблявшийся в средневековой Испании для казни; обруч при помощи винтов стягивался вокруг шеи осуждённого на казнь.

КОПУЛИРОВКА. От лат. copulo – *связывать*, *соединять* (copula – *завязка, узел*). Прививка черенком, при которой привой и подвой имеют одинаковую толщину.

КОРЕМИИ. От греч. korema – *метла* (пучки). Конидиеносцы – собранные в плотные, похожие на метёлки, пучки (многократно разветвлённые на вершине в виде кисточек, на концах которых располагаются цепочки одноклеточных конидий). Характерны для *гифомикотов* (*гифомицетов*) – самой крупной группы (порядка) несовершенных грибов (*Fungi imperfecti*), например, для пенициллиума (см. **Конидии**).

КОРМОФИТЫ (Cormophyta). От греч. kormos – *ствол* и phyton – *растение*. Растения, вегетативное тело которых расчленено на корни и побеги, состоящие из стебля и листьев. К кормофитам относятся плауновидные, папоротникообразные, хвощевидные, голосеменные и цветковые растения (см. также **Таллофиты**). Синоним – *кормобионты* (Kormobionta).

КОРМУС. От греч. kormos – *ствол*. Вегетативное тело растения, разделённое на корень и побег (стебель и листья).

КОСТРА. Одревесневшие части стеблей прядильных растений (льна, конопли, кенафа и др.).

КОТИЛЕДОН. От греч. kotyledon – *впадина*. Первый листок зародыша растения в семени.

КРИПТОФИТЫ. От греч. kryptos – *скрытый* и phyton – *растение*. Многолетние травянистые растения с отмирающими надземными побегами, имеющие клубни, луковицы или корневища, скрытые под землёй (геофиты), в иле (гелофиты) или под водой (гидрофиты). Во время неблагоприятного для роста (вегетации) сезона не образуют вегетативных органов.

КРИОФИЛЬНАЯ ФЛОРА. От греч. kryos – *холод* и phileo – *люблю*. Флора, приспособленная к суровым условиям обитания с низкими температурами (морозоустойчивая).

КРИОФИТЫ. От греч. kryos – *холод* и phyton – *растение*. Растения, произрастающие в холодных и сухих местах обитания.

КРОТОН (Croton*). Род растений семейства молочайных (деревья, кустарники и травы), произрастающих в тропиках и субтропиках, многие из которых ядовиты. Из семян некоторых из них получают *кротоновое масло*, обладающее сильным слабительным и раздражающим слизистые оболочки действием и содержащее *форболовый эфир*, обладающий *коканцерогенным действием* на клетки (см. **Опухолевые промоторы** в разделе **«Клеточная биология»**).

*Ныне город Crotone (Кротона), расположенный на восточном побережье Бруттия, – когда-то место жительства Пифагора.

КСЕНОГАМИЯ. От греч xenos – *чужой* и gamos – *брак*. Перекрёстное опыление, при котором пыльца из пыльника одного растения переносится на рыльце другого растения. Самый распространённый способ опыления у цветковых растений. Ксеногамия возникает только при двудомности (см. также **Гейтеногамия**).

КСЕРОМОРФНОСТЬ. От греч. xeros – *сухой* и morphe – *форма*. Формирование у растения анатомических признаков засухоустойчивости. *Ксероморфность* свойственна растениям, произрастающим на солончаках и мёрзлых почвах (в результате чего создаётся физиологическая сухость), а также для болотных растений* (см. **Ксерофиты** и **Психрофиты**). Синоним – *ксероморфизм*.

*Парадоксальная ксероморфность болотных растений вызвана выраженным недостатком минерального питания.

КСЕРОФИТЫ. От греч. xeros – *сухой* и phyton – *растение*. Растения, обитающие в засушливых районах степей, полупустынь и пустынь, обладающие характерными анатомическими и морфологическими признаками (ксероморфизм), обеспечивающими их приспособление к экономному расходованию влаги, а также устойчивость к обезвоживанию и перегреву (засухоустойчивые растения). На территории России преобладают *ксерофиты*, у которых ксерофитная структура отражена в более узких, сухих и жёстких листьях и стеблях (см. **Склерофиты**). Важная группа ксерофитов в России представлена полынями, у большинства из которых листовая пластинка сильно рассечена и листья густо покрыты волосками, препятствующими испарению воды, как например, у многолетней полыни *Artemisia maritima*.

КСИЛОФИТЫ. От греч. xylon – *древесина* (срубленное дерево) и phyton – *растение*. Грибы,

использующие в качестве пищевого субстрата древесину. Ксилофиты подразделяются на *сапрофиты* – питаются мёртвой древесиной и *паразиты* – поражают древесину живых растений. Типичными представителями ксилофитов являются, например, берёзовые трутовики, которые в старину из-за похожести на копыто считались порождением дьявола (дьявольские копыта).

КУЛЬТУРЫBT (Bt-культуры). От лат. *Bacillus thuringiensis*. Генетически модифицированные растения, содержащие ген инсектицидного токсина, продуцируемого бактериями вида *Bacillus thuringiensis*. Гусеницы, питающиеся такими растениями, погибают от яда, активирующегося в их кишечнике (в эту группу попадают также москиты и некоторые жуки).

КУТИКУЛА. От лат. cuticula – *кожица* < cutis – *кожа*, *мягкая оболочка*. Тонкий слой *кутина* и растительных восков, покрывающий первичные покровные ткани растений (барьерные или пограничные ткани – *эпидерму*). Плёнка, прикрывающая эпидермис. Кутикула отсутствует на растущих корнях.

КУТИКУЛЯРНЫЙ ЭПИТЕЛИЙ. Возникает, когда кутинизация захватывает всю оболочку клетки целиком. При избыточном откладывании кутина возможно образование вздутий – «кутиновых цистолитов».

КУТИНЫ. От лат. cutis – *кожа*, *мягкая оболочка*. Высокополимерные соединения оксикарбоновых кислот (гидроксикислот), характеризующиеся сетчатой структурой и содержащие способные к этерификации группы. Откладываются, как и восковой слой, на внешней поверхности оболочек эпидермальных растительных клеток (на срединной пластинке с наружной стороны), формируя относительно непроницаемую кутикулу (процесс кутинизации). Кутины относятся к *адкрустирующим* веществам, откладывающимся в виде тонких ламелл снаружи первичной оболочки клетки. Подвержены омылению в 5 %-ном метаноловом растворе КОН* (см. **Суберины** и **Спорополленины**). Особенно развит кутиновый слой у высокогорных растений, например, на иглах высокогорных сосен. Здесь он необходим для защиты растений от повреждающего действия УФ-света.

*Кутины листьев длительно противостоят процессам распада. Кутиназы обнаружены только у некоторых грибов.

ЛАКУНА. От лат. lacuna – *углубление*, *провал*. Щель, заполненная паренхимой и образующаяся над тем местом, где листовой след* отходит в лист. Синоним – *листовой прорыв*.

*Листовой след – место в стебле, где пучки проводящей системы листа входят в проводящую систему стебля.

ЛАТЕКС. От лат. latex – *сок*. Млечный сок некоторых видов молочайных растений. Латекс каучуконосных растений, например, сок бразильской гевеи, из которого изготавливают каучук. Латекс образуется в млечных сосудах или млечниках, близких по строению к проводящим элементам растения.

ЛЕЙКОЗИН. От греч. leukos – *белый*, *бесцветный* и суффикса «ин». Запасный полисахарид диатомовых водорослей, которые запасают не крахмал, а лейкозин и жиры.

ЛЕЙКОПЛАСТЫ. От греч. leukos – *белый* и plastos – *сформированный, вылепленный*. Бесцветные (не содержащие пигментов) пластиды высших растений. Присутствуют в семенах, сердцевине стебля, эпидермисе и подземных частях растений (корнях, корневищах, столонах и клубнях). Образование хлорофилла и тилакоидов в пластидах корней и эпидермиса генетически подавлено, а в остальных частях растений может быть индуцировано на свету (позеленение клубней картофеля). Имеют общее для всех пластид строение, но внутренняя мембранная система (тилакоиды) развита слабо. Лейкопласты обычно имеют округлую, яйцевидную или веретёновидную форму и небольшие размеры. Содержат зёрна крахмала, пластоглобулы, единичные тилакоиды и пластидный центр (проламелярные тельца, состоящие из скопления пузырьков или из сети трубочек). Лейкопласты могут различаться главным образом по функциям. Лейкопласты, запасающие крахмал, – *амилопласты*, белки – *протеинопласты* и жиры – *элайопласты*.

ЛЕПРОЗНОЕ СЛОЁВИЩЕ. От греч. lepra – *чешуя* (осыпающиеся чешуйки кожи) и -osis – *состояние*. Слоёвище накипных лишайников в виде тонкого порошкообразного налёта, состоящего из комочков водорослей, окружённых грибными гифами (гифами микобионта). Такие слоёвища легко осыпаются и переносятся ветром, водой и животными.

ЛИАНЫ. От фр. lian < lier – *связывать*. По определению Ф. Куперман, *лианы* – это автотрофные растения, стебель которых не способен сохранять постоянно вертикальное положение, поэтому им требуется опора – другие деревья, стены, столбы и т.п. Среди лиан есть древесные и травянистые формы. В тропических странах лианы могут достигать длины более 300 м при толщине стебля 2–4 см. Считается, что среди покрытосеменных растений лианы – самые древние жизненные формы. Примеры культурных и декоративных лиан: виноград, плющ, актинидии, глицинии, лимонник китайский.

ЛИБРИФОРМ. От лат. liber – *лыко, луб* и forma – *форма*. Наиболее специализированные древесные волокна, состоящие из клеток ксилемы, обеспечивающих прочность древесины. Составная часть склеренхимы (см. **Склеренхима** и **Экстраксилярные волокна**). Синоним – *волокна ксилемы*.

ЛИГНОФИЛЫ. От лат. lignum – *дерево* и греч. phileo – *люблю*. Грибы, разложители отмер-

шей древесины, например, гриб *телефора наземная* (*Thelephora terrestris*).

ЛИЗИГЕННЫЙ. От греч. lysis – *растворение* и genan – *порождать*. Внутренние выделительные органы растений (вместилища), образующиеся на месте разрушенных (лизированных), в результате накопления в них веществ, клеток.

ЛИЗИКАРПНЫЙ ГИНЕЦЕЙ. От греч. lysis – *распад*, *растворение* и karpos – *плод*. Возникает в результате растворения боковых стенок плодолистиков. Для него характерен колончатый или свободно-центральный тип плацентации семязачатков. Синоним – *одногнёздный гинецей*.

ЛИКОПОДИЙ. От лат. названия плауна *Lycopodium*. Сухие споры разных видов плаунов, применяемые в качестве детской присыпки, а также в фармакологии.

ЛИРЕЛЛА. Линейный апотеций (плодовое тело) (см. **Апотеции**).

ЛИТОФИТЫ. От греч. lithos – *камень* и phyton – *растение*. Растения, растущие на камнях и каменистых почвах.

ЛИХЕНОЛОГИЯ. От лат. lichen – *лишайник* и logos – *наука*. Раздел ботаники, изучающий лишайники.

ЛОДИКУЛЫ. От лат. lodicula – *одеяльце*. Околоцветковые образования (чешуйки) у злаков, способствующие раскрытию цветка.

ЛОКУЛЫ. От лат. loculus – *местечко*. Полости у грибов группы локулоаскомикотов (локулоаскомицетов), в которых развиваются одна или несколько сумок (аск).

ЛЮПИН. От лат. Lupinus – *волчьи бобы* < lupus – *волк*. Травянистые растения семейства бобовых; дикоросы, содержащие ядовитые алкалоиды (созданы безалкалоидные сорта).

МЕГАСПОРА. От греч. megas – большой, spora – *семя, сев*. Одиночные споры, образующиеся в результате мейоза (три другие клетки погибают) в мегаспорангиях у разноспоровых. Развивающийся из мегаспор гаметофит формирует только *архегонии* (женские половые органы) (см. **Мегаспорогенез**).

МЕГАСПОРАНГИЙ. От греч. megas – *большой*, spora – *семя* и angeion – *сосуд*. Орган размножения, формирующийся на мегаспорофиллах и образующий мегаспоры у разноспоровых (например, у папоротниковидных). У покрытосеменных растений мегаспорангий носит название *семязачаток*. Синоним – *макроспорангий*.

МЕГАСПОРОГЕНЕЗ. От греч. megas – *большой*, spora – *семя* и genesis – *происхождение*. Процесс образования мегаспоры, из которой формируется женский гаметофит, несущий яйцеклетку (см. **Мегаспора**).

МЕГАСПОРОФИЛЛ. От греч. megas – *большой*, spora – *семя* и phyllon – *лист*. Лист спорофита, в пазухе которого образуются только мегаспорангии.

МЕГАСТРОБИЛЫ. От греч. megas – *большой* и strobilos – *сосновая* (еловая) *шишка*. Женские шишки. Состоят из тесно сдвинутых, спирально расположенных мегаспорофиллов, имеющих форму чешуек, на которых развиваются по две семяпочки (мегаспорангии).

МЕДУЛЛИН. От лат. medulla – *мозговой слой*. Рыхлое вещество белого цвета, выделяемое из сердцевины некоторых растений.

МЕЗОГАМИЯ. От греч. mesos – *средний*, gamos – *брак* и -ia – *условия*. Проникновение пыльцевой трубки в нуцеллус при оплодотворении через боковую стенку семязачатка между микропиле и халазой.

МЕЗОДЕРМА. От греч. mesos – *средний* и derma – *кожа*. Основная паренхима коры, лежащая под экзодермой. Состоит из крупных клеток, между которыми располагаются многочисленные межклетники. В мезодерме у некоторых растений находятся смоляные ходы, кристаллические включения и вместилища выделений. У однодольных здесь же расположены волокна склеренхимы, а у некоторых растений, например у осок, и крупные воздухоносные ходы.

МЕЗОКАРПИЙ. От греч. mesos – *средний* и karpos – *плод*. Промежуточный (средний) слой околоплодника, обычно наиболее развитый и мясистый у сочных плодов (см. также **Экзокарпий** и **Эндокарпий**). Синоним – *межплодник*.

МЕЗОФИЛЛ. От греч. mesos – *средний*, *промежуточный* и phyllon – *лист*. Внутренняя (основная) часть листа, богатая хлоропластами.

МЕЗОФИТЫ. От греч. mesos – *средний* и phyton – *растение*. Растения, живущие в климатических условиях с умеренной влажностью.

МЕРИСТЕМЫ. От греч. meristos – *делимый*. *Образовательные ткани* растений, состоящие из недифференцированных (эмбриональных) клеток, способных к длительной активной пролиферации. Именно из клеток меристемы в процессе их деления образуются все органы растения, состоящие из специализированных растительных тканей: проводящих, покровных, механических и других. Меристемы гетерогенны по своему клеточному составу: в них входят *инициальные* клетки (аналог стволовых клеток животных), обеспечивающие непрерывный рост растения, и постоянно дифференцирующиеся клетки, «выходящие» из меристемы по мере созревания и специализации. Анатомически различают верхушечную (апикальную, от лат. apex – *верхушка*) меристему, находящуюся на кончиках корней и побегов, вторичную – латеральную (боковую) и остаточную – находящуюся внутри побегов и корней.

МЕРОГОНИЯ. От греч. meros – *часть*, gone – *семя* и -ia – *условия*. Развитие зародыша после оплодотворения безъядерной яйцеклетки. Мерогонию сравнивают с *андрогенезом* – редуцированным мужским партеногенезом.

МЕТАМЕРЫ. От греч. meta – *вне*, *за* и meros – *часть*. В ботанике *метамеры* – междоузлия стеблей, боковых ветвей и листьев.

МИКОБИОНТЫ. От греч. mykes – *гриб* и biontos – *живущий*. Группа грибов, живущих в симбиозе с водорослями и образующих лишайники (см. **Фикобионты**).

МИКОРИЗА. От греч. mykes – *гриб* и rhiza – *корень*. Симбиотический союз (ассоциация) мицелия гриба с корнем высшего растения (физическое переплетение гифов грибницы с корнями деревьев). Встречается у большинства семенных растений. Выделяют три типа микоризы – *эндомикоризу* (эндотрофную), *эктомикоризу* (эктотрофную) и микоризу смешанную, или *экто-эндомикоризу* (экто-эндотрофную). В случае, когда гифы гриба только окружают корень, не проникая внутрь его, микоризу называют *перитрофной*. Микориза может объединять разные растения и разные виды растений (например, микориза полевых трав), обеспечивая перераспределение между ними питательных веществ, что способствует выживанию сообщества в целом. Синоним – *ризобия*.

МИКРОКЛОНАЛЬНЫЕ ТЕХНОЛОГИИ. Способы выращивания в стерильных условиях в больших масштабах, буквально из одной клетки или из небольших кусочков ткани, растений. При этом получают безвирусные высокоурожайные растения (см. **Клон** в разделе **«Клеточная биология»**). Синоним – *микровегетативное размножение*.

МИКРОПИЛЕ. От греч. mikros – *малый* и pyle – *ворота*. 1. Пыльцевход (отверстие между интегументами) на верхушке семяпочки высших растений, через который при опылении врастает в семяпочку пыльцевая трубка, содержащая спермии. 2. Отверстие в оболочке яйца у ряда животных, через которое проникает сперматозоид.

МИКРОСПОРОГЕНЕЗ. От греч. mikros – *малый*, spora – *семя* и genesis – *происхождение*. Процесс образования пыльцы (микроспор).

МИКРОСПОРАНГИИ. От греч. mikros – *малый*, spora – *семя* и angeion – *сосуд*. Органы размножения, образующиеся на микроспорофиллах у разноспоровых, в которых развиваются микроспоры (по четыре в одном *микроспорангии*). На развивающихся из микроспор гаметофитах формируются только *антеридии* (мужские половые органы).

МИКРОСПОРОФИЛЛ. От греч. mikros – *малый*, spora – *семя* и phyllon – *лист*. Лист, на котором развиваются только микроспорангии.

МИКРОСТРОБИЛЫ. От греч. mikros – *малый* и strobilos – *еловая*, *сосновая шишка*. Мужские шишки (мужские «цветки»). Состоят из многочисленных тычинок (микроспорофиллов), тесно сдвинутых и расположенных по спирали. Тычинки имеют форму чешуек, на нижней стороне которых расположены по два микроспорангия (пыльцевые мешки), в которых из археспория после редукционного деления формируются микроспоры.

МИКСОТЕСТА. От греч. myxa – *слизь* и лат. testa – *черепица*, *черепок*, *кувшин*. Слой ослизняющейся паренхимы в кожуре семян у некоторых цветковых растений.

МИЛДЬЮ (мильдью). От англ. mildew – *роса*, где mild – *мягкий* и dew – *роса*, *плесень* на бумаге (mould). Грибковое паразитическое заболевание винограда (ложная мучнистая роса), вызываемое плазмопарой (*Plasmopara viticola*). Заболевание было завезено в Европу из Америки.

МИЛЛЕЗИМ. От фр. millesime – «*год урожая*». Термин из профессиональной винодельческой лексики. «Миллезимные вина» – вина, сделанные из винограда одного урожая. Синоним – «винтаж» (vintage) («винтажные вина»).

МИРМЕКОХОРИЯ. От греч. myrmex – *муравей* и choreo – *продвигаюсь*. Способ распространения диаспор некоторых растений с помощью муравьёв (см. **Элайосомы**). Растения *мирмекохоры* наиболее часто произрастают в нижних ярусах широколиственных лесов.

МИЦЕЛИЙ. От греч. mykes – *гриб*. Грибница, состоящая из тонких, обильно ветвящихся нитей – гиф. Мицелий – это таллом грибов. Из мицелия образуются плодовые тела, в быту называемые грибами (см. **Плектенхима**).

МОНОКАРПИКИ. От греч. mono – *один* и karpos – *плод*. Растения, погибающие после плодоношения (*монокарпические растения*). К этой группе относятся все однолетние растения (яровые, озимые и эфемеры), большинство двулетников и некоторые виды многолетников, зацветающих в первый раз иногда через 20–30 и больше лет жизни (бамбук, некоторые виды агав и пальм* (от лат. palma – *ладонь*.)). Синоним – *монокарпические растения*.

*Например, винная пальма, иначе называемая «тодди-пальма» или «жгучая пальма» (*Caryota urens*) – одно из самых быстрорастущих и короткоживущих растений, или Рафия винная (*Raphia vinifera*) – пальма, имеющая короткий ствол и крону из самых крупных во всём растительном мире перистых листьев (длиной до 20 м). Эти растения являются классическим примером генетически запрограммированного феноптоза.

МОНОПОДИЙ. От греч. monos – *один* и podos – *нога*. Тип ветвления, при котором верхушечный рост происходит непрерывно и форма растения характеризуется полным выпрямлением оси. При этом боковые ветки закладываются под апексом и для них также характерен моноподиальный верхушечный рост. Синоним – *моноподиальное ветвление*.

МОНОПОДИАЛЬНЫЕ СОЦВЕТИЯ. От греч. monos – *один* и podos – *нога*. (См. **Рацемозные соцветия**).

МОНОХАЗИЙ. От греч. monos – *один* и chazo – *делю*. Цимоидное соцветие, в котором на каждой предыдущей оси развивается лишь одна ось следующего порядка. Монохазии могут быть в виде *извилины* (у манжетки) или *завитка* (у окопника).

МОРФАКТИНЫ. От греч. morphe – *форма* и лат. activus – *деятельный*. Синтетические структурные антиметаболиты *гиббереллинов* (см. **Гиббереллины**).

МУКОР. От лат. mucor – *плесень*. Сапрофитные грибы (головчатая плесень) – широко распространённые сапрофиты, растущие на продуктах растительного происхождения, а также на навозе. Представлены несколькими видами рода *Mucor**. Например, хлебная плесень. Образуется сапрофитным грибком *ризопусом*, а также другими представителями низших грибов из отдела *зигомикот* (образующих зигоспору). Синоним – *мукоровые плесени*.

*Например, слизистая плесень *Mucor mucedo*, где лат. mucedo < mucus – *слизь*, или *Mucor alba-ater*, где лат. alba – *белая одежда* и ater – *тёмный*.

НАСТИИ. От греч. nastos – *уплотнённый*. Двигательные реакции растений в ответ на внешнее раздражение (см. также **Тропизмы** в разделе **«Общая биология и экология»**).

НЕКТАР. От греч. nektar – *напиток богов, дарующий бессмертие**. Жидкий сладкий секрет** (сок), выделяемый особыми желёзками-нектарниками (нектариями). Служит пищевой приманкой для насекомых-опылителей. Пчёлы в зобных железах при помощи ферментов перерабатывают нектар в мёд.

*На самом деле с происхождением слова *нектар* не всё ясно. Согласно древнегреческой мифологии бессмертные и вечно молодые греческие боги, живя на Олимпе, питались *амброзией* и пили напиток богов *нектар*. Слово *амброзия* в переводе с греческого означает *бессмертие*. Тогда как слово nektar имеет противоположное значение – *покойник*, как и близкое ему по смыслу слово nekros – *мёртвый*. Ср.: в русских сказках «мертвая» и «живая» вода.

**Химический состав нектара довольно сложный. В нём преобладают простые сахара (фруктоза, глюкоза, сахароза), присутствуют аминокислоты, а также белки и биологически активные соединения.

НЕКТАРНИКИ-ЭМЕРГЕНЦЫ. От нем. Emer-genz – *выбивающийся* < лат. emergo – *выплывать, появляться*. Нектарники в виде выступающих волосков (см. также с**Стаминодии**).

НЕМАТОГОН. От греч. nema – *пряжа*, *нить* и gone – *семя*. Тонкостенная размножающаяся клетка (у некоторых мхов).

НЕОКАРПИЯ. От греч. *neos* – новый, karpos – *плод* и -ia – *условия*. Образование плодов недоразвившимся растениям (как неотения у животных).

НИТРОФИЛЫ. От греч. nitron – *селитра* и phileo – *люблю*. В буквальном смысле азотолюбивые виды растений, растущих только на почвах, обогащённых азотом, например, крапива.

НУТАЦИЯ. От лат. nutatio – *колебание*, *качание*, *шатание*. Вращательные движения растущих апикальных частей (усов и стеблей) у вьющихся растений, с помощью которых они закрепляются на опорах. Нутация обычно происходит по часовой стрелке.

НУЦЕЛЛУС. От лат. nucella – *орешек*. Ядро, центральная часть семяпочки (семенного зачатка), соответствующая мегаспорангию. У семенных растений функционирующий семязачаток (мегаспорангий) – многоклеточное тело семяпочки, окружённое одним или двумя покровами (*интегументами*). В нуцеллусе находится зародышевый мешок, содержащий яйцеклетку, из которой после оплодотворения развивается зародыш (см. **Перисперм**).

НУЦЕЛЛЯРНАЯ ЭМБРИОНИЯ. Образование зародыша из клеток *нуцеллуса* семязачатка, т.е. за пределами зародышевого мешка (см. **Нуцеллус** и **Интегументальная эмбриония**).

ОБЛИТЕРАЦИЯ. От англ. obliteration < лат. oblitteratio – *прекращение*, *забвение* (oblitus – *забывать*). Сплющивание клеток в процессе развития растительного **о**ргана.

ОБОЛОЧКА. Представляет собой своеобразный наружный скелет растительной, дрожжевой и грибной клетки. Состоит из двух компонентов: аморфного гелеобразного матрикса и опорной фибриллярной системы. В состав матрикса входят гемицеллюлозы (в основном *уроиды*), и *пектины*. Опорные фибриллы состоят из *целлюлозы* (ß-1,4-полиглюкозан), *глюкана* (ß-1,3-полиглюкозан) у дрожжей и *хитина* у грибов.

ОИДИИ. От лат. oidium – *яичко*. Овальные тонкостенные клетки (споры), возникающие при фрагментации мицелия (гифов) у грибов. Служат для бесполого размножения (см. **Артроспоры** и **Хламидоспоры**).

ОКУЛИРОВКА. От лат. oculus – *глаз*. Способ прививки путём переноса пазушной почки (глазка) с небольшим слоем коры и нижележащей древесины (*окулянта*). Пересаженную часть называют *привоем*.

ООГОНИИ. От греч. oon – *яйцо* и gonos – *рождение*. 1. Клетки, из которых развиваются *ооциты*. У некоторых водорослей и грибов *оогоний* женский половой орган. 2. У аскомицетов, базидиомицетов, оомицетов и высших растений *оогониями* называются женские гаметангии (см. **Архегонии** и **Гаметангии**).

ОПИН. Регулятор роста – производное аминокислоты аргинина. Синтезируется в клетках растений, заражённых корончатыми галлами, и возбуждает рост опухолей у заражённых растений (см. также **Нопалин** и **Галлы корончатые**).

ОРГАНОВОЕ ДЕРЕВО. Марокканский эндемик (больше нигде не приживается); живёт до 300 лет. Из орехов исключительно вручную получают *органовое масло*, содержащее олевую и линолевую алифатические жирные кислоты.

ОРНИТОФИЛИЯ. От греч. ornis – *птица* и philia – *склонность*. Перекрёстное опыление при участии птиц (например, колибри).

ОРНИТОХОРИЯ. От греч. ornis – *птица*, choreo – *продвигаюсь* и -ia – *условия*. Перенос семян и плодов птицами (см. **Зоохория**).

ОТДЕЛИТЕЛЬНЫЙ СЛОЙ. Рыхлый слой клеток в основании листового черенка, отмирающий в результате апоптоза во время осеннего листопада (см. **Апоптоз** в разделе **«Клеточная биология»**).

ПАЛИНОЛОГИЯ. От греч. palino – *сыплю*, *посыпаю* (пыльца) и logo – *наука*. Раздел ботаники, изучающий пыльцу и споры растений (их форму и тонкие детали строения)*. Особый раздел палинологии – *палеопалинология*, изучающий пыльцу ископаемых растений**.

*Каждому семейству, роду, а часто и виду растений соответствует пыльца определённой формы, размеров и строения.

**Споры и пыльца наиболее сохранные из останков когда-то живших растений. На дне водоёмов, в толще песка и ила, в глине или торфе споро-пыльцевые комплексы сохраняются тысячи и даже миллионы лет. Следует подчеркнуть, что неизменными во многих случаях остаются только оболочки (наружный скелет) пыльцы, устойчивые к внешним воздействиям. Первые описания ископаемой пыльцы сделал в 1836 г. немецкий учёный Гепперт.

ПАЛИСАДНЫЕ КЛЕТКИ. От фр. palissade – *столбчатый* < провanc. palissa – *частокол* < лат. palus – *кол*. Плотный слой тонкостенных цилиндрических клеток в мезофилле, близ эпидермиса, верхней стороны листа, – разновидность ассимиляционной ткани, состоящей из клеток, вытянутых и ориентированных перпендикулярно поверхности листа (см. **Паренхима палисадная**).

ПАЛЬМЕЛЛЕВИДНЫЙ. От лат. palmella – *пальмелла* (пальмочка) < palmes (palmitis) – *отпрыск*, *побег*, *пальмовая ветвь* < palma (palmus) – *пядь* (ладонь). Пальмеллевидное состояние – образование у хламидомонад, представляющее собой форму переживания неблагоприятных условий среды (например, недостаток воды или кислорода). При этом молодые особи после деления материнской клетки не расходятся и не приобретают жгутики, а покрываются слизью. Внутри такого слизистого скопления клетки продолжают делиться. Синонимы: *пальмеллеформный* (palmelliformis), *пальмеллоидный* (palmelloidum).

ПАПРИКА. Современное венгерское слово paprika возникло как искажённое лат. piper – *перец* и обозначает *кирпично-красный порошок* (пряность), приготовляемый из различных сортов едкого перца. Существует несколько разновидностей паприки: eris – *острая*, edesnemes – *сладкая* и feledes – *полусладкая* (см. **Капсацин** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

ПАРАКАРПНЫЙ ГИНЕЦЕЙ. От греч. para – *около*, *при, возле* и karpos – *плод*. Гинецей, в котором имеется общая для всех плодолистиков полость. Характеризуется пристеночной (париетальной) плацентацией.

ПАРАМИЛ. От греч. para – *около* и amilum – *крахмал* (paramylum) Запасные углеводы у эвгленовых водорослей.

ПАРАПЛЕКТЕНХИМА. От греч. para – *около*, лат. (англ.) plexus – *плетение* и греч. enchyma – *наполняющее*, *налитое* (буквально плетёная ткань). Переплетения грибных гиф корового слоя лишайников, образующие структурные ансамбли, характеризующиеся внешним подобием *паренхиматозной* ткани. Синоним – *псевдопаренхима*.

ПАРАТЕЦИЙ (Parathecium). От греч. para – *возле*, *при*, *около* и thekion – *кладовая*. Слой гифов вокруг апотеция (см. **Апотеций**).

ПАРАФИЗЫ. От греч. para – *около* и physa – *вздутие*. Многоклеточные неспороносные, выросты или отдельные клетки у некоторых мхов, папоротников и водорослей, предохраняющие спороносные органы от высыхания. У низших грибов парафизы – стерильные гифы, предохраняющие половые органы от повреждений и высыхания. В апотециях сумчатых лишайников верхние концы парафиз имеют булавовидные утолщения, которые, смыкаясь над сумками, образуют защитный слой – *эпитеций*. У папоротников парафизы представляют собой специализированные волоски необычной формы и выглядят как пузырчатые структуры, защищающие сорусы от неблагоприятных условий внешней среды (см. **Сорусы**).

ПАРЕНХИМА. От греч. para – *около* и enchyma – *наполняющее*, *налитое* («налитое рядом»). Группа сравнительно мало специализированных растительных тканей, заполняющих тела растений между проводящими и механическими тканями (как правило, состоит из однообразных по форме клеток). Различают ассимиляционную (служащую для фотосинтеза *хлоренхиму*) и запасающую паренхиму.

ПАРЕНХИМА ПАЛИСАДНАЯ. От фр. palissade – *столбчатый* < palissa – *частокол* < лат. palus – *кол*. Разновидность ассимиляционной паренхимы листа, состоящей из тонкостенных палисадных клеток, вытянутых перпендикулярно поверхности листовой пластинки. Синоним – *палисадная ткань*.

ПАРТЕНОКАРПИЯ. От греч. parthenos – *девственница*, karpos – *плод* и -ia – *условия*. Образование плода без оплодотворения и последующего развития семян (образование бессемянных пло-

дов). Различают *вегетативную* и *стимулятивную* партенокарпию. Многие партенокарпические плоды (бессемянные сорта груши, винограда, инжира, мандарина, хурмы) имеют повышенную потребительскую ценность.

ПАРТЕНОКАРПИЯ ВЕГЕТАТИВНАЯ. Партенокарпия, при которой для формирования плода никакого значения не имеет процесс оплодотворения.

ПАРТЕНОКАРПИЯ СТИМУЛЯТИВНАЯ. Партенокарпия, при которой для развития плода необходимо стимулирующее воздействие на рыльце пестика (пыльцой близкородственных видов, химическими стимуляторами или электрическим током).

ПАРТИКУЛЯЦИЯ. От лат. particula – *частичка*, *кусочек* и -ia – *условия*. Состояние, при котором у растительной особи обосабливаются отдельные морфологические структуры (части), способные при отделении к самостоятельному развитию и существованию. Полная партикуляция характерна для вегетативного размножения. Например, многим видам полыни (*Artemisia*) свойственна партикуляция.

ПЕРИДЕРМА. От греч. peri – *около*, *вокруг* и derma – *кожа*. Наружная (покровная) ткань растительной коры (пробки). Центральный слой перидермы состоит из камбиальных клеток – *феллогена*, который откладывает наружу клетки *феллемы*, а внутрь – *феллодермы* (см. соответствующие статьи).

ПЕРИДЕСМА. От греч. peri – *около*, *вокруг* и desmos – *повязка*. Ткань, окружающая сосудистый пучок.

ПЕРИДИЙ. От греч. peridon – *сумочка* и eidos – *сходство*. Плотная оболочка, покрывающая плодовое тело у грибов из порядка сумчатых или гастеромицетов (*Gasteromycetes*) (см. также **Глеба**).

ПЕРИКАМБИЙ. От греч. peri – *около*, *вокруг* и позднелат. cambium – *смена*. Слой клеток, окружающих проводящий цилиндр растительного корня.

ПЕРИКАРПИЙ. От греч. peri – *около*, *вокруг* и karpos – *плод*. Стенка плода, околоплодник, состоящий из трёх слоёв: наружного – *экзокарпия* (*эпикарпия*), среднего – *мезокарпия* и внутреннего – *эндокарпия*.

ПЕРИКЛАДИЙ. От лат. pericladium. Стеблеобъемлющее основание листа или черешка листа.

ПЕРИСПЕРМ. От греч. peri – *около*, *вокруг* и sperma (spermatos) – *семя*. Сохранившаяся в зрелом семени ткань нуцеллуса (см. **Нуцеллус**).

ПЕРИСТОМ. От греч. peri – *около*, *вокруг* и stoma (stomatos) – *рот*. Приспособление для рассеивания спор у лиственных мхов, представляющее собой мелкие зубчики, расположенные в один или несколько рядов вокруг расширенной части коробочки (урночки), в результате чего образуются сквозные отверстия. Зубчики обладают гигроскопичностью и (в зависимости от влажности окружающего воздуха) перекрывают или открывают отверстия в коробочке.

ПЕРИТЕЦИЙ. От греч. peri – *возле*, *около* и theke – *сумка*. Тип плодового тела у высших (асковых) грибов, имеющий кувшинкообразную форму с отверстием в верхней части. Перитеции закрытого типа встречаются также у сумчатых лишайников (*Ascolichenes*).

ПЕРИЦИКЛ. От греч. perikykloo – *окружаю* (peri – *около*, *вокруг* и kyklos – *круг*). Наружный слой паренхимных клеток центрального цилиндра в корнях и стеблях растений, способных превращаться в меристематические клетки (образовательная меристематическая ткань) и давать боковые корни, корневой и пробковый камбий (см. **Камбий**). Другими словами, *перицикл* – наружный слой осевого цилиндра, под которым располагается прокамбий.

ПИКНИДИИ. От греч. pyknos – *плотный* и eidos – *сходство*. Органы конидиального спороношения у несовершенных грибов и лишайников. Представляют собой замкнутые вместилища округлой формы с отверстием в верхней части, образующиеся на верхней поверхности или по краям таллома у лишайников. В *пикнидиях* развиваются *пикноспоры*, или *пикноконидии*, с помощью которых осуществляется бесполое размножение *микобионта* лишайников (см. **Микобионт**).

ПИКНИДЫ. От греч. pyknos – *плотный* и eidos – *сходство*. Органы конидиального спороношения у грибов, представителей некоторых порядков (аскомицетов и ржавчинных). Например, у ржавчинных грибов-паразитов, представляют собой колбочковидные вместилища спор (*пикноспор*), располагающиеся на верхней стороне листьев растений-хозяев в виде мелких пятен ржавого цвета*. (см. также **Эцидии**). Синоним – *спермогонии*, содержащие споры *спермации*.

*Цвет определяется маслом, окрашенным в жёлтый цвет (*липохромом*), содержащемся в спорах.

ПИКНОКОНИДИИ. От греч. pyknos – *плотный*, konia – *пыль* и eidos – *сходство*. Очень мелкие клетки (1–5 мкм) различной формы у лишайников, предназначенные для бесполого размножения и образующиеся в огромном количестве в *пикнидиях*.

ПИКНОСПОРЫ. От греч. pyknos – *плотный* и spora – *семя*. Неподвижные мужские гаметы, образующиеся в пикнидах ржавчинных грибов (см. также **Спермации**).

ПИКСИДИЙ. От лат. pyxidium (pyxis) – *крыночка* (криночка). Например, крыночка паракарпная (пиксидий паракарпный).

ПИЛЕОРИЗА. От англ. pileorhiza < от лат. pileo (pileus) – *надевать* и греч. rhiza – *корень*. Корневой чехлик.

ПИРЕНОИДЫ. От греч. pyren – *косточка* и eidos – *сходство*. Внутриклеточные органеллы у многих водорослей, не содержащие пигментов. Представляют собой сферические структуры, функцией которых является запасание в полимерной форме ассимилированного сахара. Например, у вольвоксовых пиреноид располагается в нижней части чашевидного хроматофора.

ПИРЕНОКАРПИЙ. От лат. pyrene – *косточка*, *семя* мясистого плода и karpos – *плод*. Синоним – *перитеций* (см. **Перитеций**).

ПИРЕНОМИЦЕТЫ. Лат. pyrenomycetes < греч. pyren – *плодовая косточка*, *зерно* и mykes – *гриб*. Низшие сумчатые грибы (аскомицеты) с плодовыми телами перитециями, большую часть которых составляют сапрофиты. К паразитическим пиреномицетам относится спорынья, паразитирующая на злаках (см. **Эрготизм** и **Эрготоксин** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

ПИРЕТРУМ. От лат. pyrethrum – *ромашка*. Многолетние растения семейства сложноцветных (*Composita*). Из соцветий далматской и кавказской ромашек получают инсектицидный порошок – *пиретрум*.

ПЛАГИОТРОПИЗМ. От греч. plagios – *косой* и tropos – *поворот*. Рост боковых органов растения (побегов, листьев, корней и корневищ) под углом к осевому органу в зависимости от источника раздражения (гравитации, света).

ПЛАЗМОГАМИЯ. От греч. plasma – *нечто вылепленное*, gamos – *брак* и -ia – *условия*. Слияние цитоплазмы вегетативных (соматических) клеток у сумчатых и базидиальных грибов в процессе полового размножения, протекающего в виде *соматогамии* (см. **Соматогамия**).

ПЛАЗМОДЁСМЫ. От греч. plasma – *нечто вылепленное* и греч. desmos – *связка*. Цитоплазматические соединения шириной 100–200 нм между растительными клетками. Сохраняются при образовании примордиальной и первичной стенки. Через них проходит тяж цитоплазматического ретикулума, получивший название *десмотубула*. При образовании вторичной стенки, плазмодёсмы лежащие группами, объединяются в виде *поровых полей* между клетками.

ПЛАКОРНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ. От греч. plax (plakos) – *равнина*. Растительность, характерная для плоских водораздельных территорий (*плакоров*).

ПЛАНОГАМЕТЫ. От греч. plankton – *блуждающий* и «гаметы». Название подвижных половых клеток у некоторых растений.

ПЛАНТАРИЙ. От лат. planta – *растение*. Питомник молодых деревьев.

ПЛАСТИДОМ. От греч. plastos – *оформленный*, eidos – *сходство* и окончания «ом», обозначающего совокупность (как, например, геном и протеом). Термин для обозначения совокупной популяции пластид (полной совокупности пластид) в растительной клетке.

ПЛАСТИДЫ. От греч. plastos – *сформированный*, *вылепленный* и eidos – *сходство*. Сложные двухмембранные органоиды растительных клеток. В зависимости от наличия или отсутствия окраски, подразделяют на *лейкопласты*, *хлоропласты* и *хромопласты**. Размножение пластид связано с репликацией ДНК и последующим делением пропластиды или хлоропласта надвое. У высших растений способность хлоропластов к делению падает с увеличением возраста хлоропласта. Пропластиды могут возникать путём отпочковывания от хлоропластов. При половом размножении пропластиды, в отличие от митохондрий, у одних растений передаются только яйцеклеткой, а у других – обеими гаметами.

*Подразделение провёл немецкий цитолог Шимпер (Schimper A.F. W., 1885).

ПЛАСТОГАМИЯ. От греч. plastos – *вылепленный*, gamos – *брак* и -ia – *условия*. Слияние одноклеточных организмов с образованием многоядерного синцития.

ПЛАСТОГЛОБУЛЫ. От греч. plastos – *сформированный*, *вылепленный* и лат. globulus – *шарик*. Округлые, обычно пигментированные образования, состоящие из липидов (главным образом, гликолипидов), откладывающихся в строме пластид в результате *темновых реакций* фотосинтеза. Цвет пластоглобул обусловлен *каротиноидами* (пигментами красного, оранжевого и жёлтого цветов), растворёнными в каплях жира. Кроме каротиноидов, содержат различные хиноны, такие как пластохинон, филлохинон (витамин K_1) и токоферилхинон (витамин Е).

ПЛАСТОХРОН. От греч. plastos – *вылепленный* и chronos – *время*. Отрезок времени между двумя появляющимися на конусе нарастания зачатками листьев. *Пластохрон* отражает интенсивность ростовых процессов в меристеме у разных видов растений.

ПЛАТАН. От лат. platanus < греч. platys – *широкий*. Вид крупных (высотой до 50 м) широколиственных листопадных деревьев семейства платановых, распространённых от Средиземноморья до Китая, а также в Северной Америке (западный платан с пирамидальной кроной – *сикомор*). В Средней Азии и на Кавказе платан восточный – дерево с широкой кроной – называют *чинарой* (относится к реликтовым растениям).

ПЛАТИСПЕРМЫ. От греч. platys – *широкий* и sperma – *семя*. Родовое название зонтичных растений с плоскими семенами.

ПЛАЦЕНТАЦИЯ. От лат. placenta – *лепёшка*. Соединение семязачатка с плодолистиком. Место соединения – *плацента*.

ПЛЕЙОХАЗИЙ. От греч. pleon – *больше* и chazo – *делю*. Соцветие *цимоидного* типа, в котором от каждой оси отходят несколько осей следующей

генерации (многолучевой верхоцветник, например, как у молочая). Синоним – *ложный зонтик*.

ПЛЕКТЕНХИМА. От лат. plexus – *плетение* и греч. enchyma – *наполняющее, налитое* (буквально: плетёная ткань). 1. Ложная ткань гриба, состоящая из плотно переплетённых (сближенных) тяжей гиф. Плектенхима образует плодовые тела (в бытовом понимании собственно грибы). 2. Сплетение нитей у водорослей.

ПЛЕКТОСТЕЛА. От лат. (англ.) plexus < греч. plekte – *плетение* и греч. stele – *столб*. Осевой цилиндр проводящей системы стебля плауновидных растений.

ПЛЕРОМА. От греч. pleroma – *полнота*, *обилие*, *множество*. Внутренний слой первичной ткани в верхушечной зоне роста растений (апексе), например, в первичной структуре корня. Из плеромы формируется центральный осевой цилиндр – *стела*.

ПЛЮМУЛА. От лат. plumula – *пёрышко* < pluma – *перо*. Первая почка зародышевого побега в семени. Формируется из верхушечных частей эмбриона (верхушечной меристемы стебелька).

ПНЕВМАТОФОРЫ. От греч. pneuma – *дуновение* (воздух) и phore – *переносить*. Дыхательные корни древесных тропических растений, обитающих на заболоченных землях. Формируются в процессе отрицательного геотропизма (растут вверх). Например, такие корни есть у мангровых деревьев заболоченных морских побережий.

ПОЛИКАРПИКИ. От греч. poly – *много* и karpos – *плод*. Многолетние растения, плодоносящие многократно за свою жизнь (поликарпические растения). У поликарпиков после плодоношения отмирает лишь побег или часть побега, или только плодоножки.

ПОЛЛИНАРИЙ. От лат. pollen – *мука самого мелкого размола* (пыльца). Орган цветка, в котором у орхидей созревает пыльца.

ПОРОГАМИЯ. От греч. poros – *проход*, *отверстие*, gamos – *брак* и -ia – *условия*. Процесс прорастания пыльцевой трубки в семяпочку через *микропиле* (см. **Микропиле** и **Апорогамия**).

ПОРУС. От греч. porus – *проход*, *канал*. Узкое входное отверстие в окаймлённых порах, за которым следует поровая камера (см. также **Торус**).

ПРИМОРДИИ. От лат. primordium – *первоначало*, *основа*, где primus – *первый* и ordior – *начало*. Зачаточные органы растения. Например, листовые *примордии*.

ПРИМУЛА. От лат. primulus – *первый*, *чуть свет*. Травянистое растение семейства первоцветов.

ПРОЗЕНХИМА. От греч. pros – *по направлению к* и enchyma – *наполняющее*, *налитое*. Растительная ткань высших растений, состоящая из толстостенных сильно вытянутых и заострённых на концах клеток, у которых длина во много раз превышает ширину. Классический пример – пучки прядильных волокон льна.

ПРОЛИФИКАЦИЯ. От лат. proles – *побег*, *потомство* и facio (facere) – *совершать*, *делать*. Образование растительного органа из другого морфологически оформленного органа, закончившего своё развитие. Например, развитие нового цветка или соцветия из уже образовавшегося цветка (см. **Пролиферация** в разделе **«Клеточная биология»**).

ПРОТАЛЛИУМ. От греч. pro – *перед* и thallos – *зелёный побег*, *ветвь*, *отпрыск*. Развивающееся из спор гаплоидное половое поколение (гаметофит), на котором формируются половые органы (антеридии и архегонии) у папоротников, хвощей, плаунов, селагинелл. Синонимы: *проталлий*, *заросток*.

ПРОТАНДРИЯ. От греч. protos – *первый*, andros – *мужчина* и -ia – *условия*. Вариант развития гермафродитного цветка (дихогамии), когда раньше созревают пыльники с пыльцой. Протандрия характерна для губоцветных, бобовых, кукурузы и свёклы (см. **Дихогамия** и **Протогиния**). Синоним – *протерандрия*.

ПРОТЕРОГИНИЯ. От греч. proteros – *более ранний*, gyne – *женщина* и -ia – *условия*. Более раннее созревание в двуполых цветках женских органов.

ПРОТОГИНИЯ. От греч. protos – *первый*, gynaikos (gene) – *женщина* и -ia – *условия*. Вариант развития гермафродитного цветка, когда рыльца созревают раньше пыльников. Протогиния характерна для крестоцветных, паслёновых, розоцветных и др. Синоним – *протерогиния*.

ПРОТОДЕРМА. От греч. protos – *первый* и derma – *кожа*. Наружный слой клеток верхушечной меристемы побега или корня.

ПРОТОНЕМА. От греч. protos – *первый* и nema – *нить*. Первоначально образующаяся при прорастании споры нить, имеющая вид ветвящейся нитчатой водоросли или пластинки. Протонема даёт начало гаметофиту, способному к фотосинтезу.

ПРОТОПЛАСТ (устар.). От греч. protos – *первый* и plastos – *сформированное*, *вылепленное*. Исходно этот термин возник для обозначения всей совокупности компонентов живой растительной клетки. Структуры протопласта, видимые в световой микроскоп: ядро, пластиды, митохондрии, цитоплазма, вакуоли, сфероиды. Ультраструктуры протопласта: плазмалемма, аппарат Гольджи, эндоплазматическая сеть, микротрубочки, основная плазма. Протопласт снаружи окружён клеточной мембраной. Протопластом также не совсем правильно называют растительную или дрожжевую клетку, лишённую клеточной оболочки с помощью соответствующих литических ферментов* (см. **Гимнопласт**).

*Наиболее подходит для этих целей так называемый «улиточный фермент» – препарат, получаемый из пищеварительного сока улитки *Helix pomatia*.

ПРОТОСТЕЛА. От греч. protos – *первый* и stela – *столб*. Примитивный тип строения цилиндра растений (см. **Гаплостель**).

ПСАММОФИТЫ. От греч. psammos – *песок* и phyton – *растение*. Растения, населяющие подвижные пески пустынь. Подвижность песков накладывает особый отпечаток на биологические свойства и морфологию псаммофитов. Они способны образовывать придаточные корни на засыпаемых частях стебля и закладывать почки на обнажаемых корнях. Синоним – *песколюбы*.

ПСЕВДОГАМИЯ. От греч. pseudos – *ложь*, gamos – *брак* и -ia – *условия*. Процесс образования зародыша в семени без оплодотворения.

ПСЕВДОГОМФ*. От греч. pseudos – *ложь* (ложный) и gomphus – *деревянный гвоздь*. Основание тела (таллома) у кустистых лишайников, которым оно крепится к субстрату (камням или коре деревьев) (см. **Гомф**).

**Гомф* – листоватый таллом, прикреплённый к субстрату.

ПСИЛОФИТЫ. От греч. psilas – *голый* и phyton – *растение*. Ископаемая группа растений с плохо дифференцированным телом (без развитых корней и чёткого различия между листьями и стеблями), предшественники высших споровых растений. Синоним – *риниофиты* (от названия реконструированного типичного представителя – *Ринии большой* (*Rhynia major*)).

ПСИХРОФИТЫ. От греч. pychria – *холод* и phyton – *растение*. Растения с ксероморфной структурой, очень похожей на структуру ксерофитов жаркой степи и обусловленной физиологической сухостью. Произрастают на влажных, но холодных почвах высоко в горах или в северных широтах. В качестве примера можно привести произрастающую в горах Кавказа *кобрезию* (*Kobresia capillifolia*), высокогорное растение из семейства осоковых. Ксероморфность уже отражена в самом названии этого растения, имеющего волосовидные листья*.

*От лат. capilli – *волосы* и folia < folium – *лист*.

ПЫЛЬЦА (pollen). От лат. pollen – *мука самого мелкого размола*. Мужские микроспоридии растений, переносимые ветром или насекомыми в процессе опыления.

У некоторых людей, склонных к аллергии, пыльца различных растений вызывает *поллиноз* (сенную лихорадку).

РАДИКУЛА. От лат. radicula – *корешок*. Термин используется для обозначения корешка, формирующегося из базальных частей эмбриона при прорастании семени. При прорастании семени из его оболочки, прежде всего, прорывается корешок с чехликом, и только затем надземные части.

РАФАНОБРАССИКА*. От лат. brassica – *капуста* и raphanus – *редька*. Буквально: *капусторедька*.

*Создателем этого растительного «тянитолкая», не известного в природе, был советский генетик Георгий Дмитриевич Карпетченко.

РАХИС. От греч. rhachis – *хребет*. 1. Ось сложного листа. 2. Ось сложного колоса. 3. Ось репродуктивного побега.

РАЦЕМОЗНЫЕ СОЦВЕТИЯ. От лат. racemosus – *обильно покрытый ягодами*, *гроздевидный*. Соцветия, у которых цветки сидят непосредственно на главной оси соцветия (простые соцветия) или прикреплены к разветвлениям главной оси соцветия (сложные моноподиальные соцветия). К таким соцветиям относятся колос, серёжка, кисть, початок, щиток, зонтик, головка и корзинка. Синонимы: *моноподиальные соцветия*, *неопределённые соцветия*.

РЕТАРДАНТЫ. От лат. retardatio – *замедление*, *задержка*. Физиологические антагонисты *гиббереллинов* (см. **Абсцизовая кислота** и **Гиббереллины**).

РИЗИНЫ. От греч. rhiza – *корень*. Грибные гифы, из которых состоит *гомф* – орган прикрепления таллома листоватых лишайников к субстрату (см. **Гомф**). В их образовании участвует не только коровый слой таллома, но и сердцевина (тяжи последней проходят по центру *ризины*).

РИЗОГЕННЫЙ. От греч. rhiza – *корень* и genan – *порождать*. Образующий корни. Синоним – *ризофорный* (несущий корни).

РИЗОДЕРМА. От греч. rhiza – *корень* и derma – *кожа*. Эпидермальная ткань, располагающаяся на поверхности корня (в зоне всасывания) и осуществляющая избирательное всасывание почвенных растворов. Клетки ризодермы покрыты цитоплазматическими выростами – тонкими волосками, увеличивающими поверхность всасывания почти в 20 раз.

РИЗОИДЫ. От греч. rhiza – *корень* и eidos – *сходство*. Волосковидные (корневидные, нитеобразные) образования у низших споровых растений, обеспечивающие прикрепление их к субстрату и всасывание воды и питательных веществ. Например, ризоиды лишайников прикрепляют талом к субстрату.

РИЗОМ. От греч. rhiza – *корень*. Метаморфоз побега – подземный побег, *корневище*. В корневище запасаются питательные вещества, у многих растений корневища служат для вегетативного размножения. На корневище формируются придаточные корни. Часто оно имеет метамерную структуру с узлами и междоузлиями (см. **Склероции**).

РИЗОМОРФЫ. От греч. rhiza – *корень* и morphe – *форма*. Объединённые группы гиф, образующие продольные тяжи длиной в несколько метров и толщиной до нескольких *мм*.

РИЗОТАКСИС. От греч. rhiza – *корень* и taxis – *расположение по порядку*. Термин относится к характеру (форме) расположения корней.

РОДОПЛАСТЫ. От греч. rhodon – *роза* и plastos – *сформированное*. Пластиды красных водорослей, в которых хлорофилл маскируется каротиноидами и фикобилинами (см. **Фикобилины** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

САРКОТЕСТА. От греч. sarcos – *мясо* и лат. testa – *черепица*, *черепок (кувшин)*. Яркая сочная семенная оболочка у эндозоохорных растений (см. **Зоохория**).

СЕГЕТАЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ. От лат. segetalis – *растущий среди хлебов* (segetis – *посев*, *засеянное поле*). Сорняки, растущие совместно с культурными растениями (адаптированные к обрабатываемой почве).

СЕЙСМОНАСТИИ. От греч. seismos – *землетрясение* и nastos – *уплотнённый*. Движения различных органов у растений, вызванные механическим воздействием (прикосновением), например, движения сложных листьев стыдливой мимозы (*Mimosa pudica*).

СИМПОДИЙ. От греч. sym (syn) – *совместный*, *вместе* и podos – *нога* (ось). Осевой орган растения (ствол, ветвь, корневище), формирующийся в результате активности нескольких верхушечных меристем, сменяющих друг друга (принцип «перевершинивания»). К симподиальным соцветиям относятся *монохазий*, *дихазий* и плейохазий.

СИМПОДИАЛЬНЫЕ СОЦВЕТИЯ. От греч. sym – *совместный*, *вместе* и podos – *нога* (ось). Форма ветвления соцветий (см. **Цимозные соцветия**).

СИНАНГИИ. От греч. syn – *вместе* и angeion – *сосуд*. Сросшиеся вместе группы спорангиев.

СИНЕРГИДЫ. От греч. synergos – *совместно действующий*, где syn – *вместе* и ergon – *работа*. Вспомогательные клетки яйцевого аппарата покрытосеменных растений, состоящего из двух синергид и одной яйцеклетки. Обычно синергиды меньше по размеру, чем яйцеклетка.

СИНЗООХОРИЯ. От греч. syn – *вместе*, zoon – *животное*, choreo – *продвигаюсь* и -ia – *условия*. Способ распространения диаспор, способных к длительному хранению (сухие плоды, семена и орехи), и запасаемых впрок некоторыми птицами (сойками, кедровками) и животными (белками, бурундуками, мышами, а также насекомыми, например, муравьями). По разным причинам такие запасы не всегда поедаются. В неиспользованных «кладовках» семена при благоприятных условиях совместно прорастают, давая начало новым растениям, в другом месте (см. также **Элайосомы**).

СИНДРОМ БОНСАЙ*. Фенотип резуховидки Таля (арабидопсиса), характеризующийся узкими листьями, недоразвитием цветков и карликовым ростом. Синдром бонсай получается в результате подавления активности гена BNS, участвующего в организации анафазы мейоза. Он связан с его гиперметилированием. Гиперметилирование возникает в результате мутации ddm1 в гене DDM1, дикий аллель которого отвечает за то, чтобы метилирование транспозонов** (а в данном случае они ограничивают с двух концов ген BNS) не переходило на активные гены. Метилирование, начавшееся на этих геномных вставках, продолжается и на хроматин работающего гена BNS (см. также **Арабидопсис).**

*Японское искусство выращивания миниатюрных деревьев и кустарников.

**Обеспечивается ферментом MET1 (ДНК-метилтрансферазой), метилирующей транспозоны по остаткам цитозина.

СИНКАРПНЫЙ ГИНЕЦЕЙ. От греч. syn – *вместе* и karpos – *плод*. Гинецей, образующийся в результате срастания боковых стенок плодолистиков с сохранением целостности полости каждого плодолистика. При этом число гнёзд соответствует числу плодолистиков. Для него характерен угловой тип плацентации.

СИФОНОГАМИЯ. От греч. siphon – *трубка*, gamos – *брак* и -ia – *условия*. Процесс оплодотворения, при котором сперматозоиды переносятся пыльцевой трубкой (см. также **Ангиогамия** и **Хорогамия**).

СКЛЕРЕИДЫ*. От греч. skleros – *твёрдый* и eidos – *сходство*. Специализированные клетки сложных растительных тканей, имеющие прочные твёрдые стенки, разбросанные поодиночке (опорные клетки – *идиобласты*) или группами по всему телу растения (например, *склереиды* спелых плодов груши, айвы). Склереиды возникают в результате процесса склерификации (см. **Склеренхима** и **Идиобласты**). Синоним – *каменистые клетки*.

*В скорлупе орехов или косточковых плодов (виноградные косточки) *склереиды* формируют сплошные слои.

СКЛЕРЕНХИМА. От греч. skleros – *твёрдый* и enchyma – *наполняющее*, *налитое*. Механическая растительная ткань, состоящая из толстостенных одревесневших (мёртвых) клеток (в отличие от колленхимы). Различают два типа клеток склеренхимы – *склереиды* (каменистые клетки) и волокна (ксилемные волокна – волокна *либриформа*, флоэмные волокна – лубяные волокна).

СКЛЕРОТЕСТА. От греч. skleros – *твёрдый* и лат. testa – *черепица*, *черепок (кувшин)*. Слой кожуры зрелого семени, обеспечивающий ей механическую прочность и лежащий под *саркотестой* (см. **Саркотеста**).

СКЛЕРОЦИИ. От греч. skleros – *твёрдый* и kytos – *клетка*. Общее название плотных сплетений гиф, из которых могут формироваться органы плодоношения у паразитических сумчатых грибов, например, у спорыньи, поражающей хлебные злаки во время цветения (см. **Мицелий** и **Плектенхима**). У некоторых грибов склероции заполнены запасными питательными веществами, и в этой форме они могут переживать неблагопри-

ятное время года. Так, например, у слизевиков *склероций* – это затвердевший, покоящийся плазмодий* – форма переживания неблагоприятных условий жизни. Синоним – *клавус* («рожок» спорыньи)* (см. **Клавус**).

*В этом состоянии слизевик может находиться многие годы.

Рожки спорыньи содержат большое количество алкалоидов – производных лизергиновой и изолизергиновой кислот, а также клавинные алкалоиды (см. **Эрготизм в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

СКЛЕРОФИТЫ. От греч. skleros – *твёрдый* и phyton – *растение*. Растения засушливых мест обитания (ксерофиты), которые в результате приспособления приобрели жесткие и сухие листья и стебли. Типичные склерофиты – ковыль (*Stipa*) и типчак. Листья у этих растений узкие (щетинковидные) и часто свёрнуты в трубочку, стороной с устьицами внутрь.

СОМАТОГАМИЯ. От греч. soma – *тело*, gamos – *брак* и -ia – *условия*. Половой процесс, протекающий путём слияния вегетативных одноядерных клеток гаплоидного мицелия. У *гомоталличных* видов может протекать между клетками одного и того же мицелия, но у большинства *гетероталличных* видов протекает путём слияния участков «*разнополых*» (с противоположными знаками) вегетативных гиф. Характерена, например, для базидиальных грибов. При соматогамии возникают двуядерные клетки (дикарионы).

СОРАЛИ. От греч. (sor)os – *куча* и голланд. kra(al) – *кольцеобразное поселение*. Скопления *соредий*, выходящих через разрывы верхнего корового слоя таллома.

СОРЕДИИ. От греч. soros – *куча* и eidos – *вид*. Специальные структуры вегетативного размножения высокоорганизованных лишайников (листоватых и кустистых), состоящие из одной или нескольких клеток зелёной водоросли, оплетённых гифой гриба (см. **Изидии**).

СОРУСЫ. От греч. soros – *куча*. Группы спорангиев, защищенных зонтиковидным выростом листа (покрывальцем или *индузием*), располагающиеся на нижней стороне листьев (вай) у папоротникообразных. Сорусы сидят на толстом выросте – *плаценте*. Каждый сорус представляет собой гроздь спорангиев, в которых развиваются споры. Обычно сорусы перемежаются с парафизами, представляющими собой специализированные волоски необычной формы, защищающие сорусы от неблагоприятных условий внешней среды.

СПЕРМАЦИИ. От греч. sperme – *семя* и kytos – *клетка*. 1. Неподвижные, лишённые жгутиков мужские половые клетки у некоторых водорослей (например, красных). 2. Мелкие мужские гаметы у высших грибов аскомицетов, обеспечивающие половой процесс, который называется *сперматизацией*, а также споры сумчатых грибов, входящих в состав лишайников (см. также **Антерозоиды**). 3. Неподвижные мужские гаметы – *пикноспоры*, образующиеся в пикнидах ржавчинных грибов (см. **Пикноспоры**).

СПОРАНГИИ. От греч. spora – *семя*, *сев*, *посев* и angeion (angion) – *сосуд*. Органы размножения у растений, в которых образуются споры. У грибов спорангии – особые клетки, в которых образуются эндогенные (внутри этих клеток) споры.

СПОРАНГИОСПОРЫ. Эндогенные неподвижные споры, образующиеся у грибов в спорангиях (см. **Спорангии**). Для грибов, живущих в воде, характерны подвижные споры – *зооспоры*.

СПОРИЧЕСКАЯ РЕДУКЦИЯ. От греч. spora – *семя*, *сев* и лат. reductio – *возвращение, обратное приведение*. Уменьшение числа хромосом до гаплоидного набора (редукционное деление), происходящее при образовании спор. Имеет место у всех высших растений и некоторых водорослей.

СПОРИЯ. От нем. Sporie < греч. spora – *семя*, *сев* и -ia – *условия*. Процесс образования спор.

СПОРОГЕНЕЗ. От греч. spora – *семя*, *сев* и genesis – *происхождение*. Процесс образования спор. Синонимы: *спория*, *спорогония*.

СПОРОГОНИЯ. От греч. spora – *семя*, *сев* и gonia (gonos) – *рождение*. 1. Размножение спорами. 2. Спорообразование (спорогенез).

СПОРОДЕРМА. От греч. spora – *семя*, *сев* и derma – *кожа*. Внешняя оболочка у пыльцевых зёрен (спор), состоящая из *спорополленинов* (см. **Спорополленины**). Отличается сложностью и разнообразием форм. В спородерме под световым микроскопом различают два слоя: внутренний, носящий название *интины*, и наружный – *экзины*.

СПОРОДОХИИ. От греч. spora – *семя*, *сев* и греч. dochia – *подушечка*. *Сплетения* конидиеносцев (конидиефоров) у несовершенных грибов* из группы гифомицетов (гифомикотов), а также скопления конидиеносцев в виде «подушечек» на сплетении гиф – *ложе* у асковых (высших) грибов при бесполом размножении.

*Грибы, у которых *изначально* не был обнаружен половой процесс.

СПОРОПОЛЛЕНИНЫ. От греч. spora – *семя*, *сев* и pollina – *пыльца*. Высокополимерные продукты оксикарбоновых кислот, адкрустирующие клеточные оболочки пыльцевых зёрен, носящих название *спородермы**, и омыляющиеся только при сплавлении со щелочными металлами** (см. **Кутины** и **Суберины**).

*Мономеры для синтеза спорополленинов вырабатывают клетки тапетума (см. **Тапетум** в разделе **«Общая биология и экология»**).

**Наиболее устойчивые из известных органических соединений. В торфяных болотах предохраняют пыльцу и споры грибов от разложения в течение тысячелетий.

СПОРОФИЛЛ. От греч. spora – *семя*, *сев* и phyllon – *лист*. Спороносный лист. Лист, на котором развиваются спорангии (у высших растений, например, папоротникообразных).

СПОРОФИТЫ. От греч. spora – *семя*, *сев* и phyton – *растение*. Свободноживущая или паразитическая генерация у архегониат или явнобрачных, возникающая из оплодотворённой яйцеклетки. Клетки спорофита имеют диплоидный набор хромосом, который затем редуцируется до гаплоидного набора в процессе образования спор, в последующем воспроизводящих половое поколение гаметофит. Другими словами, спорофит – бесполое поколение у низших растений (мхов, папоротников), развивающееся из зиготы и образующее некопулирующие гаметы (споры). Спорофит чередуется с поколением, имеющим признаки пола (см. **Гаметофит**).

СПОРУЛА. От греч. sporula (англ. sporule) – *маленькая спора*.

СПОРУЛЯЦИЯ. От греч. sporula – *маленькая спора* и -ia – *условия*. Процесс выхода (освобождения) спор из сумок. У лишайников споруляцию стимулирует увлажнение.

СПОРЫ. От греч. spora – *семя*, *сев*. 1. Одноклеточные образования, возникающие в процессе *спорогенеза* (или *спории*) *облигатные* бесполые клетки, служащие для бесполого размножения у споровых растительных организмов, например, у водорослей (см. **Апланоспоры**, **Зооспоры** и **Гипноспоры**). Споры являются переходными формами между двумя поколениями (*спорофитом* и *гаметофитом*) или (в общем смысле) при переходе от диплоидных ядер к ядрам гаплоидным. Синоним – *тельца размножения* (устар.), *зародышевые клетки*.

2. Форма переживания неблагоприятных условий внешней среды у спорообразующих микроорганизмов, например, у бацилл (см. в разделе **«Микробиология и вирусология»**).

СТАМИНА. От лат. stamina – *цветочная тычинка*. Микроспорофилл, или тычинка. Состоит из *тычиночной нити* (*filament*) и *пыльника* (anthera). Пыльник, в свою очередь, состоит из двух соединённых стерильным связником *тек*, или *спорангиев*, каждый из которых содержит по два пыльцевых мешка (гнезда пыльника). Пыльник может состоять и из одного спорангия с двумя гнёздами. Тычиночные нити могут срастаться в один или несколько пучков, и тогда говорят о моно-, ди- или *полиадельфических** пучках пыльника (см. также **Андроцей**).

*От греч. adelphi – *братья* (вспомните, название города в США – Филадельфия, что буквально означает «братская любовь»).

СТАМИНОДИИ. От лат. stamina – *цветочная тычинка* и греч. eidos – *сходство*. Бесплодные тычинки с редуцированными пыльниками. Такие тычинки часто приобретают новую функцию, превращаясь в *нектарники* (см. **Нектар**).

СТЕЛА. От греч. stele – *столб*. Осевой цилиндр, представляющий собой совокупность проводящих структур осевых органов растений, ассоциированных с паренхимой. Синоним – *стель* (см. **Стель)**.

СТЕЛЬ. От греч. stele – *столб*. Центральный (осевой) цилиндр проводящей системы стебля или корня у высших растений, состоящий из *перицикла*, *ксилемы*, *флоэмы* и радиальных прослоек *паренхимы*. Синоним – *стела*.

СТЕНОСПЕРМОКАРПИЯ. От греч. stenos – *узкий*, *тесный*, spermatos (sperma) – *семя* и karpos – *плод*. Феномен образования бессемянных плодов, обусловленный гибелью семяпочек после оплодотворения.

СТЕРИГМЫ. От. греч. sterigma – *опора*, *подкорка*. 1. В карпологии. 2. В микологии. Небольшие тонкие выросты базидии, на которых обычно располагаются базиоспоры (конидии), точнее, отпочковываются от конца стеригмы (см. **Конидии**).

СТИГМА. От греч. stigma (stigmatos) – *пятно*, *метка*, *знак*, *рубец*. В ботанике у покрытосеменных растений *стигма* – рыльце пестика – паппилоформный (сосочковидный), вязкий и клейкий его выступ. Другими словами, верхняя часть пестика, воспринимающая пыльцу и расположенная на верхушке *стилодия* (см. также **Стигма** в разделе **«Зоология»**).

СТИЛОДИЙ. От лат. stylodium < греч. stylos – *столб* и eidos – *сходство*. Часть пестика (плодолистика), расположенная между завязью и рыльцем.

СТИЛОСПОРЫ. От греч. stylos – *колонна*, *столб* и spora – *семя*, *сев*. Органы бесполого размножения лишайников, развивающиеся в пикнидиях. Имеют большие размеры, чем пикноконидии (до 100 мкм в длину) и состоят из двух и более клеток (см. **Пикнидии** и **Пикноконидии**).

СТОЛБИК. Часть завязи, обеспечивающая проведение и трофику (питание) пыльцевой трубки. Синонимы: англ. *style*, греч. *stylos*.

СТОЛОНЫ. От лат. stolonis – *корневой побег*. Метаморфозы боковых побегов, с помощью которых осуществляется вегетативное размножение. Различают надземные и подземные столоны. Например, у картофеля на подземных столонах образуются клубни, а у земляники надземные столоны формируют «усы» или «плети» (см. **Ризом** и **Каудекс**).

СТРЕКАТЕЛЬНЫЕ КЛЕТКИ. От слова «стрекать» – *прыгать*, *скакать*. Такие клетки имеются, например, у жгучей крапивы: покрыты ломкими волосками, ранящими при соприкосновении кожу. Содержат медиатор воспаления – гистамин, и сильный токсин – муравьиную кислоту, которые вызывают появление на коже уртикальной сыпи – крапивницы (см. **Уртикальная сыпь** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**). У гидроидных полипов (гидра) раз-

личают три типа стрекательных клеток: *пенетранты*, *глютинанты* и *вольвенты*.

СТРИК. От нем. Strich – *полоска*, *черта*. Вирусное заболевание томатов, выражающееся образованием коричнево-бурых пятен на растении.

СТРОБИЛЫ. От греч. strobilos – *шишка* (сосновая или еловая). Видоизменённый укороченный побег, несущий специализированные листья – *спорофиллы* (спорофиллы, собранные на концевых участках веточек), на которых развиваются *спорангии*. Орган размножения высших растений (хвощей, плаунов, голосеменных и покрытосеменных растений). Разновидности стробил – шишки хвойных и цветки покрытосеменных растений.

СУБЕРИНЫ. От лат. suber – *пробковое дерево* (*Quercus suber*). Вещество пробки, окрашивающее кору в коричневый цвет. Относятся к группе адкрустирующих соединений клеточной стенки *перидермы* (откладываются на первичную оболочку в виде слоёв тонких ламелл изнутри клетки путём аппозиции). После образования суберинового слоя клетка отмирает и наполняется воздухом, превращаясь в пробку*. По химическим свойствам суберины схожи с кутинами. Омыляются в 3 %-ном водном растворе NaOH (см. **Кутины** и **Спорополленины**).

*Приспособительное значение опробковения заключается в защите растения от высыхания путём транспирации. Пробка является также превосходным термоизолятором.

СУККУЛЕНТЫ. От лат. succulentus – *сочный*. Мясистые растения различных семейств с сочными листьями или стеблями (содержат большое количество слизей, удерживающих воду). К ним относятся, например, такие растения, как молодило и другие *толстянки* (семейство толстянковых, иногда их называют «живучками»), агава*, алоэ, кактусы, бегония, очиток, а также некоторые молочайные. Растут в засушливых местах и относятся к *ксерофитам*, переживая сухой период за счёт накапливания влаги. В зависимости от того, где запасается вода, различают *листовые суккуленты* или *стеблевые суккуленты*.

*Агава цветёт один раз в жизни (живёт 20 лет и после цветения умирает).

СУСПЕНЗОР. От лат. suspensus – *висящий*, *висячий* < suspendo – *подвешивать*. Клетка подвеска. Одна из двух клеток, образующаяся при первом делении зиготы, более крупная и обращённая к микропиле. Меньшая клетка обращена к халазе; из неё в дальнейшем разовьётся зародыш (см. **Проэмбрио** в разделе **«Общая биология и экология»**).

СХИЗОГЕННЫЙ. От греч. schiso – *раскалываю* и genan – *порождать*. Тип внутренних выделительных органов растений (вместилищ), представляющих собой ветвящиеся межклетники, заполненные выделяемыми веществами. Пример – смоляные ходы, характерные для хвойных (см. **Лизигенный**).

ТАЛЛОМ*. От греч. thallos – *зелёный побег*, *ветвь*, *отпрыск* (англ. a green shoot). Многоклеточное, примитивное по строению вегетативное тело низших растений (водорослей, грибов и лишайников**), не подразделённое на органы (корень, стебель и листья). У талломных растений нет проводящих тканей, и в своём развитии они не проходят стадии зародыша. В нитчатых талломах клетки, размножаясь, делятся поперечно и образуют один ряд (нить из клеток). Плоские талломы образуются из нитчатых при продольном делении клеток. У сложно организованных талломов различают базальный *ризоид*, с помощью которого они прикрепляются к субстрату, и растущий ветвящийся верхушечный конец. Синоним – *слоёвище*.

*Слово имеет один корень с названием химического элемента *таллий*, дающего в спектре зелёную линию.

**Лишайники – это симбиотические автотрофные объединения одноклеточных зелёных водорослей и грибов.

ТАЛЛОФИТЫ (Thallophyta). От греч. thallos – *зелёный побег* и phyton – *растение*. Низшие растения, имеющие ценобластическое вегетативное тело («кормус»), не разделённое на органы (листья, ствол или стебель и корень). Таллофиты не составляют единой таксономической группы и относятся к грибам и водорослям.

ТЕЛИОБАЗИДИЯ. От греч. têlos – *конец*, *хвост* и basidion – *небольшое основание*, *фундамент*. Орган полового спороношения у базидиальных грибов, состоящий из четырёх клеток, образующихся из толстостенной покоящейся клетки. Синоним – *фрагмобазидия*.

ТЕЛИОСПОРЫ (телейтоспоры). От греч. têlos – *конец*, *хвост* и spora – *семя*. Двуклеточные споры, образующиеся в конце лета. Представляют собой покоящиеся клетки головнёвых и ржавчинных грибов (отдел базидиомикотов), способные переживать неблагоприятные условия (зиму) благодаря наличию толстой, тёмной по цвету, оболочки. Весной в телиоспорах заканчивается половой процесс (сливаются два гаплоидных ядра, образуя одно диплоидное) и из телиоспоры вырастают фрагмобазидии, содержащие по четыре базидиоспоры (см. **Уредоспоры** и **Эцидии**).

ТЕРМОКЛЕЙСТОГАМИЯ. От греч. therme – *тепло*, *жар*, kleistos – *запертый* и gamos – *брак*. Процесс самоопыления цветков, не раскрывшихся из-за неблагоприятных температурных условий.

ТЕРОФИТЫ. От греч. theros – *лето* и phyton – *растение*. Растения с коротким вегетационным периодом (растения «благоприятного сезона»), жизненный цикл которых от семени до семени совершается в течение одного сезона. Переживают

неблагоприятные для вегетации сезоны (засуху, зиму) в виде семян. К терофитам относятся однолетние травы, характерные для степей, пустынь и полупустынь*, а в умеренной лесной зоне – главным образом полевые сорняки.

*Однолетники, теряющие все части тела, кроме семян, в неблагоприятное для развития время года. В пустынях встречаются терофиты с очень быстрой вегетацией, которым хватает всего несколько недель, чтобы вырасти, зацвести и дать семена.

ТЕРПЕНЫ. От греч. terebinthinos – *терпеновое дерево.* Органические соединения углеводородной природы, содержащиеся в смоле хвойных деревьев. Выделяются с помощью процесса *экзоцитоза*. Играют защитную роль, поскольку токсичны для насекомых. Смола хвойных деревьев, выделяющаяся при глубоком ранении коры, называется *терпентином*, или живицей.

ТЕРНОВНИК. Собирательное название растений с колючками (несущих шипы). Синонимы: *тёрн*, *терник*, *волчцы*, *репейник* (репей).

ТИПСЫ. От англ. tips – *кончики* (tip – *тонкий конец*, *верхушка*). Нераспустившиеся чайные почки белого цвета (бай-хоа), из которых китайцы готовят «белый чай».

ТОНОПЛАСТЫ. От греч. tonos – *напряжение* и plastos – *вылепленный*. Синоним – вакуоли.

ТОПОДЕМЫ. От греч. topos – *место* и demos – *народ.* Растения с определёнными ареалами распространения.

ТОРУС. От лат. torus – *возвышение*, *выступ*, *вздутие*, *подушка*. Структура, играющая роль клапана. Представляет собой утолщение в форме подушечки, располагающееся в центральной части мембраны окаймлённой поры, по периферии которой располагается тонкая краевая, или маргинальная, зона. Торус характерен для высокоорганизованных голосеменных растений (например, хвойных). При смещении препятствует оттоку воды в соседнюю клетку (см. **Порус**).

ТРАНСПИРАЦИЯ. От лат. trans – *сквозь*, *через* и spirare – *дышать*. Процесс испарения листьями воды.

ТРАХЕИДЫ. От греч. tracheis – *шероховатый* и eidos – *сходство*. Удлинённые клетки ксилемы с заострёнными концами (веретёнообразные) и характерными утолщениями на стенках, выполняющие проводящую функцию у древесных растений.

ТРИХОБЛАСТЫ. От греч. trychos – *волос* и лат. blast – *росток*. Специализированные клетки корневого эпидермиса (корневой *эпиблемы*), способные образовывать корневые волоски*. Корневые волоски резко увеличивают поглощающую поверхность корня и закрепляют его в почве, а также выделяют ряд веществ (органических кислот), воздействующих на почвенные субстраты (см. также **Эпиблема**).

*Образование корневого волоска начинается за счёт верхушечного роста (*точки роста*) путём формирования выпячивания на апикальном конце клетки. Такой рост также характерен для пыльцевых трубок, он обеспечивает им своеобразную форму *подвижности* (в результате пыльцевая трубка добирается до семязачатка, содержащего яйцеклетку).

ТРИХОГИНА. От греч. trichos – *волос* и gyne (gynaikos) – *женщина*. Верхняя часть *архикарпа* (карпогона) в виде изогнутой трубочки у высших (асковых) грибов (см. **Архикарп**, **Аскогон** и **Карпогон**). При соприкосновении гаметангиев *трихогина* врастает в антеридий, и содержимое антеридия перетекает в аскогон.

ТРИХОМЫ. От греч. trichoma – *волосы*. Волоски – выросты эпидермы. Функционально увеличивают поверхность эпидермы (например, в зоне всасывания корня). Бывают одноклеточными или многоклеточными.

ТРОФОФИЛЛЫ. От греч. trophe – *питание* и phyllon – *лист*. Листья спорофилла, не образующие споры (вегетативные или трофические листья, обеспечивающие только процессы фотосинтеза).

УНИТУНИКАТНЫЙ. От лат. unis (uni) – *один* и tunica – *нижнее платье*, *покров* (tunicatus – *одетый в тунику*). Например, *унитуникатные* сумки лишайников, т.е. сумки, стенки которых имеют одну оболочку. *Битуникатные* сумки – сумки, имеющие две оболочки.

УРЕДОСПОРЫ. От лат. uredo – *ржа*, *ржавчина* (на растениях) и споры. Двуядерные гаплоидные споры, образующиеся в эцидиях из дикарионных гиф. По времени появления их также называют *весенними спорами*. За лето может развиться до 6 поколений уредоспор, т.е. из одной эцидиоспоры образуются многие миллиарды спор (см. **Телейтоспоры** и **Эцидии**).

ФАНЕРОФИТЫ. От греч. phaneros – *явный* и phyton – *растение*. «Видимые» на поверхности (явные) растения, у которых почки воспроизведения располагаются выше 50 см над землёй. В эту группу входят деревья, кустарники, деревянистые лианы (например, плющ, ломонос).

ФАРИНА. От англ. farina – *мука*, *крахмал*. 1. Белый мучнистый налёт (*фаринозный* – покрытый белым мучнистым налётом). 2. Крахмал. 3. Цветочная пыльца.

ФАСЦИАЦИЯ. От лат. fascia – *повязка*. Ленточновидное уплощение стебля растения. Форма уродства (терата)*.

*От греч. teratos – *чудовище*, *урод.*

ФЕЛЛЕМА. От греч. fellos – *пробка*, *пробковая кора*. Наружный слой клеток покровной ткани растений (перидермы – вторичной покровной ткани), образующийся из феллогена. Стенки клеток феллемы со временем пропитываются (импрегнируются) суберином, непроницаемым для воды и газов, а также растительны-

ми восками и отмирают, превращаясь в пробку (см. **Перидерма**).

ФЕЛЛОГЕН. От греч. fellos – *пробка* и genan – *порождать*. Генерирующий слой клеток перидермы, откладывающий *феллодерму* и *феллему*. У древесных растений феллоген многократно закладывается в более глубоких слоях коры, а клетки, оказывающиеся от него снаружи, отмирают, превращаясь со временем в корку – третичную покровную ткань.

ФЕЛЛОДЕРМА. От греч. fellos – *пробка* и derma – *кожа*. Слой клеток перидермы, образующийся за счёт пролиферативной активности феллогена, который обеспечивает питание феллогена.

ФЕНХЕЛЬ. Нем. Fenchel – *волошский укроп*. Травянистое пряное растение семейства зонтичных (*Umbrella*). Семена используются для получения эфирных масел в фармацевтической промышленности.

ФЕОПЛАСТЫ. От греч. pheo – *темный* и plastos – *сформированный*. Пластиды бурых водорослей, у которых хлорофилл маскируется *фикобилинами* (см. **Фикобилины** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

ФЕРУЛА. От лат. ferula – *хлыст*. Род растений семейства зонтичных (*Umbrella*).

ФИКУС. От лат. ficus – *смоковница* (фр. figue – *фига*, *фиговые**) Растение семейства *тутовых*, к которым относится шелковица. Произрастают большей частью в тропических странах.

*Фиговые – деревья семейства тутовых, образующие млечный сок (инжир, смоковница, фикусы).

ФИКОБИОНТЫ. От греч. phykos – *водоросль* и biontos – *живущий*. Водоросли, живущие в симбиозе с грибами и образующие лишайники (см. **Микобионты**).

ФИКОМИЦЕТЫ. От греч. phykos – *водоросль* и mykes – *гриб*. Класс низших грибов с развитым многоядерным мицелием, не разделённым септами на клетки.

ФИЛОДЕНДРОН. От греч. phileo – *люблю* и dendron – *дерево*. Род лазящих растений с воздушными корнями и лапчатыми листьями, происходящих из тропической Америки. Разводят как декоративные растения.

ФИЛЛОДИЙ. От греч. phyllo – *лист* и eidos – *сходство*. Метаморфоз листьев, например, у насекомоядных растений, в результате которого листья превращаются в ловчий аппарат. При этом листовой черешок часто уплощается и принимает форму листовой пластинки, например, у австралийских акаций. У кактусов и барбариса листья превращаются в колючки, а у бобовых и тыквенных – в усики (у гороха в усик превращается только верхушечная часть листа).

ФИЛЛОИДЫ. От греч. phyllon – *лист* и eidos – *сходство*. Выросты, похожие на листья, листооб-разные. Внутри филлоидов отсутствуют проводящие пучки (см. **Энации**). Синоним – *микрофиллы*.

ФИЛЛОКЛАДИИ. От греч. phyllon – *лист* и klados – *ветвь*. Метаморфозы побегов – листовидно-расширенные ветви (листоветвь). Уплощённые листоподобные побеги, способные к фотосинтезу (имеют зелёную окраску). Характерны для растений, испытывающих недостаток влаги.

ФИЛЛОМНЫЙ. От греч. phyllon – *лист*. Онтогенетически происходящий из листьев. Например, считается, что все части цветка, за исключением цветоложа, имеют филломную природу.

ФИЛЛОМЫ. От греч. phyllon – *лист* и oma – *вздутие*. Сильно изменённые боковые веточки, представляющие собой настоящие листья членистых, или клинолистных растений, к которым относятся современные хвощи.

ФИЛЛОПТОЗ. От греч. phylloptosis – *осеннее опадение листьев* (листопад) (см. также **Апоптоз** в разделе **«Клеточная биология»**).

ФИЛЛОСПЕРМ. От греч. phyllon – *лист* и sperma – *семя*. Семенной зачаток, образующийся на листьях.

ФИЛЛОТАКСИС. От греч. phyllon – *лист* и taxis – *расположение по порядку*. Порядок расположения листьев (листорасположение). Может быть очередным, мутовчатым или супротивным.

ФИЛЛОФОР. От греч. phyllon – *лист* и phoreo – *несу*. Буквально несущий листья, или листообразующий.

ФИТОЛИТ. От греч. phyton – *растение* и lithos – *камень*. Растительная окаменелость, ископаемое растение.

ФИТОМ. От греч. phyton – *растение* и окончания «ом», обозначающего совокупность (phytome). Совокупность растений (растительность).

ФИТОМЕР. От греч. phyton – *растение* и meros – *часть*. 1. Структурная единица растений. 2. Узел, дающий одну почку.

ФИТОН. От греч. phyton – *растение*. Структурная единица растений. Синоним – *фитомер*.

ФИТОТРОН. От греч. phyton – *растение* и thronos (thropos) – *место пребывания*. Лаборатория для выращивания растений с искусственным освещением и климатом.

ФИТОФТОРА. От греч. phyton – *растение* и phtoros – *гибель*, *уничтожение*. Паразитические грибы, поражающие растения (из отдела *оомикотов**). Наиболее хорошо известна фитофтора – возбудитель кольцевой гнили картофеля.

*Низшие грибы, имеющие хорошо развитый мицелий, состоящий из нечленистых многоядерных гиф, в стенках которых отсутствует хитин.

ФИТОЭКДИЗОНЫ. От греч. phyton – *растение* и ekdysis – *линька*. Гормоноподобные вещества (стероиды), обнаруженные у некоторых растений и способные вызывать линьку и метаморфоз у насекомых. Используют в генетических исследованиях для стимуляции активности генов.

ФЛОРИГЕН*. От лат. floreo – *цвести* и греч. genan – *порождать*. Первоначально под *флоригеном* понимали некий *универсальный сигнал*, который индуцирует цветение и может передаваться с помощью прививки растений с индуцированным цветением растениям, произрастающим в неиндукционных условиях. Последние исследования показывают, что основным компонентом флоригена у *Arabidopsis thaliana* является белок цветения *FT***, который локализуется главным образом во флоэме листьев и транспортируется в клетки верхушечной меристемы***. Активность этого белка находится под контролем гена *Constans*, белок которого *CO* активирует белок *FT*. Не позволяет активироваться этому белку репрессор цветения *FLC* (*Flowering locus C*).

*Термин был предложен в 1936 г. русским физиологом растений М. Чайлахяном.

**От англ. *flowering locus T*, где flowering – *цветение* и *T* от лат. transferre – *переносить*. Следует отметить, что флоригенной активностью обладают некоторые гормоны, например, *гиббереллины*, а также сахароза, циркулирующие по флоэме.

***С помощью иммунологических методов визуализировано движение белка *FT* от клеток флоэмы к клеткам верхушечной меристемы.

ФЛОЭМА. От греч. phloios – *лыко*, *кора*. Лубяная ткань (луб). Сложная ткань растения, образованная клетками нескольких типов, основными из которых являются *ситовидные элементы* (ситовидные или *решётчатые* трубки*, ситовидные клетки). В древесных растениях флоэма прилегает к коре и осуществляет перенос органических веществ к различным частям растения, в том числе корню. Развивается, как и ксилема, из апикальной меристемы, проходя стадии *протофлоэмы* и *метафлоэмы*. Главная функция флоэмы заключается в транспорте веществ, например, сахарозы и гиббереллинов, из одной клетки в другую в разных органах растения (например, от клеток флоэмы к клеткам верхушечной меристемы).

*Ядра в зрелых клетках отсутствуют, однако рядом с ними располагаются клетки-спутницы, возникающие вместе с ситовидной трубкой из общей клетки-предшественницы (материнской клетки).

ФРАГМОБАЗИДИЯ. От греч. phragmos – *перегородка* и basidion – *небольшое основание, фундамент*. Орган полового спороношения у базидиальных грибов, состоящий из четырёх клеток, образующихся из толстостенной покоящейся клетки (см. **Базидии**). Синоним – *телиобазидия*.

ФРАГМОПЛАСТ. От греч. phragma (phragmos) – *изгородь*, *перегородка*, *разделение* и plastos – *сформированный*. Аппарат цитокинеза у растений, первоначально представляющий собой по форме цилиндр, а затем кольцо, расширяющееся к периферии клетки и состоящее из филаментов цитоскелета (цилиндрического пучка микротрубочек и везикул*, образующих при слиянии новую межклеточную перегородку). Сформированный фрагмопласт – это внутриклеточная пластинка, закладка клеточной оболочки, возникающая в процессе цитокинеза.

*По мере расширения кольца везикулы направляются по микротрубочкам к краям растущей клеточной пластинки.

ФРАГМОСОМА. От греч. phragmos – *перегородка* и soma – *тело*. Слой цитоплазмы, пересекающий разделяющуюся центральную вакуоль. Во фрагмосоме возникает митотическое веретено, а в последующем закладывается новая клеточная стенка.

ФРИГАНА. От греч. fryganos – *хвост*. Растительное сообщество из низкорослых колючих полукустарников и многолетних трав. Фригана является характерным растительным сообществом для Средиземноморья и Малой Азии.

ФРОНДОЗНЫЕ СОЦВЕТИЯ. От лат. frondosus (frondis) – *богатый листьями*, *зеленью*, *облиственная ветвь*. Облиственные соцветия (например, у фуксии).

ФУЗАРИОЗЫ. Заболевания многих культурных растений, в частности, хлебных злаков, льна и хлопка, вызываемые *Fusarium** – паразитическими формами несовершенных грибов порядка гифомицетов (*Hyphomycetales*)**.

*От лат. fusa (fusus) – *распростёртый*, *растянувшийся*, *широко лежащий*.

**В этом порядке много и сапрофитных форм, широко распространённых в почве.

ФУКОИДЫ. От лат. fucus – *род морских бурых водорослей* и греч. eidos – *сходство*. Бурые морские водоросли. Фукоиды накапливают большие количества йода.

ФУНИКУЛУС. От лат. funiculus* (funis) – *верёвочка*. Плодоножка (семяножка), через которую плод связан с родительским растением. Через фуникулус в плод поступают метаболиты. Место прикрепления фуникулуса к стенке завязи называется *плацентой*, а место прикрепления к семенному зачатку – *рубчиком*.

*Ср.: *фуникулёр* – подвесная канатная дорога.

ФУРКИ. От лат. furca (furcula) – *двузубые вилы*, *рогатка*, *клешни*. Формы раздвоения, разветвления стебля. Например, при усиленном росте происходит образование многорядных *фуркатных* форм ячменя.

ХАЗМОФИТЫ. От англ. chasm – *расселина*, *разрыв*, *бездна*, *пропасть* и греч. phyton – *растение*. Растения, произрастающие в трещинах скал.

ХАЛАЗА. От греч. chalaza – *узелок*, *бугорок*. Базальная часть семяпочки, переходящая в семяножку и закрепляющая семяпочку на плаценте.

ХАЛАЗОГАМИЯ. От греч. chalaza – *узелок*, *бугорок* и gamos – *брак*. Врастание (проникновение при оплодотворении) пыльцевой трубки в семяпочку (в семязачаток) через ткани её базальной

части (халазу). Халазогамия встречается у берёзовых и ореховых. Синоним – *базигамия*.

ХАМЕФИТЫ. От греч. chamai – *на земле* и phyton – *растение*. Карликовые растения, у которых почки возобновления расположены на высоте ниже 50 см, что обеспечивает им укрытие под снегом зимой, в густых зарослях злаков, в саванне или под покровом растительных остатков в сухой сезон в тропическом поясе. К хамефитам относятся как деревянистые формы (например, черника, вереск), так и травянистые (капуста, барвинок).

ХАРЫ. От лат. chara – *вид корнеплода*. Одно- или многоклеточные «корневые» клубеньки, образующиеся на ризоидах и погружённых в грунт (или ил) участках «стеблей» у харовых водорослей, которые после периода зимнего покоя прорастают в новые растения.

ХАРОФИТЫ. От лат. chara – *вид корнеплода*, *а также дикая капуста* (полевой тмин) и греч. phyton – *растение*. Растения, у которых на ризоидах формируются корневые клубеньки – *хары* – органы вегетативного размножения.

ХАРОВЫЕ ВОДОРОСЛИ (Charales). Лучицы – зелёные многоклеточные водоросли пресных и солоноватых водоёмов, похожие на миниатюрные деревья или, точнее, хвощи (т.е. водоросли, имеющие сложное строение). У них есть образования, по форме и функциям напоминающие корни, листья, стебли и семена высших растений, но анатомически не имеющие ничего общего с этими органами. Отличительной особенностью харовых водорослей является также наличие многоклеточных половых органов (у других водорослей они состоят из одной клетки). Синоним – *хара* (Chara).

ХЕМИКРИПТОФИТЫ (гемикриптофиты). От греч. hemi – *полу*, kryptos – *скрытый* и phyton – *растение*. Растения, скрытые наполовину. У них зимующие почки находятся на уровне земли и окружены розеткой постоянных листьев (одуванчик, маргаритка) или защитными чешуйками (крапива *Urtica dioica*).

ХИЛУМ. От лат. hilum – *безделица*, *малость*, *пустяк*, *рубчик*. 1. Ворота органа. 2. Выемка, вырезка. 3. В ботанике – рубчик семени; место выхода пыльцевой трубки. 4. Ядро крахмального зерна (центр инициации крахмалообразования в амилопластах, видимый в световой микроскоп). Разрастаясь путём аппозиции (аппозиционный рост, создающий слоистую ультраструктуру), крахмальное зерно заполняет весь амилопласт и в конце концов его размеры начинают превышать исходные размеры амилопласта (см. **Амилопласты**).

ХИЛУС. От позднелат. chylus < chylos – *сок*. 1. В ботанике – млечный сок. Хилоз (англ. chylosis) – образование млечного сока. 2. В физиологии – содержимое лимфатических сосудов брыжейки.

ХИРОПТЕРОФИЛЫ. От греч. chiron – *рука*, pteron – *крыло* и phileo – *люблю*. Растения, опыляемые летучими мышами (рукокрылыми).

ХЛАМИДОМОНАДЫ. От греч. chlamys – *накидка* и monados – *единица*. Одноклеточные зелёные водоросли (порядок вольвоксовых, класс равножгутиковых), ядра которых содержат гаплоидный набор хромосом. Диплоидны только зиготы, возникающие в результате изогамного (в большинстве случаев) полового процесса. Гаметы, несущие по два жгутика, образуются в материнской клетке в большом количестве (до 32–64 штук) и копулируют, как правило, только тогда, когда происходят из различных материнских клеток. Такой процесс называется *гетероталлизмом*.

ХЛАМИДОСПОРЫ. От греч. chlamys – *накидка* и spora – *семя*. Диплоидные споры с толстостенными оболочками, образующиеся при фрагментации мицелия (гиф) у грибов подкласса фрагмобазидиомицетов (к ним, например, относятся грибы порядка головнёвых (*Ustilaginales*)). Обеспечивают бесполое размножение. Поэтому их называют также спорами вегетативного происхождения. Из хламидоспор развиваются базидии, а на базидиях гаплоидные базидиальные споры, различающиеся физиологически (плюс и минус базидиоспоры) (см. также **Артроспоры**, **Базидии** и **Оидии**).

ХЛОРЕНХИМА. От греч. chloros – *зеленовато-жёлтый* и enchyma – *наполняющее*. Зелёная паренхима (хлорофиллоносная ткань). Ассимиляционная паренхима, клетки которой содержат многочисленные хлоропласты (зелёная паренхима, обеспечивающая реакции фотосинтеза). Хлоренхима в основном представлена только в освещённых частях растений.

ХЛОРОПЛАСТЫ. От греч. chlöros – *зеленовато-жёлтый* и plastos – *оформленный* (plastës – *образующий, формирующий*). Органоиды растительных клеток, содержащие хлорофиллы и каротиноиды (каротины и ксантофиллы) и обеспечивающие процессы фотосинтеза. Синтезируют самостоятельно около сотни белков, входящих в состав тилакоидов и собственных рибосом. В настоящее время считается, что хлоропласты произошли от цианобактерий (см. также **Лейкопласты** и **Хромопласты**, а также **Каротиноиды** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**). Синоним – *пластиды*.

ХЛОРОФИЛЛ. От греч. chloros – *зеленовато-жёлтый* и phyllon – *лист*. Зелёный пигмент растений – главный химический элемент фотосинтетической системы.

ХОЛОБАЗИДИЯ. От греч. holos – *целый* и basidion – *небольшое основание*, *фундамент*. Органы полового спороношения у базидиальных грибов, имеющие булавовидную форму и одноклеточное строение (одна булавовидная клетка) (см. **Базидии**).

ХОРОГАМИЯ. От греч. choros – *место* и gamos – *брак*. Слияние освобождённых из мате-

ринского растения *изогамных*, *анизогамных* или *оогамных* гамет (см. **Ангиогамия**).

ХРОМОПЛАСТЫ. От греч. choma – *цвет* и plastos – *оформленный*. Видоизменённые красно-жёлтые хлоропласты, в которых отсутствует внутренняя мембранная система и хлорофилл. Относят к дегенеративным, сенильным формам пластид. Цвет обусловлен *каротиноидами* (пигментами красного, оранжевого и жёлтого цвета), растворёнными в каплях жира, называемых *пластоглобулами* (см. **Каротиноиды** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

«ЦВЕТУХА», «ЦВЕТУШНОСТЬ». Термин, обозначающий аномальный путь развития двулетних растений, когда они ускоренно проходят весь жизненный цикл (цветут и образуют семена) за первый год жизни. «Цветуха» характерна для таких культур, как свёкла, редька, редис, брюква (обычно в таких случаях овощеводы говорят: «ушли в стрелку»).

ЦЕДРА. От итал. cedro < лат. citrus – *лимонное дерево*. Наружный окрашенный в жёлтый или жёлто-оранжевый цвет слой кожуры цитрусовых плодов. Содержит эфирные масла.

ЦЕНОБИЙ. От греч. koinobios – *живущий совместно*. Синкарпный сухой плод, возникающий из двух плодолистиков, распадающийся на четыре *эремы* (см. **Эремы**). Ценобий характерен для таких растений, как болотниковые, бурачниковые, губоцветные, вербеновые.

ЦЕНОБЛАСТИЧЕСКИЙ. От греч. koinos – *общий* и blast – *росток*. Термин обозначает многоклеточное тело, состоящее из одинаковых клеток (клеток одинаковых по происхождению и функциям), образующих таллом.

ЦЕНОКАРПИЙ. От греч. koinos – *общий* и karpos – *плод*. Тип гинецея, в котором происходит сращивание боковых стенок соседних плодолистиков с образованием общей завязи (гнезда завязи). При этом столбики отдельных плодолистиков могут оставаться свободными или также срастаются. В зависимости от степени срастания различают три типа ценокарпного гинецея*: *синкарпный*, *паракарпный* и *лизикарпный*.

*Этот тип гинецея считается эволюционно прогрессивным.

ЦЕНОЦИТНЫЙ. От греч. koinos – *общий* и kytos – *клетка*. Например, *ценоцитной* структурой является восьмиядерный зародышевый мешок.

ЦЕЦИДИИ. От лат. cecidi (cado) – *падать, погибать*. Патологические образования в тканях растений – наросты (например, на корнях, листьях), образующиеся под влиянием телергонов-цецидогенов, продуцируемых насекомыми и клещами (*цецидозоями*) (см. **Цецидозои** в разделе **«Зоология»**). Синоним – *галлы* (см. **Галлы**).

ЦЕЦИДОГЕНЫ. От лат. cecidi (cado) – *падать*, *погибать* и греч. genan – *порождать*. Вещества телергоны, продуцируемые некоторыми насекомыми и клещами, вызывающие образование в тканях растений характерных наростов, называемых *галлами*, или *цецидиями*.

ЦИАТИЙ. От лат. cyatium – *бокальчик*. Тип соцветия у молочайных растений.

ЦИМОЗНЫЕ СОЦВЕТИЯ. От англ. cymose < греч. kyma – *волна, волнение* и -osis – *состояние*. Соцветия, при развитии которых апикальные меристемы на вершине каждой оси образуют цветки. У многолетних растений соцветия отмирают после того, как на них созреют плоды. Синонимы: *симподиальные соцветия*, *полузонтичные*.

ЦИМОИДЫ. От греч. kyma – *волна*, *волнение* и eidos – *сходство*. Сложные соцветия, ветвящиеся *симподиально*, с плохо выраженной главной осью. Верхушечный рост у них ограничен, потому что на апексе главной оси рано образуются цветки. В зависимости от числа осей различают три типа цимоидов: *монохазий*, *дихазий* и *плейохазий*. Синонимы: *верхоцветные* или *закрытые* соцветия.

ЦИНАРОДИЙ. От лат. cynarrhodium < cinara (cynara) – *артишок* (греч. axinara). Многоорешковый (сборный) плод розы и некоторых других растений. В цинародии отдельные орешки располагаются на внутренней поверхности разросшегося кувшинковидного цветоложа.

ЦИТОКИНИНЫ. От греч. kytos – *клетка* и (kine)ma – *движение*. Фитогормоны, стимулирующие клеточное деление (необходимы, как и *гиббереллины*, на стадии развития гипокотиля (зародышевого стебелька)). С химической точки зрения – производные *аденина*.

ШЛЕЙДЕН, МАТТИАС ЯКОБ (Schleiden, Matthias Jakob) (1804–1881). Немецкий ботаник. Родился 5 апреля 1804 г. в Гамбурге. Изучал право в Гейдельберге, ботанику и медицину в университетах Гёттингена, Берлина и Йены. Профессор ботаники Йенского университета (1839–1862), с 1863 – профессор антропологии Дерптского университета (Тарту). Основное направление научных исследований – цитология и физиология растений.

ШТАМБ. От нем. Stamm (лат. stem) – *ствол*. Часть ствола дерева от почвы до первого ветвления.

ЭВТРОФЫ. От греч. приставки eu – *хороший* (истинный, настоящий) и trophe – *питание*. Растения, требовательные к плодородию почвы, например растения чернозёмных степей, а также эвтрофных (низинных) болот.

ЭДИФИКАТОРЫ. От лат. aedificator – *строитель*, *зодчий*. Растения двух-трёх основных видов в данном сообществе, определяющие весь его строй, особенности сообщества. Другими словами, растения, создающие внутреннюю биотическую среду фитоценоза. Например, в тёмнохвойных лесах эдификаторами являются ель и пихта, а в светлых – сосна (см. также **Ассектаторы**).

ЭКЗАРХНЫЙ. От греч. exarchos – *наместник*. Экзархный способ развития корневой ксилемы и флоэмы, когда их первичные элементы (протоксилема и протофлоэма) закладываются ближе к перициклу, а зрелые элементы (метаксилема и метафлоэма) оказываются ближе к центру (центростремительно).

ЭКЗИНА. От лат. extinus – *внешний*. Наружный слой оболочки пыльцевых зёрен семенных растений или у спор (экзоспорий). Отличается своеобразным наружным рельефом; покрыта скульптурными элементами в форме бородавок, шипов и нескульптурными участками, получившими название «негативная сетка». Пыльца у некоторых семейств и родов растений характеризуется специфическими рельефными особенностями экзины. Например, у злаков экзина бородавчатая, а у крестоцветных (*Cruciferae*) с так называемой «негативной сеткой» (см. также **Апертуры** и **Интина**).

ЭКЗОКАРПИЙ. От греч. exo – *вне* и karpos – *плод*. Наружный (покровный) слой у сочных плодов, обычно плотный и кожистый (см. также **Мезокарпий** и **Эндокарпий**).

ЭКЗОСПОРИЙ. От греч. exo – *вне* и spora – *спора*. Наружная оболочка споры. Синоним – *экзина*.

ЭКСПАНСИН. От лат. expansio – *расширение* и protein – *белок*. Белок, ослабляющий связи между целлюлозными компонентами клеточной стенки у растений путём разрыва водородных связей, что позволяет стенке растягиваться (см**. Ауксины**).

ЭКСТРАКСИЛЯРНЫЕ ВОЛОКНА. От лат. extra – *сверх* и греч. xylon – *древесина*. Волокна, обеспечивающие механическую прочность и находящиеся за пределами ксилемы. Синонимы: *лубяные волокна*, *флоэмные волокна* (могут находиться и вне флоэмы, например, гиподермальная склеренхима стебля злаков, имеющая паренхимное происхождение).

ЭКСПЛЕРЕНТЫ. От лат. ex-plere < ex-pleo – *заполнять*, *наполнять*, *занимать*. Виды в растительном мире, занимающие место, после исчезновения видов-виолентов. Образно их называют «шакалами растительного мира». К ним, например, относятся берёза и осина (на всех лесных вырубках первой всегда появляется осина) (см. **Виоленты**).

ЭКСТЕНСИН. От лат. extensus – *растянутый*, *обширный* и prote(in) – *белок*. Коллагеноподобный белок (гликопротеид с высоким содержанием оксипролина и олигосахаридными боковыми цепями из арабинозы), участвующий в образовании первичной оболочки растительных клеток (матрикса).

ЭКСЦИПУЛ. От лат. excipula – *сосуд*, *водоём*. Наружный слой стенки плодового тела (апотеция) у лишайников. Образован несколькими слоями плотно прилегающих друг к другу гиф, формирующих валик, окружающий со всех сторон диск плодового тела. У *лецидеевых* лишайников *эксципул* образован только плотно прилегающими друг к другу тёмноокрашенными гифами и не содержит водорослей (см. **Апотеций**). Синоним – *эксципулум*.

ЭКТОМИКОРИЗА. От греч. ektos – *снаружи*, mykes – *гриб* и rhiza – *корень*. Иначе: *эктотрофная* микориза, где греч. trophe – *питание*. Микориза, в которой гифы гриба чехлом опутывают корни, образуя гифовую мантию. При этом гифы распространяются в корне только по межклетникам, не проникая в клетки (см. **Эндомикориза**).

ЭЛАЙОСОМЫ (олеосомы). От греч. elaion (лат. oleum) – *масло* и soma – *тело*. Выросты, состоящие из паренхимных клеток, содержащих масла со сладковатым запахом, на кожуре семян у некоторых растений (мирмекохоров), распространяемых муравьями. Маслосодержащие выросты привлекают муравьёв, которые, поедая их, оставляют семена нетронутыми. Такие семена имеют примула (первоцвет), фиалка, молочай, джеферсония и др. Синоним – *курункулы*.

ЭЛАТЕРЫ. От лат. elaterit – *ископаемый каучук*. Специальные приспособления – «пружинки», закрученные вокруг спор (встречаются у печёночных мхов, клинолистных, или хвощовых). Возникают из *эписпория* – наружной (третьей) оболочки спор, клетки которой трансформируются в две ленты, спирально закрученные вокруг споры. Элатеры способствуют перемешиванию спор и их выталкиванию после раскрытия коробочки.

ЭМБРИОФИТЫ. От греч. embryon – *зародыш* и phyton – *растение*. Название всех высших растений, имеющих в онтогенезе зародышы (см. также **Кормофиты**).

ЭМЕРГЕНЦЫ. От нем. emergenz – *выбивающийся* < лат. emergo – *выплывать*, *появляться*. Выросты эпидермиса и более глубоко лежащих тканей на поверхности растений, имеющие различную форму (см. **Нектарники-эмергенцы**).

ЭНАЦИИ. От лат. e-natus < e-nascor – *вырастать*, *возникать*. 1. Выросты поверхностных слоев стебля, представляющие собой мелкие листочки шиловидной или конической формы у псилофитовых (*Asteroxylon*, *Hornea*, *Rhynia*). 2. Чешуйки на черешках листьев у некоторых папоротников. Энации относятся к *филлоидам* (см. **Филлоиды**).

ЭНДОДЕРМА. От греч. endon – *внутри* и derma – *кожа*. Внутренний слой клеток в стеблях и корнях растений, окружающий все внутренние ткани и отделяющий их от первичной коры.

ЭНДОЗООХОРИЯ. От греч. endon – *внутри*, zoon – *животное*, choreo – *продвигаюсь* и -ia – *условия*. Весьма эффективный способ распространения съедобных семян и плодов многих цветковых растений с помётом животных. При этом семена, проходя через желудочно-кишечный тракт, не только не перевариваются, но и активируются, приобретая всхожесть. Как правило, эндозоохорные расте-

ния имеют плоды или соплодия с яркой окраской и сильным ароматом, а поедаемые отдельно семена у них имеют сочную *саркотесту* или развитый *аррилус* (см. **Ариллус** и **Саркотеста**). Для эндозоохории наиболее значимы птицы, особенно если речь идёт о распространении семян на дальние расстояния. Для распространения семян важны также грызуны, обезьяны и рукокрылые.

ЭНДОКАРПИЙ. От греч. endon – *внутри* и karpos – *плод*. Внутренний слой у сочных плодов (внутренний слой околоплодника). Иногда он очень твёрдый, например, у абрикоса, вишни, сливы (см. также **Мезокарпий** и **Экзокарпий**).

ЭНДОЛИТНЫЕ ЛИШАЙНИКИ. От греч. endon – *внутри* и lithos – *камень*. Накипные лишайники с частичным поружением в субстрат, для которых субстратом служит камень. При этом лишайники, поселяющиеся на поверхности камня, называются *эпилитными* (где греч. epi – *сверху*, *над*).

ЭНДОМИКОРИЗА. От греч. endon – *внутри*, mykes – *гриб* и rhiza – *корень*. Иначе: *эндотрофная* микориза, где греч. trophe – *питание*. Микориза, в которой гифы внедряются через кору в паренхимные клетки корня. Такой тип микоризы характерен для большинства покрытосеменных растений.

ЭНДОСПЕРМ. От греч. endon – *внутри* и sperma – *семя*. Запасающая ткань в семенах растений. У разных растений такими веществами могут быть нерастворимые полисахариды (крахмал, инулин), белки и масла в различных соотношениях, а также другие вещества, например, алкалоиды. В зависимости от этого различают крахмалистые, белковые и масличные семена. Раньше эндосперм называли «белком». У большинства покрытосеменных растений клетки эндосперма имеют *триплоидный* набор хромосом. У некоторых видов лилейных эндосперм имеет *пентаплоидный* набор, а у растений семейства перечных наблюдается даже пятнадцатикратное увеличение числа хромосом в клетках эндосперма.

ЭНДОСПОРА. От греч. endon – *внутри* и spora – *семя*, *посев*. Спора, образующаяся внутри клетки.

ЭНДОСПОРИЙ. От греч. endon – *внутри* и spora – *семя*, *посев*. Внутренняя оболочка споры. Синоним – *интина*.

ЭНДОФЛЕОИДНЫЕ ЛИШАЙНИКИ. От греч. endon – *внутри*, лат. fleo – *плакать*, *струить капли* и греч. eidos – *сходство* (внешний). Накипные лишайники с частичным или полным погружением таллома в субстрат, для которых субстратом служит кора деревьев. Лишайники, поселяющиеся на поверхности коры деревьев, называются *эпифлеоидными* (где греч. epi – *на*, *над*, *сверху*).

ЭНТОМОФИЛИЯ. От греч. entomon – *насекомое* и phileo – *люблю*. Эволюционная приспособленность растений к перекрёстному опылению при участии насекомых.

ЭНТОМОФИЛЫ. От греч. entomon – *насекомое* и phileo – *люблю*. Насекомоопыляемые растения. Энтомофильные цветки, как правило, ярко окрашены, всегда выделяют нектар и имеют приятный запах, выделяя летучие эфирные масла (иногда растения энтомофилы имеют дурной запах). Пыльца у энтомофилов часто крупная, клейкая и с неровной поверхностью, что облегчает её захват и перенос.

ЭПИГЕАЛЬНЫЙ. От греч. epi – *на*, *над*, *сверху* и ge (geo) – *земля*. Название надземного типа прорастания семян. Подземный тип прорастания – *гипогеальный*.

ЭПИБЛАСТ. От греч. epi – *на*, *над*, *сверху* и blastos – *росток*. Чешуевидный вырост на наружной стороне зародыша. Характерен для многих злаков.

ЭПИБЛЕМА. От греч. epiblema – *покрытие*, *покрывало*. 1. Ткань, покрывающая корни растений, по мере роста которых замещающаяся *экзодермой*. 2. Волосконосный одноклеточный слой корня, способный к всасыванию влаги и питательных веществ из почвы. Первичная барьерная корневая ткань, отличающаяся недолговечностью. Постоянно образуется вблизи конуса нарастания из клеток *дерматогена*. Синоним – *ризодерма* (см. **Трихобласты** и **Ризодерма**).

ЭПИДЕРМИС (ботанический). От греч. epi – *на*, *над*, *сверху* и derma – *кожа*. Наружная покровная ткань высших растений (кожица).

ЭПИЗООХОРИЯ. От греч. epi – *на*, *над*, *сверху*, zoon – *животное*, choreo – *продвигаюсь* и -ia – *условия*. Способ распространения так называемых *адаптированных диаспор* (плодов, плодиков, соплодий) некоторых цветковых растений, основанный на наличии различных прицепок, крючков (лопух, череда) и липучек (клейких веществ). Таким приспособлением обладают семена бешеного огурца, которые покрыты клейкой слизью.

ЭПИКОТИЛЬ. От греч. epi – *на*, *над*, *сверху* и kotyle – *углубление*. Часть стебля в зародыше или проростке, находящаяся между семядолями и первым листьями (см. **Гипокотиль**). Синоним – *надсемядольное колено*.

ЭПИТЕКА. От греч. epi – *на*, *над*, *сверху* и theka (лат. theca) – *хранилище*, *вместилище*, *кладовая*. Большая створка оболочки (коробочки) диатомовых водорослей. Представляет собой пропитанную кремнезёмом (окременелую) пектиновую оболочку. Меньшая створка коробочки называется *гипотекой*.

ЭПИТЕМА. От англ. epithem < греч. epi – *на*, *над*, *сверху*, thele – *сосок* и merystos – *делящийся*. Группы бесцветных живых клеток с тонкими стенками, образующие *гидатоды* (см. **Гидатоды**).

ЭПИФИЛЛЫ. От греч. epi – *на, над*, *сверху* и phyllon – *лист*. Растения, поселяющиеся только на листьях других растений, в отличие от эпифитов.

Среди эпифиллов чаще встречаются водоросли, мхи и реже – цветковые растения.

ЭПИФИТЫ. От греч. epi – *на*, *над*, *сверху* и phyton – *растение*. Автотрофные растения, не имеющие связи с почвой (на севере это мхи и лишайники). Большинство эпифитов – это тропические растения (орхидеи), поселяющиеся на стволах и ветвях других растений и использующие их только в качестве опоры. Поэтому истинные эпифиты не относятся к паразитам.

ЭПИФРАГМА. От греч. epi – *на*, *над*, *сверху* и phragmos – *перегородка*. Тонкая эластичная плёнка, накрывающая урночку – часть коробочки у зелёных мхов, таких как «кукушкин лён» (*Polytrichum commune*).

ЭРГАСТИЧЕСКИЕ ВЕЩЕСТВА. От греч. ergatikos – *трудовой*, *трудолюбивый*. Общее название всех включений в протопласт (запасных веществ или веществ-отбросов).

ЭРЕМЫ. От лат. eremus < греч. erema – *пустынный*, *безлюдный* (eremita – *отшельник*). Односеменные части сухого синкарпного плода (см. **Ценобий**).

ЭТАЛИИ. От греч. aithalos – *сажа*, *копоть*. Форма плодовых тел у некоторых видов слизевиков. Представляет собой объединение отдельных спорангиев в более крупные образования, покрытые общей оболочкой, внутри которой содержатся споры и нити *капиллиция* (см. **Капиллиций**).

ЭТИОЛИРОВАННЫЕ РАСТЕНИЯ. От фр. etioler – *делать хилым*. Растения, выросшие в темноте. При прорастании семян, пока побеги (проростки) находятся под землёй, они остаются *этиолированными*. Синоним – растения, подвергшиеся *этиолированию*, *этиоляции*.

ЭТИОПЛАСТЫ. От фр. etioler – *делать хилым* и plastos – *оформленный*. Пластиды, сформированные в темноте, не имеющие тилакоидов и содержащие в мембранных пузырьках (результат деградации тилакоидов) *протохлорофилл*. На свету этиопласт становится хлоропластом (например, позеленение проростков картофеля).

ЭУТЕРОФИТЫ. От греч. приставки eu – *хороший* (истинный, настоящий), лат. terra – *земля* и греч. phyton – *растение*. Однолетние растения (см. также **Яровые растения**).

ЭФЕДРА. Хвойник, род растений семейства эфедровых. Вечнозеленые кустарники (до 8 м высоты) или полукустарники (до 90 см). Листья видоизменены в чешуевидные или нитевидные. Соцветия в виде колоска. Плод – съедобная сочная сахаристая ложноягода красного цвета, содержащая витамин С. Некоторые виды этого растения (например, эфедра хвощевая, эфедра средняя и кузьмичева трава) содержат алкалоид эфедрин.

ЭФЕМЕРОИДЫ. От греч. ephemeros – *однодневный* и eidos – *сходство*. *Многолетние* клубневые, корневищные или луковичные растения, имеющие короткий период вегетации. Обладают сходной с эфемерами биологией развития, откуда и получили своё название (см. **Эфемеры**). Например, к эфемероидам относят безвременники (*Colchicum*), крокусы (*Crocus*), тюльпаны (*Tulipa*).

ЭФЕМЕРЫ. От греч. ephemeros – *однодневный*. Растения, адаптированные к ограниченному водному режиму и использующие для вегетации короткий период весны и начала лета. Обычно это обитатели засушливых районов, жизненный цикл которых завершается за 3–6 недель. За кратковременность существования эти растения и получили своё название. Примерами эфемеров могут быть *веснянка* (*Erophila verna**) и некоторые вероники (*Veronica verna**, *Veronica praecox***).

*От лат. verno – *становиться весенним*, *оживать с весной*.

**От лат. praecox – *скороспелый*, *ранний*.

ЭФЕМЕРОФИТЫ. От греч. ephemeros – *однодневный* и phyton – *растение*. Растения пустынных районов, появляющиеся только после случайных дождей.

ЭЦИДИИ. От лат. aecidium < греч. ekia – *повреждение*. Органы конидиального спороношения у грибов, представителей некоторых порядков (аскомицетов и ржавчинных). У ржавчинных грибов представляют собой вместилища спор в виде урночек, раструбы которых погружёны в мезофилл листа растений-хозяев, располагающихся с нижней стороны в виде крупных пятен ржавого цвета (см. также **Пикнидии**).

ЭЦИДИОСПОРЫ. От греч. ekia – *повреждение* и spora – *семя*. Дикарионные споры, образующиеся в эцидиях (см. **Эцидии**). Зрелая эцидия заполнена дикарионными (двуядерными) гифами, отчленяющими эцидиоспоры. Эцидиоспоры, попадая на листья злаков, прорастают, давая дикарионный мицелий, который, проникая в мезофилл листа, образует двуядерные споры, носящие название *уредоспор* (см. **Уредоспоры**).

ЯДОВИТЫЕ РАСТЕНИЯ. Растения, содержащие специфические вещества, способные при определенной экспозиции (дозе и длительности воздействия) вызывать болезнь или смерть человека или других животных. В растительном мире существуют тысячи ядовитых веществ, которые обычно делят в зависимости от их химической природы на несколько групп. Например, выделяют алкалоиды, гликозиды, фитотоксины, фотосенсибилизирующие пигменты, сапонины, минеральные яды и др. Их можно также классифицировать по клинической картине отравления.

ЯРОВИЗАЦИЯ*. Биологический феномен благодаря которому растения начинают цвести или ускоряют цветение после длительного пребывания в условиях холода (низких температур). Яровизация связана с так называемой «вегетативной памятью», что угроза холода уже мино-

вала. Это характерно для многих однолетних и двулетних растений умеренного климата**. Считается, что у многолетних видов растений память о зиме каждый год стирается, чтобы не препятствовать ежегодному цветению. Синоним – *вериализация*.

*В древнеславянском Пантеоне существовало божество, пробуждающее природу и связанное с богом Солнца (Ярилой, Яровитом). Словом Яр также обозначалась весна, её наступление. Скорее всего, это происходит от славянского корня «яръ» – *свет*, *сила*. От слова Ярило возникло и однокоренное слово *яровой* (*яровые*). Зерновые культуры, высеваемые весной, «под солнце», называются *яровыми (весенними)*.

Память растения о зимнем холоде записывается в эпигенетической структуре хроматина в локусах генов *Flowering Locus C* (FLC) и *Frigida* (FRI) (см. **Флориген).

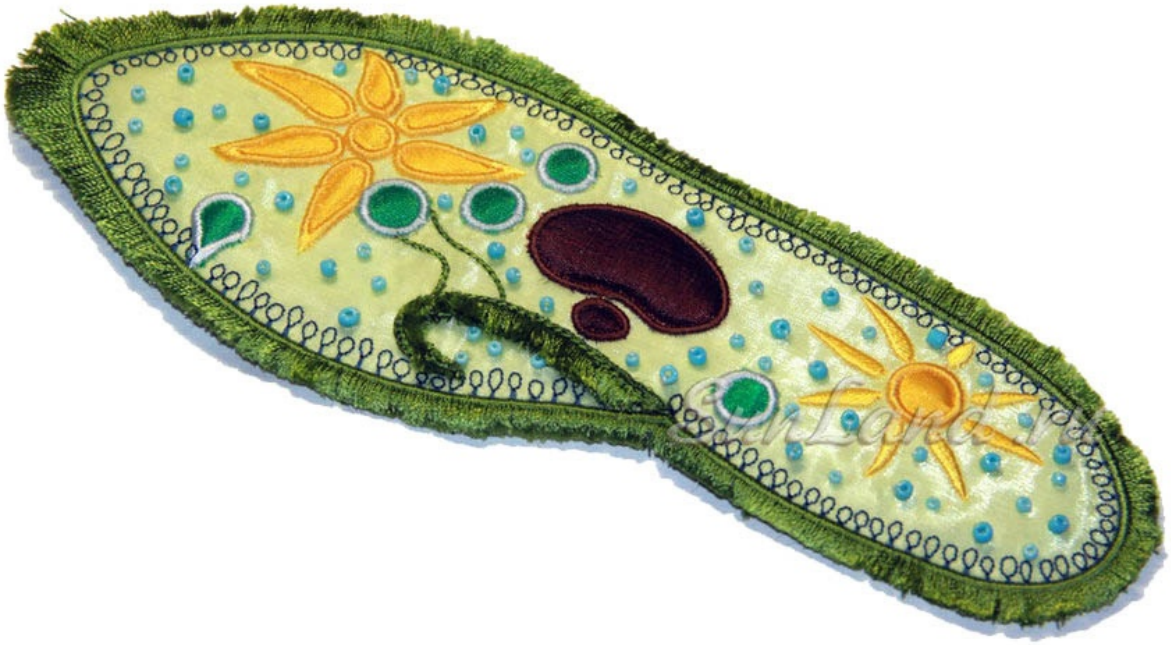
ЯРОВЫЕ РАСТЕНИЯ. Однолетние растения*, вегетационный период которых завершается за одно лето или заканчивается осенью.

*Яровизация многолетних растений пока ещё мало изучена.

Красота живого – это не только то, что мы видим невооруженным глазом. Невидимый для нас микро- и наномир, лежащий за пределами способностей наших глаз, не менее (если не более) красив в своей основе, поскольку красота – это неотъемлемая составляющая часть внутренней организации всего живого от тканей и клеток до макромолекул и их комплексов.

ЗООЛОГИЯ

Мир – это книга, написанная непонятным нам языком.
Задача науки – разгадать этот язык.



АБОРАЛЬНЫЙ. От лат. ab – *от* и фр. oral < лат. os (oris) – *рот*. Расположенный с противоположной от ротового отверстия стороны. Например, аборальный скелет*, аборальный отдел желудка или аборальные скелетные известковые пластинки у иглокожих (морских звёзд).

*Основу аборального скелета составляют многочисленные мелкие пластинки, образующие общую скелетную сеть.

АВИКУЛЯРИИ. От лат. avicula – *птичка*. Специализированные особи в колонии мшанок из группы *Ectoprocta*, похожие на голову птицы, в связи с чем, и возникло название.

АДАМБУЛАКРАЛЬНЫЙ. От лат. ad – *при*, *к* и «амбулакральный». Скелетные пластинки в области ротового отверстия у морских звёзд, располагающиеся между амбулакральными пластинами.

АДАМСИЯ*. Одиночный коралловый полип, живущий в симбиозе с раком-отшельником (см. **Актиния**).

*По имени открывателя.

АДОЛЕСКАРИИ. От лат. adolesco – *подрастаю*, *увеличиваюсь* (англ. adolescent – *юношеский*). Последняя личиночная стадия у некоторых трематод*, развивающаяся из *церкарии*, вышедшей из промежуточного хозяина (моллюска) и инцистирующейся на водорослях, прибрежной траве (см. **Церкария** и **Цистогония**). Адолескария, попавшая с водой или пищей в тело окончательного хозяина (собаки, кошки, копытных, человека), развивается во взрослого червя.

*Например, у печёночной двуустки.

АДОРАЛЬНЫЙ. От лат. ad – *при*, *к* и фр. oral < лат. os, oris – *рот*. Например, *адоральные* скелетные пластинки – парные боковые ротовые пластинки (щитки) у офиур.

АКАНТАРИИ. От греч. akanthos – *колючка*. Радиолярии. Класс простейших подтипа саркодовых (морские планктонные формы; обычные размеры 0,1–0,3 мм). Имеют минеральный скелет в виде 10 диаметральных игл, расположенных в разных плоскостях, в которых аккумулируют стронций в форме сульфата ($SrSO_4$), и длинные псевдоподии (аксоподии), обеспечивающие парение в толще воды. Отличаются огромным числом хромосом, у некоторых видов их число достигает 1 000–1 600.

АКАНТОЗОИДЫ. От греч. akanthos – *колючка*, zoon – *животное* и eidos – *сходство*. Одна из форм гидрантов (особей), внешне похожих на колючку, развивающихся на одном столоне у гидроидных полипов. Представляет собой пример полиморфизма, проявляющегося в пределах генетически однородной популяции (см. также **Дактилозоиды** и **Трофозоиды**).

АКАНТОСТЕГА (Acanthostega). От греч. akantho – *шип* и stege – *крыша*. Полурыба-полуживотное**,** вымершее 360 млн лет назад, имевшее восьмипалые конечности, позволявшие *акантостеге* передвигаться (ходить!) по мелководью. Представляет собой переходный вариант от плавника рыбы к пятипалой конечности наземных животных. Возможно, у акантостеги впервые заработали *хеджхог* гены (см. соответствующую статью).

АКАРИФОРМНЫЕ КЛЕЩИ. От греч. akari – *клещ* и лат. forma – *наружный внешний вид*. Отряд высших клещей, тело которых делится на *протеросому* и *гистеросому* (см. соответствующие статьи). Включает семейства и надсемейства амбарных, волосяных, водяных, галловых, панцирных, паутинных, перьевых, чесоточных и других клещей.

АКРОМЕЛАНИЗМ. От греч. akron – *вершина*, *конечность* и melas – *чёрный*. Характер окраски у животного, при которой наряду со светлой шкурой наблюдаются тёмные кончики лап, ушей, хвоста и носа. Такая окраска ушей характерна, например, для камышового кота *каракала*.

АКСИАЛЬНЫЙ КОМПЛЕКС. От лат. axialis < axis – *ось*. Осевой комплекс органов у иглокожих (морских звёзд), включающий ряд анатомических структур, проходящих вертикально между оральной и аборальной сторонами тела. К таким структурам относятся каменистый канал с мадрепоровой пластинкой, осевые синусы (левый и правый*) и половой синус с половым тяжом (половым столоном**) (см. **Мадрепоровая пластинка**).

*В ходе онтогенеза образуются из правого и левого передних отделов целома *личинки-бипиннарии* (см. **Бипиннария**).

**От лат. stolo (stolonis) – *корневой побег*.

АКСОСТИЛЬ. От греч. axon – *ось* и stylos – *палочка* (заострённая). Опорный элемент (осевая палочка) – нить, идущая через всё тело от переднего конца к заднему концу, у паразитических представителей класса Zoo*mastigina**. Играет роль органа прикрепления к кишечному эпителию хозяина (см. также **Лямблии**).

*Буквально: животное, имеющее бичи.

АКТИНИЯ. От греч. aktinos (aktis) – *луч*. Одиночный коралловый полип (реже встречаются колониальные формы). Некоторые формы живут в симбиозе с раками-отшельниками (см. **Адамсия**).

АКТИНОТРОХА. От греч. aktinos (aktis) – *луч* и trochos – *колесо*. Свободноплавающая (пелагическая) личинка *форонид**, претерпевающая сложный метаморфоз (см. также **Трохофора**).

*Наиболее примитивные из щупальцевых (морских донных трубчатых животных, несущих лофофоры).

АКТИНУЛА. От греч. aktinula – лучик < aktina (aktis) – *луч*. Полипообразная, способная к ползанию и плаванию, покрытая ресничками личинка некоторых гидроидов (например, *книдарий* из отрядов *лептолид* или *трахилид*). Актинула трахилид развивается из планулы, а затем превра-

щается в медузу. У паразитических трахимедуз актинула способна размножаться почкованием.

АМБУЛАКРАЛЬНАЯ СИСТЕМА. От лат. ambulacrum – *хождение*. Особая система целомических каналов, заполненных жидкостью, схожей с морской водой, в теле иглокожих (морских звёзд, офиур). Жидкость амбулакральной системы обеспечивает передвижение морских звёзд по дну (скорость движения звезды около 8 см/мин).

АМБУЛАКРАЛЬНЫЙ. От лат. ambulacrum – *хождение*. 1. Относящийся к амбулакральной системе полостей и каналов, способствующих передвижению иглокожих и транспорту внутри тела газов (например, амбулакральная ножка). 2. Такое же название носят и скелетные структуры, например, амбулакральные (или *оральные*) известковые пластинки – двухрядные скелетные образования, расположенные в лучах у морских звёзд (прикрывают сверху амбулакральную борозду). Кнаружи от этих пластинок в каждом луче по обеим сторонам располагаются *адамбулакральные* пластинки. К этим пластинкам прикрепляются иглы. 3. Амбулакральная бороздка (*амбулакр*) у иглокожих. Ещё один пример – *амбулакральное ротовое щупальце* у офиур. 4. Ходильная (амбулакральная) нога у насекомых и их личинок.

АМЁБЫ. От греч. amoibo – *изменчивая*. Одноклеточные организмы – самые примитивные простейшие, меняющие форму тела (англ. disguises – *обманчивая внешность*) (организмы с амёбоидным поведением). Размножаются только бесполом путём. Синоним – *протеус* (proteus).

Интересно отметить, что в ядре *Amoibo dubia* содержится в 200 раз больше ДНК, чем в клетках человека. А гигантские клетки амёбы *Chaos chaos* содержат множество ядер, чем и решают проблему ядерно-плазменных отношений.

АМПУЛЫ ЛОРЕНЦИНИ*. Специализированные детекторы (электрорецепторы), благодаря которым акулы и родственные им виды ощущают чрезвычайно слабые электрические поля, генерируемые другими животными.

*Название дано по имени итальянского анатома Стефано Лоренцини, описавшего у акул в 1678 г. поры, которые усеивают переднюю часть их головы.

АМФИБИИ. От фр. amphibie < греч. amphibios – *живущий повсюду*. Земноводные – животные воды и суши.

АМФИПОДЫ. От греч. amphi – *вокруг*, *около*, *с обеих сторон* и podos (pus) – *нога*. Отряд широко распространённых ракообразных, носящих второе название – рачки-*бокоплавы*.

АМФИПОРИН. От греч. amphi – *вокруг*, *около*, *с обеих сторон* и poros – *отверстие*. Прогаптон, содержащийся в хоботке у немертин рода *Amphiporus* (от которых и получил своё название), а также у представителей родов *Lineus** и *Drepaporus*. Амфипорин обладает ганглиоблокирующим никотиноподобным действием (см. также **Немертин** и **Прогаптоны** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

*Например, *Lineus longissimus*, длина которых достигает 30 м при ширине около 10 мм.

АМФИСТОМЫ. От греч. amphi – *с обеих сторон* и stoma – *рот*. Название паразитических червей-трематод (сосальщиков).

АМФИЦЕЛЬНЫЕ ПОЗВОНКИ. От греч. amphi – *с обеих сторон* и koilos – *полость* («целом»). Позвонки, имеющие двояковогнутое тело (торцевые поверхности вогнуты). Такие позвонки характерны для осевого скелета рыб, а также низших хвостатых и безногих амфибий (см. **Опистоцельные позвонки** и **Процельные позвонки**).

АНГИОСТОМЫ. От греч. angeion – *сосуд* и stoma – *рот*. Название круглых червей.

АНКИЛОСТОМИДЫ. От греч. ankylos – *кривой*, stoma – *рот* и eidos – *сходство*. Семейство круглых паразитических червей (нематод) отряда стронгилид. В сдвинутой на дорзальную сторону ротовой полости располагаются кутикулярные зубы, позволяющие паразиту прикрепляться к тканям хозяина (при паразитировании в кишечнике – к слизистой оболочке кишечника). У человека паразитируют *анкилостома* (*свайник* двенадцатиперстной кишки), а в почках и брюшной полости ярко-красный свайник-великан (самки достигают в длину 1 м). Синоним – *анкилостоматиды*.

Интересно отметить, что заражение анкилостомами подавляет развитие иммунологической реактивности в слизистой оболочке кишечника (см. **Целиакия** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**).

АННЕЛИДЫ. От лат. annellus (anellus) – *колечко* и греч. eidos – *сходство*. Черви-кольчецы (олигохеты и полихеты). У кольчатых червей впервые возникает кровеносная система замкнутого типа. Её возникновение связывают с появлением вторичной полости тела – *целома* (см. **Целом** в разделе **«Эмбриология и гистология»**).

АНТЕННАЛЬНЫЙ. От лат. antenna (antemna) – *рея* (рей), *райна*. Принадлежащий антеннам, или находящийся вблизи антенн. Например, антеннальные выделительные железы у ракообразных, выводные каналы которых открываются вблизи антенн. Из-за характерного зеленоватого цвета их называют также «зелёные железы».

АНТЕННУЛЫ. От лат. antennula – *маленькая рея* < antenna – *рея*, *райна*. Первая пара членистых придатков головы у ракообразных, служащих органами чувств (осязания и хеморецепции). У высших ракообразных антеннулы имеют ветвистую форму (делятся на 2–3 ветви). У веслоногих раков антеннулы приспособлены для плавания, а у усоногих раков – для прикрепления к субстрату.

АНТЕННЫ. От лат. antenna – *рея* (рей), *райна**. Вторая пара членистых подвижных придатков головы у членистоногих (исключая паукообраз-

ных) (первая пара – антеннулы). У большинства ракообразных и насекомых служат органами чувств (несут множество *сенсилл* разного назначения) (см. **Сенсиллы**). Могут служить приспособлениями для захвата добычи, удержания самки при спаривании (у самцов веслоногих), сорбции пузырьков воздуха (у жуков-водолюбов) или органами движения (у ветвистоусых).

*Морской термин, означающий поперечную балку на мачте, к которой крепится прямой парус.

АНТЕПЕДИС. От лат. antepedis (antepes) – буквально *передняя нога*, где ante – *перед*, *впереди* (в смысле пространства) и pedis (pes) – *нога*, *ступня*, *копыто*. Передняя нога.

АПОДЕМА. От греч. apo – *над*, *за*, *с* и dema – *свёрток*, *пачка*, *пакет*. Длинная тонкая и прочная пластинка в виде внутреннего выроста хитинного покрова, к которой одним концом прикрепляется мышца, расположенная и прикреплённая другим концом в другом сегменте (отделе) тела у членистоногих (животных с экзоскелетом).

АППЕНДИКУЛЯРИИ. От лат. appendicula – *небольшое прибавление* < appendix – *привесок*, *придаток*. Свободно плавающие морские животные из подтипа оболочников (*туникат*), сохраняющие в течение всей жизни хорду и образующие вокруг тела вместо туники студенистый «домик» («футляр»). Аппендикулярии могут покидать свой «домик» и быстро (за 1 час) отстраивать другой.

АППЕНДИКУЛЯРИЙ. От лат. appendicula – *небольшое прибавление*. Кожный эпителий туникат (аппендикулярий), образующий наружу студенистый прозрачный «футляр».

АПТЕРИИ. От греч. pterux – *перо* и a – начальная часть слова со значением отрицания. Оголённые или прикрытые только пухом участки кожи летающих птиц (см. **Птерилии**). Предполагается, что наличие *аптерий*, свободных жёстких очинов перьев*, придаёт коже летающих птиц определённую подвижность (эластичность). У нелетающих птиц, например пингвинов, *аптерий* нет, и вся кожа покрыта мелкими упругими пёрышками, создающими хорошую термозащиту.

*Нижняя часть пера, которая заострялась (очинялась, подрезалась наискосок) перочинным ножом. В эпоху, когда писали гусиными перьями.

АРИСТОТЕЛЕВ ФОНАРЬ*. Название, данное очень сложному жевательному (челюстному) аппарату морских ежей. В общем виде состоит из 25 известковых пластин, соединённых между собой связками и мышцами. Основу аппарата составляют пять долотовидных** пирамидок (челюстей), каждая из которых содержит внутри длинный зуб***, свободно перемещающийся вдоль оси пирамидки по специальному жёлобу. Пирамидки связаны между собой сложной системой известковых пластин, называемых скобки, дужки, эпифизы, объединённых в единую функциональную систему. Весь Аристотелев фонарь подвижно соединён с ушками панциря, получившими название *аурикулы* (см. **Аурикулы**).

*Древнегреческий учёный Аристотель (384–322 до н.э.) впервые описал эту анатомическую структуру и сравнил её форму с греческим светильником.

**Столярный и плотницкий инструмент для долбления древесины (долбило). Хирургический инструмент для долбления кости.

***Оральный конец зуба легко соскабливает с поверхности подводных камней водоросли и другую мелкую живность.

АРТРОБРАНХИЙ. От греч. arthron – *сустав* и лат., образованного от греч. branchiae (branchiarum) – *жабры*. Анатомическая жаберная структура ходильных ног и ногочелюстей у ракообразных, например, у речного рака *Astacus astacus* (см. **Подобранхия**).

АРТРОПОДИН. От греч. arthron – *сустав*, podos (pes) – *нога* и prote(in) – *белок*. Белок протокутикулы – компонент экзоскелета членистоногих, связанный с хитином. Ещё один компонент кутикулы членистоногих – белок *резилин*, повышающий её эластичность.

АРХИНЕФРИЧЕСКИЙ ПРОТОК. От греч. archi (arche) – *начало* и nephros – *почка*. Общий выводной проток в наиболее просто устроенных туловищных почках у личинок миксин (круглоротых). Его также называют *мезонефрическим* протоком или, по эмбриологическому происхождению, *протонефрическим** протоком. Кроме того, этот проток называют по имени автора, впервые описавшего его, *вольфовым* протоком (*ductus Wolfi*) (см. **Голонефрос**, **Мезонефрос** и **Опистонефрос**).

*От греч. protos – *первый* и nephros – *почка*.

АРХИПАЛЛИУМ. От греч. arche – *начало* и лат. pallium – *плащ головного мозга* (анатомическая структура – настоящий *мозговой свод*, возникающий у земноводных).

АСЦИДИИ. От греч. askidion – *мешочек*. Оболочники – класс морских животных подтипа хордовых (*туникат*, или *урохордовых*), имеющих во взрослом состоянии мешковидное тело (длиной от 0,1 до 30 см), одетое в студенистую или хрящевидную тунику (мантию). Нижним концом тела прикрепляются ко дну, а на верхнем конце располагаются ротовое отверстие и клоакальный сифон.

Интересно отметить, что асцидии способны накапливать ванадий.

АТРИАПОР. От лат. atrium – *преддверие* и греч. poros – *проход*, *отверстие*. Отверстие у ланцетника, через которое выводятся из тела (из атриальной полости) половые продукты (созревшие гаметы).

АТРИУМ (атриальная полость). От лат. atrium* – *преддверие*. 1. Околожаберная полость у полухордовых (оболочников) и низших хордовых (ланцетника). У асцидий – пространство между

мантией и глоткой; в неё также открывается анальное отверстие. 2. В анатомии – *предсердие*.

*Первая комната при входе в дом или закрытый внутренний дворик в древнеримском жилище.

АУРИКУЛЫ. От лат. auricula – *ушной хрящ*, *ушная раковина*. Ушки, соединяющие сложный жевательный аппарат с панцирем у морских ежей (см. также **Аристотелев фонарь**).

АУТОСПИТИНГ. От греч. autos – *сам* и англ. spitting – *плевание*. Гигиеническая процедура у животных, например, ежей, которые вылизывают свои иголки, предварительно съев что-либо очень «пахучее» (от розмарина до чужих фекалий). Таким образом, возможно, они маскируют свой запах (дезодорируют себя).

АУТОТОМИЯ. От греч. autos – *сам* и tome – *разрезаю* (temnein – *резать*, *рассекать*). Самокалечение животных во избежание гибели при нападении хищников.

БЕСШЕРСТНЫЕ (голые) МЫШИ (nude mices). Линия мышей с врождённой патологией тимуса (почти полное отсутствие тимуса), не способных к иммунным реакциям, обусловленным Т-лимфоцитами. Содержатся и разводятся только в гнотобиологических условиях и широко используются в экспериментах по трансплантации опухолей.

БИЛЬГАРЦИЯ*. Паразитический тропический червь – трематода-сосальщик (*Bilharzia*, из рода *Shistosoma*), вызывающий инвазии человека и животных. Его личинки, живущие в воде, способны проникать через кожу и поселяться в мелких кровеносных сосудах человека, при этом они повреждают кишечник, печень и мочевой пузырь. Заболевание, вызываемое бильгарцией, называется *бильгарциоз* и относится к *шистосомозам*.

*От имени английского врача Томаса Бильгарца (Th. Bilgarz).

БИССУСОВАЯ ЖЕЛЕЗА. От греч. byssos – *тонкая пряжа*, *хлопок**. Специальный орган двустворчатых моллюсков (например, жемчужниц), находящийся в «ноге» и вырабатывающий *биссус* – прочный волокнистый белковый материал**, с помощью которого происходит прикрепление моллюска к субстрату.

*У работников хлопковой промышленности описано профессиональное заболевание лёгких *биссиноз*, развивающееся при длительном вдыхании хлопковой пыли.

**По молекулярной структуре *биссус* близок к *конхиолину* и *фиброину* шёлка членистоногих, а длина нитей у моллюсков рода *Pinna* может достигать 20 см.

БИПИННАРИЯ. От лат. bi (bis) – *двойной*, *дважды* и pinna – *перо*, *плавник*. Свободноплавающая личинка морских звёзд, имеющая два мерцательных шнура и образующаяся из *диплеурулы*. В процессе развития превращается в следующую личиночную форму – *брахиолярию* (см. **Диплеурула**, **Брахиолярия** и **Аксиальный комплекс**).

БЛАСТОСТИЛЬ. От греч. blastos – *росток* и stylos – *столб, опора*. Видоизменённый полип у колониальных гидроидов, на котором формируются почкозачатки полового поколения, представленного медузами.

БОМБИКОЛ. От лат. bombyx – *шелкопряд** и ol – *спирт*. Пахучее вещество (половой аттрактант) самок тутового шелкопряда (см. **Эпагоны** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**). С химической точки зрения, представляет собой первичный ненасыщенный алифатический спирт (гексадекадиен-10,12-ол-1).

*Тутовый шелкопряд *Bombyx mori*.

БРАХИОЛЯРИЯ. От лат. brachiolum – *ручка* < brachium – *рука*. Личинка морских звёзд. Имеет специальные органы прикрепления – своеобразные «ручки», с помощью которых удерживается на субстрате в процессе превращения в молодую звезду (см. также **Бипиннария**).

БРАХИОПОДЫ. От греч. brachion – *рука* и podos – *нога*. Класс морских беспозвоночных.

БРОНХИОСТЕГИТЫ. От греч. bronchos – *горло*, *трахея*, stege – *крыша*. Внутренние дыхательные органы у крабов. Бронхиостегит образует обширную дыхательную полость, внутренняя стенка которой у пальмового краба, лазающего по деревьям, обильно снабжена кровеносными сосудами и функционально играет роль лёгких.

БУККАЛЬНЫЙ. От лат. bucca – *щека*. Анатомический термин, обозначающий передний отдел тела у кольчецов. У многощетинковых кольчецов передняя кишка начинается *буккальным* отделом, мускулистые стенки которого имеют выраженные складки. За счёт складок изменяется длина переднего отдела кишечника (при поглощении пищи этот отдел вместе с глоткой выдаётся вперёд). У брюхоногих и головоногих моллюсков в вегетативной нервной системе имеются *буккальные ганглии*.

БУЛЬБУСЫ. От лат. bulbus – *луковица*, *клубень*. Расширения кишки у паразитических нематод (аскарид).

ВАРРОАТОЗ. Заболевание пчёл, вызываемое паразитическим клещом *варроа*, взрослые самки которого питаются гемолимфой пчёл. При этом клещи активно подавляют иммунную систему хозяина и могут переносить вирусные инфекции.

ВЕЛУМ. От лат. velum – *парусина*, *покрывало*, *завеса*, *занавес*. Наружная складка, окружающая полость зонтика у гидромедуз. Синоним – *парус*.

«ВЕНОЗНЫЕ СЕРДЦА». Анатомические образования у *головоногих моллюсков* – пульсирующие расширения стенок полых вен, располагающиеся в конечной их части (непосредственно перед жабрами), которые нагнетают кровь в жаберные сосуды. Играют роль дополнительных

сердец (см. «**Жаберные сердца**»). Интересно отметить, что у *двустворчатых моллюсков* в ходе эмбрионального развития сердце закладывается как парный орган и у некоторых примитивных форм (например, *Arca*) два сердца сохраняются у взрослых особей.

ВЕСТИБУЛУМ. От лат. vestibulum – площадка перед домом, вход, преддверие. Предротовая ямка (углубление перед цитостомом) у инфузорий. Синоним – *предротовая полость (перистом)*.

ВИБРИССЫ. От лат. vibrissae < vibrare – *дрожать*, *колебаться*, *колыхаться*. Длинные жёсткие чувствительные волосы у млекопитающих, расположенные пучками на нижней и верхней челюстях (усы у кошачьих) или у глаз, формирующие осязательную зону. Иногда *вибриссы* располагаются и на других частях тела, как, например, на лапах у сумчатых животных.

Лучшие кисточки для письма иероглифов китайцы издавна изготавливают из *вибриссов* крыс.

ВИОЛЕВАЯ (виоловая) ЖЕЛЕЗА. От лат. viola – *фиалка*. Железа, расположенная у лисиц под хвостом и выделяющая пахучий секрет (феромон), обладающий ароматом фиалки.

ВОРВАНЬ. Подкожный полужидкий жир у морских млекопитающих, не выходящих на сушу*, например, китов. Обеспечивает эффективную теплоизоляцию и может достигать значительной толщины (более 1 м у синего кита). У усатых китов ворвань, располагающаяся от морды до пупка, имеет складчатое строение, в результате чего способна к растягиванию при заборе китом очень больших объёмов воды (синий кит за один раз может набрать до 80 м^3 воды).

*По словарю В. . Даля *ворвань* – жидкий жир не только кита, но и белухи, тюленя, моржа и дельфина, а на Каспии также добывавшийся перегнойкою частиковой (чёрной) рыбы.

ГАЛЕА. От лат. galea – *шлем* (хохолок). В энтомологии – наружная жевательная лопасть максиллы.

ГАЛЛЮЦИНОГЕНИЯ. От лат. hallucinatio – *бред*, *видение* и греч. genan – *порождать*. Ископаемое существо, обнаруженное в сланцах Бёрджеса, у которого пять шипов на спинной стороне тела первоначально были приняты за 5 ног. Отсюда и возникло название.

ГАНОИДНЫЙ. От греч. ganos – *блестящий*, *глянцевый* (блеск) и eidos – *сходство*. Ганоидная чешуя – примитивная форма чешуи костных рыб, покрытая снаружи *ганоидином* (*ганоином*) – эмалеподобным веществом, похожим на дентин (см. **Ктеноидный** и **Циклоидный**).

ГАНОИДЫ (Ganoidei). От греч. ganos – *блестящий*, *глянцевый* и eidos – *сходство*. Рыбы с чешуёй в виде блестящих ромбиков, покрытых *ганоидином* (*ганоином*). Известны с палеозоя; некоторые виды дожили до наших дней, например, панцирные щуки (*Lepisosteiformes*).

ГАСТРОДЕРМА. От греч. gaster (gastros) – *желудок* и derma – *кожа*. Стенка тела у гидроидных полипов. У гидры состоит из клеток двух типов: пищеварительных и железистых.

ГАСТРОЗОИДЫ. От греч. gaster – *желудок*, zoon – *животное* и eidos – *сходство*. Специализированные кормящие полипы, характерные для полиморфных колоний гидроидных полипов.

ГАСТРОЛИТЫ. От греч. gaster – *желудок* и lytos – *камень*. Буквально: желудочные камни. Камни в мускульных желудках у некоторых современных видов птиц, которые они проглатывают для улучшения перетирания пищи и улучшения пищеварения. Считалось также, что гастролиты присутствовали в желудках травоядных динозавров, например, зауроподов, но последние исследования показывают, что эти животные, подобно современным носорогам, для эффективного усвоения пищи использовали микрофлору, населявшую их очень длинный кишечник.

ГЕКТОКОТИЛЬ. От греч. hekaton – *сто* (100) и kotyle – *присоска*. Специальное щупальце («рука») с присосками и концевой нитью, содержащее *сперматофор*, у самцов осьминогов и каракатиц*. Такая гектокотилизированная «рука» во время полового акта отрывается** и переносится в тело самки (мантийную полость). Перемещаясь в теле самки, щупальце вводит сперматофор в её половое отверстие (см. **Сперматофоры** в разделе «**Эмбриология и гистология**»).

*Все головоногие моллюски раздельнополые животные, иногда с выраженным половым диморфизмом, например, самец аргонавтов значительно меньше самки.

**Самцы некоторых видов кальмаров, теряя во время полового акта «половое щупальце», содержащее сперматофор, погибают. Воистину, жестокая любовь у кальмаров.

ГЕЛЬМИНТЫ. От греч. helminthos (helmins) – *червь* (англ. a worm). Кишечные паразитические черви (аскариды*, острицы, цепни). Синоним (в просторечии) – *глисты*.

*Старое название аскариды – *strunец*.

ГЕЛЬМИНТОЗ. От греч. helminthos, где helmins – *червь* и -osis – *состояние*. Заболевания, вызываемые гельминтами. *Глистная инвазия* – присутствие гельминтов в организме.

ГЕМОЛИМФА. От греч. haima – *кровь* и lympha – *чистая вода*. Кровь, смешанная с тканевой жидкостью, характерная для членистоногих животных и моллюсков, кровеносная система которых незамкнутого типа. У насекомых (у которых тканевый газообмен обеспечивается трахейной дыхательной системой) гемолимфа содержит мало дыхательного пигмента и часто бесцветна. Из форменных элементов в гемолинфе присутствуют только фагоциты.

ГЕМОЛИН. От «гемолимфа» и греч. prote(in) – *белок*. Индуцибельный белок (45 kDa), содержащий

4 иммуноглобулиноподобных домена *C*2 типа, относящийся к суперсемейству иммуноглобулинов, обнаруженный в *гемолимфе* личинок и куколок некоторых видов бабочек (в частности, *Hyalophora cecropia*). Формирует белковые комплексы на поверхности инфицирующих гемолимфу бактерий. Считается, что гемолин участвует в процессах распознавания патогенов при инфицировании насекомых. Синоним – *белок* P4.

ГЕМОЦЕЛЬ. От греч. haima – *кровь* и koiloma (kelia) – *полость* («целом»). Полость тела, в которую изливается кровь (гемолимфа) у членистоногих животных (насекомых), имеющих незамкнутую систему кровообращения.

ГИДАТИДА. От греч. hydatis – *водяной пузырёк*. 1. Общее название личиночной стадии цестод. 2. Пузырчатая структура, похожая на эхинококковую кисту.

ГИДРАНТЫ. От англ. hudranth – гидроидные полипы < греч. hydor – *вода*. Отдельные особи (организмы), образующие колонии гидроидных полипов (например, кораллов), для которых характерно чередование поколений полипов и медуз.

ГИДРОЗОИ. От греч. hydor – *вода* и zoon – *животное*. Кишечнополостные животные (гидры, полипы) (см. **Гидроиды**).

ГИДРОИДЫ (гидроидные полипы). От греч. hydor – *вода* и eidos – *сходство*. Подкласс кишечнополостных гидроподобных животных (гидрозоев). Объединяет как одиночные формы полипов и медуз, так и колонии полипов, состоящих из гидрантов. Большинство относится к колониальным морским организмам, для которых характерно чередование полового (медузы) и бесполого (полипы) поколений. Колонии гидроидов (кораллов) построены таким образом, что соседние гидранты соединены между собой полыми каналами (трубочками), получившими название *ценосарк* (см. **Ценосарк**). По своей форме и оседлости эти водные животные имитируют растения. К гидроидам относятся гидры, гидрокораллы, лептолиды, трахилиды и хондрофоры*. Синоним – *гидрозои*.

*Существует и другая классификация.

ГИМЕНОПТЕРЫ. От греч. hymen – *плёнка*, *кожица*, *покров* и pteron – *крыло*. Насекомые из отряда перепончатокрылых, к которому относятся пчёлы, осы, муравьи.

ГИМНОФИОНЫ. От лат. gymnophiona – *безногие земноводные*.

ГИПОДЕРМА. От греч. hypo – *снизу*, *под* и derma – *кожа*. Эпителий кожно-мускульного мешка стенки тела круглых червей, который у разных нематод может иметь клеточное строение (обычно на личиночной стадии развития) или единую цитоплазматическую массу (синцитий у взрослых особей). Гиподерма выделяет на поверхность вещества, образующие кутикулу (у аскариды кутикула состоит из 10 слоёв).

ГИПОСТОМ. От греч. hypo – *снизу*, *под* и stoma (stomatos) – *рот*. Ротовой конус, например, у стебельчатой гидры (*Hydra oligactis*), заканчивающийся ротовым отверстием.

ГИПУРАЛИИ. От греч. hypo – *под*, *ниже* и ura – *хвост*. Остистые отростки последних хвостовых позвонков у костистых рыб. Вместе с *уростилем* поддерживают кожистые лучи хвостового плавника (см. **Уростиль**).

ГИСТЕРОСОМА. От греч. hystera – *матка* и soma – *тело*. Сегмент тела акариформных клещей, включающий две задние пары ног и брюшко (см. **Акариформные клещи**).

ГЛАДИУС. От лат. gladius – *меч*. Узкая роговая пластинка, представляющая скелет кальмаров.

ГЛОБИФЕРНЫЙ. От лат. globus – *шар* и греч. phero – *несу*. В буквальном смысле, несущий шары, например, *глобиферные* педицеллярии скелета морского ежа.

ГЛОТТИС. От англ. glottis – *голосовая щель*. Клапан в шее у крокодила, препятствующий попаданию воды в лёгкие, когда животное находится под водой.

ГЛОХИДИЙ. От греч. gloche – *заострённый* и eidos – *сходство* (буквально: *наконечник стрелы*). Паразитическая личинка двустворчатых моллюсков, например, жемчужниц. Глохидии пресноводных жемчужниц (*Margaritifera*) обитают на жабрах лососевых рыб, выделяя особые пептиды и гликопротеиды, изменяющие жизненный цикл хозяев, в результате чего рыба после нереста не погибает, а остаётся жить в пресной воде (реке).

ГОЛОНЕФРОС. От греч. holos – *весь* и nephros – *почка*. Почка, имеющая в каждом сегменте тела канальцы (такие почки характерны для личинок миксин и безногих амфибий). Передний функционирующий отдел в таких почках называют *предпочкой*, или *пронефросом*. У взрослых миксин *пронефрос* редуцируется (см. **Опистонефрос** и **Мезонефрос**).

ГОЛЫЕ ЗЕМЛЕКОПЫ (Heterocephalus glaber). Млекопитающие отряда грызунов («крысокроты»), родом из Восточной Африки, обладающие рядом уникальных особенностей. Имеют удлинённое (10 см) розоватое, сплошь голое, морщинистое тело. Живут колониями (до 300 особей) под землёй, прокладывая непропорционально длинными и крепкими резцами ходы (способны прогрызать даже каменные породы). Голые землекопы способны жить при низком парциальном давлении кислорода (как рыбы), переносят отравление угарным газом (CO) и цианидами и, по-видимому, не чувствуют боли, которая для остальных животных играет, прежде всего, защитную, охранительную роль. При неблагоприятных условиях жизни способны переходить в анабиоз, с понижением температуры тела ниже критической для остальных впадающих в спячку теплокровных животных. Необычная для млекопитающих соци-

альная организация землекопов подобна организации общественных насекомых (пчёл, муравьёв, термитов). Колонией управляет репродуктивно активная самка-королева, контролирующая размножение других особей (выделяет особые феромоны). Но наиболее интересны две другие особенности голого землекопа – сверхвысокая для животного такого мелкого размера продолжительность жизни (до 30 лет и даже более) без признаков старения и полное отсутствие опухолевых заболеваний. Установлено, что у голого землекопа повышенный уровень теломеразной активности и высокое содержание двух белков – ингибиторов циклин-зависимых киназ – p16 и p27, ответственных за подавление пролиферативной активности клеток (показано, что пролиферативная активность фибробластов голого землекопа в культуре снижена). В 2011 г. был расшифрован геном голого землекопа.

ГОНОПОДИИ. От греч. gone – *семя*, podus – *нога* и eidos – *сходство*. Специализированные копулятивные органы у некоторых видов рыб (как у живородящих, так и икромётных), обеспечивающие внутреннее оплодотворение. Другими словами, гоноподии – органы, облегчающие процесс оплодотворения самки. В простейшем виде представлены анальной *папиллой*, как, например, у бычков подкаменщиков. У акул и скатов гоноподий развивается из видоизменённых внутренних лучей брюшных плавников (см. **Птеригоподии**). У самцов некоторых видов костистых рыб весьма сложный* гоноподий представляет собой видоизменённые лучи анального плавника, как, например, у гуппи (*Lebistes reticulatus*). У рыбок из отряда *Phallostethiformes*** совокупительный аппарат расположен на горле самца и является производным первой пары рёбер и частей плечевого пояса. Синоним – *приапиум*.

*Иногда даже подвижный, как у живородящих карпозубых. У самцов рыбки *Horaichthys setnai* Kulkarni из отряда *Cyprinodontiformes* функция гоноподия заключается в подвешивании сперматофора к половому отверстию самки.

**Особенность рыбок отражена в их названии, произведённом от греч. phallos – *фалл* (символ плодородия), steti – *ставить* и лат. forma – *внешнее очертание*.

ГРЕГАРИНЫ. От лат. gregarius – *пасущий стадо* < grego – *собирать в кучу*, *стадо*. Отряд простейших (класс споровиков), паразитирующих на оболочниках, кольчецах и насекомых (паразиты кишечника и полости тела). Тело многих грегарин расчленено на отделы – *протомерит*, несущий *эпимерит*, и *дейтомерит*, содержащий ядро (см. соответствующие статьи).

ГУАНИНОВЫЕ КЛЕТКИ. Специальные *выделительные клетки*, располагающиеся в виде скоплений в печени у пауков и накапливающие в цитоплазме в виде гранул гуанин. Эти гранулы постепенно выходят в полость печёночных протоков и по ним попадают в кишечник, а затем выводятся из организма. Гуанин выделяют также и нефроциты пауков.

ГУБЕРНАКУЛУМ. От лат. gubernaculum – *руль*, *кормило*. Хитиновый орган копулятивного аппарата у некоторых видов гельминтов.

ГУСЕНИЦА. Личинка бабочки*. Истинные гусеницы характеризуются наличием не более 5 пар брюшных ног, чем отличаются от ложных гусениц – личинок перепончатокрылых, у которых может быть 6–8 пар ног. Происхождение названия связано со словом *заусеница* – кожица, задравшаяся около ногтя, или металлическая заусеница (острый шип) на заготовке. Слово выводят из родственного слова *ус, усы* (устаревшее слово *усен*), поскольку *заусеница* похожа на толстый волос (ус). При замене буквы *з* на *г* и возникло слово *гусеница*, т.е. мохнатая, волосатая, хотя среди гусениц встречаются и абсолютно голые создания.

*Кишечнику гусениц бабочек свойственная сильно щелочная среда (pH выше 9), что позволяет применять для борьбы с ними бактерию *Bacillus thuringensis*, образующую белковый токсин, растворяющийся только в щелочной среде кишечника гусениц и не действующий на других насекомых.

ДАКТИЛОЗОИДЫ. От греч. daktilos – *палец*, zoon – *животное* и eidos – *сходство*. Одна из форм гидрантов (особей), напоминающих по внешнему виду палец, развивающихся на одном столоне у гидроидных полипов. Представляет собой пример полиморфизма, проявляющегося в пределах генетически однородной популяции (см. также **Акантозоиды** и **Трофозоиды**).

ДАФНИИ. От лат. Daphne (Дафна) – собственное имя нимфы, дочери речного бога Пенея, превращённой в лавр. Название рода планктонных ветвистоусых рачков, длиной 1–3 мм, населяющих стоячие пресноводные водоёмы. В летнее время размножаются только партеногенетически; карликовые самцы появляются осенью из неоплодотворённых яиц при понижении температуры и укорочении светового дня (т.е. определение пола у дафний средовое). Для дафний характерны *цикломорфоз* и *половой диморфизм*. Расшифровка генома *Daphnia pulex* показала наличие значительного числа генов (~31 тыс., при скромных абсолютных размерах генома в 200 млн нуклеотидных пар), из которых почти треть не имеет известных аналогов. К удивлению биологов, у дафний обнаружены гены, кодирующие нейротрофины, что говорит о сложности их нервной системы (см. **Нейротрофины** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**). Синоним – «*водяные блохи*».

ДЕЙТОМЕРИТ. От греч. deuteros – *второй* и meros – часть. Задний отдел тела у грегарин (см. **Грегарины**).

ДЕКСИОТРОПНЫЕ РАКОВИНЫ. От лат. dexter – *правый* и tropos – *поворот*. Раковины мол-

люсков с правовращающим направлением спирали. Такие раковины характерны для большинства улиток.

ДЕМЕРСАЛЬНЫЙ. От лат. demersus – *опускание*, *погружение*. Например, демерсальная икра – донная икра (икра, опускающаяся на дно).

ДИГЕННЫЙ. От греч. di (dis) – *два* и genos – *происхождение*. Характеризующийся дигенезом. Паразит, имеющий (сменяющий) двух хозяев, как, например, дигенные *трематоды* (см. **Трематоды** и **Гетероксенный**).

ДИСПАРЛУР. От лат. dys – *нарушение*, *затруднение* и англ. parlour – *гостиная*, *приёмная*. Естественный эпагон самок непарного шелкопряда (цис-7,8-эпокси-2-метил-октадекан). Одна самка вырабатывает около 0,1 мкг диспарлура и этого количества феромона достаточно, чтобы привлечь около миллиона самцов (см. **Феромоны** и **Эпагоны** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

ДИПЛЕУРУЛА. От греч. di – *двойной*, *дважды* и pleurula – *бочёк* < pleura – *сторона*, *бок*. Пелагическая личинка иглокожих (морских звёзд) и кишечнодышащих, имеющая двустороннюю симметрию. Развитие *диплеурулы* у иглокожих приводит к формированию следующих личиночных стадий: у морских звёзд – *брахиолярий*; у морских ежей – *эхиноплутеусов*; у офиур – *офиоплутеусов* и у голотурий – *долиолярий*. Наконец, у кишечнодышащих – *торнарий* (см. **Плутеус**, **Бипиннария**, **Брахиолярия**, **Долиолярия**, **Торнария**, **Офиоплутеус** и **Эхиноплутеус**).

ДИССЕПИМЕНТ. От лат. dissepio (dissaepio) – *разгораживать*, *отделять* и mento – *с той целью*. Перегородка (септа), разгораживающая сегменты тела у кольчецов.

«**ЖАБЕРНЫЕ СЕРДЦА».** Образное название расширенных участков *приносящих жаберных артерий* у ланцетника. Эти участки сосудов способны ритмически сокращаться и проталкивать кровь в жабры.

ЖИРОВОЕ ТЕЛО. Анатомическое образование, свойственное только насекомым и многоножкам. Представляет собой объёмистую рыхлую ткань, формирующую тяжи и пласты, главным образом в брюшке насекомого. Выполняет функции запасного депо питательных веществ и депо, накапливающего ненужные организму продукты обмена. У некоторых насекомых (например, у чёрного таракана) в центре жирового тела находятся крупные клетки, содержащие симбиотические бактерии.

ЗООНИТЫ. От англ. zoonite. 1. Сегмент тела членистого животного. 2. Брюшные щитки члеников (или сами членики) у кониринхов*.

*Класс первичнополостных червей, тело которых длиной 0,2–1 мм расчленено на 13 сегментов, включая голову с шипами, шею и 11 зонитов.

ЗООИДЫ. От греч. zoon – *животное* и eidos – *сходство*. 1. Отдельные особи у колониальных животных, занимающие определённое место и выполняющие важные для всей колонии специальные функции. Например, у *сифонофор*, имеющих вид единой особи, все функции распределены между отдельными видами зооидов, образующих вместе колонию.

2. Бесполые одиночные клетки у простейших – продукты *шизогонии* (см. **Шизогония** в разделе **«Эмбриология и гистология»**).

ЗОЭА (зоеа). От греч. zoe – *жизнь*. Пелагическая личиночная стадия высших ракообразных (десятиногих ракообразных, например, креветок), напоминающая взрослого циклопа, но отличающаяся от него слабым развитием придатков. У креветок в процессе развития зоэа переходит в стадию *мизидной* личинки, а у других десятиногих в декаподитную стадию, похожую по строению на взрослого рака. У речных раков стадия зоэа проходит в яйце. Аналог *науплиуса* циклопов (см. **Науплиус**).

ИНФУЗОРИЯ. От лат. infuses – *раствор* < fusus < fundo, одно из значений слова – *рассеивать*, *разбивать*. Простейшее одноклеточное животное – представитель класса *Ciliata***, имеющие органы передвижения реснички. Тело инфузорий покрыто оболочкой, пронизанной мельчайшими порами, через которые выходят многочисленные ресничкки (у *Paramecium caudatum* их число равно 2 500). Клетки инфузорий содержат два ядра – *макронуклеус* (вегетативное полиплоидное ядро) и *микронуклеус* (генеративное диплоидное ядро). Инфузории отличаются от других эукариотов структурой *теломер* (см. **Теломеры** в разделе **«Клеточная биология»**) и варьированием генетического кода, который *однозначен* у всех остальных организмов. Кроме того, геном инфузорий распределён на тысячах мелких хромосом и имеет ярко выраженную избыточность. Оплодотворение у инфузорий происходит путём *конъюгации*. Размножаются как половым, так и бесполым путём. При бесполом размножении клетка инфузории делится на две дочерние клетки, и такой процесс может наблюдаться на протяжении многих поколений. При половом процессе происходит конъюгация двух особей, в результате которой они обмениваются своими гаплоидными микронуклеусами. Полученный при обмене микронуклеус сливается со вторым гаплоидным ядром и таким образом восстанавливается исходный диплоидный набор хромосом. Считается, что инфузории являются живыми реликтами, возможно, произошедшими непосредственно от Лука (см. **Протозои** и **Лука** в разделе **«Общая биология и экология»**).

*Исследуя настой сена, Антони ван Левенгук обнаружил подвижные микроорганизмы, которые и назвал инфузориями.

**От англ. cilia < лат. cilium – *ресничка*, *жгутик*.

ИХТИОДОРУЛИТЫ. От греч. ichthys – *рыба*, dory – *копьё* и lithos – *камень*. Особые костные образования (костные шипы), поддерживающие плавники у химеровых и акуловых рыб. У акантод (колючезубых) – класс вымерших рыб, ихтиодорулиты выступали перед всеми плавниками, кроме хвостового.

КАБУТКУЛЬ. Шкурки овец с шерстью голубоватой окраски, возникшей в результате мутации. Название означает «*голубой цветок*».

КАНТАРИДЫ. От греч. kantharos – *жук*. Жуки-нарывники из семейства *Meloidae*. Другое распространённое название «шпанские мушки», спиртовая вытяжка которых со времён римского императора Августа (31 г. до н.э. – 14 г. н.э.) и до наших дней используется как сильный *афродизиак**. Неизвестно, почему возникла путаница в названии, но в сексологии оно осталось до сих пор. Жуки-нарывники, вырабатывают ядовитый амнион *кантаридин* – вещество, сильно раздражающее слизистые оболочки, применение которого опасно для здоровья (см. также **Кантаридин** в разделе «**Биохимия и молекулярная биология**»).

*Афродизиаки – средства, усиливающие половое чувство.

КАПИБАРА (Hydrochoerus). Самый крупный грызун на планете, ведущий полуводный образ жизни и обитающий в Южной и Центральной Америке (взрослые особи набирают массу до 65 кг). Между пальцами имеет неполные перепонки. Держатся семьями или стадами и питаются растительной пищей*, в то же время для них характерна постоянная копрофагия. Капибары не спят, а дремлют между почти не прекращающимися приёмами пищи. Самки рожают один раз в год от 2 до 8 детёнышей. У самцов – отцов семейства на носу располагается пахучая железа в виде шишки, с помощью которой они метят свою территорию. Синоним – *водосвинка*.

**Капибара* – «господин травы», название дано индейцами за то, что грызун поедает большое количество прибрежной и водной растительности.

КАРАКУЛЬ. Название шкурок овец, означающее «*чёрный цветок*». Получают от ягнят.

КАРАПАКС. От лат. carapax, где caro – *мясо* и pax – *мир*, *покой*. 1. Спинной щит панциря современных черепах (см. **Пластрон**). 2. Головогрудной щит (панцирь) у ракообразных (например, у речного рака), в котором утрачена сегментация. У некоторых видов может разрастаться настолько, что образует своеобразную раковину, полностью закрывающую тело животного. Черепахи удивляют своей внешней несуразностью, но титул эволюционных триумфаторов, безусловно, принадлежит им.

КАСТЫ. От порт. casta – *поколение* (лат. caste – *чисто*, *непорочно*). Морфологически и функционально различающиеся группы особей у общественных животных (полиморфизм и полиэтизм), живущих большими семьями, например, у муравьёв. Синоним – *стазы*.

«Из чего твой панцирь, черепаха?» –
Я спросил и получил ответ:
«Он из мной накопленного страха;
Ничего прочнее в мире нет».

Лев Халиф

КЛИПЕОЛАБРУМ. От лат. clipeus – *круглый медный щит* и labrum – *губа*, *край*. Верхняя губа у ногохвосток (*Collembola*).

КЛИПЕУС. От лат. clipeus – *круглый медный щит* (clipeatus – *вооружённый щитом*). Комплексный зачаток зародышевых придатков на премандибулярном сегменте у первичнобескрылых насекомых (*Apterigota*), в частности у ногохвосток (*Collembola*).

КЛОАКА. От лат. cloaca – *коллектор*, *собиратель** (англ. a sewer) < (cluere – *чистить*, *ополаскивать*) – *сточный канал для нечистот*. Расширенный нижний отдел кишечника у птиц и однопроходных позвоночных животных – общий мешок, в который открываются мочевыводящие пути и прямая кишка. В эмбриологии – расширенный каудальный (хвостовой) конец кишки зародыша, в который открываются протоки первичной почки и *аллантоиса* (зародышевого мочевого мешка) (см. **Аллантоис** в разделе «**Эмбриология** и **гистология**»). Клоакальные анатомические образования присутствуют и у некоторых беспозвоночных (например, тараканов). Синоним – *афедрон**.

*От греч. afedron – *клоака*.

КНИДАРИИ (Cnidaria). От греч. knide – *морская крапива* (род полипа) (лат. urtica). Буквальное название «стрекающие». Тип кишечнополостных животных, преимущественно морских. Представлены одиночными или колониальными организмами, часто со сменой двух жизненных форм – свободно плавающей медузы и прикреплённого полипа. В то же время гидры и коралловые полипы утратили форму медуз, а отдельные виды гидроидных и сцифоидных полипов не имеют поколения полипов. Для книдарий характерно наличие стрекательных клеток*, расположенных как в эктодерме, так и энтодерме, и формирующих стрекательные капсулы – *нематоцисты*, или *книдобласты*.

*От «стрекало», соответствует лат. stimulus – *остроконечная палка*, которой погоняли животных (побуждение, стимул).

КНИДОБЛАСТЫ. От греч. knide – *морская крапива* и blast – *росток* (клетка). Специализированные стрекательные клетки кишечнополостных животных, например, гидры, способные выбрасывать содержащую яд зазубренную нить. Эта нить спирально свёрнута и находится под большим напряжением в контейнере с крышечкой, получившем название *книдоцист*. При прикосновении к

крышечке нить выбрасывается, поражая жертву, но остаётся связанной с книдобластом с помощью нитчатой спиральной структуры, называемой *лассо* (см. **Книдоцист**). Синоним – *нематоцисты*.

КНИДОЦИЛЬ. От греч. knide – *морская крапива* и новолат. cilia – *реснички*. Ресничная структура, расположенная в верхней части книдобласта.

КНИДОЦИСТ. От греч. knide – *морская крапива* и kystis (лат. cysta) – *пузырь*. Очень сложная по форме специальная внутриклеточная структура, представленная спирально свёрнутой нитью, формирующаяся в процессе развития стрекательной клетки *книдобласта*.

«КОВРОВЫЕ ШАМПУНИ». Образное название ферментных выделений личинок мух, поселяющихся в гнойных ранах, растворяющих гной и гибнущие клетки. Интересно отметить, что некоторые виды рака кожи предпочтительны для мух, поэтому они могут быть использованы для диагностики.

КОКСА. От лат. coxae (coxa) – *бедро*. 1. Основной членик педипальпы. У большинства хелицеровых обладает жевательным челюстным отростком, участвующим в перетирании пищи (см. **Педипальпы**). 2. В энтомологии также тазик. 3. В анатомии – тазобедренный сустав.

КОКСАЛЬНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ. От лат. coxae (coxa) – *бедро*. Выделительные органы у некоторых членистоногих*. Представляют собой изменённые *целомодукты* (см. **Целомодукты**).

*У разных групп членистоногих выделительные органы представлены по-разному организованными морфологическими образованиями: коксальными железами, мальпигиевыми сосудами, перикардиальными клетками, нефроцитами, жировыми телами.

КОКЦИДЫ. От лат. coccinus – *ярко-красный* и греч. eidos – *сходство*. Насекомые очень малого размера из семейства полужёсткокрылых (червецы, щитовки). Многие кокциды выделяют различные экскреты («медвяную росу», воскообразные соединения, красители). К кокцидам относится *кошениль* – червец, обитающий на кактусах в Центральной Америке, из которого добывается краска под названием *кармин** (кошениль) (используется, в частности, как гисто- и цитологический краситель).

*От итал. carminio < араб. germasi – *ярко-красный*.

КОЛЛАПС ПЧЕЛИНЫХ СЕМЕЙ. От англ. *colony collapse disorder* – CCD. Резкое снижение количества особей в пчелиной семье ниже критических значений, не позволяющее таким семьям выжить.

КОЛОННЫ. От итал. colonna < лат. columna – *столб*. Отдельные подразделения (части) крупных муравьиных семей, имеющие постоянный состав особей, свои кормовые участки и способные к самостоятельному существованию. Некоторые виды муравьёв образуют колонны, состоящие из нескольких семей, поддерживающих обмен особями и пищей и осуществляющих совместную охрану территории.

КОНХИТ. От греч. konche – *раковина*. Основная составная часть (наряду с хитином) жемчуга и перламутрового слоя раковин моллюсков. Жемчуг образуется в результате последовательного отложения слоёв перламутра на инородные частицы (песчинки), попавшие в мантийную полость моллюсков-жемчужниц.

КОНХИОЛИН. От греч. konchylion (konche) – *раковина* (лат. testa). Тонкий слой волокнистого органического вещества (белковый слой), соответствующий кутикуле и покрывающий *периостракум** у двустворчатых моллюсков.

*Наружный слой раковины.

КОНХИОЛОГИЯ. От греч. konchylion (konche) – *раковина* и logos – *понятие*, *учение*. Раздел зоологии, изучающий раковины моллюсков.

КОПУЛИН. От лат. copulatio – *соединение*. Гонофион (гормон) стероидной природы, выделяемый зрелыми самцами некоторых видов рыб. Вызывает у самок созревание яичников, появление брачной окраски и характерного полового поведения (состояние готовности к нересту), благоприятствующего оплодотворению. Например, под действием *копулина* самки гуппи принимают характерное наклонное положение, при котором облегчается проникновение гоноподия самца в клоаку самки, а у самок горчака – рост яйцеклада (см. **Гоноподии**).

КОРАЦИДИЙ. От греч. korax (korakas) – *ворон*, *крючок* (что-либо согнутое, подобно клюву ворона) и eidos – *сходство*. Свободноживущая, шаровидной формы, микроскопическая личинка некоторых низших ленточных червей (например, широкого лентеца, *Diphyllobothrium latum*), развивающаяся из сложного яйца, снабжённого крышечкой. Корацидий покрыт слоем ресничных клеток и несёт 6 крючков. Попадая в кишечник первого промежуточного хозяина (беспозвоночного), например, веслоногого рачка *Cyclops* или *Diaptomus*, сбрасывает ресничный покров и превращается в *онкосферу*, проникающую через стенку кишечника в полость тела рачка, где личинка становится *процеркоидом*. Во втором промежуточном хозяине такая личинка становится *плероцеркоидом* и, наконец, в кишечнике позвоночного – взрослой личинкой, из которой развивается взрослая особь червя (см. также **Онкосфера**, **Процеркоид** и **Плероцеркоид**).

КРИПТОЗООЛОГИЯ. От греч. kryptos – *скрытый*, *тайный* и zoon – *животное*. Раздел зоологии, собирающий сведения об организмах, неизвестных науке.

КРИПТОХРОМ. От греч. kryptos – *скрытый*, *тайный* и chroma – *цвет*. Пигмент, локализованный в глазах у птиц, обладающий парамагнитными свойствами и позволяющий чувствовать (в бук-

вальном смысле видеть) магнитное поле Земли, что обеспечивает пространственную ориентацию при дальних перелётах.

КТЕНОИДНЫЙ. От греч. ktena – *гребень* и eidos – *сходство*. Ктеноидная форма чешуи у некоторых видов костных рыб, на которой годичные кольца предстают в виде овальных гребешков (см. **Ганоидный** и **Циклоидный**).

КТЕНИДИИ. От греч. ktena – *гребень* и eidos – *сходство*. Первичные (настоящие) жабры у моллюсков. У брюхоногих моллюсков* (улиток) – это парные органы, расположенные по бокам от анального отверстия. Каждый ктенидий состоит из удлинённой осевой структуры, по бокам которой располагаются перистые лепестки. Во взрослом состоянии у большинства моллюсков один ктенидий частично или полностью редуцируется, а сохранившийся ктенидий часто прирастает вдоль стенки мантии, теряя ряд лепестков.

*Дыхательная система у водных брюхоногих моллюсков представлена не только ктенидиями, но и вторичными (адаптивными) жабрами. В зависимости от того, как ктенидии располагаются относительно сердца, различают два подкласса брюхоногих моллюсков – переднежаберных (жабры находятся впереди сердца) и заднежаберных.

КТЕНОФОРЫ. От греч. ktena – *гребень* и phoros – *несущий*. Класс морских кишечнополостных животных с восемью продольными рядами гребневых пластинок по бокам тела. Синоним – *гребневики*.

ЛАБИУМ. От лат. labium – *губа* (синоним – *лабрум*).

ЛАГЕНА. От лат. lagoena – *узкогорлая пузатая бутыль с ручками*. Закрытый конец спирали улитки внутреннего уха. У птиц клетки лагены чувствительны к магнитному полю Земли (показано на голубях).

ЛЕЙОТРОПНЫЕ (леотропные) РАКОВИНЫ. От лат. laevus – *левый* и tropos – *поворот*. Редко встречающиеся левозакрученные раковины моллюсков.

ЛИГАМЕНТ. От лат. ligamentum (ligamen) – *завязка*, *перевязка*. Эластичная лентовидная, необезвествовывающаяся связка у двустворчатых (пластинчатожаберных) моллюсков, которая переходит с одной створки на другую и, раскрывая, держит их в постоянном напряжении. Закрытие створок осуществляется с помощью одной или двух мощных замыкательных мышц.

ЛИТОДЕСМА. От греч. lithos – *камень* и desmos – *связка*. Известковая часть внутренней связки (лигамента) в раковине у двустворчатых моллюсков.

ЛИТОФИЛЬНОСТЬ. От греч. lithos – *камень* и phileo – *склонность*. Способность некоторых видов рыб откладывать икру в грунт или приклеивать её к камням. Так осетровые откладывают икру на россыпях галечника, а лососи закапывают икру в грунт, устраивая гнёзда – нерестовые бугры.

ЛОФОФОР. От греч. lophophoros – *несущий гребень*. В буквальном смысле – щупальценосец. 1. Подковообразный гребень вокруг ротового отверстия у мшанок, несущий щупальца, покрытые ресничками. 2. Личиночные щупальца у *актинотроха* форонид. 3. Дефинитивные щупальца – передний конец тела, выступающий из трубки и несущий щупальца у форонид.

«ЛЮБОВНАЯ СТРЕЛА». Известковая игла у брюхоногих моллюсков (например, у виноградных улиток), которую они вонзают в тело полового партнёра для стимуляции его половой активности. Содержится в специальном объёмном органе, получившем название «мешок любовной стрелы».

ЛЯМБЛИИ. От лат. lambo (lambi) – *лизать*, *облизывать*. Устаревшее название представителей рода жгутиковых (класса *зоомастигин*) – *жиардий**, паразитирующих в тонком кишечнике и печени млекопитающих и человека. Имеют грушевидное, морфологически сложно организованное «тело» (до 30 мкм), несущее несколько жгутиков и *аксостиль* (см. **Лямблиоз** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**). Изучение рРНК показало, что лямблии наиболее древние (наряду с микроспоридиями) эукариотические организмы; они, как и прокариоты, лишены митохондрий и имеют рибосомы, содержащие в малой субъединице 16S РНК вместо 18S РНК, характерной для эукариотических клеток.

*От имени французского биолога Жиара (A. Giard, 1846–1908).

МАДРЕПОРОВАЯ ПЛАСТИНКА. От ит. madrepora – *каменистые кораллы*. Наиболее крупная известковая пластинка аборальной стороны в скелете морских звёзд; часто имеет иную окраску, чем остальная часть центрального диска. На поверхности пластинки расположено множество радиально идущих ветвящихся борозд, на дне которых имеются поры, открывающиеся в каналы *амбулакральной системы* (см. **Амбулакральный**).

МАДРЕПОРЫ. От ит. madrepora – *каменистые кораллы*. Кораллы, образующие острова и рифы, с очень сильно развитым известковым скелетом.

МАКСИЛЛЫ. От лат. maxilla < mala – *челюсть*. Вторая и третья пары челюстей у ракообразных и вторая, или нижняя, пара челюстей у многоножек и насекомых. У членистоногих с грызущим ротовым аппаратом максиллы прокалывают добычу, разрывают или перетирают пищу, а у животных с сосущим ротовым аппаратом образуют хоботок для сосания.

МАЛЬПИГИЕВЫ СОСУДЫ*. Выделительные органы у насекомых, паукообразных и многоножек. Анатомически представляют собой длинные трубчатые выросты стенки кишечни-

ка, расположенные на границе средней и задней кишки. Свободный конец выростов оканчивается слепо, а другой соединён с полостью кишечника. У насекомых и многоножек выводят мочевую кислоту (в виде кристаллов, поступающих в кишечник), а у паукообразных – преимущественно гуанин.

*Название получили от имени итальянского биолога и врача Марчелло Мальпиги (Malpighi, 1628–1694 гг.).

МАНДИБУЛЫ. От лат. mandibula – *нижняя челюсть* < manda – *грызу*. Первая пара челюстей у насекомых и ракообразных. Синоним – *жвалы*.

МАНУБРИУМ. От лат. manubrium – *рукоятка*, *ручка* < manus – *рука*. Длинный ротовой хоботок (стебелёк) у гидроидных медуз, имеющий на конце ротовое отверстие и окружённый четырьмя лопастными щупальцами.

МАРИТА. От англ. marital – *супружеский*, *брачный*. Половозрелый сосальщик.

МАУТНЕРОВСКИЕ НЕЙРОНЫ. Нейроны в заднем мозге личинок бесхвостых амфибий, участвующие в плавательных движениях и реакции «бегства». При метаморфозе под действием тироксина разрушаются, как и ткани хвоста личинки.

МЕГАЛОПА. От греч. megas – *большой* и гол. loopen – *бежать*. Личинка, вылупляющаяся из яйца, характерная для некоторых крабов. Внешне похожа на взрослого краба и преобразующаяся в него без добавления новых сегментов тела (путём *эпиморфоза*).

МЕДВЯНАЯ РОСА. Секрет, выделяемый из кишечника тлями, представляющий собой полупереваренный сок растений, который слизывают муравьи, а в случае отсутствия взятка собирают и пчёлы (так называемый *падевый мёд*).

МЕДУЛЛЯРНАЯ КОСТЬ. От лат. medulla – *костный мозг*. Тонкий слой ткани, обогащённой кальцием, возникающий внутри лучей длинных трубчатых костей задних конечностей у самок птиц в период вынашивания яиц. Служит источником кальция для образования яичной скорлупы. Считается, что подобным физиологическим приспособлением обладали уже и предшественники птиц – древние формы динозавров.

МЕЗОГЛЕЯ. От греч. mesos – *средний* и gloios – *клейкий*. Бесструктурное студенистое вещество, иногда содержащее малочисленные клетки и разделяющее эктодерму и энтодерму у кишечнополостных (гидроидных полипов, а также медуз, как *гидроидных*, так и *сцифоидных*). Мезоглея играет роль скелетного образования, т.е. ей присуща опорная функция.

МЕЗОНЕФРОС. От греч. mesos – *средний*, *промежуточный* и nephros – *почка*. Туловищная почка, характерная для хрящевых и костных рыб (анамний*). Такие почки наиболее просто устроены у личинок миксин (круглоротых), у которых в каждом сегменте тела имеется по паре почечных канальцев (нефронов, имеющих воронку), впадающих в общий выводной проток (см. **Архинефрический проток**, **Голонефрос** и **Опистонефрос**).

*У амниот выделительная система представлена более совершенной *тазовой почкой*. Туловищная почка у них функционирует только определённый период эмбрионального развития, а потом заменятся *метанефросом* (см. **Метанефрос**).

МЕЗОТОРАКС. От греч. mesos – *средний*, *промежуточный* и thorax (thorakos) – *грудь*. В энтомологии – среднегрудь. Синоним – *медиторакс*.

МЕЛОН. От англ. melon – *дыня*. У дельфинов, белух (*Delphinapterus leucas*) хорошо выраженная жировая подушка, расположенная в передней части головы, представляющая собой акустическую линзу.

МЕРОЗОИД. От греч. meros – *часть*, zoon – *животное* и eidos – *сходство*. Незрелая одноядерная форма плазмодия, способная к инвазии клеток хозяина. Возникает в процессе деления на несколько частей зрелого плазмодия, содержащего несколько ядер.

МЕТАНЕФРИДИИ. От греч. meta – *вне*, *сверх*, *за*, nephridion (уменьшительное от nephros – *почка*). Тип выделительной системы у беспозвоночных животных, представленный изменёнными *целомодуктами*. Например, у кольчатых червей метанефридии представлены короткими, не связанными между собой трубочками. В каждом сегменте тела находится пара трубочек, каждая из которых начинается во вторичной полости (целоме) отверстием, начинающемся обычно в виде воронки (*нефростом*) и заканчивается отверстием на поверхности тела – *нефридиальной порой* (см. **Нефридии**, **Нефростом** и **Целомодукты**).

МЕТАНЕФРОС. От греч. meta – *вне*, *сверх*, *за* и nephros – *почка*. Наиболее совершенная *тазовая почка*, характерная для взрослых амниот. Морфофункциональной единицей *метанефроса* является *нефрон**, состоящий из капсулы Шумлянского – Боумена (почечного тельца), содержащей сосудистый клубочек, в котором фильтруется первичная моча и системы извитых канальцев, где происходит обратная реабсорбция воды, а также некоторых метаболитов и ионов и образуется вторичная моча**.

*Различают нефроны *рептильного* и *маммального* типа. Нефроны маммального типа характерны для млекопитающих (Mammalia), имеющих млечные железы (от лат. mamma – *женская грудь*, *сосок*, *вымя*). В этих нефронах между проксимальным и дистальным извитыми канальцами располагается петля Генле, участвующая в процессе концентрирования первичной мочи.

**Образование вторичной мочи находится под контролем гипоталамического антидиуретического гормона *вазопрессина* (у птиц его функцию выполняет *аргинин-вазотоцин*).

МИЗИДЫ (мизидные). От лат. mysidacea < греч. mys (mysios) – *вид морского моллюска* и eidos – *сходство*. Группа высших, преимущественно морских ракообразных животных (отряд высших раков, внешне похожих на креветок). Имеют одну пару ногочелюстей. Грудные ноги двуветвистые, а карапакс сращён с тремя грудными сегментами. Глаза стебельчатые, органы равновесия расположены на эндоподитах (уроподах).

МИЗИС. От греч. mys (mysios) – *вид морского моллюска*. Личиночная (мизидная) стадия постэмбрионального развития у некоторых десятиногих раков (см. **Зоэа**).

МИКРОСКЛЕРЫ. От греч. mikros – *малый* и sklera – *твёрдая*. Мелкие скелетные иглы у стеклянных губок. Соответственно крупные иглы называются *макросклерами*.

МИКРОЦИТОСТОМ. От греч. mikros – *малый*, kytos – *клетка* и stoma (stomatos) – *рот*. Микропоры во внутренней мембране пелликулы у споровиков и внутриклеточных паразитических простейших*, например, у кокцидий, образующиеся в виде инвагинаций наружной мембраны. Через них пища поступает внутрь клетки.

*У паразитических простейших отсутствуют органы движения и клеточный рот.

МИКСОЦЕЛЬ. От лат. mixtus – *смешанный* и греч. koilos – *полость*. Полость тела у членистоногих.

МИНИ-ПИГИ. От лат. minimus – *наименьший* и англ. pig – *свинья*. Порода миниатюрных свиней, взрослые особи которой имеют массу не больше 25 кг. Мини-пигам свойственен ряд сложных заболеваний, характерных для человека, например, таких как атеросклероз сосудов и ишемическая болезнь сердца. Кроме того, свиньи являются носителями опасных штаммов вируса гриппа. Помимо малых размеров животных, обеспечивающих удобства их содержания, долгая селекция породы привела к генетической однородности особей*, что имеет значение для воспроизводимости научных результатов. На основании явного «физиологического сходства» с человеком мини-пиги считаются идеальной моделью для медицинских и фармакологических исследований, а в перспективе рассматриваются и как источник органов для ксенотрансплантации. В 2012 г. учёными Пекинского геномного института (BGI) в сотрудничестве с коллегами из Дании был расшифрован геном китайской миниатюрной свиньи Wuzhishan. Геномный анализ показал, что у человека и свиньи существуют 20 326 общих генов (84 % гомологии геномов), многие из которых могут служить мишенями для создания новых терапевтических препаратов. В то же время, несмотря на гомологию, некоторые гены свиньи имеют существенные отличия от генов человека.

*К тому же, в процессе селекции мини-пиги утратили определённый тип свиного эндогенного ретровируса (porcine endogenous retrovirus, PER), опасного для человека.

МИОНЕМЫ. От греч. myos (mys) – *мышца* и nema – *нить*. Сократительные белковые нити – специализированные сенсорно-эффекторные органеллы цитоплазмы у одноклеточных.

МИРМЕКОЛОГИЯ. От греч. myrmex (myrmegki)* – *муравей и logos – наука*. Раздел зоологии, изучающий муравьёв.

*В поэме Овидия «Метаморфозы» рассказывается миф о людях, заселявших остров Эгину, бывших раньше муравьями и называвшихся *мирмидонянами*.

МЕРМИТИДЫ. От греч. myrmex – *муравей* и eidos – *сходство*. Круглые черви, паразитирующие на муравьях (семейство *Mermithidae*). У заражённых муравьёв, называющихся *мермитэргатами*, развиваются характерные отличительные признаки, по которым они представляют собой своеобразные *интеркасты*, т.е. промежуточные формы между разными *стазами* (кастами) (см. **Стазы**).

МИЦЕТОМА. От греч. mykes – *гриб* и oma – *вздутие*. Специальный орган у постельных клопов, в котором развиваются симбиотические бактерии, поставляющие витамины*, усиливающие плодовитость самок. В экспериментах с применением антибиотиков показано, что в отсутствие мицетомной микрофлоры самки менее плодовиты, а добавление витаминов группы **B в кровяную диету** восстанавливает репродуктивную способность самок.

*Важнейшим для размножения является тиамин (витамин B_1).

МОРЕНОВЫЕ ЖЕЛЕЗЫ. От фр. moreines – *скопления валунов, обломков горных пород, возникшие в результате движения ледников*. Железистые выпячивания, расположенные в стенке пищевода у дождевых червей*, удаляющие излишки солей кальция из крови. Последние, попадая в полость пищеварительного канала, нейтрализуют гуминовые кислоты, поступающие с поедаемыми червями гниющими листьями. Синоним – *известковые железы*.

*Внешне эти железы напоминают скопления мореновых валунов, откуда и получили своё название.

МОСКИТЫ. От исп. mosquito < лат. musca – *муха*. Преимущественно тропические кровососущие насекомые (самки) отряда двукрылых, сходные с комарами; длина тела 1,2–3,5 мм, свыше 130 видов. Некоторые виды – переносчики возбудителей заболеваний человека, таких как лейшманиозы и смертельно опасные вирусные заболевания, например, такие как москитная тропическая лихорадка (лихорадка паппатачи) и геморрагическая лихорадка Западного Нила. Установлено, что иммунная система москитов распознаёт и сдерживает развитие вирусов с помощью специальной ферментативной системы вырезания вирусных ге-

нов. Благодаря чему сами насекомые-переносчики не заболевают. Синоним – *гнус*.

МУКРОН. От лат. mucro (mucronis) – *острый кончик*, *остриё*. Морфологическая приспособительная структура у грегарин, расположенная на переднем отделе клетки (*протомерите*), служащая для закрепления в тканях хозяина и играющая роль «клеточного рта» (см. **Грегарины**). Синоним – *эпимерит*.

МУСКУСНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ. От лат. muscus < перс. mušk < санскр. muskás – *мошонка*, *яичко*. Пахучие железы кабарги*, овцебыка и некоторых других млекопитающих, а также пресмыкающихся (например, крокодилов** и черепах), обладающие резервуаром, в котором скапливается их летучий секрет (мускус), содержащий эпагоны. К этому же типу желёз относятся и пахучие железы выхухоли, ондатры, бобра (анальные железы бобра, образуют пахучий секрет «бобровую струю», повышающий половую активность и издавна используются как афродизиак, а также в парфюмерии). Секреты пахучих желёз содержат макроциклические кетоны и используются животными для мечения территории, привлечения особей другого пола (как химические сигналы, аттрактанты), а также для смазки шерсти.

*У самцов кабарги мускусный мешок расположен на нижней стенке живота.

**У крокодилов одна пара мускусных желёз расположена по бокам нижней челюсти, а другая открывается в клоаку.

МУСТ*. На языке хинди must – *возбуждающий*. Секрет, выделяющийся во время гона у взрослых слонов-самцов из железы, расположенной между ухом и глазом. Имеет очень сильный, непереносимо тяжёлый запах. Образование муста зависит от уровня тестостерона в крови животных. Молодые незрелые самцы пахнут мёдом и цветами, в противном случае зрелые самцы их растопчут.

*Слово муст означает также *виноградное сусло*, *молодое вино* (от нижнем. Most < лат. mustum).

МУШИНЫЙ ФАКТОР. Пахучее вещество, которое выделяют в окружающий воздух комнатные мухи *Musca domestica*, садясь на источник обильной пищи. Его запах привлекает других особей того же вида (см. **Эпагоны** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

НАУПЛИУС. От греч. nauplios – *плавающее животное с панцирем* < nauta – *морской*. Планктонная личинка многих низших членистоногих и ракообразных. Для неё характерно несегментированное тело с тремя парами придатков – одноветвистых чувствительных антеннул, расположенных впереди рта, и двуветвистых антенн и жвал, расположенных позади рта. Первые шесть из двенадцати возрастов (линек) развивающегося циклопа представлены *науплиусами* (личинки *науплиального* возраста – *ортонауплиусы* и *метанауплиусы*).

НАУТИЛУС. От лат. nautilus – *кораблик* < греч. nauticus – *морской*. Личинка низших ракообразных.

НАЯДЫ*. От греч. naias < nao – *течь*. Хищные водные личинки стрекоз. Имеют ротовой аппарат с сильно вытянутой нижней губой, превращённый в орган захвата пищи – маску.

*В греческой мифологии *наяды* – нимфы пресных вод (рек, ручьёв и озёр). Соответствуют славянским русалкам.

НЕВРОМАСТ. От англ. neuromast, где греч. neuron. – *нерв* и греч. mastos – *сосок*. Чувствительный орган боковой линии, образованный группой (скоплением) рецепторных клеток вместе с окружающими их нервными волокнами.

НЕВРОМАСТЫ. От англ. neuromast, где греч. neuron – *нерв* и mastos – *сосок*. Чувствительные клетки, входящие в состав органа бокой линии* у рыб и личинок амфибий**. Находятся на дне ямок, или в замкнутых каналах, погружённых в кожу, и расположенных по бокам туловища (и головы, у круглоротых), сообщающихся с внешней средой многочисленными отверстиями, пронизывающими чешуи, и располагающимися в линейном порядке через определённые промежутки. Воспринимает колебания воды (разницу давления), что позволяет на значительном расстоянии воспринимать присутствие других рыб (животных) и ориентироваться в пространстве. Известно, например, что акулы обнаруживают добычу на расстоянии до 300 м.

*У первичноводных позвоночных животных развивается особый орган чувств, называемый *боковая линия*.

**Во взрослом состоянии сохраняются только у водных хвостатых амфибий и немногих бесхвостых, постоянно обитающих в воде.

НЕКРОФОРЕЗ. От греч. nekros – *мёртвый* и phoreo – *несу*. Явление удаления муравьями мёртвых тел сородичей из колонии, что предотвращает возможность заражения. Причём это происходит ещё до начала процесса разложения мёртвых тел и появления запаха продуктов распада. Обнаружено, что живые муравьи выделяют два вещества – *долиходиаль* и *иридомирмецин*, которые подавляют *некрофорез* и быстро рассеиваются после гибели насекомого.

НЕКТОХЕТА. От греч. nektos – *плавающий* и chaeta – *щетинка*. В буквальном смысле, организм, плавающий с помощью щетинок. Стадия развития червя *Eupomates*, на которой он состоит из трёх щетинконосных сегментов, простомиума и пигидиума (см. **Пигидиум** и **Простомиум**). Синоним – *метатрохофора*.

НЕКТОФОР. От греч. nektos – *плавающий* и phoro – *несу*. Плавательный колокол. (например, у сифонофор). Синоним – *нектозооид*.

НЕМАТОДЫ. От греч. nema (nematos) – *нить* и eidos – *сходство*, *вид.* Самый многочисленный класс червей – круглые черви. Включает паразитические (например, аскариды и трихины) или свободноживущие (элегантная нематода) формы, имеющие нитевидное или цилиндрическое, заострённое с концов тело. Отличительной особенностью нематод является отсутствие клеток, снабжённых жгутиками или ресничками, поэтому спермии у них лишены хвостовой нити («хвостика»). Полость тела *нематод* не разделена на сегменты, и прочность покровов тела обеспечивается хорошо развитой кутикулой. Легко представить, как любое повреждение покровов круглого червя приводит его к гибели из-за потери внутриполостных жидкостей. Именно поэтому большинство нематод – это паразитические черви, и мало среди них свободноживущих видов. Нематоды эволюционно более древние и менее «продвинутые» черви, чем кольчецы.

НЕМАТОЦИСТЫ. От греч. nema – *нить* и kystis – *пузырь*. Стрекательные капсулы кишечнополостных животных (книдарий) (см. **Книдарии**).

НЕМЕРТИНЫ. От имени одной из 50 греческих *нереид** – Nemertes. Подтип низших червей (тип сколоцид), из которых большинство – свободноживущие хищные формы; придонные (донные) обитатели океанов и морей, реже пресноводные. Существуют и паразитические формы. Длина тела не более 20 см, хотя встречаются и гиганты до 30 м длиной.

*Согласно древнегреческой мифологии, *Нереиды* – морские нимфы, дочери бога Нерея.

НЕРЕИСЫ. От греч. имени морских нимф – дочерей бога Нерея. Семейство морских полихет (многощетинковых червей). Синоним – *нереиды*.

НЕФРИДИИ. От греч. nephridion (уменьшительное от nephros – *почка*). Общее название выделительных органов у беспозвоночных животных. Представляют собой системы канальцев или ветвящиеся эпителиальные канальцы. У многощетинковых червей относятся к сегментарным органам (в каждом сегменте тела находится пара канальцев). Различают: 1. *Протонефридии* (более примитивные и замкнутые со стороны полости тела соленоцитами). 2. *Метанефридии* (открывающиеся в целом нефридии, срастающиеся с целомодуктами и образующие *нефромиксии*) (см. **Нефромиксии**, **Метанефридии** и **Протонефридии**).

НЕФРОМИКСИИ. От греч. nephron – *почка* и лат. mixtus – *смешанный*. Буквально: *смешанные нефридии*. Анатомические структуры у некоторых полихет (*Polychaeta*)*, образованные слиянием канальцев нефридия (как протонефридия, так и метанефридия) и половых протоков (половых воронок целомодукта). Слияние может быть неполным и полным. В последнем случае орган, возникающий в результате интеграции обеих частей, называется *миксонефридием*. Отсюда следует, что уже у кольчецов половая и выделительная системы имеют общие выводные протоки (см. **Нефридии**).

*Класс многощетинковых кольчатых червей, на каждом сегменте тела которых имеется пара боковых выступов *параподий*, несущих плотные пучки щетинок.

НЕФРОСТОМ. От греч. nephros – *почка* и stoma – *рот*. Воронка, обращённая в целомическую полость, которой начинаются *метанефридии* у полихет (см. **Метанефридии**).

НИДАМЕНТАЛЬНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ. От лат. nidus (nidum) – *гнездо* и mente – *с той целью*. Железы, секреты которых формируют яйцевые оболочки у головоногих моллюсков.

НИДУС. От лат. nidus – *гнездо.* В энтомологии – гнездо или гнездообразная полость.

НИППЕР. От англ. nipper – *тот*, *кто или то*, *что кусается*, *щиплется*, *клещи*. В зоологии: 1. Клешня рака, или краба. 2. Европейский краб (*Polybius henslowii*). 3. Передний зуб (резец) лошади.

НОЗЕМАТОЗ. От лат. Nosema – *внутриклеточные паразиты* и греч. -osis – *состояние*. Инвазионное заболевание пчёл (пчелиный понос), вызываемое кишечным одноклеточным спорообразующим паразитом *ноземой* (*Nosema apis*), паразитирующим в эпителии средней кишки и мальпигиевых сосудов. Приводит к массовой гибели пчёл во время зимовки (см. **Пебрина**).

НОЗЕМЫ. От лат. Nosema – *внутриклеточные паразиты*. Простейшие из отряда микроспоридий. Вызывают нозематозы у тутового шелкопряда, пчёл, а также у рыб (см. **Нозематоз** и **Пебрина**).

НОТОПОДИЙ. От лат. nota – *отличать*, *отличительная черта* и греч. podos – *нога*. Спинная ветвь параподии у полихет.

НОТОХОРД. От лат. nota – *отличать*, *отличительная черта* и chorda – *спинная струна*. 1. Предшественник настоящего скелета (англ. notochord – *спинная струна*, *хорда*). 2. Слепое впячивание с узким просветом внутри, отходящее в самом начале глотки от её дорсальной части кпереди и заходящее внутрь хоботка, у полухордовых. Нотохорд развивается из энтодермы, как и хорда у хордовых животных.

НОТУМ. От лат. notum – *известный*, *обычный*. Спинка грудного сегмента (энтомология).

ОДОНТОФОР. От греч. odontes – *зуб* и phoros – *несущий*. Мускулистый язык у брюхоногих и головоногих моллюсков, несущий радулу (см. **Радула**).

ОКТОПУСЫ. От греч. okto – восемь и pus (podos) – *нога*. Обыкновенные осьминоги (*Octopus vulgaris*) – высшая форма эволюционного развития головоногих моллюсков. На щупальцах располагаются два ряда присосок. Глубоководные белые осьминоги несут один ряд присосок. При спаривании самки буквально оказываются внутри самца.

Образуют до 500 тыс. икринок, которые созревают в течение 6 месяцев. Самки в течение всего срока охраняют икру, прогоняя воду и очищая икру от паразитов.

ОЛИГОХЕТЫ. От греч. oligos – *немногий* и chaeta – *щетинка*. Малощетинковые кольчатые черви (*аннелиды*) (см. **Полихеты** и **Эхиуриды**).

ОММАТИДИЙ. От англ. ommateum – *сложный глаз* < греч. omma (ommatos) – *глаз* и eidos – *сходство*. Структурный элемент (фасетка, или отдельный глазок) в составе сложного оптикосуперпозиционного фасеточного глаза насекомых и некоторых других членистоногих. Обладает световой и поляризационной чувствительностью. Каждый омматидий является многоклеточным образованием и состоит из роговичной (часто двояковыпуклой) линзы, кристаллического конуса* (светопреломляющая, или диоптрическая, часть глазка), глазных пигментных клеток (фоторецепторных, или ретинальных, клеток, содержащих родопсин)** и светочувствительных нервных элементов. В состав омматидия входят также главные и добавочные клетки светоизолирующего (экранирующего) аппарата, окутывающие снаружи омматидий. Например, у стрекоз (отряд *Aeshna*) сложный глаз содержит до 28–30 тыс. омматидий (см. **Фасетка**). Синонимы: *оцеллус* (англ. ocellus), *фасетка*.

*Состоит из 2 корнеагенных (пигментных) и 4 кристаллических клеток.

Несколько ретинальных клеток образуют в центре омматидия цилиндрическую структуру – *ретинулу*, внутри которой формируется *рабдом* (см. **Рабдом, **Рабдомер**).

ОММАТОФОР. От англ. ommateum – *сложный глаз* и греч. phore – *переносить*. Глазной стебелёк.

ОНКОСФЕРА. От греч. onkos – *вздутие* и sphaira – *шар*. Шестикрючный зародыш у ленточных гельминтов – шаровидная личинка, развивающаяся из сложных яиц и несущая три пары крючьев на заднем полюсе.

ОНХИ. От греч. ongkos – *усики*, *бородка*, *зубец*. Мелкие зубчики, расположенные в глубине ротовой полости у нематод подкласса *сецернентов* (отряда *Rhabditida*).

ОНХОЦЕРКА. От греч. ongkos – *усики*, *бородка*, *зубец* и kerkos – *хвост*, *коса*. Микрофилярии семейства *Onchocercidae* – мелкие нематоды, паразитирующие в соединительной ткани организмов-хозяев, где индуцируют образование плотных фиброзных узелков (кист), в которых и скапливаются паразиты (см. **Онхоцеркоз**).

ОНХОЦЕРКОЗ. От греч. ongkos – *усики*, *бородка*, *зубец* и kerkos – *хвост*. Гельминтоз (филириатоз) копытных животных и человека, вызываемый паразитическими червями микрофиляриями* *Onchocerca*. Паразиты поселяются в соединительной ткани хозяина и для своего выживания индуцируют образование фиброзных кист. Также для выживания червя крайне важно присутствие в его организме бактерии *Wolbachia* (см. **Вольбахия** в разделе «**Микробиология** и **вирусология**»). *Onchocerca volvulus* – возбудитель онхоцеркоза человека. Синонимы: «речная слепота»** и *вольвулёз*.

*Микрофилярия – зародыш филяриальных нематод семейства *Onchocercidae*.

**Микрофилярии могут поражать роговицу глаза.

ООТИП. От греч. oon – *яйцо* и typos – *отпечаток*, *форма*. Короткий мешкообразный (расширенный) участок яйцевода у сосальщиков*, в который открываются протоки желточников и скорлуповых желёз. От оотипа отходит «матка», которая открывается в половую клоаку. При копуляции в оотипе происходит слияние гамет.

*У печёночного сосальщика оотип отсутствует.

ООЦИСТА. От греч. oon – *яйцо* и kystis – пузырь. Название зиготы, формирующей плотную оболочку у споровиков.

ОПИСТОНЕФРОС. От греч. opisthe (opistho) – *задний*, *тыльный* и nephron – *почка*. 1. Почка у взрослых круглоротых (миксин) с редуцированным передним отделом (протонефросом). Такие почки характерны для большинства *анамний* (см. **Мезонефрос**, **Голонефрос** и **Архинефрический проток**). 2. Вторичная почка у рыб и амфибий. Синоним – *задняя почка*.

ОПИСТОСОМА. От греч. opisthe – *задний*, *тыльный* и soma – *тело*. Задняя часть тела у членистоногих.

ОПИСТОЦЕЛЬНЫЕ ПОЗВОНКИ. От греч. opisthe – *задний*, *тыльный* и koilos – *полость*. Позвонки осевого скелета, передняя поверхность тела которых выгнута, а задняя, напротив, вогнута. Такой тип позвонков появляется у высших хвостатых амфибий (см. также **Амфицельные позвонки** и **Процельные позвонки**).

ОРНИТОЗЫ. От греч. ornithos < ornis – *птица* и -osis – *состояние*. Инфекционные вирусные заболевания, переносчиками которых являются птицы. Например, к орнитозам относится *пситтакоз* (см. **Пситтакоз** в разделе «**Микробиология** и **вирусология**»).

ОСКУЛУМ. От лат. osculum – *ротик* < oscule – *пора*, *устье*. Устье, через которое вода из ветвящихся каналов парагастральной полости у губок выводится наружу.

ОСМЕТЕРИИ. От греч. terreo – *пугать*. Защитные железы некоторых гусениц, бабочек-махаонов. Представляют собой складку покровов, снабжённую двумя рожками. При опасности *осметерий* выворачивается наружу и выделяет сильно пахнущую жидкость (амион).

ОСТЕОДЕРМЫ. От греч. osteon – *кость* и derma – *кожа*. Костные пластины, располагавшиеся под кожей у некоторых видов длинношеих динозавров зауропод, в частности, у титанозавров*. Подобные остеодермы существуют и у некоторых

современных животных (похожее на панцирь покрытие из роговых щитков у крокодилов, больших рептилий и броненосцев).

*Считается, что такие остеодермы служили минеральным резервом, который помогал этим животным поддерживать высокие темпы роста и репродукции (откладка яиц) в трудные с экологической точки зрения времена. Обнаружены большие по величине остеодермы рапетозавра, объёмом до 10 л, опустошённые в результате прижизненного лизиса, т.е. содержащие внутренние полости до 5 л.

ОСТИИ. От лат. osteum – *вход*, *устье*. Отверстия в трубчатом сердце у членистоногих животных (ракообразных, насекомых), через которые гемолимфа, богатая кислородом, проникает из перикарда в сердце (в полость перикарда приходит от жабры по жаберно-сердечным каналам). При систоле остии закрываются клапанами, и гемолимфа проталкивается в артерии, из которых она изливается в полостные лакуны. У одних видов раков сердце имеет вид длинной трубки и снабжено многочисленными остиями, расположенными в каждом сегменте тела, а, например, у десятиногих раков сердце короткое и снабжено только тремя парами остий.

ОСТРАКУМ. От англ. < греч. ostracon – *черепок*. Фарфоровидный слой раковины моллюсков, образованный известковыми призмами (кальцита или арагонита), ориентированными перпендикулярно поверхности створок. Снаружи остракум покрыт *периостракумом*, а у некоторых видов изнутри покрыт ещё и перламутровым слоем, образующим *гипостракум*.

ОСФРАДИИ. От греч. osphrainomai – *нюхаю*, *обоняю* и eidos – *сходство*. Органы химического чувства (обоняния), воспринимающие также изменения осмотического давления и располагающиеся на основаниях *ктенидий* (т.е. на пути тока воды через жабры) у моллюсков (см. **Ктенидии**).

ОФИОПЛУТЕУС. От греч. ophis – *змея* и лат. pluteus – *щит*. Название личинки у офиур.

ОФИОЦЕФАЛЬНЫЙ. От греч. ophis – *змея* и kephalon – *голова*. Буквально: *змееголовый*. Например, офиоцефальные педицеллярии скелета иглокожих.

ОФИУРЫ. От лат. ophiuraidea (где греч. ophis – *змея* и eidos – *сходство*) – похожие на змей. Класс морских животных типа иглокожих. Офиуры обладают выдающейся способностью к регенерации.

ОЦЕЛЛИ. От лат. ocellus – *глазок*, *бугорок*. Дополнительные простые глазки у некоторых видов насекомых, обычно располагающиеся на лобно-теменной поверхности головы (см. также **Стеммы**).

ПАЛИНТОМИЯ. От греч. palin – *снова* и temnein – *резать*, *рассекать*. Способ бесполого размножения у простейших, при котором происходит серия сближенных во времени делений материнской особи. В результате происходит палинтомическое формирование большого количества однородных клеток, принадлежащих одному поколению. Эти клетки, не успевая вырасти и приобрести самостоятельность, в свою очередь, приступают к последующим делениям (например, после 6-го палинтомического деления образуется 64 клетки 6-го метагамного поколения, а девятое – состоит уже из 512 клеток и т.д.). При этом все клетки остаются связанными друг с другом как единое существо. Такой способ размножения простейших поражает явным сходством с дроблением яйца многоклеточных животных. Существование особей метагамных палинтомических поколений обеспечивается за счёт запасов, накопленных гипертрофированным материнским организмом. Такое иждивенческое существование потомков называется *эмбрионизацией* (см. **Метагамия** и **Теория эмбрионизации** в разделе **Эмбриология и гистология**).

ПАЛЛИУМ. От лат. pallium – *покрывало*, *покров*, *полог*. 1. Мантия у моллюсков. 2. Плащ головного мозга (анатомическая структура у позвоночных).

ПАЛЬПИГРАДЫ (Palpigradi). От лат. palpo – *гладить*, *похлопывать* и gradi – *шагать*, *ступать*, *идти*. Щупальцеходные. Отряд примитивных мелких (до 2 мм) паукообразных, у которых вторая пара конечностей – *педипальпы* – служит ходильными ногами (см. **Педипальпы**). Синоним – *кенении*.

ПАЛЬПИФОРМНЫЙ. От лат. palpiform – *щупикообразный* < palpus – *щупик*, *пальпа*, *щупальце* и форма. Пальцеобразный (пальцевидный, щупикообразный) по форме.

ПАЛЬПЫ. От лат. palpulus – *небольшое щупальце*, *щупик*, *пальпа*. Видоизменённые пальпы превращаются в жабры у сидячих форм полихет (многощетинковых червей), живущих в известковых трубках.

ПАНИЦЦЕВО ОТВЕРСТИЕ. Проход, лежащий в основании артериальных стволов у крокодилов, через который артериальная кровь частично проникает из правой дуги аорты в левую.

ПАПИЛЛЫ. От лат. papilla – *сосочек*. Органы осязания у нематод-аденофорей, располагающиеся по всему телу (чаще представлены в виде щетинок). Характерны как для свободно живущих форм, так и для паразитических, таких как мононхи, свайники, трихинеллы и власоглавы.

ПАРАБРОНХИ. От греч. para – *около* и bronchos – *горло*, *трахея*. Тонкие воздухоносные трубочки (бронхи), пронизывающие ткань лёгких у птиц.

ПАРАМЕЦИИ. От лат. paramecium < греч. paramekes – *продолговатый*, *удлинённый*. Род пре-

сноводных простейших – инфузорий-туфелек (голотрихий). Клетки содержат два ядра – генеративное диплоидное (микронуклеус) и полиплоидное вегетативное (макронуклеус). Первое ядро делится митозом, второе – амитозом.

ПАРАПОДИИ. От греч. para – *около* и podos – *нога*. Вёслообразные придатки (точнее, разнообразные по форме боковые выросты тела), несущие жёсткие опорные щетинки и отходящие от каждого сегмента тела у щетинковых червей – орган передвижения и газообмена. У многощетинковых червей, обитающих в воде, через параподии, внутрь которых заходят кровеносные сосуды, в значительной мере осуществляется газообмен. Параподии (их спинные усики) могут также превращаться в жабры.

ПАРАСТЕРНАЛЬНЫЙ. От греч. para – около и sternum – *стернит* (в анатомии *грудная кость*, *грудина*). В энтомологии – *окологрудинный* (расположенный около стернита).

ПАРАФИЗА. От греч. para – *около* и physis – *образование*. В энтомологии – хитинизированное утолщение.

ПАРЕНХИМУЛА. От греч. para – *около* и enchyma – *наполняющее*, *налитое*. Двухслойная пелагическая личинка многих губок и книдарий (низших *Metazoa*), обладающая радиальной симметрией и обеспечивающая их расселение. В процессе развития паренхимула у книдарий переходит в стадию *планулы*, а у губок оседает на дно и превращается во взрослую особь (см. **Планула**).

ПАУТИННЫЕ КЛЕЩИ (Tetranychoidea). Растительноядные клещи отряда акариформных (где греч. akari – *клещ*). Длина тела от 0,3 до 1 мм. Многие паутинные клещи, например *Tetranychus telarius*, являются полифагами и поражают сотни и тысячи видов растений (плодовые, цитрусовые, бахчевые и огородные культуры, в том числе тепличные овощные культуры). Хелицеры формируют длинный колющий орган, служащий для прокалывания растений и высасывания соков. У основания сросшихся педипальп расположены паутинные железы, вырабатывающие паутину, отличающуюся по составу и строению от паутины пауков и служащую клещам для защиты и распространения с потоками воздуха. Отличительной особенностью паутинных клещей является их высокая устойчивость к пестицидам и акарицидам. В 2011 г. расшифрован первый геном паутинного клеща *Tetranychus urticae*. В результате были выявлены несколько уникальных генов, неизвестных у других членистоногих. По-видимому, эти гены обеспечивают повышенную резистентность паутинных клещей к ядохимикатам и их уникальную всеядность. Среди новых генов есть и гены, ответственные за синтез особо прочного и эластичного паутинного шёлка, который представляет интерес для материаловедов.

ПАХИДЕРМЫ. От греч. pachys – *толстый* и derma – *кожа*. Толстокожие животные, например, гиппопотамы, носороги и слоны.

ПАХИПОДЫ. От греч. pachys – *толстый* и podos (pus) – *нога*. Толстоногие животные, например, слоны.

ПЕБРИНА. От прованс. pebrino < лат. piper – *перец*. Заразное заболевание тутового шелкопряда (*нозематоз*), при котором больные гусеницы покрываются чёрными пятнышками и кажутся как бы посыпанными перцем, откуда и произошло название болезни.

ПЕДИПАЛЬПЫ. От лат. pes < (pedis) – *нога* и palpus – *щупальце*. Ногощупальца. Вторая пара членистых ротовых конечностей головогруди у хелицеровых (членистоногих класса паукообразных).

ПЕДИЦЕЛЛЯРИИ. От лат. pediculus – *ножка*, *стебелёк* и cella – *комната*, *клетка*. Буквально: имеющие ножку или стебелёк. Скелетные образования (придатки скелета) у иглокожих (морских ежей и некоторых морских звёзд) в форме шипиков, сидящих на гибких стебельках. Служат для защиты от хищников. Некоторые оснащены ядовитыми железами.

ПЕЛАГИЯ. От лат. pelagia – *жемчужная раковина*. 1. Вид раковин двустворчатых моллюсков жемчужниц. 2. Род дискомедуз с единственным видом *Pelagia noctiluca*.

ПЕРЕЙОН. От греч. pereion – *грудь*. Грудной отдел (торакс) у ракообразных. Часто 1–2 или несколько сегментов груди сливаются с головой, и их конечности превращены в ногочелюсти. Задний край головы и вся или часть груди у многих видов ракообразных с боков и сверху покрыты *карапаксом* в виде полуцилиндра или щита.

ПЕРИГЕМАЛЬНАЯ СИСТЕМА. От греч. peri – *вокруг*, *около* и haima – *кровь*. Анатомические образования, свойственные только иглокожим животным. Представляют собой систему каналов, происходящих из целома и выстланных перитонеальным эпителием. Играет роль своеобразной кровеносной системы. Синоним – *псевдогемальная система*.

ПЕРИДИНЕИ. От греч. peridines – *вертящийся кругом*. 1. Отряд панцирных жгутиковых простейших (панцирные жгутиконосцы). 2. Панцирные жгутиконосные микроскопические водоросли.

ПЕРИДЕРМ. От греч. peri – *вокруг*, *около* и derma – *кожа*. Хитиновый экзоскелет колониальных гидроидных полипов, покрывает снаружи либо трубочки *ценосарка* (подотряд *Athecata*), либо также и *гидранты*, образуя вокруг них чашеобразную *гидротеку* (подотряд *Thecaphora*). Синоним – *перисарк*.

ПЕРИКАРДИЙ (полость перикардия). От греч. peri – *вокруг*, *около* и kardia – *сердце*. Буквально: то, что окружает сердце. Остаток вто-

ричной полости тела – *целома* у членистоногих и моллюсков. У ракообразных, насекомых, многоножек, скорпионов и пауков кровь, перед тем как попасть в сердце, изливается в полости перикардиального синуса (околосердечные синусы), а оттуда через *остии* попадает в полость камер сердца (см. **Остии**).

ПЕРИНЕАЛЬНЫЙ. От лат. perinaeum < греч. perinaeon (perineos) – *промежность* (анатомический термин).

ПЕРИНЕАЛЬНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ ВИВЕРР. Пахучие железы, имеющие внутренний резервуар, в котором скапливается их летучий секрет.

ПЕРИОСТРАКУМ. От греч. peri – *вокруг* и ostracon – *черепок*. Наружный слой стенки раковины у моллюсков, образованный тонким слоем органического вещества (см. **Остракум**).

ПЕРИПРОКТ. От греч. peri – *вокруг* и proktos – *задний проход*. Область вокруг заднего прохода.

ПЕРИСАРК. От греч. peri – *вокруг* и sarx (sarkos) – *мясо*. 1. Оболочка колонии у кишечнополостных животных. 2. Хитиновый экзоскелет у колониальных гидроидных полипов. Синоним – *перидерм*.

ПЕРИСТОМ (перистомиум). От греч. peri – *вокруг* и stoma (stomatos) – *рот*. 1. Передний отдел тела у кольчецов (кольчатых червей), на котором располагается рот. 2. Углубление на поверхности тела у жгутиконосцев и свободноживущих ресничных инфузорий (Ciliata), ведущее в клеточный рот (цитостом). Синонимы – *предротовая воронка*, *ротовая впадина*, *вестибулум* (см. **Цитостом** и **Вестибулум**).

ПЕРИТРОФИЧЕСКИЙ МАТРИКС*(ПМ). От греч. peri – *вокруг*, trophe – *питание* и лат. matrix – *матка*, *материнская утроба* (в широком смысле основа). Матрикс – окружающий пищу в среднем кишечнике насекомых. Отделяет содержимое кишечника от кишечного эпителия и обеспечивает механическую защиту, создаёт также барьер для микрофлоры, контаминирующей кишечник (микрофлоры, поступающей с пищей). ПМ аналогичен *гликокаликсу* позвоночных (см. **Гликокаликс** в разделе **«Клеточная биология»**). Обнаружено, что насекомые, питающиеся стерильной пищей (например, гематофаги позвоночных животных), не имеют перитрофического матрикса или он выражен слабо. ПМ также связывает экзогенные токсины («аллелохимики») растительного происхождения, например, *танины*, которые выводятся наружу при дефекации.

*В 1890 г. Е. Бальбиани назвал это образование *перитрофической мембраной*.

ПЕРКОИДНЫЙ. От лат. perca – *окунь* и греч. eidos – *сходство*. Например, семенники *перкоидного* типа отличаются радиальным ходом семенных канальцев, а выводной проток находится в центре органа. Перкоидные семенники характерны для окуневых, колюшковых и некоторых других отрядов рыб (см. **Циприноидный**).

ПЕРЛАМУТР. От нем. Perlmutter < фр. perle – *жемчуг* и нем. Mutter – *мать*. В буквальном смысле перламутр – «мать жемчуга». Внутренний слой раковин у двустворчатых и брюхоногих моллюсков, прилегающий к мантии и отличающийся своеобразным радужным блеском. В состав этого слоя раковины входят кристаллы арагонита (минерал из класса карбонатов) и органические соединения – конхит*, хитин и пурины. При отложении перламутра на инородных частицах, попавших под мантию у жемчужниц, образуется жемчуг.

*От греч. konche – *раковина*.

ПИГИДИАЛЬНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ. От греч. pyge – *крестец*, *хвост* и eidos – *сходство*. Железы у жуков, выделяющие защитные секреты с резким специфическим запахом и раздражающим действием (см. **Аминоны** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

ПИГИДИУМ (Пигидий). От греч. pyge – *крестец*, *хвост* и eidos – *сходство*. Хвостовая лопасть у кольчецов (аннелид).

ПИГОСТИЛЬ. От греч. pyge – *крестец*, *хвост* и stylos – *столб*, *опора*. Кость, имеющаяся у многих птиц. Образуется из 4–6 сросшихся хвостовых позвонков. К пигостилю прикрепляются перья хвоста.

ПИЛИДИЙ. От лат. pilum – *копьё*, *дротик* и eidos – *сходство*. Личинка у немертин.

ПИННУЛЫ. От лат. pinnula (pinula) (англ. pinnule) – *пёрышко*, *крылышко*. 1. Боковые веточки луча у морских лилий. 2. Плавники рыб.

ПИРОПЛАЗМОЗ (Пироплазмидоз). От греч. pyr – *огонь*, plasma – *образование* и -osus – *состояние*. Трансмиссивное заболевание крупного рогатого скота, лошадей, свиней и собак, характеризующееся лихорадкой, анемией и гемоглобинурией. Переносится *иксодовыми* (скотскими, пастбищными) клещами. Возбудитель – *пироплазмы*, паразитирующие в эритроцитах животных. Синоним – *клещевая лихорадка*.

ПИРОПЛАЗМЫ. От греч. pyr – *огонь* и plasma – *образование*. Простейшие, паразитирующие в эритроцитах животных и вызывающие *пироплазмоз*.

ПИРОСОМЫ. От греч. pyr – *огонь* и soma – *тело*. Подкласс хордовых животных подтипа оболочников (*туникаты*).

ПЛАКОДЕРМЫ. От греч. plakos – *плоский* (*равнина*) и derma – *кожа*. Вымершие панцирные рыбы.

ПЛАКОДОНТЫ (Plakodontia). От греч. plakos – *плоский* и odontos – *зуб*. Ископаемые морские пресмыкающиеся (*синаптозавры*).

ПЛАКОИДНЫЙ. От фр. plaquer* – *обкладывать*, *накладывать* (в значении *покрывать*) и eidos – *сходство*. Плакоидная чешуя хрящевых рыб представляет собой округлую пластинку из *остеодентина***, состоящую из плоского основа-

ния, шейки и коронки, на которой располагается зубец, направленный вершиной назад (так называемые «кожные зубы»). Такая чешуя характерна, например, для акул.

*Греч. plax (plakos) – *равнина* (фр. plaque – *плоский*, *плашка*). Однокоренное латинское слово planus – *плоский, ровный*.

**Вещество, напоминающее дентин зубов у позвоночных. Плакоидные зубы в своей структуре имеют центральную пульпу (мякоть) и покрыты эмалью.

«ПЛАМЕННАЯ КЛЕТКА». Элемент выделительной протонефридиальной системы у плоских червей. Мерцательные клетки особой звёздчатой формы, каждая из которых имеет клеточный каналец, внутрь которого обращен пучок ресничек, называемых «ресничное пламя» или «мерцательное пламя»*. За счёт биения ресничек тканевая жидкость с растворёнными в ней продуктами распада поступает в каналец мерцательной клетки. Многочисленные канальцы мерцательных клеток соединены в общую систему более крупных выделительных канальцев, открывающихся на поверхности тела червя *экскреторными отверстиями*.

*Реснички постоянно двигаются, напоминая колышущееся пламя свечи.

ПЛАНАРИИ. От лат. Planaria < planus – *плоский*. Ресничные плоские черви, обладающие чрезвычайной способностью к регенерации.

ПЛАНУЛА. От лат. planum – *плоскость* (planus – *плоский*). Плоская по форме, покрытая ресничками, подвижная двухслойная личинка кишечнополостных животных (низших *Metazoa*, например, книдарий), обеспечивающая их расселение. Планула имеет полость, но лишена ротового отверстия. После непродолжительного периода свободного плавания личинка оседает на дно и превращается в молодого полипа. У неё окончательно формируется гастральная полость, прорывается ротовое отверстие и отрастают щупальца (см. **Сцифостома**).

ПЛАСТРОН. От фр. plastron < итал. piastrone – *кольчуга*. 1. Брюшной щит панциря у современных черепах (см. **Карапакс**). Интересно отметить, что обнаруженные недавно останки древнейших водяных черепах, живших около 220 млн лет назад в прибрежных водах современного Китая, имели только брюшную часть панциря (*полупанцирные* черепахи). Считается, что брюшной панцирь образовался из разросшихся рёбер. 2. Слой воздуха, удерживаемый на теле водных насекомых.

ПЛАТИГЕЛЬМИНТЫ. От стар. фр. plat – *плоский объект* и греч. helmins (helmintos) – *червь*. Общее название двусторонне симметричных плоских червей, не имеющих истинной полости тела. Относятся к субклассу *Cestoda* (цестод, или ленточных червей) класса *Cestoidea* и субклассу *Digenea* (сосальщики), класса *Trematoda* (трематод).

ПЛЕВРОБРАНХИЙ. От греч. pleura – *бок*, *ребро* и bronchos – *горло*, *трахея*. Анатомическая жаберная структура у ракообразных, например, у речного рака *Astacus astacus* (см. **Артробранхий** и **Подобранхия**).

ПЛЕЙРИТЫ. От греч. pleura – *бок*, *боковая сторона*, *ребро*. Боковые парные склериты сегментов туловища у членистоногих (см. **Склериты** и **Стерниты**).

ПЛЕОПОДЫ. От греч. pleon – *больший* и podos – *нога*. Брюшные ножки у ракообразных.

ПЛЕРОЦЕРКОИД. От греч. pleres* – *полный*, *законченный*, kerkos – *хвост* и eidos – *сходство*. Одна из личиночных стадий развития цестод (ленточных червей). Развивается из *процеркоида* второго промежуточного хозяина, которым обычно служат рыбы. Плероцеркоид (состоящий из сколекса (головки) и зачаточной стробилы) превращается во взрослого червя при попадании в тело окончательного хозяина, которым может быть человек, собака, кошка.

*От греч. pleroma – *полнота*.

ПЛУТЕУС. От лат. pluteus – *щит*. Свободноплавающие личинки у морских ежей (эхиноплутеусы) или офиур (офиоплутеусы) (см. **Диплеурула**).

ПОГОНОФОРЫ*. От греч. pogon – *борода* и phoros – *несущий*. Морские глубоководные (донные) черви – индикаторы нефти и газа. Имеют специальные органы-культиваторы симбиотических бактерий-автотрофов, окисляющих метан, за счёт которых и живут (см. **Трофосомы**).

*Были открыты в 50-е гг. XX века советским зоологом А.В. Ивановым (впоследствии академиком) в одной из экспедиций по Тихому океану на исследовательском судне «Витязь».

ПОДОБРАНХИЯ. От греч. podos – *нога* и bronchos – *горло*, *трахея*. Анатомическая структура у ракообразных, производная ходильных ног, на которой формируются жабры (см. **Артробранхий**).

ПОЛИПЛАКОФОРЫ. От греч. poly – *много*, plakos – *плоский* и phoreo – *переношу*. Класс морских панцирных, преимущественно мелководных моллюсков, размером от нескольких миллиметров до 30 см, раковина которых состоит из восьми известковых щитков. Около 1 000 видов.

ПОЛИПЫ. От греч. polypus < poly – *много* и pus – *нога*. 1. Сидячая форма кишечнополостных животных. Тело полипа имеет форму мешка (цилиндра), прикреплённого одним концом. На свободном конце находится рот, окружённый щупальцами в виде венчика. 2. Патологические (опухолевидные) ворсинчатые или грибовидные разрастания слизистой оболочки (например, полипы толстого кишечника, матки, носовой полости).

ПОЛИХЕТЫ. От греч. poly – *много*, *многое* и chaeta – *щетинка*. Многощетинковые черви (*аннелиды*, класс кольчатых червей или кольчецов). Раз-

мер тела варьирует от нескольких миллиметров до 3 м. Тело полихет состоит из множества (иногда сотен) сегментов, и каждый несёт пару параподий, снабжённых пучком многочисленных щетинок. Обитают полихеты главным образом в морской среде, преимущественно донные свободноживущие формы. Однако встречаются и пресноводные формы и даже обитающие в подстилке влажных тропических лесов на островах Юго-Восточной Азии. Полихеты-пескожилы (*Phragmatopoma californica*), живущие на дне океана в приливной зоне, выделяют клеящее вещество, с помощью которого они строят свои трубчатые убежища из песчинок и обломков раковин моллюсков*. Полихеты-лифтии – самые быстрорастущие черви (см. также **Трохофора**).

*Биоинженеры воспроизвели этот клеящий секрет (в основе – сложные коацерваты) в надежде, что он найдёт медицинское применение для склеивания обломков костей, а также для других биомедицинских целей.

ПОЛИЭТИЗМ. От лат. ethica < греч. ethika < ethos – *обычай*. Устройство семей у общественных насекомых, при котором рабочие особи выполняют разные функции, например, солдат, охраняющих гнездо, фуражиров, снабжающих семью пищей или особей, служащих депо (резервуарами) для жидкой пищи (так называемые «медовые бабочки»), а также особей-кормильцев личинок. Механизм регуляции *полиэтизма*, как и *полиморфизма*, различен и зависит от неравноценности яиц, регуляторного влияния «царицы» на развитие личинок, физиологического состояния кормильцев, состава пищи, которой выкармливают личинки. Полиэтизм также может быть кастовым (см. **Касты** и **Полиморфизм** в разделе **«Общая биология и экология».**).

ПОЛОВОЙ СТОЛОН. От лат. stolonis – *корневой побег* (термин взят из ботаники). Половой тяж – орган, расположенный внутри полового синуса (оба входят в состав осевого комплекса органов у иглокожих – морских звёзд). Внутри полового столона находятся *первичные половые клетки*, которые для завершения созревания должны попасть в половые железы, где из них и образуются гаметы.

ПОРОВЫЕ КЛЕТКИ. От греч. poros – *отверстие*. Особые клетки интерстициальной соединительной ткани у брюхоногих моллюсков, образующие впячивания плазматической мембраны, наподобие пор, и синтезирующие дыхательные пигменты.

ПОРОШИЦА. От греч. poros – *проход*, *отверстие*. Постоянное место на клеточной поверхности у инфузорий, откуда происходит выброс непереваренных продуктов. Аналог анального отверстия.

ПРАЙД. От англ. pride – *высокое положение*, *самое лучшее состояние*. Из семейства кошачьих львы – единственные животные, живущие сообществами, которые и называются прайдами. Прайд – это союз трёх и более львов. Он может включать несколько равных по положению самок с детёнышами, которые охотятся вместе. Как правило, главенствующее положение льва-самца временное, он может быть заменён другим, более сильным львом, убивающим детёнышей от прежнего самца. Молодые, вступающие в половую зрелость самцы, из прайда изгоняются.

ПРИЛЕЖАЩИЕ ТЕЛА ГОЛОВНОГО МОЗГА. Анатомические образования, характерные для саранчовых, в которых образуется гормон, который, поступая в гемолимфу, активирует развитие яичников и созревание ооцитов (яиц). В присутствии взрослых самцов у самок возрастает активность *нейросекреторных клеток мозга* и *кардиальных тел*, которые, в свою очередь, активируют деятельность *прилежащих тел головного мозга* (см. **Полиморфизм фазовый** в разделе «».).

ПРИНКИНГ. От англ. prinking – *чистка перьев*. Постоянная гигиеническая процедура у птиц с целью очистки от грязи и паразитов. Чистка (принкинг) может быть водной, пылевой, песочной, солнечной и включать смазывание перьев слюной и жировыми выделениями специальных желёз, как это происходит у водоплавающих птиц.

ПРОГАПТОР. От греч. pro – *перед*, *впереди* и hapto – *схватывать*, *прикреплять*. Буквально: хвататель. Передний фиксаторный аппарат у гельминтов.

ПРОГЛОТТИДЫ. От греч. pro – *перед*, *впереди* и лат. glossis (glotta) – *язык*. Сегменты тела (членики стробилы) у ленточных червей (цестод). Например, стробила бычьего солитёра (*Taeniarhynchus saginatus*) может содержать более тысячи проглоттид, а длина широкого лентеца превышать 20 м!

ПРОЗОПИЛЬ. От греч. предлога pros – *в*, *на*, *к*, *для*, *ради* и лат. pila – *ступка*, *корыто*. Входное отверстие воротничковой камеры у губок.

ПРОМАСТИГОТА. От греч. pro – *перед*, *впереди* и mastigos (mastix) – *кнут*, *хлыст*. Внеклеточная жгутиковая стадия в развитии некоторых простейших (трипаносомоподобных). Например, стадия *промастиготы* характерна для *лейшманий*, находящихся в организме промежуточного хозяина-насекомого.

ПРОСТЕРНУМ. От греч. pro – *перед*, *впереди* и sternum – *грудина*. В энтомологии – переднегрудка.

ПРОСТОМИУМ (простомий). От греч. pro – *перед*, *впереди* и stoma – *рот*. Передний конец тела, предротовая лопасть, своеобразная «голова», несущая глаза, усики и пару боковых щупиков (пальп) у аннелид (кольчецов). Соответствует *акрону* членистоногих (см. также **Тельсон**).

ПРОТАСПИС. От греч. protos – *первый* и aspis – *ядовитая змея*, а также *ехидна*. Название, данное вылупляющейся из яйца личинке трилобитов. В

дальнейшем такая личинка, переживая периодические линьки, наращивала новые постларвальные сегменты тела (максимально до 42), проходя стадии *метасписов* и *голасписов*, что характерно для постэмбрионального развития по типу *эпиморфоза*.

ПРОТЕРОСОМА. От греч. proteros – *более ранний* и soma – *тело*. Передний сегмент тела высших акариформных клещей, включающий ротовые органы и две первые пары ног (см. **Акариформные клещи**).

ПРОТОЗОЭА. От греч. protos – *первый* и «зоэа». Личиночная стадия у креветок, предшествующая стадии *зоэа* (см. **Зоэа**).

ПРОТОКОНХ. От греч. protos – *первый* и konche – *раковина*. Раковина у личинок моллюсков.

ПРОТОМЕРИТ. От греч. protos – *первый* и meros – *часть*. Передний отдел тела у грегарин, несущий *эпимерит* (где, греч. epi – *над*, *сверху*) или *мукрон*.

ПРОТОНЕФРИДИИ. От греч. protos – *первый* и nephridion (уменьшительное от nephros – *почка*). Примитивные органы выделения и осморегуляции (протопочки) у большинства плоских и первичнополостных червей, немертин, у ланцетника и личинок моллюсков. На внутренних концах протонефридий содержатся трубчатые клетки – *соленоциты*, несущие жгутики, а фильтрация на замкнутых концах протонефридий осуществляется с помощью специальных клеток *циртоцитов* (см. **Циртоциты**, а также **Соленоциты** в разделе **«Клеточная биология»**).

ПРОТОНИМФОН. От греч. protos – *первый*, nymphe – *личинка* (нимфа) и on – *существо*. Название, данное личинкам морских пауков (*Pantopoda*).

ПРОТОПОДИТЫ. От греч. protos – *первый*, podus – *нога* и eidos – *сходство*. Составная часть (анатомическая структура) примитивной конечности у ракообразных. В её состав входят также *экзоподиты*, *эндоподиты* и *эпиподиты* (см. **Эпиподиты**).

ПРОТОРАКАЛЬНАЯ ЖЕЛЕЗА (торакальная железа). От греч. pro – *перед* и thorax – *грудь*. Эндокринный орган насекомых, вырабатывающий гормон, запускающий у личинки линьку.

ПРОТОТОРАКС. От греч. protos – *первый* и torax – *грудь*. Первый грудной сегмент личинки насекомых.

ПРОТОТРОХ. От греч. protos – *первый* и trochus – *колесо*. Ресничный пояс, охватывающий тело личинки у полихет (см. **Трохофора**).

ПРОТРАКТОРЫ. От греч. pro – *перед*, *впереди* и лат. tractor – *тянущий*. Например, мышцы-протракторы обеспечивают высовывание зубов из пирамидок у морских ежей (см. **Аристотелев фонарь** и **Ретракторы**).

ПРОЦЕЛЬНЫЕ ПОЗВОНКИ. От греч. pro – *перед* и koilos – *полость*. Позвонки осевого скелета, у которых передняя поверхность тел вогнута, а задняя, напротив, выгнута. Такие позвонки характерны для бесхвостых амфибий (см. **Амфицельные позвонки** и **Опистоцельные позвонки**).

ПРОЦЕРКОИД. От греч. pro – *перед*, kerkos – *хвост* и лат. eidos – *сходство*. Название личинки ленточных червей, развивающихся в полости тела первого хозяина (беспозвоночного).

ПСЕВДОПОДИИ. От греч. pseudos – *ложь* и podos – *нога*. Выросты цитоплазмы (аксоподии) у таких простейших, как амёбы.

ПСЕВДОЭРГАТЫ. От греч. pseudos – *ложь* и ergon – *работа*. Рабочие особи у термитов (например, *Kalotermes flavicollis*). При определённых условиях псевдоэргаты могут дифференцироваться в дополнительные половые особи, или в просолдатов, или, наконец, в нимф, отличающихся наличием зачатков крыльев* (см. также **Эргаты**).

*Нимфы могут развиваться в истинные (крылатые) половые особи, но сохраняют потенции к дифференцировке в просолдатов, псевдоэргатов и дополнительные половые особи.

ПТЕРИГОПОДИИ. От греч. pterux – *перо*, gone – *семя*, podus – *нога* и eidos – *сходство*. Специализированные копулятивные органы, обеспечивающие внутреннее оплодотворение у многих акул (как живородящих, так и икрометающих). Развиваются из видоизменённых лучей брюшных плавников, которые увеличиваются в размерах и образуют на каждом плавнике массивный вырост, несущий на внутренней стороне желобок. При спаривании самец складывает вместе оба выроста и вводит их в клоаку самки. Таким образом, у акул «морских зебр», например, по два птеригоподия.

ПТЕРИЛИИ. От греч. ftero (pterux) – *перо*. Участки кожи летающих птиц, на которых растут перья.

ПТЕРОЗАВРЫ. От греч. pteron – *крыло* и sauros – *ящер*. Ископаемые летающие ящеры размером от воробья до гигантов. Крупные и гигантские ящеры, например, *кетцалькоатль*, масса которого достигала 250 кг, а размах крыльев 11 м, ставят исследователей в тупик своей способностью к полёту. Специалисты по биомеханике считают, что при таком весе ящер взлетал, отталкиваясь четырьмя конечностями.

ПТЕРОСТИГМА. От греч. pterux – *перо* и stigma (см. **Стигма**). Крыловой глазок у насекомых.

«ПТИЧЬЕ МОЛОЧКО». Образное название жирного секрета (жирной творожистой массы), выделяемого зобом у некоторых птиц (голубей, фламинго и др.), которым они кормят птенцов в период их выкармливания. Секрет образуется за счёт быстрого деления, слущивания и переваривания клеток слизистой оболочки зоба.

ПУДРЕТКИ. От фр. poudrette < poudre – *порошок*, *пудра*. Участки на коже у некоторых птиц (попугаев, цапель), покрытые «порошковым пухом».

ПУПАРИЙ. От лат. pupa – *куколка*. Покоящаяся стадия развития личинки у насекомых, на которой образуется куколка. *Пупарий* – этап метаморфоза.

РАБДА. От греч. rhabdos – *палочка*, *полоска*. Палочковидная спикула у губок.

РАБДИТЫ. От греч. rhabdos – *палочка*, *полоска* и eidos – *сходство*. Внутриклеточные образования в виде преломляющих свет палочек (палочковидные структуры), характерные для рабдитных железистых эпителиальных клеток турбеллярий*. При раздражении рабдиты выбрасываются наружу и, взаимодействуя с водой, быстро ослизняются, образуя защитный слизевой слой.

*Класс плоских ресничных червей (*Turbellaria*).

РАБДОИД. От греч. rhabdos – *палочка*, *полоска* и eidos – *сходство*. Протоплазматический стержневидный выступ.

РАБДОМ. От греч. rhabdos – *палочка*, *полоска*. Микроструктура, расположенная в центре омматидия, представляющая собой совокупность *рабдомеров* – светочувствительных (фоторецепторных) элементов зрительных клеток у беспозвоночных (см. **Рабдомеры**, а также **Омматидий**). Синоним – *зрительная палочка*.

РАБДОМЕРЫ. От греч. rhabdos – *палочка*, *полоска* и meros – *часть*. Светочувствительные (рецепторные) элементы зрительных клеток у беспозвоночных (насекомых), представленные системой множества микротрубочек (микровилл) Ø~500 нм (75–100 тыс./клетку)*, в стенках которых находится зрительный пигмент родопсин. Рабдомеры отдельных светочувствительных клеток обращены в центр омматидия и формируют рабдом.

*Такая структура обладает большой площадью поверхности, на которой сосредоточены миллионы молекул родопсина.

РАДУЛА. От лат. radula – *скребок*. Своеобразная тёрка, представляющая собой гибкую хитиноидную пластинку, несущую зубчики (иногда до 500 штук) и лежащую на поверхности языка в глотке у хитонов, улиток и некоторых других брюхоногих моллюсков, а также у кальмаров. У головоногих моллюсков в дополнение имеются ещё и челюсти в виде рогового клюва. Радула служит для соскрёбывания частиц пищи с твердой поверхности (например, водорослей с камней). У хитонов радула состоит из магнетита (сложных окислов железа) и солей других металлов. По твёрдости не уступает стали, откуда получила название «железные зубы». Радула действует подобно абразивной конвейерной ленте с заменяющимися зубчиками (см. также **Одонтофор**).

РАКАРИЯ. Гельминт, обитающий в кишечнике цапель. Его цисты обладают *тератогенным* влиянием на развитие суставов и конечностей у лягушек (конечностей может быть больше или они могут совсем отсутствовать). Такие изуродованные лягушки становятся лёгкой добычей. Полный цикл развития гельминта очень сложен: взрослый червь в кишечнике цапель откладывает яйца, из которых в теле водных улиток развивается личинка 1, затем в теле головастика лягушки развивается личинка 2, которая приводит к возникновению обездвиженной взрослой лягушки.

РАМФОТЕКА. От греч. rhamphos – *клюв* и theke – *вместилище*, *кладовая*. Роговой (кератиновый) чехол, покрывающий клюв птиц (надклювье и подклювье). У птиц, не имеющих восковицы надклювья, проксимальный отдел рамфотеки надклювья переходит в кожный покров лобной части черепа.

РЕДИЯ*. Второе партеногенетическое поколение у трематод, развивающееся в теле первого промежуточного хозяина (моллюска). Из редии через «родильную пору» выходят свободно плавающие личинки *церкарии* (см. **Церкария**). Синоним – *спороциста*.

*От имени итальянского врача и естествоиспытателя Франческо Реди (F. Redi, 1626–1698).

РЕТИНУЛА. От лат. retinula – *сеточка* < retina – *сетка*. Светочувствительный аппарат омматидия. Состоит обычно из 7–8 зрительных и 1–2 базальных клеток, аксоны которых передают сигналы в оптический ганглий. В совокупности все ретинулы фасеточного глаза представляют собой аналог сетчатки камерного глаза, что и отражено в названии (см. **Омматидий** и **Рабдом**).

РЕТРАКТОР. От лат. retractum (retractare) – *оттягивать назад*. Мышцы-ретракторы, обеспечивающие втягивание зубов в желобки пирамидок у морских ежей (см. **Протракторы** и **Аристотелев фонарь**).

РИЗОПОДИИ. От греч. rhiza – *корень* и podos (pes) – *нога*. Тончайшие ветвящиеся и анастомозирующие выросты (псевдоподии), проходящие через устье и поры раковинок у фора-минифер.

РОПАЛИИ. От греч. rhopalon – *дубинка*. Видоизменённые (укороченные) щупальца, расположенные симметрично по краю зонтика у сцифоидных медуз (обычно их 8), называемые также *краевыми тельцами*. Представляют собой своеобразные органы чувств, отвечающие за равновесие (представлены *статоцистами*, содержащими *статолиты*) и зрение (глазки). Ропалии непосредственно связаны с сенсорными нейронами нервного кольца медузы и играют роль своеобразных *пейсмекеров*, стабильно поддерживающих частоту плавательного ритма медузы (см. **Пейсмекер** в разделе «**Анатомия, физиология и патология человека и животных**»).

РОПТРИИ. От англ. rope – *канат*, *верёвка* и греч. treis – *три*. Субмикроскопическая структура, отходящая от *коноида* у токсоплазмы.

РОСТРУМ. От лат. rostrum – *клюв*, *носовая часть корабля**. 1. Удлинённый предноздревой отдел черепа у позвоночных (например, череп с рострумом у усатых китов). 2. Вырост верхней

челюсти у рыбы-пилы или осетровых рыб, позволяющий им находить пищу на дне под слоем песка и ила. На роструме локализуются электрорецепторы – бугорковые рецепторы, отличающиеся от ампул Лоренцини у акул (см. **Ампулы Лоренцини**). 3. Выступающая носовая часть головогрудного щитка экзоскелета у речного рака. 4. Известковый рожок раковин моллюсков. 5. Различные анатомические образования, напоминающие по форме клюв, такие как рострум мозолистого тела (*corpus callosum*) или рострум *базисфеноида* (тела клиновидной кости).

*Ср.: *ростральные колонны* на Васильевском острове в Санкт-Петербурге.

РОТАРСЫ. От лат. rotare – *вертеть*, *вращаться*. Предки крокодилов, жившие в Триасе. Превосходили динозавров по разнообразию строения тела, способам питания и типам местообитания.

САРКОСПОРИДИИ. От греч. sarkos (sarx) – *мясо* и sporidion – *семечко*. Простейшие (класс споровиков, отряд кокцидий), паразитирующие в соединительной ткани и мышцах животных.

СЕНСИЛЛЫ. От лат. sensilis – *чувствующий*, *чувствительный* < sensus – *чувство*, *восприятие*, *ощущение*. Эпидермальные образования у членистоногих – форма чувствительных рецепторов, представляющих собой особые участки покровов в виде волосков (трихоидные сенсиллы), конусов (базиконические, целоконические) или пластинок (плакоидные или чешуйчатые сенсиллы), хордотональных и др. типов сенсилл с одной или несколькими чувствительными клетками. У ракообразных и насекомых сенсиллы распределены по всему телу от ротовых частей до конечностей и хвостовых придатков, но особенно многочисленны на антеннах и антеннулах. Сенсиллы могут опосредовать все известные виды чувствительности – вкус, обоняние (хеморецепторы), осязание (механорецепторы), восприятие звука (сонорецепторы), влажности (гигрорецепторы), температуры (терморецепторы) и света (фоторецепторы)*.

*Сенсиллы-ринарии у тлей (от греч. rhis – *нос*).

СЕПИОН. От греч. sёpia – *каракатица*. Внутренняя полая известковая раковина у некоторых видов каракатиц. У других видов, кроме *спирулы*, раковина роговая.

СЕПИЯ. От греч. sёpia – *каракатица*. 1. Головоногий моллюск *каракатица* (род *Sepia*). 2. Сепией также называется тёмная жидкость, вырабатываемая чернильным мешком (чернильной железой) головоногих моллюсков (каракатиц, кальмаров и осьминогов) и выбрасываемая ими для маскировки. Содержит пигмент *меланин*. *Лучшие сорта китайской туши всегда приготовлялись из сепии*.

СЕРКИ. От греч. kerkos – *хвост*. Два хвостовых образования у тараканов, на которых расположены чувствительные волоски (сенсоры), способные сгибаться только в одном направлении, причём каждый – в своём. Тем самым достигается возможность улавливать движение воздуха в любом направлении (рассматриваются как воздушные детекторы).

СЕРПЕНТАРИЙ. От фр. serpent – *змея** < лат. serpo (serptum) – *ползать*, *пресмыкаться*. Змеиный питомник.

*Этого же происхождения и слово *серпантин* (отсюда также происходит и термин *герпетология* – раздел зоологии, изучающий пресмыкающихся и земноводных) (см. также **Герпес** в разделе **Микробиология и вирусология**).

СИНКАРИДЫ. Стенотермные ракообразные, обитающие в подземных водоёмах с постоянно низкой температурой воды. Стенотермность обусловлена неспособностью единственного яйца, откладываемого самкой, развиваться при температуре выше 13 °С.

СИНЦЕФАЛОН. От греч. syn – *вместе* и kephalon – *голова*. Головная капсула, или сложная голова, покрытая хитином и состоящая из головной лопасти (акрона) с антеннулами и четырёх головных сегментов, несущих антенны, верхние челюсти (мандибулы) и две пары нижних челюстей (максиллы и максиллулы). Синцефалон свойственен некоторым ракообразным.

СКАФОГНАТИТ. От греч. scapha – *лодка* и gnathos – *челюсть*. Анатомическая структура дыхательной системы у речного рака *Astacus astacus*.

СКЛЕРИТЫ. От греч. skleros – *твёрдый*. Отдельные сегменты (пластинки), на которые разделена покровная кутикула членистоногих. Склериты соединены между собой сочленовными мембранами, что обеспечивает подвижность членистоногих (см. **Стерниты**).

СКОЛЕКС. От греч. skolex – *червь*. Головка или передний конец ленточных червей (цестод), прикрепляющихся присосками или с помощью крючков к стенке кишечника организма-хозяина. Различные отряды цестод отличаются морфологическими особенностями сколексов (см. **Финна**).

СКОЛЕЦИДЫ. От лат. scoleces (scolices) – *черви* < греч. skolex – *червь* и eidos – *сходство*. Низшие черви. Примитивные двустороннесимметричные беспозвоночные животные. По некоторым представлениям рассматриваются как отдельный тип, включающий в себя подтипы плоских червей, первичнополостных червей и немертин. Есть и другие представления, согласно которым эти группы выделяются в самостоятельные типы.

СКОТОПИЧЕСКИЕ ГЛАЗА. От греч. skotoma – *темнота*, *мрак* и scopeo – *смотрю*. У насекомых, ведущих сумеречный или ночной образ жизни, зрение обеспечивается глазами, имеющими ряд специальных приспособлений. Для них характерны большие рабдомеры и особые *ското-*

пические омматидии, в которых микроструктура и распределение светоизолирующих пигментов обеспечивают попадание светового излучения с одного омматидия на рецепторные клетки соседних омматидиев, что и приводит к увеличению чувствительности глаз при низкой освещённости. Этот феномен получил название *темновой адаптации* глаз (см. **Омматидий**).

СКУТА. От лат. scuta (scutum) < scutra – *плоская чашка*, *блюдо* (в зоологии – *чешуйка, щиток*). Пластинка у иксодовых («твёрдых») клещей, покрывающая спинку мужских особей, а также формирующая передний щит позади головки у женских особей и незрелых форм.

СКУТЕЛЛУМ. От лат. scutella – *чашка*, *блюдце*. Хитиновый покров у насекомых, покрытый щетинками, например, у дрозофилы.

СКУТУЛУМ. От лат. scutulum – *небольшой щит*, *щиток*. В анатомии – *лопатка*.

СМОЛТ. От англ. smalt (нем. smalte) – *смальта* (цветное непрозрачное стекло в виде пластинок, применяемое для изготовления мозаики*). Название молоди лосося на стадии развития, когда она начинает скатываться вниз по реке, к морю.

*Название связано с тем, что в воде движущийся массив молоди переливается разноцветными блёстками, как мозаика.

СОМИТЫ. От греч. soma – *тело*. Сегменты тела у кольчецов (аннелид). Количество сомитов у кольчецов может достигать нескольких сотен. С сегментацией тела связана *метамерия* внутренних органов у кольчецов.

СОСУДИСТЫЙ ПЛЕКСУС. От лат. plexus (греч. plexis) – *сплетение*. Сосудистое сплетение в стенке кишечника у дождевых червей (см. **Плексус** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**).

СПЕРМАТЕКА. От греч. sperme (spermatos) – *семя* и theka (лат. theca) – *хранилище*, *вместилище*, *кладовая*. Семяприёмник у некоторых ракообразных и насекомых, служащий для хранения спермы, полученной от самцов в результате спаривания. Сперма в сперматеке может храниться очень долго, например, пчелиные матки, которые спариваются только один раз (обычно с пятью, шестью трутнями за один брачный облёт), всю жизнь – около пяти лет – откладывают оплодотворённые яйца.

СПЕРМАТОФОРЫ. От греч. sperme – *семя* и phoros – *несущий*. Капсульные образования (пакеты или мешочки различной формы и строения), в которых хранятся и переносятся сперматозоиды. Характерны для некоторых моллюсков, червей, наземных членистоногих* (паукообразных**) и земноводных. У некоторых осьминогов сперматофоры представляют собой узкие длинные (до 80 см!) мешки цилиндрической формы. У каракатиц сперматофор состоит из резервуара, содержащего сперматозоиды, закрученного переднего конца и семяизвергательного аппарата. Оболочка сперматофора относится к хитиноидному типу.

*Наружновнутреннее осеменение для наземных членистоногих является таким же первичным, как и наружное осеменение у водных форм.

**У некоторых видов пауков самец переносит сперматофор при помощи хелицер.

СПИКУЛЫ. От лат. spica – *острый конец*, *верхушка* < spicula (spiculum) – *кончик*, *остриё*, *жало*. 1. Скелетные структуры (элементы) беспозвоночных (губок). Разнообразные по форме иглы, состоящие обычно из карбоната кальция и оксида кремния ($CaCO_3$, SiO_2). 2. Элементы полового аппарата у круглых червей (кутикулярные спикулы, способствующие половому акту).

СПИРАЛЬНЫЙ КЛАПАН. Анатомическая структура в виде ленты, закрученной в спираль и способной поворачиваться на 360°, характерная для трёхкамерного сердца амфибий. Спиральный клапан располагается вдоль всей полости артериального конуса и делит её на две половины таким образом, что в начале систолы «более венозная» кровь направляется в отверстия кожно-лёгочных артерий, а затем при увеличении давления в желудочке клапан смещается и открывает отверстия системных дуг, куда устремляется смешанная кровь из центральной части желудочка. В конце систолы всё возрастающее давление сдвигает спиральный клапан дальше, освобождая отверстия сонных артерий. Таким образом, спиральный клапан снижает негативные последствия смешивания венозной и артериальной крови в единственном неразделённом желудочке у амфибий.

СПОНГИН. От греч. spongia – *губка* и prote(in) – *белок*. Рогоподобное вещество из группы склеропротеинов, близкое по составу к шёлку, из которого образуется скелет, создающий опору для тела и внутренних полостей у некоторых видов губок*. Спонгин содержит около 1 % йода, связанного с остатками тирозина (как в тиреоглобулине). Спонгиновый скелет представляет собой сложную сеть волокон, образуемых клетками-*спонгиобластами*. У многих видов губок скелет представлен минеральными иглами (*спикулами*) или мелкими тельцами (*конкрециями*), образующимися в специальных клетках-*склеробластах*.

*Только очень мелкие губки не имеют скелета.

СТАЗЫ. От греч. stasis – *стояние*. Так называются касты муравьёв в колонии, различающиеся функциями и даже морфологией.

СТАТОЦИСТЫ. От греч. statos – *стоящий* и kystis – *пузырь*. 1. Слуховые пузырьки – органы равновесия беспозвоночных (например, у плоских червей). 2. Клетки растений, в которых образуются *статолиты* (см. **Статолиты**).

СТЕММЫ. От лат. stemma – *гирлянда*. Органы зрения (латеральные, относительно просто устроенные глазки малых размеров) у большинства многоножек, личинок насекомых с полным

превращением и некоторых имаго. Личиночные глазки расположены обычно по 6 пар по бокам головы, а при метаморфозе атрофируются и замещаются фасеточными глазами.

СТЕРНУМ. От лат. sternum – *грудина*. В анатомии позвоночных – грудная плоская кость, с которой спереди соединены рёбра.

СТЕРНИТЫ. От лат. sternum – *грудина* (sternon – *грудь*). 1. Анатомические структуры у насекомых – брюшные полукольца (брюшные щитки члеников – сегментов туловища). На границе *склеритов* и *плейритов*, сросшихся и образующих сегменты туловища у насекомых, прикрепляется пара ног. 2. Вентральные (брюшные) пластинки – *склериты* у членистоногих (см. **Склериты**, **Тергиты** и **Плейриты**). 3. Отравляющие вещества, раздражающие верхние дыхательные пути.

СТИГМА. От греч. stigma (stigmatos) – *пятно*, *метка*, *знак*, *рубец*. Зоологический термин, обозначающий следующие образования у животных: 1. Светочувствительный глазок (пятно) у одноклеточных жгутиковых. 2. Дыхальца (отверстия трахеи) – органа дыхания у членистоногих, например, у клещей. 3. Жаберное отверстие в глотке кишечнополостных животных асцидий.

СТЕММЫ. От греч. stemma – *гирлянда*. Дополнительные простые глазки (аналоги одиночных фасеток) у личинок некоторых видов насекомых, располагающиеся по бокам головы (может быть от одного до тридцати глазков) (см. также **Оцелли**).

«СТРЕЛА ЛЮБВИ». Для гермафродитов земляных улиток характерен странный ритуал любви. Во время ухаживания одна из особей в паре протыкает тело другой стилетом, получившим название «стрелы любви». Бывает, что «стрела любви» остаётся в теле улитки. После взаимного оплодотворения созревшие яйца (10–20 шт.) улитка откладывает через отверстие в «голове».

СТРОБИЛА. От греч. strobos – *кружение, вихрь*. Цепочка проглоттид, образующаяся при делении ленточного червя (см. **Проглоттида**).

СТРОБИЛЯЦИЯ. От греч. strobos – *кружение*, *вихрь*. Процесс бесполого размножения сцифостомы, при котором в теле сцифоидного полипа последовательно образуются поперечные перетяжки, делящие тело сцифостомы по продольной оси на отдельные диски, соединённые центральным стволом. Диски постепенно отделяются и становятся *эфирами* (см. **Сцифостома** и **Эфиры**).

СФЕРИДИИ. От греч. sphaira – *шар* и eidos – *сходство*. Видоизменённые иглы морского ежа в виде мелких шаровидных или овальных образований на короткой ножке.

СЦИФОИДНЫЕ ПОЛИПЫ. От греч. skyphos – *кубок*, *чаша* и eidos – *сходство*. Класс кишечнополостных морских животных, для которых характерна смена полового (медузы) и бесполого (полипы) поколений (см. **Полипы**). Среди сцифоидов встречаются самые крупные (до 2 м в диаметре) медузы. Синоним – *сцифомедузы*. Цикл развития сцифомедузы включает следующие стадии: яйцо → планула → сцифостома → стробиляция → эфира → взрослая медуза.

СЦИФОСТОМА. От греч. skyphos – *кубок*, *чаша* и stoma – *рот*. Одиночный полип, в который превращается планула сцифоидных полипов, осевшая передним концом тела на донный субстрат. Этот молодой полип почкуется, образуя новые *сцифостомы* (см. **Планула**).

ТАГМЫ. От греч. tagma – нечто упорядоченное. Обособленнын отделы тела у примитивных ракообразных (*Crustacea*). Выделяют следующие отделы: протоцефалон, гнатоцефалон (челюстной отдел) и гомономно-метамерное туловище, заканчивающееся *тельсоном* (см. **Тельсон**).

ТЕГМЕН. От лат. tegimen – *покрывало*, *покров*, *прикрытие*. Склеротизированное переднее крыло у прямокрылых и уховёрток.

ТЕГУЛА. От лат. tegula – *кровельная черепица*. Энтомологический термин, обозначающий *подкрыловую пластинку*.

ТЕГУМЕНТ. Отлат. tegumentum (tegimentum)– *покров*, *покрывало*. Покровный эпителий ленточных червей*, клетки которого способны вырабатывать протеолитические ферменты. Другими словами, наружный покров у плоских червей. Так, например, у сосальщиков покров представлен эпителием, клетки которого сливаются, образуя общий цитоплазматический слой (*синцитий*), из которого в глубину тела погружаются участки цитоплазмы, содержащие ядра.

*Отличительной особенностью ленточных червей является отсутствие у них пищеварительной системы.

ТЕЛУМ. От греч. telum – *метательное орудие*. Концевой сегмент брюшка у насекомых.

ТЕЛЬСОН. От греч. telson – *граница*, *оконечность*. Концевочленик брюшка – анальная лопасть – часть тела (сегмент, которым заканчивается метамерное тело) у аннелид и членистоногих (ракообразных) (см. **Простомиум**).

ТЕНЕТЫ. От лат. teneo – *держу* или англ. tent – *навес* и net – *сеть*. Ловчие сети пауков (попросту *паутина*), состоящие из шёлка. Шёлк, образующий радиальные нити тенеты, состоит из двух типов белков, определяющих его чрезвычайные прочность* и эластичность. В структуре этих белков есть аморфные участки, способные к растяжению, в которые встроены два вида кристаллических участков (матриц), придающих нитям жёсткость и прочность. Ловчие сети обладают способностью отражать ультрафиолетовый цвет, что защищает их от повреждения птицами. Интересно также отметить, что пауки, строящие сеть, реагируют только на добычу, попавшую в сеть.

*Толщина паутины составляет 0,1 толщины человеческого волоса, а прочность в несколько раз выше прочности стали такого же диаметра.

ТЕНИИДЫ. От греч. tena – *нить* и eidos – *сходство*. Семейство гельминтов – ленточных червей (цестод или цепней), паразитирующих в тонких кишках, мозге и др. органах* у животных и вызывающих *тениидозы*; у овец признаком поражения центральной нервной системы является так называемая вертячка.

*Личинки поражают печень, образуя *гидатидные* кисты (см. соответствующую статью).

ТЕРГАЛЬНЫЕ ЯМКИ. Углубления на тергитах, например, у самцов тараканов, в которых накапливается секрет дорзальных желёз, содержащий гамофионы (см. **Гамофионы**) и поедаемый самками перед копуляцией.

ТЕРГИТЫ. От лат. tergum – *спина*, *спинка*, *хребет* < tergo – *сзади*, *с тылу* (задняя сторона). Анатомические структуры у насекомых – спинные полукольца или дорзальные (спинные) пластинки (*склериты*) покровной кутикулы (панциря) у членистоногих. Например, *тергиты* сегментов брюшка у речного рака (см. **Стерниты**).

ТЕРИОЛОГИЯ. От греч. therion – *зверь* и logos – *учение* (слово). Раздел зоологии, изучающий млекопитающих. Синоним – *маммалогия*.

ТЕРМИТЫ. От лат. termes (termitis*) – «*никогда не умирающий червь*». Отряд общественных (колониальных) тропических и субтропических насекомых, разделённых на касты (крылатые и бескрылые особи). Строят подземные и надземные гнёзда – термитники. Полифаги, способны усваивать древесину. Отличительной особенностью *термитов* является постоянная *копрофагия* между особями, т.е. поедание экскрементов друг друга, а также анальных выделений королевы-самки и короля-самца, что, с одной стороны, облегчает усвоение питательных веществ из такой труднопереваримой пищи, как древесина, а, с другой, позволяет заселять кишечный тракт симбиотическими жгутиконосцами, переваривающими целлюлозу. Анальные выделения половозрелых особей содержат также вещества *эпагоны*, подавляющие развитие половой системы у остальных членов семьи. Термиты весьма устойчивы к высоким концентрациям углекислого газа.

*Также лат. termitis – *ветвь*, *побег*.

ТЕРРАПОДЫ. От лат. terra – *земля* и греч. podos – *нога*. Общее название всех сухопутных ящеров.

ТЕСТА. От лат. testa – *скорлупа*, *раковина* (конха), *щиток*.

ТЕТРАПОДЫ. От греч. tetra – *четыре* и podos – *нога*. Общее название обширной группы наземных позвоночных, от амфибий до млекопитающих, имеющих четыре ноги.

ТЕТРАХИМЕНИУМ. От греч. tetra – *четыре* и hymen – *плёнка*. Предротовой аппарат у кругоресничных инфузорий, облегчающий поглощение пищи. Он состоит из трёх коротких мембранелл и одной более длинной мембраны (см. **Цирри**).

ТИДЕМАНОВЫ ЖЕЛЕЗЫ. Анатомические образования у иглокожих, расположенные поверх околоротового амбулакрального кольца. В ткани тидемановых желез образуются новые амёбоидные фагоциты, восполняющие потерю фагоцитов*, нагруженных вредными веществами (конечными продуктами метаболизма) и покидающих тело морской звезды (обычно через кожные жабры). Синоним – *тидемановы тельца*.

*У иглокожих отсутствует выделительная система как таковая, поэтому фагоциты частично играют роль органов выделения. При этом значительная часть конечных продуктов обмена откладывается в тканях звезды (главным образом в коже) в виде окрашенных зёрен.

ТИЛАЦИИ*. От греч. thylaxion – *сумка*. Реактивные разрастания тканей животных, вызванные различными паразитами, такими как сосальщики, ленточные черви, нематоды, моллюски, насекомые, ракообразные и некоторыми комменсалами. Различают *зоотилации*, вызываемые животными-паразитами, и *фитотилации*, вызываемые грибами или бактериями (см. **Тилакогены** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**). Тилации отличаются от простых соединительнотканых капсул, образующихся вокруг инородных тел, своим довольно сложным и специфическим строением, характерным для каждого вида паразита. Синоним –*галлы животных* (по аналогии с галлами растений).

*Термин предложил в 1889 г. французский зоолог А. Жиар.

ТИФЛОЗОЛЬ. От греч. typhlos – *слепой*, typhlon – *слепая кишка* (лат. cecum) и нем. Sol < лат. solvo – *освобождать*. Желобовидное впячивание в полость средней кишки, расположенное на её дорсальной стороне и ориентированное вдоль органа. Анатомическая особенность пищеварительного тракта у дождевых червей, увеличивающая переваривающую и всасывающую поверхность кишечника. *Тифлозоль* имеет свой собственный кровеносный сосуд.

ТОКСОКАРОЗ. От названия рода нематод *Toxocara* и греч. -osis – *состояние*. Паразитарное заболевание, обычное для собак, которое вызывается «собачьей аскаридой» (*Toxocara canis*) и протекает с поражением глаз. Для личинок характерна парентеральная (по сосудистому руслу) миграция. Токсокары способны инфицировать и человека (синдром *larva migrans*)*. Синоним – *токсокариазис*.

*Мигрирующих личинок.

ТОКСОПЛАЗМА. От греч. toxon – *арка*, *дуга*, *лук* (оружие), plasma – *нечто оформленное* и -osis – *состояние*. Вид простейших организмов – внутриклеточных паразитов, широко распространённых среди позвоночных животных, включая человека. Конечный этап жизненного цикла – половой процесс токсоплазмы всегда протекает в кишечнике

у различных видов кошачьих и приводит к образованию *ооцист*. Тканевые цисты формируются в организмах других животных (в том числе и человека), которые инфицируются от кошек. Возможна трансплацентарная передача паразита – пренатальная инфекция, вызванная заражением в матке (*in utero*), что приводит к поражению головного мозга и глаз (может закончиться смертью ребёнка) (см. также **Токсоплазмоз** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**).

Токсоплазмы способны изменять поведение хозяев, например, заражённых крыс и мышей, которые перестают бояться кошек («эффект бесстрашия») и, напротив, перемещаются туда, где они есть (их привлекают кошачьи *феромоны*, и в то же время они не чувствуют запах кошачьей мочи). При этом, кажется, крыса не болеет, иначе она не будет съедена. Скорее всего, и люди, заражённые токсоплазмой, изменяют своё поведение и в результате чаще гибнут, например, в автомобильных авариях. В противном случае паразиту не вырваться из оков человеческого организма.

ТОРНАРИЯ. От лат. tornare – *точить*, *обтачивать*. Свободноплавающая личинка кишечнодышащих (*Enteropneusta*, класса полухордовых), сходная по строению с личинками иглокожих.

ТРАВМАТИЧЕСКОЕ ОСЕМЕНЕНИЕ. Форма спаривания у постельных клопов, при которой самцы с помощью пениса саблевидной формы прокалывают кутикулу брюшка у самки. Самки относительно приспособлены к таким повреждениям. У них есть специальный V-образный по форме орган, носящий название *орган Берлезе*, направляющий и облегчающий проникновение. Этот орган также обладает иммунологическими функциями, сдерживая, как барьер, распространение проникающих вместе со сперматозоидами патогенных бактерий. В случае многочисленных совокуплений при таком способе травмирующего оплодотворения самки часто погибают, поэтому в естественных условиях они после коитуса разбегаются. Половозрелые самцы постельных клопов отличаются не только половой агрессивностью, но и полной неразборчивостью и могут смертельно травмировать друг друга и молодняк. Поэтому, чтобы избежать опасных связей, молодые и взрослые самцы испускают защитные феромоны, сдерживающие половозрелых самцов от спаривания. Синоним – *повреждающее совокупление*.

ТРЕМАТОДЫ. От греч. trematodes – *снабжённый присосками* (trema – *отверстие*). Сосальщики. Класс паразитических плоских червей, имеющих ротовую и брюшную присоски. Взрослые особи паразитируют на позвоночных, включая человека. Личинки – на беспозвоночных (см. **Дигенный**). Онтогенез сосальщиков протекает с чередованием поколений и сменой одного или нескольких промежуточных хозяев. Организм, в котором протекает стадия полового размножения паразита, называется *окончательным хозяином*, а организмы, в которых паразит размножается бесполым путём – *промежуточными хозяевами*.

ТРИЛОБИТЫ. От лат. trilobus – *трёхлопастной*, где греч. lobus – *скорлупа*, *шелуха*, *доля* (часть чего-то). Правильнее название переводить как «трёхчленные». Вымершие представители фауны кембрийского периода, предположительно предки артропод («членистоногих»). По способу питания относятся к *детритофагам*.

ТРИХИНЕЛЛА. От греч. trichinos – *волосяной*. Круглый паразитический червь (мелкая нематода), личинки которого паразитируют в мышцах. Люди часто заражаются при поедании мяса диких животных, например, медведя. Синоним – *трихина*.

ТРИХОБОТРИИ. От греч. trichinos – *волосяной* и botrys – *гроздь*. Чувствительные волоски на ногах пауков. У гигантского тарантула они могут вращаться, воспринимая малейшие колебания почвы.

ТРИХОМЫ. От греч. trichos – *волос*. Длинные волоски на теле насекомых.

ТРИХОЦИСТЫ. От греч. trichos (trix) – *волос* и kytos – *сосуд* (клетка). Специализированные сенсорно-эффекторные органеллы у одноклеточных (у некоторых инфузорий и жгутиковых), содержащие скрученную заострённую нить, которую они выбрасывают при нападении или при защите.

ТРИЭНА. От лат. triens – *треть*. Трёхосная игла скелета губок.

ТРОФОЗОИДЫ. От греч. trophe – *питание*, zoon – *животное* и eidos – *сходство*. Одна из форм гидрантов (особей), развивающихся на одном столоне у гидроидных полипов. Представляет собой пример полиморфизма, проявляющегося в пределах генетически однородной популяции (см. также **Акантозоиды** и **Дактилозоиды**).

ТРОФОНТ. От греч. trophe – *питание*. Зрелая форма ресничных инфузорий – *ихтиофтириусов*, паразитирующих на рыбах. Трофонт выходит в воду и инцистируется. В цисте после многократного деления клетки образуется около 200 мелких (Ø~20–30 мкм) свободноплавающих клеток, получивших образное название «бродяжки» и заражающих новых хозяев (особенно молодь рыбы).

ТРОФОСОМЫ. От греч. trophe – *питание* и soma – *тело*. Специальные клетки у гидротермальных обитателей – бескишечных трубчатых червей *вестиментифер**, содержащие симбиотические бактерии, окисляющие сульфиды. Другими словами, *трофосомы* – это специальные органы-культиваторы симбиотических бактерий. Заражение симбионтами происходит на личиночной стадии (см. также **Погонофоры**). Личинки имеют

нормальные рот и кишечник и поедают органические осадки («морской снег»).

*От лат. vestis – *покрывало*, mentitus – *принимать вид*, *симулировать* и ferro – *несу*. Могут достигать огромных размеров (более двух метров) и жить более сотни лет.

ТРОХИ. От греч. trochus – *обруч*, *колесо*. Сегменты тела, отдельные ресничные кольца у пелагических предковых форм кольчецов.

ТРОХОФОРА. От греч. trochos (trochus) – *колесо* и ferro – *несу*. Личинка, характерная для многощетинковых червей (полихет – *Polychaeta*), архианнелид и некоторых моллюсков. Трохофора полихет активно плавает и питается, обеспечивая расселение полихет, а затем превращается в молодого червя.

ТУРБЕЛЛЯРИИ. От ср. лат. turbellaria – *маленький вихрь* < turbo – *приводить в волнение*, *круговое движение*. Класс ресничных плоских червей, большинство из которых относятся к свободноживущим водным или почвенным формам. За счёт движения ресничек могут свободно ползать по субстрату (донные коряги, водные растения, камни) или активно плавать (см. также **Планарии**). Отличительной особенностью турбеллярий является отсутствие кровеносной системы, осуществляющей транспортные функции. Наиболее примитивные формы не имеют и кишечника, например *Turbellaria convoluta*, у которой усвоение пищи осуществляется специализированными фагоцитами, свободно блуждающими в толще пищеварительной паренхимы.

УРОСТИЛЬ. От греч. ura – *хвост* и stilos (лат. stilus) – *стержень* (для письма), *палочка*. 1. У костных рыб удлинённый и загнутый вверх последний хвостовой позвонок, имеющий поверхность для прикрепления опорных структур хвостового плавника (вместе с *гипуралиями* образует скелет хвостового плавника) (см. **Гипуралии**). 2. Слившиеся хвостовые позвонки в тазовом поясе скелета у бесхвостых земноводных (например, у лягушки).

УРОПОДЫ. От греч. ura – *хвост* и podos – *нога*. Веслообразные придатки на последних сегментах брюшка у ракообразных. Образуют вместе с тельсоном веерообразный «хвост», с помощью которого животные могут плыть назад. См. **Эндоподиты**.

ФАБРИЦИЕВАЯ СУМКА. Центральный орган иммунной системы у птиц, продуцирующий лимфоидные клетки (здесь дифференцируются лимфоциты) и соответствующий тимусу млекопитающих. Представляет собой слепой вырост на спинной стороне клоаки.

ФАЗМИДА. От греч. phasma – *призрак* (видение) и eidos – *сходство*. 1. Каудальные хеморецепторы (одна из пары) у нематод класса *Phasmidia* (современная классификация – *Secernentasida*). 2. Общее название нематод класса *Secernentasida*.

ФАЛАНГИ. От греч. phalangos (phalanx) – *сустав*. Второе название *сольпуг* – отряда ядовитых животных из класса паукообразных.

ФАСЕТКА. От фр. facette – *скошенная боковая грань*, *фаска*, *фасет*, *фацет*. Автономный светочувствительный элемент (составная часть) сложного («фасеточного») глаза у членистоногих (насекомых). Синоним – *омматидий* – простой глазок, из множества которых состоит сложный фасеточный глаз насекомых (см. **Омматидий**).

ФЕРОМОНЫ АГРЕГАЦИИ. Вещества аттрактанты, обнаруженные у некоторых видов жуков-короедов и лубоедов, относящихся к родам *Dendroctonus*, *Ips*, *Scolytus*, *Xyleborus*. Привлекают к поражённому дереву других самцов и самок. Тараканы *Blatella germanica* также выделяют с калом вещество, способствующее скоплению особей в определённых местах (см. **Феромоны** и **Эпагоны** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

ФИЗОГАСТРИЯ. От греч. physis – *природа* и gaster – *живот*, *желудок*. Так называется сильное вздутие брюшка у насекомых за счёт разрастания жирового тела. У многих термитофильных насекомых, например жуков-стафилинид, мимикрически увеличивается размер брюшка и изменяется его форма, в результате чего они сильно напоминают термитов того вида, в термитниках которого они обитают.

ФИЛЛОКСЕРА. От греч. phyllon – *лист* и xeros – *сухой*, *высохший*. Равнокрылые хоботные насекомые (род тлей), паразитирующие на растениях, например, на винограде. Приносят огромные убытки.

ФИЛЛЯРИИ. От лат. filum – *нить*. Семейство длинных и тонких паразитических червей из класса нематод. Иначе: нематоды-нитчатки, личинки которых, попадая в организм человека и животных, вызывают ряд заболеваний, связанных с закупоркой лимфатических протоков. У человека приводят к тяжелейшей патологии, носящей зооморфное название *слоновость* (элефантиаз).

ФИННА. От нем. Finne – *личинка ленточных червей*. Пузырчатая (личиночная) стадия развития многих ленточных червей (например, эхинококка). Различают четыре типа финны: *цистицерк*, *ценур*, *цистицеркоид* и *эхинококк* (см. соответствующие статьи).

ФЛАГЕЛЛАТЫ. От лат. flagellatus – *снабжённый бичом*. Жгутиковые (биченосцы) – класс простейших животных (*Mastigofora*)*, характеризующихся наличием органов локомоции – жгутиков.

*От лат. mastigophorus – *биченосец*.

ФЛАГЕЛЛУЛЫ. От лат. flagellum – *плеть*, *бич*, *кнут* (*жгутик*). Зооспоры, снабжённые жгутиком или жгутиками (флагеллиоспоры).

ФЛАГЕЛЛУМ. От лат. flagellum – *плеть*, *кнут*. 1. Орган движения у бактерий, простейших

(класса жгутиковых – *Mastigofora*), зооспор и сперматозоидов. Состоит (исключая бактерии) из 9 пар периферических и двух центральных микротрубочек, связанных с базальными тельцами. 2. Копулятивная трубочка у ресничных червей (планарий).

ФЛОРИКОМ. От лат. floris – *цветок*. Сложная трёхосная, похожая на цветок скелетная игла стеклянных губок (см. **Спикулы**).

ФОТОФОРЫ. От греч. photos – *свет* и phore – *переносить*. Органы свечения у некоторых групп животных, например, у планктонных эуфазиевых (отряд высших раков).

ФУНДУЛЮС. От лат. fundulus – *слепая кишка* < fundula – *тупик*. Африканская рыбка, обитатель пересыхающих водоёмов, живёт, как правило, только один сезон дождей и, вымётывая икру, погибает. Весь цикл развития фундулюс приурочен к смене периодов дождливого и сухого сезонов года. Интересно отметить, что рыбка, помещённая в аквариум, сохраняет свой цикл развития неизменным.

ХЕЛИЦЕРЫ. От греч. chelicera – *клешни*. Верхние челюсти представителей подтипа членистоногих *Chelicerata*, представляющие первую пару видоизменённых головных конечностей. Синоним – *клешни* (англ. pincers – *клещи*, *щипцы*, *клешни*).

ХИАСТОНЕВРАЛЬНЫЙ. Отгреч. chiasmos– *крестообразное расположение* (в виде буквы χ), *перекрест* и neuron – *нерв*. Хиастоневральная (перекрещенная) нервная система характерна для переднежаберных моллюсков, поскольку у них плевровисцеральные коннективы образуют хиазму (см. **Коннективы** и **Хиазма** в разделе «**Анатомия, физиология и патология человека и животных**»).

ХИРОНОМИДЫ (Chironomidae). От лат. chironomos – *мастер пластических движений рук* (изящной жестикуляции) < греч. cheir – *рука* и eidos –*сходство*. Комары-дергуны (звонцы)*, семейство двукрылых, подотряд длинноусых. У имаго ротовой аппарат редуцирован, и они не питаются. В слюнных железах хирономид содержатся политенные хромосомы. Особенно крупные пуфы четвёртой хромосомы у личинок *Chironomus* (мотылей) носят название *колец Бальбиани* (см. **Кольца Бальбиани** в разделе «**Клеточная биология**»).

*По вечерам большими стаями парят в воздухе, издавая звенящий звук.

ХИТИН. От греч. chiton – *кожа*, *оболочка*, *покров*. Вещество, из которого состоит внешний скелет, – панцирь членистоногих.

Из хитина морских крабов получают полисахаридное вещество *хитозан*, использующийся как сорбент и биологически инертный материал для перевязки (хитозан-коллагеновые маты) при лечении ожогов и трофических язв.

ХИТОНЫ. От греч. chiton – *плащ*. Класс панцирных боконервных моллюсков (*Loricata*, *Polyplacophora*). Обладают раковиной из восьми подвижно сочленённых пластинок, позволяющих им сворачиваться на брюшную сторону.

ХЛОРАГОГЕННЫЕ КЛЕТКИ. От хлор* и греч. agoge – *увод*, *унос*. Клетки, происходящие из мезотелия и покрывающие снаружи поверхность средней кишки и многих сосудов у полихет. Наряду с метанефридиями обладают выделительной функцией.

*От нем. Chlor < греч. chloros – *зеленовато-жёлтый*.

ХОАНЫ. От греч. choane – *воронка*, *воронкообразное отверстие*. 1. Внутренние отверстия ноздрей у амфибий 2. Внутренние носовые ходы у позвоночных, включая человека (хоана – *внутренняя ноздря*).

ХОАНОЦИТЫ. От греч. choane – *внутренние ходы*. Клетки, выстилающие *спикулы*, каналы и камеры тела губки. Воротничковые клетки у губок.

ХОРИОПТОЗ. От греч. chorion – *оболочка* и ptos – *опущение, падение*. Внутрикожная чесотка животных.

ЦЕЛОМОПОРЫ. От греч. kelia – *полость* и poros – *отверстие*. Отверстия на поверхности тела некоторых видов насекомых, через которые в случае опасности вытекает ядовитая или раздражающая для врагов *гемолимфа* (кровь).

ЦЕЛОПЛАНА (Coeloplana). От лат. caeles – *небесный* и planum – *плоский*. Беспозвоночное животное класса гребневиков.

ЦЕНОСАРК. От греч. kainos – *новый* и sarx (sarkos) – *мясо*. Ткань стебелька, лежащая под *перидермом* (*перисарком*) у гидроидных полипов и формирующая каналы, соединяющие соседние гидранты. При этом образуется общая для всей колонии пищеварительная полость – *энтерон* (см. **Энтерон**). Синоним – *гидрокалюс*.

ЦЕНУР (Цунура). От греч. koinos – *общий* и ura – *хвост*. Тип личинки (финны) со многими ввёрнутыми в полость пузыря головками. Представляет собой личиночную стадию развития у ленточных червей (солитёров, цепней) – *тениид* (*Taenidae*), вызывающих заболевания *ценурозы*. Личинки паразитируют во внутренних органах, в мышцах, в мозге у животных и человека. У овец ценуроз центральной нервной системы известен под названием *вертячка*. Синоним – *ценурус* (новолат. coenurus).

ЦЕРАСИУМ*. От лат. cera – *воск*. Выделения грызунов *даманов* (дасси), скапливающиеся на скалах.

*В Древнем Риме использовали как возбуждающее средство – афродизиак.

ЦЕРКА. От греч. kerkos – *хвост*.

ЦЕРКАРИЯ. От новолат. cercaria < греч. kerkos – *хвост* (церка). Свободноплавающая личиночная стадия в развитии у сосальщиков (личинка трематод длиной около 1 мм), покинувшая тело

первого промежуточного хозяина (моллюска). Имеет хорошо развитый хвост (отсюда и произведено название), раздвоенный у фуркоцеркарий* или имеющий боковые придатки. Развивается в спороцисте (редии). Может превратиться в адолескарию, как, например, у печёночной двуустки (см. **Адолескария**), либо внедряется в тело второго промежуточного хозяина (рыбы, головастика), где отбрасывает хвост и образует цисту (инцистируется), превращаясь в *метацеркарию* (см. **Метацеркария** и **Редия**). Церкарии обладают способностью вырабатывать секреты, нарушающие целостность покровов хозяина. Так, у церкариев сосальщиков есть специальные железы, открывающиеся у основания стилета или фронтального органа, секрет которых содержит гиалуронидазу, расщепляющую межклеточный «цемент». Благодаря этой особенности церкарии сосальщиков проходят через неповреждённые покровы животных и мигрируют внутри тела хозяина через его органы и ткани.

*От позднелат. furcatus – *разделённый*.

ЦЕСТОДЫ. От греч. kestos – *пояс*, *лента*. Ленточные паразитические черви, обитатели кишечника животных и человека, длиной от нескольких миллиметров до 20 м (класс плоских червей с лентовидным телом).

ЦЕФАЛОПОДЫ. От греч. kephalon – *голова* и podos (pus) – *нога*. Головоногие моллюски.

ЦЕФАЛОТОКСИН. От греч. kephalon – *голова* и toxikon – *яд*. Прогаптон слюнных желёз головоногих моллюсков, оказывающий парализующее действие на крабов.

ЦЕЦИДОЗОИ. От «цецидии» (галлы) и zoa – *животные*. Животные (галлицы), вызывающие образование галлов у растений (см. **Цецидии** в разделе **«Ботаника»**).

ЦИБЕТОН. Пахучий мускусный продукт *циветы* (индийской виверры, *Viverra zibetha*), откуда и получил своё название (см. **Мускус**).

ЦИКЛОИДНЫЙ. От греч. kyklos – *круг*, *колесо* и eidos – *сходство*. Циклоидная чешуя, характерная для большинства видов костистых рыб, сформированная годичными кольцами в виде неправильной формы концентрических окружностей. Имеет мезодермальное происхождение.

ЦИЛИАТА. От лат. cilium – *ресничка*. Ресничные инфузории (например, *Paramecium*), класс животных типа Protozoa. Представители класса также могут иметь структуры, производные от ресничек – *цирры* или *мембранеллы*.

ЦИЛИАТУРА. От англ. ciliature < лат. cilia – *реснички*. Ресничный покров.

ЦИПРИНОДОНТЫ. От лат. cyprinus – *карп* и греч. odontos – *зуб*. Карпозубые рыбы.

ЦИПРИНОИДНЫЙ. От лат. cyprinus – *карп* и греч. eidos – *сходство*. Например, *циприноидный* тип семенников у костных рыб отличается наличием семенных канальцев, которые сильно извиваются в различных плоскостях. Такие семенники имеют округлые края и выводной проток, который располагается в верхней части органа. Циприноидные семенники характерны для карповых, сомовых, тресковых, щуковых и других отрядов рыб (см. **Перкоидный**).

ЦИПРИСОВИДНАЯ ЛИЧИНКА. От названия рода усоногих ракообразных *Cypris**. Последняя личиночная стадия развития усоногих ракообразных, следующая за науплиусом и превращающаяся в зрелого усоногого рака.

*От лат. Cypris – Киприда, эпитет Венеры.

ЦИРРИ (цирры). От англ. cirri – *усик* < лат. cirrus – *хохолок*, *бахрома*, *завиток*. 1. Соединение соседних ресничек в виде кисточки у ресничных простейших (у сложно организованных инфузорий). Этот ресничный комплекс в области ротового аппарата (предротовой комплекс) у инфузорий облегчает поглощение пищи (см. также **Тетрахимениум**). 2. Многочисленные подвижные отростки, служащие для передвижения по субстрату и временному прикреплению к нему у бесстебельчатых морских лилий (иглокожих).

ЦИРРУС. От лат. cirrus – *хохолок*, *локон*, *завиток*. 1. Клок (пучок) волос, бахрома. 2. Щупальце у полипов. 3. Мужской совокупительный орган, соединённый с семявыносящим каналом у плоских червей. 4. Хохолок у птиц. 5. Чёлка у лошади. 6. Кисточка или усик у растений.

ЦИРКУМПАЛЛИАЛЬНЫЙ. От лат. circum – *круг*, *вокруг* и pallium – *покрывало*, *покров*, *полог*. Располагающийся вокруг мантии, например, циркумпаллиальная артерия у двустворчатых моллюсков.

ЦИРКУМПУЛЬМОНАЛЬНЫЙ СИНУС. От лат. circum – *круг*, *вокруг*, pulmo – *лёгкое* и sinus – *изгиб*, *извив*, *пазуха*. Полостная структура лёгкого (лёгочных мешков) у пауков.

ЦИРТОЦИТЫ. От греч. cyrtos – *корзинка* и kytos – *клетка*. Корзиночные клетки выделительных органов *протонефридий*, осуществляющие фильтрацию (см. **Протонефридии**).

ЦИСТИЦЕРК. От греч. kystis – *пузырь* и kerkos – *хвост*. Личиночная стадия развития ленточных червей-цестод (цепней, солитёров) (*Taenidae*) – финна с одной головкой (сколексом), ввёрнутой в полость пузыря. Наиболее опасны для человека цистицерки, развивающиеся в мышцах свиней и крупного рогатого скота (см. **Цистицеркоз**).

ЦИСТИЦЕРКОИД. От греч. kystis – *пузырь*, kerkos – *хвост* и eidos – *сходство*. Промежуточная стадия развития некоторых ленточных червей (цестод) – *финна*, состоящая из туловища с ввёрнутой головкой и хвостом.

ЦИСТОГОНИЯ. От греч. kystis – *пузырь* и gonia – *рождение*. Процесс превращения свободной церкарии в адолескарию. Последняя, попав в

тело окончательного хозяина (копытные, человек), развивается в половозрелого червя (см. **Адолескария** и **Церкария**).

ЦИСТИЦЕРКОЗ. От «цистицерк» и греч. -osis – *состояние*. Инвазия личинками паразитических ленточных червей (см. **Цистицерк**).

ЦИТОСТОМ. От греч. kytos – *клетка* и stoma (stomatos) – *рот*. Клеточный рот у жгутиконосцев, представляющий собой фиксированный участок тела клетки или участок «липкой цитоплазмы» (участок, на котором отсутствует пеликула). Часто клеточный рот представляет собой углубление на поверхности клетки (перистом), обычно располагающееся у основания жгутика, движения которого привлекают в эту область взвешенные частицы. У примитивных форм цитостом располагается на переднем конце тела, а у более высокоорганизованных – смещается на «брюшную сторону». Цитостом переходит в клеточную глотку (цитофарингс).

ЦИТОФАРИНГС. От греч. kytos – *клетка* и pharynx (pharyngos) – *зев*, *глотка*. Клеточная глотка у жгутиконосцев и ресничных инфузорий. Представляет собой узкий канал, заканчивающийся в эндоплазме.

ЧАНГЬЮРАПТОР. От кит. Чангью – «великое перо» и лат. raptor – *грабитель*, *хищник*, *убийца*. Хищный ящер (микрораптор) «Великое перо» (*Changyuraptor yangi*)*. Пернатый четырёхкрылый динозавр, длиной более 1 м и массой около 4 кг, обитавший на северо-востоке современного Китая около 125 млн лет назад. Тело животного было полностью покрыто перьями, а оперение лап формировало четыре небольших крыла, поэтому динозавр принадлежал к группе ящеров-бипланов с хорошо развитым хвостом, игравшим роль воздушного тормоза при посадке животного. Считается, что пернатые динозавры предшествовали появлению птиц.

*Видовое название дано в честь китайского спонсора, поддержавшего проект по изучению окаменелых останков ящера.

ШИСТОСОМЫ. Трематоды рода *Schistostoma*, вызывающие тяжёлое заболевание *шистосомоз*, поражающее внутренние органы человека. Промежуточными хозяевами паразита являются пресноводные крошечные улитки, обитающие в илистых каналах в Средней и Юго-Восточной Азии. Человек заражается при контакте со свободно плавающими личинками.

ЭВРИПТЕРИДЫ. От греч. eurys – *широкий*, pteron – *крыло* и eidos – *сходство*. Ракоскорпионы. Самые крупные водные членистоногие в истории Земли. Хищники, жившие 420 млн лет назад (с ордовского по пермский период). Считается, что в силурский период эвриптериды дали начало предкам скорпионов. Синоним – *гигантостраки*.

ЭВТРОФИЯ (эутрофия). От греч. eu – *хорошо*, *полностью*, trophe – *питание* и -ia – *условия*. Буквально, хорошее питание. 1. Способность озёр (водоёмов, болот) создавать высокий уровень первичной продукции за счёт высокой концентрации биогенных элементов (эвтрофные водоёмы – высокопродуктивные водоёмы). 2. Нормальное состояние питания организма (пищевой баланс).

ЭКДИЗИС. От греч. ekdysis – *линька*. Линька у членистоногих, в ходе которой отслаивается и сбрасывается старая кутикула. Линька обеспечивает возможность роста по мере затвердевания новой кутикулы. Регуляция линьки осуществляется при участии нескольких гормонов. У речного рака линька подавляется нейрогормоном* *синусовой железы*, расположенной в глазном стебельке. Этот гормон блокирует синтез гормона, стимулирующего линьку (см. **Экдизоны** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

*Синтезируется группами нейронов, расположенных по ходу зрительного нерва, и накапливается в синусовой железе.

ЭКЗОПОДИТ. От греч. exo – *вне* и podus – *нога* и eidos – *сходство*. Наружная, расположенная ближе к внешнему краю тела ветвь двуветвистой конечности у ракообразных (*Crustacea*). Состоит из члеников, несущих длинные щетинки и короткие шипы. Экзоподиты у самцов служат для переноса сперматофора к семяприёмникам самки и удержания её в процессе спаривания (см. также **Эндополит**).

ЭКЗУВИЙ. От лат. exuviae – *снятая*, *сброшенная одежда* (снятая с животного шкура) Хитиновый покров пауков или стрекоз, сброшенный при линьке или после метаморфоза.

ЭКССУДАТОРИИ. От лат. exsudo – *выпоте́ваю*. Придатки последних сегментов брюшка у термитофильных жуков.

ЭЛАСМОИДНЫЙ. От лат. Elasmoterium – *крупный ископаемый носорог* и eidos – *сходство*. Эласмоидная чешуя костных рыб – костные чешуйки, образующиеся в кориуме (см. **Ганоидный**).

ЭЛЕГАНТНАЯ НЕМАТОДА *Caenorhabditis elegans*. Маленький земляной червь (размер взрослой особи около 1 мм) – излюбленный объект исследований генетиков, молекулярных биологов, биологов, изучающих развитие и старение организмов, а теперь и эволюционистов*. Геном червя (97 Мб) содержит 1 тыс. генов, а тело состоит из 959 клеток**, гистогенетический ряд которых (их последовательное развитие) полностью прослежен. Из 959 клеток червя (гермафродита)*** 302 клетки представлены нейронами, так что червячок относится к очень «мозговитым» созданиям****. На элегантной нематоде впервые был расшифрован механизм *апоптоза*, в результате которого в процессе онтогенеза червь теряет 114 клеток. Нематода размножается большей частью гермафродитическим самооплодотворением, что приводит к возникновению однородных популяций, в которых

продолжительность жизни особей в нормальных условиях составляет всего 20 суток. На элегантной нематоде также впервые было показано, что темп старения организма может находиться под генетическим контролем, при этом удалось получить особей сильно различающихся по продолжительности жизни. В результате были идентифицированы гены age-1, daf-2, daf-23, spe-26 и так называемые часовые гены (clk-1, clk-2, clk-3), имеющие прямое отношение к контролю продолжительности жизни червя.

*Культивирование червей в присутствии смертельной для них бактерии *Pseudomonas aeruginosa* показало, что у некоторых особей возникли мутации, позволившие им не только выжить и приобрести устойчивость, но даже и питаться этими бактериями. Мутировавшие особи потребляют на 30 % меньше кислорода, чем черви дикого типа (предположительно они пользуются альтернативными дыхательными ферментами). У них также изменилось пищевое поведение и снизилась двигательная активность. Анализ показал наличие 7 различий в белках этих двух групп червей, что само по себе является уже достаточным условием для выделения мутировавших особей в отдельный вид. Таким образом, *C. elegans* предоставила исследователям возможность наблюдать процесс видообразования в лабораторных условиях.

**Некоторые коловратки также состоят всего из 400–900 клеток.

***У самцов 1031клетка.

****Полный коннектом (полная структура связей нейронов) элегантной нематоды уже описан.

ЭЛИТРЫ. От англ. elytron – *надкрылья*. Уплотнённые передние крылья у насекомых (жуков, тараканов, клопов, прямокрылых), прикрывающие сложенные задние крылья.

ЭНДОПОДИТ. От греч. endon – *внутри* и podus – *нога* и eidos – *сходство*. Внутренняя, расположенная ближе к телу, ветвь двуветвистой конечности (расщеплённой ножки) у ракообразных (*Crustacea*) (см. **Экзоподит**).

ЭНОЦИТЫ. От греч. enoikos – *жилец* и kytos – *клетка*. Клетки у некоторых насекомых, синтезирующие гормон линьки α-экдизон.

ЭНТЕРОН. От греч. enteron – *кишки*. Общая пищеварительная полость у гидроидных полипов.

ЭПИПОДИТЫ. От греч. epi – *над*, podus – *нога* и eidos – *сходство*. Тонкостенные пластинчатые или ветвистые наружные выросты *протоподитов* ножек у ракообразных. Представляют собой органы газообмена – жабры (см. **Протоподиты**).

ЭРГАТЫ. От греч. ergon – *работа*. Рабочие особи у общественных насекомых.

ЭСТЕТЫ. От греч. estesis. Своеобразные органы чувств у хитонов, находящиеся в пронизывающих раковину каналах. Считается, что *эстеты* являются барорецепторами, отвечающими за восприятие давления воды. Часть эстетов преобразованы в глазки, воспринимающие свет.

ЭХИНОКОКК. От греч. echinos – *ёж* и kokkos – *зерно*. 1. Паразитический червь класса *цестод*, обитающий в кишечнике кошек и собак, а также волков. Личиночная стадия (финна) развивается во внутренних органах (главным образом в печени) травоядных животных и человека. 2. Личиночная стадия, содержащая дочерние пузыри с несколькими головками (сколексами) в каждом (см. **Финна**).

ЭХИУРИДЫ. От греч. echis – змея, ura – *хвост* и eidos – *сходство*. Класс кольчатых червей (*Аннелид*) (см. **Полихеты** и **Олигохеты**).

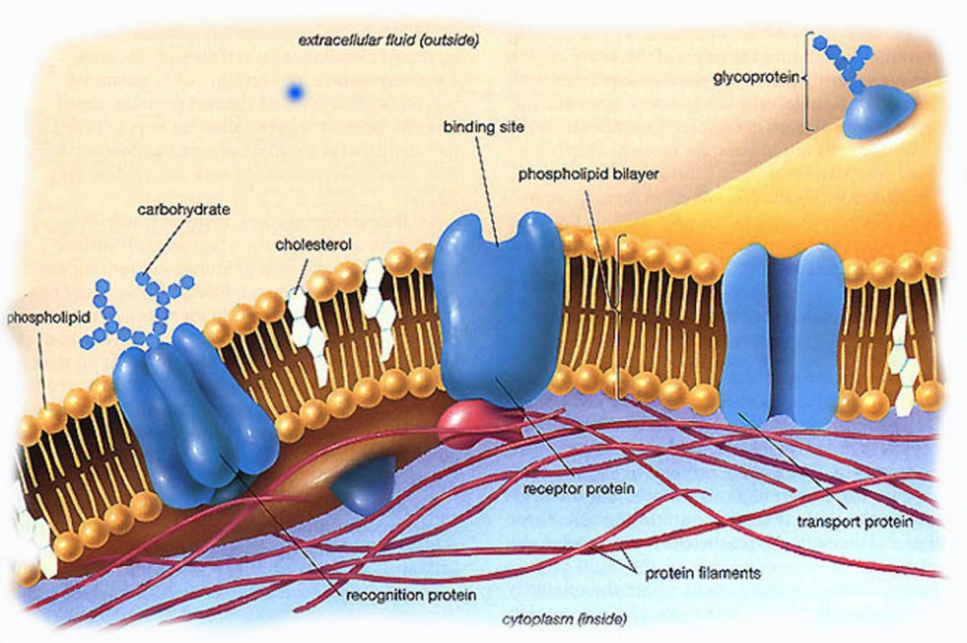
ЭФИРЫ. От лат. effero – *выносить*, *уносить*. Формы в развитии гидромедуз (сцифомедуз, например, *Aurelia*), отпочковывающиеся от бесполого полипа (процесс *стробиляции* гидромедуз) и превращающиеся в половое поколение медуз. Эфиры отличаются неполным формированием системы каналов, недостаточным развитием щупалец. По свободному краю зонтика эфиры имеют восемь вырезов, делающих их похожими на пропеллер (см. **Стробиляция**, **Сцифоидные полипы** и **Сцифостома**).

ЮГУЛЯРНЫЕ ТЕЛЬЦА. От лат. jugulum – *небольшое ярмо*, *горло*. Лимфомиелоидные органы (лимфоидная ткань) у амфибий, например, лягушек.

КЛЕТОЧНАЯ БИОЛОГИЯ

«Науки подобны величественной реке,
по течению которой легко следовать после того,
как оно приобретает известную правильность;
но если хотят проследить реку до её истока,
то его нигде не находят, потому что его нигде нет.
В известном смысле источник рассеян
по всей поверхности Земли».
Л. Карно

«Ни одно открытие в биологии
не даёт окончательных результатов,
а, наоборот, порождает новые,
нерешённые проблемы».
А. Фрей-Висслинг



АВТОЛИЗ. От греч. autos – *сам* и lysis – *распад*. 1. Самопереваривание клеток и тканей под действием собственных лизирующих ферментов. Автолиз характерен для процессов метаморфоза, автотомии, инволюции матки после родов и инволюции половых желёз, а также для клеток злокачественных новообразований. Автолиз происходит также при воспалительных процессах и иммунологических реакциях, при некрозе повреждённых тканей (очаги омертвения) и при повреждении клеток различными цитотоксическими агентами. 2. Саморасщепление молекул протеаз за счёт собственной протеолитической активности (см. **Аутолиз**).

АВТОПОЛИПЛОИДИЯ. От греч. autos – *сам*, poly – *много* и ploid – *образ* (набор хромосом). Полиплоидия, при которой кратно умножается набор хромосом только одного вида.

АГГЛЮТИНАЦИЯ. От лат. agglutinatio – *склеивание*, *приклеивание* < gluten – *клей*. Процесс агрегации клеток с помощью растительных *лектинов*, антител, вирусов (см. **Лектины**).

АГРЕСОМЫ. От фр. agreger < лат. aggregare – *присоединять*, *присовокуплять* и soma – *тело*. Специальные образования в цитозоле клеток, в которых накапливаются и агрегируют (слипаются) неправильно свернувшиеся белки, предназначенные для деградации.

АДАМАНТОБЛАСТЫ. От лат. adamantum – *твёрдый как сталь*, *несокрушимый* < греч. adamant – *алмаз* и blastos – *росток*. Клетки, формирующие эмаль растущих зубов.

АДАПТЕРНЫЕ (адапторные) БЕЛКИ. От лат. adaptare – *приспособлять*. Составная группа белков, не обладающих ферментативными функциями, но отвечающих за специфичность ответа клетки на внешние регуляторные воздействия. Эти белки связывают сигнальные молекулы, обеспечивая, тем самым, ответ клетки на внешние сигналы. Выделяют группу «заякоривающих белков» (anchor proteins, где anchor – *якорь*), которые связывают сигнальные молекулы с определёнными внутриклеточными структурами. Другая группа белков носит название scaffold proteins, где scaffold – *поддерживать*, *подпирать*, *нести на себе нагрузку*, которые образуют из нескольких сигнальных молекул мультифункциональные комплексы, предотвращая тем самым МАР-киназы от «несанкционированных» и неадекватных воздействий.

АДАПТЕРНЫЕ КОМПЛЕКСЫ. Белковые комплексы, состоящие из четырёх различных субъединиц, которые связываются со специальными сайтами на цитоплазматических доменах («хвостах») трансмембранных белков, относящихся к группе *карго*, и индуцируют образование клатриновой каймы мембранных ямок (см. **Карго**). Отдельные компартменты клетки содержат различные адаптерные комплексы.

АДАПТИНЫ. От лат. adapto – *приспособлять*, *прилаживать* и prote(in) – *белок*. Индивидуальные субъединицы адаптерных комплексов, расположенные сразу за цитоплазматической мембраной (в цитозоле), узнающие *сигнальный домен интернализации рецептора*, обнажающийся после связывания лиганда со своим рецептором, и запускающие процесс поглощения (удаления с клеточной поверхности) лиганд-рецепторного комплекса. Активируют инвагинацию мембраны (образование мембранной ямки и клатриновой каймы окаймлённого пузырька или везикулы) (см. **Клатрин** и **Окаймлённые везикулы (пузырьки)**). В различных клетках обнаружено множество адаптинов. Синоним – *адаптиновые субъединицы*.

АДГЕЗИВНОСТЬ. От лат. adhaesio – *прилипание*, *слипание*. Способность клеток взаимодействовать друг с другом или с субстратом. За адгезивность отвечают поверхностные и интегральные структуры плазматической мембраны, такие как белки *интегрины*, *селектины*, а также гликокаликс и липопротеины (см. **Гликокаликс, Интегрины, Селектины**).

АДГЕЗИЯ КЛЕТОК. От лат**.** adhaesio – *прилипание*, *слипание*. Хорошо известно, что клетки одного типа «льнут» друг к другу (*когезия*). Если в культуре перемешать клетки, полученные из печени и почек, то они обязательно разделятся: клетки печени соберутся с клетками печени, а почек – с клетками почек. Клеточную адгезию обеспечивают белковые молекулы семейства *кадхеринов*. Адгезивность лежит в основе целостности тканей и органов и, наконец, самого организма (см. **Интегрины**). Опухолевые клетки обладают значительно более низкой адгезивностью как между собой, так и с соседними нормальными клетками.

Английский цитолог Уоррен Льюис в 1922 г. писал: «Если различные типы клеток утратят слипание друг с другом и с внеклеточными опорными структурами, наши тела сразу же распадутся и превратятся в огромные смешанные потоки из эктодермальных, мышечных, мезенхимных, энтодермальных, печёночных и многих других клеток».

АДЕНОКАРЦИНОМА. От греч. aden – *железа* и karkinoma – *раковая опухоль*. Опухоль, возникающая из эпителия железистых тканей (железистого эпителия).

АДЕНОМА. От греч. aden – *железа* и суффикса «oma» – *вздутие*, *опухоль*, *новообразование*. Доброкачественная эпителиальная опухоль с железистоподобной структурой. Развивается из клеток железистой ткани (ткани различных желёз – предстательной*, молочной, клеток гипофиза и других желёз). Сохраняет структуру (строение) исходной железы. Один из типов полипов, локализованных в толстом кишечнике (ободочной и прямой кишке), имеющих характерную гистологическую структуру, также называются *аденомой* и являются источником *колоректального рака* (см. **Коло(но)рек-**

тальный рак. Синонимы: *гиперплазия нодозная*, *гиперплазия аденоматозная*.

*Аденома предстательной железы развивается у мужчин в возрасте старше 40–50 лет (у подавляющего большинства к 70 годам) в связи с гормональными изменениями в организме.

АДЕНОЦИТ. От греч. adën – *железа* и kytos – *клетка***.** Железистая клетка. Синоним – *гландулоцит*.

АДИПОЦИТЫ. От лат. adipois (adeps) – *жир* и греч. kytos – *клетка*. Жировые клетки, накапливающие нейтральные жиры и жирные кислоты. Образуются из фибробластов. Избыточное образование адипоцитов и увеличение их размеров происходит при некоторых видах ожирения. Адипогенез запускается через γ-изоформу ядерного (цитоплазматического?) рецептора PPAR* (PPARγ), который образует гетеродимер с рецептором ретиноевой кислоты. При избыточной продукции PPARγ в фибробластах запускается каскад реакций, приводящих к превращению их в адипоциты. В то же время первичный адипогенный сигнал принадлежит эндогенному лиганду PPARγ простагландину PGJ_2. В норме адипоциты поддерживают энергетический баланс и продуцируют гормоноподобное соединение *лептин* (см. **Липоциты**, а также **Лептин** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**).

*Семейство рецепторов ретиноидных и тиреоидных гормонов. Аббревиатура PPAR образована от peroxisome proliferator activated receptor – *рецептор, активируемый пероксисомным пролифератором* (см. **Рецепторы, активируемые пероксисомным пролифератором**).

АКАНТОЦИТ. От греч. acantho – *шип* и kytos – *клетка*. Эритроцит с шиповидными выростами.

АКАНТОЦИТОЗ. От греч. acantho – *шип*, kytos – *клетка* и -osis – *состояние*. Изменённая форма поверхности клеток. Наблюдается при синдроме Бассена-Корнцвейга (*абеталипопротеинемии*) (см. **Синдром Бассена-Корнцвейга (Bassen-Kornzweig)** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**).

АКАРИОЦИТ. От греч. a – начальная часть слова со значением отрицания и karyon – *ядро ореха* (ядро клетки). Безъядерная клетка (англ. *acaryocyte*).

АКВАПОРИНЫ. От лат. aqua – *вода*, греч. poros – *проход*, *отверстие* и prote(in) – *белок*. Трансмембранные канальные белки (суперсемейство транспортных белков), обеспечивающие селективное прохождение воды и некоторых растворённых молекул через плазматическую мембрану. Аквапорины – это высококонсервативные белки, присутствующие во всех клетках – от бактерий до млекопитающих и человека.

АКСИАЛЬНЫЙ ЭЛЕМЕНТ. От греч. asix – *ось*. Структура, состоящая из негистоновых белков, вокруг которой конденсируются хромосомы при образовании *синапсиса* (см. также **Латеральный элемент**).

АКСОН. От греч. axon (akson) < axis – *ось*. Самый длинный *одинарный* цитоплазматический отросток нервной клетки (нейрона), проводящий и генерирующий* нервные импульсы (спайки) от тела нейрона к аксонной терминали. Аксон практически не ветвится, исключая концевые отделы, и его масса составляет почти 99 % от массы всего нейрона. Длина аксона может достигать десятков см. Наиболее крупные аксоны диаметром 1 мм обнаружены у кальмаров. Пучки аксонов формируют нервные волокна (мякотные или безмякотные). Синонимы: *нейрит*, *осевой цилиндр* (аксон в составе нервного волокна).

*Наиболее возбудимый участок нейрона – *аксонный холмик* – начальный сегмент аксона – место генерации нервных импульсов.

АКСОНЕМА. От греч. asix – *ось* и nema – *нить*. Центральная структура (ядро) ресничек, состоящая из микротрубочек и связанных с ними белков. Микротрубочки в аксонеме строго упорядочены и образуют структуру, состоящую на поперечном срезе из девяти сдвоенных микротрубочек (дуплетов), которые окружают центральный дуплет. Такая структура обозначается как (9+2). Периферические дуплеты построены из двух примыкающих друг к другу микротрубочек, одна из которых полная (обозначается как A) и на поперечном срезе состоит из 13 тубулиновых субъединиц, а другая – неполная (B) содержит 11 субъединиц. Микротрубочки центральной пары полные и скреплены особыми белками. В аксонеме выявлено около 200 различных белков, которые образуют сшивки микротрубочек и обеспечивают движение ресничек.

АКСОННЫЕ ТЕРМИНАЛИ. От греч. axis – *ось* и лат. terminalis – *конечный* < terminus – *предел, конец*. Самые конечные анатомические структуры аксонов – их *концевые разветвления*. Представлены в виде нервных окончаний или пресинаптических пластинок (образуют синаптические контакты с другими нейронами или эффекторными клетками). В аксонных терминалях задней доли гипофиза концентрируются гранулы, содержащие нейрогормоны (АДГ и окситоцин), а также *нейрофизины* (см. **Нейрофизины**). Синоним – *пластинки аксонов*.

АКСОПЛАЗМА. От греч. axis – *ось* и plasmos – *вылепленное*. Цитоплазма аксона. Содержит микротрубочки, нейрофиламенты, митохондрии, синаптические пузырьки (содержат нейромедиаторы) и плотные гранулы (содержат нейрогормоны и нейропептиды). Аксоплазма обладает способностью к перемещению (до 5 мм в сутки) и обеспечивает *аксонный транспорт*.

АКСОПОДИИ. От греч. asix – *ось* и podos – *нога*. 1. Вытянутые в длину клеточные выросты, содержащие внутри значительное число микротрубочек, соединённых латерально мостиками (перемычками) двух типов. Одни мостики (корот-

кие – 7 нм) соединяют микротрубочки по спирали, другие (длинные – 30 нм) соединяют отдельные витки спирали. 2. Опорные палочковидные структуры солнечников, построенные из микротрубочек, у которых чётко выражена асимметрия (см. **Псевдоподии**).

АКСОСОМА. От греч. asix – *ось* и soma – *тело*. Основание реснички или жгутика, в котором заканчиваются их дуплеты внутренних микротрубочек. Синоним – *аксиальное зерно.*

АМЁБОЦИТЫ. От греч. amoibo – *изменчивая* и kytos – *клетка*. 1. Подвижные клетки беспозвоночных животных, гомологичные фагоцитирующим лимфоидным клеткам и клеткам крови позвоночных. 2. Клетки мезоглеи у губок, иглокожих и других беспозвоночных, участвующие в переваривании пищевых частиц и экскреции. На клеточной поверхности несут иммуноглобулиноподобные структуры. Считается, что амёбоциты представляют собой аналоги клеток лимфоидных органов и фагоцитирующих клеток крови позвоночных животных (см. также **Хоаноциты**). Синоним – *амёбоидные клетки.*

АМЕЛОБЛАСТЫ. От англ. amel (enamel) – *эмаль* и греч. blastos – *росток*. Клетки, образующие в процессе эмбриогенеза эмаль зуба (секретирующие эмаль зуба). Представляют собой клетки внутреннего слоя эмалевого органа формирующегося зуба. Синонимы: *адамантобласты*, *энамелобласты.*

Выделен ген, отвечающий за развитие зубной эмали. Ранее уже было известно, что он кодирует один из факторов транскрипции, который участвует в формировании иммунного ответа, развитии нервной системы и кожных покровов (типичный *плейотипический* ген). Обнаружено, что у животных, нокаутированных по этому гену, образуются рудиментарные зубы, лишённые эмали.

АМИТОЗ*. От греч. a – начальная часть слова со значением отрицания и «митоз». Прямое деление ядра клетки. Наблюдается *только при бесполом размножении* у некоторых инфузорий при делении полиплоидного *макронуклеуса* – вегетативного (трофического) ядра, в котором процесс деления не сопровождается конденсацией хроматина, образованием хромосом и разрушением ядерной оболочки (см. **Макронуклеус**). *Микронуклеус* (генеративное диплоидное ядро) делится, как и у всех других клеток, *митотически*.

*Термин ввёл в 1882 г. Вальтер Флемминг (W. Flemming), а сам процесс впервые описал немецкий эмбриолог Р. Ремак (R. Remak).

АНАПЛАЗИЯ. От греч. ana – *снова*, plasia – *образование* (plasis – *превращать*, *создавать* и -ia – *условия*). Состояние раковых клеток в ткани, когда они утрачивают все признаки тканевой дифференцировки. Иначе, стойкая дедифференцировка (обратное развитие) клеток злокачественной опухоли. Такие клетки обычно имеют более округлую форму и утрачивают способность к «контактному торможению» по М. Аберкромби*. Для анаплазированных раковых клеток характерна меньшая адгезия с волокнистым субстратом, чем для нормальных распластанных клеток. Синоним – *катаплазия.*

*Итальянский учёный, который доказал, что для нормальных клеток (фибробластов), когда единственной доступной поверхностью оказывается поверхность соседних клеток, фибробласт останавливается; он не наползает на другие фибробласты. Подобное торможение отсутствует у инвазивных клеток (например, клеток саркомы) и скопление фибробластов не является для них барьером: клетки саркомы «взгромождаются» на фибробласты (см. **Контактное торможение**).

АНАФАЗА. От греч. ana – *против* и phasis – *появление*, *проявление*. Стадия митоза, описываемая как фаза движения хромосом*, на которой главным событием является разделение центромерных районов, соединяющих гомологичные хроматиды, и расхождение дочерних хромосом к полюсам клетки в результате «анафазного натяжения» нитей веретена («*фигура дочерних звёзд*»). Момент разделения центромерных районов и означает начало анафазы.

*Стадия высокоупорядоченной пространственной и временной хореографии дочерних хромосом.

АНАФАЗНЫЙ ПРОМОТОРНЫЙ КОМПЛЕКС (АРС). Сложный белковый комплекс, отвечающий за прохождение метафазной клетки в анафазу. Обеспечивает отбор белков, предназначенных для деградации, путём присоединения к ним молекул белка *убиквитина* (см. **Убиквитин** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

АНИЗОТРОПНЫЕ ДИСКИ (А-Диски). От греч. anisos – *неравный* и tropos – *направление*. Тёмные участки миофибрилл поперечнополосатой (произвольной, скелетной) мускулатуры и сердечной мускулатуры. С химической точки зрения представлены протофибриллами миозина.

АНКИРИН. От нем. Anker (англ. anchor) < лат. ancora – *якорь*. Белок плазматической мембраны, через который белки спектрины связываются с интегральными белками III полосы (см. **Спектрины**).

АННЕКСИН. От лат. annexus (annecto) – *связывание*, *соединение*, *сцепление* (англ. annexa – *придатки*). Кальций связывающий белок, принимающий участие в клеточной адгезии.

АНОИКИС. От греч. anoikis – *беспризорность*. Гибель клетки через апоптоз в результате открепления её от субстрата (см. **Апоптоз**).

АНТИГЕНПРЕДСТАВЛЯЮЩИЕ КЛЕТКИ. «Сторожевые клетки» иммунной системы, способные захватывать чужеродные белки и микроорганизмы, расщеплять их на фрагменты и соединять с соответствующими по конформации участками белков системы HLA. Затем эти комплексы антигенпредставляющие клетки экспонируют на своей плазматической мембране,

предоставляя их для взаимодействия с клетками Т-хелперами. Последние, активируясь, выделяют различные интерлейкины (цитокины), привлекающие и стимулирующие другие иммунокомпетентные клетки (Т- и В-лимфоциты). Антигенпредставляющие клетки, например, располагаются под энтероцитами тонкого кишечника.

АНТИ-MPF. Сложный белковый комплекс протеолитических ферментов, зависимых от убиквитина, обеспечивающий разрушение в яйцеклетке циклинов, инициацию анафазы и завершение второго деления мейоза. Другое название Анти-MPF – APC (anaphase promoting complex – *комплекс*, *продвигающий анафазу*), или *циклосома*. Активация APC осуществляется регуляторными белками Cdc20 и Cdh1. Их фосфорилирование циклин-зависимыми киназами, входящими в комплекс MPF, инактивирует APC (см. **Убиквитин** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

АНТИПОРТ. От греч. anti – *против* и лат. porta – *ворота*. Перенос веществ через мембрану клетки в противоположном направлении (*векторный перенос*), например, обмен ионов HCO_3^- на Cl^- в мембране эритроцитов (см. **Антипортер**, **Симпорт** и **Унипорт**). Синонимы: *обменная диффузия* и *контрпорт*.

АНТИПОРТЕР. От греч. anti – *против* и англ. porter – *носильщик*, *грузчик*, *привратник*. Белок-переносчик, который транспортирует в противоположных направлениях через плазматическую мембрану одновременно два или более типа различных веществ за счёт механизма сопряжения, когда один метаболит поступает против градиента концентрации за счёт того, что другой метаболит движется по градиенту. Синоним – *обменник*.

АНТИРЕЦЕПТОРЫ. Поверхностные белки клетки, способные взаимодействовать с собственными рецепторами клетки при пространственном сближении. Другими словами, *эндогенные имитаторы лигандов*. Впервые были обнаружены в составе протеолитических фрагментов поверхностных клеточных белков как белковые компоненты, способные взаимодействовать с иммобилизованными антителами, специфическими соответствующим лигандам*.

*Поскольку мембранные белки, распознающие лиганды, называются *рецепторами*, правомочно было белки, взаимодействующие с антителами против лигандов, назвать *антирецепторами*.

АПИКОПЛАСТ. От англ. apical – *верхушечный* и греч. plastos – *вылепленный*. Органелла, присущая только некоторым паразитическим простейшим, таким как *Plasmodium*, *Toxoplasma* и *Crystosporidium*. Представляет собой пластиду, содержащую свою собственную ДНК и обладающую прокариотическими свойствами*.

*Поэтому такие эукариотические паразиты чувствительны к антибиотикам, подавляющим прокариотические транскрипцию и трансляцию.

АППАРАТ ГОЛЬДЖИ (АГ)*. Мембранные структуры клетки с изменчивой морфологией, обычно собранные вместе в небольшой зоне, чаще расположенные ближе к ядру и встречающиеся во всех эукариотических клетках. Эта мембранная формация состоит из трёх типов структурных элементов: 1. Системы уплощённых двойных мембран (уплощённых цистерн) (соответствует диктиосомам беспозвоночных). 2. Системы маленьких пузырьков, отшнуровывающихся от концов уплощённых цистерн. 3. Крупных вакуолей, образующих структуру, называвшуюся ранее *вакуомом*. АГ обеспечивает сепарацию (сортировку), модификацию** и накопление веществ, предназначенных для секреции (*зимогеновые гранулы*), а также накопление ферментов лизосом и формирование самих лизосом. Кроме того, в АГ происходит синтез полисахаридов и образование мукопротеидов (протеогликанов – гликопротеидов и гликолипидов *гликокаликса*). Другими словами, АГ осуществляет формирование некоторых продуктов жизнедеятельности клетки. Через АГ осуществляется три транспортных потока: лизосомный поток, поток постоянной секреции и поток регулируемой секреции. В целом, АГ является связующим звеном между мембранами эндоплазматического ретикулума и плазматической мембраной и играет роль сортировочного пункта для компонентов, направляющихся в различные компартменты клетки (см. также **Диктиосомы**). Синоним – «*комплекс Гольджи*».

*Назван в честь итальянского гистолога Камилло Гольджи, открывшего эту структуру в 1882–1885 гг. в виде сетчатого образования нервных клеток с помощью метода импрегнации нитратом серебра (см. **Импрегнация**). Он назвал эту структуру apparato reticulare interno – *внутренний сетчатый аппарат*. В 1906 г. К. Гольджи получил Нобелевскую премию по физиологии и медицине. Подобные образования (формации), обнаруженные в других типах клеток, получили название *диктиосомы* (см. **Диктиосомы**).

**Во внутреннем пространстве цистерн и пузырьков АГ «экспортируемые» белки химически изменяются. К ним могут присоединяться сахара (реакции гликозилирования) или сульфат (реакции сульфирования), как это происходит, например, в слизистых клетках кишечного эпителия, или они могут проходить процессинг, как, например, при превращении проинсулина в инсулин (отщепление С-пептида) в β-клетках островков Лангерганса.

АППОЗИЦИЯ. От лат. appositio – *прибавление*. Утолщение клеточной стенки у растений за счёт отложения молекул целлюлозы. Аппозиционный рост характерен также для *срединной пластинки* с превращением её в *первичную оболочку*.

АПОПТОЗ*. От греч. apis – *лист* и ptos (πτοζ), ptosis – *падение вниз*. Буквально: *листопад*. В клеточной биологии термин *апоптоз* был повторно

предложен Уайли и соавторами (Wyllie [et. al.], 1980) и понимается как «*программируемая* (физиологически обусловленная и генетически детерминированная) *клеточная гибель*» (врождённая способность к клеточному суициду), происходящая на определённых стадиях развития организма. Апоптоз – генетически высококонсервативный биологический процесс**, характеризующийся филигранной *разборкой* структурных элементов клетки (например, клеточной мембраны, хроматина) и сильно отличающийся от гибели клеток через *некроз* (см. **Некроз**). Апоптоз обеспечивает несколько важнейших биологических процессов: 1. Эмбриогенез (эмбриональный морфогенез), при котором гибель клеток – это нормальный компонент процессов развития. Например, с апоптозом протекает формирование нервной системы, или пальцев (гибель клеток в межпальцевых зонах развивающихся конечностей). 2. Поддержание тканевого гомеостаза (элиминацию «отработавших» клеток и клеток с необратимыми повреждениями ДНК). 3. Устранение *лишних клеток* (в организме всё время образуется избыточное число новых клеток) 4. Защиту от патогенов (гибель клеток, заражённых вирусами). 5. Элиминацию «ненужных» Т- и В-лимфоцитов. 6. Элиминацию трансформированных клеток (*канцерогенная дегенерация*). Следует отметить, что масштабы гибели клеток в процессе пренатального развития, например, нервной системы или яичников позвоночных могут быть поразительными. В то же время отклонение апоптоза в сторону его *усиления* во взрослом организме (болезни Альцгеймера и Паркинсона, инсульты и инфаркты, цирроз, гастрит и язвенная болезнь желудка, реперфузионные осложнения, связанные с генерацией АФК) или, напротив, *ослабления* (рак, аутоиммунные заболевания и некоторые вирусные инфекции) лежит в основе развития этих тяжелейших заболеваний. Коллективный (массовый) апоптоз функциональных клеток является также основой естественного процесса старения, при котором, в то же время, происходит прогрессирующая утрата способности дефектных клеток адекватно отвечать на сигналы апоптоза. Апоптоз – «горячая точка» современной биологии. Он может быть активирован через специальные рецепторы (*инструктивный апоптоз*) и через митохондрии. В настоящее время охарактеризованы рецепторы, передающие апоптотический сигнал на цистеиновые протеазы (*FAS*-рецепторы***, *TNF*-рецепторы первого типа, *DR*-рецепторы), описаны семейства генов, программирующих клеточную гибель, изучены механизмы фрагментации ДНК, установлена роль митохондрий в регуляции апоптоза и описана группа протеолитических ферментов – цистеиновых протеаз (каспаз****), которым принадлежит центральное место в пусковых механизмах апоптоза. Однако до сих пор не установлены закономерности регуляции включения апоптоза. Известно, что разные цитотоксические вещества вызывают активацию различных путей передачи сигнала в одних и тех же клетках, и в то же время одно и то же вещество в зависимости от состояния клетки включает также различные пути трансдукции сигнала.

Второй сигнальный каскад развития апоптоза запускается через митохондрии при участии каспаз 8 и 10. Изменение мембранной проницаемости, приводящей к деполяризации и падению трансмембранного потенциала, начинается с разобщения сопряжённых в норме процессов окисления и фосфорилирования, что тормозит потребление кислорода и приводит к появлению на мембранах митохондрий АФК (активных форм кислорода), открывающих поры во внутренней мембране. За открытием пор следует набухание митохондрий, разрыв внутренней мембраны и выход белков, в частности, цитохрома-С, формирующих *апоптосому*. Это апоптоз, развивающийся по механизму окислительного стресса. Элиминация клеток, представляющих потенциальную угрозу для целого организма (дефектных по ДНК), обычно реализуется через активацию гена, кодирующего белок-супрессор *P53* (ответственный за противораковый механизм), который также активирует каспазы. Клетки, несущие внутриклеточных паразитов, в норме также подвергаются апоптозу, индуцированному цитотоксическими лимфоцитами. За механизм подавления апоптоза отвечает белок *BCL-2***** или, точнее, семейство родственных ему белков, являющихся мощными ингибиторами апоптоза. Ген этого белка часто активируется в трансформированных клетках и присутствует в геноме некоторых вирусов (таким способом вирусы препятствуют гибели заражённых клеток). Во многих В-клеточных лимфомах ген *bcl-2* транслоцируется со своего «законного» места в 18-ой хромосоме (сегмент 18q21) на 14-ю хромосому, где подпадает под влияние *энхансера* гена, кодирующего тяжёлую цепь иммуноглобулина. В результате появляется клон лимфоцитов с увеличенным сроком жизни и развивается лимфома (см. также **Инструктивный апоптоз**, **Каспазы** и **Субстраты апоптоза**).

Следует отметить, что возможна также гибель клетки за счёт комбинации программ *апоптоза* и *некроза*, заложенных в геноме клетки.

Обнаружен ген, получивший название *ген выживания* (gene survivin), предотвращающий апоптоз раковых клеток. Этот ген может стать главной мишенью фармакологической атаки на опухоли. Интересно также отметить, что если бы не было апоптоза клеток кишечника, то к концу жизни длина кишечника у человека составляла бы 30 км!

*Термин, означающий «падение вниз», впервые ввёл древнеримский врач Гален для обозначения осеннего опада листьев (phylloptosis – *опадение листьев*), в результате формирования «отдели-

тельного слоя» клеток, подвергающихся апоптозу (поразительное предвосхищение Галена). Гален обратил внимание на то, что со сломанной ветки листья не опадают (это учитывают при заготовке банных веников), и сделал вывод, что листопад – это активный процесс, требующий жизнедеятельности самого растения. Термин также выводят от лат. арех – *верхушка* или греч. аро – *от*. В медицинской практике используется термин *птоз*, например, птоз века или птоз почки (опущение века, опущение почки).

**Основные генетические элементы апоптоза сохранились в процессе эволюции животных и совпадают у червей (*C. elegans*) и человека.

****FAS*-специфичные рецепторы связываются с тримерными белковыми комплексами – *FAS*-лигандами, экспонирующимися на поверхности цитотоксических Т-лимфоцитов и активируются с образованием олигомеров (тримеров). Рецепторы фактора некроза опухолей (ФНО, TNF) также активируются с образованием олигомеров.

****Цистеиновые протеазы родственны *интерлейкин-1ß-инвертазе*.

*****Название образовано как сокращение от «В-клеточной лимфомы/лейкоза-2» (*B-cell lymphoma/leukemia-2*).

АРГЕНТОФИЛИЯ. От лат. argentum – *серебро* и греч. philia – *склонность*. Способность белков связывать серебро. Обусловлена наличием в молекулах белков сульфгидрильных групп и дисульфидных связей. Примеры аргентофильных белков: РНК-полимераза I, нуклеолин, нуклеофозин.

АРМИРОВАННЫЕ КЛЕТКИ. От лат. arma – *оружие*, *вооружение*. Стимулированные антигенами лимфоциты, способные выполнять свои функции.

АРХЕОЦИТЫ. От греч. archaios – *древний* и kytos – *клетка*. Амёбоидные клетки губок и гидроидных полипов (а также первичных многоклеточных животных), обладающие свойствами эмбриональных клеток. Обеспечивают процессы репаративной регенерации. Считается, что различные субпопуляции лимфоцитов в процессе эволюции произошли от археоцитов. Синоним – *блуждающие амёбоциты*.

АСБ (АВР)*. Актин-связывающий димерный белок (мол. масса 92 kDa), содержащий домены кальпонинового типа и вызывающий желатинизацию (гелеобразование) цитоплазмы, как в присутствии ионов Ca^{2+}, так и без них, которую, в свою очередь, тормозит другой белок, *гельзолин*, но только в присутствии ионов Ca^{2+}. Характерен для псевдоподий.

*АВР – *actin binding protein*.

АСИММЕТРИЧНОЕ ДЕЛЕНИЕ. От греч. asymmetria – *несоразмерность* (неравнозначное деление). Митотическое деление клетки, при котором возникают две неравнозначные по размеру или дифференцировочному потенциалу дочерние клетки. Если это стволовые клетки, то во втором случае одна дочерняя клетка остаётся по своему статусу *стволовой*, а другая под воздействием сигналов микроокружения коммитируется к дифференцировке в то или ином направлении.

АСТРОЦИТЫ. От греч. astër – *звезда* и kytos – *клетка*. Звёздчатые по форме клетки глии, несущие отростки, и характерные для мозга, а также сетчатки глаза. Эти клетки поддерживают водный и ионный баланс среды вокруг нейронов и их длинных отростков аксонов. Отростки астроцитов обвиваются вокруг кровеносных сосудов и формируют физический и химический барьер между кровью и мозгом (гематоэнцефалический барьер), определяющий какие молекулы могут поступать из крови к нейронам, а какие нет (см. **Макроглия)**.

АСТРАЛЬНЫЕ МИКРОТРУБОЧКИ. От греч. astër – *звезда*. Тубулиновые микротрубочки, радиально исходящие из *центросомы* (клеточного центра), или из полюсов митотического веретена в направлении хромосом, и образующие симметричную структуру, называемую «звездой» (см. также **Центросома**).

АУТОЛИЗ (автолиз). От греч. autos – *сам* и lysis – *разложение*, *растворение*. Буквально: самопереваривание. Процесс растворения клеток и тканей под действием собственных литических (гидролитических) ферментов, возникающий при различных патологических состояниях, а также при старении. Например, при прекращении кровообращения из-за накопления CO_2 pH клеток и внеклеточной среды быстро сдвигается в кислую сторону, что приводит к разрушению клеточных и внутриклеточных мембран, в том числе и мембран лизосом с освобождением различных гидролаз, которые растворяют клетку изнутри. Отсюда и возникло название процесса – *аутолиз*. После смерти организма скорость аутолиза зависит от температуры среды, концентрации и активности ферментов.

АУТОЛИЗОСОМЫ. От греч. autos – *сам* и «лизосомы». Вторичные лизосомы, содержащие фрагменты цитоплазматических структур (митохондрии, элементы ЭПР, рибосомы), подлежащих уничтожению. Синонимы: *аутофагические лизосомы*, *аутофагосомы*, *цитолизосомы*. В растительных клетках их называют «*нормальные лизосомы*».

АУТОРЕЦЕПТОРЫ. От греч. autos – *сам* и лат. recipere – *получать*. Рецепторы к какому-либо физиологическому регулятору, расположенные на поверхности клетки, вырабатывающей этот регулятор. Так, нейроны, вырабатывающие нейротрансмиттеры, имеют к ним рецепторы, с помощью которых они контролируют продукцию этих сигнальных молекул.

АУТОФАГИЯ*. От греч. autos – *сам*, phagos – *пожирающий* и -ia – *условия*. Буквально: «*само-*

поедание». Процесс расщепления в *аутолизосомах* собственных субстратов, например запасных веществ, аномальных макромолекул (прежде всего дефектных белков) или повреждённых и старых органелл**, утративших функциональную активность, а также продуктов «жизнедеятельности» органелл, освобождаемых в цитоплазму. Образно аутофагию можно назвать «внутриклеточной уборкой». Процесс освобождения от «мусора» особенно важен для нейронов, продолжительность жизни которых совместима с продолжительностью жизни организма. Аутофагия также необходима клеткам для выживания в условиях голодания. Считается, что в процессе эволюции аутофагия возникла как реакция на дефицит питательных веществ. Собственно защита клеток от чужеродных агентов есть также форма «уборки мусора», попавшего в клетку***. Считается, что *аутофагия* и *апоптоз* представляют собой два тесно связанных и высоко сбалансированных процесса. Показано, что один из белков, запускающих аутофагию, *Beclin-1* связывается с белком ингибитором апоптоза *Bcl-2*.

В растительных клетках аутофагия обеспечивается так называемыми «*нормальными лизосомами*», кроме того, их функцию выполняет *центральная вакуоль*, содержащая кислую фосфатазу и другие лизосомные ферменты и поглощающая клеточные органеллы. Во время прорастания семян роль аутофагических лизосом играют «*белковые вакуоли*». Синоним – *аутофагоцитоз*.

*В общих чертах процесс впервые был описан в 1960-х гг. Кристианом де Дювом из Рокфеллеровского университета, США (см. **Лизосомы**).

**Например, повреждённая митохондрия может освобождать сигнальные молекулы, запускающие процесс апоптоза, а также оксиданты, повреждающие другие органеллы. И если это нервная клетка, то её гибель может привести к катастрофическим последствиям для организма.

***Следует отметить, что Природа, придумав какой-либо инструмент, старается его использовать в самых различных ситуациях (с философской точки зрения – минимизация сущностей).

АУТОФАГОСОМЫ. От греч. autos – *сам*, phagos – *пожирающий* и soma – *тело*. Разновидность сферических бислойных мембранных глобул, в которых содержатся подлежащие уничтожению и утилизации компоненты самой клетки (см. также **Фагофоры**). После образования такие глобулы сливаются с лизосомами с образованием *аутофаголизосом* (аутолизосом), переваривающих фрагменты выбракованных клеточных органелл (митохондрии, участки ЭПР). В клетках печени число таких лизосом резко возрастает при голодании или при введении *глюкагона*. При переходе клеток в состояние пролиферативного покоя также возрастает число аутофагических вакуолей. Наконец, макрофаги часто производят аутофагосомы, чтобы питаться частями себя, пока они путешествуют. Предполагается, что и метастазирующие клетки ведут себя подобным образом. Синонимы: *аутофаголизосомы, аутофагирующие вакуоли, цитолизосомы*.

АХРОМАТИНОВЫЙ АППАРАТ (ахроматическая фигура). От греч. а – начальная часть слова со значением отрицания и chroma – *цвет*. Старый термин, отражающий слабую окрашиваемость этой клеточной структуры (в противоположность хромосомам). Состоит из «звезды» с лучами, расходящимися от центриоли и нитей веретена. Нити веретена представлены микротрубочками*, диаметром ~250 Å, состоящими из белка тубулина, которые соединены с хромосомами при помощи кинетохоров (см. **Ахроматический**, **Митотический аппарат** и **Цитастер**). Синоним – *ахроматический аппарат*.

*То, что это не нити, а трубочки было показано методом негативного контрастирования Андрэ и Тьери в 1964 г.

АХРОМАТИЧЕСКИЙ. От греч. а – начальная часть слова со значением отрицания и chroma – *цвет*. Буквально: бесцветный. Например, *ахроматическое* веретено (*ахроматиновый* аппарат) деления.

АЦЕНТРИЧЕСКАЯ ХРОМОСОМА. Хромосома, лишённая центромеры и теряющаяся в процессе митоза. Синоним – *ацентрический фрагмент*.

АЦИНАРНЫЕ КЛЕТКИ. От лат. acinus (acinum) – *ягода*, *гроздь*. Клетки, формирующие ацинусы, например, в поджелудочной железе, и синтезирующие пищеварительные ферменты (см. **Ацинус** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**).

АФФИННОСТЬ. От лат. affinis – *родственный*. Сродство. Например, *аффинность* рецепторов к факторам роста, которая обычно достигает порядка 10^{-9}–10^{-11} М.

БАББЛИНГ. От англ. bubbling – *вскипание*, *пузырение* < bubble – *пузырёк воздуха*. Явление, обнаруженное с помощью метода микрокинематографии. Буквально: «вскипание», «пузырение» клеточной поверхности – образование маленьких округлых пузырей цитоплазмы, которые быстро появляются и быстро исчезают, что и создаёт впечатление «вскипания». Феномен «вскипания» цитоплазмы наблюдается в нормальных физиологических условиях в конце митоза, во время телофазы (вблизи границы раздела дочерних клеток). При патологии бабблинг характерен для одного из типов *агонии* клеток, когда клетка постепенно превращается в скопление округлых выступов (сферул), которые могут отделяться друг от друга и переходить в среду, окружающую клетку (см. также **Сферулы**). Некоторые токсины, например стрихнин, могут вызывать внезапное «вскипание» клеточной поверхности без последующей гибели клетки (см. также **Блеббинг**). Синонимы: *zeiose* (costero).

БАЗАЛЬНАЯ ЛАМИНА (мембрана). От греч. basis – *основной*. Тонкая слоистая фибриллярная структура внеклеточного матрикса (ВКМ), подстилающая слой эпителиальных клеток* и обеспечивающая прочную связь эпителия с подлежащей соединительной тканью. Обусловливает поляризацию эпителия (см. **Полярность клеток**). Содержит белки внеклеточного матрикса – коллаген IV, ламинин, гепарансульфат-протеогликаны, перлекан и энтактин (всего около 20 различных белков). В последнее время термин *базальная ламина* используется также для обозначения слоя ВКМ, находящегося в области нейромышечных контактов.

**Базальная ламина* состоит из двух слоев – области, непосредственно примыкающей к плазматической мембране эпителиальных клеток, называемой *прозрачная ламина* (lamina lucida, где лат. lucidus – *прозрачный*, *яркий*) и нижележащей области *плотной ламины* (lamina densa). За плотной ламиной лежит слой ретикулярной ламины, и эти три слоя в совокупности иногда называют *базальной мембраной*.

БАЗАЛЬНОЕ ТЕЛО*. От греч. basis – *основа, основание*. Структура, располагающаяся в основании ундулиподий (ресничек и жгутиков) и идентичная центриоли. Функционирует как центр формирования девятипарных микротрубочек ресничек и жгутиков (см. **Ундулиподии**).

*Базальное тельце бактерий устроено совершенно по-другому, чем базальное тело эукариот. В своём составе оно содержит около 12 различных белков. Отличается и принцип движения жгутиков, в основе которого лежит вращение базального тельца (S- и M-дисков вокруг своей оси в плоскости плазматической мембраны). При этом скорость вращения жгутика может быть очень большой (от 300 до 6 000 об/мин).

БАЗАЛЬНЫЙ ЛАБИРИНТ. Глубокие извитые впячивания плазматической мембраны, характерные, например, для клеток, выстилающих почечные канальцы. Увеличивают площадь поверхности клетки и обеспечивают её секреторную функцию.

БАЗОФИЛЫ. От греч. basis – *основной* и phileo – *любить*. Гранулоциты, окрашивающиеся основными красителями**.** Составляют 0,5–1 % всех лейкоцитов крови. Название получили из-за способности окрашиваться основными красителями. Диаметр клеток в сухом мазке составляет 7–11 мкм. Время пребывания в кровеносном русле в среднем 12 ч. В цитоплазме содержат крупные гранулы, несущие *гистамин* и *гепарин*. Последний активирует липолиз в сыворотке под действием специальной липазы – так называемого *просветляющего фактора*. Способны также выбрасывать в окружающую ткань *лейкотриены*, *простагландины*, *интерлейкины* и *нейтральные протеазы*. На клеточной поверхности несут специфические рецепторы, связывающие иммуноглобулины IgE. Ответственны за развитие аллергических реакций (покраснение кожи, сыпь, зуд, спазм бронхов) при действии аллергенов, например, пыльцы при *полинозе* (см. также **Полиноз** и **Хиломикроны** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**). Наконец, базофилы блокируют распространение по телу попавших в организм ядов насекомых и животных.

БАНКИРОВАНИЕ. От слова «банк». Термин используется в области клеточных технологий для обозначения процесса длительного хранения клеток, в том числе стволовых, или другого биологического материала (яйцеклеток, спермы) в замороженном состоянии в криостатах или сосудах Дьюара* при температуре жидкого азота (–196 С°) с применением веществ криопротекторов**.

*По имени английского физика и химика Джеймса Дьюара (Dewar, 1842–1923), который изобрёл теплоизолирующий сосуд для хранения жидких газов.

**Компоненты питательной среды, препятствующие образованию крупных кристаллов льда, повреждающих клетки. К ним относятся глицерин, диметилсульфоксид (DMSO), сахароза, сыворотка крови.

«БАРАБАННЫЕ ПАЛОЧКИ». Внеядерный половой хроматин, наблюдаемый в интерфазных ядрах в виде характерных по форме образований («головок» диаметром 1–2 мкм, соединённых с одним из сегментов ядра тонкими хроматиновыми мостиками)*. Встречаются в гранулоцитах у женщин (по меньшей мере, в 15 из 1 000 клеток), и по ним можно определить половую принадлежность клеток. Половой хроматин может быть представлен и в виде так называемого «узелка».

*В отличие от телец Барра, локализованных в ядре.

БЕЛКИ ДЖОНСА. Негистоновые белки хроматина, принадлежащие к группе белков с высокой электрофоретической подвижностью (HMG – *high mobility group*). Основных HMG–белков четыре: HMG-1* (мол. масса 25,5 kDa), HMG–2 (26 kDa), HMG–14 (100 kDa) и HMG–17 (9247 Da). Эти белки чаще всего встречаются в активном хроматине, влияя на компактизацию фибрилл ДНП.

*Установлено, что HMG-1 способен запускать каскад цитотоксических реакций (в буквальном смысле вызывает «цитотоксический взрыв» *in vivo*) с участием цитокинов. Антитела к HMG-1 останавливают процесс развития цитотоксических эффектов и апоптоз, что может послужить эффективным терапевтическим подходом в лечении ряда воспалительных заболеваний.

БЕЛКИ НУКЛЕАЦИИ. От лат. nucleatus – *косточковый*. Белки, способствующие инициации процесса полимеризации в цитоплазме, например, актиновых филаментов. К белкам нуклеации относятся *формины* и белки Arp2/3 (см. **Актин** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

БЕЛКИ-ПАССАЖИРЫ ХРОМОСОМ. Белки, расположенные на центромерах хромосом и мигрирующие с них на микротрубочки после наступления анафазы митоза. Обеспечивают правильное прикрепление кинетохоров к микротрубочкам веретена деления, а также процесс *цитокинеза* (цитотомии) (см. **Белок Аврора (Aurora)**).

БЕЛКИ SMAD. Семейство сигнальных белков – внутриклеточных посредников передачи сигналов от рецепторов фактора роста TGF-β в ядро клетки. Название образовано комбинацией названий двух первых идентифицированных сигнальных молекул – Mad (у дрозофилы) и Sma (у элегантной нематоды *Caenorhabditis elegans*). Различают Smad 1, 2, 3, 4, 5; они способны образовывать друг с другом гетеромерные комплексы, взаимодействующие в ядре с транскрипционными факторами и подавляющие пролиферацию. Объединение Smad друг с другом протекает с участием особых белков, получивших название *scaffold proteins* – «поддерживающие белки», от англ. scaffold – *подмостки*, *леса* (строительные).

БЕЛКИ ТЕПЛОВОГО ШОКА. См. **Хитшоковые белки**.

БЕЛКИ SMC. Акроним «SMC» образован от англ. «structural maintenance chromosome proteins» – *белки, поддерживающие структуру хромосом*. Семейство белков с АТФазной активностью, поддерживающих структуру хромосом. В эту группу входят белки *когезины*, скрепляющие сестринские хроматиды и белки *конденсины*, обеспечивающие конденсацию хромосом (см. статьи **Когезины** и **Конденсины**).

БЕЛОК АВРОРА (Aurora). Белок, локализованный в кинетохоре хромосом, обладающий киназной активностью (протеинкиназа) и способный к механическому растяжению. Играет роль сенсора, контролирующего правильность присоединения микротрубочек митотического веретена к половинкам кинетохора. Фосфорилирование белков, связывающих кинетохор с тубулином микротрубочек, ослабляет эту связь. Если микротрубочки присоединяются неправильно (условно к правой половинке кинетохора присоединяются микротрубочки, идущие от левой центриоли), то фосфорилирование соединительных белков приведёт к отрыву трубочек. Если же соединение правильное – половинки кинетохора и, соответственно, дочерние хроматиды начнут расходиться, а сенсор растягиваться, теряя свою способность к фосфорилированию. Это приведёт к закреплению микротрубочек на кинетохоре за счёт процесса дефосфорилирования. Кроме того, Аврора А обеспечивает нуклеацию микротрубочек* и сборку веретена деления, а Аврора В необходим не только для организации центрального веретена, но также и борозды деления. Отличительной особенностью этих белков является то, что они в анафазе митоза мигрируют с *кинетохоров* хромосом. Из-за своей особой «динамической локализации» и способности мигрировать с хромосом для взаимодействия с соответствующими мишенями, эти белки получили название *белки-пассажиры хромосом*** (см. **Белки-пассажиры хромосом**).

*Направляет в центросому факторы нуклеации.

**В эту же группу *белков-пассажиров* входят и другие белки, такие как INCENP, Borealin и survivin.

БЕЛОК CD45. Акроним CD от англ. понятия Clusters differentiation – *кластеры дифференцировки**. Общий лейкоцитарный антиген (LCA–*leukocyte common antigen*), экспрессирующийся на различных лейкоцитах и представляющий собой трансмембранную тирозинфосфатазу с молек. массой 200–220 kDa, усиливающую прохождение сигнала через антигенный рецептор В- и Т-клеток. В зависимости от типа клеток антиген может быть представлен различными изоформами, возникающими в результате альтернативного сплайсинга. Участвует в передаче сигналов, снижающих активность иммунной системы, когда она уже справилась со своей задачей. Обнаружено, что при дефекте белка CD45 развивается юношеский диабет (диабет I-типа).

*См. характеристуку CD-антигенов к книге Галактионова В.Г. Иммунологический словарь. – М.: ACADEMA, 2005.

БЕЛОК NOGO. Обнаружено, что этот белок препятствует регенерации нейронов. На поверхности нейронов имеются рецепторы, связывающие и удерживающие белок Nogo. Для лечения травм спинного и головного мозга необходимо синтезировать лекарственные средства, препятствующие «посадке» Nogo на эти рецепторы.

БЕЛОК NR2B. Обнаружено, что процесс обучения и кровяное давление регулируются одним и тем же биохимическим механизмом, в частности, с участием белка NR2B. Этот белок благотворно влияет на процесс запоминания и обучения у мышей. Трансгенные мыши с добавочной копией гена белка NR2B мгновенно узнавали детали конструктора LEGO. Эту линию мышей назвали «Дуги», в честь героя телесериала «Дуги Хаузер – доктор медицины». Предполагается, что пересадка гена белка NR2B в человеческие зародыши позволит создавать в будущем «вундеркиндов под заказ». Однако добавление «умного протеина» резко увеличивает вероятность инсульта у носителя добавочной копии гена.

БЕЛОК WASP/SCAR. Белок, регулирующий образование актиновых филаментов. В процессе образования псевдоподий (ламеллоподий) связывается с плазматической мембраной и прикрепляет к ней растущие актиновые микрофиламенты.

БИПОЛЯРИЗАЦИЯ. От лат. bi (bis) – *два* и лат. polaris – *относящийся к полюсу*. Процесс расхождения в ходе митоза хромосом и формирования двух дочерних ядер.

БИПОЛЯРНЫЕ НЕЙРОНЫ. От лат. bi – *два* и polaris – *относящийся к полюсу*. Нейроны, имеющие один аксон, передающий информацию другим нейронам или клеткам-мишеням, и один дендритный отросток, обладающий множеством ответвлений, приносящих информацию от периферии к телу нейрона. Обычно биполярные нейроны передают сигналы в ЦНС. через каскады межнейронных связей (синапсов).

БЛАСТЕМА. От греч. blastos – *росток*. 1. Устаревший термин, обозначавший окружающую ядро клетки плазму (от греч. plasma – *вылепленное*.). Авторы клеточной теории (1838–1839) – немецкие учёные Матиас Шлейден и Теодор Шванн ошибочно допускали свободное образование клеток из окружающей их *бластемы*, а Шлейден считал, что само ядро образуется из ядрышек. И только Рудольф Вирхов в своём труде «Целлюлярная патология» (1858) пришёл к выводу о происхождении *клеток исключительно из клеток*, провозгласив знаменитое афористичное выражение: «*Omnis cellula ex cellula*» – «Каждая клетка только из клетки». 2. Всякая, способная к новообразованиям часть живой ткани. 3. Скопление дедифференцированных клеток на раневой поверхности органа (конечности) у амфибий (например, у саламандры), часть которого была ампутирована. Показано, что клетки бластемы у саламандры эквивалентны *эмбриональным* клеткам, локализованным в так называемой «*почке развивающейся конечности*». 4. Скопление стволовых клеток, возникающее в повреждённых частях тела у животных, высокоспособных к регенерации, например, у планарий.

БЛАСТОМА. От греч. blastos – *росток* и oma – *опухоль*, *вздутие*. Новообразование, опухоль, возникающая из недифференцированных клеток. *Бластома* обычно не имеет стромы. Синонимы: *бластоцитома*, *карциносаркома эмбрионального типа*.

БЛЕББИНГ. От англ. bleb – *волдырь*, *пузырёк* воздуха (blebby – *пузыристый*) и -ing – окончание, говорящее о том, что это процесс. Процесс образования серии пузырей («чётковидных» пузырей), которые, в отличие от пузырьков, образующихся при *бабблинге*, возникают медленно и не всегда возвращаются назад в клетку. Другими словами, блеббинг – это нарушение структуры плазматической мембраны (образование мембранных вздутий). Вздутия также могут быть типа *блистеров* (англ. blisters – *водяные пузыри*), образующихся в результате пиноцитоза.

БЛЕББИСТАТИН. От англ. blebby – *пузыристый* и «статин». Ингибитор АТФазной активности лёгкой цепи миозина, подавляющий клеточную сократимость (актин-миозиновую сократимость*) и способность клетки подтягивать хвостовой отдел и само тело при её движении.

*Актин-миозиновая сократимость клеток особенно важна для формирования «правильных» клеточных слоёв, т.е. в конечном счёте, для образования тканей.

БЛЕФАРОПЛАСТЫ. От греч. blepharon – *веко* и plastos – *вылепленный*, *образованный*. Одно из названий базальных телец, расположенных у основания жгутиков у некоторых простейших-жгутиконосцев (см. **Базальные тельца**, **Кинетосомы**, **Кинетопласты** и **Стигмы**).

БЛИСТЕРЫ. От англ. blister – *волдырь*, *водяной пузырь*. Округлые выросты гиалоплазмы, возникающие при отёке клетки. Они характерны для процесса, называемого *потоцитозом* – образования саркоидных пузырьков, в которых отсутствуют органоиды (см. **Потоцитоз**).

БЛОК РАЗРУШЕНИЯ. Специфическая последовательность из 8–10 аминокислотных остатков, локализованная вблизи N-конца в молекулах циклинов, связывающаяся с так называемым *распознающим белком*, когда в клетке возникает необходимость разрушения циклинов. После этого фермент убиквитинлигаза присоединяет к остаткам лизина, расположенным вблизи *блока разрушения* несколько молекул *убиквитина* (см. **Убиквитин** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**). Такой комплекс направляется к *протеасоме*, содержащей протеазы, где и происходит разрушение регуляторного белка (см. **Протеасома**).

БОЛЕЗНИ НАКОПЛЕНИЯ. Заболевания, обусловленные недостаточностью лизосом, вызываемой первичными мутациями в генах, детерминирующих образование ферментов. Например, при болезни Помпе в лизосомах происходит накопление гликогена, из-за отсутствия у таких больных кислой α-гликозидазы. В настоящее время уже известно около 30 генетических заболеваний, связанных с патологией лизосом.

БЭНДЫ. От англ. band – *то, что служит связью*, *скрепой*, а также *пояс*, *обруч*. Поперечная исчерченность по длине хромосомы, характерная для каждой хромосомы и возникающая в результате способности хромосом к дифференциальной окраске с помощью флуоресцирующих и не флуоресцирующих красителей (например, смесью по Гимза) (см. **Акрихин-иприт** и **Квинакрин** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

ВАКУОЛИ (vacuoles). От лат. vacuo – *опорожнять*, *делать пустым*, vacuus (vacuum) – *пустой*. 1. Органеллы растительных клеток, отделённые от цитоплазмы *тонопластом*, и содержащие клеточный сок (англ. sap vacuole – *вакуоли с клеточным соком*), в состав которого входят неорганические соли, органические кислоты, сахара, растворимые танины, антоцианы, флавоны и другие полифенолы (см. **Тонопласт**). У растений в вакуоль экскретируются все метаболиты, которые животные клетки выделяют во внеклеточную среду. Перечень их обширен: от алкалоидов (кофеин, никотин) и полифенолов, до стероидов (сапонины). Нерастворимые в воде компоненты превращаются

в растворимые глюкозиды. 2. Различают также *пищеварительные* и *сократительные* вакуоли (contractile vacuole) простейших.

ВАКУОЛЯЦИЯ. От англ. vacuolation – *процесс образования вакуолей*. Синоним – вакуолизация.

ВАКУОМ (Vacuome). От лат. vacuus (vacuum) – *пустой* и окончания «ом», обозначающего совокупность. Система вакуолей в клетке (совокупность клеточных вакуолей).

ВЕЗИКУЛЫ. От лат. vesicula (vesiculum) – *пузырёк*. Полые мембранные (бислойные) пузырьки, в полости которых могут находиться *грузовые молекулы*. К таким молекулам относятся вещества, синтезированные в ЭПР и имеющие *адресную метку*, т.е. предназначенные для определённых компартментов клетки, но не для цитозоля. Вещества, выделяемые наружу клетки или, напротив, проникающие внутрь клетки путём эндоцитоза также транспортируются в пузырьках. Везикулы играют ключевую роль в реализации транспортных функций клетки (внутриклеточный везикулярный транспорт) (см. также **Микросомы**). Синоним – *транспортные пузырьки*.

ВЕЗИКУЛЯРНЫЙ ТРАНСПОРТ. От англ. vesicular – буквально: *пузырьковый* (транспорт). Целенаправленный перенос (доставка) нативных (зрелых) белков из одних органелл клетки в другие путём формирования транспортных пузырьков. Перенос осуществляется в полости самих пузырьков или в составе везикулярных мембран, подобно интегральным белкам. Примером может служить перенос и выброс в кровь инсулина или передача между нейронами нейротрансмиттеров.

За открытие механизмов функционирования везикулярной транспортной системы клетки в 2013 г. была присуждена Нобелевская премия по физиологии и медицине Джеймсу Ротману (James E. Rothman), Рэнди Шекману (Randy W. Schekman) и Томасу Зюдхову (Thomas C. Südhov).

ВЕРЕТЕНО ДЕЛЕНИЯ. Внутриклеточная структура, обеспечивающая движение хромосом к полюсам клетки во время митоза. Представляет собой систему тубулиновых микротрубочек*, идущих от центриолей к кинетохорам хроматид (дочерних хромосом). На кинетохорах есть сайты, с которыми связываются микротрубочки. Механизм движения хромосом связан с разборкой микротрубочек со стороны кинетохор хромосом на отдельные микрофиламенты, концы которых изгибаются наружу, обеспечивая тем самым тянущий момент. Обнаружена структура в виде кольца, носящая название «ожерелье хромосомы» (состоит из 16 субъединичных белков) и обеспечивающая закрепление на кинетохоре разбирающихся концов микротрубочек. В клетках человека присутствует другой способ закрепления в виде своеобразных крючков. В структуре кинетохоров есть белок с сенсорными функциями, получивший название «Аврора», и способный фосфорилировать белки, присоединяющиеся к микротрубочкам. Фосфорилирование ослабляет присоединение. Отсюда следует, что чем больше расходятся кинетохоры хроматид, тем меньше степень их фосфорилирования (они в большей степени дефосфорилированы), и тем крепче микротрубочки связаны со своими кинетохорами. Если микротрубочки случайно присоединяются неправильно, то они в большей степени фосфорилируются и при натяжении отваливаются. Таким образом, белок Аврора играет роль контролёра правильного присоединения микротрубочек (см. **Кинетохор**). Синонимы: *митотическое веретено*, *ахроматиновый аппарат*.

*У дрожжей к каждой кинетохоре подходит только одна микротрубочка, а у человека – 25.

ВИЛЛИН. От лат. villi – *ворсинка* (англ. shaggy – *ворсистый*) и греч. prote(in) – *белок*. Белок с мол. массой 92 kDa, содержащий актин-связывающие домены (ABD)* и вызывающий образование поперечных сшивок между актиновыми нитями (явление желатинизации). Виллин был выделен из щёточной каёмки (микроворсинок) кишечного и почечного эпителия.

*ABD – actin binding domains.

ВИМЕНТИН (vimentin). От лат. vimen – *гибкий прут для плетения* (vimentum – *плетение*) и греч. prote(in) – *белок*. Цитоскелетный белок с мол. массой 52 kDa (основной белковый компонент промежуточных филаментов) мезенхиальных и немезенхиальных клеток (мышечных, эпителиальных и глиальных), способный к сополимеризации с другими субъединицами с образованием *промежуточных филаментов* цитоскелета (см. **Десмин**).

ВИНКУЛИН. От лат. vinculum – *верёвка*, *шнур*, *перевязь* и греч. prote(in) – *белок*. Белок межклеточной адгезии, найденный в адгезивных бляшках. Понижение клеточной адгезии и округление клеток при опухолевой трансформации объясняют фосфорилированием винкулина тирозиновой протеинкиназой SRC.

ВИРУСНЫЕ ОНКОГЕНЫ (v-onc). Вирусные гены, функция которых связана с неопластической трансформацией эукариотических клеток. Представляют собой дериваты нормальных клеточных генов, участвующих в процессах регуляции пролиферации.

В-КЛЕТКИ. От англ. bone – *кость*. Название дано из-за того, что образование этих клеток идёт преимущественно в костном мозге. Лимфоциты, продуцирующие антитела (лимфоциты, превращающиеся в плазмоциты). Подразделяются на *В-клетки* «*памяти*» и *В*-клетки «*наивные*» («*наивные*» *лимфоциты*), т.е. клетки, ещё не имевшие контакта с антигенами. Синоним – *В-лимфоциты*.

В-КЛЕТКИ ПАМЯТИ. Лимфоциты, имевшие контакт с определёнными антигенами и предназначенные для «долгой жизни». Эти клетки способны в ходе повторного иммунного ответа к быстрой продукции антител, которые обладают

более высокой аффинности, чем антитела, продуцируемые «наивными» В-клетками.

В-КЛЕТОЧНЫЕ РЕЦЕПТОРЫ. Рецепторы к антигенам, локализованные на поверхности В-лимфоцитов. Состоят из мембраносвязывающего глобулина, присоединённого к Iga- и Igb-цепям.

ВОЛЬВЕНТЫ. От лат. volvo – *катить*, *вертеть*, *вращать*. Тип стрекательных клеток у гидры.

ВРЕМЯ ГЕНЕРАЦИИ. От лат. generatio – *рождение*, *возникновение*. Термин для обозначения периода времени, необходимого для удвоения числа клеток в популяции. С этим понятием связано понятие продолжительности жизни клетки, за которую принимают время, протекающее от момента появления клетки в результате митоза до её исчезновения в результате нового митоза, или вследствие разрушения, приводящего к гибели.

ВТОРИЧНЫЕ МЕССЕНДЖЕРЫ. От англ. messenger – *посыльный, курьер, вестник*. Молекулы-посредники. Вторичные мессенджеры образуются вследствие активации некоторых рецепторов факторами роста, гормонами или другими регуляторными молекулами. Наиболее известным «посредником» является *циклический аденозинмонофосфат* (цАМФ, в англоязычной литературе cAMP), образующийся из АТФ под действием активированной гормон-рецепторным комплексом *аденилатциклазы*, которая катализирует дефосфорилирование АТФ и превращение его в цАМФ. К числу других внутриклеточных посредников относятся цГМФ, *кальмодулин*, *фосфоинозитол* и *диацилглицерол*.

ГАЛЕКТИН. От греч. halos – *светлый венец* (лат. синоним corona), *круг*, *диск* и prote(in) – *белок*. Белок *галектин* обнаружен в различных типах клеток, где он принимает участие в процессах, связанных с пролиферацией, дифференцировкой и апоптозом. В дифференцирующихся клетках хрусталика глаза образуется галектин-3, способный связываться с другими молекулами. Его синтез начинает падать, когда запускается процесс апоптоза органелл клетки*. Поэтому белок галектин-3 может быть регулятором процесса дифференцировки клеток хрусталика.

*При дифференцировке клетки хрусталика глаза подвергаются «незавершённому апоптозу», при котором разрушаются только внутриклеточные органеллы, но сохраняется цитоскелет клетки, а цитоплазма наполняется крупными белками кристаллинами. Считается, что триггерами такой формы неполного апоптоза является сигнальный цитокин – фактор некроза опухолей (TNF-α) и градиенты концентрации молочной кислоты и кислорода (избыток первой и недостаток второго).

ГАЛО. От фр. halo < греч. halos – *круг*, *диск*. Структура, окружающая интерфазное ядро с периферии, состоящая из большого количества петель ДНК, с которой удалены все гистоны. В ядрах млекопитающих таких замкнутых петель, формирующих нуклеоид*, может быть более 50 тыс., а средний размер их составляет 60 тыс. нуклеотидных пар. Основания петель закреплены на ядерном матриксе (скэффолде) в участках, носящих названия MAR, или SAR (см. **Скэффолд**).

*Термин совпадает с обозначением аналогичной петлевой структуры кольцевой хромосомы прокариотических клеток (см. **Нуклеоид** в разделе **«Микробиология и вирусология»**).

ГАНГЛИОБЛАСТ. От греч. ganglion – *узел* и blastos – *росток*. Коммитированная клетка нервного гребня – предшественник ганглиозных клеток.

ГАРРИСОН РОСС ГРЕНВИЛЛ (Harrison R.G., 1870–1959). Американский биолог, создавший в начале XX в. метод культуры тканей. Установил, что клетки «предпочитают» прикрепляться и перемещаться по твёрдым субстратам (твёрдой подложке).

ГЕЙТИНГ. От англ. gate – *ворота*, *затвор*, *заслонка* (gating – *прохождение через ворота*). Процесс открывания и закрывания трансмембранных белковых каналов, таких как ионные каналы*, а также каналы щелевых контактов, отвечающих за перенос между клетками небольших цитозольных комплексов. Гейтинг представляет собой контролируемый механизм прохождения молекул через канальные белки. Синоним – *воротный механизм***.

*Обеспечивают селективное прохождение определённых ионов через мембрану.

Воротный механизм ионных каналов отличается от их *селективных фильтров* (см. **Сигнатурные последовательности).

ГЕЛИФИКАЦИЯ ЦИТОПЛАЗМЫ. От лат. gelare – *замораживать* (gelo – *застываю*). Процесс остановки всякого движения цитоплазмы, иногда наблюдаемый в агонизирующих клетках. Может закончиться полным «отвердением» клетки.

ГЕЛЬЗОЛИН (гелсолин). От лат. gelare – *замораживать*, нем. Sol < лат. solvo – *освобождать* и prote(in) – *белок*. Белок, вызывающий фрагментацию и разборку (расщепление) актиновых микрофиламентов, стабилизированных филамином, тропомиозином или α-актином. В результате происходит разжижение геля гиалоплазмы и высвобождение пула глобулярного актина (см. **АСБ-белок** и **Кофилин**). Иначе – белок, тормозящий *желатинизацию*.

ГЕМАГГЛЮТИНАЦИЯ. От греч. haima – *кровь* и лат. agglutinatio – *склеивание*. Явление склеивания эритроцитов друг с другом. 1. Возникает в тестах на определение групп крови. 2. Возникает при взаимодействии с эритроцитами гемагглютинирующих вирусов (содержащих на поверхности капсида гемагглютинин) (см. **Миксовирусы** в разделе **«Микробиология и вирусология»**).

ГЕМАНГИОБЛАСТ. От греч. haima – *кровь*, angeion – *сосуд* и blast – *росток*. Стволовая эмбриональная клетка – родоначальница клеток крови

всех типов, клеток сосудистого эндотелия и клеток ретикулоэндотелиальной системы.

ГЕМАТОБЛАСТ. От греч. haima – *кровь* и blast – *росток*. Стволовая клетка красного кроветворного костного мозга, родоначальница эритроидного, миелоидного, лимфоидного и макрофагального ростков. Происходит из мезенхимы. Синонимы: *гемоцитобласт*, *стволовая кроветворная клетка*, *первичная клетка крови*.

ГЕМАТОКСИЛИН. Основный краситель, использующийся для окраски цитологических и гистологических препаратов. Получают из кампешевого дерева *Haematoxylon campechianum**, откуда краситель и получил своё название.

*Относится к сандаловым (санталовым), родина которых Индия и Малайский архипелаг. Эти деревья в прошлом использовались для получения ткацких красителей для окрашивания тканей. Отсюда красильщиков называли сандальщиками.

ГЕМАТОЛОГИЧЕСКИЕ ФОРМЫ РАКА. Формы рака, возникающие из клеток крови и их предшественников (стволовых и коммитированных клеток). Включают *лейкемии* (лейкозы), *миеломы* и *лимфомы*. Отличительной особенностью (автографом) гематологических форм рака служит *катаэгис* (см. **Катаэгис** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**).

ГЕМАЦИТЫ (гемоциты). От греч. haima – *кровь* и kytos – *клетка*. 1. Общее название клеток крови. 2. Разные типы свободноциркулирующих клеток гемолимфы насекомых. Другими словами, гетерогенная по составу популяция клеток гемолимфы, в которую, в частности, входят иммунокомпетентные клетки, обеспечивающие защиту от патогенов. Гемоциты отвечают за фагоцитоз бактерий и вирусов, а также за синтез белковых факторов, участвующих в различных физиологических процессах – от иммунных реакций и репарации повреждённых тканей до морфогенеза. При участии гемоцитов вокруг неподдающихся фагоцитозу паразитов и инородных тел формируются многослойные белково-меланиновые защитные капсулы (или гранулы, в случае больших скоплений бактерий)*. Среди гемоцитов обычно различают *прогемоциты***, *плазматоциты*, *гранулоциты*, *сферулоциты* и *эноцитоиды****.

*Разрушаясь при контакте с паразитами, гемоциты активируют систему *фенолоксидаз* и стимулируют синтез меланина.

**В настоящее время *прогемоциты* рассматривают как *стволовые клетки*, дающие начало всем остальным типам гемоцитов.

****Эноцитоиды*. От лат. eno – *выплывать*, *проплывать*, греч. kytos – *клетка* и eidos – *сходство*. Считается, что эти клетки играют важную роль в меланизации инкапсулированного ксеногенного материала (в частности, паразитов), а также в склеротизации кутикулы (см. **Меланизация** в разделе **«Общая биология и экология»**).

ГЕМОПОЭТИЧЕСКАЯ СТВОЛОВАЯ КЛЕТКА (ГСК). От греч. haima – *кровь* и poiesis – *творение*, *творчество*. Мультипотентная стволовая клетка взрослого организма, способная дифференцироваться в клетки всех кроветворных ростков (эритроцитарный, мегакариоцитарный, миелоцитарный, лимфоцитарный). Другими словами, ГСК – это стволовая клетка красного костного мозга, из которой образуются все клетки крови. Синонимы: *гематопоэтическая стволовая клетка*, *стволовая кроветворная клетка* (СКК).

ГЕПАТОБЛАСТОМЫ. От греч. hepatos (hepar) – *печень*, blastos – *росток* и oma – *вздутие*, *опухоль*. Опухоли печени эмбрионального происхождения. Возникают, скорее всего, из сохранившихся эмбриональных клеток, которые должны были погибнуть в процессе нормального развития (см. **Дифференцировка летальная**).

ГЕПАТОМА. От греч. hepatos – *печень* и oma – *вздутие, опухоль*. Форма рака печени.

ГЕПАТОЦИТЫ. От греч. hepatos – *печень* и kytos – *клетка*. Клетки паренхимы печени, имеющие полигональную форму и составляющие около 60 % её массы (диаметр гепатоцита ~3 мкм). В печени гепатоциты граничат с синусоидами, пространством Диссе, с желчными канальцами и соседними гепатоцитами. Базальная мембрана у гепатоцитов отсутствует (см. **Пространство Диссе** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**).

ГЕРМИНАТИВНЫЕ КЛЕТКИ. От лат. germen – *росток*, *отпрыск*, *зародыш*. Клетки-родоначальники, сохраняющие признаки стволовых эмбриональных клеток и неограниченный пролиферативный потенциал (способность к делению), но находящиеся в состоянии покоя. По определению это нестареющие и неумирающие в результате саморазрушения клетки*, поскольку кончают свою жизнь делением. Обычно такие клетки отвечают за процессы регенерации и образуют «герминативную зону» – зону роста (у растений – «бластему»). Синоним – *зародышевые клетки*.

*Потенциально бессмертны, как и одноклеточные организмы.

ГЕТЕРОКАРИОН. От греч. heteros – *другой* и karyon – *ядро ореха* (в данном случае ядро клетки). Гибридная клетка с двумя или несколькими генетически различающимися ядрами, возникающая в результате слияния диплоидных соматических или вегетативных клеток*, называемых *монокарионами*. В *гетерокарионе* ядра, принадлежавшие слившимся клеткам, остаются свободными. Различают *гетеродикарионы*, *гетеротрикарионы* и *гетерополикарионы*. При слиянии ядер возникает *синкарион* (см. **Синкарион**).

*У грибов слияние вегетативных клеток представляет собой естественный процесс, ведущий к рекомбинации (см. также **Соматогамия**).

ГЕТЕРОМОРФНЫЕ ХРОМОСОМЫ. От греч. heteros – *другой* и morphe – *форма.* Половые хромосомы, различающиеся по форме и генетическому оснащению у разных полов. К ним относятся хромосомы, обозначаемые буквами X и Y, а также Z и W. В первом случае гетерогаметным (XY) полом является мужской, а во втором – женский (ZW).

ГЕТЕРОФИЛЬНОСТЬ. От греч. heteros – *другой* и phylia – *любовь*. Буквально: *другие предпочтения*. Например, гетерофильные взаимодействия между клетками, когда адгезия обеспечивается разнородными CAM-белками соседних клеток (см. **CAM-белки**).

ГИАЛИНОЗ. От греч. hyalos – *стекло* и -osis – *состояние*. Часто встречающаяся патология клеток, сопровождающаяся накоплением в них гиалина (см. **Гиалин** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**). Синоним – *гиалиновая инфильтрация*.

ГИАЛОМЕР. От греч. hyalos – *стекло* (hyalin – *прозрачный*) и meros – *часть*. Светлая периферия неактивированного тромбоцита. Область неструктурированной плохо прокрашивающейся цитоплазмы тромбоцита, прилегающая непосредственно к плазмалемме. При помощи электронной микроскопии выявлено, что после активации тромбоцитов в этой области появляются микрофиламенты, состоящие из актина, миозина и тропомиозина (см. **Тромбоциты**).

ГИАЛОПЛАЗМА*. От греч. hyalos – *стекло* (hyalin – *прозрачный*) и plasmos – *вылепленное*. Жидкая, прозрачная часть цитоплазмы (гелифицированная, лишённая органоидов цитоплазма), система основного промежуточного обмена, иначе – матрикс цитоплазмы (гомогенное основное вещество цитоплазмы), или *цитозоль*. Истинная внутренняя среда клетки.

*Термин впервые использовал в 1890 г. немецкий ботаник Пфеффер (Pfeffer W., 1890).

ГИАЛОЦИТЫ. От греч. hyalos – *стекло* и kytos – *клетка*. Клетки стекловидного тела глаза.

ГИБРИДОМА*. От греч. hybridos (лат. hybrida) – *помесь* и oma – *опухоль*. Строго говоря, термин *гибридома* означает гибридную (искусственно полученную) клеточную линию, характеризующуюся свойствами злокачественности, вне зависимости от того какие признаки дифференцировки в ней сохранены. Однако чаще *гибридомами* называют гибридные клетки – продуценты иммуноглобулинов (Ig), получаемые путём слияния клеток миеломы и В-лимфоцитов. Такие клеточные линии постоянно экспрессируют иммуноглобулины (антитела) только одной специфичности (характерной для исходной В-клетки), обладая бессмертием раковой клетки. Гибридомы позволили экспериментально доказать клонально-селекционную теорию** австралийского иммунолога Фарлайна Бернета*** (McFarlain Burnet, 1899–1985), т.е. существование клонов В-клеток. Число полученных гибридом, продуцирующих специфические антитела, в настоящее время исчисляется, возможно, сотнями тысяч.

*За разработку гибридомной технологии получения моноклональных антител (МкАт) Георгу Келеру (G. Kohler) и Цезарю Милстейну (C. Milstein) в 1983 г. была присуждена Нобелевская премия.

**Согласно теории Бернета, высказанной ещё в 1957 г. и позднее подтверждённой, один лимфоцит синтезирует и экспрессирует на своей поверхности только один тип антител. Разнообразие клеток с разным репертуаром антител формируется независимо от встречи с антигеном, роль которого заключается лишь в том, чтобы найти и затем активировать клетку, несущую подходящее антитело. Активированный лимфоцит пролиферирует, образуя клон одинаковых клеток, которые приобретают способность секретировать свои антитела в окружающую среду.

***Бернет получил Нобелевскую премию в 1960 г.

ГИГАНТСКИЕ ХРОМОСОМЫ*. Истинно интерфазные хромосомы, образующиеся путём эндорепродукции и увеличения плоидности (политении). При этом новые дочерние хромосомы остаются в деспирализованном состоянии, не расходятся после репликации и не претерпевают митотической конденсации. Они никогда не участвуют в митозе. По объёму политенные хромосомы дрозофилы в 1 000 раз больше и в 70–250 раз длиннее митотических хромосом, поскольку состоят из пучка множества не разошедшихся хроматид. Структурно неоднородны по длине и состоят из дисков, междисковых участков и пуфов (см. **Пуфы**). У двукрылых насекомых общее число их равно гаплоидному набору, поскольку при политенизации они находятся в состоянии конъюгации (объединения гомологичных хромосом). Например, у дрозофилы в диплоидной соматической клетке 8 хромосом, а в гигантской клетке слюнной железы – 4. Гигантские политенные хромосомы позволили буквально увидеть работающие гены (пуфы) «в лицо» и отождествить цитологические данные с открытыми ранее генами (см. также **Кольца Бальбиани**). Синоним – *политенные хромосомы*. Используют также образные названия, данные Эмилем Гейтцем, – «*стопки монет в чулке*», «*золотая жила*».

*Гигантские хромосомы впервые были открыты в 1881 г. итальянским цитологом Бальбиани (E.G. Balbiani, 1823–1899) в слюнных железах личинок (мотылей) комара хирономуса (*Chironomus tentans*). Однако его открытие осталось незамеченным. Много позднее в 1933–1934 гг. те же структуры были обнаружены в слюнных железах у дрозофилы сразу тремя независимыми исследователями – учеником Томаса Ханта Моргана Калвином Бриджесом (Bridges C.B., 1889–1938), американским зоологом и цитологом Теофилусом

Пейнтером (Theophilus Shickel Painter, 1889–1969) и немецким цитологом Эмилем Гейтцем (Heitz, 1934). Дальнейшие исследования показали, что политенные хромосомы встречаются также в клетках эпителия кишечника, жирового тела и мальпигиевых сосудов у личинок этих насекомых. Наконец, гигантские хромосомы обнаружены в ядрах *синергид* у некоторых луков и в ядрах *антипод* у аконита и пшеницы, а также в вегетативных ядрах (макронуклеусах) у инфузорий (стилонихий).

Примечательно, что политенные хромосомы внешне напоминали ожерелье, т.е. выглядели так, как и предсказывал в 1912 г. Томас Хант Морган (по его представлению, хромосома – это снизка бус).

ГИЛАДГЕРИНЫ. От греч. hyalos – *стекло* и лат. ad-haere (ad-haesi, ad-haesum) – *держаться* (за что-либо), *прилегать*, *застревать* и prote(in) – *белок*. Семейство белков клеточной поверхности, относящиеся к рецепторам CD44, которые взаимодействуют с гиалуроновой кислотой (*гиалуронаном*) внеклеточного матрикса. Гиладгерины (CD44) образуют гетеродимеры с *тирозинкиназными* белками-рецепторами *ErbB*2 в эпителиальных клетках. Эти комплексы связываются с внутриклеточными сигнальными молекулами (Ras, PKC) и через MAP-киназу активируют экспрессию генов пролиферации. Гомодимеры гиладгеринов существуют во многих типах клеток и отвечают за реорганизацию актина и также регулируют экспрессию генов через транскрипционный фактор *NF-k*B.

ГИМЗА*. Смесь нефлуоресцирующих красителей (азур, метиленовый синий, метиленовый фиолетовый и эозин) в метаноле и глицерине**, использующихся для окрашивания материала при приготовлении цитологических препаратов. Применяется также для дифференциальной окраски хромосом (*G-окраска*) – выявления поперечных *G-полос* (от названия красителя Giemsa). Районы, соответствующие G-полосам, обеднены генами, но обогащены A–T-парами (гетерохроматиновые районы) и LINE-элементами. ДНК в этих районах относится к позднореплицирующейся в S-периоде. Обычно относительно G-полос картируют гены, поэтому G-полосам, как удобным хромосомным маркёрам, присвоены отдельные номера. С помощью красителя Гимза при определённых условиях может быть также выявлена R-сегментация хромосом, обратная G-полосам. В R-полосах, напротив, обнаружена высокая концентрация генов и SINE-элементов, а ДНК в этих полосах реплицируется в первую очередь. Наконец, Гимза, с помощью определённой процедуры подготовки хроматина (денатурации-ренатурации), используется для выявления прицентромерных районов хромосом, содержащих конститутивный гетерохроматин (*C-окраска* или *C-banding*, от англ. constitunive), которые окрашиваются более интенсивно, чем районы, содержащие эухроматин.

*По имени немецкого химика, фармацевта и микробиолога Густава Гимза (Gustav Giemsa, 1867–1948).

**Глицерин, как стабилизатор красителей ввёл в состав смеси русский врач гематолог Д.Л. Романовский (1861–1921), поэтому окрашивание препаратов с помощью смеси Гимза называют окрашиванием по Романовскому – Гимза.

ГИПЕРПЛАЗИЯ. От греч. hyper – *над*, *сверху*, plasis – *образование* и -ia – *условия*. Стадия усиленного размножения клеток, приводящая к избыточному развитию, разрастанию органа, ткани или части тела (их *гипертрофии*). Обычно этим термином характеризуется доброкачественный рост опухоли. На стадии гиперплазии сохраняется чувствительность клеток к нормальным регуляторам роста (регуляторам пролиферации) и, хотя эта стадия обычно предшествует, но не обязательно сменяется стадией возникновения рака в собственном смысле этого слова (стадией злокачественного перерождения опухоли).

ГЛАНДУЛОЦИТЫ. От лат. glandula* – *железёзка* (лат. glans, glandis, фр. glande, англ. gland – *жёлудь*)** и греч. kytos – *клетка*. Общее название клеток секретирующих желёз, например, клеток Лейдига в яичках (тестикулах), синтезирующих тестостерон и эстрогены (последние, в малых количествах).

*Изначально *шейная железа*.

**В настоящее время, *секретирующий орган*.

ГЛИАЛЬНЫЙ. Относящийся к глии (см. **Глия** в разделе «**Эмбриология и гистология**»).

ГЛИКОКАЛИКС (glycocalix). От греч. glykys (glyco) – *сладкий* и kalyx – *шелуха*, *оболочка*, *что-то внешнее* (англ. a husk, a shell). 1. Внешний рыхлый волокнистый слой плазматической мембраны, содержащий гетерополисахаридные цепочки интегральных *гликопротеидов* и *гликолипидов*, входящих в состав плазмалеммы*. Иначе, слой межклеточного вещества. Гликокаликс играет важнейшую роль в процессах рецепции, фильтрации, внеклеточного пищеварения, эндоцитоза и формирования околоклеточной микросреды. При физиологических значениях этот слой содержит отрицательно заряженные группы и сильно гидратирован (обводнён), в результате чего имеет желеподобную консистенцию. В гликокаликсе локализованы ферменты, участвующие в регенерации клеточной поверхности (ферменты *in situ* – «на месте»). Гликокаликс особенно хорошо выражен на поверхности микроворсинок (в щёточной каёмке) каёмчатых эпителиальных клеток (энтероцитов, или всасывающего эпителия) тонкого кишечника.

2. Термин *гликокаликс* также используется для обозначения поверхностных полисахаридных комплексов у бактерий, с помощью которых происходит взаимодействие клеток с субстратом (наряду с белками *адгезинами*).

*В опухолевых клетках структура гликокаликса резко нарушена.

ГЛИКОЛИСОМЫ. От «гликоль» и soma – *тело*. Пероксисомы растений, содержащие оксидазу гликолевой кислоты (см. **Пероксисомы**).

ГЛИОБЛАСТЫ. От греч. glia – *клей* и blastos – *росток*. Клетки, предшественники глиоцитов, возникающие из клеток нервной трубки.

ГЛИОБЛАСТОМА. От «глия» и греч. blastos – *росток*. Злокачественная опухоль мозга, состоящая из недифференцированных анапластических клеток с центральным очагом некроза (воспаления). Как правило, глиобластома ассоциирована с повышенной экспрессией онкогенов *erb-B*, «*c-myc*». Синонимы: *мультиформная глиобластома*, *полиморфная глиобластома* или *спонгиобластома мультиформная*. Обнаружено, что глиобластома почти всегда сочетается с присутствием в опухолевых глиальных клетках цитомегаловируса (ЦМВ*).

*Показано, что ЦМВ продуцирует белки, «выключающие» гены, предотвращающие несанкционированный рост клеток или блокируют гены, запускающие апоптоз.

ГЛИОЗ. От «глия» и -osis – *состояние*. Избыточная пролиферация клеток глии, возникающая вследствие травм головного мозга, не приводящая к формированию опухоли. Следует отметить, что при этом пролиферируют те же клетки, что и в глиомах, но эта пролиферация в какой-то момент, в отличие от опухоли, прекращается.

ГЛИОКСИСОМЫ. От греч. glykys (glyco) – *сладкий*, oxys – *кислый* и soma – *тело*. Пероксисомы растений (семян), содержащие ферменты, катализирующие глиоксилатный цикл превращения жиров в сахара* (превращение ацетил-CoA в сукцинат – *анаплеротическая* деградация нейтральных жиров) (см. **Пероксисомы,** а также **Анаплеротические реакции** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

*Глиоксилатный цикл могут осуществлять и бактерии.

ГЛИОМЫ. От «глия» и греч. oma – *вздутие*, *опухоль*. Опухоли глиальной ткани. Любое новообразование, возникшее из каких-либо (в смысле вида) клеток глии, клеток, формирующих строму головного и спинного мозга, а также задней доли гипофиза, эпифиза и сетчатки. Эти опухоли, несмотря на доброкачественность, убивают максимум за несколько месяцев (в результате механического повреждения мозга) (см. **Глия** в разделе «**Эмбриология и гистология**»). Обнаружено, что один из пептидов яда скорпиона избирательно разрушает клетки глиомы. Интересно отметить, что состав яда скорпиона зависит от преследуемой им цели; он или вызывает только боль, или обладает токсичностью.

ГЛИОЦИТ. От греч. glia – *клей* и kytos – *клетка*. Клетка глии (нейроглии).

ГЛИПИКАН. Протеогликан внеклеточного матрикса (ВКМ), соединённый с плазматической мембраной при помощи С-концевой *гликолипидной* группы (гликозилфосфатидилинозитольного якоря), откуда и произведено название белка (см. **Протеогликаны** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

ГЛЮТИНАНТЫ. От лат. gluten – *клей*. Тип стрекательных капсул (клеток) у гидры, содержащих приклеивающуюся к добыче стрекательную нить.

ГОМОГЕННЫЙ. От греч. homos – *равный*, *одинаковый*, *общий* и genan – *порождать*. Однородный.

ГОМОЛОГИЧНОСТЬ. От греч. homo-logos – *соответственный* < homos – *равный*, *одинаковый*, *общий*. Буквально: сходство по коренным свойствам при отличии по частным (второстепенным) свойствам. Так, например, все эукариотические клетки гомологичны. Гомологией также обладают конечности всех позвоночных, несмотря на разную форму и функцию.

ГОМОЛОГИЧНЫЙ. От греч. homologia – *согласие* < homos – *равный*, *одинаковый*, *общий* и logos – *слово*. Сходный, равный, подобный, однородный.

ГОМОМОРФПЫЕ ХРОМОСОМЫ. От греч. homos – *равный*, *одинаковый*, *общий* и morphe – *форма*. Половые хромосомы, почти одинаковые по форме у обоих полов. Характерны для некоторых рыб.

ГОМОНИМИЯ. От греч. homos – *равный*, *одинаковый*, *общий* и onima – *имя*. Одинаковое название гетерогенной группы морфологически сходных клеточных структур. Пример гомонимии – название *микротрубочки*, которое представляет собой, скорее, морфологическое, чем структурно-функциональное понятие. Органеллами, состоящими из микротрубочек, являются аксонема солнечников, митотическое веретено, фрагмопласт, жгутики и реснички. Наконец, рыхлая система микротрубочек локализуется в эктоплазме под плазмалеммой, а их параллельные пучки в перинуклеарном пространстве.

ГОМОФИЛЬНОСТЬ. От греч. homos – *равный*, *одинаковый*, *общий* и phylia – *любовь*. Гомофильностью, например, характеризуется взаимодействие между клетками, связывающимися с помощью однородных адгезивных белков, в противоположность *гетерофильности*, когда в адгезии участвуют разного рода CAM-белки (см. соответствующую статью).

ГОНОСОМЫ. От греч. gone – *семя* и soma – *тело*. Половые хромосомы, обозначаемые буквами X и Y у млекопитающих и Z и W у птиц (см. **Аутосомы**, а также **X-хромосома** и **Y-хромосома**). Считается, что половые хромосомы в процессе эволюции возникли в результате мутации, нарушившей кроссинговер пары хромосом. Это привело к тому, что события переноса генов между ними стали крайне редкими и хромосомы приобрели возможность эволюционировать независимо друг от друга.

ГРАНУЛОМЕР. От лат. granulum – *зерно* и греч. meros – *часть*. Центральная часть тромбоцита, содержащая митохондрии, пузырьки с гликогеном, лизосомы, электроноплотные гранулы и α-гранулы* (см. **Тромбоциты**). Синоним – *хромомер.*

*Врождённая неспособность тромбоцитов к накоплению α-гранул (при нормальном их числе) приводит к геморрагическому диатезу, известному под названием «*синдром серых пластинок*». Неспособность накапливать электроноплотные гранулы называется «*болезнью пула накопления*».

ГРАНУЛЫ. От лат. granulum – *зернышко* < granum (англ. grain) – *зерно*. Общее название зернистых включений в цитоплазме животных и растительных клеток.

ГРАНЫ. От лат. granum – зерно. Мембранные функциональные единицы хлоропластов, содержащие хлорофилл (см. **Тилакоиды**).

ГРИЗЕОФУЛЬВИН. От фр. gris – *серый* и лат. fulvus – *бурый*, *рыжий*. Противогрибковый препарат, разрушающий микротрубочки цитоскелета.

ГУМАНИЗИРОВАННЫЕ АНТИТЕЛА. В настоящее время ещё не удалось создать человеческие гибридомы и для получения терапевтических антител пока применяют только мышиные гибридомы. Образуемые ими моноклональные антитела представляют собой мощные иммуногены, на которые в организме пациентов образуются HAMA (от англ. human anti-mouse antibodies – *антимышиные антитела человека*). Для снижения иммуногенности таких антител проводят с помощью различных и довольно трудоёмких способов их «очеловечивание», перенося мышиные участки, определяющие комплементарность (CDR, от англ. complementarity determining regions), в структуру человеческого антитела.

ДЕБРИЗ. От англ. debris – *осколки*, *обломки*. Продукты клеточной гибели, образующиеся в результате некроза и поглощаемые фагоцитирующими клетками. Синоним – *фрагменты*.

ДЕГЕНЕРИНЫ. От англ. degeneration – *вырождение*, *перерождение* (мед.) и prote(in) – *белок*. Белки, участвующие в формировании тактильных ощущений у элегантной нематоды (*Caenorhabditis elegans*). По аминокислотной последовательности совпадают с белками, образующими семейство эпителиальных натриевых (Na^+) каналов (ENaCs). Поэтому последние также называют *дегенеринами.*

ДЕГРАДОСОМА. От лат. degradatio – *разжалование* (утрата положительных качеств) и греч. soma – *тело*. Комплекс бактериальных ферментов, обладающий активностями РНКазы и хеликазы, и участвующий в разрушении (деградации) мРНК.

ДЕГРАНУЛЯЦИЯ. От лат. de (des) – *отсутствие*, *отмена* и granulum – *зёрнышко*, *семечко*. Процесс выделения из внутриклеточных гранул, содержащихся в них биохимических продуктов. Например, при взаимодействии иммуноглобулинов IgE, локализованных на клеточной поверхности тучной клетки, с соответствующими молекулами аллергена она активируется, высвобождая в окружающую ткань из своих внутриклеточных гранул медиаторы, вызывающие всю совокупность аллергических реакций от воспаления до сужения периферических дыхательных путей (см. также **Медиаторы** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**)

ДЕДИФФЕРЕНЦИРОВКА. От лат. de (des) – *отсутствие* и differentia (англ. difference) – *различие*, *разница* (в буквальном смысле, *потеря различия*). Термин используется для описания процесса *реверсии* зрелой клетки в клетку, близкую по своему состоянию к эмбриональной. Другими словами, дедифференцировка – это потеря клеткой признаков специализации (утрата специфических свойств) и появление признаков примитивной морфофункциональной организации, обычно свойственной эмбриональным клеткам. В результате клетка становится способной к пролиферации и образованию массы неотличимых друг от друга клеток. В естественных условиях это исключительно редкое событие. При регенерации конечности, например, у саламандры *дедифференцировка* приводит к формированию *бластемы*. Обычно дифференцировка быстро достигает такой степени, когда клетка уже не может вернуться в исходное состояние и даже утрачивает способность к делению (см. **Дифференцировка** и **Факторы Яманаки**).

ДЕЙТЕРОСОМЫ. От греч. deuteros – *второй* и soma – *тело*. Аморфные электронно-плотные (осмиофильные) структуры, размером от 60 до 700 нм, по периферии которых происходит образование до десятка (т.е. сразу) новых базальных телец (центриолей), позднее образующих реснички. В процессе роста центриолей дейтеросомы постепенно истощаются, при этом её центр может стать полым. Онтогенез ресничек выглядит следующим образом: диплосома → дейтеросома → процентриоль → центриоль → базальное тельце → ресничка. Синоним – «формы конденсации».

ДЕНДРИТНЫЕ КЛЕТКИ*. От греч. dendron – *дерево*. Крупные клетки, имеющие дендритные выросты (отростки) плазматической мембраны и рассеянные по всему организму. Особенно много дендритных клеток в тканях, постоянно контактирующих с внешней средой, таких как слизистые оболочки ЖКТ, лёгкие и кожа. Относятся к системе «раннего оповещения» (*antigen presenting cells*, APC)** и специализируются на представлении чужеродных молекул антигенов (после поглощения и расщепления на фрагменты чужеродных агентов, в том числе патогенных), эффекторным компонентам иммунной системы, к которым относятся клетки Т-хелперы и клетки Т-киллеры. APC-клетки размещают антигены на своей поверхности, используя комплексы *антиген–антитело* и главный комплекс гистосовместимости (*major histocompatibility*

complex, MHC). Этот антиген-MHC комплекс и распознают Т-клетки. Кроме того, дендритные клетки высвобождают различные цитокины, участвующие в активации адаптивной системы иммунитета.

В настоящее время для борьбы с опухолями разрабатываются вакцины, представляющие собой активированные опухолевыми антигенами (нагруженные опухолевыми антигенами) дендритные клетки, которые после размножения в системе *in vitro* вводят обратно в организм донора-реципиента. Синоним – *дендроциты*.

*Дендритные клетки были открыты в 1973 г. канадским иммунологом Ральфом Стейнманом (R.M. Steinman). В 2011 г. за их открытие и изучение роли в приобретённом (адаптивном) иммунитете ему была присуждена Нобелевская премия (как оказалось, посмертно, поскольку Стейнман умер, не дожив три дня до присуждения ему премии).

Дендритные клетки, локализованные в центрах размножения лимфоидных органов, называются *фолликулярными дендритными клетками* (ФДК) (см. **Центры размножения).

ДЕНДРОЦИТЫ. От греч. dendron – *дерево* и kytos – *клетка*. (См. **Дендритные клетки**).

ДЕСЕНСИТИЗАЦИЯ РЕЦЕПТОРОВ. От лат. de, des – *отсутствие*, *отмена* и позднелат. sensitivus – *чувствительный*. Удаление рецепторов с поверхности клетки за счёт эндоцитоза без их последующего рециклинга. В результате клетка становится менее чувствительной к повторному воздействию лиганда.

Показано, что нарушение процесса десенситизации рецептора эпидермального фактора роста (ЭФР) может приводить к развитию рака.

ДЕСМИНЫ. От греч. desmos – *связка* и prote(in) – *белок*. Белки промежуточных филаментов цитоскелета (мол. масса 50–55 kDa), содержащиеся в клетках сердечной мышцы (кардиомиоцитах) и скелетных мышцах (линия Z). Через белки *десмоплакины* связаны с интегральными белками *кадхеринами*, сцепляющими клетки друг с другом, образующими *десмоглеиновый слой*.

ДЕСМОГЛЕИНЫ. От греч. desmos – *связка*, glue – *клей* и prote(in) – *белок*. Трансмембранные белки десмосом из группы интегральных мембранных *кадхеринов* (см. **Кадхерины**), соединяющие клетки друг с другом. Образуют десмоглеиновый слой, который через слой *десмоплакина* соединяется с промежуточными филаментами цитоскелета (основные компоненты *десмосом*). Чаще встречаются в эпителиях; здесь промежуточные филаменты представлены цитокератинами. Кардиомиоциты содержат в составе десмосом *десминовые* фибриллы. В эндотелиальных клетках десмосомы содержат *виментиновые* промежуточные филаменты (см. **Десмосомы**).

ДЕСМОКОЛЛИНЫ. От греч. desmos – *связка*, kolla – *клей* и prote(in) – *белок*. Трансмембранные белки десмосом из группы *кадхеринов* (см. **Кадхерины**).

ДЕСМОПЛАКИНЫ. От греч. desmos – *связка*, plaque – *бляшка* и prote(in) – *белок*. Белки десмосом, соединяющие белки *десмоглеины* (формируют подмембранный слой десмоглеина) с промежуточными филаментами цитоскелета, которые содержат *цитокератины* (эпителии), *виментины* (эндотелий) и *десмины* (кардиомиоциты).

ДЕСМОСОМЫ. От греч. desmos – *связка* и soma – *тело*. Поверхностные структуры клетки, представляющие собой особый вид соединений между клетками, характеризующиеся большой адгезивностью и интенсивно импрегнирующие четырёхокись осмия (OsO_4). Иначе, заякоривающие структуры клеточной поверхности в виде бляшек (кнопок), обеспечивающие соединение (связывание) клеток друг с другом. Имеют вид плотных контактов, обеспечивающих механическую прочность сцепления клеток. Состоят из мембранных белков, связанных с элементами цитоскелета – *промежуточными филаментами* (см. **Десмоглеины** и **Десмоплакины**). Десмосомы особенно часто встречаются в многослойном плоском эпителии. У беспозвоночных встречаются *септированные* десмосомы (см. **Септа**). *Септы* представляют собой выросты наружных слоёв обращённых друг к другу элементарных мембран и скрепляют клетки. Синоним – *maculae adhaerens* («пятно адгезии»).

ДЕТЕРМИНАНТЫ. От лат. determinare – *ограничивать*, *определять*. Детерминантные маркёры. Поверхностные маркёры клеток, например, белки главного комплекса гистосовместимости (MHC). Белки класса II MHC являются молекулами, представляющими антигены. Их экспонирование на поверхности клеток иммунной системы вызывает ответ системы адаптивного иммунитета.

ДЖИАНТИН. От англ. giant – *великан*, *гигант* и греч. prote(in) – *белок*. Биспиральный белок, принимающий участие в удержании окаймлённых пузырьков на мембране аппарата Гольджи. Джиантин закрепляется на мембране COP1-везикул* с помощью домена, проникающего в мембрану окаймлённого пузырька, а другим концом через белок GM130 при участии белка p115 фиксируется на мембране аппарата Гольджи (см. **Окаймлённые пузырьки**).

*COP1-везикулы (окаймлённые пузырьки) осуществляют ретроградный транспорт белков из аппарата Гольджи в эндоплазматический ретикулум (ЭПР).

ДИАКИНЕЗ. От греч. di – *два* и kinesis – *движение*. Последняя стадия профазы первого деления мейоза, на препаратах которой видно гаплоидное число хромосом.

ДИВЕРГЕНТНЫЙ МИТОЗ. От лат. divergentia – *отклонение* < divergere – *отклоняться*. Бесцентриолярный митоз *анастрального* типа

(на полюсах нет «звёзд» – *цитастеров*), протекающий при I и II делении созревания ооцита. Своё название этот тип митоза получил из-за того, что волокна веретена не отходят от одной точки, а расходятся широким фронтом (дивергируют) от зоны «полярных шапочек» (см. **Цитастер**).

ДИКАРИОН. От греч. di – *два* и karyon – *ядро клетки*. Клетка с двумя ядрами. Соответственно могут быть клетки с тремя ядрами – *трикарионы*, четырьмя – *тетракарионы* и многоядерные клетки – *поликарионы*. Термины используется, главным образом, в технике слияния клеток (клеточной инженерии). В природе также встречаются двуядерные клетки, например, гепатоциты печени мышей и человека, или эпителиальные клетки зрелых фолликулов вителлярия у насекомых (см. соответствующие статьи в разделе **«Эмбриология и гистология»**).

ДИКТИОМА. От греч. diktios – *сеть* и oma – *опухоль*. Опухоль ресничной части сетчатки глаза – злокачественная ресничная эпителиома (может также встречаться в ЦНС под названием медуллоэпителиома). Синонимы: *диктиоцитома*, *медуллобластома* и *диктиома Фукса**.

*Впервые описал этот вид опухоли австрийский офтальмолог Фукс (E. Fuchs, 1851–1930).

ДИКТИОСОМЫ. От греч. diktios – *сеть* и soma – *тело*. Буквально: *сетчатые тела* (видимые под световым микроскопом сетчатые структуры). Отдельные зоны скопления мембран аппарата Гольджи – группы плоских вафлеобразных замкнутых цистерн или сплющенных мешков (пластинок), расположенных в виде штабелей, от краёв которых отшнуровываются сферические пузырьки Гольджи. *Диктиосома* – это не совсем точное название, поскольку аппарат Гольджи не выглядит как сеть, а скорее как стопка изогнутых наподобие блюдца пластин. В зоне диктиосомы, а также аппарата Гольджи (АГ) различают проксимальный (формирующийся), или *цис-участок* и дистальный, или *транс-участок*. Между ними располагается промежуточный (средний) участок АГ (см. **Транссеть АГ**). Диктиосомы хорошо выражены в клетках растений и беспозвоночных (впервые были описаны для яиц моллюсков).

ДИНАКТИНОВЫЙ КОМПЛЕКС. От названия белков *динеин* и *актин*. Белковый комплекс, осуществляющий связь белка-моторчика *динеина* с переносимой им мембранной везикулой (карго). Состоит из семи полипептидов, включая филамент, образованный глобулярным белком Arp1*, связанным со *спектрином*, в свою очередь, ассоциированным с везикулярной мембраной через белки *анкирины*. Другие компоненты динактинового комплекса непосредственно взаимодействуют с *динеином* и *микротрубочкой*, играющей роль своеобразной однорельсовой дороги.

*Белок по своей структуре близкий к актину (откуда и возникло название комплекса). В свою очередь *спектрины* связываются с везикулярной мембраной через белки *анкирины*.

ДИНАМИНЫ. От греч. dynamis – *сила* и prote(in) – *белок* Белки цитозоля, обладающие ГТФазной активностью, участвующие в отделении от плазматической мембраны клатриновых везикул (пиносом, эндосом). Обладают способностью *полимеризоваться* вокруг шейки отделяющегося пиноцитозного пузырька (пиносомы) (стягивают как удавка шейку пузырька), после чего пузырёк отделяется и освобождает клатрины (см. **Клатрин** и **Трискелион**). Считается также, что динамины могут нуклеировать сборку актиновых филаментов, обеспечивающих продвижение везикул.

ДИНЕИНЫ (Dyneins). От греч. dyne – *сила* и prote(in) – *белок*. Особые белки, находящиеся в цитозоле почти всех типов клеток и обладающие, подобно миозину, АТФазной активностью. Представляют собой молекулярные «двигатели» («моторчики»), способные перемещаться к отрицательному (минус) концу микротрубочек, т. е. по направлению к *центросоме* (в противоположность *кинезинам*). Большие «белки-моторчики», входят также в состав мерцательных ресничек, жгутиков и хвостиков сперматозоидов* (динеин выступает в виде своеобразных «ручек» на протофиламентах). Динеины образуют тубулин-динеиновый хемомеханический преобразователь. Обеспечивают скольжение пар (дуплетов) протофиламентов относительно друг друга, что вызывает волнообразные изгибы этих органов локомоции (см. **Микротрубочки**, **Нексин**, **Протофиламенты** и **Кинезины**).

*У дрозофилы гены, кодирующие тяжёлые цепи белка динеина, необходимого для движения хвостика сперматозоида, локализуются в полностью гетерохроматиновой Y-хромосоме. Они относятся к генам так называемых *факторов фертильности самцов* и активны только у самцов в сперматоцитах первого порядка.

ДИПЛОНЕМА. От греч. di – *два* и nema – *пряжа*, *двойная нить*. Стадия первой профазы мейоза, следующая за пахинемой, когда тетрады хроматид укорачиваются. На этой стадии особенно хорошо видна спаренность хромосом (бивалены), которая по мере сближения затем исчезает.

ДИПЛОСОМА. От греч. di – *два* и soma – *тело*. Дуплет (пара) центриолей. В диплосоме центриоли (их óси) располагаются под прямым углом друг к другу. Из них различают «материнскую» и «дочернюю» центриоли.

ДИФФЕРЕНЦИРОВКА*. От лат. differentia (англ. difference) – *различие*, *разница*. Биологический процесс специализации клеток, приводящий к появлению у них стойких дефинитивных фенотипических изменений, отражающих их специфические функции в организме. Другими словами, дифференцировка отражает не только специализацию функций (гетеросинтетическую активность)**, но и структурно-морфологические преобразова-

ния клеток, приводящие к совершенствованию их взаимоотношений. Дифференцировка происходит как в развивающихся (эмбрион), так и в зрелых тканях взрослого организма. В результате дифференцировки появляется необходимое разнообразие клеток, обеспечивающее высокую эффективность многоклеточных организмов за счёт «разделения труда» между клетками и тканями. Дифференцировка определённого типа зависит главным образом от специфического набора генных продуктов в клетке (цито- и тканеспецифических белков). По определению Марио Терци (1977 г.), дифференцировка – «*это всего лишь ещё один из терминов для обозначения специфических схем синтеза*». Так, например, в эритроцитах присутствует гемоглобин, а в кератиноцитах кожного эпителия – защитный белок кератин. Сама же специфичность синтезов зависит от набора экспрессирующихся генов. А вот набор экспрессирующихся генов определяется информацией, записанной «над» последовательностью ДНК генома, т.е. на *эпигенетическом уровне* (см. **Эпигенетика** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**). В дифференцированных тканях абсолютное большинство генов «молчит». Так, например, в клетках печени «работают» всего около 5 % генов***, а максимальная активность генов характерна только для головного мозга, где экспрессируется примерно 15 % генов. Последние данные говорят, что на мозг «работает» ~80 % генома (данные получены для мозга мыши). Различают *нетерминальную* (характеризующуюся *глубоким*, *неактивным* или *установившимся* состоянием пролиферативного покоя) и *терминальную* дифференцировку, при которой клетки необратимо утрачивают способность к пролиферации. Поэтому дифференцировка предполагает, что в дальнейшем последует старение клетки и её гибель****. Синонимы: *дифференциация*, *специализация*.

*Термин «дифференцировка» не поддаётся строгому определению.

**К категории таких активностей относятся процессы всасывания, выделения, сокращения, защиты организма, передачи возбуждения и т.д., а дифференцировка – это процесс созревания клетки для выполнения функций.

***Ядро любой клетки содержит полный набор генов. Но кожа не вырабатывает пищеварительные ферменты, а в желудке нет потовых желёз. Молекулярные генетики шутят, что основная задача генов – «молчать в тряпочку», в противном случае возникают тяжелейшие генетические нарушения.

****Следует отметить, что раковые клетки, в отличие от нормальных клеток, утрачивают способность к созреванию и остаются молодыми, т.е. всегда готовыми к делению.

ДИФФЕРЕНЦИРОВКА ИНДУЦИРОВАННАЯ. Дифференцировка клеток, вызванная воздействиями на них определённых биологических или химических факторов (индукторов дифференцировки)*.

*От лат. inductor – *возбудитель*. Индукторами дифференцировки называют вещества, стимулирующие дифференцировку стволовых или клеток-предшественников в определённом направлении.

ДИФФЕРЕНЦИРОВКА ЛЕТАЛЬНАЯ. От лат. differens – *разностный*, *различный* и letalis – *смертельный**. Дифференцировка, заканчивающаяся запрограммированной гибелью клеток. Гибель клеток постоянно происходит в различных частях организма, а в зародыше является неотъемлемой чертой эмбрионального морфогенеза. Для того чтобы произошло разделение частей тела или органов, образование полостей, протоков и отверстий в плотных структурах, необходима гибель и разрушение клеток в определённых местах. Например, отделение губ от дёсен, образование век и разделение пальцев осуществляется путём запрограммированной гибели определённых слоёв клеток. Нарушение этого процесса приводит к врождённым дефектам, в частности, *синдактилии* (см. **Синдактилия** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**). Во взрослом организме многие секреторные клетки погибают при отделении секрета (морфонекротический тип секреции), процесс дифференцировки клеток эпидермиса заканчивается образованием отмирающих и слущивающихся кератиноцитов, формирование волос также связано с гибелью клеток, наконец, стареющие эритроциты погибают и утилизируются клетками ретикуло-эндотелиальной системы. В процессе полового созревания самцов происходит регрессия клеток мюллеровых каналов. Летальная дифференцировка характерна для процесса регрессии личиночных органов при метаморфозе у насекомых, а также для редукции хвоста у головастиков бесхвостых амфибий, вызванной тироксином.

С другой стороны, выживание клеток, которые должны погибнуть в процессе морфогенеза, может привести к образованию эмбриональных опухолей, таких как медуллобластома млекопитающих, симпатические нейробластомы, ретинобластомы, нефробластомы, гепатобластомы и эмбриональные саркомы (см. соответствующие статьи).

*От греч. Lëthë – буквально: *забвение*. Лета – название мифологической реки вечности, реки забвения в представлениях древних греков, протекающей в подземном царстве мёртвых.

ДИФФЕРЕНЦИРОВКА СПОНТАННАЯ. Дифференцировка стволовых клеток, происходящая в отсутствие внешних индуцирующих факторов (индукторов дифференцировки).

ДИФФЕРЕНЦИРОВАННЫЕ КЛЕТКИ. Специализированные клетки взрослого организма, обладающие специфическими функциональными свойствами (см. **Дифференцировка**). Клет-

ки, которые никогда не переходят на более низкий уровень дифференцировки, т.е. не «понижаются в ранге», кроме случаев опухолевой трансформации, когда опухолевые клетки приобретают черты эмбриональных стволовых клеток. Во многих дифференцированных клетках, не способных к делению, хроматин никогда не конденсируются в хромосомы и они не проходят стадию митоза. Процесс дифференциации клеток раньше называли также термином *цитоморфоз*.

ДОБАВОЧНЫЕ КЛЕТКИ. Клетки слизистой желудка человека и млекопитающих, выделяющие мукоидный секрет (см. **Мукоиды (муциноиды)** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

ДОБРОКАЧЕСТВЕННЫЕ ОПУХОЛИ. Опухоли, содержащие клетки, сходные по ряду параметров с нормальными клетками, отличающиеся только бурным, но ограниченным ростом* и заключённые в соединительно-тканную капсулу (опухоли, в которых клетки остаются на месте первичного появления и не прорастают в окружающие ткани). Могут сдавливать соседние ткани, органы, магистральные сосуды и нервы, вызывая тем самым те или иные нарушения в организме и боли (см. также **Злокачественные опухоли**). Одним из удивительных примеров доброкачественных опухолей, подвергавшихся на протяжении сотен лет искусственному отбору, являются образования (наросты) в виде короны у золотых аквариумных рыбок. Эти опухоли никак не сказываются на продолжительности жизни рыбок и не превращаются в злокачественные опухоли.

*Иногда могут достигать гигантских размеров (до 10–20 кг).

ДРЕПАНОЦИТЫ. От греч. drepana – *серп* и kytos – *клетка*. Серповидные клетки. Эритроциты пациентов – носителей серповидно-клеточного гена (при серповидно-клеточной или менискоцитарной анемии). Синоним – *серповидно-клеточные эритроциты* (англ. sickle cells – *клетки серповидные*).

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ СОМАТИЧЕСКОЙ КЛЕТКИ. Период существования клетки от её появления после деления материнской клетки до момента гибели. Включает 5 периодов или фаз: 1. Фаза роста (обычно в недифференцированном состоянии). 2. Фаза дифференцировки. 3. Фаза нормальной активности. 4. Фаза старения. 5. Терминальная фаза дезинтеграции и смерти.

«ЗАПЛАТКИ». От англ. patch – *заплата*, *клочок*, *лоскут*. Понятие, описывающее процесс демонстрации феномена латеральной подвижности липидов и белков в мембране. «Заплатки» – это стадия, на которой лектины, меченные флуорохромом, перемещаясь вдоль плазматической мембраны, собираются в мелкие пятна (сгустки). Затем эти пятна собираются в одну зону – «колпачок».

«ЗЕРКАЛЬНЫЕ» НЕЙРОНЫ МОЗГА*. Нейроны премоторной коры мозга (нейроны, связывающие сенсорные и моторные отделы), которые разряжаются, когда обезьяна видит, как кто-то другой выполняет определённое действие, т.е. всё происходит так, будто обезьяна сама выполнила это действие. Такие нейроны и получили название «зеркальных», поскольку активируются во время процесса подражания. При наблюдении других действий эти нейроны не активируются. У человека с помощью различных косвенных методов** было продемонстрировано, что «зеркальные» нейроны имеются не только в премоторной и нижнетеменной областях, но также в других отделах коры головного мозга, например, в поясной извилине и пояске, и они могут принимать участие даже в таких сложных эмоциональных процессах, как сопереживание.

*Открыты были в 1996 г. в экспериментах на макаках группой итальянских учёных под руководством Джакомо Ридзолатти из университета города Парма.

**В частности исследование мю-ритма – одного из компонентов ЭЭГ, отражающего своим исчезновением произвольные движения.

ЗИГОНЕМА. От греч. zigon – *двойная упряжка* и nema – *пряжа*, *двойная нить*. Событие, происходящее в профазе мейоза, при котором гомологичные хромосомы притягиваются друг к другу (конъюгируют), образуя пары, состоящие из четырёх хроматид (тетрада хроматид). В результате конъюгации происходит обмен участками хроматид – кроссинговер.

ЗЛОКАЧЕСТВЕННЫЕ ОПУХОЛИ. Опухоли, содержащие аномальные клетки, способные к инвазии и инфильтрации (агрессивному прорастанию в соседние ткани) и, главное, метастазированию, т.е. клетки, покидающие очаг первичного возникновения и дающие эктопические очаги роста. Клетки злокачественных опухолей по целому ряду важных черт отличаются от нормальных клеток.

Интересно отметить, что, несмотря на значительное количество различных опухолей, как правило, в одном и том же организме развиваются только опухоли одного типа.

ЗИМОГЕНОВЫЕ ГРАНУЛЫ. От греч. zyme – *закваска* (фермент) и genan – *порождать*. Секреторные гранулы экзокринных клеток, например, в поджелудочной железе, являющие собой продукт деятельности аппарата Гольджи. Представляют собой мембранные пузырьки, заполненные белковым содержимым, главным образом, различными ферментами, такими как протеазы, липазы, карбогидразы и нуклеазы*. Эти мембранные пузырьки при определённой стимуляции выбрасывают своё содержимое из клетки путём слияния мембраны гранул с плазматической мембраной.

*Сходным образом при участии аппарата Гольджи выделяются амилаза в слюнных железах, пептидные гормоны в эндокринных железах, бел-

ки молока в молочных железах, желчь в клетках печени, дентин зубов, кристаллины хрусталика и коллагены в соединительной ткани. Перечень может быть продолжен.

ИДИОГРАММА. От греч. idios – *особый*, *своеобразный* и gramma – *запись*, *написание*. Графическое изображение диплоидного набора хромосом, систематизированных по микрофотографиям с подбором по морфологическим параметрам гомологичных пар. Другими словами, диаграмматический рисунок кариотипа (его «раскладка»), в котором хромосомы располагаются попарно в порядке уменьшения их размеров. Синоним – *кариограмма*.

ИЗБЫТОЧНЫЕ КЛЕТКИ. Клетки, устраняемые в процессе нормального онтогенеза. Например, в нервной системе позвоночных и в яичниках млекопитающих ещё до рождения происходит массовая гибель избыточных клеток.

ИЗОГЕМАГГЛЮТИНИНЫ. От греч. isos – *равный*, *одинаковый*, haima – кровь и агглютинины. Антитела (γ-глобулины) класса IgM (см. **Агглютинины**).

ИМБИБИЦИЯ. От лат. in-bibo (imbibitus) – *пропитывать* (напитывать); (imber – *ливень*, *проливной дождь*). Пропитывание геля или какого-либо твёрдого тела жидкостью с увеличением его объёма, но не ведущее к изменению его химического состава.

ИММЕРСИЯ. От лат. immersus – *погружение* тела в воду или какую-либо другую жидкость. В микроскопии используют иммерсионное масло для удаления воздуха из пространства между исследуемым препаратом и линзой иммерсионного объектива.

ИММОРТАЛИЗАЦИЯ. От лат. immortalis – *бессмертный**. В общем смысле, утрата клетками способности к *апоптозу* и приобретение способности к бесконечной пролиферации в системе *in vitro* (см. **Апоптоз**). Обозначает также первую стадию трансформации клеток в культуре (а, возможно, и в опухолях), приводящую к неограниченному по срокам пролиферативному потенциалу, превышающему «предел Хейфлика», который для нормальных диплоидных фибробластов в культуре составляет 50–80 делений, после завершения которых наступает необратимая остановка пролиферации – *репликативное старение* и постепенная гибель клеток. Различают *спонтанную* и *индуцированную* иммортализацию. Синоним – *отсутствие репликативного старения*.

*Интересно отметить, что растение бессмертник называют «*иммортель*».

ИММУНОПОДОБНЫЕ N-CAM. Акроним от англ. neural cell adhesion molecule – адгезивные молекулы нервной ткани. Молекулы адгезии нервных клеток (см. **CAM-белки**). Принадлежат к суперсемейству иммуноглобулинов. Участвуют в образовании связи между нервными клетками, в соединении синапсов, а также при адгезии клеток иммунной системы.

ИММУНОРЕДАКТИРОВАНИЕ. Явление *иммунного надзора*, в результате которого происходит отбор клонов опухолевых клеток, ускользающих от иммунной системы. Экспериментально продемонстрировано, что опухолевые клетки, полученные от иммунодефицитных мышей, и трансплантированные мышам-реципиентам с полноценной иммунной системой легко отторгаются, в то время как опухолевые клетки, полученные от мышей дикого типа, в большинстве случаев сохраняют способность к агрессивному росту в организме мышей-реципиентов.

ИМПОРТИНЫ. От англ. import – *ввоз товаров* и prote(in) – *белок*. Специальные транспортные белки-рецепторы (*импортины* α и ß), осуществляющие перенос внутрь ядра кариофильных белков (карго). Формируют гетеродимерный комплекс (рецептор), состоящий из α- и ß-импортинов, который связывается с сигнальным пептидом NLS (англ. *nuclear localization sequences**) – *кариофильной последовательностью* импортируемого белка. Такой комплекс закрепляется на цитоплазматических филаментах порового комплекса, а затем проходит через *транспортёр*. В ядре комплекс связывается с Ran-ГТФ и освобождает карго (см. **Транспортёр** и **Нуклеоплазмин**).

*Русский эквивалент – *ядерный локализационный сигнал* (ЯЛС); содержит группу (5–6) основных аминокислот, которая может локализоваться в любом месте белка. Импортины связываются с ЯЛС и инициируют импорт белков в ядро.

ИМПРЕГНАЦИЯ. От позднелат. impregnatio – *наполнение*. Методика гистологического окрашивания, основанная на пропитывании ткани, клеток красителями, например, тяжёлыми металлами (серебро, осмий).

ИНВОЛЮКРИН. От лат. (involu)tio – *обратное развитие*, *свёртывание* и греч. krino – *отделяю*. Белок эпидермиса кожи. У человека обнаружены уникальные разновидности этого белка*, отличающиеся от инволюкрина шимпанзе.

*Человеческие варианты инволюкрина, а также особые варианты кератинов придают нашей коже особую прочность и водостойкость, что эволюционно способствовало (как и увеличение числа *мерокриновых* потовых желёз) развитию у человека безволосой кожи примерно 1,6 млн лет назад.

ИНГИБИТОРНЫЕ ФАКТОРЫ ПРОЛИФЕРАЦИИ КЛЕТОК. Факторы, подавляющие пролиферацию клеток в культуре. Из питательной среды, кондиционированной покоящимися фибробластами мыши линии 3T3 и эмбриональными фибробластами мыши, выделены несколько факторов, в том числе фактор, состоящий из двух полипептидов (10 и 13 кД), и термолабильные факторы (15 и 40 кД), подавляющие пролиферацию фибробластов, стимулированных митогенами.

ИНИЦИАЦИЯ. От лат. initiatio < initium – *начало*. 1. Первая фаза *трансляции* (см. **Факторы инициации** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**). 2. Стадия канцерогенеза, на которой происходят одна или несколько мутаций ДНК в онкогенах или антионкогенах (см. **Промоция**).

ИНОКОММА. От греч. inos – *мышечное волокно* и komma – *интервал*. Участок миофибриллы между двумя дисками Z. Саркомер (см. **Саркомер**).

ИНСТРУКТИВНЫЙ АПОПТОЗ. Апоптоз, который инициируется специальными рецепторами, образующими между собой тримеры* (олигомеры) и относящимися к семейству «рецепторов смерти». В эту группу входят Fas-рецепторы (APO-1, CD95), TNF-рецепторы первого типа (TNFR1 или CD120a) и DR-3(4,5,6) (*death receptors*). Цитоплазматическая (эфферентная) часть рецепторов содержит «домены смерти» – структурные блоки, способствующие гомотипической олигомеризации. В результате такой олигомеризации рецепторы формируют многокомпонентные белковые комплексы с особыми адаптерными белками, такими как FADD** и TRADD. За счёт других доменов, таких как DED-домены, рекрутируется регуляторная прокаспаза 8**, а также дополнительные молекулы (прокаспазы 10, CAP3), запускающие апоптоз. В таких комплексах, называемых DISC***, происходит самоактивация прокаспазы 8, что на следующем этапе приводит к активации каспазы 3, в свою очередь активирующей каспазы 6 и 7, действующие на субстраты апоптоза (см. **Субстраты апоптоза**).

*Лиганды этих рецепторов (Fas, TNF-α (ФНО), TRAIL) обладают тримерной конфигурацией.

**FADD называют *универсальным адаптером*, а прокаспазу 8 – *универсальным триггером* инструктивного апоптоза.

***DISC – *death-inducing signaling complex*.

ИНТЕГРАЦИЯ ВНУТРИКЛЕТОЧНАЯ. От лат. integratio – *восстановление*, *возобновление*. В общем смысле под *интеграцией* понимается *согласованность*, т.е. включение в какую-либо систему. В клетке все процессы интегрированы в одну сбалансированную систему с чётким разделением функций между отдельными структурами. Основой функциональной интеграции является интеграция субклеточных компонентов клетки, в результате которой отдельные молекулы, макромолекулярные комплексы и органоиды действуют не изолированно (автономно), а в согласованной взаимосвязи друг с другом в пространстве и во времени.

ИНТЕГРАЛЬНЫЕ БЕЛКИ*. От лат. integralis < integer – *целый*, *составленный воедино*. Белки, встроенные в бислойную фосфолипидную мембрану, из которой их можно выделить, только разрушив мембрану детергентами или органическими растворителями. Интегральные белки подразделяются на *монотопные* и *политопные* (см. соответствующие статьи). Функции интегральных белков различны: от гидролитических ферментов и белков-переносчиков до рецепторов и компонентов окислительно-восстановительной системы транспорта электронов.

*Первоначально были описаны Сингером и Нисолсоном (Singer S.J., Nisolson G.L., 1972) как своеобразные «айсберги» в мембранах.

ИНТЕРБЭНДЫ. От англ. inter – *между* и band – *то, что служит связью*, *скрепой,* а также *пояс*, *обруч*. Дисперсные области политенных хромосом, находящиеся между классическими бэндами (см. **Бэнды**).

ИНТЕРКИНЕЗ. От лат. inter – *между* и греч. kinesis – *движение* < kineo – *двигать* (kinetikos – *приводящий в движение*). Период между двумя клеточными делениями. Синоним – *интерфаза* (см. **Интерфаза**).

ИНТЕРЛЕЙКИНЫ. От лат. inter – *между* и греч. leukos – *белый* (клетки белой крови). Модуляторы иммунного ответа*. Семейство интерлейкинов (ИЛ, IL) включает в себя больше 20 медиаторов – *лимфокинов* и *монокинов*, продуцируемых лимфоцитами и клетками моноцитарно-макрофагальной системы. *Лимфокины* и *монокины* входят в более обширную группу регуляторов – *цитокинов*, которые опосредуют реакции клеток на стресс. Так, макрофаги выделяют интерлейкин-1 (IL-1), одна из функций которого заключается в стимулировании образования в костном мозге предшественников В-лимфоцитов. Интерлейкин-1 также стимулирует размножение Т-лимфоцитов, главным образом, активированных Т-хелперов. Т-хелперы, в свою очередь, вырабатывают ряд интерлейкинов: IL-2 стимулирует пролиферацию цитотоксических Т-лимфоцитов. IL-3 стимулирует пролиферацию и созревание предшественников лимфоцитов и других кроветворных клеток**. IL-4 стимулирует пролиферацию Т-лимфоцитов и тучных клеток. IL-5, вырабатываемый цитотоксичными Т-лимфоцитами, стимулирует пролиферацию предшественников В-лимфоцитов.

*В Институте цитологии и генетики СО РАН получена морковь с генами интерлейкинов, встроенными в геном.

**Поэтому IL-3 называют также мультиколониестимулирующим фактором (мульти-CSF).

ИНТЕРЛОКИНГ. От англ. interlocking – *смыкание* < interlock – *соединяться*, *сцепляться*. 1. Форма соединения двух бивалентов в мейозе. 2. Связь между хромосомами одного бивалента (внутренний интерлокинг, интерлокинг внутри бивалента).

ИНТЕРНАЛИЗАЦИЯ. От лат. interna – *внутренность*. В общем смысле термин обозначает процесс перемещения рецепторов внутрь клетки. Интернализация обычно происходит после связывания рецептора с лигандом (моновалентным или агрегированным лигандом), однако существует и

спонтанная интернализация рецепторов, независимая от процесса связывания с лигандом (такой процесс впервые был описан для инсулиновых рецепторов клеток гепатом линии FaO). На первом этапе интернализации рецепторов происходит инвагинация клеточной мембраны с последующим отшнуровыванием от неё вакуоли (везикулы), получившей название *рецептосома**. Затем рецептосомы сливаются с лизосомами, в которых лиганд/рецепторные комплексы диссоциируют и лиганды разрушаются (частично или полностью) гидролитическими ферментами лизосом. При этом сами рецепторы сохраняются или также разрушаются. В дальнейшем сохранённые рецепторы вновь перемещаются на клеточную мембрану (*рециклизация* или *рециклирование* рецепторов) (см. также **Рецептор-индуцированный эндоцитоз**, **Рециклирование (рециркуляция)** и **Кэппинг**).

*Термин «рецептосома», прежде всего, относится к эндосомам, содержащим интернализованные рецепторы, и сливающимся не с лизосомами, а с другими мембранными компартментами клетки (см. **Рецептосомы**).

ИНТЕРСТИЦИАЛЬНЫЕ КЛЕТКИ. От лат. interstitium – *промежуток*. Межканальцевые клетки семенников, вырабатывающие тестостерон. Синоним – *клетки Лейдига* (см. **Клетки Лейдига**).

ИНТЕРФАЗА. От лат. inter – *между* и греч. phasis – *появление*. Буквально: период между двумя фазами деления ядра. Первоначально термин *интерфаза* обозначал только подготовительный период к делению клетки, сменив господствовавший термин *интеркинез*, который отводил этому периоду клеточного цикла лишь пассивную роль*. В 1953 г. Альма Говард (Howard) и Стефан (Штефан) Пелк (Pelc), работавшие в радиобиологическом отделе Хаммерсмитовского госпиталя в Манчестере, с помощью метода радиоавтографии подразделили *интерфазу* на три периода: *пресинтетический* (G_1-период), *синтетический*, или период синтеза ДНК (S-период) и *постсинтетический*, или премитотический (G_2-период), где G от англ. gap – *интервал*, *промежуток*. Только в G_1-периоде интерфазная клетка содержит характерное для данного вида количество ДНК (2C), которое в G_2-периоде уже удвоено (4C) и с этим удвоенным содержанием ДНК клетка входит в митоз, в процессе которого происходит равноценная сегрегация ДНК между двумя дочерними клеточными ядрами.

*Термин *интеркинез* означает период между активными движениями клетки в митозе.

ИНТРАФЛАГЕЛЛЯРНЫЙ ТРАНСПОРТ (IFT). От лат. intra – *внутри*, flagellum – *плеть*, *бич*, *кнут* и transportare – *переносить*, *перевозить*. Перенос компонентов жгутика в виде больших белковых комплексов, осуществляемый по наружной поверхности *аксонемы* (см. **Аксонема**), расположенной непосредственно под плазматической мембраной, в направлении растущего кончика жгутика. Осуществляется с участием белка-моторчика *кинезина*. Белковые комплексы могут двигаться также и по направлению к телу клетки при участии белка-моторчика *динеина*.

ИНТУССУСЦЕПЦИЯ. От лат. intus – *внутрь* и susceptio – *принятие на себя*. Встраивание новых молекул целлюлозы и протопектина в клеточную стенку (между старыми волокнами) при её росте.

ИНФЛАММАСОМА. От лат. inflammo – *зажигать*, *поджигать* и греч. soma – *тело*. Комплекс защитных белков, служащих мощной системой тревоги в организме и приводящих к развитию реакций воспаления. В экспериментах на мышах показано, что под воздействием асбеста или кварцевой пыли организм защищается образованием реакционноспособного кислорода. Последний, в свою очередь, стимулирует образование инфламмасомы *Nalp3*, которая приводит к хроническому воспалению лёгких (см. также **Асбестоз** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**).

ИНФОРМОСОМЫ. От лат. informatio – *разъяснение* и soma – *тело*. Формы хранения иРНК в цитоплазме в неактивном состоянии. После созревания иРНК при переходе в цитоплазму через ядерные поры теряет белки *информатины* (остаются в ядре) и в цитоплазме либо «переодевается» в новые белки, образуя информосому, либо связывается с белками, запускающими трансляцию на рибосомах (с образованием полирибосом).

ИНФОРМАТИНЫ. От лат. informatio – *разъяснение*. Белки, образующие информоферы.

ИНФОРМОФЕРЫ. От лат. informatio – *разъяснение* и fero – *носить*. Ядерные информосомы. Глобулярные белковые частицы, на которые «наматывается» высокомолекулярная гяРНК с образованием рибонуклеопротеидных частиц (РНП) 30S. На каждый информофер приходится отрезок РНК длинной в 500–600 нуклеотидов. В состав каждого информофера входит более 30 молекул белка *информатина*. Считается, что участки гяРНК, расположенные между информаферами, могут использоваться для сплайсинга (см. **Информосомы**).

ИОННЫЕ КАНАЛЫ. Каналы, образованные трансмембранными белками, имеющими центральную обводнённую пору, через которую могут селективно проходить один или несколько типов ионов.

ИРИДОФОРЫ. От греч. iris (iridos) – *радуга* и phoros – *несущий*. Блестящие пигментные клетки кожи, а также стромы радужной оболочки глаза у низших позвоночных (особенно характерны для рыб), у кальмаров и других водных обитателей. Содержат кристаллические пурины (гуанин и гипоксантин) в специальных структурах – рассеивающих свет пластинках (*иридосомах*), способных как мини-зеркала отражать свет определённой длины. Изменение формы иридофоров находится под контролем гормона *меланотропина*. Сочета-

ние *иридофоров* с *хроматофорами* (иридоцитами) обеспечивает великое разнообразие окраски морских обитателей, особенно обитателей коралловых рифов (см. **Иридоциты** и **Хроматофоры**). Синонимы: *гуанофоры* и *иридоциты*.

ИРИДОЦИТЫ. От греч. iris – *радуга* и kytos – *клетка*. Мелкие пигментные клетки у головоногих моллюсков, располагающиеся в верхнем слое соединительной ткани – *кутисе*. Иридоциты содержат в цитоплазме отражающие свет тельца – *иридосомы,* заполненные кристаллами гуанина*. Иридоциты, придающие особый блеск покровным тканям, характерны также для рыб, некоторых земноводных и пресмыкающихся. Синоним – *хроматофоры*.

*Обеспечивает также особый блеск перламутра и жемчуга.

КАВЕЛЛЫ. От лат. cavella < cavus – *углубление*, *пустота*, *полость*. Эндоплазматические пузырьки, организаторы макромолекулярных потоков в клетке (см. также **Кавеолы**).

КАВЕОЛЫ. От лат. caveola – *маленькая кавелла*. Эндоплазматические пузырьки.

КАДХЕРИНЫ (кадгерины). От calcium – *кальций*, лат. adhaere (adhaesi, adhaesum) – *держаться* (за что-либо), *прилегать*, *застревать* и prote(in) – *белок*. Интегральные рецепторные белки (гликопротеиды), посредством которых клетки буквально сцепляются («склеиваются») друг с другом. Иначе, белки межклеточной адгезии, или *линкерные* белки – основа заякоривающих адгезивных межклеточных соединений. Кадхерины важны также для распознавания и сортировки клеток в процессе эмбриогенеза. Отдельные домены этих белков стабилизируются ионами Ca^{2+}. Насчитывается более 40 видов кадхеринов, различной тканевой локализации, обозначаемых буквами E, N, P, R. Например, E-кадхерины, обеспечивающие специфическое узнавание клетками однородных мембран, характерны для преимплантированных эмбрионов и эпителиальных клеток. P-кадхерины характерны для трофобласта, плаценты и эпидермиса. N-кадхерины присутствуют в нервных клетках, а также клетках сердечных и скелетных мышц. Опухолевые клетки, экспрессирующие кадхерины, неспособны к метастазированию. При экспрессии в опухолевой клетке белка, связывающего кальций, и названного *метастазином* (Mts1), последний подавляет активность E-кадхерина, и такие опухоли дают обильные метастазы. Синоним – *кальций-зависимые рецепторы адгезии*.

КАЛБИНДИН. От cal(cium) – *кальций*, англ. bind – *связывать* и греч. prote(in) – *белок*. Кальций-связывающий белок. Установлено, что при введении в организм иммунодепрессанта циклоспорина A (например, для предупреждения отторжения органов при пересадке) падает содержание калбиндина, что в результате приводит к кальцификации почечных канальцев.

КАЛСТАБИН. От cal(cium) – *кальций* и лат. stabilis – *устойчивый*. Субъединица кальциевого рианодинового канала (калстабин 2 или, по-другому, FKBP12.6), которая стабилизирует его закрытое состояние в миокарде, предотвращая несанкционированную активность.

Болезни сердца могут сопровождаться нарушениями в работе рианодинового канала, что чревато возникновением угрожающих жизни аритмий. К таким же последствиям приводят мутации в гене, кодирующем белок RyR2, нарушающие процесс внутриклеточного высвобождения ионов кальция (генетические формы аритмии) (см. **Рианодиновые рецепторы (RyRs)**).

КАЛЬМОДУЛИН* (калмодулин). От cal(cium) – *кальций*, лат. modulate** – *изменённый* и prote(in) – *белок*. Присутствующий во всех клетках и самый распространённый из белков, связывающих ионы кальция (связывает четыре иона Ca^{2+} на молекулу белка с мол. массой 17 (14) kDa). Кальмодулин опосредует множество клеточных эффектов. При связывании ионов кальция (Ca^{2+}) он изменяет свою конформацию, приобретая способность взаимодействовать с многочисленными белками – ионными насосами (ионными каналами)***, компонентами цитоскелета и ферментами (и в результате активировать или инактивировать ферменты). В частности, Ca^{2+}-кальмодулиновый комплекс, участвует в сборке микротрубочек или активирует кальмодулин-зависимые киназы (*кальций-кальмодулин-зависимые киназы*), например, киназу, фосфорилирующую эукариотический фактор элонгации eEF2. Активирует некоторые изоформы аденилатциклазы, а в гладкомышечных клетках отвечает за повышение концентрации ионов Ca^{2+} и активирует киназу лёгкой цепи миозина. В составе микроворсинок кальмодулин в виде боковых мостиков, наряду с миозином-I, связывает фибриллы актина с плазматической мембраной. Синоним – *кальций-связывающий белок*.

*Кальмодулин гомологичен мышечному белку тропонину C. Большинство лёгких цепей миозина, связанных с регуляторным доменом молекулы, представлены *кальмодулином* или ему подобными белками.

**От лат. modulatio – *размеренность* (изменение какого-либо параметра).

***Связывается с внутриклеточным доменом Ca^{2+}-канала в ответ на поступление Ca^{2+} в клетку и инактивирует канал.

КАЛЬНЕКСИН. От cal(cium) – *кальций* и лат. nexus – *ближайший*, *соседний*. Интегральный мультифункциональный белок мембран эндоплазматического ретикулума (ЭПР) с мол. массой 88 kDa, связывающий кальций и имеющий каталитический домен, выступающий в полость ЭПР. Относится к белкам-лектинам, селективно связывающимся с углеводами (остатками глюкозы) на поверхности белков. Играет роль своеобразного

«контролёра качества» при взаимодействии с шаперонами сворачивающихся белков (так называемые *кальнексиновые циклы*), поскольку одна из функций кальнексина заключается в удержании в полости ЭПР неправильно свернувшихся белков, что препятствует их высвобождению. В дальнейшем такие белки подвергаются протеолизу (см. **Лектины**, **Шапероны** и **Фолдинг**).

КАЛЬНЕКСИНОВЫЙ ЦИКЛ. Форма контроля, осуществляемого за образованием нативной структуры вновь синтезированных белков в люмене ЭПР, осуществляемая шаперонами, зависимыми от *лектинов* (например, от белков *кальнексина* и *кальретикулина*). Обычно в процессе транслокации белков в люмен ЭПР ко многим белкам добавляются сахарные остатки. С гликозилированной формой белка и соединяется кальнексин, в результате чего сворачивающийся белок приобретает способность контактировать с белком ERp57*, который катализирует образование или перегруппировку дисульфидных связей и позволяет вновь синтезированному белку правильно свернуться. Если сворачивание произошло правильно, глюкозидаза II удаляет остаток глюкозы, и тогда такой белок уже не является субстратом кальнексина. Однако при неправильном сворачивании фермент УГГТ (УДФ-глюкоза-гликопротеин гликозил трансфераза)**, содержащаяся в люмене ЭПР, может осуществить повторное гликозилирование, что позволяет белку вновь связаться с кальнексином и пройти повторный цикл фолдинга, после чего правильно свёрнутый белок экспортируется в аппарат Гольджи.

*ERp57 – протеин эндоплазматического ретикулума с мол. массой 57kDa.

**Ключевой фермент контроля, распознающий правильную или неправильную форму белков.

КАЛЬРЕТИКУЛИН. От cal(cium) – *кальций* и лат. reticulum – *сеточка*. Кальций-связывающий *мультифункциональный* белок с мол. массой 46 кДа, впервые обнаруженный в люмене саркоплазматического ретикулума мышечных клеток* (содержит два различающихся по аффинности и ёмкости доме′на, связывающих Ca^{2+}). Представляет собой гомолог *кальнексина*. Действует как плазматический антикоагулянт, а также как белок, связывающий *интегрин* (см. **Интегрины**). Участвует в контроле над образованием нативной формы белков-гликопротеидов, осуществляемом шаперонами, зависимыми от лектинов. Регулирует связывание стероидного рецептора с ДНК. Под названием *кальретинин* присутствует в интернейронах ЦНС.

*Откуда и получил своё название.

КАЛЬРЕТИНИН. От «кальций», лат. retina – *сетка* и prote(in) – *белок*. Кальций-связывающий белок эндоплазматического ретикулума, образующийся в 50 % интернейронов ЦНС. Ещё 25 % интернейронов продуцируют другой кальций-связывающий белок – *парвальбумин**. Обнаружено, что у морских улиток *Aplysia* кальретинин играет роль своеобразной «молекулы памяти», участвуя в долговременном потенцировании нейронов.

*Где лат. parve, parvus – *немного*, *слегка*, *чуть-чуть* и «альбумин».

КАЛЬСЕКВЕСТРИН. От «кальций», лат. sequestrum – *хранение*, *депозит* (sequestro – *отделяю*, *ставлю вне*) и греч. prote(in) – *белок*. Специальный мышечный белок с мол. массой 55 kDa, содержащий множество сайтов связывания, обладающих низким сродством к ионам Ca^{2+}, и удерживающий их в люмене *саркоплазматического ретикулума* (СР). Другими словами, белок СР, играющий роль буфера, препятствующего токсическому повышению внутриклеточной концентрации ионов Ca^{2+}. Связывание ионов кальция происходит благодаря высокому содержанию в молекуле *кальсеквестрина* остатков кислых аминокислот. При открывании кальциевых каналов в мембране СР кальций свободно выходит в цитозоль волокна, запуская процесс сокращения миофибрилл актомиозинового комплекса (см. **Саркоплазматический ретикулум**).

«КАЛЬЦИЕВЫЕ СЕНСОРЫ». Образное название кальций (Ca^{2+}) связывающих белков, таких как *аннексин*, *кальмодулин*, *тропонин*.

КАЛЬЦИНЕВРИН. От «кальций», греч. neuron – *нерв* и prote(in) – *белок*. Серин/треониновая протеинфосфатаза (фосфатаза) IIB (PP2B), активируемая ионами Ca^{2+}, и широко распространённая в головном мозге млекопитающих (см. **Фосфатазы**).

КАНАЛ ЩЕЛЕВОГО КОНТАКТА. Структура щелевого контакта клетки, представляющая собой полуканал (коннексон). Два таких полуканала соседних клеток образуют единый канал щелевого контакта (см. **Коннексоны**).

КАППА-ЧАСТИЦЫ. Рибонуклеопротеидные частицы – форма цитоплазматической наследственности, которые могут переходить от одной особи к другой в процессе конъюгации парамеций. Выделяются в среду обитания и при контакте с «чувствительными» особями убивают их. Поэтому каппа-частицы называют признаком «убийцы» (killer).

КАРГО. От англ. cargo – *груз*. Термин для обозначения любой макромолекулы (растворимых или мембранных белков, РНК или липидов), транспортирующихся из одного компартмента клетки в другой (молекулы, перевозимые как груз). Молекулы *карго* содержат последовательности или отличительные особенности структуры (модификации), служащие «визитной карточкой», определяющей их направление в тот или иной компартмент клетки. Некоторые молекулы *карго* могут переноситься в транспортных везикулах.

КАРДИОМИОЦИТЫ. От греч. kardia – *сердце*, myos – *мышца* и kytos – *клетка*. Клетки сердечной мышцы.

В 2012 г. удалось перепрограммировать клетки кожи человека*, используя три транскрипционных фактора Oct4, Sox2 и Klf4** (факторы Яманаки), в плюрипотентные стволовые клетки (hiPSC), подобные эмбриональным стволовым клеткам, из которых на следующем этапе вырастили функционирующие кардиомиоциты.

*Клетки забирали у людей старше 50-ти лет!

**В подобных экспериментах по перепрограммированию дифференцированных клеток обычно используется также транскрипционный фактор c-Мус, ген которого относится к клеточным протоонкогенам (ранний протоонкоген c-myc), что всегда вызывает опасения из-за возможной онкогенной трансформации стволовых клеток в организме реципиента.

КАРИОГАМИЯ. От греч. karyon (χαρυον) – *ядро ореха* и gamos – *супружество*, *брак*. Слияние ядер гамет с образованием зиготы при оплодотворении яйцеклетки.

В Древней Греции *кариями* (лат. биол. «carya») назвались ореховые рощи, а также девушки, гуляющие в этих рощах и распевающие песни. Отсюда колонны в виде женских скульптур, поддерживающие свод здания, называются *кариатидами*.

КАРИОГРАММА. От греч. karyon – *ядро ореха* и gramma – *письмо*. Фотографическое изображение кариотипа клетки (см. **Кариотип**).

КАРИОКИНЕЗ. От греч. karyon – *ядро ореха* и kinesis – *движение*. Непрямое деление клетки.

Термин, первоначально был введён в клеточную биологию в 1878 г. Шлейхером, но затем заменён на более точный и привычный для нас термин – *митоз* (см. **Митоз**).

КАРИОЛЕММА. От греч. karyon – *ядро ореха* и lemma – *кожица*, *оболочка*. Ядерная оболочка.

КАРИОПЛАЗМА. От греч. karyon – *ядро ореха* и plasma – *нечто вылепленное*. Жидкое содержимое ядра (ядерный сок), в котором распределён (погружён) ядерный матрикс и хроматин. В кариоплазме протекают многие процессы, связанные с ядерным метаболизмом и внутриядерным транспортом РНК и белков. Синонимы: *нуклеоплазма*, *кариолимфа* (устар.).

КАРИОРЕКСИС. От греч. karyon – *ядро ореха* и rhexis – *разрыв*. Процесс разрушения ядра клетки, его деструкция с образованием округлых фрагментов ядра в результате клеточной агонии. Образование зрелых эритроцитов из эритробластов сопровождается кариорексисом с образованием телец Жолли, распадающихся (лизирующихся) в дальнейшем. Этот процесс можно рассматривать как особую форму ядерного апоптоза. Думается, что включение его в опухолевые клетки – перспективный терапевтический метод элиминации их из организма.

КАРИОТИП*. От греч. karyon – *ядро ореха* и typos – *образец*. Группа признаков, по которой можно идентифицировать конкретный хромосомный набор. Иначе, совокупность числа, величины и формы (морфологии) хромосом, характерные для каждого отдельного вида. Структура кариотипа не зависит от типа клеток данного организма. Кариотип может служить таксономическим (систематическим) признаком**, поэтому кариотип – хромосомный комплекс вида. Кариотип может быть представлен в виде схемы, носящей название *идиограммы*, на которой пары гомологов располагаются рядами в порядке уменьшения размеров. Кариотип человека представлен 23 парами хромосом***. Синоним – *хромотип*.

*Понятие *кариотип* ввёл в 1924 г. советский генетик Г.А. Левитский.

**Однако встречаются и исключения, например, почти все виды кошачьих имеют идентичные наборы хромосом. Известно также, что разные популяции одного вида могут сильно различаться по числу хромосом (такая ситуация характерна, например, для мышей полёвок, у которых наблюдаются добавочные хромосомы).

***Точное определение кариотипа человека провели в 1955 г. индонезиец Джо-Хин Тьо (Тио) (Joe-Hin Tjio) и швед Альберт Леван (Ливан), предложившие метод «давленых препаратов«. В результате сжатия клеток на препаратах все хромосомы оказываются разбросанными в одной плоскости и их легко можно подсчитывать. До этого ещё с 1923 г. ошибочно считали, с подачи американского цитолога Теофилуса Пейнтера, исследовавшего сперматоциты, что у человека, как и у шимпанзе, 24 пары хромосом. Сравнение чередования хромомер (тёмных полос) на хромосомах человека и шимпанзе показало, что 2-я хромосома человека возникла в результате слияния двух хромосом обезьяны. Позднее Теодор Пак совместно с Джо-Хин Тьо разработали метод определения кариотипа человека по лейкоцитам крови, в результате чего были обнаружены многочисленные отклонения в хромосомном наборе, связанные с дефектами развития и тяжелыми наследственными заболеваниями.

КАРИОФЕРИНЫ. От греч. karyon – *ядро ореха*, лат. fero – *носить* и prote(in) – *белок*. Общее название семейства родственных белков-рецепторов ядерного транспорта, связывающих и переносящих в ядро молекулы различных белков. Кариоферины, например, участвуют в импорте всех известных рибосомных белков. К семейству кариоферинов также относится и экспортин-t, служащий экспортёром для полностью процессированных тРНК.

КАРИОФИЛЬНЫЕ БЕЛКИ. От греч. karyon– *ядро ореха* и phileo – *люблю*. Белки ядерной локализации. Транспортируются через ядерные поры в ядро и содержат определённые последовательности аминокислот, носящие название *последовательностей ядерной локализации* (*nuclear localization sequences* – NLS). Рецепторы ядерных пор узнают NLS-последовательности, локализованные на

С-конце ядерных белков (см. также **Кариофильный сигнал**).

КАРИОФИЛЬНЫЙ СИГНАЛ. От греч. karyon – *ядро ореха* и phileo – *люблю*. Фибриллярная С-концевая структура (аминокислотный домен NLS) кариофильных белков, обеспечивающая их транспорт в ядро через ядерные поры. Белок, несущий NLS домен, связывается с белками *импортинами* (α и β) и закрепляется на цитоплазматических филаментах порового комплекса. Затем этот комплекс входит в ядерную пору, содержащую «транспортёр» (см. **Транспортёр** и **Импортины**).

КАРКАС ХРОМОСОМЫ. Структура, состоящая из негистоновых белков и остающаяся после удаления из хромосомы гистоновых белков и обработки её нуклеазами. Синонимы: *остов хромосомы*, *скэффолд хромосомы* (см. **Скэффолд**).

КАРМЕЛЛЫ. От названия горы Carmel в Палестине (горного хребта в южной Галилее). Структура, состоящая из стопок мембран эндоплазматического ретикулума, возникающая в ответ на гиперэкспрессию некоторых мембранных белков и располагающаяся вокруг ядра (тесно связана с ядром). Кармеллы – это резервуары для хранения избытка белков.

КАТАНИН. От японск. katana – *меч самурая* и греч. prote(in) – *белок*. Белок из группы MAP*, разрезающий длинные микротрубочки и тем самым ускоряющий их деполимеризацию. Механизм действия белка связан с нарушением контакта между субъединицами тубулина и зависит от гидролиза АТФ. Катанин обнаружен во всех типах клеток.

*Аббревиатура от англ. microtubule-associated proteins – *белки, ассоциированные с микротрубочками*.

КАТАСТРОФА. От греч. katastrophe – *переворот*, *поворот вниз*. Согласно модели «динамической нестабильности» процесс полимеризации микротрубочек постоянно находится либо в фазе роста, либо в фазе распада (укорочения), а между этими фазами существуют резкие переходы. Переход в фазу укорочения и называется *катастрофой* (см. **Спасение**).

КАТЕНИНЫ. От лат. catena – *цепь*, *оковы* и prote(in) – *белок*. Белки, образующие вместе с винкулином и α-актинином плотный околомембранный слой (на плазматической мембране), с которым связываются актиновые фибриллы цитоскелета. Известно три вида катенинов – α, β и γ. Многофункциональный белок *бета-катенин* (β-катенин) в криптах толстого кишечника взаимодействует с белками клеточной адгезии *кадхеринами*, а также с белком – продуктом гена-супрессора *APC* (см. **Аденоматозный семейный полипоз** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**). Известно, что β-катенин взаимодействует с рецептором эпидермального фактора роста (EGF) и может фосфорилироваться тирозиновыми киназами, в результате чего подавляется клеточная адгезия (см. также **Ген Армадилло** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**).

КВАЙЕСЦИНЫ. От англ. quiescent – *находящийся в покое*, *неподвижный* (quiescence, rest – *покой*). Группа генов, избирательно активирующихся только в покоящихся клетках. Обозначаются буквой Q. Например, гены Q1, Q2 и Q8 из фибробластов человека линии WI-38 кодируют коллагены, а Q4, кодирует белок, входящий в состав клеточного матрикса.

КВАНТОСОМЫ. От нем. Quant < лат. quantum– *сколь великий*, *какой* и греч. soma – *тело*. Глобулярные частицы диаметром 65 Å – мельчайшие фотосинтетические структуры, расположенные в ламеллах хлоропластов*.

*Обнаружены в 1957 г. Фрей-Висслингом (Fray-Wyssling, 1957) и названы в 1962 г. Мальвином Кальвиным (Calvin M., 1962) *квантосомой*.

КЕРАТИНИЗАЦИЯ. От греч. keras (keratos) – *рог*. Процесс ороговения клеток. В норме развёртывается в клетках некоторых видов эктодермального эпителия, формирующих эпидермис и другие эктодермальные образования. Состоит в образовании фибрилл кератина с формированием зёрен кератогиалина*, постепенно заполняющих всю клетку эпидермиса, ядро которой исчезает, а сама клетка высыхает и умирает. При определённых условиях кератинизация может протекать как патологический процесс (либо с ускорением ороговения клеток, либо быть избыточной, гипертрофированной, либо, когда процесс локализуется в клетках, в которых в норме он не встречается, либо, наконец, кератин может принадлежать к аномальному типу) (см. **Метаплазия**, а также **Ихтиоз**, **Гиперкератоз** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**). Синонимы: *корнификация***, *роговое превращение*.

*При превращении *кератогиалина* в *элоидин* «шиповатые» клетки эпидермиса становятся блестящими.

**От лат. corneus (cornu) – *роговой* (из рога).

КЕРАТИНОСОМЫ. От греч. keras (keratos) – *рог* и soma – *тело*. Гранулы шиповатого слоя эпидермиса, содержащие кератины.

КЕРАТИНОЦИТЫ. От греч. keras (keratos) – *рог* и kytos – *клетка*. Клетки ороговевающего слоя эпидермиса кожи, синтезирующие *склеропротеины* (кератины) и образующие плотный и прочный защитный слой роговых клеток. Присутствуют также в отдельных участках слизистых оболочек *эпидермального типа*, таких как, например, нитевидные сосочки языка (см. **Эпидермис** в разделе **«Эмбриология и гистология»**).

КЕРАТИНЫ. От греч. keratos – *рог* и prote(in) – *белок*. Склеропротеины, присутствующие в покровном эпителии. Содержат большое количество серы и не расщепляются гидролитическими ферментами пищеварительного тракта.

Входят в состав волос, ногтей и рогового слоя эпителия (эпидермиса), а у животных – рогов. Клеточные *кератины* I и II типа – компоненты промежуточных филаментов цитоскелета эпителиальных клеток (не встречаются в клетках мезенхимального происхождения). Кератиновый филамент (синоним – *тонофиламент*) содержит, по крайней мере, два полипептида из 20-ти различных кератиновых полипептидов, отличающихся друг от друга (мол. масса 40–65 kDa).

КЕРАТОЦИТЫ. От греч. keratos – *рог* и kytos – *клетка*. Фибробласты стромы роговицы.

КИНЕЗИНЫ. От англ. kinesis < греч. kinētikos – *приводящий в движение*. Специальные мультимерные белки, представляющие собой молекулярные двигатели (моторчики), способные перемещаться по микротрубочкам в направлении растущего (положительного) конца (+конца), т.е. от центросомы к клеточной периферии (см. также **Динеины**).

КИНЕТОПЛАСТЫ. От греч. kineta – *движение* и plastos – *вылепленный*. Клеточные структуры, формирующие жгутики у некоторых простейших. Синонимы: *базальные тельца* и *кинетосомы*.

КИНЕТОСОМЫ*. От греч. kineta – *движение* и soma – *тело*. В настоящее время второе название** *базальных телец (гранул)*, которые имеют ту же структуру, что и центриоли, только расположены под цитоплазматической мембраной и формируют ундулиподии (см. **Базальные тельца**, **Центриоли** и **Ундулиподии**). Способность базальных телец формировать также и фотосенсорные органы у простейших (см. **Стигма**) говорит о том, что они устроены сложнее, чем центриоли.

*Участие базальных телец в обеспечении движения ресничек у ресничных простейших и определило сначала возникновение их названия – *кинетосомы*.

**Кроме названий *базальные тельца*, *кинетосомы* и *кинетопласты*, есть ещё и название – *блефаропласты*.

КИНЕТОХОР. От греч. kineto – *подвижный* и chora – *пространство*. Дополнительный центр-организатор микротрубочек веретена деления, расположенный в области первичной перетяжки (центромеры) каждой хроматиды (хромосомы)*. Представляет собой пластинчатую структуру, обычно имеющую форму диска. Структура кинетохора неодинакова у разных организмов. Различают два её типа: 1. Трёхслойный (trilaminar) кинетохор с центральным светлым участком, называемым «короной», обнаруженный у многих животных и некоторых водорослей и мхов. 2. Кинетохор в виде чаши с расположенным в ней «шаром»** (ball and cap structure), характерный для высших растений. К кинетохору подходят пучки микротрубочек веретена деления (митотического веретена), идущие от центриолей (30–50 микротрубочек на один кинетохор). Эти пучки обеспечивают движение хромосом к полюсам клетки при митозе (хореографически точный процесс, похожий на танец). Обычно хромосомы имеют одну *центромеру* (и, соответственно, один *кинетохор*), но встречаются и *дицентрические*, и даже *полицентрические* хромосомы, обладающие множественными кинетохорами («диффузный кинетохор» голоцентрических хромосом), и хромосомы, не имеющие отчётливо выраженного (структурно дифференцированного) кинетохора. В этом случае микротрубочки веретена взаимодействуют непосредственно с телом хромосомы («прямое прикрепление») (см. также **Веретено деления** и **Центромера**). Синоним – *центромерный хромомер*.

*Хотя *центромера* и *кинетохор* являются родственными структурами, совпадающими пространственно и функционально, и эти два слова часто используются как синонимы, что не совсем верно, поскольку структурно они всё же различаются.

**Микротрубочки веретена прикрепляются к поверхности «шара».

КИНЕТОЦИЛИИ. От греч. kineta – *движение* и cilia – *ресницы*. Настоящие реснички. Органы локомоции свободноживущих клеток и специальных эпителиев многоклеточных. Синоним – *киноцилии*.

КЛАЗМАТОЗ. От лат. clasmatosis – *раскалывание* < греч. klastos – *распадающийся на куски* (klao – *ломаю*, *разбиваю*) и -osis – *состояние*. Состояние некоторых клеток, возникающее в процессе их жизнедеятельности, при котором происходит отрыв мельчайших кусочков цитоплазмы от внешней поверхности клетки.

КЛАЗМАТОЦИТ. От лат. clasmatosis – *раскалывание* и греч. kytos – *клетка*. Клетка, находящаяся в состоянии клазматоза.

КЛАСТЕР. От англ. cluster – *кисть*, *пучок*, *гроздь*, *группа*. В общем смысле – группа однородных элементов. Например, кластер 5S РНК генов, расположенных на хромосоме-1 человека.

КЛАСТЕРЫ ДИФФЕРЕНЦИРОВКИ. От англ. cluster differentiation или cluster designation* (CD). 1. Группы моноклональных антител с совпадающей специфичностью, внесённые в специальную номенклатуру, которые связывают определённые маркёрные молекулы на поверхности клеток, например, Т-лимфоцитов. 2. Символ CD также применяют к определённым маркёрным молекулам. Существуют более 300 CD, внесённых в номенклатуру. Например, различают лимфоциты CD3, CD4, CD8, CD16, CD19, CD25, CD72, CD95.

*Обозначение, указание.

КЛАСТЕРОСОМЫ. От англ. cluster – *гроздь*, *группа* и греч. soma – *тело*. Зоны в интерфазных ядрах, в которых идёт синтез ДНК. Образуются из кластеров *репликонов* (репликационных единиц), связанных с белками ядерного матрикса и ферментами репликации.

КЛАТРАТЫ. От лат. clathratos (clathro) – буквально: «*посаженный за решётку*». Тип включения, при котором малая молекула захвачена в полость большой молекулы.

КЛАТРИН. От лат. clathro – *захваченный* < греч. klatri – *решётка* и prote(in) – *белок*. Белок (мономер с мол. массой 180 kDa), принимающий участие в образовании «окаймлённых пузырьков» (coated pits, coated vesicles – «покрытых пузырьков»), с помощью которых *интернализуются* (убираются с поверхности, «чистятся») кластеры «склеенных» лиганд/рецепторов или осуществляется процесс неспецифического эндоцитоза (пиноцитоза). В процессе окаймления и принимает участие белок *клатрин*, который формирует на поверхности пузырьков структурные единицы, получившие название *трискелионы* (см. **Трискелион)**. В дальнейшем такие *пиносомы* (эндосомы) с сорбированными лигандами инвагинируются и сливаются с первичными лизосомами, где происходит освобождение рецепторов от лигандов и их реутилизация или возвращение в мембрану (recycling). Клатрин позволяет также селективно накапливать лизосомные белки в мембранах «шероховатого» эндоплазматического ретикулума, вырезать и транспортировать мембранные фрагменты с белками в составе транспортных везикул к эндолизосомам, которые затем созревают, превращаясь в первичные лизосомы. Клатрин относится к так называемым «одевающим белкам» (COP – *coated proteins*) и обеспечивает сцепление «окаймлённых пузырьков» с белками цитоскелета.

КЛАУДИН. От лат. claudo – *замыкать*, *запирать*, *окружать* и prote(in) – *белок*. Интегральный белок плазматической мембраны, формирующий *плотные контакты* между клетками. Образует сплошную зону слияния (контакта) между клетками в верхней (апикальной) части эпителиальных клеток кишечника (см. **Окклюдин**). Такие структуры морфологи называют «*замыкающими пластинками*».

КЛЕТКА. От лат. cella* – *полость*, греч. kytos, англ. cell. Морфофункциональный «кирпичик» живого, наименьшая фундаментальная единица жизни, способная к самовоспроизведению. Согласно определению профессора МГУ Ю.С. Ченцова, *клетка – это ограниченная активной мембраной, упорядоченная, структурированная система биополимеров (нуклеиновых кислот и белков) и их надмолекулярных комплексов, участвующих в единой совокупности метаболических и энергетических процессов, осуществляющих поддержание и воспроизведение всей системы в целом*. В основе жизни клетки лежит сложно организованная во времени и пространстве работа генных и белковых систем (так называемые генные и белковые сети). У каждой клетки своя генетическая история – история развития и изменений её генома. Интересно отметить, что размеры клеток не зависят от размеров организма. Например, клетки печени у лошади и мыши имеют примерно одинаковый размер. Это правило было названо «*законом постоянного объёма*». Из всего мира живых существ по размерам клеток полностью выпадают из ряда только клетки зелёной морской водоросли из класса сифоновых – ацетабулярии (*Acetobularia*), размеры клеток у которой достигают в длину 5 см. Другие организмы с близкими размерами клеток не известны. Наконец, надо подчеркнуть, что клетка до сих пор остаётся неисчерпаемым для исследователей объектом изучения. *Это самое древнее на Земле совершенство*!

*Термин *cella* впервые употребил Роберт Гук в 1665 г. при описании своих исследований строения пробки, в которых он обнаружил ячеистые полости – «мешочки», или «пузырьки», ограниченные стенками. Эти наблюдения были повторены Грю и Мальпиги на различных растениях. А в 1674 г. Левенгук обнаружил свободные клетки. Словом «целла» также называют святилища (главные помещения) в древнейших храмах на территории Ближнего Востока.

КЛЕТКИ «БОКОВОЙ ПОПУЛЯЦИИ». От англ. Side-population (SP–клетки). Популяция гемопоэтических клеток, обладающих способностью «выкачивать» некоторые флуоресцентные красители.

«КЛЕТКИ ВОСПАЛЕНИЯ». Образное название полифункциональной субпопуляции CD4 Т-клеток, стимулирующих процесс разрушения патогенов макрофагами. Вырабатывают ряд цитокинов, участвующих в мобилизации и организации комплексного иммунного ответа. Клетками мишенями у «клеток воспаления» являются макрофаги (индукция дифференцировки макрофагов, их активация и стимулирование миграции в очаг воспаления), Т-клетки-эффекторы и клетки эндотелия.

КЛЕТКИ ИТО. Звёздчатые клетки печени, запасающие жир (липоциты). Располагаются в субэндотелиальном пространстве Диссе (см. **Пространство Диссе** в разделе «**Анатомия, физиология и патология человека и животных»**). Участвуют в регуляции кровотока и тем самым, оказывают влияние на портальную гипертензию.

«КЛЕТКИ-КИБОРГИ». От англ. cyborg – *кибернетический организм*. Образное название модифицированных клеток человека, к поверхности которых прикрепляются наночастицы с определёнными свойствами (например, магнитными), в результате чего такими клетками можно управлять на расстоянии. В тканевой инженерии из таких клеток можно получать сложные конструкции, укладывая их в многослойные структуры, используя магнитные поля определённой конфигурации.

КЛЕТКИ КУПФЕРОВСКИЕ*. Звёздчатые эндотелиоциты, относящиеся к клеткам ретикулоэндотелиальной системы (подвижным макрофа-

гам)**, обладающие способностью к выраженному *эндоцитозу* (пиноцитозу и фагоцитозу). Локализуются на внутренней поверхности капилляроподобных сосудов печени (выстилают просвет печёночных синусов, или синусоидов) у земноводных, рептилий, птиц и млекопитающих. Образуются из моноцитов крови. Специализируются на удалении из кровотока мёртвые клеток, клеточного *дебриза* (детрита), а также осуществляют *периферический* протеолиз пептидных гормонов, например, паратгормона. Возможно, что они также контролируют процессы регенерации печени. Активируются при генерализованных инфекциях и травмах, поглощают эндотоксины и вырабатывают ряд факторов, усиливающих дискомфорт и недомогание. Синонимы: *купфера клетки*, *купферовы клетки печени*. Их также называют *тканевыми макрофагами* печени, или фагоцитирующими клетками печени.

*Открыты в 1878 г. немецким анатомом К. Купфером (Kupffer, 1829–1902).

**Лизосомы купферовских клеток содержат больше кислых нуклеаз и катепсинов и меньше кислой фосфатазы и бета-глюкуронидазы, чем гепатоциты.

КЛЕТКИ ЛЕЙДИГА*. Интерстициальные клетки семенников (тестикул), синтезирующие андрогены (тестостерон), а также в малых количествах эстрогены. Содержат высокоразвитый гладкий эндоплазматический ретикулум. Недостаточность секреции андрогенов клетками Лейдига называется *гиполейдигизм*.

*По имени немецкого анатома и гистолога Франца Лейдига (Leidig F., 1821–1908), описавшего эти клетки. В 1857 г. Лейдиг также разработал структурно-функциональную классификацию тканей (см. **Ткани** в разделе «**Эмбриология и гистология**»).

КЛЕТКИ НЕДИФФЕРЕНЦИРОВАННЫЕ. Не строгий термин, обозначающий клетки, не имеющие признаков и маркёров, отражающих принадлежность к той или иной ткани и способные к дифференцировке.

КЛЕТКИ ПАМЯТИ. Образное название, которое получили малые В-лимфоциты*, образующиеся в результате первичного иммунного ответа и создающие основу для повторного ответа при следующем контакте организма с тем же самым антигеном. Факт существования клеток памяти положен в основу клинического принципа *поддерживающей вакцинации*. В клетках памяти в ходе иммунного ответа происходит *соматическое гипермутирование* вариабельных областей (VDJ и VJ) иммуноглобулиновых генов, отличающее эти области от ДНК-последовательностей зародышевой линии клеток (вариабельных областей иммуноглобулиновых генов в половых клетках). Антитела, синтезированные клетками памяти, обычно имеют более высокую аффинность, чем антитела, появляющиеся в начале иммунного ответа (см. **Клональная селекция** и **Соматическое гипермутирование**).

*Зрелые, *продуцирующие антитела плазматические клетки*, возникающие из активированных антигеном В-лимфоцитов.

КЛЕТКИ-ПРЕДШЕСТВЕННИКИ. Клетки, находящиеся на низком уровне дифференцировки, но уже коммитированные к развитию в определённом направлении. Синоним – *унипотентные клетки*.

КЛЕТКИ ПУРКИНЬЕ*. Мультиполярные нейроны коры мозжечка грушевидной формы, имеющие самые большие размеры, отростки которых направлены к ядрам мозжечка** и оснащены приблизительно 150 тыс. дендритных контактов.

*Названа по имени чешского естествоиспытателя Яна Эвангелиста Пуркинье (1787–1869).

**Скопления серого вещества (клеток) в белом веществе червя, образующие два кровельных, два пробкообразных, зубчатое и несколько шаровидных ядер.

КЛЕТКИ ХеЛа (HeLa cells)*. Первая иммортализованная культура опухолевых клеток человека, полученная из карциномы шейки матки. Широко использовалась в течение длительного периода времени для различных экспериментальных работ и культивирования вирусов человека.

*Название дано по имени пациентки Helen Lane, молодой негритянской девушки 23 лет, умершей в 1953 г. от карциномы шейки матки.

КЛЕТКИ-ХЕЛПЕРЫ. От англ. help – *помощь*. Буквально: «клетки-помощники». Т-лимфоциты, экспрессирующие CD4*-рецепторы и выделяющие ряд важных интерлейкинов. Участвуют в индукции и усилении опосредованной клетками цитотоксичности. Усиливают также секрецию иммуноглобулинов активированными В-лимфоцитами. Среди Т-хелперов обнаружен особый тип *провоспалительных* клеток, обозначенных как Т-хелперы-17** (Th17). Эти клетки продуцируют один из медиаторов воспалительного процесса интерлейкин-17 (IL-17), не только защищающий организм от патогенов, но и связанный с избыточной активностью иммунокомпетентных клеток, которая характерна для различных аутоиммунных заболеваний, таких как псориаз, ревматоидный артрит, рассеянный склероз и др. Синоним – Т-*хелперы*.

*Аббревиатура от английского Claster differentiation (CD) – *кластер дифференцировки*.

Идентифицирован особый ген (SGK1), принимающий участие в образовании Т-хелперов-17 (см. **Солевой сенсор).

КЛЕТКА-ХОЗЯИН. Понятие, использующееся для обозначения клеток, обеспечивающих воспроизведение и рост вирусных частиц за счёт своих метаболических процессов.

КЛЕТОЧНАЯ ДИФФЕРЕНЦИРОВКА. Процесс, приводящий к возникновению различных специализированных клеток, полученных от

одной общей родительской (стволовой) клетки. В процессе дифференцировки клетка реализует генетические потенции к развитию до конечного дефинитивного* морфофункционального состояния (см. также **Дифференцировка**). В организме человека насчитывают более 220 типов дифференцированных соматических клеток.

*От лат. definite – *определённо*, *конкретно*, *точно*.

КЛЕТОЧНЫЙ КЛОН. Потомство клеток, возникших из одной клетки (см. **Клон**).

КЛЕТОЧНЫЙ РОСТ. В буквальном смысле – *рост числа клеток*, обусловленный процессом их митотического деления, не сопровождающийся повышением уровня дифференцировки.

КЛЕТОЧНАЯ ТЕОРИЯ*. От греч. teoria – *размышление*. Обобщённые представления о строении клеток как элементарных единиц живого, об их размножении и формировании многоклеточного организма. Основные положения клеточной теории выражены в следующих постулатах: 1. Клетка – элементарная единица живого, своеобразный морфо-функциональный кирпичик живого; вне клетки нет жизни. 2. Клетка – единая система, включающая множество закономерно связанных друг с другом элементов, представляющих собой определённое целостное образование, состоящее из сопряжённых функциональных единиц – органелл (органоидов). 3. Все клетки гомологичны (сходны) по строению и основным свойствам. 4. Клетки возникают только из клеток путём деления исходной (материнской) клетки, происходящего после удвоения генетического материала (ДНК). Этот постулат отражает знаменитое изречение Рудольфа Вирхова: «*Omnis cellula ex cellula*» – «Каждая клетка из клетки». 5. Многоклеточный организм – сложная система, состоящая из множества клеток, объединённых и интегрированных в системы тканей и органов, связанных друг с другом с помощью гуморальной (гормональной) и нервной регуляции. 6. Клетки многоклеточных организмов *тотипотентны* (см. соответствующую статью), т.е. обладают всей генетической информацией, присущей данному организму, но отличаются друг от друга разной степенью реализации этой информации (разной экспрессией различных генов), что приводит их к морфологическому и функциональному разнообразию (к различной дифференцировке).

*Авторами клеточной теории являются немецкие учёные ботаник Матиас Шлейден (1804–1881) и зоолог Теодор Шванн (1810–1882). Главная идея клеточной теории – «ткани растений и животных состоят из клеток», или другими словами «жизнь сосредоточена в клетках!» отражена в книге Т. Шванна «Микроскопические исследования, 1839». Именно это положение стало известно, как клеточная теория Шлейдена – Шванна. Справедливости ради следует отметить, что основы клеточной теории закладывали и другие учёные, такие как французский ботаник Анри Дютроше (1776–1847) и чешский естествоиспытатель Ян Эвангелиста Пуркинье (1787–1869). Наконец, немецкий патолог Рудольф Вирхов (1821–1902) сделал завершающее обобщение, выдвинув теорию *целлюлярной патологии* в знаменитой книге «Die Zellularpathologie», хотя сам термин «клеточная патология» выражал у Вирхова только роль клетки в патологии и не более, поскольку тогда мало, что ещё было известно не только о патологии клеток, но и о строении самих клеток.

КЛЕТОЧНЫЕ ПРОТООНКОГЕНЫ(c-onc). Эволюционно консервативные гены эукариотических клеток, сходные по нуклеотидной последовательности с вирусными онкогенами, для которых доказано клеточное происхождение. Названия многих онкогенов обычно соответствуют первым буквам или сокращённым обозначениям опухолей, вызываемых гомологичными онковирусами (например, название протоонкогена c-sis* произведено от Simian sarcoma – *саркома обезьян*; гена erbB – от erythroblastoma; а гена ras – от rhabdomyosarcoma). Продукты онкогенов носят название онкобелки*.

*Названия протоонкогенов пишутся строчными буквами, а онкобелков – с прописной (например, онкоген c-ras и его продукт белок Ras).

КЛЕТОЧНЫЕ ТЕХНОЛОГИИ. Технологии манипулирования с клетками, позволяющие избавлять больных людей от многих неизлечимых с помощью медикаментозных методов болезней. Во многих странах стали рутинными операции по выращиванию лоскутов кожи* и роговицы при тяжёлых ожогах, заживлению ран, трофических язв, пролежней и свищей, клеток для восстановления костей при тяжёлых переломах, клеток для регенерации суставов (суставных поверхностей) при тяжёлых артритах и артрозах. Проводится даже замена некоторых внутренних органов, таких как гортань, трахея, уретра и мочевой пузырь**, в результате чего трансплантология выходит на новые рубежи, поскольку для таких реконструкционных операций используются клетки самого пациента («запчасти» готовятся из клеток пациента, что снимает проблему иммунологического отторжения). Делаются попытки даже выращивания вне организма сложных органов, например, печени. Для лечения инсулинозависимого диабета разрабатываются методики культивирования β-клеток в заменяемых через определённое время патронах (контейнерах), вводимых в кровеносный сосуд пациента. Тем самым снимается проблема иммунологического конфликта (см. также **«Умная клетка»**). Клеточные технологии легли в основу нового направления в медицине, или, точнее, в *биомедицине*, получившего название регенеративная медицина, а сами клеточные технологии породили такое понятие как «тканевая инженерия».

*Впервые это удалось экспериментально сделать российскому клеточному биологу В.В. Терских.

**Впервые искусственный мочевой пузырь вырастил американский специалист по клеточным технологиям Энтони Атала (A. Atala).

КЛЕТОЧНЫЙ ЦИКЛ (КЦ). Понятие, отражающее последовательность событий, происходящих в клетке при её делении. Главный фактор в КЦ – это время. До открытия КЦ процессы, происходящие в клетке, изучали под углом вопросов: «что было?», «что происходило?» и «как происходило?», но не задавались вопросом: «когда происходило?». Толчком послужило открытие, сделанное Прескоттом, Шербаумом, Цейтеном и Свифтом в 1950 г., – ДНК удваивается между делением клетки, а не во время его. Главный инструмент в изучении клеточного цикла – радиоавтография. С её помощью Альма Говард и Стивен Пелк (Стефан Пельц) в 1953 г. подразделили интерфазу на три периода: пресинтетический (постмитотический), синтетический и постсинтетический или премитотический (соответственно фазы G_1, S и G_2). Когда-то мой учитель Ольга Игоревна Епифанова написала: «*Подобно тому, как историки придумали задним числом эпоху Ренессанса* или эпоху Просвещения, населив её яркими персонажами, так Говард и Пелк сумели создать историю отдельно взятой клетки с её периодами, хотя границы между ними также условны, как границы между историческими эпохами*». Благодаря представлениям о КЦ удалось вычленить и изучить определённые события, происходящие в делящейся клетке, и, главное, их последовательность во времени. Возникло также представление о «клеточном велосипеде», имеющем «колесо роста» и «колесо самовоспроизведения» (удвоения**); иногда они крутятся независимо. События КЦ обеспечиваются сложнейшей системой регуляции, направленной на поддержание своевременности начала синтеза ДНК и препятствование митозу, если ДНК содержит ещё не отрепарированные (не исправленные) ошибки. Критическим событием в КЦ является переход клетки в S-период. «Решение» принимается в точке G_1-периода, называемой *точкой рестрикции* (*точкой ограничения*, точкой R, или пунктом Парди)***. Этот важнейший момент КЦ регулируется при участии белков семейства циклинов и зависимых от них киназ (Cdk – циклин-зависимых киназ), а также белков, взаимодействующих с ними (см. **Циклины** и **Циклин-зависимые киназы**). Эти киназы фосфорилируют ряд субстратов, важнейшим из которых для КЦ является белок Rb1 (pRb) – продукт гена (локуса) ретинобластомы. По мере прохождения клеткой G_1-периода pRb неуклонно фосфорилируется G_1-специфическими циклин-зависимыми киназами, теряя при этом способность связываться с транскрипционным фактором, обозначаемым как E2F. Освобождённый из «объятий» pRb фактор E2F приступает к транскрипции генов, кодирующих белки, необходимые клетке для начала синтеза ДНК. Синоним – *митотический цикл*. Следует отметить, что очень много сделали для понимания КЦ L.G. Lajtha, R. Baserga, Pardee A.B. и Prescott D.M.

*Эпоха Возрождения – это менее точный термин, чем эпоха Просвещения.

**Удвоение (репликация) ДНК даёт два набора хромосом, а процесс *биполяризации* – два ядра, с последующим цитокинезом и образованием двух дочерних клеток.

***У дрожжей эта точка называется «START».

КЛОН. От греч. klon – *ветвь*, *отпрыск*, *росток*. 1. В общей биологии – *группа генетически тождественных организмов*, развивающихся из клеток одного родительского организма. Различают клонирование растений, получаемых методом *микровегетативного размножения*, и клонирование животных, для получения которых используют технологию переноса ядер соматических клеток в энуклеированные яйцеклетки (см. **Клонирование**). 2. В клеточной биологии клон – это *группа клеток, происходящих от одной общей клетки*. Другими словами, клон – это идентичные потомки одной родительской бактериальной или соматической эукариотической клетки (см. **Клеточный клон**). 3. Понятие «клон» также используется в молекулярной биологии для обозначения большой популяции идентичных макромолекул.

КЛОНАЛЬНАЯ СЕЛЕКЦИЯ. Каждый зрелый В-лимфоцит образует антитела только одной специфичности, для синтеза которых использует только один набор вариабельных областей (VDJ и VJ) иммуноглобулиновых генов, поскольку чужеродный антиген, попавший в организм, отбирает при участии ФДК (см. **Фолликулярные дендритные клетки** и **Центры размножения**) только те клетки, с которыми он может связаться. В результате эти клетки активируются и начинают интенсивно пролиферировать, образуя *клон* плазматических клеток. Некоторые клональные потомки становятся зрелыми В-лимфоцитами, продуцирующими антитела одинаковой специфичности, а другие долгоживущими *В-клетками памяти* (см. **Клетки памяти**).

КЛОНИРОВАНИЕ. От греч. klon – *ветвь*, *отпрыск*, *росток*. В клеточной биологии* – получение генетически однородного потомства путём переноса в энуклеированную (лишённую ядра) яйцеклетку ядра соматической клетки (технология SCNT). Процесс клонирования млекопитающих сильно осложняется *неполным деметилированием диверсифицированных генов*. Это означает, что часть генов, необходимых для развития зародыша, в подсаженном в яйцеклетку ядре соматической клетки остаются «выключенными». Поэтому клонирование следует рассматривать как первый способ перепрограммирования генетического мате-

риала соматических клеток. Интересно отметить, что клонировать мышей проще, чем крыс, а человека (для получения эмбриональных стволовых клеток) проще, чем обезьяну.

Первые эксперименты по пересадке в ооцит ядер, взятых из клеток эмбрионов лягушки, находящихся на разных стадиях развития, были проведены в 1948 г. Георгием Лопашовым. К сожалению, эти эксперименты оказались малоизвестными, и статья о результатах работы не была принята к публикации в преддверии проведения печально известной августовской сессии ВАСХНИЛ, решениями которой клевреты Трофима Лысенко и Исайи Презента окончательно добили российскую генетику. И только в 1953 г. американские эмбриологи Бриггс (R. Briggs) и Кинг (T. King) на лягушках *Rana pipiens*, а в 1962 г. англичанин Джон Гёрдон** (J. Gurdon) на *Xenopus laevis* повторили и развили опыты Лопашова (см. также **Факторы Яманаки**). Воистину, *Россия – родина невидимых слонов*! Первый крупный успех в клонировании млекопитающих был достигнут в 1997 г. шотландскими учёными из Рос(з)линского института в Эдинбурге, которые получили знаменитую на весь мир овечку по имени Долли***. Работу проводил Ян Вильмут (Ian Wilmut) с коллегами путём переноса ядра, взятого из клетки молочной железы цукотной**** шестилетней овцы, находящейся в последнем триместре беременности. Оригинальность подхода авторов заключалась в том, что все клетки-доноры ядер предварительно культивировали *in vitro* и переводили в состояние покоя. По-видимому, этот подход облегчил задачу перепрограммирования генома соматических клеток («стирания» информации о соматическом происхождении хромосом). Результаты показали, что, по крайней мере, в клетках этого типа не происходит необратимая модификация генетической информации, необходимой для полного развития организма, хотя целый ряд проблем эпигенетического характера разрешить так и не удалось.

*В настоящее время вместо термина «клонирование» (англоязычное cloning) предпочтительнее использовать термин «пересадка ядер» (*nuclear transplantation*, или *somatic cell nuclear transfer*, *SCNT*).

**Джон Гёрдон – зоолог из Оксфордского университета, который проводил опыты с южноафриканскими шпорцевыми лягушками (*Xenopus laevis*), перенося ядра, полученные из клеток эпителия кишечника головастиков в безъядерные яйцеклетки. При этом ему удалось получить четырёх взрослых лягушек (две из которых оказались стерильными). За эту работу в 2012 г. Джон Гёрдон вместе с японским учёным Синья Яманака получил Нобелевскую премию по физиологии и медицине.

**Овечка была названа в честь известной кантри-певицы, работавшей в соседнем с институтом баре, по имени Долли (Куколка), обладавшей пышным бюстом. На самом деле группа Яна Вильмута занималась генетической модификацией яйцеклеток, и Долли была получена почти случайно (с 227-ой попытки!). Позднее были получены овцы, молоко которых содержит VIII-фактор свёртывания человека, необходимый людям, страдающим гемофилией. В том же 1997 г. австралийские учёные клонировали 470 идентичных эмбрионов телят из клеток одного эмбриона. В настоящее время клонировано очень много различных и, прежде всего, домашних животных.

****Беременной.

КЛОНИРОВАНИЕ РЕПРОДУКТИВНОЕ. От лат. re – *снова*, англ. productive – *производительный*, *плодородный* (буквально: способный к размножению). Клонирование, проводимое с целью получения нового организма, генетически полностью идентичного исходному организму. Репродуктивное клонирование исключает элемент случайности, главенствующий при обычном половом способе размножения. Что касается зачатия и рождения людей, то в отношении нас можно с твёрдой уверенностью сказать, *что все мы – продукты случайности*!

КЛОНИРОВАНИЕ ТЕРАПЕВТИЧЕСКОЕ. Неточное, но распространённое название процедуры репрограммирования ядра соматической клетки с целью получения индивидуальных линий эмбриональных стволовых клеток (*ЭСК*, *ESC*), сохраняющих геном исходной клетки. Позволяет получать иммунологически совместимый клеточный материал для проведения заместительной клеточной терапии. Клонирование проводится путём переноса ядра соматической клетки пациента в энуклеированную донорскую яйцеклетку (*CNTP – cell nuclear transfer procedure*), с последующим её развитием до стадии раннего эмбриона, из которого и получают терапевтический клеточный материал. Следует отметить, что в связи с открытием способов получения *iPS*-клеток необходимость в терапевтическом клонировании, возможно, ещё не реализовавшись, отпадёт (см. **Стволовые эмбриональные клетки человека, полученные методом клонирования**).

КОАТОМЕРЫ. От англ. coat – *оболочка*, *плева*, *покрывать* и греч. meros – *часть*. Белковые комплексы*, обозначаемые как COPs** (COP-I и COP-II), образующиеся из особых цитозольных белков и связывающиеся с транспортными пузырьками (везикулами), в результате чего формируется их протеиновая оболочка, называемая «каймой». Другими словами, коатомеры покрывают снаружи транспортные пузырьки. Коатомеры относятся к системе внутриклеточного везикулярного транспорта и секреции (см. также **Клатрин** и **Трискелеон**).

*Например, COP-I, участвующие у дрожжей в обратном (*ретроградном*) транспорте мембранных компонентов из комплекса Гольджи (КГ) к

эндоплазматическому ретикулуму (ЭР), состоят из восьми субъединиц и содержат GTP-связывающий белок, обозначаемый как ARF (ADP-ribosilation factor – *фактор рибозилирования аденозиндифосфата*). Белковый комплекс COP-II у дрожжей, состоящий из 5 субъединиц, напротив, участвует в *антероградном* транспорте и опосредует перенос везикул от ЭР к КГ, т.е. от донорской мембраны ЭР к акцепторной мембране КГ.

**Аббревиатура COPs образована от англ. coated – *покрытые* и греч. proteins – *белки* (буквально: «покрывающие» или «одевающие» протеины).

КОГЕЗИНЫ. От лат. co – *вместе*, haesi – *быть прикреплённым*, *быть связанным* (adhaesio – *прилипание*) и prote(in) – *белок*. 1. Общее название белков, отвечающих за адгезию клеток друг к другу или субстрату. 2. Белки синаптонемного комплекса хромосом, удерживающие две сестринские хроматиды вместе (белки, отвечающие за связь между сестринскими хроматидами). Хромосомные когезины образуют мультибелковые комплексы, в состав которых входят два белка семейства SMC* и три дополнительных субъединицы белков Scc1, Scc3 и Pds5. Показано, что диссоциация хроматид, обеспечивающая наступление *анафазы*, связана с расщеплением белка Scc1 под действием сайт специфической протеазы *сепаразы* (см. **Сепараза** и **Секурины**).

*Structural maintenance of chromosome proteins – *белки, поддерживающие структуру хромосом*. Когезины представляют собой димеры белков SMC. Их сердцевина представлена гетеродимером SMC1-SMC3 (см. **Белки-SMC**).

КОГЕЗИЯ. От лат. cohaesi (cohaesum) < cohaereo – *соприкасаться*, *быть связанным*, где co – *вместе* и adhaesio – *прилипание*, *слипание*. Частный случай адгезии, когда соприкасающиеся клетки одинаковы (см. **Адгезия**).

КОЙЛОЦИТ. От греч. koilos – *пустой* и kytos – *клетка*. Клетка плоского эпителия, характерная для остроконечной кондиломы, вызываемой вирусом папилломы человека. Койлоциты часто содержат два ядра, окружённых зоной перинуклеарного просветления.

КОЛЛЕНЦИТЫ. От греч. kolla – *клей*, *крахмал* и kytos – *клетка*. Один их типов соматических клеток у губок.

КОЛОНИЕОБРАЗУЮЩИЕ ЕДИНИЦЫ (КОЕ). Обычно термин используется для обозначения кроветворных клеток, способных к образованию отдельно лежащих колоний при культивировании *in vitro* или в органах организма-реципиента.

КОЛОНИЕСТИМУЛИРУЮЩИЕ ФАКТОРЫ (CSF). Факторы роста гликопротеидной природы из группы *цитокинов* (см. **Интерлейкины** и **Цитокины**). Участвуют в реакциях клеточного иммунитета и кроветворения. Так, например, CSF-1 стимулирует дифференцировку макрофагов, а CSF действует на предшественники макрофагов и гранулоцитов.

КОЛОНИЯ. От лат. colonia – *поселение*. В клеточной биологии *колония* – растущая на поверхности твёрдой среды (например, агара) группа клеток, происходящих от одной общей клетки-предшественника.

КОЛО(НО)РЕКТАЛЬНЫЙ РАК. От греч. kolon – *ободочная кишка* и лат. rectus – *прямой* (colorectal – относящийся к ободочной и прямой кишке). Рак толстого кишечника. Третий по распространённости и смертности рак у обоих полов человека. Предполагают, что процесс развития опухоли начинается с потери активности гена-супрессора *APC*, приводящей к появлению аберрантных скрытых очагов (криптоочагов) трансформации. В этих очагах идёт селекция клеток со снижением степени метилирования их ДНК, в результате чего возникает ранняя аденома. На следующем этапе происходит активация гена семейства ras – *Ki-ras* и возникновение промежуточной аденомы, в клетках которой происходит потеря активности гена *SMAD4*, приводящая к возникновению поздней аденомы. Наконец, происходит мутация в гене-супрессоре *p53* и возникновение злокачественной карциномы.

КОЛЬЦА БАЛЬБИАНИ*. Так называют активные в естественных условиях структуры политенных хромосом, представленных в виде двух самых крупных пуфов у двукрылых**. Другими словами, сильно пуфированные участки политенных хромосом. Эти базофильные участки, обозначаемые КБ1 и КБ2, содержат транскрибирующиеся гены, кодирующие образование секреторных белков слюнных желёз (см. **Пуфирование** и **Пуфы (пуффы)**).

*Названы в честь итальянского цитолога и гистолога, Е. Бальбиани (Balbiani), обнаружившего в 1881 г. гигантские хромосомы в слюнных железах личинок мотыля (хирономуса, *Chironomus*).

У личинок мотылей *Chironomus dorsalis* пуфы расположены на 4 хромосоме (см. **Хирономиды в разделе **«Зоология»**).

КОММИТИРОВАНИЕ. От лат. committo (commissum) – *поручать*, *предоставлять*, *вверять* (англ. commitment – *готовность к атаке*). 1. Приобретение стволовыми клетками морфологических и функциональных свойств дифференцированных клеток (ограничение возможных направлений их развития). 2. Изменения в покоящихся клетках, стимулированных к пролиферации митогеном, протекающие до наступления так называемого «пункта ограничения» (restriction point, или пункта Парди), пройдя который клетка становится способной приступать к синтезу ДНК. Другими словами, клетка становится необратимо *коммитированной* в митотический цикл. Такие клетки после удаления сыворотки или факторов роста всё равно вступают в S-период.

КОМПАРТМЕНТАЦИЯ. От англ. compartment – *отделение*, *купе*. Пространственное разделение в клетке (ткани) процессов или веществ.

КОМПАРТМЕНТЫ. От англ. compart-ment – *отделение*, *купе*. В буквальном смысле, отделы или отсеки. Реакционные пространства, образованные системой внутриклеточных мембран, обеспечивающих разделение биохимических процессов и внутриклеточный транспорт в эукариотических клетках.

КОМПЛЕКС SAM. Аббревиатура от англ. sorting and assembly machinery of the outer membrane complex – *сортировочно-сборочный комплекс наружной мембраны* митохондрий. Участвует в сборке и интеграции белков в наружной мембране, обладающих сложной топологией (белки, пронизывающие мембрану β-структурами), при этом комплекс SAM использует также так называемые «маленькие Тимы»*.

*Небольшие белки, находящиеся в межмембранном пространстве митохондрии, способствующие транспорту белков из комплекса TOM во внутреннюю мембрану.

КОМПЛЕКС TIC. Аббревиатура от англ. translocon inner chloroplasts – буквально: *перемещающий через внутреннюю мембрану хлоропластов*. Мультибелковый комплекс, осуществляющий транслокацию (перенос) белков через внутреннюю мембрану хлоропластов.

КОМПЛЕКС TIM. Аббревиатура от англ. translocon inner membrane (mitochondrions) – буквально: *перемещающий через внутреннюю мембрану митохондрий*. Транспортная мультиферментная система митохондрий, локализованная на внутренней мембране и отвечающая за перенос белков из межмембранного пространства внутрь митохондрии. В определённых местах между мембранами комплекс TIM находится в физическом контакте с комплексом TOM, что обеспечивает проход белка через две мембраны сразу без выхода в межмембранное пространство (см. **Комплекс TOM**).

КОМПЛЕКС TOC. Аббревиатура от англ. translocon outer chloroplasts – буквально: *перемещающий через наружную мембрану хлоропластов*. Мультибелковый комплекс, осуществляющий транслокацию (перенос) белков через наружную мембрану хлоропластов.

КОМПЛЕКС TOM. Аббревиатура от англ. translocon outer membrane (mitochondrions) – буквально: *перемещающий через наружную мембрану митохондрий*. Транспортно-рецепторная система, расположенная в наружной мембране митохондрий, отвечающая за перенос (импорт) белков, имеющих специальные сигнальные последовательности, из цитозоля в пространство между двумя митохондриальными мембранами. В определённых местах между мембранами комплекс TOM находится в физическом контакте с комплексом TIM (см. **Комплекс TIM**).

КОНГРЕГАЦИЯ (конгрегация хромосом). От лат. congregatio – *соединение*, *накопление*, *нагромождение*. Собрание всех хромосом в плоскости экватора веретена деления, происходящее в результате их прометафазной *конгрессии*. Синоним – *метафазная пластинка*.

КОНГРЕССИЯ. От лат. congressio – *встреча*, *сближение*. Серия сложных движений (хореография) митотических хромосом, когда они независимо друг от друга движутся к полюсам клетки и обратно, несколько раз меняя направление. В результате конгрессии они собираются между полюсами клетки в плоскости экватора веретена (явление конгрегации), формируя метафазную пластинку. Конгрессия характерна для прометафазы митоза, которая для большинства клеток является самой продолжительной фазой.

КОНДЕНСИНЫ. От лат. condensatio – *сгущение*, *уплотнение* и prote(in) – *белок*. Мультибелковые комплексы (*конденсин* I и *конденсин* II), входящие в состав скэффолда и принимающие участие в конденсации хромосом во время митоза или мейоза. Они сверхспирализуют хроматин, внося в ДНК положительные супервитки. В состав комплексов входят белки семейства SMC, обладающие АТФазной активностью (содержат АТФазные домены), а также другие белки, вызывающие конформационные и топологические изменения в ДНК. Конденсины близки по структуре к *когезинам* (см. **Когезины** и **Белки-SMC**).

КОНВЕРГЕНТНЫЙ МИТОЗ. От лат. convergens – *сходящийся*. Характеризуется астральным типом веретена, при котором полюсы занимают небольшую зону со сходящимися к ней микротрубочками. Обычно полюсы формируются центросомами, содержащими центриоли (см. **Дивергентный митоз**).

КОНДИЦИОНИРОВАННАЯ СРЕДА. От лат. conditio – *условие*, *состояние*. Питательная среда, в которой до её применения росли другие клетки. В кондиционированных средах содержатся продукты жизнедеятельности клеток, играющие роль компонентов нормальной сыворотки, или недостающих в нормальной сыворотке компонентов. Известно, что кондиционированные среды способствуют образованию колоний многими типами труднокультивируемых клеток. Подобным образом способствуют росту труднокультивируемых клеток и клетки *фидера* (см. **Фидер (фидерный слой)**).

КОНКАНАВАЛИН А (ConA, КонА). Растительный белок-лектин (четырёхвалентный лиганд) из *канавалии мечевидной*. Способен связываться с олигосахаридами клеточной поверхности (глюкопиранозой и маннопиранозой), несущими на концах глюкозу или маннозу. Конканавалин может также активировать пиноцитоз (см. **Лектины**).

КОННЕКСОНЫ. От англ. connexion (connection) – *соединение*, *связь*. Мембранные

структуры в виде цилиндрических агрегатов с центральным каналом, состоящие из шести субъединиц белка *коннектина* и располагающиеся в зоне щелевых контактов, в которых их может быть от десятков до нескольких тысяч, в зависимости от функциональных особенностей клеток. Представляют собой полуканалы щелевого контакта. Выполняют функцию прямых межклеточных каналов для ионов и низкомолекулярных веществ (вторичных мессенджеров). Каналы коннексонов могут закрываться под воздействием ионов кальция (см. также **Канал щелевого контакта**).

КОННЕКСИНЫ. От англ. connecxion (connection) – *соединение, связь* и prote(in) – *белок*. Белки с мол. массой 30 кДа, образующие *коннексоны*.

КОНОИД. От греч. konos – *конус* и eidos – *сходство*. Субмикроскопическая структура в клетках токсоплазмы, располагающаяся вблизи заострённого конца.

КОНСТАНТНАЯ ОБЛАСТЬ (С-область). От лат. constantis – *стойкий*, *постоянный*. Аминокислотные последовательности в молекулах иммуноглобулинов, не принимающие участие в формировании антигенсвязывающего центра и, следовательно, не мутирующие в процессе образования антител. Константные области тяжёлых цепей отвечают за функции антител (запускают лизис заражённых клеток и их фагоцитоз, активируют комплемент или присоединение к клеточной поверхности). По ним также проводят классификацию антител (см. **Иммуноглобулины** и **Соматическое гипермутирование**).

КОНТАКТНОЕ ТОРМОЖЕНИЕ (ингибирование, подавление)*. Прекращение движения и пролиферативной активности нормальных клеток в культуре при соприкосновении друг с другом, когда достигается критическая плотность клеточной популяции**. Первоначально рассматривалось как механизм морфогенеза, обеспечивающий заполнение клетками свободного пространства. *Контактное подавление клеточного роста* опосредуется через регуляторный белок – ингибитор циклин-зависимых киназ (комплексов Cdk/циклин) – p27. В свою очередь межклеточные контакты индуцируют экспрессию ингибитора p27.

*Феномен остановки и «склеивания» клеток был открыт в 1962 г. М. Аберкромби и сотрудниками (см. **Анаплазия**). Вейс (Weiss J.J.) назвал этот феномен *организацией*, поскольку при росте раковых опухолей организации клеток не происходит.

**На самом деле торможение пролиферативной активности клеток начинается задолго до достижения насыщающей плотности, поэтому лучше использовать другой термин – *плотностно-зависимое подавление роста*.

КОНТРОЛЬНЫЕ ТОЧКИ (check points). Биохимические процессы, включающиеся в ответ на возникновение ошибок, а также при изменении условий существования клетки, и приводящие к её задержке или остановке на определённых этапах митотического цикла. Так у дрожжей события, контролирующие прохождение клеточного цикла, происходят в *точке старта* (G_1-check point – основной для большинства типов клеток точке контроля в цикле), перед митозом (G_2-check point) и во время митоза (M-check point)*. Синоним – *точки проверки*.

*Точка контроля, в которой контролируется наступление *анафазы*.

«КООПУХОЛИ». Опухоли, возникающие при действии *колхицина* на облучённые клетки. При этом нарушается ориентация цитоскелетных микротрубочек, и клетка принимает шаровидную форму (см. **Колхицин** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

КОРЗИНОЧНЫЕ КЛЕТКИ. От англ. basket cells. 1. Нейроны, аксоны которых, ветвясь, образуют сеть вокруг следующего нейрона. 2. Миоэпителиальные отросчатые клетки эктодермального происхождения, расположенные в секреторных отделах экзокринных желез (молочных, слюнных, потовых). 3. В мазках крови остатки разрушенных клеток лимфоидного ряда (тени Гумпрехта).

КОРТИКАЛЬНЫЙ СЛОЙ. От лат. cortex – *кора*, *кожица*. Слой цитоплазмы, тесно контактирующий с плазмалеммой, имеющий ряд особенностей и обеспечивающий механическую устойчивость плазматической мембраны (белковый, гидрофильный, гелифицированный внутренний слой цитоплазмы, находящийся под плазматической мембраной). В нём (в толщине 0,1–0,5 мкм) отсутствуют рибосомы и мембранные пузырьки, но в большом количестве располагаются фибриллярные элементы (микрофиламенты и микротрубочки). Основной компонент кортикального слоя – актиновые микрофибриллы и связанные с ними вспомогательные сократительные белки (обеспечивают движение участков цитоплазмы). Синоним – *кортекс*.

КОСТНЫЙ МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПРОТЕИН. От англ. bone morphogenetic protein (BMP-4). Регенерационный фактор роста BMP-4 – продукт гена Msx1, экспрессирующегося у эмбриона мыши при формировании кончиков пальцев. Этот фактор присутствует также в зародышевой ампутационной ране и стимулирует регенерацию кончиков пальцев у мышей и в некоторых случаях у человека. Мутации в гене Msx1 приводят к неспособности мышей восстанавливать ампутированные кончики пальцев. Считается, что протеин BMP-4 подавляет дифференцировку различных типов клеток в процессе эмбрионального развития. Предполагают также, что белок BMP-4 может вызывать дедифференцировку клеток. У саламандры регенерация конечности находится под контролем сестринского гена Msx2.

КОФИЛИН (ADP/кофилин)*. От лат. co – *вместе*, греч. philia – *склонность* и prote(in) – *белок*. Семейство белков, ускоряющих деполимеризацию

актина в процессе перестройки цитоскелета двумя путями: 1. Увеличением степени закрученности спирали актина, что дестабилизирует связь между субъединицами. 2. Разрезанием (фрагментацией) филаментов. Например, кофилин принимает участие вместе с белком *гельзолином* в расщеплении актиновых микрофиламентов при движении клеток (см. **Гельзолин**).

*ADP – актин деполимеризирующий протеин (связывается со «стареющими» филаментами). Синоним – *актин деполимеризирующий фактор* (ADF).

КРИОБАНК. От греч. «kryos» – *холод*. Совокупность замороженных и хранящихся в специальных криогенных ёмкостях с жидким азотом (–196 °С) клеток различного происхождения (растительных, животных, микроорганизмов), мембранных структур и субклеточных органелл, а также половых клеток (яйцеклеток и сперматозоидов) и целых эмбрионов.

КРИОПРОТЕКТОРЫ. От греч. kryos – *холод* и лат. protector – *защитник*. Вещества, входящие в состав криозащитных сред, способные предотвращать развитие повреждений биологических объектов при их замораживании и последующем оттаивании. К криопротекторам относятся вещества, принадлежащие к разным классам химических соединений: многоатомным спиртам (глицерин*, этиленгликоль, α-пропиленгликоль), амидам (диметилацетамид), оксидам (диметилсульфоксид – ДМСО (DMSO)), искусственным полимерам (поливинилпирролидон, полиэтиленгликоль, оксиэтилированный крахмал). Синоним – *криофилактики*.

*У некоторых насекомых, устойчивых к холоду (например, у канадского наездника *Bracon cephi*, переносящего –20 °С), в тканях скапливаются значительные количества глицерина (25 % от живого веса), образующегося из гликогена.

КРИОФИЛАКТИКИ. От греч. kryos – *холод* и phylaxis – *защита* (протекция). Криозащитные вещества, уменьшающие размеры и число кристалликов льда, и токсические эффекты обезвоживания клеток при их заморозке. Синоним – *криопротекторы*.

КРИСТАЛЛИНЫ. От лат. crystallum < греч. krystallos – *горный хрусталь* и prote(in) – *белок*. Белки, обеспечивающие преломление света хрусталиками. С нарушением их структуры связано развитие *катаракты* (см. **Факинин** и **Филензин**, а также **Катаракта** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**).

КРИСТЫ. От лат. crista – *гребень* (у птиц). Смежные листовидные складки (впячивания), образованные внутренней мембраной митохондрий, которая в результате становится значительно больше по площади, чем наружная мембрана. У многих простейших, а также в клетках, продуцирующих стероидные гормоны у млекопитающих, кристы представлены в виде трубочек (тубул) (см. также **Кардиолипин** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**). С кристами связаны многие митохондриальные комплексы ферментов, участвующих в транспорте электронов, называемые «дыхательной цепью», или «цепью электронного транспорта» (ЦЭТ), и сопряжённого с ней синтеза АТФ*, что увеличивает их эффективность.

*Обеспечивается полисубъединичными мембранными АТФазами, предстающими под электронным микроскопом в виде грибовидных «элементарных частиц».

КРОССИНГОВЕР. От англ. crossing-over – в буквальном смысле «*через пересечение*», *перекрёст*. Взаимный обмен участками гомологичных хромосом (в результате разрыва нитей ДНК), приводящий к рекомбинации (перераспределению) генов, локализованных в этих участках. Один из главных механизмов генетической изменчивости. Происходит в мейозе (профазе мейоза I). В классической экспериментальной генетике *кроссинговер* использовался для картирования генов и построения генетических карт хромосом (см. **Хромосомная карта**). Относительное расстояние между генами выражают в % перекрёста* и находят по формуле: число кроссоверных особей/общее число особей × 100 %. Синонимы: *хиазма*, *перекрёст*.

*Существует простая связь между частотой кроссинговера и расстоянием между генами; чем дальше расположены гены на хромосоме, тем выше вероятность их кроссинговера и наоборот.

КРОССИНГОВЕР НЕРАВНЫЙ. Событие перекрёста, при котором точки рекомбинации находятся не в идентичных локусах двух родительских молекул ДНК.

КСАНТОМА. От греч. xanthos – *жёлтый* и oma – *вздутие* (опухоль). Узелки или бляшки жёлтого цвета, состоящие из гистиоцитов и образующиеся обычно на коже. Содержат значительные количества неметаболизируемых («инертных») липидов, например, при гиперлипемии. К таким липидам, в первую очередь, относится холестерин, обладающий прочным «скелетом», не поддающимся воздействию литических ферментов*. Именно прочностью «скелета» холестерина объясняется его присутствие в больших количествах в фагоцитирующих клетках, например, в макрофагах при *ксантогранулёме*.

*Лишь некоторые ферменты кишечных бактерий способны разрывать стерольный скелет.

КСАНТОМАТОЗ. От греч. xanthos – *жёлтый*, oma – *вздутие* и -osis – *состояние*. Диссеминированная ксантома, или ксантома множественная. Обычно проявляется на локтях и коленях, а также на слизистых оболочках. Синоним – *жировой гранулёматоз*.

КЭППИНГ. От англ. capping – *формирование шапочки*. 1. Образование и латеральное перемещение кластеров рецепторов* в плазматической

мембране в сторону окаймлённой ямки, как первый этап очистки мембраны от рецепторов путём их *интернализации*. Такие кластеры рецепторов на клеточной поверхности образуются в результате воздействия на них димерных форм лигандов или их более крупных агрегатов, способных буквально «сшивать» друг с другом несколько рецепторов одинаковой специфичности. В результате возникают агрегаты рецепторов, которые, укрупняясь, перемещаются к одному из полюсов клетки и образуют структуру, похожую на *шапочку* (кэп). В дальнейшем эта структура интернализуется или сбрасывается во внешнюю среду вместе с частью клеточной мембраны. Описанное явление впервые было установлено при изучении иммуноглобулиновых (антигенсвязывающих) рецепторов на поверхности В-лимфоцитов. Отсюда следует, что кроме процесса спонтанной интернализации рецепторов или интернализации рецепторов под действием моновалентных лигандов существует также процесс интернализации рецепторов в агрегатной форме (см. **Интернализация**). 2. Процесс образования кэп-структуры на 5′-конце цепи молекулы мРНК в эукариотических клетках (модифицирование мРНК со стороны 5′-конца)**. Синоним – *кэпирование.*

*Термин «кэппинг» также используется для обозначения процесса перераспределения антигенов по поверхности клетки.

**Ферменты, участвующие в формировании кэп-структуры, были обнаружены американским биохимиком Шаткиным (Shatkin A.J., 1976).

КЭП-СТРУКТУРА. От англ. cap – *шапочка*. 1. Структура, формирующаяся как модификация 5′-конца цепи молекулы мРНК в эукариотических клетках, защищающая РНК от гидролиза 5′-экзонуклеазами (блокирование 5′-конца РНК). Образуется после завершения транскрипции в результате реакции конденсации (с образованием 5′-5′-пирофосфатной связи) с концевым основанием мРНК модифицированного ГТФ. Если добавленный гуанин метилирован по положению 7 (7′-метил-ГТФ), то в результате возникает *кэп* 0. Если метилирование происходит по положению 7 в гуанине кэпа и в положении 2′-0 следующего нуклеотида, то образуется *кэп* 1. Наконец, если кроме положений, метилированных в кэп 1, метилирование добавляется ещё и по положению 6 в аденине на 5′-конце, то возникает *кэп* 2. Кэп также представляет собой функциональный участок в мРНК, несущий сигналы инициации трансляции по так называемому сканирующему механизму. 2. Кэп – область, находящаяся на конце растущей микротрубочки, состоящая из ГТФ содержащих субъединиц тубулина. Микротрубочка всё время растёт, пока на её конце есть ГТФ-кэп. Потеря кэп-структуры приводит к «катастрофе», а приобретение к «спасению» (см. соответствующие термины). Синонимы: *кэп*, *шапочка*.

ЛАБРОЦИТЫ. От лат. labrum – *таз*, *ванна*, *чан* и греч. kytos – *клетка*. Разновидность клеток рыхлой соединительной ткани, содержащих цитоплазматические гранулы, заполненные физиологически активными веществами, такими как *гистамин*, *серотонин*, *гепарин* и др. и окрашивающиеся метахроматически*. Участвуют в процессах воспаления, свёртывания крови и ответственны за развитие анафилактических реакций. В обычных физиологических условиях не пролиферируют, т.е. относятся к статичным клеточным популяциям**. Синоним – *тучные клетки* (см. **Мастоциты** и **Тучные клетки**). В то же время пролиферация предшественников тучных клеток осуществляется при участии лимфокина IL-4, вырабатываемого активированными Т-хелперами (см. **Интерлейкины**).

*Окрашиваются цветом, отличающимся по тону от цвета красителя.

**По условной классификации канадского гистолога Шарля Леблона (Leblond, 1964).

ЛАК-КЛЕТКИ. Аббревиатура понятия «лимфокин активированные киллеры». Лимфокин-активированные клетки-киллеры (цитолитические лимфоциты – *натуральные киллеры*). Реализуют своё действие с помощью цитотоксических белков. Оно заключается в контакте лимфоцита с клеткой-мишенью (контактный путь), а затем в освобождении (экзоцитозе) в зону контакта с клеткой-мишенью цитотоксичных (цитолитических) белков (секреторный путь). Взаимодействие с ЛАК-клетками интерлейкина-2 (IL-2) стимулирует секрецию клеткой не менее 7 белков (от 17 до 70 кDa), вызывающих смешанный тип цитолиза. Вклад некротических и апоптотических процессов зависит от фенотипа ЛАК-клеток, которые могут быть естественными, или натуральными киллерами (НК-ЛАК-клетки) или цитолитическими Т-лимфоцитами (Т-ЛАК-клетки), а также от типа клеток-мишеней (см. **Лизис иммунный**).

ЛАМЕЛЛЫ. От англ. lamella – *тонкая пластинка* < лат. lamina – *пластинка*. Тонкие псевдоподии, содержащие пучки *микрофиламентов*, с помощью которых адгезивные клетки распластываются по субстрату или подложке. В них содержится фибриллярный белок *α-актинин*, а в местах прикрепления *ламелл* к субстрату белок – *винкулин*, образующий так называемые *фокальные контакты*.

ЛАМЕЛЛОПОДИИ. От англ. lamella – *тонкая пластинка* < лат. lamina и греч. podos – *нога*. Широкие, плоские пластинчатые выросты цитоплазмы у фибробластов, возникающие на движущемся конце клетки, содержащие упорядоченные актиновые филаменты, плюс-концы которых направлены к двигательному краю плазматической мембраны. Движущий край (ламеллоплазма), обеспечивающий движение клетки. У мигрирующих полиморфноядерных лейкоцитов по всей контактной поверхности формируется ламеллоподия, на-

зываемая «цитоплазматической вуалью» (см. **Псевдоподии**, **Филоподии** и **Протрузии**). Синонимы: *бахромчатая мембрана*, *волнистые края*.

ЛАМЕЛЛЯРНЫЙ. От англ. lamella < лат. lamina – *тонкая пластинка* . Пластинчатый. 1. Состоящий из тонких пластинок чешуек. 2. Слоистый. Например, ламеллярное строение имеет миелиновая оболочка, а также *тилакоиды* (система ламеллярных мешочков в хлоропластах), ламеллярные структуры бактериальных клеток.

ЛАМИНА (nuclear lamina, fibrous lamina). От лат. lamina – *пластинка* (мембрана). Компонент ядерного матрикса – периферический сетчатый (фиброзный) белковый слой, подстилающий внутреннюю мембрану ядерной оболочки и состоящий из трёх белков, называемых *ламинами* (ламины А, В и С). В состав ламины также входят комплексы ядерных пор. Эту часть ядерного матрикса называют «поровый комплекс-ламина» (*pore complex lamina, PCL*). Ламина поддерживает морфологическую целостность ядра и участвует в структурной организации хроматина. Решётчатые участки ламины могут разбираться при фосфорилировании ламинов в начале профазы киназами и вновь реполимеризоваться в поздней анафазе при дефосфорилировании цитоплазматическими фосфатазами (см. **Матрикс ядерный**). В результате ядро и его внутренняя и наружная мембраны «растворяются», освобождая митотические хромосомы, а затем в конце поздней телофазы ядерные мембраны восстанавливаются вновь, формируя дочерние ядра.

ЛАМИНИНЫ. От лат. lamina – *пластинка* (мембрана) и prote(in) – *белок*. Высокомолекулярные мультидоменные гликопротеины (около 600 kDa) – обширное семейство белков внеклеточного матрикса (ВКМ), состоящих из трёх полипептидных цепей α, β и γ, обёрнутых вокруг друг друга и скреплённых дисульфидными мостиками, а со стороны NH_2-концов формирующих крестообразную структуру (β- и γ-цепи своими NH_2-концевыми областями образуют короткие боковые отростки). Ламинины наряду с коллагеном IV типа и протеогликанами формируют сложную сетеобразную структуру базальной мембраны (являются главными её компонентами) и опосредуют прикрепление клеток к базальной мембране. Обнаружено более 15 вариантов *ламининов*, обладающих тканевой специфичностью. Могут образовывать связи с интегринами, коллагеном IV типа, энтактином (нидогеном), перлеканом, гепарином и α-дистрогликаном (см. соответствующие статьи).

ЛАМИНЫ. От лат. lamina – *пластинка* (мембрана) и prote(in) – *белок*. Белки – компоненты цитоскелета, а также сетчатой структуры, формирующей ядерную ламину или, по-другому, фиброзный слой (*ядерную пластинку*), подстилающий изнутри ядерную оболочку и обозначаемые как А, В и С. А- и С-белки близки друг другу по пептидному составу, а также *виментиновым* и *цитокератиновым* микрофиламентам цитоскелета, а В-ламин представляет собой липопротеид, остающийся в тесной связи с фрагментами мембран даже во время митоза, тогда как А и С освобождаются при разрушении фиброзного слоя (см. **Ламина**). Ламины служат для закрепления ядерных структур. Мутации в гене ламина *А* приводят к развитию прогерии Хатчинсона-Гилфорда (см. **Прогерия** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**).

ЛАТЕРАЛЬНЫЙ ЭЛЕМЕНТ. От лат. lateralis – *боковой* < latus – *бок*. Структура в составе синаптонемного комплекса. Образуется по мере конденсации сестринских хроматид вдоль *осевого* (аксиального) *элемента* (см. также **Аксиальный элемент**).

ЛАТРУНКУЛИН А. От лат. latrunculus – *разбойник*. Ингибитор, препятствующий делению клеток и их подвижности, путём подавления полимеризации актиновых микрофиламентов (см. также **Цитохалазины**).

ЛЕЙОМИОМА. От греч. leios – *гладкий*, myos – *мышца* и oma – *опухоль*. Доброкачественная опухоль, развивающаяся из гладкомышечных клеток.

ЛЕЙОМИОСАРКОМА. От греч. leios – *гладкий*, mys – *мышца*, sarcos – *мясо* и oma – *опухоль*. Злокачественная опухоль, развивающаяся из гладких мышц.

ЛЕКТИНЫ (lectins). От лат. lectio (lego) – *собирание*, *выбор* (lectus – *ложе, постель*) и prote(in) – *белок*. Общее название белков, селективно связывающихся с углеводами. Различают лектины животного и растительного происхождения. Растительные лектины содержатся в семенах (например, лектины злаков) и выделяются при их прорастании в среду, окружающую ризосферу. Эти лектины подавляют процесс прорастания спор и рост гифов, содержащих хитин фитопатогенных грибов. Они также накапливаются в корнях в условиях стресса, переживаемого растением (засуха, гипертермия, повышенная солёность почвы). Способны специфически связываться с олигосахаридными группами мембранных клеточных белков. Осуществляют *агглютинацию* и *преципитацию* (неантительные феномены склеивания). Так лектин, выделенный из *канавалии мечевидной* – конканавалин А (КонА), связывается с олигосахаридами, имеющими на концах маннозу или глюкозу. Лектин из соевых бобов связывается с N-ацетилгалактозой. Обычно на поверхности лектинов имеется два или более центров связывания с углеводами, что приводит к способности лектинов вызывать агрегацию и осаждение эритроцитов. Поэтому их ещё называют *гемагглютининами*. Наконец, лектины способны индуцировать пролиферацию лимфоцитов. Синонимы: *агглютинины*, *фитогемагглютинины* (ФГА).

В животных клетках лектины вовлечены в процесс контроля при сворачивании нативной формы транслоцированных белков-гликопротеинов* в люменах ЭПР, осуществляемого шаперонами, зависимыми от лектинов. Эти лектины представлены интегральным белком *кальретикулином* и его гомологом *кальнексином*.

Лектинами также называют клейкие вещества, входящие в состав соединительной ткани.

*В процессе переноса белков через мембрану ЭПР к ним могут добавляться сахарные остатки.

ЛЕММОЦИТЫ. От греч. lemma – *кожица* и kytos – *клетка*. Одна из разновидностей клеток невролеммы (шванновская клетка). Шванновские клетки, оставшиеся после дегенерации отрезанного (дистального) участка миелинизированного периферического нервного волокна обеспечивают регенерацию нервного волокна. Процесс дегенерации впервые был описан английским врачом Валлером и назван по его имени *валлеровским перерождением*.

ЛЕПТОНЕМА. От греч. leptos – *тонкий* и nema – *пряжа*, *двойная нить*. Начальная стадия профазы мейозы, когда хромосомы принимают форму длинных двойных нитей (состоят из двух хроматид).

ЛИГАНДЫ. От лат. ligo – *привязываю*. В общем смысле то, что взаимодействует с рецепторами, формируя лиганд-рецепторные комплексы. Другими словами, внешние по отношению к клетке физиологически активные вещества, молекулы которых связываются со специфическими белками-рецепторами* на поверхности клеток или в цитоплазме и ядре. Лиганд представляет собой сигнал, а рецептор – его приёмник. Под воздействием лиганда осуществляется аллостерическая активация ферментативной активности рецепторного белка (его внутриклеточного домена). Различают моновалентные, бивалентные и мультивалентные лиганды, соответственно связывающие один или несколько рецепторов. В последнем случае рецепторы формируют агрегаты. Лигандами могут быть гормоны, пептидные факторы роста, антигены (по отношению к специфическим иммуноглобулинам), токсины и даже канцерогены (см. также **Клатрин** и **Рецепторы**).

*На самом деле один и тот же лиганд может связываться с несколькими различными рецепторами, соответственно, с различной степенью прочности.

ЛИЗИС ИММУННЫЙ. От греч. lisis – *освобождение*, *растворение* (liseo – *растворяю*). Некроз клеток (их растворение) путём повреждения плазматической мембраны антителами и комплементом или при участии НК-клеток и клеток Т-киллеров, активированных макрофагами (см. **ЛАК-клетки**).

ЛИЗОСОМЫ. От греч. lisis – *освобождение*, *растворение* (liseo – *растворяю*) и soma – *тело*. Внутриклеточные одномембранные органеллы*, представляющие собой основной гидролитический компартмент клетки (диаметр лизосом 0,2–2 мкм). Оснащёны АТФ-зависимыми протонными насосами и содержат около 40 видов различных гидролаз, таких как протеиназы, липазы, нуклеазы, гликозидазы, сульфатазы, фосфолипазы и фосфатазы (эстеразы, омыляющие фосфорные эфиры)**. Все эти ферменты катализируют реакции распада, и оптимум их действия находится в кислой среде (pH 4,5–5,0). Последнее обстоятельство можно считать предохранительным механизмом клетки от случайного попадания ферментов лизосом в цитоплазму, где pH 7,0–7,3. Следует отметить, что по составу ферментов (с биохимической точки зрения) лизосомы являются гетерогенными органеллами. Главная функция лизосом – деградация макромолекул и отработавших органелл, например, митохондрий, подвергающихся аутофагии (аутолитические вакуоли). Лизосомы проводят также деградацию фагоцитированных и пиноцитированных (эндоцитированных) клеткой липопротеинов, протеогормонов, любых макромолекулярных и детритных частичек, поглощённых клеткой, сливаясь с эндосомами, содержащими вещества, подлежащие утилизации. Для лизосомных мембран характерны сильно гликозилированные*** монотопные интегральные белки, обозначаемые как lgpA и lgpB, большая часть молекулы которых направлена в полость лизосомы. Де Дюв назвал лизосомы «орудиями самоубийства клетки», поскольку разрушение мембраны лизосом приводит к аутолизу клетки. Различают «первичные», не активные**** (не содержат перевариваемого субстрата) и «вторичные», активные лизосомы (образуются после поглощения субстрата), а также *остаточные тельца* или *телолизосомы*. Биохимическим маркёром лизосом служит *кислая фосфатаза*.

*В 1949–1955 гг. бельгийский биохимик Кристиан Рене Де Дюв (De Duve C.) с помощью усовершенствованных методов фракционирования клеток (дифференциального центрифугирования) выделил новый класс внутриклеточных мембранных частиц, занимающих промежуточное положение между митохондриями и микросомами, и отличающихся высокой активностью кислой фосфатазы (Нобелевская премия 1974 г.) (см. также **Митохондрии**).

**Лизосомы получают свои ферменты из различных источников, главным образом, из гранулярного ЭПР.

***Последнее обстоятельство препятствует разрушению этих белков протеазами.

****«Первичные», или интактные лизосомы обладают латентной цитолитической активностью (в них гидролитические ферменты находятся в латентном, «дремлющем» состоянии). Примерами таких лизосом являются так называемые *нейтрофильные гранулы*, характерные для сегментоядерных нейтрофилов и α-гранулы амёб.

ЛИЗОСОМЫ ПЕРВИЧНЫЕ. От греч. lysis – *разложение*, *растворение* и soma – *тело*. Органоиды клетки, содержащие различные ферменты-гидролазы. Образуются в аппарате Гольджи. После захвата отработанной органеллы или слияния с эндосомой превращаются во *вторичные лизосомы*. Синоним – *запасающие гранулы* (запасающие ферменты-гидролазы).

ЛИЗОСОМЫ ВТОРИЧНЫЕ. От греч. lysis – *разложение*, *растворение* и soma – *тело*. Внутриклеточные пищеварительные вакуоли, полученные путём слияния первичных лизосом с эндосомами (*фагосомами* или *пиносомами*). Синонимы: *гетерофагосомы*, *пищеварительные вакуоли*.

ЛИМФОБЛАСТОМА. От лат. lympha – *лимфа*, греч. blastos – *росток* и oma – *вздутие*, *опухоль*. Форма злокачественной лимфомы, характеризующая преобладанием лимфобластов. Синоним – *лимфосаркома*.

ЛИМФОБЛАСТЫ. От лат. lympha – *лимфа* и греч. blastos – *росток*. В общем смысле, незрелые клетки лимфоидной системы, превращающиеся (дифференцирующиеся) при действии антигенов или митогенов в лимфоциты. Отличаются увеличенным количеством цитоплазмы и активным белковым синтезом. В более конкретном смысле, активированные лимфоциты, способные секретировать новообразованные антитела, биосинтез которых носит регулируемый характер. Их потомками являются *плазматические клетки*, которые характеризуются постоянным и высоким уровнем синтеза иммуноглобулинов (см. **Плазматические клетки**). Синоним – *лимфоцитобласты*.

ЛИМФОИДНЫЕ КЛЕТКИ. От лат. lympha – *лимфа* и eidos – *сходство*. Клетки-лимфоциты, образующиеся в лимфоидных тканях. Маркёры покоящихся лимфоидных клеток CD19 и CD45 Ra (это так называемые B-*cell specific markers*). Маркёры дифференцированных лимфоидных предшественников CD38, CD33, HLA-DR.

ЛИМФОКИНЫ. От лат. lympha – *лимфа* («*чистая вода*») и греч. (kine)ma – *движение*. Факторы роста и дифференцировки лимфоидных (иммунокомпетентных) клеток, освобождающиеся из сенсибилизированных и стимулированных антигенами Т-лимфоцитов и макрофагов. Другими словами, *цитокины*, продуцируемые лимфоидными клетками. В группу лимфокинов входят различные *интерлейкины* (IL). Лимфокины, связываясь с рецепторами мембран макрофагов, дополнительно облегчают фагоцитоз опсонированных частиц (см. **Опсонины** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**).

ЛИМФОЛЕЙКОЗ. От лат. lympha и leukos – *белый*, *бесцветный*. Лейкоз (неконтролируемая злокачественная пролиферация лейкоцитов), при котором имеет место чрезмерное образование лимфоцитов.

ЛИМФОМА БЁРКИТТА* (Бэркитта). От лат. lympha – *лимфа* и oma – *опухоль*. Опухоль лимфатической и ретикулярной ткани (лимфатических узлов) у детей, наиболее распространённая в экваториальной Африке. Чаще всего поражает челюсти, слюнные железы, почки, надпочечники, печень, половые органы и трубчатые кости у детей в возрасте от 2 до 14 лет. При локализации в области лица и шеи опухоль Бёркитта – самая быстрорастущая опухоль из всех известных у человека; за 48 часов она может увеличиться в размере вдвое. Лимфома Бёркитта – первая из злокачественных опухолей человека, для которой была точно установлена вирусная природа**. Опухоль может также возникнуть при транслокации протоонкогена c-myc с 8-й хромосомы на 14-ю хромосому в положение *juxtaposes* (непосредственное соприкосновение) с иммуноглобулиновым геном. Синоним – *африканская детская лимфома*.

*Названа по имени ирландского врача Дениса Парсонса Бёркитта, описавшего эту опухоль в 1958 г., и больше всех сделавшего для понимания происхождения и лечения этого заболевания.

В опухоли содержится вирус Эпштейна – Барр (большое семейство вирусов герпеса), который поражает незрелые, недифференцированные В-лимфоциты, приобретающие способность активно пролиферировать. Именно при лимфоме Бёркитта медикаментозное лечение даёт очень хорошие результаты (см. **Эпштейна – Барр вирус в разделе **«Микробиология и вирусология»**).

ЛИМФОМЫ. От лат. lympha – *лимфа* и oma – *опухоль*. Злокачественные новообразования лимфатической и ретикуло-эндотелиальной ткани. Клинически проявляются в виде ограниченных плотных опухолей лимфоидной ткани, состоящих из клеток, напоминающих лимфоциты, плазматические клетки или гистиоциты, которые не проникают в кровяное русло.

Для борьбы с неходжскинскими лимфомами с 1997 г. применяют препарат *ритуксан*, полученный на основе моноклональных антител (см. также **Герцептин** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

ЛИМФОЦИТЫ. От лат. lympha – *чистая вода* (лимфа) и греч. kytos – *клетка*. Округлые по форме клетки лимфоидного ряда со слабо развитой цитоплазмой, образующиеся в красном костном мозге и лимфоидной ткани (лимфо-миелоидном комплексе). К последнему относятся различные лимфатические органы, такие как: лимфатические узлы, миндалины окологлоточного кольца (в просторечии, «гланды»), пейеровы бляшки, аппендикс, селезёнка и вилочковая железа (тимус). Лимфоциты – главные функциональные элементы иммунной системы, подразделяющиеся на несколько классов: T0, T_H1, T_H2, B, $B5^+$ и НК-клетки. В зависимости от происхождения лимфоциты делятся на В-лимфоциты (В-клетки или

B-cells, от bone – *кость*) и Т-лимфоциты (T-cells, от tymus – *вилочковая железа*). В норме у взрослых составляют от 22 до 28 % от общего числа клеток белой крови. В-лимфоциты – тимуснезависимые короткоживущие клетки, ответственные за специфический гуморальный ответ. Основной признак В-лимфоцитов – наличие В-клеточного иммуноглобулинового рецептора (ВкР или sIg), распознающего антиген. В процессе антигениндуцированной активации В-лимфоциты дифференцируются в *плазматические клетки*, продуцирующие антитела (Ig), обладающие специфичностью распознающего антиген рецептора.

Т-лимфоциты – клетки, созревающие в тимусе и живущие месяцы и даже годы; отвечают за клеточно-опосредованный иммунитет и иммунорегуляцию. На поверхности Т-лимфоцитов расположены Т-клеточные гетеродимерные рецепторы (ТкР или TCR), похожие по своему строению на антитела (или являющиеся антителами) и ассоциированные с однодоменными С3-белками. ТкР распознают чужеродные антигены (белки), разрушенные до пептидов и ассоциированные с молекулами МНС, экспонированными на клеточной поверхности антигенпрезентирующих фолликулярных *дендритных клеток* (ФДК). Существует два типа Т-клеток, различающихся мембранными рецепторными белками – CD4 и CD8. Соответственно, клетки, несущие эти белки, обозначаются с добавлением знака (+), например, $CD4^+$-клетки. $CD8^+$-клетки называются *цитотоксическими* или *киллерными Т-клетками* (клетками-убийцами). Они через механизм Fas-зависимого апоптоза разрушают клетки, инфицированные вирусами, бактериями или простейшими. При этом Т-киллеры предварительно должны быть активированы (*примированы*) антигеном (в отличие от них НК-клетки убивают клетку-мишень без подготовки). Другие Т-лимфоциты «помогают» активации (дифференциации) и функционированию Т- и В-клеток, вырабатывая ряд *лимфокинов* (цитокинов), и называются Т-хелперами ($CD4^+$-клетки) (см. **Цитокины**, **Цитотоксические Т-лимфоциты** и **Хелперы**).

ЛИМФОЦИТЫ «НАИВНЫЕ». Лимфоциты, не прошедшие этап созревания и не способные распознавать антигены.

ЛИМФОЦИТЫ ЭФФЕКТОРНЫЕ. Лимфоциты, готовые без дополнительных процессов созревания реагировать и удалять чужеродные патогенные антигены, в отличие от так называемых «наивных» лимфоцитов.

ЛИОФЕРМЕНТЫ. От греч. liseo – *растворяю* и «ферменты». Ферменты лизиса (гидролазы), содержащиеся в энхилеме лизосом.

ЛИПОБЛАСТЫ. От греч. lipos – *жир* и blastos – *росток*. Эмбриональные клетки-предшественники жировых клеток – *липоцитов*.

ЛИПОЦИТЫ. От греч. lipos – *жир* и kytos – *клетка*. Жировые клетки. Различают белые и бурые* липоциты, а также липоциты печени. Синоним – *адипоциты*.

*Содержат большое число митохондрий.

ЛИЦЕНЗИРУЮЩИЙ ФАКТОР. От лат. licentia – *нестеснённость*, *право* < licet – *позволено*. Буквально: разрешающий фактор. Ядерный фактор, необходимый для репликации. Инактивируется (разрушается) после завершения процесса репликации и для начала следующего раунда репликации требуется новое поступление фактора.

ЛОБОПОДИИ. От лат. lobule – *небольшая лопасть* (долька в виде лопасти) и греч. podos – *нога*. Широкие лопастные псевдоподии, образуемые клетками (см. **Филоподии**).

ЛОДЖИНГ. От англ. lodging – *квартира* (снимаемая комната). Термин относится к описанию процесса *хоминга* стволовых клеток и означает удержание клеток в ткани-мишени посредством связывания со специфическими рецепторами (см. **Хоминг (хоуминг)**).

ЛОКУС-СПЕЦИФИЧЕСКОЕ УСТРОЙСТВО. От лат. locus – *место*. Термин, использующийся для названия участка связывания RT-мутаторсомы, обозначаемого как Ei/MAR (intronic Enhancer/Matrix Attachment Region), с перестроенными иммуноглобулиновыми генами в активированных антигеном В-лимфоцитах. Благодаря этому участку соматические гипермутации затрагивают только вариабельные области иммуноглобулиновых генов (см. **Мутаторсома** и **Соматическое гипермутирование**).

ЛЮТОИДЫ. От лат. luteus – *жёлтый* и греч. eidos – *сходство*. Вакуоли (желтоватого цвета, откуда и получили своё название) латекса каучуконосной гевеи (*Hevea brasiliensis*), обладающие функциями лизосом. Содержат протеазу, ДНКазу, РНКазу, фосфатазу, ß-галактозидазу и α-глюкозидазу.

МАГНОЦЕЛЛЮЛЯРНЫЙ. От лат. magnus – *большой*, *обширный* и cella – *клетка*. Состоящий из крупных клеток, крупноклеточный.

МАКРОБЛАСТ. От греч. makros – *большой* и blastos – *росток*. Кроветворная клетка красного костного мозга, возникающая из *базофильного проэритробласта*. Эритробласт увеличенных размеров – предшественник *нормобласта*.

МАКРОГЛИЯ. От греч. makros – *большой* и glue (glio) – *клейкое вещество*. См. **Астроциты** и **Глия**.

МАКРОНУКЛЕУС. От греч. makros – *большой* и nucleus – *ядро*. Большое полиплоидное ядро у представителей типа (подтипа) инфузорий (свободноживущих ресничных (*Ciliata*) и паразитических, например, для человека балантидий (*Balantidium*), а также сосущих (*Suctoria*) инфузорий), обладающее метаболическими функциями. Макронуклеус представляет собой, буквально «мешок» с отдельными функциональными фрагментами генома (в основном готовыми генами*), несущими на обоих

концах теломеры, и при бесполом размножении делится прямым способом – *амитозом*. Не участвует в половом размножении и при половом процессе разрушается (явление *диминуции*) (см. также **Амитоз**, **Микронуклеус** и **Диминуция**). Синонимы: *вегетативное ядро*, *трофическое ядро*.

*Гены генеративного ядра разделены удаляемыми фрагментами (элиминируемыми вставками IES – *internal eliminated segments*), а участки, предназначенные для макронуклеуса (MDS – *macronucleus destined sequences*), расположены у некоторых видов (инфузорий класса *Spirotrichea*) не в том порядке, в каком они находятся в макронуклеусе. При созревании макронуклеуса IES удаляются, а MDS выстраиваются в нужном порядке (см. **Перемешанные гены**). Удаляются также короткие (<50 п.н.) разделяющие гены последовательности BES (*breakage eliminated sequences*), по флангам которых расположены сайты разрезания хромосом.

МАКРОПИНОСОМЫ. От греч. makros – *большой*, *длинный*, pinein – *пить* и soma – *тело*. Крупные эндоцитозные пузырьки (везикулы), которые образуются в виде складок клеточной поверхности, захватывающих внеклеточную жидкость. Образование складок*, по сути, представляющих собой ненаправленные псевдоподии (ложноножки), является одной из многочисленных форм фагоцитоза.

*С помощью сканирующей электронной микроскопии было установлено, что поверхность стимулированных к пролиферации клеток, а также клеток, находящихся в экспоненциальной фазе роста, покрыта многочисленными микроворсинками, которых нет на поверхности покоящихся клеток. Показано также, что факторы роста увеличивают складчатость клеточной поверхности. Некоторые патогенные микроорганизмы для проникновения в клетку способны стимулировать образование складок на её поверхности.

МАКРОФАГИ*. От греч. makros – *большой*, *длинный* и phagos – *пожирающий*. Клетки неспецифической защитной системы организма, компоненты врождённого клеточного иммунитета, образующиеся из клеток-предшественников – *моноцитов*. Иначе, *мононуклеарные лейкоциты* (зрелые формы моноцитов), а также тканевые фагоциты (формируют *ретикулоэндотелиальную ткань*). Большей частью это подвижные клетки, патрулирующие ткани всего организма в поисках инфекционных агентов, представленные тремя пластичными клеточными субпопуляциями – M1, M2 и Mox**, которые, соответственно, участвуют в процессах воспаления, процессах восстановления повреждённых тканей и в защите организма от оксидантов. Обладают ярко выраженной способностью к фагоцитозу*** и продуцируют ряд биологически активных веществ, таких как *цитотоксины*, *лейкотриены*, *интерфероны*, факторы, стимулирующие рост клеток эндотелия и гладкомышечных клеток, а также *цитокины* (монокины) – регуляторы иммунного ответа и индукторы воспалительных реакций. Часть цитокинов являются «сигналами тревоги», привлекающими другие клетки к месту инфекции. Поглощают (фагоцитируют) не только микробные клетки, но и изношенные, повреждённые клетки макроорганизма-хозяина, а также их фрагменты (способны образовывать больше 120 пиносом в минуту). Образно их называют «дворниками», «уборщиками» и «мусорщиками». Могут нести на своей поверхности изменённые антигены, чем создают запас антигенов для продолжительной стимуляции B- и T-клеток. В системе *адаптивного иммунитета* играют роль *антигенпредставляющих* клеток (см. **Моноциты**). Синоним – *фагоциты*.

*Открыты в 1883 г. И.И. Мечниковым (1845–1916) как главные фигуранты процесса фагоцитоза.

**В зависимости от микроокружения могут изменять свой фенотип и играть различные роли. Mox-макрофаги встречаются в значительных количествах в атеросклеротических бляшках.

***Их, как и нейтрофилы, называют «профессиональными фагоцитами».

МАКРОФАГИ АРМИРОВАННЫЕ. От лат. armare – *снаряжать*, *оснащать*. Макрофаги, несущие на поверхности определённые иммуноглобулины, в результате чего обладающие специфичностью по отношению к определённому антигену.

МАКРОФАГИ ПЕНИСТЫЕ. Макрофаги субпопуляции M1, претерпевшие своеобразный метаморфоз из-за переполненности цитоплазмы жировыми включениями, состоящими из холестерина и жирных кислот (ЛПНП). Присутствуют в больших количествах в атеросклеротических бляшках. Превращение стимулируется воспалительными процессами и связано с выключением так называемых «липидных сенсоров»*, контролирующих нормальный липидный обмен (см. также **Куркумин** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

*Группа ядерных рецепторов, способных взаимодействовать с липидами.

МАКРОЦИТ. От греч. makros – *большой* и kytos – *клетка*. Эритроцит больших, чем интактные эритроциты, размеров (см. **Макроцитоз** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**).

МАЛИГНИЗАЦИЯ. От лат. malignitas – *злоба*, *недоброжелательство*. Процесс перерождения нормальной клетки в злокачественную. При этом с течением времени состояние малигнизации усугубляется, и раковые клетки становятся всё менее дифференцированными, и всё более способными к инвазии (явление «сверхмалигнизации»). В то же время в клинической практике диагноз малигнизации ставится в гораздо большей степени на основании архитектоники опухолевой ткани, чем на основании морфологии и состояния отдельных клеток.

МАЛЫЕ ГТФазы СЕМЕЙСТВА RHO (малые G-белки). Семейство низкомолекулярных клеточных белков (в клетках человека обнаружено не менее 20 таких белков), вызывающих специфические перестройки актинового цитоскелета и адгезионных структур (образование протрузий, фокальных контактов, формирование актиновых пучков и стресс-фибрилл) и тем самым регулирующих клеточную миграцию. Наиболее хорошо изучено влияние на клеточную миграцию белков подгрупп Rho, Cdc42 и Rac, для каждой из которых существуют свои мишени. Активация RhoA/B приводит к образованию сократимых филаментов, содержащих актин и миозин II (фосфорилирует лёгкие цепи обычного миозина)*, а также стресс-фибрилл. Активация Cdc42 индуцирует образование связок актиновых филаментов и формирование филоподий, а белки подгруппы Rac1/2 индуцируют образование ламеллоподий и раффлов. Эти белки *in vitro* гидролизуют с низкой скоростью ГТФ (GTP), которая *in vivo* усиливается белками GEFs (*guanine nucleotide exchange factors* – факторы, усиливающие обмен гуаниновых нуклеотидов), а также белками GAPs (*GTPase activating proteins* – белками, активирующими ГТФазу). Показано, что Rho-белки могут соединяться с белками GDIs (*guanine nucleotide dissociation inhibitors*), которые подавляют взаимодействие их с плазматической мембраной, но не препятствуют взаимодействию с белками-мишенями.

*Так называемый *обычный миозин* входит в состав скелетных мышц, миокарда и гладких мышц. Немышечные изоформы обеспечивают передвижение клеток, цитокинез, поддержание формы и полярности клеток не только у *метазоа*, но и у грибов и простейших.

МАРГИНОТОМИЯ. От лат. margo – *край* и греч. tome – *разрезаю*. Термин, означает уменьшение длины концов хромосом в процессе деления клеток (в процессе репликации ДНК) Другими словами, «недорепликация» концов хромосом при репликации. В процессе маргинотомии клетка «приносит в жертву» буферные зоны на концах хромосом – *теломеры* (ранее их называли *телогены*). Механизм маргинотомии заложен в способе репликации ДНК с помощью ДНК-полимеразы, нуждающейся в свободном 3′-ОН конце для элонгации полинуклеотидной цепи (см. также **Теломеры**).

МАРКЁР. От англ. marker – *указатель*, *ориентировочный знак* < mark – *метка*, *знак*, *след.* Фактор, отличительная особенность, свойство, по которым может быть распознана или идентифицирована клетка. Представляют собой поверхностные или внутриклеточные молекулы, характерные для клеток определённой линии. В процессе дифференцировки клеток или при патологии маркёры могут меняться (появляются новые маркёры) (см. также **Опухолевые маркёры**).

МАРКЁРЫ АДРЕСНЫЕ. От англ. marker – *указатель*, *ориентировочный знак*. Биохимические сигналы, обеспечивающие *сортировку* в транссети аппарата Гольджи и последующее *адресное направление* мембранных компонентов и секретируемых веществ к соответствующим участкам плазматической мембраны полярной клетки, а также к различным компартментам внутри клетки. Так, к апикальной поверхности клетки направляются пузырьки (везикулы), содержащие белки, связанные с липидным бислоем с помощью GPI-связи (GPI-якоря)*.

**Глицеролфосфоинозидный якорь*. При этом гидрофобная липидная зона якоря утоплена в плазматическую мембрану.

МАСТИГОНЕМЫ. От греч. mastix – *кнут* и nema – *нить*. Волоски, которыми покрыт больший из жгутиков у разножгутиковых зелёных водорослей, сперматозоидов бурых водорослей, динофлагеллят, криптомонад и водных грибов. Образуют так называемые «ветвистые жгутики».

МАСТОЦИТОМА. От греч. mastos – *грудь*, kytos – *клетка* и oma – *опухоль*. Скопление тучных клеток, похожее на опухоль.

МАСТОЦИТОЗ. От греч. mastos – *грудь*, kytos – *клетка* и -osis – *состояние*. Избыточные скопления тучных клеток в виде пигментных пятен кожи, а также внутренних органов. Синоним – *крапивница пигментная*.

МАСТОЦИТЫ (устар.). От греч. mastos – *грудь* и kytos – *клетка*. Клетки мезенхимного происхождения, содержащие во внутриклеточных гранулах (везикулах) большое количество гепарина и биоактивных аминов – гистамина и серотонина. Относятся к группе иммунокомпетентных клеток, обеспечивающих первичную реакцию иммунной системы на инфекцию, привлекая к месту её проникновения в организм другие иммунные клетки. Гистамин, высвобождаясь из везикул, не только является медиатором воспаления, но и помогает продвижению мастоцитов через пучки коллагеновых волокон, между которыми мастоциты мигрируют в тканях. Синонимы: *тучные клетки*, *гепариноциты*, *клетки Эрлиха* и *лаброциты* (см. **Лаброциты** и **Тучные клетки**).

МАТРИКС. От лат. matrix – *матка*, в широком смысле *основа*. Компонент клетки, заполняющий пространство между органеллами (матрикс цитоплазмы, внутренняя жидкая среда клетки). Синоним – *цитоплазма*. Термин также используется для обозначения митохондриального жидкого содержимого (митохондриальный матрикс) (см. также следующие статьи).

МАТРИКС ВНЕКЛЕТОЧНЫЙ. Гидратированный полисахаридный гель (кислые полисахариды семейства гепарина – гепарансульфаты), включающий различные фибриллярные белки (коллагены) и гликопротеиды (протеогликаны), и участвующий в процессах клеточного узнавания,

межклеточных взаимодействий и переносящий сигналы, стимулирующие или подавляющие пролиферацию и дифференцировку клеток. Внеклеточный матрикс участвует в создании локальных условий обитания клеток, их микроокружение. Следует подчеркнуть важность внеклеточного матрикса в формировании ниш обитания стволовых клеток и его влияние на персистирование и направленность их дифференцировки (см. **Мукоциты**). Синонимы: *межклеточный матрикс*, *эктоплазма*.

МАТРИКС ЯДЕРНЫЙ*. Внутриядерная белковая система, белковый ядерный остов (каркас, ядерный «скелет»), являющийся основой для всех ядерных компонентов хроматина, ядрышка и ядерной оболочки. Не является чёткой морфологической структурой ядра и выявляется только при полной экстракции из ядер хроматина, РНК и липопротеидов ядерной оболочки** (поэтому ядерный матрикс рассматривается как остаточная нерастворимая структура ядра) (см. **Нуклеонемы**). Ядерный матрикс состоит из трёх компонентов: фиброзного сетчатого белкового слоя, подстилающего ядерную оболочку изнутри и называемого *ламина*, внутренней (интерхроматиновой) сети и остаточного ядрышка (см. **Ламина** и **Ламины**). С ядерным матриксом связаны ферменты репликации (см. **Реплисомы**). Считается также, что на ядерном матриксе закреплены транскрипционные комплексы, содержащие РНК-полимеразу II, относительно которых перемещается транскрибируемая матричная ДНК. Здесь же обнаружены и малые ядерные рибонуклеопротеиды (мяРНП), формирующие *сплайсосомы****, участвующие в преобразовании гяРНК в иРНК (их процессинге и сплайсинге). На ядерном матриксе располагаются рецепторы стероидных гормонов. Синонимы: *скэффолд*, *нехроматиновая часть ядра* (см. **Скэффолд**).

*Термин был предложен в 1974 г. R. Berezney и D. Coffey (США), хотя сам ядерный матрикс, как нерастворимый остаток ядра, был открыт ещё в 1948 г. советскими учёными И.Б. Збарским и С.С. Деболвым, а в 1960 г. электронные снимки матрикса впервые получили Г.Г. Георгиев и Ю.С. Ченцов.

**Растворение проводится с помощью неионных детергентов, например, таких как *Тритон X-100*.

***Сплайсосомы собраны в кластеры, связанные с матриксом.

«МАТЕРИНСКАЯ ЗВЕЗДА». Термин, обозначающий упорядоченную фигуру в расположении хромосом в метафазе митоза, к которым прикреплены нити митотического аппарата. Синоним – «*фигура экваториальной пластинки*».

МЕГАКАРИОЦИТЫ. От греч. megas – *большой*, karyon (χαρυον) – *ядро ореха* и kytos – *клетка*. Клетки кроветворных органов, предшественники кровяных пластинок (тромбоцитов). На ранних стадиях формирования мегакариоцитов их ядра претерпевают процесс полиплоидизации, приводящий к образованию гигантских многолопастных ядер, оснащённых многими ядрышками.

МЕГАЛОБЛАСТЫ. От греч. megas (megalos)– *большой* и blast – *росток*. 1. Первичные зародышевые красные кровяные клетки – предшественники мегалоцитов. 2. Патологически увеличенные в размерах предшественники эритроцитов (см. **Мегалобластическая анемия** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**).

МЕГАЛОЦИТЫ. От греч. megalos – *большой* и kytos – *клетка*. Первичные эритроциты зародышей позвоночных, образующиеся в результате дифференцировки мегалобластов. Обеспечивают дыхание тканей зародышей. В конце эмбрионального развития замещаются вторичными (истинными) эритроцитами, образующимися в костном мозге.

МЕДУЛЛОБЛАСТОМЫ. От лат. medulla – *мягкая сердцевина*, *ядро ореха*, греч. blastos – *росток* и oma – *вздутие*, *опухоль*. Опухоли, возникающие у плодов млекопитающих из быстро растущего наружного зернистого слоя клеток мозжечка. Последние представляют собой каким-то образом выжившие эмбриональные клетки («*почти зрелые нервные клетки*»), которые должны были погибнуть в процессе нормального эмбрионального развития (морфогенеза). Такие клетки иногда могут «превращаться» в дифференцированную ткань и прекращать злокачественный рост (см. также **Дифференцировка летальная**).

МЕЙОЗ*. От греч. meiosis (meion) – *уменьшение*. Редукционное деление клетки, приводящее к уменьшению вдвое числа хромосом (с диплоидного набора до гаплоидного, $2n \rightarrow 1n$). Поскольку жизнь организма, возникшего в результате полового процесса, начинается со слияния двух половых клеток – яйцеклетки и сперматозоида, то возникает вопрос, как поддерживается диплоидный набор хромосом и почему он не увеличивается. Если бы это происходило в каждом новом поколении, то очень быстро число хромосом в соматических клетках достигло бы нереального числа. Ещё в 1887 г. немецкий биолог Август Вейсман выдвинул гипотезу, объясняющую сохранность стабильного диплоидного набора хромосом в соматических клетках. Согласно его представлениям, при образовании половых клеток (гамет) количество хромосом сокращается наполовину, что и получило в дальнейшем полное подтверждение. Процесс образования половых клеток занимает два клеточных цикла, называемых *мейотическим делением* I и *мейотическим делением* II (в последнем делении отсутствует предварительный синтез ДНК). Ещё один важный отличительный момент мейоза – это наличие в первом мейотическом делении генетического процесса, характеризующегося обменом участками между гомологичными (парными) хромосомами, и получившего название *кроссинговера* (см. **Кроссинговер**).

Первое мейотическое деление. Во время профазы мейоза I в световой микроскоп уже видны двойные хромосомы (каждая хромосома состоит из двух хроматид, связанных вместе одной центросомой). Вся профаза мейоза I довольно сложная и состоит из нескольких стадий: 1. *Лептотена* – стадия тонких нитей (начало формирования хромосом), на этой стадии *теломерные* участки хромосом у некоторых животных формируют *хромоцентр*, из которого как бы разворачивается «букет» нитей и начинает выявляться отличительный процесс мейоза – *конъюгация* гомологичных хромосом, их сближение, которое охватывает сначала *теломерные* участки, связанные с ядерной оболочкой, а также *центромерные* участки. В этих местах образуется тяж белковой природы – *синаптонемный* (синаптонемальный) *комплекс*, который позже, в зиготене, свяжет гомологичные хроматиды по всей длине. 2. *Зиготена* – стадия конъюгирующих нитей (*синапсис*), к этому времени уже двойных в результате прошедшего в S-фазе синтеза ДНК. На стадии зиготены начинают формироваться новые хромосомные ансамбли, получившие название *бивалентов* (парные соединения удвоенных гомологичных хромосом, т.е. образования, состоящие из 4-х хроматид). Число бивалентов равно гаплоидному набору хромосом. Этот порядок объединения сохраняется и на следующей стадии – *пахитены*. Зиготенная стадия отличается ещё одним уникальным событием – синтезом специфической ДНК, получившей название *zДНК* (занимает 0,3 % от общей длины ДНК), которая и обеспечивает в определённых участках начало конъюгации хромосом, скорее всего, ещё в G_2-периоде. Эти «узнающие друг друга» связи затем замещаются синаптонемными комплексами. 3. *Пахитена* – стадия толстых нитей (стадия спирализации вокруг друг друга парных гомологов), когда происходит окончательное сближение бивалентов. На этой стадии происходит второе специфическое для мейоза явление – *кроссинговер* – взаимный обмен идентичными участками хромосом. Кроме того, на этих первых трёх стадиях на хромосомах хорошо видны *хромомеры* и начинается избирательная активация транскрипционных процессов (активируются некоторые хромомеры, в результате чего хромосомы приобретают вид «ламповых щёток», или «ёршиков»). На этой стадии осуществляется также *амплификация* рибосомных генов, что приводит к появлению дополнительных ядрышек. Все эти изменения хорошо видны на следующей стадии, получившей название *диплотены*. 4. *Диплотена* – стадия двойных нитей, когда хромосомы в результате рекомбинации уже превратились в отличные от исходных гомологов. На этой стадии хорошо видны *хиазмы*, или перекрёсты – участки, ещё связывающие расходящиеся хромосомы, и становящиеся видимыми в результате отталкивания гомологов друг от друга (отталкивание обычно начинается в зоне центромер). В зоне хиазм видно, что в перекрёст вовлекаются только две хроматиды из четырёх – по одной из каждого гомолога. На этой стадии продолжается транскрипционная активность хромосом, что совпадает с ростом формирующихся половых клеток (особенно ооцитов). В это время клетка синтезирует и запасает белки, необходимые для ранних этапов развития зародыша. 5. *Диакинез* – стадия потери ядрышек, укорочения бивалентов и расхождения нитей. Все эти стадии по сравнению с профазой митоза намного продолжительнее по времени протекания. Так, у человека при *спермиогенезе* стадии лептотены и зиготены занимают 6,5 суток, а пахитена даже 15 суток (диплотена и диакинез – 0,8 суток). При созревании женских половых клеток у животных яйцеклетки могут останавливаться в развитии на несколько месяцев (или даже лет) в стадии диплотены. Следующая стадия – *метафаза мейоза* I, когда бивалентны выстраиваются (как и полагается для метафазы) в экваториальной плоскости веретена. А затем в *анафазе мейоза* I, в отличие от митоза, расходятся не сестринские хроматиды, а гомологичные хромосомы, состоящие из двух сестринских хроматид. Эта фаза интересна тем, что расхождение по дочерним клеткам хромосом из пар происходит совершенно случайно, что в купе с кроссинговером повышает генетическое разнообразие клеток по хромосомам, но не по аллельным генам, которое уменьшается в два раза (т.е. в каждом хромосомном наборе нет аллельных генов). Смысл этого явления остаётся загадкой до сих пор!

Второе мейотическое деление. Вслед за телофазой мейоза I следует короткая интерфаза без синтеза ДНК и клетки приступают к следующему делению, которое по морфологии и последовательности событий не отличается от митоза. Парные сестринские хроматиды, связанные в центромерных участках, проходят профазу, метафазу, а в анафазе они разъединяются и расходятся в дочерние клетки. Таким образом, появляются клетки с гаплоидным содержанием ДНК. Поэтому именно второе деление мейоза в цитологическом, а не генетическом смысле, является *редукционным*. В результате случайного распределения хромосом итогом сложного процесса мейоза является образование из одной диплоидной клетки четырёх гаплоидных клеток, различающихся генетически.

Завершающий этап мейоза для мужских и женских *гоноцитов* протекает различным способом. При мейозе *сперматогониев* возникают четыре одинаковых по размеру *сперматоцита*, затем дифференцирующихся в *сперматозоиды*. При мейозе *оогоний* уже в мейозе I (первое деление созревания) от большого ооцита отделяется мелкая клетка – *направительное тельце*. Этот же процесс повторяется при втором делении мейоза. В результате возникает крупная яйцеклетка и три мелких направительных тельца, которые дегенерируют.

*Как и в случае с митозом, приоритет в открытии мейоза установить трудно. Уменьшение числа хромосом при образовании гамет у аскариды *Parascaris univalens* описал в 1883 г. бельгиец Бенеден (E. van Beneden). Считается, что открытие мейоза принадлежит немецкому эмбриологу и зоологу Оскару Гертвигу (Hertwig, 1849–1922), а также русскому ботанику Владимиру Ивановичу Беляеву (1855–1911). Сам же термин «мейоз» предложили в 1905 г. английские исследователи Фармер (J. Farmer) и Мур (J. Moor).

МЕЗЕНХИМАЛЬНЫЕ СТВОЛОВЫЕ КЛЕТКИ. Стволовые клетки, содержащиеся в мезенхимальных тканях (главным образом в костном мозге) (см. **Мезенхима** в разделе **«Эмбриология и гистология»**).

МЕЛАНОБЛАСТЫ. От греч. melanos – *чёрный* и blast – *росток* (англ. a sprout, a bud). Эмбриональные клетки, происходящие из нервного гребня, мигрирующие в раннем эмбриогенезе в различные части тела и превращающиеся в зрелые неподвижные *меланоциты*, синтезирующие меланин. На ранней стадии дифференцировки, включая период миграции, меланобласты не образуют ни тирозиназы, ни меланина. Достигнув места окончательной локализации, меланобласты перестают делиться*. Образование меланобластами *меланосом* – признак заключительного этапа дифференцировки меланоцитов. С возрастом запас меланобластов (как и их пролиферативная активность) уменьшается, что приводит к *поседению волос*. Возможно также и нарушение дифференцировки меланобластов в меланоциты (см. **Меланосомы** и **Меланоциты**).

*Отклонение от нормального пути миграции меланобластов приводит к атипичному их распределению и возникновению родинок (невусов).

МЕЛАНОМА. От греч. melas – *чёрный* и oma – *опухоль*. Опухоль кожи, развивающаяся из пигментных клеток меланобластов (меланоцитов). Является одной из самых злокачественных форм рака. Наиболее высокие показатели заболеваемости и смертности отмечаются среди «белого» населения жарких стран. В последние годы отмечается рост частоты меланомы практически во всех странах, возможно, из-за широкого использования соляриев. Единственное животное, у которого в естественных условиях развивается меланома – это опоссум. При этом опоссумы имеют более совершенную иммунную систему, оснащённую уникальным рецептором Т-лимфоцитов, которого нет у плацентарных животных, включая человека.

У гибридов двух пресноводных видов центральноамериканских рыб *меченосцев* (*Xiphophorus maculatus* × *Xiphophorus montuzumae*) почти всегда образуются меланомы, возникающие из *макромеланоцитов* – клеток, достигших определённой стадии дифференцировки. При этом *микромеланоциты* и другие пигментные клетки остаются интактными. Эти экспериментальные данные говорят в пользу представлений о том, что *меланомы* могут быть вызваны определённым сочетанием генов или изменением программы нормальной активности генов, а не отдельными «опухолевыми генами».

МЕЛАНОСОМЫ. От греч. melanos – *чёрный* и soma – *тело*. Внутриклеточные образования (органеллы) в меланоцитах, организованные в виде пузырьков, ограниченных мембранами и содержащих фибриллярный белок, который формирует сетчатый матрикс в виде пластов, содержащих пигмент *меланин*. Обычно меланосомы образуют защитный зонтик над ядром меланоцита, который препятствует повреждению ДНК УФ-светом. В волосяных фолликулах меланоциты с короткими дендритами передают меланосомы кератиноцитам, образующим волос.

МЕЛАНОФОРЫ. От греч. melanos – *чёрный* и phoresis – *переношу*. Клетки животных (рыб, амфибий, пресмыкающихся) содержащие гранулы пигмента меланина.

МЕЛАНОЦИТЫ. От греч. melanos – *чёрный* и kytos – *клетка*. Пигментные клетки нижнего слоя эпидермиса, которые в норме не делятся, и их популяция может пополняться только из пула меланобластов за счёт дифференцировки последних. На самом деле у позвоночных образуются меланоциты двух типов: 1. Эпителиальные меланоциты, образующие пигментный слой сетчатки глаза. 2. Меланоциты, возникающие из нервного гребня в виде *дендритных меланобластов*, мигрирующих в кожу, волосяные фолликулы и сосудистую оболочку глаза. Меланоциты кожи*, под воздействием УФВ-излучения синтезируют защитный пигмент *меланин*, от которого зависит цвет кожи (загар**) и который является своеобразным фильтром, поглощающим УФ-лучи и нейтрализующим свободные радикалы, образующиеся под воздействием УФ-света. Меланин также защищает организм от разрушения УФА-светом (длинноволновой части спектра УФ, наиболее глубоко проникающей в дерму) *фолатов* (см. также **Меланин** и **Фолиевая кислота** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**) и снижает интенсивность образования витамина D, избыток которого токсичен для организма.

*У взрослого человека любой расы на 1 мм^2 кожи присутствуют от 1 000 до 2 000 меланоцитов. Более тёмный цвет кожи обусловлен повышенным синтезом меланина и образованием большего количества меланосом, которые интенсивно транспортируются в окружающие меланоциты клетки кожи.

**Загар у человека под влиянием солнечного света связан с увеличением числа пигментированных меланоцитов, а также числа меланосом на клетку.

Меланоциты животных обладают способностью синтезировать меланины разных цветов (жёл-

того, коричневого, чёрного). Цвет зависит от ряда аллелей, расположенных в локусе B (black – *чёрный*). У мышей также известны девять аллельных форм гена, локализованного в локусе A (agouti – *агути*), определяющем синтез меланинов разных цветов.

МЕМБРАНЫ БИОЛОГИЧЕСКИЕ*. От лат. membrana – *кожица*, *плёнка*, *перепонка*. Тонкие пограничные полупроницаемые структуры, построенные на основе двойного фосфолипидного слоя. Клетка представляет собой сложнейшую систему мембран, включая наружную *плазмалемму* (плазматическую мембрану) и систему внутренних мембран эндоплазматического ретикулума, аппарата Гольджи, а также двойных мембран, образующих так называемые *пласты*. Мембраны ограничивают замкнутые пространства (отсеки) различной формы и объёма, от целых клеток до микровезикул, и имеют толщину от 6 до 12 нм (см. **Компартменты**). Все клеточные мембраны, исключая мембраны митохондрий и пластид, в процессе онтогенеза и жизнедеятельности клетки участвуют в регенерации и образовании друг друга (явление *течения мембран*). Структурную основу мембран составляют *амфифильные* (амфипатические) молекулы липидов, среди которых преобладают фосфолипиды (например, лецитин), образующие подвижный бимолекулярный слой, в который за счёт гидрофобных взаимодействий интегрированы различные мембранные белки (периферические или интегральные)** (см. **Амфифильность**).

*Наличие мембран вокруг живых клеток было установлено немецким ботаником Карлом Негели (K.W. Nägeli, 1817–1991), который в 1855 г. обнаружил, что неповреждённые клетки могут изменять свой объём при изменении осмотического давления окружающей их среды.

**Мембраны – это двумерные жидкокристаллические растворы глобулярных белков в липидах. В состав мембран входят липиды, белки, углеводы и вода. Относительные количества липидов и белков сильно варьируют: например, в миелиновых оболочках мякотных волокон содержится до 80 % липидов, а во внутренней мембране митохондрий печени крыс – 24 %.

Интересно отметить, что некоторые РНК-содержащие вирусы животных также имеют мембранные оболочки, происходящие из плазматической мембраны клетки-хозяина и возникающие в процессе отпочковывания вируса.

МЕРОМИОЗИНЫ. От греч. meros – *часть* и «миозин». Фрагменты миозина, получаемые при обработке протеазами (трипсином и папаином). Различают лёгкий меромиозин (ЛММ) и тяжёлый меромиозин (ТММ). При обработке ТММ папаином образуются два фрагмента S1 и S2. Фрагмент S1 (мол. масса 115 kDa) проявляет АТФазную активность и в отсутствие АТФ связывает актин. В присутствии актина АТФазная активность S1 возрастает в 100–200 раз (спонтанная активация миозиновой АТФазы F-актином) (см. **Актин** и **Миозины**).

МЕТАМИЕЛОЦИТ. От греч. meta – *вне* и «миелоцит». Следующая после миелоцита стадия развития гранулоцитов, на которой эти предшественники палочкоядерных гранулоцитов выходят из костного мозга.

МЕТАПЛАЗИЯ. От греч. metaplasis – *преобразование*. Превращение одной ткани в другую с сохранением принадлежности к определённому гистогенетическому ряду, например, превращение волокнистой соединительной ткани в хрящевую или жировую ткань. Другими словами, *метаплазия* – расстройство дифференцировки. Например, *метаплазия* может быть связана с кератинизацией таких клеток, для которых она в норме не встречается (см. **Кератинизация**).

МЕТАСТАЗИН. От греч. metastasis – *перестановка* и prote(in) – *белок*. Один из ключевых белков – продукт гена mts-1, участвующих в возникновении метастазов. Опухолевые клетки, не экспрессирующие ген mts-1, растут сцеплено с внеклеточным матриксом и друг с другом при участии белков-кадхеринов (в частности E-кадхерина). Метастазин-1 (Mts-1) относится к белкам, связывающим кальций (активируется кальцием) и подавляющим E-кадхерин, тем самым он отвечает за разрушение контактов между клетками. Показано, что Mts-1 связывается также с тяжёлыми цепями миозина, регулируя его активность, и может индуцировать гибель клеток, если в них экспрессируется нормальный ген-супрессор p53. Наконец, активированный кальцием *метастазин* связывается с моторным белком, получившим название «немышечный миозин» и обеспечивающим мобильность раковых клеток внутри организма (белок-локомотив). Учёные образно назвали метастазин «*педалью акселератора для ракового мотора*».

МЕТАСТАЗИРОВАНИЕ. От греч. metastasis – *перестановка*. В общем смысле, процесс переноса с током крови или лимфы живых опухолевых клеток или микробов, способных к размножению в той ткани, в которую они заносятся (что приводит к их *распространению* в организме). Патологические изменения, развивающиеся на новом месте, носит название *метастатического* процесса. Различают *лимфогенные* и *гематогенные* раковые метастазы (обусловленные условиями циркуляции тканевой жидкости, лимфы и крови). В отличие от *инвазии* (см. **Инвазия**), *метастазирование* – это способность опухолевых клеток к миграции на большие расстояния в организме, зависящая от их *адгезивных свойств* (потери адгезивности), а также способность давать *эктопический* автономный рост опухоли (см. **Эктопический рост**). Процессы роста и метастазирования опухолей нуждаются в специальных протеолитических ферментах. Одним из таких ферментов является *урокиназа*. Обнаружено, что *ингибиторы урокиназы** уменьшают

размеры опухолей или даже приводят к ремиссии опухолевого процесса у мышей.

Получены убедительные данные, говорящие о том, что метастазирование может быть связано с процессом естественного слияния опухолевых клеток с фагоцитирующими их белыми клетками, в результате чего возникающие гибриды, склонные к образованию метастазов. Эти гибриды приобретают все свойства, характерные для подвижных фагоцитирующих клеток, и одновременно они сохраняют свойства раковых клеток**.

*Наилучшим эффектом обладают полифенолы, а один из них – *эпигалокатехин-3-галлат* (EGCG), компонент зелёного чая, – наиболее точно связывается с активным центром урокиназы и блокирует её активность. EGCG слабый ингибитор, но по сравнению с другими ингибиторами не токсичен, и может употребляться в высоких дозах. Так, максимально допустимая доза одного из ингибиторов урокиназы *амилорида* – 20 мг в сутки, тогда как одна чашка зелёного чая содержит 150 мг EGCG, а некоторые поклонники зеленого чая выпивают больше десяти чашек в день.

**Гипотеза слияния клеток в процессе метастазирования была выдвинута ещё в 1900-х гг.

МЕТАСТАЗЫ. От греч. metastasis – *перестановка*. Очаги эктопического роста опухоли (см. **Эктопический рост**), связанные с миграцией опухолевых клеток* и их способностью фиксироваться в самых разнообразных тканях, образуя вторичные опухоли, характеризующиеся автономным ростом. Эти вторичные очаги местной инвазии и называются *метастазами*. Например, у пациенток с раком молочной железы часто возникают метастазы в костный мозг. Существует несколько гипотез, объясняющих происхождение метастазов. Одна из гипотез основана на идее, согласно которой в опухолевых клетках происходят мутации, приводящие к появлению у них способности к миграции. Другая основана на предположении, что со временем раковые клетки накапливают хромосомные аберрации, нарушающие устоявшиеся межклеточные связи. Обе гипотезы не имеют принципиальных расхождений. Наконец, третья гипотеза предполагает, что способность к метастазированию приобретается опухолевыми клетками после их слияния (fusion) с атакующими макрофагами (по типу образования *гибридом*)**. Именно у макрофагов заложенная в них генетически способность к миграции, позволяет им перемещаться в пределах всего организма. Обнаружено также, что распространение метастазов напрямую зависит от белка *LOX*, посылающего сигналы в опухоль о подготовке «новых мест» в организме для переселения раковых клеток, т.е. этот белок, как квартирмейстер, занимается обеспечением процесса метастазирования***.

*Миграция клеток, особенно в эмбриональный период развития – это совершенно нормальное явление. Достаточно вспомнить миграцию *меланобластов*, обеспечивающую нормальное распределение *меланоцитов*, которые, достигнув места своей окончательной локализации, уже больше не делятся. Напротив, если миграция совмещена с пролиферацией, возникают *меланомы*.

**Идея слияния клеток опухоли с атакующими макрофагами (поглощение макрофагами клеток опухоли без последующего переваривания), обеспечивающими миграционные свойства метастазирующих клеток и их устойчивость к химиотерапевтическим препаратам принадлежит американскому биологу Джону Павелеку (John Pawelek).

***Этот факт позволяет надеяться на скорую разработку новых эффективных способов предотвращения процесса метастазирования путём блокирования белка *LOX*.

МЕТАФАЗА. От греч. meta – *после*, *за*, *между* и phasis – *появление*. Стадия митоза, на которой сокращение продольных размеров хромосом достигает максимума, и хромосомы выстраиваются в области экватора клетки, формируя так называемую *метафазную пластинку*, наличие которой говорит о том, что подготовка клетки к расхождению хромосом завершена. На этой стадии очень хорошо видна присущая данному виду форма хромосом, соединённых в области центромеры. Именно на этой стадии определяют *кариотип* клеток (см. **Метафазная пластинка** и **Кариотип**).

МЕТАФАЗНАЯ ПЛАСТИНКА (metaphase plate). Термин обозначает скопление хромосом в экваториальной плоскости клетки (плоскости, перпендикулярной оси деления клетки) на стадии *метафазы*. Метафазной пластинкой также называют наблюдаемое под микроскопом скопление хромосом на цитологических препаратах после разрыва клетки, приводящего к метафазному разбросу хромосом (*metaphase spread*). Значение правильной хореографии хромосом, выстраивающихся в метафазную пластинку, выявляется в процессе клонирования организмов, при котором перенос ядер из соматической клетки в яйцеклетку может нарушить способность хромосом выстраиваться нужным образом в метафазе, что, в свою очередь, может привести к нарушению процесса морфогенеза.

МИЕЛИНОВЫЕ ФИГУРЫ. Структуры, возникающие из фосфолипидов и белков в фазе некроза погибающих клеток. Различают два вида миелиновых фигур: 1. Наружные – представлены в виде длинных нитей, придающих клетке «косматый» вид. Распадаются, спустя некоторое время, на мелкие шарики. 2. Внутренние – представляют собой концентрические круги или фигуры в виде гантелей.

МИЕЛОБЛАСТЫ. От греч. myelos – *костный мозг* и blast – *росток*. Клетки предшественники лейкоцитов (первая стадия после коммитированного предшественника, а следующая после миелобласта – *промиелоцит*). Своё название полу-

чили из-за того, что образование этих клеток и их потомков происходит исключительно в костном мозге.

МИЕЛОЛЕЙКОЗ. От греч. myelos – *костный мозг*, leukos – *белый*, *бесцветный* и -osis – *состояние*. Рак крови, лейкоз, характеризующийся избыточным образованием клеток миелоидного ряда (незрелых форм гранулоцитов) (см. **Лимфолейкоз**).

МИЕЛОМА. От греч. myelos – *костный мозг* и oma – *опухоль*. 1. В общем смысле *миелома** – это опухоль кроветворной ткани, первичные клетки которой имеют костномозговое происхождение. В клинической практике термин используется для обозначения заболевания, характеризующегося злокачественной трансформацией плазматических клеток, т.е. клеток, продуцирующих антитела. Различают: *миелому солитарную* – форму болезни, характеризующуюся формированием одного очага разрастания плазматических клеток и *миелому множественную*. Синоним – *рак плазмоцитов*.

2. В клеточных технологиях, применяемых при получении моноклональных антител, *миелома* – линия опухолевых клеток, произошедшая из лимфоцитов. Миеломы способны продуцировать иммуноглобулины (каждая линия свой тип антител).

*Термин *миелома* впервые был предложен в 1873 г. русским патологом Рустицким.

МИЕЛОМА МНОЖЕСТВЕННАЯ (multiple myeloma). Миеломная болезнь, развивающаяся в виде множественных очагов на «территории» костного мозга. Болезнь рассматривают как злокачественное новообразование костного мозга, часто поражающее скелет от черепа, рёбер и таза до позвоночника. При *множественной миеломе* синтезируются гомогенные иммуноглобулины (Ig) – продукты одного клона трансформированных плазматических клеток (моноклональная гаммапатия). Поэтому у разных пациентов в избытке всегда оказываются разные антитела. Синонимы: *миеломатоз*, *плазмоцитома*, *болезнь Рустицкого*, *Калера болезнь*.

МИЕЛОЦИТЫ. От греч. myelos – *костный мозг* и kytos – *клетка*. Коммитированные клетки костного мозга, из которых образуются все формы *гранулоцитов* (зернистых лейкоцитов). Синоним – *предшественники гранулоцитов*.

МИКРОВИЛЛЫ. От греч. mikros – *малый* и villus – *шерсть*, *ворс*. Ультратонкие микротрубочки (Ø ~ 500 нм) светочувствительных клеток в фасеточных глазах у насекомых, образующие рабдом. В стенках микровилл локализуется зрительный пигмент (см. **Омматидий** и **Рабдом** в разделе **«Зоология»**).

МИКРОНУКЛЕУС. От греч. mikros – *малый* и nucleus – *ядро*. Малое диплоидное ядро (с функцией размножения) у инфузорий. В отличие от макронуклеуса делится только с помощью митоза. Играет роль своеобразного «депо» наследственной информации, поскольку неактивно или малоактивно метаболически. При половом процессе проходит мейоз с образованием гаплоидных пронуклеусов (см. **Макронуклеус**). Синоним – *генеративное ядро*.

МИКРОСОМЫ*. От греч. mikros – *малый* и soma – *тело*. Компоненты, образующиеся при гомогенизации клеток. Мембранные шарики диаметром около 0,15 нм. Главным компонентом электронпереносящей системы микросом печени является амфифильный белок цитохром b5, выступающий только на цитоплазматической стороне мембраны. Другой интегральный белок микросомного гидроксилирования – цитохром P450.

*Название предложил французский биохимик А. Клод (A. Claude, 1946).

МИКРОСПОРОЦИТЫ. От греч. mikros – *малый*, spora – *семя* и kytos – *клетка*. Материнские клетки пыльцы, из которых в процессе мейоза возникают четыре гаплоидные микроспоры.

МИКРОТРУБОЧКИ. От греч. mikros – *малый* и «трубочка». Важнейший компонент цитоскелета, присутствующий во всех эукариотических клетках и необходимый для образования нитей митотического веретена, ресничек и жгутиков. Микротрубочки отвечают также за внутриклеточное перемещение различных мембранных везикул (эндоцитозных и экзоцитозных пузырьков, микросом, пероксисом, лизосом и митохондрий), являясь своеобразными «рельсами», по которым происходит их передвижение внутри клетки. Микротрубочки представляют собой полые цилиндры диаметром 25 нм, состоящие из продольно расположенных тубулиновых *протофиламентов*. Сборка и разборка (удлинение или укорачивание) микротрубочек происходит со стороны плюс-конца (+-конца). Противоположный минус-конец является стабильным, поскольку закрепляется в центросоме. Микротрубочки являются высокодинамичными структурами. Скорость их роста регулируют специализированные кэпирующие белки: APS, CLASP, Clip170 и др. Сборку микротрубочек предотвращают алкалоиды *колхицин* и *колцемид*, *демекольцин*, *винбластин*, *винкристин*, *нокодазол* и противогрибковое средство *гризеофульвин*. Напротив, *таксол* стабилизирует микротрубочки (см. также **Протофиламенты** и **Тубулин**).

МИКРОТУБУЛЫ. От греч. mikros – *малый* и лат. tuba – *труба* (tubula – *трубочка*). Микротрубочки нервных волокон, образованные белком *тубулином*, обеспечивают транспортные функции – перенос различных белков от тела нейрона вдоль волокна к нервным окончаниям и обратно.

МИКРОФАГИ. От греч. mikros – *малый* и phagos – *пожирающий*. Второе название *нейтрофилов* – «профессиональных» фагоцитов, к коим относятся и макрофаги.

МИКРОФИЛАМЕНТЫ. От греч. mikros – *малый* и лат. filamentum – *тонкая нить*. Цитоске-

летные филаменты диаметром 7–9,5 нм, имеющие в клетках вид пучков и спутанных, петлистых сетей. Входят также в состав специальных клеточных компонентов (микроотростков): микроворсинок, филоподий, ленточных соединений эпителиальных клеток и *стереоцилий* чувствительных клеток. Образуют кортикальный слой (см. соответствующую статью) и пучки в цитоплазме подвижных животных клеток. Наконец, обнаруживаются между полюсами веретена деления и митотическими хромосомами, а также вдоль полосы дробления в телофазе митоза. Основной компонент микрофиламентов – белок *актин*, декорированный миозиновым фрагментом S-1. Актиновые микрофиламенты обильно представлены в высокоспециализированных мышечных волокнах (см. также **Актин** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

МИКСОМИОЗИН. От греч. myxa – *слизь* и «миозин». Белок, подобный миозину позвоночных животных, выделенный из миксомицета *Physarum polycephalum*.

МИНИ-ХРОМОСОМА. От англ. mini (указывает на *малый размер*). Нуклеосомная форма кольцевой ДНК, например, вируса SV40.

МИОБЛАСТЫ. От греч. mys (myos) – *мышца* и blast – *росток*. Клетки-предшественники волокон поперечнополосатых мышц, агрегация которых приводит к появлению многоядерного мышечного волокна.

МИТОГЕНЫ. От греч. mitos – *нити* и genan – *порождать*. Факторы различной природы, стимулирующие пролиферацию клеток (митогенез). К ним относятся: 1. Факторы роста белковой (пептидной) природы. 2. Растительные белки-лектины, например, фитогемагглютинин, конканавалины А и М, стимулирующие пролиферацию Т-клеток. Пролиферацию В-клеток могут стимулировать бактериальные липополисахариды и митоген лаконоса.

МИТОЗ*. От греч. mitos (μιτοζ) – *нити*. Стадия клеточного цикла, во время которой хромосомы становятся видимыми как отдельные компактные структуры, разделяющиеся на две равные группы, расходящиеся в дочерние клетки. Митоз – это процесс непрямого деления эукариотических клеток. Общепризнано, что митоз является самым древним способом клеточного размножения у всех эукариотов и представляет собой строго упорядоченный процесс, в ходе которого хромосомы, реплицировавшиеся перед митозом (состоящие из двух хроматид), разделяются и расходятся таким образом, что в каждой дочерней (сестринской) клетке оказывается генетический материал, идентичный материалу родительской клетки. Митоз состоит из нескольких групп событий, кульминацией которых является *метафаза*, когда митотический аппарат полностью сформирован, а хромосомы выстраиваются по экватору клетки, образуя так называемую *метафазную пластинку*. Отсюда, согласно высказыванию крупнейшего в своё время знатока клетки Давида Мэзия (1963), следует «*оглянуться назад, чтобы посмотреть вперёд*». Митоз начинается с *профазы*, характеризующейся конденсацией хромосом и образованием веретена деления. Затем следует *прометафаза*, в которой происходит расхождение центросом к полюсам и начало перемещения хромосом (так называемый *метакинез*), заканчивающийся формированием метафазной пластинки. После метафазы следует *анафаза* – движение хромосом к полюсам клетки и, наконец, *телофаза* – деление клетки и формирование двух дочерних ядер. Продолжительность митоза в соматических клетках млекопитающих (например, у мыши) обычно составляет в среднем около 1 часа. Напротив, митоз в дробящихся зиготах значительно короче. У дрозофилы он протекает всего за 9 минут (см. также **Ортомитоз**, **Плевромитоз** и **Амитоз**). Синонимы: *кариокинез* и *непрямое деление*.

*Термин был введён в научную практику в 1882 г. немецким учёным-микроскопистом Вальтером Флемингом (W. Flemming, 1843–1905) (в английской литературе его называют Уолтером) и вытеснил предложенный ранее Шлейхером термин *кариокинез*. Основанием для замены термина послужила обращающая на себя внимание вытянутая (нитевидная) форма хромосом, образующихся при делении ядра (см. **Кариокинез** и **Ядро**).

МИТОПТОЗ*. От «митохондрия» и греч. ptosis – *опадание*. Механизм самоликвидации митохон-дрий. Предохраняет клетку в норме от дефектных митохондрий, производящих избыточное количество токсичных АФК (активных форм кислорода).

*Термин был предложен акад. В.П. Скулачёвым по аналогии с апоптозом клетки.

МИТОТИЧЕСКИЙ АППАРАТ. Совокупность ахроматинового аппарата и прикреплённых к нитям митотического веретена хромосом (см. **Ахроматическая фигура**).

МИТОХОНДРИАЛЬНЫЙ РЕТИКУЛУМ. От греч. mitos – *нити* и лат. reticulum – *сеточка*, *корзинка из сетки*. Сложная митохондриальная система или сеть, представленная гигантской разветвлённой митохондрией. Играют роль своеобразного «электрического кабеля», в котором электрохимический протонный градиент распределён равномерно по всей поверхности внутренней мембраны. Такие митохондрии встречаются, например, у хлореллы (*Chlorella*).

МИТОХОНДРИИ*. От греч. mitos – *нити* и chondros – *зёрнышко, крупинка*. Сложные мембранные органоиды (пласты), присутствующие во всех аэробных клетках эукариот (животных и растительных клетках). В различных клетках насчитывается от десятков до тысяч митохондрий, а у крупных простейших – до 500 тыс.** (см. **Хон-**

дрием). В настоящее время считается доказанной эндосимбиотическая гипотеза происхождения митохондрий от аэробных представителей *Proteobacteria*. Митохондрии – это «энергетические фабрики» клетки, играющие роль метаболического центра клетки – места синтеза аденозинтрифосфата (АТФ) и места протекания *анаплеротических* реакций. Митохондрии обладают собственным геномом*** (своими кольцевыми *нуклеоидами*, аналогичными бактериальным), гены в котором не содержат интронов. Точный размер мтДНК у человека – 16 569 п.н. (~ 16,5 кб), и в каждой клетке в среднем встречается 8 тыс. копий таких кольцевых молекул. Только митохондриальному геному свойственна разнонаправленность и асинхронность репликации, а также очень высокие темпы мутирования. Свои особенности также имеют процессы транскрипции и трансляции в митохондриях, кроме того, митохондриальная ДНК млекопитающих имеет уникальный генетический код, в котором UGA кодирует триптофан, AUA – метионин, а AGA и AGG являются терминирующими кодонами. В митохондриях происходит окисление субстратов, сопряжённое с синтезом макроэргических соединений (АТФ). Внутренняя мембрана митохондрий образует *кристы*, на которых располагаются четыре внутримембранных электронпереносящих комплекса (I, II, III и IV), образующих цепь элетронного транспорта (ЦЭТ), сопряжённого с аппаратом окислительного фосфорилирования (ОФ). Синтез АТФ из АДФ и неорганического фосфата осуществляет комплекс, содержащий АТФ-синтетазу (АТФ-синтазу), иногда обозначаемый как комплекс V. Комплексы дыхательной цепи I, III и IV действуют как протонные помпы, перекачивая ионы водорода (H^+) из матрикса в межмембранное пространство за счёт энергии электронов, переходящих с одного комплекса на другой. Связующими звеньями между комплексами I и III является *убихинон*, а между комплексами III и IV – *цитохром* С. Комплекс II представляет собой сукцинатдегидрогеназу. Большинство белков (более 70), обеспечивающих процесс ОФ, кодируются ядерным геномом и только 13 – митохондриальным геномом, который также кодирует всего 22 типа тРНК**** и два типа рРНК, участвующих в синтезе белка *in situ*. Репродуктивно митохондрии передаются только по материнской линии. После оплодотворения яйцеклетки отцовские митохондрии, меченные убиквитином, в норме «разбираются зиготой на запчасти».

Расшифровка генома человека позволила обнаружить в ядерном геноме 211 фрагментов генома митохондрий. Предполагают, что это, во-первых, способствовало эволюции вида человека, поскольку у разных этнических групп обнаружены свои специфические фрагменты (наборы нуклеотидов) ДНК митохондрий и, во-вторых, интеграция фрагментов ДНК митохондрий в ядерную ДНК могла привести к «поражению» генов, препятствующих развитию опухолей.

*Первооткрывателями митохондрий считаются немецкие цитологи Флемминг (W. Flemming, 1882), описавший в животных клетках нитевидные структуры (он назвал их «fila») и Альтман (R. Altmann, 1890, 1893), обнаруживший гранулы, похожие на бактерий (он называл их «пластосомами» или «биобластами»). Название «*митохондрия*» ввёл немецкий гистолог Бенда (C. Benda, 1897). Существовали также не прижившиеся названия «хондриоконты» (мелкие палочки), «хондриомиты», «хондриосомы» и «сферопласты», если речь шла о растительных клетках. В настоящее время этот термин имеет иное наполнение (см. **Сферопласты**). Первые электронные микрофотографии митохондрий были сделаны в 1952 г. американским биологом румынского происхождения Джорджем Эмилем Паладом (Palade, 1952, 1953), получившем в 1974 г. Нобелевскую премию совместно с бельгийскими биохимиками Кристианом Рене Де Дювом (C. De Duve) (см. **Лизосомы**) и Альбером Клодом (A. Claude), разработавшем методику дифференциального центрифугирования. В 1946 г. Клод также установил, что клеточное дыхание протекает в митохондриях.

**Митохондрии отсутствуют у ряда паразитических простейших, получающих энергию за счёт процесса брожения, и в зрелых эритроцитах млекопитающих, также использующих гликолиз.

***Исследование митохондриальной ДНК у женщин показало, что она берёт начало от некой прародительницы, получившей название «Митохондриальная Ева», и жившей около 143 тыс. лет назад. Митохондриальная ДНК архаичного человека из Денисовой пещеры («денисовский человек») отличается от мтДНК современного человека по 385 нуклеотидам, в то время как мтДНК неандертальцев только по 202 нуклеотидам (Nature, 24 марта 2010 г.).

****Процесс трансляции в митохондриях подчиняется модифицированному «правилу качания кодонов».

Американские учёные Хоффман и Григ в 1958 г. обнаружили у больных-сердечников митохондрии в ядрах *кардиомиоцитов.* Интересно, что и у алкоголиков митохондрии перемещаются в ядра.

М-КЛЕТКИ. Специальные клетки, находящиеся в составе эпителия слизистой оболочки кишечника (авангардная часть иммунной системы, играющая роль барьера на пути проникновения в организм патогенных агентов), распознающие чужеродные антигенные белки и доставляющие их к лимфоцитам Пейеровых бляшек (см. **Пейеровы бляшки**).

МОНОКАРИОН. От греч. mono – *один* и karyon – *ядро клетки*. Клетка с одним ядром. Термин используется в технике слияния клеток (клеточной инженерии).

МОНОКИНЫ. От греч. mono – *один* и kinema – *движение*. Цитокины, вырабатываемые активированными моноцитами и макрофагами (тканевыми макрофагами – гистиоцитами). К монокинам относится интерлейкин-1 (IL-1) (стимулирует пролиферацию клеток предшественников В-лимфоцитов и активированных антигенами Т-лимфоцитов-хелперов), а также интерфероны и факторы, стимулирующие рост эндотелиальных и глиальных клеток. В то же время IL-1 подавляет рост эндотелия, действуя, как антагонист фактора роста фибробластов (FGF).

МОНОКЛОНАЛЬНЫЕ АНТИТЕЛА (МкАт)*. От греч. mono – *один* и klon – *веточка*, *росток*. Антитела, специфичные к данному антигену (к конкретному эпитопу антигена), и продуцируемые потомками (клоном) одного, активированного антигеном В-лимфоцита**. Обычно МкАт отличаются высокой *аффинностью*, а получают их с помощью гибридомной техники (см. **Гибридома**). В настоящее время МкАт уже используются для позитивной идентификации опухолевых клеток в различных биологических образцах, а в перспективе – и для радиографии (метод локализации опухолей, или метод диагностической визуализации), радиотерапии (радиоиммунотерапии или РИТ***), особенно успешной в онкогематологии. МкАт, узнающие опухолевые антигены, могут запускать реакции комплемента и другие цитотоксические механизмы. Показано также, что *антиидиотипические* антитела, узнающие рецепторы на поверхности злокачественных В-лимфоцитов, могут обладать и антипролиферативным действием**** (см. **Герцептин** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

*Первые моноклональные антитела были получены в 1975 г., что впоследствии позволило разрабатывать высокоспецифичные иммунологические препараты.

**Считается, что в организме взрослого человека существуют примерно 10^6 клонов к различным детерминантам.

***Главный недостаток РИТ, связанный с повреждающим действием циркулирующих радиоактивных антител на костный мозг и стволовые клетки, преодолевается с помощью новых подходов. Один из них получил название *предварительный выбор мишени*. Суть его заключается в следующем. На первом этапе в организм пациента вводятся МкАт, конъюгированные с *биотином*, которые узнают опухолевый антиген. Затем вводят второй компонент, выводящий не связавшиеся антитела из организма. И только после этого вводят *стрептовидин*, содержащий радиоизотоп. Высокое сродство биотина и стрептовидина позволяет целенаправленно и эффективно воздействовать на опухолевые клетки. Этот метод уже используется для лечения рака яичников.

****Могут быть использованы для лечения В-клеточных лимфом.

МОНОНУКЛЕАРНЫЕ КЛЕТКИ. От греч. monos – *один* и nucleus – *ядро*. Буквально: одноядерные клетки. Понятие используется в клинической медицине для обозначения фракции клеток, выделяемых из костного мозга или периферической крови с помощью центрифугирования путём отделения от гранулоцитов, тромбоцитов и эритроцитов в градиенте плотности.

МОНОСЛОЙ. От греч. «monos» – *один* и слой. Слой клеток, растущих в культуре толщиной в одну клетку.

МОНОТОПНЫЕ БЕЛКИ. От греч. monos – *один* и topos – *место*. Трансмембранные интегральные белки, пронизывающие мембрану один раз, т.е. имеющие всего один трансмембранный участок полипептидной цепи. Белок *гликофорин* – типичный пример монотопного белка (см. **Гликофорин** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

МОНОТОПНЫЕ РЕЦЕПТОРЫ. От греч. monos – *один* и topos – *место*. Рецепторы, имеющие единственный трансмембранный участок (домен). Эти рецепторы не используют G-белки; некоторые из них обладают собственной (ауто-) киназной активностью, характерной для цитоплазматического домена (сами себя фосфорилируют при взаимодействии рецептора с лигандом). У других рецепторов, внутриклеточный домен подвергается фосфорилированию с помощью протеинкиназы, расположенной вблизи. Синоним – *рецепторы первого типа*.

МОТОРНЫЕ БЕЛКИ. Белки, способные преобразовывать энергию АТФ в кинетическую энергию движения. Обеспечивают локомоцию клеток за счёт активности ресничек и жгутиков.

МУКОЦИТЫ. От лат. mucus – *слизь* и греч. kytos – *клетка*. Эмбриональные стромальные клетки, продуцирующие межклеточный матрикс (его протеогликановый компонент), представляющий собой эктоплазму мукоцитов. Относятся к клеткам, создающим микроокружение и участвующим в детерминации дифференцировки эмбриональных и регионарных стволовых клеток (см. **Матрикс внеклеточный**).

МУЛЬТИВЕЗИКУЛЯРНЫЕ ТЕЛЬЦА. От лат. multum – *много* и vesiculum – *пузырёк*. Вторичные лизосомы с большим числом видимых поглощённых пузырьков (см. **Лизосомы вторичные**).

МУЛЬТИПОЛЯРНЫЕ НЕЙРОНЫ. От лат. multum – *много* и polaris – относящийся к полюсу. Нейроны, преобладающие в ЦНС позвоночных и имеющие один аксон и сложную сеть множества дендритов (у двигательных нейронов спинного мозга до 10 тыс. дендритов, большая часть которых формирует «дендритное дерево» с отростками других нейронов) (см. **Клетки Пуркинье**).

МУЛЬТИПОТЕНТНЫЕ КЛЕТКИ. От лат. multum – *много* и potentia – *способность, возможность, сила*. Стволовые клетки на поздней стадии

развития эмбриона, превращающиеся в *олигопотентные* клетки, способные давать начало только клеткам какого-то одного семейства, например, мышечным или костным. Мультипотентные и олигопотентные клетки постепенно превращаются в унипотентные клетки, а последние в конце концов в терминально дифференцированные клетки, многие из которых дальше уже не делятся. Развитие эмбриона млекопитающих – однонаправленный процесс, в ходе которого клетки теряют универсальность и становятся всё более специализированными (см. **Плюрипотентные клетки** и **Унипотентные клетки**).

МУТАТОРСОМА. От лат. mutatio – *изменение*, *перемена* и греч. soma – *тело*. Гипотетическая молекулярная машинка, содержащая *обратную транскриптазу*, ответственная за процесс *соматического гипермутирования* в зрелых В-лимфоцитах. Этот процесс протекает по следующей схеме. Мутаторсома использует несплайсированную про-мРНК перестроенных V(D)J-генов как матрицу для синтеза кДНК, связываясь с участком стыковки, называемым «*локус-специфическое устройство*». Последнее позволяет ограничивать соматические гипермутации только вариабельными областями (VDJ и VL) иммуноглобулиновых генов*. Полученная кДНК-копия V(D)J-участка встраивается в хромосому и замещает исходный, немутированный V(D)J-участок за счёт процесса гомологичной рекомбинации (см. **Локус-специфическое устройство** и **Соматическое гипермутирование**). Синоним – RT-*мутаторсома*, где RT – reverse transcriptase.

*Мутации не затрагивают промоторный и кэпсайты, само локус-специфическое устройство, а также константную область (С-область) иммуноглобулиновых генов.

НАТУРАЛЬНЫЕ КИЛЛЕРЫ. Лимфоцитоподобные клетки – компонент неспецифического врождённого иммунитета. Способны уничтожать вирусинфицированные и некоторые трансформированные (опухолевые) клетки. Синонимы: *естественные киллеры*, НК-*клетки*.

НЕГАТИВНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ. От лат. negativus – *отрицающий*. 1. Тип регуляции пролиферации клеток, при котором клетки удерживаются в состоянии пролиферативного покоя активно продуцируемыми ингибиторами пролиферации. При снятии действия ингибиторов клетки переходят в митотический цикл. 2. Тип регуляции экспрессии генов, активных «по умолчанию», выключение которых осуществляется при участии специальных ингибиторных факторов (репрессоров). Репрессоры могут связываться с промотором гена или экспрессия может быть выключена иным способом.

НЕЙРАЛЬНЫЕ СТВОЛОВЫЕ КЛЕТКИ. От греч. neuron – *нерв*. Группа региональных стволовых клеток головного мозга, способных дифференцироваться в нейроны и глиальные клетки. Обнаружены в стенках мозговых желудочков, гиппокампе и мозжечке.

НЕЙРОБЛАСТЫ. От греч. neuron – *нерв* и blastos – *росток*. Зародышевые клетки – предшественники нейронов (недоразвившиеся нервные клетки).

НЕЙРОБЛАСТОМЫ. От греч. neuron – *нерв*, blastos – *росток* и oma – *вздутие*, *опухоль*. Опухоли мозга эмбрионального происхождения. Возникают из сохранившихся эмбриональных нейронов, которые должны были погибнуть в процессе нормального развития (см. **Дифференцировка летальная**).

НЕЙРОНЫ. От греч. neuron – *нерв*. Нервные клетки, составляющие коммуникативную сеть организма и способные к раздражимости и проведению электрических импульсов. Состоят из тела клетки (сомы), отростков двух типов (длинных *аксонов* и коротких разветвлённых *дендритов*), а также концевых (терминальных) пластинок, формирующих *синапсы*. По форме тела клетки и количеству отходящих отростков различают *униполярные*, *биполярные* и *мультиполярные* нейроны (см. соответствующие статьи). Синонимы: *нервные клетки*, *нейроциты*, *невроциты*, *невроны** (устар.).

*Название было дано немецким гистологом Вильгельмом Вальдеером, которому принадлежат и другие цитологические термины (см. также **Хромосомы** и **Тигроид**).

НЕЙРОНЫ БЕЗЪЯДЕРНЫЕ. Нейроны, практически не содержащие ядер, открытые у мельчайших насекомых (пока только у микроскопических ос рода *Megaphragma*, взрослые особи которых имеют размеры около 0,2 мм). Такая модификация нейронов считается следствием процесса миниатюризации этих животных. Такие безъядерные нейроны образуют функциональную нервную сеть насекомых, обеспечивающую их нормальную жизнедеятельность (осы летают, находят насекомых-хозяев, на которых они паразитируют и размножаются).

НЕЙРОНЫ СЕКРЕТОРНЫЕ. Нейроны, содержащие хорошо выраженные гранулы и вакуоли, были открыты в 1928 г. Шарлем Эрном (тогда ещё студентом).

НЕЙРОПЛАЗМА. От греч. neuron – *нерв* и plasma – *нечто оформленное*. Цитоплазма нервной клетки (нейрона).

НЕЙРОПОДИИ. От греч. neuron – *нерв*, podion – *маленькая нога* и «eidos» – *сходство*. Терминали аксона (см. **Терминали**).

НЕЙРОТУБУЛЫ. От греч. neuron – *нерв* и лат. tubula – *трубочка*. Название, данное микротрубочкам, расположенным продольно в нервном волокне и представляющим собой главный компонент его транспортной системы.

НЕЙРОФИЛАМЕНТЫ (нейрофибриллы). От греч. neuron – *нерв*, fillament, fibrilla – *волоконце*. Волокнистые (фибриллярные, от лат. fibra – *волок-*

но) белковые образования в теле и отростках нейронов, отвечающие за сохранность его структуры. Их аккумуляция и агрегация в аксонах может приводить к закупорке аксона и блокированию переноса по нему питательных веществ и митохондрий в *дистальном* (от тела клетки к синапсу) и факторов роста в *проксимальном* (к телу нейрона) направлении. Мутации в гене, кодирующем *нейрофиламенты*, могут обусловливать развитие БАС (см. **Болезнь Лу Герига** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**).

НЕКАНОНИЧЕСКИЕ ФУНКЦИИ ЯДРЫШКА. От греч. kanon – *право*. Функции, не соответствующие канону (т.е. установленному). К ним относятся следующие функции: 1. Сплайсирование *c-myc* иРНК. 2. Присутствие в ядрышках РНК, входящих в состав *SRP*-частиц, участвующих в инициации связи рибосом с *транслоконами*, расположенными в мембране эндоплазматического ретикулума (ЭПР) (см. **Транслокон**). 3. Ассоциация с ядрышком РНК, входящей в состав теломеразы. 4. Локализация в ядрышке процессинга мяРНК, входящих в состав сплайсосом. 5. Процессинг тРНК.

НЕКРОБИОЗ. От греч. nekros – *мёртвый**, bios – *жизнь* и -osis – *состояние*. Термин из *патоцитологии*, обозначающий состояние агонии клетки, когда при видимой целостности клетки её расстройства уже необратимы и гибель неизбежна. Различают физиологическую (естественную) гибель клеток и тканей, которая сопровождает процессы развития, старения и в целом жизнедеятельности организма, и гибель по разным причинам небольших участков ткани – местный некроз. Синоним – *бионекроз*.

Как одно из осложнений диабета выделяют также липоидный некробиоз кожи (*necrobios lipoidics diabeticorum*), обычно нижних конечностей (атрофический дерматит).

*Ср.: слово *нектар* – «мёртвая вода» в русских сказках.

НЕКРОЗ. От греч. nekros – *мёртвый*. Патологическая форма клеточной гибели (лизис клеток), характеризующаяся набуханием клетки, разрывом плазматической и внутриклеточных мембран, освобождением лизосомных ферментов и выходом цитоплазмы в межклеточное пространство. Некроз часто сопровождается образованием миелиновых фигур (см. **Миелиновые фигуры**). Одновременный некроз большого количества клеток сопровождается воспалением и знаменитой тетрадой Парацельса: tumor, ruber, calor, dolor – *опухлость* (опухоль), *покраснение* (краснота), *жар* и *болезненность* (боль). Некроз могут запускать зрелые цитотоксические лимфоциты (субпопуляция тимоцитов – CD8 Т-клетки) с помощью таких эффекторных молекул, как *перфорины* и *фрагментины* (см. **Фрагментины** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

НЕКРОЛИЗ. От греч. nekros – *мёртвый* и lysis – *растворение*, а также *ослабление* (англ. loosening). Распад ткани через некроз.

НЕКРОТАКСИС. От греч. nekros – *мёртвый* и taxis – *расположение по порядку*. Термин, отражающий способность фагоцитирующих клеток (макрофагов и полиморфноядерных лейкоцитов) реагировать на вещества, выделяемые погибающей клеткой (клеткой, находящейся в состоянии плазмолиза). *Некротаксис* – особая форма *хемотаксиса* (см. **Хемотаксис** в разделе **«Общая биология и экология»**).

НЕКРОЦИТОЗ. От греч. nekros – *мёртвый*, kytos – *клетка* и -osis – *состояние*. Состояние органа или ткани, характеризующееся дистрофией и некротической* гибелью клеток. Омертвение ткани.

*Гибель может происходить и через механизм апоптоза.

НЕКСИЛИН (Nexilin). От лат. nexus – *ближайший*, *соседний* и prote(in) – *белок*. Белок, связывающий актиновые филаменты в зоне щелевых контактов.

НЕКСИН. От лат. nexus – *ближайший*, *соседний* и prote(in) – *белок*. Гибкий белок микротрубочек из жгутиков и ресничек (состоят из девяти пар тубулиновых протофиламентов), соединяющий между собой пары протофиламентов (см. **Микротрубочки** и **Протофиламенты**).

НЕКСУС. От лат. nexus – *ближайший*, *соседний*. Межклеточное соединение, специальный щелевой контакт между клетками, например кардиомиоцитами.

НЕОПЛАСТИЧЕСКИЕ КЛЕТКИ. От греч. neos – *новый* и plastos – *вылепленный*. Новые клетки, не выполняющие никакой полезной функции в организме. С неопластических клеток начинается формирование опухолей. Они подвергаются селекции, в результате которой отбираются клетки с ускоренным типом пролиферации. Для неопластических клеток характерны следующие отличительные свойства: отсутствие репликативного старения (иммортализация), отсутствие или снижение потребности в экзогенных факторах роста*, потеря или ослабление индукции апоптоза, потеря чувствительности к супрессирующим (ингибирующим) деление сигналам**, независимость от субстрата (*anchorage independence*), блокирование клеточной дифференцировки, генетическая нестабильность и, наконец, изменение морфологии и локомоции. В результате включения процессов *неоангиогенеза* неопластические клетки формируют доброкачественные опухоли (см. соответствующую статью).

*Трансформированные клетки часто сами выделяют факторы роста (аутокринный механизм регуляции пролиферации), либо увеличивают количество рецепторов, связывающих факторы роста, либо включают изменённые каскады вну-

триклеточных сигнальных событий в отсутствие экзогенных факторов роста.

**Сигналы, которые генерируются при увеличении плотности клеток (контактное или плотностнозависимое торможение роста) или при взаимодействии клеток с матриксом (фибронектином), а также экзогенные факторы, ингибирующие рост клеток (например, TGFß).

НЕОПЛАСТЫ. От греч. neos – *новый* и plastos – *вылепленный*. Особые клетки у плоских червей, сохраняющие свойства эмбриональных клеток, способные к миграции и образованию бластемы, обеспечивающей репаративную регенерацию.

НЕФРОБЛАСТОМЫ. От греч. nephros – *почка*, blastos – *росток* и oma – *вздутие*, *опухоль*. Опухоли почек эмбрионального происхождения. Возникают из сохранившихся эмбриональных клеток, которые должны были погибнуть в процессе нормального эмбрионального развития (см. **Дифференцировка летальная**).

НОРМОБЛАСТ. От лат. norma – *установленная мера* (*порядок*) и blast – *росток*. 1. Кроветворная клетка, находящаяся на стадии созревания эритроцита после эритробласта (макробласта), предшественник ретикулоцита. При ускоренном (напряжённом) эритропоэзе нормобласты иногда появляются в периферической крови. 2. Конечная стадия дифференцировки (развития) эритроцита. Синоним – *нормоцит*.

НУКЛЕАЦИЯ. От лат. nucleatus – *косточковый* (nucleus – *ядро*) и -ia – *условия*. Термин, обозначающий процесс начала полярной полимеризации G-тубулинов (тубулиновых мономеров) с образованием F-тубулинов (плюс/минус-концы), формирующих микротрубочки. Нуклеация *обычно* происходит в чётко ограниченном участке клетки (органелле), получившем название *центр организации микротрубочек* (ЦОМТ), роль которого в клетках животных играют *клеточные центры* (*центросомы*), а также *полярные тельца*. Минус-концы микротрубочек всегда направлены в сторону ЦОМТ. Считается, что они заблокированы специальными белками, предотвращающими деполимеризацию тубулинов (см. также **Центросома**).

НУКЛЕОГИСТОН. От лат. nucleus – *ядро* и «гистон». Устаревшее название ДНП (дезоксирибонуклеопротеина) – главного компонента хроматина ядра, сложного нуклеиново-белкового комплекса. В состав нуклеогистона (ДНП) входят линейные молекулы ДНК и миллионы молекул гистонов (до 60 млн) на ядро (см. **Гистоны** и **Нуклеосома**).

НУКЛЕОЛИН. От лат. nucleolus – *ядрышко* и «prote(in)» – *белок*. Ядрышковый аргентофильный белок (молек. масса 110 kDa, обозначают как C23). Играет важную структурную роль в процессе транскрипции прерибосомальной РНК (45S РНК).

НУКЛЕОЛИНУС. От лат. nucleolus – *ядрышко* и linum – *лён (нить)*. Тонкие гранулярные компоненты ядрышка, содержащие прерибосомные частицы 55S и 40S РНП.

НУКЛЕОМЕРА. От лат. nucleus – *ядро* и греч. meros – *часть*. Дискретная структура фибрил хроматина, диаметром 30 нм, возникающая на втором уровне компактизации ДНК, обеспечиваемом только гистонами, в частности гистоном H1 (см. **Соленоиды** и **Супербиды**).

НУКЛЕОНЕМЫ. От лат. nucleus – *ядро* и nema – *нить*. Структурные компоненты ядра (ядерные нити или осевые белковые нити), связанные с ядерной оболочкой и формирующие рыхлую фиброзную сеть, располагающуюся между участками хроматина. Нити внутриядерного остова морфологически выявляются только после экстракции хроматина. Считается, что фибриллы хроматина в нативных клеточных ядрах прикрепляются к этим осевым белковым нитям, формируя структуру, напоминающую ёршик для мытья бутылок (см. также **Матрикс ядерный**).

НУКЛЕОПЛАЗМА. От лат. nucleus – *ядро* и греч. plasma – *нечто вылепленное*. 1. Жидкое содержимое ядра. Осуществляет контакт, но не непосредственный, с основной плазмой через ядерные поры, которые представляют собой своеобразные динамичные клапаны. 2. *Нуклеоплазмой* также называют часть ядра, расположенную вне ядрышек (см. **Кариоплазма**).

НУКЛЕОПЛАЗМИН. От лат. nucleus – *ядро*, греч. plasma – *нечто вылепленное* и prote(in) – *белок*. Крупный ядерный белок (125 kDa), состоящий из пяти субъединиц и принимающий участие в структуризации хроматина. Со стороны С-конца белок имеет последовательность NLS (англ. *nuclear localization sequences*), представляющую собой специальный кариофильный сигнал, с помощью которого белок проходит через ядерную пору, разрыхляя FG-филаменты транспортёра. Но прежде ему необходимо связаться с белками *импортинами* α и ß (см. **Импортины** и **Транспортёр**).

НУКЛЕОПОРИНЫ. От лат. nucleus – *ядро*, греч. poros – *отверстие* и prote(in) – *белок*. Белки ядерного порового комплекса (ЯПК или NPC – *nuclear pore complex*), состоящего из более 1 000 белков, масса которых в 30 раз больше, чем масса рибосомы. Насчитывается от 50 до 100 видов ЯПК, собранных примерно в 12 субкомплексов. ЯПК закрепляется в стенке мембранной перфорации (отверстия) интегральными белками – гликопротеидами gp 210 и POM121.

НУКЛЕОСОМА. От лат. nucleus – *ядро* и греч. soma – *тело*. Основная повторяющаяся структурная единица хроматина* – нуклеопротеидная частица, включающая восемь гистонов (октамер) по две молекулы гистонов H2A, H2B, H3 и H4, образующих коровую частицу или *кор*, и одну молекулу гистона H1. На поверхности кора располагается ДНК, длиной 146 пар оснований, образующая 1,8 (1,75) оборота, а 54 пары образуют *линкер* – участок, не свя-

занный с белками сердцевины и соединяющий две соседние нуклеосомы. Линкер, который у разных видов может варьировать по длине от 8 до 114 пар на нуклеосому, прикрывает гистон H1 (см. также **Гистоны** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**). Обычно некоторые остатки аминокислот в гистонах нативных нуклеосом модифицированы. К ним могут быть присоединены метильные, ацетильные или фосфатные группы, а также более сложные молекулы, такие как биотин, полипептиды, убиквитин и SUMO**, цепочки ADP-рибозы. Синоним – *ни-частицы*, от греч. буквы ν (ν-*частицы*).

За расшифровку трёхмерной структуры нуклеосом английский биолог А. Клюг (A. Klug) в 1982 г. получил Нобелевскую премию по химии. Следует отметить, что у низших эукариот *динофлагеллят* нет обычных нуклеосом и, соответственно, гистонов.

*В настоящее время стало очевидным, что расположение октамеров гистонов на молекуле ДНК далеко не случайно, а зависит от её первичной структуры. Нуклеосомы могут располагаться в определённых местах молекулы ДНК (явление *позиционирования*), что определяется особенностями локальной структуры ДНК и белками, взаимодействующими с определёнными последовательностями. Позиционирование определяет, какие регионы ДНК находятся в линкерной области и какой стороной ДНК примыкает к гистонам. Некоторые активно транскрибирующиеся гены не обладают нуклеосомной структурой.

**Аббревиатура от англ. small ubiquitin-related modifier – буквально: *небольшой убиквитин связанный модификатор* (семейство белков модификаторов других белков, в частности гистонов).

НУКЛЕОФОЗИН. От лат. nucleus – *ядро*, fossa – *ямка*, *канава* и prote(in) – *белок*. Ядрышковый аргентофильный белок (37 kDa, обозначается как B-23). Обнаруживается в зонах гранулярного и плотного фибриллярного компонентов ядрышка (ПФК). Предполагают, что B-23 участвует в промежуточной и терминальной стадиях сборки прерибосом и их транспорте в цитоплазму. Синоним – *ньюматрин*.

ОБОЛОЧКА КЛЕТОЧНАЯ. Представляет собой своеобразный наружный скелет растительной, дрожжевой и грибной клетки. Состоит из двух компонентов: аморфного гелеобразного матрикса и опорной фибриллярной системы. В состав матрикса входят гемицеллюлозы (в основном *уроníды*) и *пектины*. Опорные фибриллы состоят из *целлюлозы* (ß-1,4-полиглюкозан), *глюкана* (ß-1,3-полиглюкозан) у дрожжей и *хитина* у грибов. Оболочка *бактерий* состоит из двух слоёв – клеточной стенки и цитоплазматической мембраны. У некоторых видов как грамположительных, так и грамотрицательных бактерий выявляется ещё и капсула, состоящая из определённого вида полипептидов и полисахаридов.

ОБРАТНАЯ СВЯЗЬ СОМЫ И ЗАРОДЫШЕВОЙ ЛИНИИ. Уникальное явление, в результате которого преодолевается *барьер Вейсмана* (см. **Барьер Вейсмана**). Характерно для вариабельных областей соматических иммуноглобулиновых генов (V-, D-, J-элементов) и обеспечивает их интеграцию в половые клетки (клетки зародышевых линий). Путь передачи генетической информации от клеток сомы к зародышевым клеткам (*обратная связь*) начинается с процесса обратной транскрипции РНК-вых матриц мутировавших VDJ- и VJ-генов в молекулы кДНК. Последующая передача молекул кДНК от клеток сомы в зародышевые клетки возможна с помощью эндогенных ретровирусов, играющих роль межклеточных векторов, с заключительной рекомбинацией трансдуцированных копий с гомологичными областями V-генов в половых клетках. Биологический смысл процесса обратной связи сомы и зародышевой линии заключается не только в обеспечении вертикальной передачи приобретённого иммунитета (в результате потомкам передаётся иммунологическая компетентность, приобретённая родителями), но и уменьшении вредных эффектов случайного генетического дрейфа, потенциально направленного на уменьшение репертуара V-генов в зародышевой линии. Другими словами, процесс направлен на сохранение или увеличение числа открытых рамок считывания в зародышевых линиях. Ему препятствуют случайные мутации, приводящие к появлению стоп-кодонов (см. **Соматическое гипермутирование** и **Центры размножения**).

ОДОНТОБЛАСТЫ. От греч. odontos – *зуб* и blast – *росток*. Клетки зубного сосочка, откладывающие дентин (зубную ткань) (см. **Дентин** в разделе **«Эмбриология и гистология»**).

ОКАЙМЛЁННЫЕ ВЕЗИКУЛЫ (пузырьки). Буквально: *обнесённые каймой*. Мембранные пузырьки, участвующие во внутриклеточном везикулярном транспорте и покрытые белками окаймления – *клатринами* (такие везикулы участвуют в эндоцитозе) или «одевающими белками» COPI или COPII (везикулы, участвующие в экзоцитозе). При этом COPII-окаймлённые везикулы перемещаются от ЭПР к аппарату Гольджи, а COPI-везикулы участвуют в ретроградном транспорте белков из аппарата Гольджи к мембранам ЭПР (см. **Клатрин**).

*COP – *coated proteins* – «*одевающие белки*».

ОККЛ(Ю)УДИН. От лат. occlusus – *запертый* и prote(in) – *белок*. Интегральный белок плазматической мембраны, встроенный в неё рядами глобул и формирующий *плотные контакты* между клетками. Характерен для железистых и кишечных эпителиев, однослойных эпителиев, таких как мезотелий, эндотелий и эпендима.

ОКОНЧАТЫЕ МЕМБРАНЫ ЦИТОПЛАЗМЫ. Тесно расположенные пачки замкнутых плоских мембранных мешочков, пронизанных поровыми комплексами, имеющими такую же структуру, что и ядерные поровые комплексы.

ОНКОФЕТАЛЬНЫЕ АНТИГЕНЫ. От греч. onkos – *вздутие* (опухоль) и лат. fetus – *плод.* Клеточные маркёры, найденные в опухолях и тканях плода, что указывает на сходство между некоторыми опухолями и эмбриональными клетками. Классический пример – *α-фетопротеин*, который был обнаружен в печени зародышей и у новорождённых мышей, а также в гепатомах у взрослых животных. В то же время в нормальной печени взрослых мышей этот маркёр отсутствует. Показано также, что клетки тератокарциномы и тератомы содержат поверхностные антигены, сходные с антигенами зародышей мышей, находящихся на ранних стадиях развития. Опухоли и ткани зародыша часто обнаруживают сходство и по составу изоферментов. Одним из примеров служит *изофермент Регана* – фетальная форма щелочной фосфатазы, выявляющаяся у пациентов с бронхогенной формой рака лёгкого (см. **Опухолевые маркёры**).

ОПСИН. От греч. opsis – *зрение* и prote(in) – *белок*. Опсин – белковая часть зрительного пигмента *родопсина* (где лат. rhodon – *роза*). Интегральный зигзагообразный (серпантинный) белок, образующий протонный мембранный канал. Другими словами, зрительный белок сетчатой оболочки глаза (см. **Родопсин**).

ОПУХОЛЕВЫЕ ИММУНОСУПРЕССАНТЫ. Разнообразные компоненты системы защиты опухолевых клеток, подавляющие реакции иммунной системы организма. Эффективность их возрастает по мере увеличения размеров опухолей. В настоящее время разрабатываются различные способы мобилизации иммунной системы на борьбу с раком, например такие, как терапевтические вакцины на *основе целых раковых клеток*, *пептидные* вакцины (получены на основе синтезированных *in vitro* фрагментов антигенов (пептидов) раковых клеток) и вакцины, приготовленные *на основе незрелых дендритных* клеток, активированных *in vitro* антигенами раковых клеток.

ОПУХОЛЕВЫЕ КЛЕТКИ. Клетки, по разным причинам получающие преимущество по сравнению с нормальными клетками в создании своей популяции и не подчиняющиеся регуляторным сигналам со стороны организма. Отличаются и характеризуются так называемой *cobblestonelike proliferation**, т.е. *неконтролируемой пролиферацией*. Для них характерно отклонение от нормы в содержании определённых белков. Причиной этих отклонений может быть анеуплоидия, связанная с утратой целой хромосомы, приобретением лишней, или частей хромосом, несущих резидентные гены, а также транслокации участков хромосом. Немаловажную роль играет и изменение концентрации белков – регуляторов транскрипции и трансляции определённого гена. И, наконец, причиной может быть *эпигенетический феномен* (см. **Эпигенетический феномен** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**). Типичные раковые клетки характеризуются выраженной генетической нестабильностью, в результате которой генетический материал дочерних клеток отличается от материнской клетки чуть ли не в каждом новом поколении (так называемый хромосомный и генетический хаос). К сожалению, геномную нестабильность долгое время считали следствием, а не причиной злокачественного перерождения клеток. Если присоединить сюда уже установленные мутации в доброй сотне обнаруженных онкогенов и минимум 15 антионкогенов, в которых установленное число молекулярных маркёров, ассоциированных с раком, продолжает неуклонно увеличиваться, то можно заключить, что каждый вид онкологического заболевания по своему генетическому портрету воистину уникален**.

*Где cobblestone, образно – *плохо сделанная работа* (дословно, *булыжник*).

Как сказал Л.Н. Толстой в романе «Анна Каренина», уловив главную отличительную особенность несчастий: «*Все счастливые семьи похожи друг на друга, каждая несчастливая семья несчастлива по-своему*». *К сожалению, так и не получил ещё ответа главный вопрос: с чего всё начинается, с мутаций, хромосомных перестроек, анеуплоидии или эпигенетических изменений.* Ясно только одно, что гены, ассоциированные с опухолевой трансформацией клеток абсолютно необходимы в эмбриональный период развития организма (см. **Плацента в разделе **«Эмбриология и гистология»**). И, кроме того, они необходимы для формирования и функционирования тканей, участвующих в репродуктивном процессе. В частности, они необходимы для постоянной и быстрой пролиферации клеток, предшественниц сперматозоидов (для осуществления процесса *сперматогенеза*). В норме эти гены подавлены в неполовых клетках, но накапливающиеся со временем мутации их активируют. И, наконец, последнее замечание. Поскольку для перерождения клеток требуется целая серия последовательно происходящих мутаций, для их накопления необходимо определённое время. Именно поэтому возникновение значительного числа опухолей как бы откладывается на поздние периоды жизни человека, когда начинают «ломаться» механизмы, сдерживающие пролиферацию клеток. Например, хорошо известно, что большинство случаев диагностики колоректального рака приходится на возраст около 70 лет.

ОПУХОЛЕВЫЕ МАРКЁРЫ (ОМ). Выделяемые опухолевыми клетками вещества, по которым судят о наличии определённого типа опухоли. Обычно к ним относят белки, продуцируемые опухолевыми клетками или синтезирующиеся другими клетками, взаимодействующими с опухолевыми клетками. Обнаружение ОМ имеет важное практическое значение для клинической

медицины. К первой группе маркёров относят опухоль-ассоциированные антигены, такие как: α-*фетопротеин* (АФП, AFP)*, *карциноэмбриональный антиген* (CEA)**, простатоспецифический антиген (ПСА)***, а также некоторые секретируемые опухолевыми клетками гормоны (кальцитонин, АКТГ) и ферменты (например, кислая фосфатаза).

*Синонимы: *фетоглобулин*, *раково-эмбриональный белок*. Плодный белок, содержание которого повышается в крови женщины при беременности (синтезируется печенью плода). Во взрослом состоянии экспрессируется у индивидуумов с некоторыми формами злокачественных опухолей печени.

**Синонимы: *эмбриональный антиген*, *онкофетальный антиген*. Представляет собой гликопротеин гликокаликса, в норме присутствующий только в энтодермальном эпителии развивающегося эмбриона человека. У взрослых обнаруживается в сыворотке крови при некоторых опухолях.

***Маркёр опухолей предстательной железы. Российскими исследователями получены моноклональные антитела, специфичные к простатоспецифическому антигену под названием «афала», применяющиеся в клинической практике для лечения аденомы простаты.

ОПУХОЛЕВЫЕ ПРОМОТОРЫ (ОП). От англ. promotor – *тот, кто способствует* < лат. promoveo (promotum) – *двигать вперёд, продвигать, расширять*. Различные химические соединения (агенты), сами не проявляющие канцерогенных свойств, но усиливающие действие канцерогенов. Другими словами, вещества, усиливающие развитие опухолевого процесса. К ним, например, относятся сахарин и фенобарбитал. Хорошо известным ОП является *кротоновое масло*, которое получают из клещевины – растения семейства молочайных. Кротоновое масло содержит смесь форболовых эфиров. Из них самый активный эфир – *12-О-тетрадеканоилфорбол-13-ацетат* (ТФА, TPA)*. Рецептором TPA служит протеинкиназа С, что повышает её активность и приводит к фосфорилированию ряда внутриклеточных белков, ассоциированных с опухолевым ростом (см. также **Промоция (промотирование)** и **Кротон**). Синоним – *ко-канцерогены*.

*TPA известен также как препарат твин-80.

ОПУХОЛЕВАЯ ТРАНСФОРМАЦИЯ. От лат. transformatio – *преобразование*, *превращение*. Многостадийный процесс превращения нормальной клетки в опухолевую, способную в результате неконтролируемой организмом пролиферации давать макроскопические новообразования (опухоли). До недавнего времени считали, что трансформация связана только с приобретением клеткой череды поломок в генах (мутаций). Однако в течение последних десяти лет накопились данные, показывающие, что в трансформации могут принимать участие и другие события, не затрагивающие первичную структуру ДНК, а связанные с эпигенетическими изменениями, отвечающими за процессы включения или выключения генов в определённых генных локусах, связанных с пролиферацией (протоонкогенов и антионкогенов или генов онкосупрессоров).

Дуглас Ханахан (Douglas Hanahan) и Роберт Вайнберг (Robert Weinberg) в работе «Признаки рака» («The Hallmarks of Cancer», Cell, 2000) выделили шесть основных свойств трансформированной клетки, способной образовывать раковую опухоль: 1. Клетка должна научиться стимулировать свою пролиферацию (без экзогенных факторов роста) и стать нечувствительной к сигналам, подавляющим её. 2. Она должна выключить защитные механизмы апоптоза. 3. Должна научиться обходить ограничения, налагаемые укорочением теломер. 4. Должна научиться стимулировать ангиогенез. 5. Должна приобрести способность к инвазивному росту (прорастанию) в окружающие ткани. 6. Должна научиться образовывать эктопические очаги роста (процесс метастазирования). Процесс образования опухоли включает несколько этапов: 1. *Инициация* опухоли. 2. *Промоция* опухоли (преимущественное размножение повреждённых клеток). 3. *Прогрессия* опухоли – процессы, ведущие к появлению злокачественности – инвазивности (малигнизации) и образованию вторичных или эктопических очагов её роста (метастазов). Изначально любая опухолевая клетка находится в окружении других нормальных клеток. В результате она утрачивает с ними коммуникативную связь либо эта связь становится другой (односторонней). В то же время любая опухоль обычно очень неоднородна и представляет собой гетерогенную по клеточному составу структуру. По мере роста и развития опухоли она, как бы, совершенствуется в своём эгоизме, что в конце концов приводит её к гибели через гибель организма носителя опухоли, за счёт которого она и существует.

Синоним – *раковая трансформация*.

ОРГАНЕЛЛЫ. От греч. organon – *орудие*. Компоненты (структуры) клетки, выполняющие специфические функции. Структуры животных клеток, видимые в световой микроскоп: ядро, митохондрии, лизосомы и микросомы. Ультраструктуры: плазмалемма, аппарат Гольджи, эндоплазматическая сеть, микротрубочки. Синоним – *органоиды*.

ОРГАНОГРАФИЯ. От греч. organon – *орудие* и grapho – *пишу*. Подробное описание компонентов, органов (орудий), с помощью которых организм (или отдельная клетка) осуществляет свои функции.

ОРГАНОИДЫ. От греч. organon – *орудие* и eidos – *сходство*. Морфофункциональные структуры (единицы) клетки. Синоним – *органеллы*.

ОРТОМИТОЗ. От греч. orthos – *прямой*, *правильный* и «митоз». Деление клетки, идущее с об-

разованием двухполюсного веретена. Выделяют три формы ортомитоза: *открытый* (обычный митоз), *полузакрытый* и *закрытый*. При открытом ортомитозе ядерная оболочка полностью распадается. Этот тип деления характерен для животных клеток, для клеток высших растений и некоторых простейших. В свою очередь, эта форма представлена *астральным* или *анастральным* типом митоза. При *закрытом* ортомитозе полностью сохраняется ядерная оболочка и микротрубочки формируются в кариоплазме и (в отличие от плевромитоза) не связаны с ядерной оболочкой. При *полузакрытом* ортомитозе веретено формируется с помощью расположенных в цитоплазме ЦОМТ, а ядерная оболочка разрушается только в полярных зонах (см. **Митоз** и **Плевромитоз**).

ОСТАТОЧНЫЕ ТЕЛЬЦА. Вторичные лизосомы, закончившие процесс переваривания и содержащие негидролизованный материал (остатки), например жирные кислоты. В них почти нет гидролитических ферментов. Остаточные тельца выводятся путём экзоцитоза, либо накапливаются в клетке, либо смешиваются с цитоплазмой.

ОСТЕОБЛАСТЫ. От греч. osteon – *кость* и blast – *росток*. Клетки мезенхимного происхождения у позвоночных животных, вырабатывающие костную ткань (выделяют основное вещество кости, содержащее *оссеин* и гидроксиапатит). В растущей кости располагаются в зонах её роста, например эпифизах трубчатых костей. В сформированной кости образуются только в участках регенерации и перестройки костной ткани. Остеобласты образуются из первичных остеогенных клеток (стволовых клеток остеобластов) и превращаются в последующем в остеоциты. Маркёром *остеобластов* служит *щелочная фосфатаза*. Избыток фтора в организме стимулирует пролиферацию остеобластов, повышая хрупкость костей. Не следует сбрасывать со счетов и возможность провоцирования фтором трансформации остеобластов с образованием злокачественных опухоли (остеосаркомы).

ОСТЕОКЛАСТЫ. От греч. osteon – *кость* и klassis (klastos) – *разломанный на куски* (klao – *ломаю*, *разбиваю*). Клетки, разрушающие кость. Костная ткань – это динамичная система с постоянным синтезом и резорбцией основного материала, а также хранилище неорганических фосфатов и кальция. Она содержит специальные многоядерные клетки *остеокласты**, разрушающие (лизирующие) кость при её перестройках, происходящих в процессе роста и регенерации кости (противоположной функцией обладают *остеобласты*) (см. **Остеобласты**). Остеокласты оснащены хорошо развитой системой активных лизосом, обеспечивающих процессы резорбции кости. Маркёром *остеокластов* служит *кислая фосфатаза*. Синоним – *костные клетки-фаги*.

*Остеокласты возникают в результате слияния друг с другом нескольких клеток. В этом смысле они подобны так называемым телам воспаления – многоядерным клеткам, возникающим в очагах воспаления.

ОСТЕОСАРКОМА. От греч. osteon – *кость*, sarcos – *мясо* и oma – *опухоль*. Самая распространённая форма рака костей. Возникает как результат трансформации клеток кости – *остеобластов* (см. **Остеобласты**). Поражает, главным образом, детей и подростков, у которых ещё идёт интенсивный рост костей.

ОСТЕОЦИТЫ. От греч. osteon – *кость* и kytos – *клетка*. Специализированные клетки костной ткани позвоночных животных, образующиеся из *остеобластов* при их дифференцировке, специализированные на «строительстве» кости (см. **Остеобласты** и **Остеокласты**).

ОСЦИЛЛЯЦИЯ. От лат. oscillatio – *качание*, *раскачивание*. Например, *осцилляторный* механизм синхронного дробления яиц земноводных, предложенный Ньюпортом и Киршнером (Newport, Kirschner, 1984).

ПАЛЛАДИН*. Цитоскелетный белок, отвечающий за форму и строение клеток различных тканей. Установлено, что концентрация палладина в клетках со сложной архитектоникой (нервные клетки, клетки кожи, которые как бы сплетены друг с другом подобно шерстяным ниткам в вязаном полотне) значительно выше, чем в других клетках. В клетках, не имеющих чёткой генетически предопределённой формы, белок палладин практически отсутствует. Палладин также отвечает за прикрепление или, напротив, разъединение клеток между собой. Например, мелких молекул палладина много в матке мыши во время овуляции (обеспечивают функцию прикрепления зародыша к эндометрию). Накопление в клетке разновидности крупных молекул палладина, напротив, делает клетку совершенно свободной и мобильной. Белка такой формы много в метастазирующих клетках.

*Название происходит от имени итальянского архитектора XVI в. Андреа Палладио (1508–1580), представителя эпохи позднего Возрождения, основоположника течения в архитектуре – *палладианства*.

ПАРАНУКЛЕАРНЫЙ. От греч. para – *около* и лат. nucleus – *ядро*. Околоядерный. То, что вне ядра, но ряжом с ним.

ПАРАНУКЛЕУС. От греч. para – *около* и лат. nucleus – *ядро*. Дополнительное ядро или скопления хроматина около ядра. Синоним – *акцессорное ядро*.

ПАРАСИНАПСИС. От греч. para – *около* и synapsis – *связь*. Процесс конъюгации хромосом в профазе первого деления. Синоним – *парасиндез*.

ПАРАСИНДЕЗ. От греч. para – *около* и syndesmos – *связка*. Процесс конъюгации хромосом в профазе первого деления.

ПАХИНЕМА. От греч. «pachynema» – *толстая нить*, где «pachys» («pachyteros») – *толстый* и «nema» – *пряжа, двойная нить*. Третья стадия первой профазы мейоза, на которой хромосомные нити утолщаются за счёт их полной конъюгации. При этом число толстых (пахинемных) хромосом равно гаплоидному числу (1n), но они состоят из двух гомологов, каждый из которых содержит по две сестринские хроматиды. Синоним – *пахитена*.

ПАХИТЕНА. От греч. pachytena – *толстая нить* (pachyteros – *толстый* и tena – *нить*). Стадия толстых нитей в профазе мейоза, в процессе которой завершается конъюгация хромосом (гомологов) и происходит *кроссинговер* – взаимный обмен идентичными участками хромосом. Синоним – *пахинема*.

ПЕНЕТРАНТЫ. От лат. penetro – *проникать*, *входить внутрь*. Стрекательные капсулы (клетки) у гидроидных полипов (гидры), содержащие стрекательную нить*, поражающую добычу.

*От «стрекало», соответствует лат. stimulus – *остроконечная палка*, которой погоняли животных (побуждение, стимул).

ПЕРЕВИВАЕМЫЕ ЛИНИИ КЛЕТОК. Клетки, приобретшие способность к неограниченному росту в условиях культивирования *in vitro* в результате спонтанного изменения (или слияния, как, например, в случае с гибридом) схемы дифференцировки, что и обеспечивает их выживание. Синоним – *постоянные линии клеток*.

ПЕРЕНОСЧИК ГЛЮКОЗЫ (GLUT – glucose transporter). Семейство структурно близких мембранных белков, содержащих 12 трансмембранных α-спиральных фрагментов и один олигосахарид, ориентированный во внеклеточное пространство. Изоформы GLUT-1 и GLUT-3 имеют высокое сродство к глюкозе (Kd около 1мМ) и обнаружены во всех клетках. GLUT-2 локализуется в клетках печени и поджелудочной железы (Kd 15-20мМ). GLUT-4 (Kd 5мМ), присутствует в плазматической мембране мышечных и жировых клеток. Инсулин увеличивает количество молекул GLUT-4 на поверхности клеток и таким образом стимулирует поглощение глюкозы этими тканями*. GLUT-5 обеспечивает *симпорт* (см. **Симпорт**) глюкозы с ионами Na^+ и присутствует в клетках кишечного эпителия.

*Белок GLUT-4 изначально локализуется в мембранах транспортных внутриклеточных везикул. Связывание инсулина со своими рецепторами приводит к каскаду реакций, благодаря которым везикулы сливаются с плазматической мембраной и число переносчиков резко увеличивается. Поэтому GLUT-4 называют также *инсулинозависимым транспортёром*. Считается, что при диабете II типа нарушается механизм позиционирования GLUT-4 на плазматической мембране жировых клеток.

ПЕРИАКСИН. От греч. peri – *вокруг*, *около* и axis – *ось*. Специфический белок шванновских клеток.

ПЕРИКАРИОН. От греч. peri – *вокруг*, *около* и karyon – *ядро клетки*. Тело нейрона, от которого отходят нервные отростки (дендриты и аксон).

ПЕРИОДЫ ПОКОЯ. Образное название периодов в жизненном цикле клеток, когда они покидают клеточный цикл. Для обозначения периодов пролиферативного покоя О.И. Епифанова и В.В. Терских в 1969 г. предложили символы R_1 (соответствует символу G_0)* и R_2 (соответствует понятию G_2-популяции), образованные от англ. rest – *покой*. Покоящиеся клетки во многих случаях выполняют функции, свойственные определённой ткани. Кроме того, биологический смысл существования периодов покоя состоит в создании запасного пула клеток на тот случай, если потребуется восполнение их числа путём возврата к активной пролиферации.

*Представление о клетках, которые после окончания митоза могут выйти в состояние «вне цикла», из которого при необходимости могут вновь вступить в цикл под влиянием пролиферативного стимула, впервые было сформулировано независимо друг от друга двумя исследователями – венгром Ласло Лайтой (Lajtha, 1963) из Хаммерсмитовского госпиталя (Манчестер) и швейцарцем Генри Квастлером (Quastler, 1963) из Брукхейвенской национальной лаборатории (США), обозначившими это состояние как период или фазу G_0 (состояние покоя).

ПЕРИПЛАЗМА. От греч. peri – *вокруг*, *около* и plasmos – *нечто оформленное*. Иначе, *периплазматическое пространство* (обычно толщиной 10 нм), лежащее между внешней липопротеидной мембраной бактериальной стенки у грамотрицательных бактерий и плазматической мембраной клетки. Содержит муреиновый слой и раствор гидролитических ферментов (гидролаз) и транспортных белков.

ПЕРИЦЕНТРИН. От греч. peri – *вокруг*, *около*, centrum – *центр* и prote(in) – *белок*. Белок, участвующий в процессах деления клеток, недостаток которого приводит к микроцефалии (см. **Синдром Секкеля** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**). Обнаружен ген, ответственный за синтез этого белка. Он «работает в связке» с другим геном, участвующим в процессах репарации повреждённой ДНК.

ПЕРИЦИТЫ. От греч. peri – *вокруг*, *около* и kytos – *клетка*. Отросчатые клетки, расположенные в стенках капилляров. Окружают снаружи эндотелиальные клетки. В мозге, наряду с астроцитами, оплетают всю кровеносную систему и способствуют передаче сигналов, облегчая взаимодействие крови, эндотелия и нейронов.

ПЕРЛЕКАН. От лат. per – *через*, *сквозь*, (lec)tus – *ложе*, *постель* и «протеогли(кан)». Белок внекле-

точного матрикса (ВКМ), связывающий между собой коллагеновые и ламининовые сетевые структуры (связывает коллаген IV типа с ламинином).

ПЕРМЕАБИЛЬНЫЙ. От лат permeo – *проходить через* и англ. able – *умеющий*. Проницаемый. Термин относится к способности веществ проходить через биологические мембраны (англ. pervious). Пермеабилизация, например, необходима для того, чтобы пометить белки цитоскелета антителами (*пермеабилизированные клетки*).

ПЕРМЕАЗЫ. От лат permeo – *проходить через*, *проникать* и суффикса «аза», означающего, что это фермент. Мембранные транспортные белки, обеспечивающие транспорт (перенос) веществ (ионов) через плазмалемму. Пермеазы могут обеспечивать унипорт (проводить в одном направлении одно вещество), симпорт (несколько веществ, например, глюкозу и ионы Na+), или антипорт (вместе с импортом одного вещества выводить из клетки другое). *Термин применим только к прокариотам*.

ПЕРМИССИВНЫЙ. От англ. permission – *разрешение* < лат. permitto, permissum – *предоставлять*, *позволять*. Разрешающий. Например, *пермиссивная* температура культивирования соматических клеток млекопитающих более низкая (32–34 °С), чем обычно, позволяет пролиферировать клеткам – ts-мутантам клеточного цикла (температурно-чувствительным мутантам, где t – температура и s (sensible) – *чувствительный*). Ещё один пример из физиологии: пермиссивное действие кортизола на катехоламины, усиливающие кровоток в мышцах при стрессе, т.е. это действие катехоламинов проявляется только в присутствии кортизола.

ПЕРОКСИНЫ. От лат. per – *через*, греч. oxys – *кислый* и prote(in) – *белок*. Функциональные белковые компоненты пероксисом (см. **Пероксисомы**).

ПЕРОКСИСОМЫ*. От лат. per – *через*, греч. oxys – *кислый* и soma – *тело*. Одномембранные органеллы, найденные в большинстве эукариотических клеток и участвующие главным образом в обмене перекисей**. Эти органеллы содержат большое количество различных оксидаз (пероксинов), генерирующих токсичный пероксид водорода в реакциях типа $RH_2 + O_2 \rightarrow R + H_2O_2$, где *R* – органический субстрат. В пероксисомах содержится около 50 ферментов, участвующих в различных метаболических реакциях, а также фермент каталаза***, разрушающий перекись водорода на кислород и воду. Пероксисомы печени, в частности, окисляют этиловый спирт, превращая его в уксусный альдегид, а также участвуют в реакциях β-окисления (см. **Реакции β-окисления** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**). «Размножение» пероксисом стимулируют гиполипидемические лекарственные средства (см. **Рецепторы, активируемые пероксисомным пролифератором**). В клетках растений различают три типа пероксисом: *глиоксисомы*, *гликолисомы* и *уроксисомы* (см. соответствующие статьи). Белки пероксисом, как и лизосомные гидролазы, синтезируются исключительно на рибосомах, встроенных в мембраны «шероховатого» ЭПР. Пероксисомы играют важную роль в процессах фотодыхания у растений, а также процессах, связанных с распадом пуринов. Для них характерен метаболический путь, получивший название *глиоксилатный цикл*.

*Термин *пероксисома* используется потому, что ферменты, локализованные в этих структурах (различные оксидазы), способны образовывать перекись водорода (H_2O_2). Поскольку пероксисомы иногда содержат твёрдые включения, первоначально их назвали «микротельцами» (микросомами). Микротельца впервые были обнаружены в печени млекопитающих де Дювом, Бодуином и их коллегами в 60-е гг. XX в. (de Duve C., Baudhuin P., 1966). Авторы рассматривали пероксисомы как «ископаемые дыхательные частицы», которые функционировали в клетках на ранних этапах эволюции.

**В пероксисомах происходит также разрушение некоторых аминокислот и жирных кислот.

***Каталаза – фермент-маркёр пероксисом, благодаря которому их можно отличить от лизосом. Вторым маркёром служит оксидаза мочевой кислоты.

ПЕРФОРИНЫ. От лат. perforatio – *продырявливание* и prote(in) – *белок*. Белки, впрыскиваемые цитотоксическими Т-клетками (Т-киллерами) и НК-клетками в зону контакта с клеткой-мишенью. В результате *перфорины* полимеризуются и формирует в плазматической мембране дефектной клетки-мишени, подлежащей уничтожению, трансмембранные каналы (поры), по которым внутрь последней поступает смесь протеолитических ферментов, называемая *гранзимами* или *фрагментинами*, что и приводит клетку к гибели (см. **Гранзимы** и **Фрагментины**).

ПИГМЕНТНАЯ КСЕРОДЕРМА. От лат. pigmentum – *красящее вещество*, а также греч. xeros – *сухой* и derma – *кожа*. Заболевание, при котором пребывание на солнце приводит к разрушению меланоцитов (см. **Меланоциты**). Люди, страдающие пигментной ксеродермой, чаще болеют плоскоклеточным и базальноклеточным раком кожи.

ПИКНОЗ. От греч. pyknos (англ. pycnosis) – *плотный*, *густой*. Уплотнение и сморщивание клетки или клеточного ядра, связанное с увеличением сродства к красителям (например, *пикнотическое* ядро).

ПИКНОМОРФНЫЙ. От греч. pyknos – *плотный* и morphe – *форма*. Термин отражает избыточную способность клетки или ткани к окрашиванию.

ПИНАКОЦИТЫ. От греч. pinax – *доска*, *картина* и kytos – *клетка*. Один их типов соматических клеток у губок.

ПИНЕАЛОЦИТЫ. От лат. pinea – *сосновая шишка* и греч. kytos – *клетка*. Нейроглиальные клетки *эпифиза* (шишковидной или пинеальной железы), имеющие отростки, заканчивающиеся булавовидными расширениями. Синоним – *главные клетки* (chief cells).

ПИНОСОМЫ*. От греч. pinein – *пить* и soma – *тело*. Пиноцитозные пузырьки (эндоцитозные вакуоли или эндосомы), отрывающиеся от клеточной поверхности и перемещающиеся вглубь цитоплазмы. Образование пиносом происходит в специализированных участках плазмалеммы, называемых «окаймлённые ямки». Эти ямки занимают около 2 % клеточной поверхности и покрыты изнутри рыхлой сетью, состоящей из белка *клатрина*, ассоциированного с рядом дополнительных «одевающих белков», которые образуют структуру *трискелиона* (см. **Клатрин** и **Трискелион**).

*Образование пиносом характерно для клеток кишечного эпителия, эндотелия, а также для амёб.

ПИНОЦИТОЗ. От греч. pinein – *пить*, kytos – *клетка* и -osis – *состояние*. Активное всасывание воды с растворёнными в ней веществами (или суспензиями) путём впячивания плазмалеммы и образования отшнуровывающихся от поверхности клетки пузырьков* (*пиносом*), которые затем перемещаются *центрипетально* в толщу цитоплазмы. Пиноцитоз может осуществляться различными способами: 1. С образованием простой инвагинации плазмалеммы. 2. С образованием удлинённого узкого канала, содержащего захваченный материал. 3. На участках реснитчатой поверхности (инвагинация межресничных участков плазмалеммы).

*Впервые этот процесс наблюдали с помощью метода микрокиносъёмки Эдвардс у амёбы и Льюис (США) у макрофагов в культуре *in vitro*. Именно Льюис и предложил термин *пиноцитоз* (Lewis Warren H., 1929, 1931).

ПИРАМИДНЫЕ КЛЕТКИ. Нейроны треугольной формы, образующие в коре головного мозга обширную сеть и обеспечивающие связь префронтальной коры с глубинными структурами мозга, отвечающими за формирование эмоций, желаний и привычек. Эти связи легко нарушаются при изменении нейрохимической среды мозга, вызванной стрессом (см. **Префронтальная кора** и **Стресс** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**).

ПИРЕНОИДЫ. От лат. pyrene (греч. piren) – *косточка*, *семя* и eides – *похожий*. Тельца в хроматофорах некоторых простейших, содержащие крахмал.

ПИРЕНОФОР. От лат. pyrene – *косточка*, *семя* и греч. phoro – *нести*. Часть цитоплазмы, содержащая ядро.

ПИРОНИН (Pyronin Y). От лат. pyrene – *косточка*, *семя*. Краситель, специфичный к рибосомальной РНК. Используют для идентификации стволовых клеток.

ПИТУИЦИТ. От лат. pituitary – *гипофиз* и греч. kytos – *клетка*. Клетка нейрогипофиза.

ПЛАЗМАЛЕММА*. От греч. plasma – *нечто вылепленное* и lemma – *кожица*, *оболочка*. Клеточная мембрана**, отделяющая протопласт от окружающей среды***. Долгое время плазмалемму считали стабильной клеточной структурой, но постепенно стало ясно, что она представляет собой очень активную, динамичную, постоянно изменяющуюся и перестраивающуюся систему, в которой появляются и распадаются новые молекулярные образования. Оказалось также, что в разных частях организма состав клеточных мембран различается. Он изменяется также с возрастом и при различных патологиях. Плазматической мембране присуща энергозависимая барьерно-транспортная функция; именно она обусловливает транспорт веществ внутрь клетки и обратно и отвечает за явление *плазмолиза-деплазмолиза*. Через плазмалемму осуществляются межклеточные взаимодействия (передача внутрь клетки сигналов) и клеточная адгезия. В полярных клетках разные стороны плазматической мембраны обладают различными свойствами. В простейшем монослое эпителиальных клеток различают *базальную* поверхность, примыкающую к внеклеточному матриксу (базальной мембране), *базолатеральную* поверхность, обращённую к другим клеткам и свободную *апикальную* поверхность, формирующую выстилку протока, полости или наружную поверхность ткани. Синоним – *плазматическая мембрана*.

*Термин впервые был предложен Джеймсом Плоу (Plowe J.Q., 1931).

**Это название периферического слоя протопласта ввели в ещё 1855 г. немецкие ботаники Карл Негели и Карл Кремер (Nägeli C., Cramer C., 1855).

***В растительных клетках плазмалемма находится под клеточной оболочкой.

ПЛАЗМАТИЧЕСКИЕ КЛЕТКИ. От греч. plasma – *нечто вылепленное* и kytos – *клетка*. Зрелые клетки иммунной системы, продуцирующие антитела и возникающие из стимулированных антигенами *плазмобластов* (антителопродуцирующих В-лимфоцитов или лимфобластов). В процессе иммунного ответа плазмоциты претерпевают молекулярные перестройки в области генов, ответственных за образование антител (*соматическое гипермутирование*), вследствие чего становятся генетически отличными от остальных клеток организма. Лишены способности экспрессировать рецепторы иммуноглобулинов (Fc-рецепторы), в результате чего характеризуются постоянным и высоким уровнем биосинтеза антител. Способность плазмоцитов синтезировать огромные количества антител обеспечивается высокоразвитой системой гранулярной эндоплазматической сети (см. **Клональная селекция, Лимфобласты** и **Соматическое гипермутирование**). Синоним – *плазмоциты*.

ПЛАЗМОБЛАСТЫ. От греч. plasma – *нечто вылепленное* и blastos – *росток*. Клетки – предшественники плазмоцитов, способные к интенсивной пролиферации и возникающие в процессе дифференцировки В-лимфоцитов (см. **Плазматические клетки**).

ПЛАЗМОГАМИЯ. От греч. plasma – *нечто вылепленное* и gamos – *брак*. Слияние нескольких клеток при сохранении обособленности ядер в общей цитоплазме. Процесс образования плазмодия. Синоним – *пластогамия*.

ПЛАЗМОДЁСМЫ. От греч. «plasma» – *нечто вылепленное* и desmos – *связка*. Специальные контакты между дочерними растительными клетками, пронизывающие клеточную оболочку. Тип межклеточных связей у растений. Представляет собой тонкие трубчатые цитоплазматические каналы, соединяющие соседние клетки и проходящие через клеточные стенки, разделяющие клетки. В результате гиалоплазма соседних клеток оказывается соединённой, а сами клетки объединяются в структуру, напоминающую *синцитий*. Синоним – *цитоплазматические мостики*.

ПЛАЗМОЛИЗ. От греч. plasma – *нечто вылепленное* и lysis – *растворение* (*разложение*). 1. Отделение протоплазмы от клеточной оболочки в гипертоническом растворе в результате её сжатия, вызванное потерей воды за счёт процесса обратного осмоса. Явление, характерное только для живых клеток, имеющих клеточную оболочку. 2. Под термином *плазмолиз* понимают также процесс, аналогичный гемолизу эритроцитов, когда в результате отёка клетки (вследствие увеличения проницаемости для воды) плазмалемма разрывается и содержимое клетки вытекает наружу, исключая крупные клеточные органеллы.

ПЛАЗМОН. От греч. plasma – *нечто вылепленное* и суффикса «om», обозначающего совокупность (по аналогии с *геномом*, *транскриптомом* и т.д.). Совокупность генетического материала структурных элементов клетки (митохондрий, пластид). Внеядерные факторы наследственности. Синоним – *цитоплазматическая наследственность*.

ПЛАЗМОРЕКСИС. От греч. plasma – *нечто вылепленное* и rhexis – *разрыв*. Распад цитоплазмы клетки на отдельные фрагменты при некрозе.

ПЛАЗМОЦИТОЗ. От греч. plasma – *нечто вылепленное*, kytos – *клетка* и -osis – *состояние*. Присутствие плазматических клеток в циркулирующей крови, а также тканях и экссудате.

ПЛАЗМОЦИТОМА. От греч. plasma – *нечто вылепленное*, kytos – *клетка* и oma – *вздутие*, *опухоль*. Миеломная болезнь (опухолевое заболевание крови).

ПЛАЗМОЦИТЫ. См. **Плазматические клетки**.

ПЛАКИНЫ. От англ. plaque – *пластинка*, *плашка* и греч. prote(in) – *белок*. Семейство больших многофункциональных линкерных* белков цитоскелета, взаимодействующих с белками промежуточных филаментов, актиновыми филаментами и микротрубочками (образуют временные ассоциаты). В это семейство входят *десмоплакины***, *плектины****, *периплакины* и *энвоплакины*, а также BPAG1 (BP230)***. Синонимы: *цитолинкерные белки*, *спектраплакины*.

*От англ. linker – *связующее звено*, *сцепление*.

**Основные структурные компоненты десмосом кератиноцитов стратифицированного ороговевающего эпителия.

***Локализованы в полудесмосомах. Плектин (от лат. plecto – *плести*), взаимодействуя с промежуточными филаментами и микротрубочками, способствует образованию в клетке различных цитоскелетных систем.

ПЛАСТЫ. От греч. plastos – *сформированный*, *вылепленный*. Общее название органелл, чётко отграниченных от остальной цитоплазмы оболочкой, состоящей из двух элементарных мембран. К таким органеллам относятся ядерная оболочка (т.е. ядро), митохондрии и в растительных клетках различные пластиды. Все пласты содержат ДНК (в виде хроматина в ядре или кольцевых молекул в митохондриях и пластидах).

ПЛЕВРОМИТОЗ. От греч. pleura – *бок* и «митоз». Наиболее простой тип митоза, характеризующийся образованием полуверетён. При *закрытом плевромитозе*, когда расхождение хромосом происходит без разрушения ядерной оболочки, в качестве центров организации микротрубочек (ЦОМТ) участвуют особые структуры – *полярные тельца*, расположенные на внутренней стороне ядерной оболочки. Такой тип митоза характерен для грибов (аскомицетов, миксомицетов, дрожжей, зигомицетов, хитридиевых, оомицетов) и простейших. При *полузакрытом плевромитозе* ядерная оболочка разрушается только на полюсах сформированного веретена.

ПЛЕЙОТИПИЧЕСКИЙ ОТВЕТ. От греч. pleios – *больше* и typos – *отпечаток*, *форма*, *образец*. Серия быстро протекающих множественных структурных и функциональных изменений, возникающих в ответ на действие митогенного стимула (фактора роста) в покоящихся клетках. Развивается в ранний пререпликативный период (см. **Пререпликативный период**). Синоним – *плейотропный ответ*.

ПЛЕЙОТРОПНЫЙ ОТВЕТ. От греч. pleon – *больше* и tropos – *направление*, *поворот* (способ). Неоднозначный ответ клетки (см. **Плейотипический ответ**, а также **Плейотропия (плейотропность)** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**).

ПЛОТНЫЕ КОНТАКТЫ. Межклеточные контакты, характерные для однослойных эпителиев, при которых не происходит диффузии молекул в межклеточное пространство. Представля-

ют собой зоны слипания, где внешние слои двух плазматических мембран максимально сближены. Обеспечиваются специальными интегральными белками *окклюдином* и *клаудином*. Синонимы: *плотные соединения*, *запирающие контакты*.

ПЛЮРИПОТЕНТНОСТЬ. От лат. pluralis – *множественный* (numerus) и potentia – *способность*, *возможность*, *сила*. Способность эмбриональных стволовых клеток порождать любые клетки, которые присутствуют в организме.

ПЛЮРИПОТЕНТНЫЕ КЛЕТКИ. От лат. pluralis – *множественный* (numerus) и potentia – *способность*, *возможность*, *сила*. Эмбриональные стволовые клетки, способные образовывать ткани любого типа при имплантации в живой организм. Другими словами, многоцелевые стволовые клетки, дающие начало всем типам клеток. У человека плюрипотентные стволовые клетки способны давать начало любой клетке из 220 типов дифференцированных клеток будущего организма**. В норме только клетки эмбриона на самых ранних стадиях обладают плюрипотентностью. Эта способность к превращению в любую клетку и послужила основанием для их названия. На более поздней стадии развития эмбриона они превращаются в *мультипотентные* клетки (см. **Мультипотентные клетки**). Синоним – *тотипотентные клетки* (см. **Тотипотентность**).

*Впервые эмбриональные стволовые клетки были получены из мышиных эмбрионов в 1981 г. в Кембридже (Великобритания) М. Эвансом и М. Кауфманом.

**В то же время считается, что только человеческий мозг содержит сотни типов специализированных клеток.

ПЛЮРИПОТЕНЦИЯ*. От лат. pluralis – *множественный* и potentia – *способность*, *возможность*, *сила*. Название, данное новой клеточной методике, заключающейся в возвращении взрослых соматических (дифференцированных) клеток в эмбриональное состояние (полная дедифференцировка), при котором восстанавливается их способность к повторному превращению в клетки с любым типом дифференцировки. Такие клетки получили название «*индуцированные плюрипотентные стволовые клетки*» (*iPS*). Эта методика получения стволовых клеток является альтернативной ранее разработанной технологии получения эмбриональных стволовых клеток путём переноса ядер соматических клеток в энуклеированную яйцеклетку (SCNT)**, с помощью которой было впервые осуществлено клонирование овечки Долли (см. **Клонирование** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**, а также **Тотипотентность**).

*Методика впервые была разработана в 2006 г. японским исследователем Шиньей Яманакой (Shinya Yamanaka) из Киотского университета.

***Somatic cell nuclear transfer.*

ПНЕВМОЦИТЫ. От греч. pneumon (фр. pneumon) – *лёгкие* и kytos – *клетка*. Эпителиальные клетки, выстилающие воздушные полости лёгкого. Клетки, характерные для респираторного отдела лёгких.

ПОДОЦИТЫ. От греч. podos – *нога* и kytos – *клетка*. Эпителиальные клетки внутреннего листка капсулы почечных клубочков. Подоциты прикреплены с помощью подошвенных отростков* к базальной мембране на наружной поверхности капиллярных клубочков, откуда и получили своё название.

*Pedicel – вторичные отростки подоцитов или ножки (*foot process*, *footplate*).

ПОЙКИЛОБЛАСТЫ. От греч. poikilos – *различный* и blastos – *росток*. Ядросодержащие эритроидные клетки неправильной формы.

ПОЙКИЛОЦИТЫ. От греч. poikilos – *различный* и kytos – *клетка*. Эритроциты неправильной формы.

ПОКОЯЩИЕСЯ КЛЕТКИ. Клетки, находящиеся вне митотического цикла, но сохраняющие способность возвращаться к пролиферации под влиянием адекватного стимула. Подавляющее большинство соматических клеток взрослого организма – это покоящиеся клетки, как правило дифференцированные, выполняющие свои специализированные функции. Покоящиеся клетки характеризуются особым типом метаболизма, обусловленным активацией определённых метаболических процессов, обеспечивающих поддержание состояния пролиферативного покоя и препятствующих несбалансированному росту клеток. Синоним (англ.) – *resting cells*.

ПОЛИБЛАСТЫ. От греч. poly – *много* и blastos – *росток*. Не очень точное название амёбоидных фагоцитирующих клеток – свободных *макрофагов*, обнаруживаемых в экссудатах из очагов воспаления. Синоним – *макрофаг амёбоидный*.

ПОЛИНУКЛЕАРНЫЙ. От греч. poly – *много* и лат. nucleus – *ядро*. Многоядерный. Синоним – *мультинуклеарный*.

ПОЛИПЛОИДИЯ. От греч. polyploos – *многопутный*, *многократный* и eidos – *сходство*. Кратное гаплоидном набору увеличение числа хромосом (хроматид) в клетках. Плоидность может соответствовать 4*n*, 8*n*, 16*n*, 32*n* и т.д. Возникает за счёт нерасхождения хромосом в митозе. Искусственную полиплоидию можно вызвать с помощью веществ, разрушающих нити митотического веретена, например *колхицина*. За счёт объединения неразошедшихся наборов хромосом возникают крупные ядра. Полиплоидные клетки способны к митозу. Во многих органах и тканях диплоидных организмов встречаются полиплоидные клетки (*соматическая полиплоидия*). Это явление часто называют *эндорепродукцией*. Большинство культурных растений – *полиплоиды*. Открытие полиплоидов позволило понять некоторые

принципы эволюции. Полиплоидия характерна для современных *Protozoa*, имеющих фрагментированные геномы, состоящие из небольших многокопийных (полиплоидных) хромосом. Считается, что несовершенство системы репликации у протоорганизмов привело к появлению полиплоидии как защитному механизму от постоянно возникающих ошибок. Следует отметить, что почти всегда для полиплоидных клеток характерна более или менее выраженная гипертрофия, связанная с приростом массы цитоплазмы.

Описаны несколько случаев рождения нежизнеспособных триплоидных детей, у которых было 69 хромосом. Печень человека часто содержит не только двуядерные клетки, но и участки с клетками, несущими полиплоидные (триплоидные) наборы хромосом. По-видимому, так компенсируется повышенная детоксикационная нагрузка на орган.

*Открыта в 1938 г. американским учёным Альбертом Блейксли.

ПОЛИСОМЫ. От греч. poly – *много* и soma – *тело*. Впервые были описаны в 1957 г. немецким биологом С. Штруггером, который назвал их *цитонемами* (клеточными нитями). Белоксинтезирующая структура клетки, в которой множество рибосом последовательно расположены на одной молекуле мРНК. Это означает, что одна молекула мРНК может транслироваться одновременно несколькими (многими) рибосомами с выходом нескольких молекул белка.

ПОЛИТЕНИЯ. От греч. poly – *много*, лат. taenia – *повязка*, *лента*, *полоска** и греч. -ia – *условия*. Буквально: *многоленточность*. Особый случай эндорепродукции – увеличенной плоидности ДНК в клетках. При политении после репликации ДНК новые дочерние хроматиды не расходятся и продолжают оставаться в деспирализованном состоянии, располагаясь друг около друга. Затем они снова вступают в следующий цикл репликации и, удваиваясь, опять не расходятся. Так возникает многонитчатая (политенная) структура хромосом интерфазного ядра. Политения приводит к образованию в ядрах некоторых клеток гигантских политенных хромосом** (см. **Кольца Бальбиани**, **Гигантские хромосомы** и **Политенные хромосомы**). У двукрылых число политенных хромосом из-за конъюгации гомологичных хромосом*** равно гаплоидному набору. Политенные хромосомы никогда не участвуют в митозе; это истинно интерфазные хромосомы с активными матричными процессами. Так, у дрозофилы они в 1 000 раз толще и в 70-250 раз длиннее митотических хромосом.

*Вспомните, слово *тенёта* – ловчие сети пауков.

**Гигантские хромосомы немецкий учёный Эмиль Гейтс называл «стопкой монет в чулке» или «золотой жилой», поскольку впервые удалось увидеть гены, буквально «в лицо».

***Взаимное притяжение гомологов хромосом в интерфазных ядрах клеток слюнных желёз является исключением из правила. Оно получило название *соматической конъюгации хромосом*.

ПОЛИТЕННЫЕ ХРОМОСОМЫ. От греч. poly – *много* и taenia – *повязка*, *лента*. Многонитчатые хромосомы интерфазного ядра, образующиеся в результате процесса эндорепродукции (увеличения плоидности) путём *политении* (см. также **Гигантские хромосомы** и **Политения**).

ПОЛИТОПНЫЕ БЕЛКИ. От греч. poly – *много* и topos – *место*. Трансмембранные белки, многократно пронизывающие фосфолипидную мембрану. Другими словами, белки, имеющие более одного домена, пересекающего бислойную мембрану, и содержащие несколько внемембранных петель. Политопные белки формируются в том случае, когда их растущие полипептиды содержат несколько участков, называемых последовательностями *начала* и *окончания переноса**. Большинство политопных трансмембранных белков принадлежит к рецепторам *третьего типа*, внутриклеточные домены которых обычно связаны с G-белками (см. **Серпантинные рецепторы**).

*Когда последовательность, являющаяся сигналом *начала переноса* появляется из рибосомы, с ней тут же связывается SRP-частица, узнающая SRP-рецептор (эта последовательность по своим свойствам подобна *сигнальному пептиду*). Затем этот комплекс ассоциируется с транслоконом, переносящим растущую цепь внутрь ЭПР. Если дальше появляется последовательность *окончания переноса*, перенос прекращается, и эта последовательность закрепляет растущий белок в мембране, становясь трансмембранным доменом, а процесс трансляции продолжается дальше. Всё повторяется, когда появляется новая последовательность *начала переноса* (см. **Транслокон**). В результате белок, содержащий серию сигнальных последовательностей начала и окончания переноса, многократно прошивает липидный бислой.

ПОЛИХРОМАТОФИЛИЯ. От греч. poly – *много*, chroma – *цвет*, phileo – *люблю* и -ia – *условия*. Способность клеток окрашиваться кислыми, нейтральными или основными красителями. Например, *полихроматофильный* эритроцит (юная форма эритроцита). Синоним – *полихромия*.

ПОЛОВОЙ ХРОМАТИН. У самок млекопитающих во время раннего эмбрионального развития одна из Х-хромосом становится факультативно гетерохроматичной и при микроскопии во многих клетках видна как *половой хроматин*. Последний может быть представлен в виде тельца Барра или как структура, называемая «барабанные палочки» (см. **Тельце Барра** и **«Барабанные палочки»**). Эту особенность Х-хромосом используют для ранней диагностики пола при беременности или в криминалистике.

ПОЛЯРНОСТЬ КЛЕТОК. От ср. лат. polaris < греч. polus – *относящийся к полюсу*. Буквально: обладание двумя противоположными полюсами. Особенность строения клеток, при которой одна

поверхность отличается от другой. Большинство клеток многоклеточного организма проявляют полярность, но особенно она выражена для эпителиальных клеток. Различают *базальную*, *базолатеральную* и *апикальную* поверхности (см. соответствующие статьи).

ПОРИНОВЫЙ КОМПЛЕКС. От греч. poros – *проход*. Ядерная пора. Участок ядерной мембраны, через который осуществляется энергозависимый и регулируемый транспорт ядерных белков из цитоплазмы в ядро. Эти белки несут одну или несколько сигнальных последовательностей (участков), с помощью которых связываются с пориновым комплексом или октагоном* (см. **Сигнальные участки**).

*От греч. oktagonon – *восьмиугольник*. Супрамолекулярная структура ядерного порового комплекса (NPC – nuclear pore complex), локализованная в мембранной перфорации ядерной оболочки и имеющая октогональную симметрию. Состоит из более чем 1 000 белков-*нуклеопоринов*.

ПОРИНЫ. От греч. poros – *проход*, *отверстие*, *брод* и prote(in) – *белок*. Буквально: белки пор. Трансмембранные каналообразующие, способные к олигомеризации белки грамотрицательных бактерий, таких как *E. coli*. Эти белки-димеры или триммеры (ди- или тримерные белки)* образуют поры в наружной мембране, заполненные водой и обеспечивающие процесс переноса ионов и растворённых веществ (полярных соединений с массой до 600 кDa). Это так называемая *облегчённая* или *опосредованная диффузия*. Порины содержат многоцепочечные сегменты, имеющие β-конформацию и образующие β-цилиндры** – полярные трансмембранные проходы. Различают *порины специфические*, например, такие как PhoE (фосфопорин E) у *E. coli* и PhoP у *Pseudomonas*, пропускающие фосфат, или PhoD, пропускающий глюкозу у *Pseudomonas* и *порины общие*, такие как белки OmpC и OmpF у *E. coli*, обеспечивающие менее специфический транспорт мелких молекул. Экспрессию *общих поринов* регулирует двухкомпонентная сигнальная система (*osm*)***, чувствительная к осмотическому давлению среды.

У высших организмов пориноподобные белки найдены в мембранах митохондрий и пероксисом, а также в мембранах хлоропластов (пластид).

*Примером служит фосфолипаза, представляющая собой β-цилиндр, состоящий из 12 β-складок. А переносчик мальтозы – мальтопорин – тример, каждый мономер которого состоит из 16 β-складок.

**Трансмембранные сегменты белка формируют β-слои, укладывающиеся в виде цилиндра (бочкообразные структуры). Так белок FepA, участвующий в обмене железа у *E. coli*, содержит 22 пересекающих мембрану β-цепочки.

***Аббревиатура от греч. osmos – *толчок*.

ПОСТМИТОТИЧЕСКИЕ КЛЕТКИ. Клетки, утратившие способность к возобновлению деления (митотическому делению) в результате терминальной дифференцировки или клеточного старения.

ПОТОЦИТОЗ. От англ. potable – *питьевой* < лат. poto (potum) – *пить*, *напиваться* (или греч. poteo – *пью*), kytos – *клетка* и -osis – *состояние*. Патологическое состояние клетки, связанное с неконтролируемым поглощением воды (при отёке клетки) и характеризующееся образованием на поверхности клетки цитоплазматических выростов в виде пузырей (так называемых *саркодных* пузырей*, в которых отсутствуют органоиды). В отличие от *сферул* эти пузыри никогда не возвращаются в клетку (см. также **Сферулы** и **Блистеры**).

*От греч. sarcodes – *состоящий из мяса*.

ПРЕКОСИТИ. От англ. precocity – *раннее развитие*, *скороспелость*. Термин используется для обозначения преждевременного наступления профазы в мейозе.

ПРЕКУРСОРЫ. От лат. precursor – *предшественник* < prae – *перед* и curso – *непрерывно бегать*. В общем смысле, прекурсоры – всё, что предшествует чему-то другому, или всё, из чего последующее происходит. 1. Клетки-предшественники* (унипотентные стволовые клетки). Например, *прекурсоры* моноцитарно-макрофагальной линии дифференцировки при гемопоэзе. 2. Вещества-предшественники, из которых синтезируются физиологически активные соединения.
*Термин указывает на то, что пути развития этих незрелых клеток уже предопределены.

ПРЕРЕПЛИКАТИВНЫЙ ПЕРИОД*. Термин обозначает *отрезок времени между воздействием митогенного стимула на клетку и началом синтеза ДНК*. По метаболическим особенностям *пререпликативный период* условно подразделяют на ранний и поздний. Они отграничены друг от друга определённым моментом, получившим название «пункт ограничения» (*restriction point*), а также «пункт Парди», пройдя который клетка становится необратимо *коммитированной* в цикл. Для прохождения клеткой раннего пререпликативного периода необходимы *факторы компетенции*, а позднего – *факторы прогрессии* (см. соответствующие статьи).

*Термин был предложен итальянским цитологом Ренато Базергой (R. Baserga, 1968).

ПРОГЕНИТОРЫ. От греч. pro – *перед* и лат. genitor, gigno – *отец*, *прародитель*. В общем смысле те, кто порождают. Клетки-предшественники (обычно в кроветворной ткани). Синоним – *стволовые унипотентные клетки*.

ПРОГРЕССИЯ. От лат. progressio – *движение вперёд*. Свойство опухолевого процесса, характеризующееся закономерной сменой одних клонов опухолевых клеток другими, в результате чего возрастает злокачественность опухоли.

ПРОЛИФЕРАТИВНЫЙ ПОКОЙ. От лат. proliferatio – *размножение*, *увеличение количества*. «Особое физиологическое состояние клетки, в котором она может оставаться в течение неопреде-

лённого времени, не пролиферируя, но полностью сохраняя жизнеспособность и возможность вступления в цикл под влиянием адекватного стимула»*. Клетки могут переходить в состояние покоя как после окончания митоза (R_1, G_0-клетки), так и по завершении синтеза ДНК (R_2-клетки). Существует много типов состояния покоя с различными физиологическими функциями. Способность клеток периодически прекращать пролиферативную активность сформировалась в процессе эволюции как защитный механизм и лежит в основе физиологических состояний, связанных с наступлением пауз в развитии организмов при возникновении неблагоприятных условий. Примерами могут служить: 1. Образование бактериальных спор у бацилл сибирской язвы (в почве сохраняют жизнеспособность до 300 лет). 2. Инцистирование одноклеточных. 3. Покой у семян высших растений. 4. Паузы при метаморфозе у насекомых (майские жуки). 5. Инкапсулирование в поперечнополосатых мышцах личинок трихинелл, сохраняющих жизнеспособность иногда до нескольких десятков лет**. 6. Зимняя спячка у некоторых млекопитающих.

В то же время у многоклеточных организмов этот переход играет сложную регуляторную роль, обеспечивающую выполнение покоящимися клетками специфических функций при дифференцировке, а также сохранение стволовыми клетками, с одной стороны, неограниченной способности к самоподдержанию, а с другой – возможность образовывать функционально специализированные клетки (гемопоэтические ткани, волосяные фолликулы, эпидермис и т.п.). Только смена периодов пролиферативного покоя и активной пролиферации может обеспечивать координированный рост, регуляцию численности и поддержание размеров клеточных популяций в функционирующих тканях и органах.

*Это определение было дано в 1969 г. Ольгой Игоревной Епифановой (урождённой Грабарь) и её учеником д-ром биол. наук Василием Васильевичем Терских.

**Вызывают тяжелейшее заболевание *трихинеллёз*.

ПРОЛИФЕРАТИВНЫЙ ПУЛ. От лат. proliferatio – *размножение, увеличение количества* и англ. pool – *общий фонд*, *совокупность*, *объединённый резерв*. Термин, возникший в недрах научной дисциплины, получившей название «*кинетика клеточных популяций*» или сокращённо, «*клеточная кинетика*» и обозначающий отношение всех пролиферирующих клеток к общему числу клеток в популяции*. Пролиферативный пул также называют *фракцией роста***.

*Термин был предложен Кизелески и соавторами в 1961 г. (W.E. Kisielesky [et al.], 1961).

**Понятие введено в 1960 г. Мендельсоном (Mendelsohn M.L., 1960).

ПРОЛИФЕРАЦИЯ. От лат. proliferatio – *размножение*, *увеличение количества* < proles* – *отпрыск*, *потомок*. Процесс митотического деления клеток (увеличение их численности); рост за счёт размножения клеток (см. также **Пролификация**).

*Отсюда происходит и слово *пролетариат* – люди, у которых из имущества имеются только их дети.

ПРОЛИФИКАЦИЯ. От англ. prolificacy – *плодовитость*, *плодородность* (от лат. proles – *отпрыск*, *потомок*). Процесс увеличения численности, например, клеток (термин используется редко).

ПРОМЕЖУТОЧНЫЕ ФИЛАМЕНТЫ (ПФ). Внутриклеточная система относительно стабильных волокнистых филаментов диаметром 8–10 нм. Встречаются во всех типах животных клеток, особенно подверженных механическим воздействиям (клетки эпидермиса, мышечные клетки) и отсутствуют в клетках растений. Образуются из фибриллярных белков-мономеров. Локализуются главным образом в околоядерной зоне и в пучках фибрилл, отходящих к периферии клеток. В состав ПФ входит большая группа изобелков, таких как *кератины* I и II типа, *десмины*, *виментины*, *нейрофиламенты* и *глиальные филаменты* (см. соответствующие статьи).

ПРОМЕТАФАЗА*. От греч. pro – *перед*, *до*, meta – *после*, *за* и phasis – *появление*. Стадия митоза и мейоза, на которой продолжают протекать реакции, характерные для поздней профазы – центриоли окончательно расходятся к полюсам клетки, разрушается ядерная оболочка, заканчивается формирование веретена деления и начинается перемещение хромосом, приводящее к формированию метафазной пластинки. Другими словами, *прометафаза* – это стадия митоза, на которой хромосомы выстраиваются с образованием метафазной пластинки.

*Впервые описана английским цитологом Лоуренсом (W.K. Lawrence, 1931).

ПРОМОЦИЯ (промотирование). От лат. promotio – *продвижение*. В общем смысле, *активация, усиление*. В частном – усиление опухолевого роста после стадии инициации. Вторая стадия канцерогенеза, протекающая под действием промотирующих агентов (*промоторов опухолевого роста*, которые сами по себе могут быть неканцерогенными). Мощными промоторами являются *форболовые эфиры* кротонового масла (особенно *12-О-тетрадеканоилфорбол-13-ацетат*, или ТФА, (ТРА)). Показано, что рецептором ТФА служит протеинкиназа С (её внеклеточный домен)*, фосфорилирующая в присутствии Ca^{2+} МАР-киназы и ряд других внутриклеточных белков по остаткам *серина* и *треонина*. Роль промоторов могут играть и другие соединения, например сахарин, фенобарбитал. Синоним – *активирование*, *стимуляция роста*.

*ТФА содержит в качестве одного из радикалов структуру, подобную *диацилглицеролу*, связывание которого с протеинкиназой С и приводит к её активации.

ПРОТЕАСОМЫ. От греч. proteasa – *протеаза* (фермент, разрушающий *протеины*) и soma – *тело*. Мультиферментные РНК-белковые каталитические комплексы, осуществляющие *избирательную* деградацию ненужных или дефектных белков в цитозоле клеток, например циклинов. Протеасомы можно сравнить с минифабриками клетки по утилизации мусора. Выход протеасом из строя приводит к «захламлению» клетки белковыми фрагментами, а в случае нейронов к их гибели и дегенеративным процессам в ЦНС (см. **Блок разрушения** и **Убиквитин** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

Учёные Института биологии развития РАН обнаружили, что протеасомы в опухолевых клетках щитовидной железы значительно более активны, чем протеасомы в нормальных клетках. На основе этого важного научного факта они разрабатывают экспрессный метод диагностики рака щитовидной железы, клетки которого трудно отличить от нормальных клеток.

ПРОТЕИНКИНАЗА А (РКА). cAMP-зависимая протеинкиназа. Ингибирует протоонкоген c-raf. В нейронах ассоциирована с регуляторной субъединицей – A *kinase anchor protein* (AKAP).

ПРОТООНКОГЕН MOS. Клеточный ген, продукт которого белок *Mos* способен связываться с кинетохорами метафазных хромосом и тем самым блокировать яйцеклетку в метафазе второго мейоза. Является компонентом цитостатического фактора *CSF*.

ПРОТОПЛАЗМА*. От греч. protos – *первичный* и plasma – *нечто оформленное, вылепленное*. В общем смысле, *протоплазма* – содержимое клеток, кроме плазматической мембраны (оболочки). Другими словами – это цитоплазма со всеми её включениями и органеллами. Страсбургер подразделил протоплазму на *нуклеоплазму* и *цитоплазму*. По меткому выражению французских цитологов Поликара и Бесси**, протоплазму можно уподобить фабрике с цехами, подсобными службами, машинами, внутренним транспортом и механизмами по доставке сырья и вывозу готовой продукции. В настоящее время термин используется редко.

*В научный обиход термин ввёл чешский естествоиспытатель Ян Эвангелиста Пуркинье (1787–1869) в 1839 г. для обозначения желеобразного вещества, из которого, по его мнению, развиваются животные клетки. В настоящее время термин *протоплазма* используется редко, однако из него возникли многие слова современного биологического словаря: *кариоплазма* – вещество, заполняющее ядро клетки; *протопласт* – клетка, лишенная клеточной оболочки, а слово *плазма* стало использоваться в физике.

**A. Policard, M. Bessis, 1968.

ПРОТОРЫ. От греч. pro – *перед*, *до* и «торить» – *прокладывать тропу*, *борозду*. Общее название эндогенных регуляторов деления клеток (стимуляторов – факторов роста и ингибиторов деления клеток). Имеют различную локализацию, как в отдельных органах, так и клетках.

ПРОТОФИБРИЛЛЫ. От греч. protos – *первичный* и fibrilla – *волоконце*. Структурные элементы миофибрилл поперечнополосатых мышц, представленные тонкими актиновыми (около 8 нм в диаметре и длиной около 1 мкм) нитями, встречающимися в I-дисках, в A-дисках кроме тонких нитей присутствуют толстые нити миозина (около 16 нм диаметром и длиной 1,5 мкм). Больший диаметр миозиновых нитей обусловлен агрегацией молекул миозина в пучки, содержащие до 300 молекул миозина, лежащих «хвост к хвосту» таким образом, что головки молекул располагаются на концах нитей, при этом в средней части протофибриллы головок нет.

ПРОТОФИЛАМЕНТЫ. От греч. protos – *первичный* и лат. filamentum – *нить*, *волокно*. Фибриллярные, продольно расположенные структуры, образующие микротрубочки (13 протофиламентов образуют стенку микротрубочки). Собираются из тубулиновых димеров (α- и ß-тубулина), которые образуют тяжи и затем микротрубочки. На димер тубулина расходуется две молекулы GTP. Два белка, получившие название *тау-белок* и *высокомолекулярный белок* (ВМБ), способствуют образованию микротрубочек, хотя и не обязательны для их сборки (см. **Микротрубочки** и **Кальмодулин**).

ПРОТРУЗИИ. От греч. pro – *перед*, *раньше* и trusia – *выталкивание*. 1. В клеточной биологии – выталкивание (выдавливание) вперёд. Первый этап при направленном движении клетки, заключающийся в изменении её формы на ведущем краю. Образование протрузий происходит за счёт полимеризации актиновых микрофиламентов (G-актин → F-актин). Различают два вида протрузий: *филоподии* и *ламеллоподии* (см. соответствующие статьи). Какие по форме образуются протрузии, зависит от типа клеток и стимулирующего агента (хемоаттрактанта). 2. Термин применяется также в клинической практике для обозначения факта выпячивания стенки органа или образования грыжи межпозвоночного диска.

ПРОФАЗА. От греч. pro, pre – *перед*, *до*, *впереди* и phasis – *появление*. Стадия митоза, при которой из хроматина начинают формироваться путём конденсации* и сверхспирализации видимые хромосомы (в ходе профазы происходит значительное сокращение длины хромосом), а также исчезают ядрышки и удвоенные центриоли начинают расхождение к полюсам клетки. Также в течение профазы на хромосомах появляются кинетохоры, цитологически представленные в виде сферической массы. Наконец, незадолго до конца профазы разрушается ядерная оболочка, распадаются ядрышки и формируется веретено деления (нити веретена присоединяются к кинетохорам).

*Процесс конденсации сопровождается модификацией гистоновых и негистоновых белков, в частности, в начале профазы фосфорилируется гистон H1.

ПРОФИЛИН. От фр. profiler – *придавать чему-либо требуемые очертания* и греч. prote(in) – *белок*. Высокоспециализированный цитоплазматический актин-связывающий белок, модулирующий организацию актина. Считается, что профилин катализирует замену ADP-актина на ATP-актин (обмен ADP на ATP) и отщепляет мономеры актина от тимозина-β4, предотвращая тем самым связывание G-актина с минус-концом («заострённым» концом) актинового филамента. Профилины предотвращают полимеризацию G-актина даже в присутствии достаточного количества ионов K^+ и Mg^{2+} (см. также **Тимозин-β4** и **Актин**).

ПСЕВДОПОДИИ. От греч. pseudos – *ложь*, podos – *нога* и eidos – *сходство*, *вид*. 1. Органы локомоции клетки (ложные выросты цитоплазмы), образующиеся за счёт полимеризации актиновых филаментов на плюс-концах и деполимеризации на минус-концах. 2. Выступы протоплазмы (ложноножки) у одноклеточных организмов, например, у амёбы. Синоним – *ламеллоподии*.

ПУРИНОРЕЦЕПТОРЫ (пуринергические рецепторы)*. Рецепторы синапсов автономной (вегетативной) нервной системы, иннервирующей внутренние органы, медиаторами которых являются пуриновый нуклеозид аденозин (P1-рецепторы) и пуриновый нуклеотид АТФ (P2-рецепторы, последние согласно современной классификации не называют пуринорецепторами, поскольку на некоторые P2-рецепторы действуют и пиримидиновые нуклеотиды).

*Существование их было обосновано в 1972 г. профессором Мельбурнского университета Джефри Бернстоком.

ПУФИРОВАНИЕ. От фр. pouf – *нечто вздутое*. Процесс возникновения пуфов, связанный с активацией синтеза РНК в определённых локусах политенных хромосом. Синоним – *пуффинг*.

Показано, что характер пуффинга различен на разных стадиях развития личинок двукрылых.

ПЭТЧИ. От англ. patch – *заплата*, *пятно*. Форма распределения рецепторов на некоторых участках поверхности клетки в виде отдельных скоплений (бляшек), а не хаотично и не в виде кластеров, которые могут латерально мигрировать в мембране, концентрируясь на одном из полюсов клетки, приводя к образованию *шапочки* или *колпачка* (cap). Причиной образования бляшек служит связывание с клеткой мультивалентного лиганда, например четырёхвалентного конканавалина с Т-лимфоцитами. Пэтчи способны интернализоваться, что регулирует количество рецепторов на поверхности клетки. Иммуноглобулины на поверхности В-лимфоцитов также распределяются в виде пэтчей, часть которых интернализуется, благодаря чему регулируется количество антител.

Р-ТЕЛЬЦА. От англ. processing bodies – буквально: *перерабатывающие тельца*. Особые органеллы клетки, в которых происходит разрушение отработавших мРНК (Р-тельца – место гибели мРНК). На дрожжевых клетках показано, что прошедшие трансляцию мРНК устремляются в то место в клетке, где скапливаются ферменты, участвующие в утилизации мРНК. Получены данные, говорящие о том, что Р-тельца, кроме того, чтобы быть «кладбищами» мРНК, служат ещё и своеобразными местами их хранения про запас (депо мРНК), а в случае необходимости такие мРНК реактивируются. Это явление характерно для яйцеклеток и нейронов, отвечающих за формирование структур памяти. Также обнаружено, что в клетках млекопитающих в Р-тельцах концентрируются белки, принимающие участие в РНК-интерференции. Наконец, есть данные, говорящие о том, что Р-тельца могут использоваться некоторыми вирусами, в частности вирусами иммунодефицита как поставщики мРНК для сборки белков.

РАББЕРЫ. От англ. rubber – *резина*. Резиновые скребки (наконечники) – приспособления для механической сборки клеток с субстрата (поверхности культурального сосуда). Надеваются на кончик стеклянной палочки с образованием мягкой поверхности.

РАБДОМЕРИЧЕСКИЕ КЛЕТКИ. От греч. rhabdos – *палочка*, *полоска* и meros – *часть*. Светочувствительные клетки – зрительные палочки, обеспечивающие зрительное восприятие. *Рабдомерические клетки* (рабдомерические фоторецепторы) входят в состав сетчатки глаза беспозвоночных животных (сетчатки сложных (фасеточных) глаз членистоногих и сетчатки «правильных» глаз* моллюсков). Показано, что и в сетчатке глаза человека, кроме цилиарных клеток, присутствуют потомки рабдомерических клеток, которые в процессе эволюции превратились в афферентные нейроны, передающие зрительные сигналы от сетчатки в мозг (см. также **Цилиарные клетки**).

*Наши глаза не совсем правильные, так как конструкция их не совсем рациональная с инженерных позиций, поскольку имеет в буквальном смысле вывернутую наизнанку сетчатку, устроенную так, что свет к фоторецепторам должен проходить через всю её толщу (нервные волокна и тела биполярных нейронов), включая ещё и сосудистую оболочку, что снижает качество изображения. Кроме того, нервные волокна, проходящие сквозь сетчатку и формирующие за сетчаткой зрительный нерв, образуют *слепое пятно.*

РАДИОАВТОГРАФИЯ. От лат. radiare – *излучать*, греч. autos – *сам* и grapho – *пишу*. Метод количественного изучения внутриклеточных метаболических процессов без нарушения целостности тканей, клеток и внутриклеточных структур. Основан на введении в исследуемый объект (клетку) метаболита, содержащего радиоактивную изотопную «метку»*, и выявлении места его включения с помощью радиочувствительных фотоэмульсий. Разработка метода радиоавтографии оказала

неоценимые услуги клеточной биологии, поскольку позволила прослеживать многие внутриклеточные процессы, как в пространстве, так и во времени, совместив в себе принципы морфологического и биохимического анализов.

*Например, для изучения синтеза ДНК используется меченный тритием (^3H) или углеродом (^{14}C) тимидин, а РНК – меченый уридин. Следует отметить, что использовать меченые атомы для изучения «воспроизводства» хромосом впервые предложил В.И. Вернадский (1863–1946), опередив на 15 лет область науки, в которой он не был специалистом.

РАННИЕ ГЕНЫ. Иначе, гены раннего пролиферативного ответа, или самые ранние гены (*immediate early genes*), экспрессия которых относится к ранним событиям стимулированного митогенеза. Включают в себя обширное семейство генов, в которое входят некоторые протоонкогены (c-fos, c-jun, c-myc), а также другие гены. Иногда их объединяют под общим названием «гены компетентности».

РАФЛЫ. От англ. ruffle – *рябь*, *оборки*, *складки*. Первоначальный этап неспецифического пиноцитоза (а также и фагоцитоза), сопровождающийся образованием на поверхности клетки выростов в виде складок, или оборок, которые как бы захлёстываются, отделяя небольшие объёмы жидкости из внешней среды. Этот тип эндоцитоза характерен для фагоцитов и фибробластов.

РЕГЕНЕРАЦИЯ. От лат. regeneratio – *возрождение*. В общем смысле – восстановление организмом утраченных частей, органов (способность заменять утраченные клетки). Утрата может быть непрерывной, как результат «изнашивания», и тогда она возмещается путём *физиологической регенерации*, или периодической, а также случайной. У некоторых низших позвоночных возможна *репаративная регенерация* целых конечностей и других крупных частей тела. Некоторые беспозвоночные регенерируют не только утраченные части тела (например, потерянная в драке клешня у креветок-боксёров восстанавливается при замене экзоскелета), но даже способны к регенерации целого организма из небольшой части тела (морские звёзды могут не только восстановить утраченный луч, но и развиться в новую особь из единственного луча). Показано, что на стадии нимфы у таракана *Periplaneta americana* могут регенерировать антенны, ноги, глаза и другие части тела после их ампутации (см. также **Регенектин** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**). Выдающимися способностями к регенерации обладают и офиуры, которым также свойственна *автотомия*. Классические примеры *регенерации** – обезглавленная планария регенерирует новую голову, а аксолотли восстанавливают утраченные конечности или хвосты. Обеспечивается этот механизм наличием в различных участках тела тотипотентных стволовых клеток. У высших позвоночных – млекопитающих и птиц – способность к регенерации значительно редуцирована. В то же время получены особые линии мышей с высокой способностью к регенерации (см. также **Эпиморфическая регенерация** и **Бластема**).

*Пресноводную гидру, немертину *Lineus*, можно разрезать на сотни частей, каждая из которых способна регенерировать новый организм. Ещё один потрясающий факт – ткани сердечной мышцы аквариумной рыбки-зебры регенерируют сами собой. Через 2 месяца после удаления у взрослой особи 20 % сердца оно полностью восстанавливает исходную массу и размеры. Сначала рана покрывается соединительной тканью, а затем начинается пролиферация мышечных клеток и рубец исчезает.

«Для того, чтобы стоять на месте, нужно всё время бежать».

Высказывание королевы из сказки Льюиса Кэрролла «Алиса в стране чудес».

РЕГУЛЯЦИЯ СНИЗУ. Буквальный перевод английского понятия *down regulation*, которое относится к процессу обновления (*рециклирования*) рецепторов на клеточной поверхности. В результате процесса *down regulation* на поверхности клеток снижается количество рецепторов данной специфичности, несмотря на то, что процесс рециркуляции остаётся неизменным. Этот процесс протекает особенно эффективно при концентрациях лиганда, достаточных для насыщения всех рецепторов определённого типа. Если удалить лиганд из среды, то через определённое время рецепторы снова займут своё место на клеточной поверхности. В то же время для некоторых рецепторов, связавших лиганды и поступивших в цитоплазму (интернализованных) в составе *эндосом* (*рецептосом*), слияние последних с лизосомами приводит к их полному разрушению. Восстановление числа поверхностных рецепторов в этом случае происходит только за счёт синтеза новых молекул рецепторов на рибосомах эндоплазматического ретикулума. Такой тип регуляции свойственен, например рецепторам EGF (ЭФР). Другие рецепторы, освободившись в лизосомах от лигандов, полностью возвращаются на клеточную поверхность (полный *рециклинг*).

РЕЗИДЕНТНЫЕ БЕЛКИ. От лат. residans (residentis) – *сидящий*, *пребывающий*, *остающийся на месте*. Белки, характерные для какой-либо органеллы, например белки шапероны, содержащиеся в больших количествах в люмене ЭПР, или интегральные мембранные белки ЭПР.

При формировании транспортных везикул (например, экзоцитозных везикул) резидентные белки могут попадать в них и покидать свой компартмент. Однако в клетке существует эффективный «механизм возврата», благодаря которому резидентные белки, покинувшие донорский компартмент, возвращаются в ЭПР, а белки карго доставляются в пункт назначения.

РЕЗИДУАЛЬНОСТЬ. От лат. resideo – *садиться*, *селится* (residuus – *оставшийся*, *сохранившийся*). Буквально: способность сохраняться. Например, агрессивная резидуальность больших первичных опухолей – инвазия опухоли посредством своего собственного потомства метастатических клеток.

РЕЗОРБЦИЯ. От лат. resorbere – *поглощать* и -ia – *условия*. 1. В общем смысле, процесс поглощения и переваривания биогенных веществ. Осуществляется в клетках лизосомами. 2. Процесс поглощения и всасывания с растворением внеклеточного вещества, происходящий при участии макрофагальных лизосом. 3. Перестройки органов и тканей при метаморфозе с их лизисом, например, резорбция хвоста у головастиков бесхвостых лягушек под действием тироксина. Еще один пример, резорбция костной ткани под действием остеокластов.

РЕКРЕЦИЯ. От лат. re – *вновь*, *заново* и se(cretio) – *отделение*. Процесс выделения поглощённых веществ, не используемых в метаболизме, например излишек NaCl с помощью экзоцитоза*.

*Экзоцитоз позволяет осуществлять все типы выделений: *секрецию* – удаление ассимилятов, *экскрецию* – удаление *диссимилятов* и *рекрецию.*

РЕКТИФИКАЦИЯ. От ср. лат. rectificatio – *исправление*, *выпрямление*. Способность ионного канала изменять свою проводимость в ответ на изменение величины мембранного потенциала.

РЕМОДЕЛИРОВАНИЕ НУКЛЕОСОМ. От англ. nucleosome remodeling – буквально: *повторное восстановление формы* нуклеосом. Термин в широком смысле отражает феномен АТФ-зависимого перемещения нуклеосом относительно последовательности ДНК, их сборку и разборку (без изменения состава), а также замену гистонов*. Ремоделирование осуществляется при участии специальных *ремоделирующих* белков, собранных в комплексы и подразделяющихся на четыре семейства: SWI/SNF, ISWI, CHD и INO80. Эти белки обеспечивают упорядоченное (но не обязательно равномерное)** распределение нуклеосом по ДНК. Ремоделирование нуклеосом делает ДНК доступной для матричных процессов (репликации, транскрипции и репарации), а также для процесса рекомбинации. Синоним – *ремоделинг хроматина*.

*Для правильного функционирования хроматина после репликации требуется замена одних вариантов гистонов на другие. Например, в транскрипционно активных районах хромосом вместо канонического гистона H3 присутствует вариант H3.3.

**Нуклеосомы в хроматине распределены неравномерно, они чаще формируются в GC-богатых районах хроматина, и даже существуют районы, лишённые нуклеосомной укладки. Разная способность последовательностей ДНК к формированию нуклеосом лежит в основе существования так называемого *нуклеосомного кода*.

РЕНЕСТРИРОВАННЫЙ. От англ. renest – *вновь гнездиться*. Буквально: имеющий ячеистую (пористую) структуру.

РЕПЛАНТАЦИЯ. От лат. re – *ещё раз*, *снова* и plantatio – *посадка*. Приживление на прежнее место отделившейся при травме, операции повреждённой ткани, органа или части тела. Повторная трансплантация удалённого органа, например зуба (см. **Трансплантация**).

РЕПРОГРАММИРОВАНИЕ ЯДРА СОМАТИЧЕСКОЙ КЛЕТКИ. Изменение генетической программы ядра (стирание старой и установление новой эпигенетической программы). Может происходить в результате трансдифференцировки клетки. Искусственно осуществляется путём переноса ядра клетки в гетерологичную цитоплазму или яйцеклетку. Происходит путём изменения характера *эпигенетического* уровня регуляции и связано с образованием определённых факторов транскрипции (см. также **Трансдифференцировка** и **Факторы Яманаки**).

РЕТИКУЛУМ (ретикулюм). От лат. reticulum – *сетка*, *сеточка*. Буквально: имеющий сетчатую структуру. 1. В клеточной биологии – *эндоплазматический ретикулум* (гладкий или шероховатый (гранулярный)). 2. В анатомии – *сальник* (reticulum jecoris).

РЕТИНОБЛАСТОМА. От лат. retina – *сетка*, blast – *росток* и oma – *опухоль*. Редкая опухоль сетчатки глаза*, связанная с доминантным аутосомным геном ретинобластомы *Rb*. Заболевание, встречается значительно чаще у детей и сопровождается *полипозом* кишечника (*polyposis coli*), а также множественными опухолями внутренних органов. Опухоль ассоциирована с мутациями в гене *Rb* – опухолевом супрессоре, состоящем из 27 экзонов и 26 очень протяжённых интронов. Интересно отметить, что проявление мутантного гена становится возможным только после того, как клетки сетчатки глаза достигают определённой стадии дифференцировки.

*Клетки сетчатки глаза у ребёнка перестают делиться в возрасте около 5 лет. К этому времени они проходят всего несколько циклов деления, за которые не успевают накопить нужное для трансформации число мутаций. Отсюда заболевание имеет наследственную основу, когда ребёнок получает от родителей один мутантный аллель гена *Rb*. Именно поэтому ретинобластома очень редкое заболевание.

РЕТРОТРАНСЛОКАЦИЯ. От лат. retro – *назад*, *вспять* и translocatio – *перемещение*. Перенос белка из полостей эндоплазматического ретикулума (ЭПР) в цитозоль через ретроградный транслокон с последующей его деградаций в протеосомах. Характерна для повреждённых или неправильно свёрнутых белков. Синонимы: *ретроградная транслокация*, *дислокация* (см. **Дерлин** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

РЕЦЕПТОР-ИНДУЦИРОВАННЫЙ ЭНДОЦИТОЗ*. Специфический вид эндоцитоза (пиноцитоза), при котором определённые поверхностные рецепторы осуществляют селекцию и концентрирование молекул-лигандов, поступающих внутрь клетки. Для рецептор-индуцированного эндоцитоза характерна *рефрактерность*, которая «выключает» входной сигнал экзогенных регуляторов, например факторов роста. Она возникает, если поглощённый после связывания с лигандом рецептор не возвращается (или возвращается после освобождения «груза» не сразу) на клеточную поверхность. Этот вид эндоцитоза относится к так называемому *клатрин-зависимому* эндоцитозу и обеспечивает поступление в клетку транспортных белков, таких как трансферрин, сиалогликопротеин, α_2-макроглобулин, липопротеины низкой плотности (ЛНП-холестерин) и т.п., а также факторов роста, очень быстро удаляемых с поверхности эндоцитозом**.

С рецептор-опосредованным адсорбционным *эндоцитозом* (*пиноцитозом*) связан ряд тяжёлых заболеваний человека, например семейная *гиперхолестеринемия*, обусловленная мутациями гена рецептора ЛПН (см. **Семейная гиперхолестеринемия** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**). Синоним – *интернализация* (см. **Интернализация**).

*Обнаружен в 1964 г. американскими исследователями К.Р. Портером и Т. Ротом.

**Некоторые токсины и вирусы (например, гепатита и полиомиелита) также попадают в клетку через рецепторный механизм поглощения.

РЕЦЕПТОРНЫЕ ПРОТЕИНКИНАЗЫ. Ферментативные активности, свойственные цитоплазматическим доменам трансмембранных рецепторов, с помощью которых они фосфорилируют свои внутриклеточные субстраты, изменяя состояние и функции белков-мишеней, включённых во внутриклеточную цепь передачи сигналов.

РЕЦЕПТОРНЫЕ ТИРОЗИНОВЫЕ КИНАЗЫ. Ферменты (ферментативные активности), связанные с рецепторами* и осуществляющие фосфорилирование остатков тирозина в белках или аутофосфорилирование (самофосфорилирование). Такой активностью обладают рецепторы эпидермального фактора роста (EGF), трансформирующих факторов роста (TGF), инсулина, инсулиноподобного фактора роста (IGF-I), цитокинов. Тирозинкиназной активностью обладают и некоторые вирусные онкобелки, кодируемые соответствующими вирусными онкогенами – гомологами генов, кодирующих клеточные рецепторы некоторых факторов роста (например, ген рецептора EGF гомологичен онкогену *erb-B*, а ген инсулинового рецептора – онкогену *v-ros*).

*Относятся к рецепторам первого типа.

РЕЦЕПТОРЫ*. От лат. recipere – *получать*, *принимать* (receptum – *получение*, *взятие*). 1. В клеточной и молекулярной биологии особые мембранные, цитоплазматические или ядерные белки (а также сложные белковые комплексы), взаимодействующие с определёнными молекулами-лигандами. В качестве рецепторов могут выступать и элементы гликокаликса. *С помощью рецепторов клетки получают информацию об окружающей среде.* Рецепторы функционируют как передатчики (проводники) сигнала внутрь клетки (например, рецепторы факторов роста, цитокинов, гормонов) или участвуют в селекции молекул, поступающих внутрь клетки (специфический эндоцитоз). Связываясь с лигандами, рецепторы запускают каскад биохимических реакций, изменяющих состояние клетки. Показано, что необходимой предпосылкой активации для многих рецепторов является их физическое взаимодействие (пространственное сближение и спаривание). Различают семейства *гидрофильных* и *липофильных* рецепторов. Лигандами последних являются *стероиды* (глюкокортикоиды, минералокортикоиды и половые гормоны), *тиреоидный гормон* (тироксин) и *ретиноиды* (см. **Ретиноиды**). «Пустые» рецепторы этой группы обычно находятся в ядре в виде комплексов с белками теплового шока**, а, связавшись со своими лигандами, освобождаются от них. Лиганд-рецепторное взаимодействие приводит к изменению конформации липофильных рецепторов, в результате чего они образуют димеры, обладающие повышенным сродством к ДНК. За счёт ДНК-связывающего домена (домен С) и сайт-специфического домена D активированные димеры рецепторов связываются с короткими симметричными участками ДНК, получившими название *гормон-респонсивные элементы* (HRE), и через них активируют гены-мишени (см. **Элементы гормонального ответа**).

Гидрофильные рецепторы относятся к интегральным мембранным белкам, связывающим в основном гидрофильные лиганды, самой разнообразной природы. По расположению в плазматической мембране трансмембранного домена различают группы *политопных* или серпантинных рецепторов и *монотопных* рецепторов. Различают также рецепторы, сопряжённые с G-белками, имеющие киназные домены, активируемые цитозольными тирозинкиназами, с фосфатазной активностью, цитокиновые (хемокиновые) и рецепторы-ионные каналы, а также рецептор предсердного натрийуретического фактора. Рецепторы могут содержать в своей молекуле участки для связывания различных лигандов (например, различных факторов роста), т.е. быть мультифункциональными. Вместе с тем к разным субъединицам одного и того же фактора роста существуют отдельные рецепторы (например, α и β-рецепторы к субъединицам PDGF). Мультифункциональные факторы роста, например TGF-β, осуществляет передачу сигнала через систему взаимодействующих друг с другом рецепторов. При этом рецептор типа II непо-

средственно взаимодействует с лигандом, а затем фосфорилирует рецептор типа I, который, в свою очередь, фосфорилирует по остаткам серина белки Smad 2 и Smad 3 (см. **Белки Smad**). В ходе эволюции у многих клеточных рецепторов выработалась способность связываться с одними и теми же ортостерическими лигандами (см. **Ортостерические регуляторы**). Так, например, один нейромедиатор может воздействовать на несколько подтипов рецепторов, каждый из которых при этом запускает свой каскад сигнальных молекул (звеньев), приводящих к различным биохимическим реакциям. Именно поэтому одно и то же вещество может использоваться организмом в различных целях.

2. В физиологии, рецепторы составные элементы специальных органов восприятия (органов чувств)***. Они представляют собой концевые образования чувствительных нервных волокон с различной специализацией, например, фоторецепторы, хеморецепторы, барорецепторы и т.д. Органы зрения, слуха и обоняния принадлежат к *дистантным рецепторам*. Они передают мозгу информацию о процессах, явлениях и событиях, происходящих на расстоянии. Рецепторы, сигнализирующие о происходящем на поверхности тела, получили название *контактных рецепторов*. К ним относятся органы осязания и вкуса. Особую группу рецепторов составляют нервные окончания, воспринимающие боль (см. **Ноцицепторы**). Синоним – *акцепторы*.

*Термин «рецептор» впервые ввёл в науку около 1910 г. немецкий учёный Пауль Эрлих. Для него это был химически определённый участок биомолекулы, способный соединяться с комплементарным участком природной или чужеродной молекулы.

**В цитоплазме и ядре свободные («пустые») рецепторы липофильных гормонов находятся в составе *шаперонов* – крупных комплексов с белками теплового шока (например, hsp90 и *иммунофилином*), которые поддерживают удобную для связывания с лигандами форму этих рецепторов и ингибируют их гормональную активность.

***Чувства человека и животных ограничены количественно и качественно (хотя истинное число их нам до сих пор неизвестно). Мы не видим инфракрасных и ультрафиолетовых лучей, зато первые могут воспринимать змеи, а вторые – бабочки и пчёлы. Акулы, скаты, миноги и угри имеют специальные рецепторы, воспринимащие электрическое поле. Этим же чувством обладают утконосы, охотящиеся в мутной воде. А летучие мыши и дельфины вооружены ультразвуковыми сонарами.

РЕЦЕПТОРЫ, АКТИВИРУЕМЫЕ ПЕРОКСИСОМНЫМ ПРОЛИФЕРАТОРОМ (PPARs). Название, данное латентным факторам транскрипции, которые при активации перемещаются в ядро и связываются с промоторами генов, кодирующих рецепторы тиреоидных и стероидных гормонов, а также ретиноевой кислоты. Эти ядерные рецепторы, в свою очередь, связываются с особыми элементами промоторов генов, кодирующих пероксисомные ферменты, что приводит к увеличению их содержания в пероксисомах и индуцирует процесс почкования последних (см. **Адипоциты** и **Пероксисомы**).

РЕЦЕПТОРЫ СТЕРОИДНЫЕ. Транскрипционные факторы из группы кислых хроматиновых белков, локализованные в ядерном матриксе (скэффолде) и активирующиеся при связывании со стероидными гормонами (см. также **Стероиды** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**). Синоним – *акцепторы*.

РЕЦЕПТОСОМЫ. От лат. recipere – *получать* и греч. soma – *тело*. Эндоцитозные везикулы, возникающие в результате адсорбционного пиноцитоза, не сливающиеся с лизосомами и освобождающие своё содержимое в другом мембранном компартменте, например в аппарате Гольджи.

РЕЦИКЛИРОВАНИЕ (рециркуляция). От лат. re – *вновь* и cyclos – *круг*. Процесс возвращения на клеточную поверхность рецепторов, интернализованных в составе лиганд-рецепторных комплексов. Однако даже в отсутствие лигандов может происходить спонтанная интернализация рецепторов и последующее их возвращение на клеточную поверхность, что также обозначается как рециркуляция рецепторов. В то же время лиганды могут осуществлять своеобразную «сортировку» рецепторов, обеспечивая избирательную рециркуляцию одних, при сохранении на клеточной поверхности других рецепторов.

РИАНОДИНОВЫЕ КАНАЛЫ. От названия вещества растительного происхождения *рианодина*, вызывающего открытие кальциевых каналов. Выход кальция из внутриклеточных депо контролируется двумя типами каналов: *рианодиновыми каналами-рецепторами* и каналами-рецепторами, лигандами которых служит инозитолтрифосфат (IP_3). Существуют различные изоформы этих каналов, но все они действуют сходным образом. При связывании IP_3 с рецепторами каналов происходит их открытие и кальций выходит из цистерн СР в цитозоль по градиенту концентрации. Закрытие каналов связано с дефосфорилированием IP_3. Рианодиновые каналы были описанные сначала для саркоплазматического ретикулума (СР) – внутриклеточного кальциевого депо в клетках мышечной ткани, включая миокард. Затем оказалось, что эти каналы одинаковы для всех типов клеток. Синоним – *рианодиновые рецепторы*.

РИАНОДИНОВЫЕ РЕЦЕПТОРЫ (RyRs). Кальций-зависимые рецепторные мембранные белки, представляющие собой *внутриклеточные* кальциевые каналы, обеспечивающие перенос ионов кальция (*кальциевый всплеск*) через мембрану эндоплазматического (саркоплазматического) ретикулума в цитозоль. Своё название рецепторы получили потому, что связывают растительный

алкалоид *рианодин*, подавляющий их активность. Рианодиновые каналы – самые большие из известных ионных каналов (по размерам составляющих их субъединиц превосходят другие ионные каналы в 10 раз) (см. также **Калстабин**). Синоним – *каналы внутриклеточного высвобождения* Ca^{2+}.

Обнаружено, что с рианодиновыми рецепторами связывается *триклозан* – соединение, широко использующееся в средствах гигиены (мыло, зубные пасты, гигиенические салфетки) как дезинфицирующее средство, что обусловливает его недопустимое побочное действие, которое выражается в парадоксальном ослаблении сократительной способности мышц, в том числе и сердечной мышцы.

РИЗОПЛАСТОМ. От греч. rhiza – *корень* и plastos – *вылепленный*. Микрофибрилла, связывающая с ядром два взаимоперпендикулярных базальных тельца, лежащих в основании жгутика.

РИБОСОМЫ*. От названия «рибонуклеиновая кислота» и греч. soma – *тело*. Внутриклеточные органоиды – основные компоненты системы биосинтеза белка в клетках (обеспечивают процесс *трансляции*). Образно рибосомы называют «клеточными фабриками белка». Эукариотические рибосомы состоят из двух субъединиц (малой и большой) с коэффициентами седиментации 40S и 60S. В состав малой субъединицы входит 18S РНК и 30–40 уникальных белков, а большая субъединица содержит 28S, 5,8S, 5S РНК и 49–51 белок (больше 1 млн атомов!). В состав рибосом также входят двухвалентные катионы магния и кальция, некоторые полиамины (кадаверин, путресцин, спермидин и диаминопропан). Рибосомы могут быть цитоплазматическими (свободными или находиться в составе *полисом*) и связанными с мембранами эндоплазматического ретикулума (*эргастоплазма*). Первые синтезируют белки для внутренних нужд клетки, а вторые – белки, идущие на «экспорт» (секреторные белки), а также ферменты лизосом. Синтезируются рибосомы в ядрышке (см. **Ядрышко**). У человека гены, кодирующие рибосомные РНК, располагаются на 13, 14, 15, 21 и 22 хромосомах, имеющих ядрышковые организаторы. Небольшие по размеру (120 н.п.) гены, кодирующие 5S РНК, локализуются в виде кластера повторов, главным образом вблизи центромеры на длинном плече хромосомы 1, а также в виде меньших по размеру кластеров на 9 и 16 хромосомах. Всего таких повторов у человека может быть около 2000. Возможно, что это самые древние гены. Считается, что рибосомы в процессе эволюции возникли уже на этапе существования «РНКовой жизни», когда белков с их многочисленными ферментативными функциями ещё не было, а роль катализаторов биохимических процессов играли рибозимы.

В рамках так называемой «синтетической биологии» уже получены полностью искусственные прокариотические рибосомы (см. **Синтетическая биология** в разделе **«Общая биология и экология»**). Возможно, рибосомы – самые древние после мембран компоненты клетки.

Недавно показано, что рибосомы играют важную роль в поддержании в клетке гомеостаза цинка, поскольку рибосомы – это *депо цинка*, где он входит в состав структурных белков.

*Первые электронные микрофотографии рибосом (гранул) были сделаны в 1953 г. американским биологом румынского происхождения Джорджем Эмилем Паладом (Palade) и получили название *гранулы Паладе*. Позднее Робертсом (Roberts R.B., 1958) был предложен термин «рибосомы», который быстро стал классическим и общепринятым.

РИБОСОМЫ ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКИЕ. Рибосомы, прикреплённые к цитоскелету, в отличие от рибосом гранулярного эндоплазматического ретикулюма. Осуществляют биосинтез белков, потребляемых для нужд самой клетки.

РОФЕОЦИТОЗ*. От греч. rophein – *глотать* (ropheo – *втягиваю*), kytos – *клетка* и -osis – *состояние*. Ток (поток, движение) через биологические мембраны твёрдых частиц путём образования глубоких инвагинаций клеточной поверхности и отделения от них ультрамикроскопических пузырьков. Рофеоцитоз характерен для многих типов клеток, но особенно выражен у макрофагов, гистиоцитов, клеток эндотелия и клеток щёточной каёмки. Синоним (англ.) – *membrane flow* – буквально: «*истекание*».

*Термин предложил в 1958 г. французский гистолог и цитолог Анри Поликар (A. Policard, 1958).

РУ-КЛЕТКИ. Клетки, трансформированные под действием вируса полиомы.

САМ-БЕЛКИ. От англ. cell adhesion molecules – *молекулы клеточной адгезии*. Трансмембранные гликопротеиды, отвечающие за агрегацию (адгезию) однородных клеток. Одни из них связывают клетки за счёт межмолекулярных взаимодействий, а другие формируют сложные структуры – межклеточные контакты (см. **Гомофильность** и **Гетерофильность**). САМ-белки подразделяются на несколько классов: интегрины, кадхерины, селектины и иммуноподобные N-CAM (см. соответствующие статьи).

САРКОЛЕММА. От греч. sarks, sarx – *мясо* и lemma – *кожица*. Оболочка (электровозбудимая мембрана), покрывающая многоядерное мышечное волокно, представляющее собой *симпласт*, возникающий в процессе дифференцировки в результате слияния многих клеток-миобластов. Пучки миофибрилл, входящих в состав мышечного волокна, погружены во внутриклеточную жидкость – *саркоплазму*.

САРКОМЫ. От греч. sarks, sarx (sarkos) – *мясо* и oma – *вздутие* (окончание, обозначающее понятие *опухоль*). Злокачественные опухоли у птиц и млекопитающих, возникающие из клеток

соединительной ткани (клеток мезенхимного происхождения) и поэтому такие опухоли не ограничиваются какими-либо отдельными органами. Они могут развиваться в фиброзной ткани мышц, костей, хрящей, лимфатических сосудов и в жировой ткани (см. **Рак**). Первый вирусный онкоген, выделенный из вируса, вызывающего саркому у кур* (вирус саркомы Рауса, RSV – *Rous sarcoma virus*), получил название *src*.

*Первоначально саркому Рауса удавалось передавать только курам породы плимутрок, а позднее и курам других пород. Широкий спектр патогенности вируса саркомы Рауса (также для мышей и крыс) был открыт в 1957–1959 гг. советскими учёными Л.А. Зильбером и Г.Я. Свет-Молдавским.

САРКОМА КАПОШИ* (СК).** Многофокусный (а также многоклональный) неопластический процесс, захватывающий эндотелий кровеносных и лимфатических сосудов дермы. Проявляется в виде пигментированных высыпаний (иногда обширных) на коже, обусловленных периваскулярными инфильтратами в сетчатом слое дермы, содержащих округлые клетки с крупными ядрами – лимфоциты, гистиоциты и (реже) плазмоциты. Инфильтраты хорошо васкуляризированы сосудами, образованными веретёнообразными опухолевыми клетками. Обычно не даёт метастазов. Считается, что главным фактором, вызывающим СК, является вирус HHV-8 (*human herpes virus-8* – вирус герпеса человека 8-типа).

*Встречается также написание *Капози*.

**Согласно классификации ВОЗ, СК – это злокачественная опухоль кровеносных сосудов. Различают спорадическую (идиопатическую), эндемическую и эпидемическую формы (СПИД-ассоциированную). В некоторых районах Центральной Африки составляет до 10 % всех форм опухолей (эндемическая или африканская форма СК). Раньше СК была редким заболеванием очень пожилых людей с ослабленным иммунитетом или реципиентов с трансплантатами органов и тканей. В настоящее время заболеваемость СК резко возросла как конечное проявление СПИДа у молодых пациентов; протекает бурно, с многочисленными метастазами. Такая форма впервые была обнаружена у гомосексуалистов в 1981 г. в Лос-Анджелесе (США).

САРКОМА СТИКЕРА. Опухоль, встречающаяся у собак и развивающаяся из опухолевых клеток, напрямую передающаяся при непосредственном физическом контакте с опухолью или половым путём. Показано, что клетки всех сарком Стикера, встречающихся у собак разных пород, принадлежат к одной линии и их геном не соотносится с геномом собак-хозяев. Это доказывает существование опухоли-паразита, причём всемирного масштаба, передающейся от одного животного к другому уже на протяжении сотен лет. Считается, что первыми хозяевами были волки, от которых опухоль перешла к лайкам и далее к собакам других пород. Клетки опухоли практически «голые», т.е. имеют очень мало поверхностных антигенов, распознаваемых иммунной системой как «чужие», и потому сохраняются в организме. «Паразитические опухоли» встречаются также у сумчатого млекопитающего – тасманийского дьявола*. Уже доказано, что опухоли изначально возникли из шванновских клеток** у одного единственного животного и с тех пор передаются от особи к особи во время кровавых драк. Молекулярно-генетические исследования позволили выявить ряд генов, участвующих в распространении и развитии этого заболевания.

*Считается, что сильное сокращение популяции *тасманийского дьявола* вызвано широкой распространённостью рака морды (лицевых новообразований) у этих агрессивных животных.

**Опухолевые клетки экспрессируют специфический белок шванновских клеток – *периаксин*.

САРКОМЕР. От греч. sarkos (sarx) – *мясо* и meros – *часть*. Структурная и функциональная единица мышцы (сегмент поперечно исчерчённого мышечного волокна). Саркомеры располагаются друг за другом вдоль миофибриллы (иначе, саркомер – это часть миофибриллы, лежащая между двумя пластинками Z). В саркомере выявляется чередование тёмных (диски А) и светлых (диски I) полос. Центральная область диска А (зона Н) выглядит более светлой, чем остальная его часть и содержит только нити сократительного белка миозина. Более тёмные участки диска А по бокам зоны Н содержат нити миозина и актина. Диски I содержат только белок F-актин*, ассоциированный с дополнительными белками (*тропомиозином* и комплексом *тропонина*) и делятся пополам плотной линией Z (пластинка Z). Синонимы: *инокомма*, *миофибрилломер*.

*F-актин – фибриллярный актин – главный белок тонких нитей (см. **Актин** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

САРКОПЛАЗМА. От греч. sarks (sarx) – *мясо* и plasma – *нечто оформленное*. Жидкое содержимое мышечного волокна. Содержит гликоген, АТФ и фосфокреатин, а также ферменты гликолиза.

САРКОПЛАЗМАТИЧЕСКИЙ РЕТИКУЛУМ. От греч. sarks (sarx) – *мясо*, plasma – *нечто вылепленное* и лат. reticulum – *сеточка*. Замкнутая система внутриклеточных каналов (трубочек и цистерн), идущих, главным образом, продольно и окружающих каждую миофибриллу скелетного мышечного волокна. Гомологичен эндоплазматическому ретикулуму других клеток. Каналы, идущие от миофибрилл к сарколемме в поперечном направлении, где они открываются отверстиями наружу, называются Т-трубочками. В состоянии покоя в СР хранится основная часть ионов Ca^{2+} (мембраны саркоплазматического ретикулума перекачивают ионы кальция из саркоплазмы в про-

странство ретикулума, поддерживая низкую концентрацию в саркоплазме*, что тормозит активность АТФ-азы). Напротив, при возбуждении мышечного волокна деполяризующий ток действия через систему Т-трубочек проходит с поверхности волокна в глубину и приводит к высвобождению ионов Ca^{2+} в саркоплазму**. В результате активируется АТФ-аза и начинается сокращение. Синоним – *саркотубулярная система*.

*10^{-7} моль/л.

**Уже при концентрации 10^{-6} моль/л скорость расщепления АТФ достигает максимума.

САТЕЛЛИТ. От лат. satelles – *спутник*, *сообщник*. Морфологический элемент некоторых хромосом. Представляет собой округлое или удлинённое тельце, отделённое от остальной части хромосомы хроматиновой нитью (вторичной перетяжкой). Хромосомы, снабжённые спутником, часто называют *SAT-хромосомами*. Синоним – *спутник*.

СЕГРЕГАЦИЯ. От лат. segregatio – *отделение*, *разъединение* < segrego – *отделяю* < grex (gregis) – *стадо*. 1. Термин используется для обозначения процесса разъединения (расхождения) дочерних молекул ДНК после их редупликации с формированием хроматид, а затем и хромосом в начале анафазы (*сегрегация* генетического материала) (см. **Закон сегрегации**). Сегрегация обеспечивает получение совершенно одинаковых наборов ДНК в дочерних клетках. 2. Процесс разделения *нуклеоидов* (дочерних «хромосом») и перемещение их к центрам будущих дочерних клеток у бактерий (прокариот). Наконец, ещё один пример использования термина – *сегрегационный анализ* малочисленных родословных. Синоним – *расхождение*.

СЕКВЕСТРЫ. От лат. sequestro – *ставлю вне*, *отделяю*. Термин используют в клеточной патологии для обозначения повреждённых участков клетки, окружённых мембраной.

СЕКУРИНЫ. От англ. secure – *закреплять*, *запирать* и prote(in) – *белок*. Белки, связывающиеся с протеазой *сепаразой* и тем самым ингибирующие её активность. Предотвращают наступление *анафазы* митоза. Деградация секуринов происходит в результате активации комплекса, промотирующего наступление анафазы*, который снимает ингибирование *сепаразы* (см. **Сепараза**).

*Анафазный промоторный комплекс (APC) представляет собой *E3-убиквитинлигазу*, узнающую белки, содержащие так называемые *деструктивные последовательности* (D-boxes или KEN-boxes).

СЕЛЕКТИНЫ. От лат. selectio – *выбор*, *отбор* (англ. select, selection) и лектины*. Семейство специализированных интегральных рецепторных белков, экспрессирующихся в клетках сосудистой системы. Известны три типа селектинов, обозначаемых по месту образования: тромбоцитарный (P-селектин), селектин эндотелиальных клеток (E-селектин) и лейкоцитарный (L-селектин), участвующих в процессах межклеточной адгезии, миграции лейкоцитов в очаги воспаления (процесс *экстравазации*) и в связывании тромбоцитов. Селектины также обеспечивают переход так называемых «наивных» лимфоцитов из кровяного русла в лимфоидные органы и в целом вкупе с другими *молекулами адгезии* участвуют в процессах, называемых клеточным *хомингом* (см. **Экстравазация** и **Хоминг (хоуминг)**). Синоним – *молекулы адгезии*.

*Селектины получили своё название потому, что часть селектинового рецептора, обеспечивающая высокую специфичность связывания лиганда, похожа на такую же часть в белках *лектинах*.

СЕПАРАЗА. От лат. separatio – *отделение*, *разделение* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Сайт-специфическая протеаза, расщепляющая компоненты (белки Scc1) когезинового комплекса, который удерживает сестринские хроматиды вместе. Поэтому играет непосредственную роль в наступлении анафазы митоза. Ингибируется белками *секуринами* (см. **Когезины** и **Секурины**). Синоним – *сепарин*.

СЕПТАЛЬНЫЙ КОНТАКТ. От лат. septa (saeptio, saeptum) – *перегородка*. Форма межклеточного контакта у беспозвоночных животных (аналог *плотного контакта* у позвоночных). Синоним – *перегородчатый*.

СЕРОЗНЫЕ КЛЕТКИ. От лат. serum – *сыворотка*. Клетки, выстилающие полости брюшины, плевры и перикарда и образующие прозрачную серозную жидкость, увлажняющую поверхность слизистых оболочек. При воспалении слизистых оболочек образование серозной жидкости обычно возрастает.

СЕРПАНТИННЫЕ РЕЦЕПТОРЫ. От греч. herpeton – *змея*. Семейство политопных* рецепторов, трансмембранные домены которых пронизывают плазматическую мембрану семь раз, вследствие чего их также называют «*семь раз пересекающими рецепторами*». У серпантинных рецепторов N-конец находится вне клетки, а C-конец – в цитоплазме. Такие рецепторы в качестве начальных эффектор-активирующих субстратов используют G-белки (т.е. являются рецепторами, сопряжёнными с G-белками). К серпантинным рецепторам относятся β_2-адренергические рецепторы, распознающие катехоламины, рецепторный белок *родопсин*, улавливающий свет, рецепторы, распознающие пептидные факторы роста, хемокины (лимфокины), гликопротеиновые гормоны, глютамат и тромбин. При этом низкомолекулярные лиганды (например, адреналин) связываются с внутримембранными доменами рецепторов, пептиды и хемокины – с их наружной поверхностью, гликопротеиновые гормоны – с большим NH_2-концевым доменом. В некоторых случаях возникает связь с новым концевым доменом, образующимся при расщеплении исходной последовательности, как это происходит, например, с рецептором тромбина.

*От греч. poly – *много* и topos – *место*. Название дано из-за наличия в таких рецепторах нескольких трансмембранных доменов.

СЕРУМ. От лат. serum – *сыворотка крови*. Жидкая часть свернувшейся крови. Применяется в технике культуры клеток и тканей *in vitro*. Поскольку пищевые потребности животных клеток при культивировании *in vitro* очень сложные, для поддержания их жизнедеятельности и активной пролиферации в питательные среды обычно добавляют сыворотку крови. Она содержит определённые макромолекулярные регуляторные факторы, такие как *факторы роста*, *факторы адгезии* (прикрепления) и *факторы «выживания»* (viability), необходимые для роста и размножения клеток в культуре. Обычно эти факторы не обладают видовой специфичностью (так клетки человека, млекопитающих, птиц и даже рыб и амфибий способны расти в среде с добавлением сыворотки крупного рогатого скота). При этом значительно большей активностью обладает эмбриональная сыворотка по сравнению с сывороткой, полученной от взрослых коров.

СИГНАТУРНАЯ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЬ. От ср. лат. signatura < signare – *обозначать*, *указывать* (signum – *знак*, *отметка*, *клеймо*). Высококонсервативная аминокислотная последовательность*, содержащаяся в Р-петлях**, образующих узкий проход (центральную пору), *селективного фильтра* трансмембранных ионных каналов. В частности, каждый K^+ канал представляет собой гомотетрамер, состоящий из четырёх идентичных трансмембранных белковых субъединиц, образующих центральную пору, через которую ионы калия селективно транспортируются наружу клетки.

*Например, последовательность Thr-Val-Gly-Tyr-Gly (TVGYG), характерная для K^+ селективного канала A (KcsA) бактериальной мембраны.

**От лат. pora – *проход* (P – *поровая петля*). Пора, пропускающая ионы калия, состоит из *селективного фильтра* (самой узкой части поры, лежащей ближе к выходному отверстию) и *центральной полости*.

СИДЕРОБЛАСТЫ. От греч. sideros – *железо* и blastos – *росток*. 1. В общем смысле – клетки, «загруженные» гемосидерином или содержащие скопления ферритина при избытке железа в организме*. 2. Эритробласты, в которых обнаруживаются мелкие гранулы гемосидерина (гранулы, дающие положительную реакцию образования берлинской лазури**). Особенно много таких клеток в костном мозге, но они также встречаются в печени и селезёнке.

*При недостатке железа в организме (гипохромная железодефицитная анемия) *сидеробласты* и *сидероциты* (эритроциты, дающие реакцию образования берлинской лазури) не встречаются.

**Цитохимическая реакция Перлса.

СИМПЛАСТ. От греч. sym – *вместе* и plastos – *вылепленный*. Цитоплазматические образования, не разделённые на отдельные отсеки (клетки). Возникают в результате кариокинеза без цитотомии. Примеры: мышечные волокна у позвоночных, эпидермис у ленточных червей. Синонимы: *синцитий*, *соклетие*.

СИМПОРТ. От греч. syn – *вместе* и лат. porta – *ворота*. Активный транспорт, когда два вещества переносятся в одном направлении одновременно, как, например, в клетках кишечного эпителия осуществляется транспорт аминокислот* и глюкозы вместе с ионами натрия (см. **Антипорт**, **Унипорт** и **Переносчик глюкозы**). Осуществляется специальными транспортными белками – интегральными компонентами мембран – *симпортёрами*. Симпортёры осуществляют транспорт одного метаболита против его концентрационного градиента за счёт того, что другой метаболит переносится в направлении градиента, оба процесса при этом сопряжены. Синонимы: *сопряжённый транспорт*, *котранспорт*, *синтранспорт*.

*Для аминокислот предполагается наличие минимум пяти различных носителей: для коротких и длинных нейтральных аминокислот, для кислых и основных аминокислот и для пролина.

СИНАПСИС. От греч. synapsis – *соединение*, *связь*. Конъюгация двух пар сестринских хроматид, составляющих гомологичные хромосомы в процессе мейоза. Возникающая структура называется *бивалентом*.

СИНАПСИС СОМАТИЧЕСКИЙ. От греч. synapsis – *соединение*, *связь* и soma – *тело*. Конъюгация сестринских хроматид и гомологичных хромосом каждой пары в политенных ядрах соматических клеток, в результате чего число хромосом становится гаплоидным. У гетерозиготных по инверсиям и транслокациям организмов, благодаря соматическому синапсису, в ядрах возникают сложные петле- и крестообразные по форме структуры политенных хромосом.

СИНАПТОНЕМАЛЬНЫЙ КОМПЛЕКС. От греч. synapsis – *соединение*, *связь* и nema – *пряжа, двойная нить*. Структура, возникающая при конъюгации гомологичных хромосом в мейозе.

СИНАПТОСОМЫ. От греч. synapsis – *соединение*, *связь* и soma – *тело*. Везикулярные образования (пузырьки) терминалей аксонов, содержащие нейромедиаторы. При слиянии с аксональной мембраной освобождают медиаторы в синаптическую щель.

СИНДЕКАН. От греч. syn – *вместе*, *совместно* и лат. decanus – *десятник*. Протеогликан плазматической мембраны клеток, функционирующий как рецептор коллагена и фибронектина. Цитоплазматические концы этих молекул могут взаимодействовать с кадхеринами и интегринами, что обеспечивает связь внеклеточного матрикса с корковым актиновым цитоскелетом.

СИНКАРИОН. От греч. syn – *вместе* и karyon – *ядро клетки*. 1. Стадия развития оплодотворённой яйцеклетки, на которой сливаются вместе женское и мужское проядра, в результате чего возникает *зигота* – первая клетка будущего организма. 2. Гибридная клетка, возникшая в результате слияния диплоидных соматических клеток, в которой сливаются и ядра (см. **Гетерокарион**).

СИНОВИАЛЬНЫЕ КЛЕТКИ. От «синовия». Клетки, выстилающие полости суставов и секретирующие синовиальную жидкость (синовию), смазывающую сустав и питающую суставной хрящ (см. **Синовия**).

СИНОВИОМА. От «синовия» и oma – *опухоль* (вздутие). Опухоль, поражающая сустав или сухожильное влагалище и возникающая из синовиальных клеток (см. **Синовия**).

СИНОВИЯ. От греч. syn – *вместе* и ovum – *яйцо*. Суставная смазка. Вязкая жидкость, выделяющаяся синовиальной оболочкой в полость сустава. *Синовия* содержит гиалуроновую кислоту.

СИНТЕННЫЕ ЛОКУСЫ. От греч. syn – *вместе*, tena – *нить* и лат. locus – *место*. Генетические локусы, относящиеся к одной и той же хромосоме (буквально: *расположенные в той же нити ДНК*).

СИНЦИТИЙ. От греч. syn – *вместе* и kytos – *клетка*. Крупное цитоплазматическое образование, содержащее много ядер и не разделённое на отдельные отсеки (территории). Возникает как результат отсутствия цитотомии или слияния клеток. Примеры синцитиев: мышечные волокна у позвоночных (результат слияния миобластов*), эпидермис у ленточных червей. Синонимы: *соклетие*, *ценоцит*.

*Некоторые мышечные клетки моллюсков представляют собой *безъядерные синцитии*.

СКЛЕРОБЛАСТЫ. От греч. skleros – *твёрдый* и blast – *росток*. Клетки стенки тела губки, в которых формируются скелетные элементы – *спикулы* (см. **Спикулы** в разделе «**Зоология**»).

СКРУИН. Сшивающий белок (мол. масса 102 kDa), участвующий в организации (сшивании) актиновых микрофиламентов, входящих в состав акросомального выроста.

СКЭФФОЛД. От англ. scaffold – *поддерживать*, *подпирать* (буквально: «*строительные леса*, *подмостки*»). Белковый матрикс ядра (его осевые структуры), из которого удалены полностью ДНК и гистоны (удалён *нуклеогистон*). Со скэффолдом хроматина ДНК связывается районами, получившими название MAR (*matrix attachment regions*) или SAR (*scaffold attachment regions*). Обычно участки MAR ассоциированы с такими регуляторными последовательностями в ДНК, как *энхансеры* и *сайленсеры* (см. соответствующие статьи). *Скэффолд* – это остаточная структура метафазной хромосомы, из которой удалена ДНК и гистоны (синоним – *каркас хромосомы*). Каркас хромосомы представляет собой белковую структуру, имеющую очертания пары сестринских хроматид. В обоих случаях скэффолд представлен негистоновыми белками, отвечающими за поддержание петлевой структуры ДНК. Поскольку термины SAR и MAR возникли независимо друг от друга, но обозначают одни и те же участки контактов хроматина с ядерным матриксом в интерфазном ядре или скэффолдом митотических хромосом, в настоящее время используется термин S/MAR. Размер S/MAR'ов в длину обычно составляет несколько сотен нуклеотидных пар, обогащённых АТ-парами, а общее число на ядро составляет несколько тысяч Синоним – *ядерный матрикс* (см. **Матрикс ядерный** и **Каркас хромосомы**).

СКЭФФОЛД ТЕХНОЛОГИИ. От англ. scaffold – *поддерживать*, *подпирать*. Культивирование клеток на трёхмерных матрицах-носителях (подложках), приготовленных из искусственных или естественных биосовместимых материалов с целью пространственного моделирования клеточных трансплантатов.

СОЗРЕВАНИЕ АФФИННОСТИ. Процесс, происходящий в *центрах размножения*, в результате которого мутантные антитела, образованные В-лимфоцитами памяти, имеют более высокую аффинность (сродство) к антигенам, чем антитела, возникающие на ранних стадиях иммунного ответа (см. **Соматическое гипермутирование** и **Центры размножения** в разделе «**Эмбриология и гистология**»).

СОКРАТИТЕЛЬНЫЕ ВАКУОЛИ. Специализированные органеллы, свойственные только свободноживущим пресноводным простейшим. Поскольку содержание солей в клетке значительно выше, чем в пресной воде, эти вакуоли (обычно одна или две) служат в ней регуляторами водно-солевого баланса. Они располагаются между экто- и эндоплазмой и время от времени пульсируют (систолы сократительных вакуолей), выбрасывая из клетки поступившую по законам осмоса излишнюю воду. Самые простые сократительные вакуоли содержат клетки саркодовых простейших, а наиболее сложными вакуолями обладают инфузории.

СОЛЕВОЙ СЕНСОР. От лат. sensus – *чувство*, *ощущение*. Название, данное ферменту *сывороточной киназе*, регулируемой глюкокортикоидами и участвующей в абсорбции хлористого натрия (NaCl) в кишечнике и почках у позвоночных животных и человека. Этот фермент кодируется геном SGK1, активность которого была выявлена в особых клетках, связанных с защитным воспалением, Т-хелперах-17. Недавно было показано, что подавление *солевого сенсора* предотвращает избыточное образование этих провоспалительных патогенных клеток при аутоиммунных заболеваниях* (см. также **Клетки-хелперы**).

*Существует гипотеза о связи богатой солью диеты с развитием аутоиммунных заболеваний.

СОЛЕНОИДЫ. От греч. solen – *трубка* и eidos – *сходство*. Суперспиральная структура ДНК, диаметром 30 нм, формирование которой обеспечивает гистон H1. Иначе, второй уровень укладки ДНК в хроматине. Различают: 1. *Регулярные соленоиды*, возникающие из препаратов деконденсированного до уровня нуклеосом хроматина, в которых на виток спирали соленоида приходится 6 нуклеосом. 2. *Нерегулярные соленоиды*, формирующие нуклеомеры (см. **Нуклеомеры** и **Супербиды**). При формировании метафазных хромосом соленоиды образуют петли (новый уровень суперспирализации) диаметром 200 нм, содержащие ДНК длиной 80 000 пар оснований. Эти петли связаны с ядерным остовом (белками ядерного матрикса), и 20 петель формируют минидиски. Большое число минидисков, укладываясь в «стопки», образуют митотическую хромосому.

СОЛЕНОЦИТЫ. От греч. solen – *трубка* и kytos – *клетка*. Специализированные клетки, несущие жгутик – составной компонент примитивных органов выделения – протонефридий у просто организованных полихет.

СОМАТИЧЕСКИЕ КЛЕТКИ. От греч. soma – *тело*. Все клетки тела, кроме половых (генеративных). Предполагается, что все соматические клетки содержат полный диплоидный набор генов (полный геном), присущий зиготе. Косвенным доказательством тому являются успешные опыты по клонированию животных. Однако нет ни одного прямого и полностью убедительного доказательства этому утверждению. К тому же существуют и исключения из этого правила, говорящие о том, что при делении-дроблении на ранних стадиях развития не все клетки зародыша получают идентичные наборы хромосом. Известно, что у аскариды и мотыля (*Chironomidae*) некоторые хромосомы присутствуют только в первичных половых клетках. А у двукрылых (*Diptera*) клетки некоторых тканей (слюнных желёз) содержат гигантские политенные хромосомы, в которых гены реплицированы многократно. В этих случаях все клетки тела явно не содержат идентичные наборы хромосом и генов.

СОМАТИЧЕСКИЙ КЛЕТОЧНЫЙ ЦИКЛ. Характеризуется наличием хорошо выраженных G_1- и G_2-периодов и более продолжительным, чем в эмбриональном цикле, S-периодом, а также зависимостью пролиферации клеток от экзогенных факторов роста.

СОМАТИЧЕСКОЕ ГИПЕРМУТИРОВАНИЕ*. Явление, связанное с особым классом точковых мутаций, частота которых в миллионы раз выше частоты обычных мутаций и обнаруживающихся в иммуноглобулинах *высокой аффинности*. Другими словами, *соматическое гипермутирование* – мутационный процесс, вызванный стимуляцией В-лимфоцитов антигенами и происходящий в *центрах размножения* (по край мере у человека и мышей). Затрагивает исключительно вариабельную область VDJ иммуноглобулиновых генов**. Такие антитела, способные более эффективно связывать антигены, продуцируют также долгоживущие В-лимфоциты памяти (см. **Созревание аффинности**, **Соматическая конфигурация** и **Центры размножения** в разделе «**Эмбриология и гистология**»).

*Частота соматических мутаций в вариабельной области иммуноглобулинов очень высока: ДНК-последовательность в перестроенном гене V(D)J отличается от немутантной последовательности зародышевой линии в среднем на 5 % оснований. Следует также отметить, что эксперименты по соматическому гипермутированию проводились только на трансгенных мышах.

Мишенью для мутатора (мутаторсомы или «мутаторной машины») служат перестроенный V(D)J-ген и соседние с ним фланкирующие участки (примерно 2 т.н.п.) (см. **Мутаторсома).

СОМАТИЧЕСКАЯ КОНФИГУРАЦИЯ. Термин, обозначающий перестроенные в результате *соматического гипермутирования* вариабельные области иммуноглобулиновых генов (сокращённые обозначения которых для H-цепи – VDJ и для L-цепи – VJ). которые обнаруживаются только в зрелых В- и Т-лимфоцитах (см. **Созревание аффинности** и **Соматическое гипермутирование**).

СОМАТОГАМИЯ. От греч. soma – *тело*, gamos – *брак* и -ia – *условия*. Процесс слияние вегетативных клеток у грибов, соматических клеток у животных и растений (у последних в случае изолированных клеток без оболочек – *протопластов*), а также у бактерий.

СОНОЦИТОЛОГИЯ. От лат. sonus – *звук* и «цитология». Новая наука, изучающая звуки живых клеток. Считается, что она может привести к возникновению новых методов диагностики нарушений генетического аппарата клеток.

СОРТИНГ БЕЛКОВ. От англ. sorting – *сортировка*. Предварительная сортировка различных белков для последующего их транспорта в отдельные компартменты клетки. Осуществляется путём выявления специфических сигнальных последовательностей.

СПАСЕНИЕ. Согласно модели динамической нестабильности процесс полимеризации микротрубочек постоянно находится либо в фазе роста, либо в фазе распада (укорочения), а между этими фазами существуют резкие переходы. Переход в фазу роста микротрубочки и называется *спасением* (см. **Катастрофа**).

СПЕКЛЫ. От англ. speckle – *пятнышко*, *крапинка*. Особый тип межхромосомных гранул. Субъядерные структуры (похожие на точки тельца), в которых сосредоточены и пространственно организованы компоненты сплайсосом (факторы сплайсинга РНК). Представляют собой хранилища факторов сплайсинга и участвуют в сборке сплайсосом, но не осуществляют сам процесс сплайсин-

га. Обычно факторы сплайсинга пространственно концентрируются в ядре в 20–50 спеклах. Однако факторы сплайсинга могут располагаться и диффузно в виде особых межхромосомных (интерхроматиновых) гранул, которые также относятся к субкомпартментам ядра. Именно в них протекает процесс сплайсинга первичных транскриптов и превращения их в зрелые иРНК.

СПЕКТРИНЫ. От лат. spectrum – *видимое* и prote(in) – *белок*. Примембранные актинсвязывающие тетрамерные белки, обладающие доменами кальпонинового типа и формирующие кортикальные сети цитоплазмы. Поддерживают изнутри плазматическую мембрану. В результате создаётся жёсткая подмембранная сеть, делающая плазматическую мембрану более устойчивой. В эритроцитах спектрины связаны с плазматической мембраной через белки *анкирины* (анкириновые мостики), соединяющиеся с мембранным интегральным белком – *белком III полосы*. Другое название для неэритроцитарных аналогов спектрина – *фодрин* (см. **Фодрин**).

СПЛЕНОЦИТЫ. От англ. < греч. spleen – *хандра*, *сплин* (селезёнка) и kytos – клетка. Общее название клеток селезёнки.

СПОРУЛЯЦИЯ. От греч. spora – *семя*. 1. Процесс образования бактериальных спор в результате изменения морфологии и функции клеток. 2. Процесс формирования аскоспор у дрожжей. Осуществляется с помощью мейотического деления диплоидных клеток, приводящего к образованию четырёх гаплоидных ядер. Исходная дрожжевая клетка при этом модифицируется и превращается в *аску* (сумку), несущую четыре аскоспоры. Дрожжевые споры образуются в результате мейоза.

СПУТНИК. Хромосомный сегмент, расположенный дистально от вторичной перетяжки. Некоторые хромосомы содержат *вторичную перетяжку*, расположенную вблизи дистального конца хромосомы и отделяющую небольшой участок – придаток* или спутник. Цитологически различают несколько типов спутников: *микроспутники*, *макроспутники*, *линейные*, *терминальные* и *интеркалярные*. В зоне вторичных перетяжек хромосом располагаются ядрышковые организаторы – участки хромосом, содержащие рибосомные гены и формирующие в интерфазе ядрышко.

*Такие хромосомные придатки были открыты и названы спутниками (лат. satelles (нем. Satellit, Трабант, англ. satellite) – *спутник*) в 1912 г. Сергеем Гавриловичем Навашиным (1857–1930). Чуть позднее, в 1914 г., Навашин установил, что в участке прикрепления нитей веретена располагается перетяжка и по её локализации можно идентифицировать четыре типа хромосом: 1. Равноплечие – *метацентрические*. 2. Неравноплечие – *субметацентрические*. 3. Крючковидные (по Навашину) с почти незаметным вторым плечом – *акроцентрические*. 4. *Телоцентрические*, у которых центромера находится почти на конце хромосомы. Здесь следует отметить, что концы нормальных хромосом всегда защищены теломерами, поэтому истинных телоцентрических хромосом быть не может.

СТАТИН. От лат. statum (statuo) – *устанавливать*, *ставить* и prote(in) – *белок*. Маркёр покоящихся клеток – белок с мол. массой 57 кД.

Термин *статины* используется также для обозначения ряда нейропептидов, образующихся в гипоталамусе (см. **Статины**).

СТАТИНЫ. От греч. states – *стоящий*, *остановленный* (лат. statum, statuo – *устанавливать, ставить*). 1. Название, данное пептидным нейрогормонам (ингибирующим факторам), вырабатывающимся в нейронах гипоталамуса и выделяющимся в терминалях аксонов, заканчивающихся на сосудах воротной системы гипофиза в срединном возвышении. Иначе, гормоны или химические посредники, угнетающие секрецию гипофизарных тропных гормонов (см. **Соматостатин**). Примером может служить *соматостатин**, подавляющий образование гормона роста – соматотропина, или *ПИФ* – пролактин-ингибирующий фактор, подавляющий образование пролактина. Синоним – *ингибирующие факторы* (*гормоны*, *или химические посредники*).

2. Название *статины* носит также семейство факторов, нормализующих обмен холестерина (снижающих содержание холестерина в кровеносном русле) и обладающих рядом других физиологических свойств. Статины впервые были получены из плесневых грибков. Как гиполипидемические средства**, используются в клинической практике для лечения первичной или комбинированной *гиперхолестеринемии* и *гиперглицеридемии* (для профилактики сердечно-сосудистых нарушений), а также для укрепления стенок сосудов при лучевой терапии***. Статины, не только снижают уровень холестерина в крови, но и оказывают противовоспалительное, а, значит, и противораковое действие. Наконец, согласно эпидемиологическим данным люди, принимающие статины, в меньшей степени подвержены развитию болезни Альцгеймера.

*Соматостатин – первый из открытых статинов (см. **Соматостатин** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**).

**Например, *симвастатин* и *аторвастатин* (фармакологический препарат *аторис*) – ингибиторы ГМГ-КоА редуктазы – фермента, осуществляющего ранний этап синтеза холестерина. *Правастатин* используется не только для профилактики инсультов, он также снижает вероятность возникновения диабета II-типа.

***Делаются попытки использовать один из статинов, а именно *ловастатин* для превентивной терапии ректальных кровотечений после лучевой терапии рака предстательной железы.

СТАРЕНИЕ КЛЕТОК. Под старением клеток понимают постепенную утрату ими способности

к делению (пролиферации). Кроме того, стареющие клетки утрачивают способность к репарации своей ДНК. Различают хронологическое старение (viellissement) и старение как патофизиологическое явление (senescence)*. Старение всегда сопровождается определёнными изменениями различных компонентов клетки. Долгое время считалось, что прекращение пролиферативной активности клеток является условием предотвращения их опухолевой трансформации. В настоящее время становится ясно, что стареющие клетки не только вносят свою лепту в механизмы общего старения организма (поскольку не способны к процессам клеточной регенерации), но они в определённых условиях способны также стимулировать процессы воспаления**, приводящие к возрастным заболеваниям (например, атеросклерозу). В свою очередь, длительное воспаление может приводить к опухолевой трансформации соседних клеток***. Синоним – *физиологическое старение клеток*.

*От лат. senescence – *старение* < senesco – *стареть*.

**Секретируют разнообразные цитокины.

***Стареющие клетки также секретируют факторы, стимулирующие клеточную пролиферацию и ферменты, расщепляющие белки внеклеточного матрикса (подобно метастазирующим раковым клеткам). Это явление получило название «секреторный фенотип, связанный со старением» (англ. *senescence associated secretory phenotype*, SASP).

СТАРЕНИЕ КЛЕТОК В КУЛЬТУРЕ. Под старением клеток в культуре понимается существование предельного срока культивирования клеток, выраженное числом пассажей или удвоений клеточной популяции (*population doubling time*). Для диплоидных клеток человека этот показатель составляет 50±10 пассажей и называется *пределом* (лимитом) *Хейфлика**. Механизм старения клеток объясняется отсутствием в клетках первичных культур теломеразы, способной восстанавливать утраченные концы хромосом (см. **Теломераза**). Поэтому клетки, исчерпавшие лимит деления, чтобы сохранить целостность хромосом, перестают делиться, т.е. достигают точки старения. В норме большинство стареющих клеток со временем погибают. Немногие клетки, пережившие такой кризис, начинают экспрессировать теломеразу** и становятся *иммортализованными*.

*Американский клеточный биолог Леонард Хейфлик (Leonard Hayflick, 1965) обнаружил, что клетки в культуре утрачивают способность к пролиферации, пройдя определённое число циклов деления.

**Теломераза активна *in vivo* в клетках большинства опухолей.

СТВОЛОВЫЕ КЛЕТКИ (СК)* Любые недифференцированные или малодифференцированные клетки, ещё «не знающие» во что они могут превратиться и служащие своеобразным полуфабрикатом для получения всех, или многих, или только одного типа коммитированных клеток-предшественников. Главной отличительной чертой СК является их способность к самообновлению, благодаря которой они остаются недифференцированными и обладающими неограниченным пролиферативным потенциалом, а равно и продолжительностью жизни, соизмеримой с продолжительностью жизни организма. При делении стволовой клетки только одна из дочерних клеток подвергается дальнейшим превращениям, а вторая остаётся неизменной, сохраняя все свойства СК. В результате в норме численность пула СК не изменяется, а восполнение численности специализированных клеток поддерживается за счёт деления возникших из СК потомков – популяции *родоначальных* клеток, которые при дальнейшем делении дифференцируются в соответствующие специализированные клетки. При этом, чем более дифференцированы клетки, тем меньшее число делений они могут совершить. Существование быстро обновляющихся тканей обеспечивается наличием в них СК (например, таких как кожа и кишечный эпителий). Поведение СК строго регламентируется их генетической программой и сигналами, которые они получают от окружения (именно от сигналов, получаемых стволовыми клетками, зависит направление их дифференцировки). По происхождению стволовые клетки подразделяют на: *эмбриональные*, *фетальные***, *клетки пуповинной крови*, стволовые клетки пульпы молочных зубов у детей и *стволовые клетки взрослого организма*.

*Понятие «ствол***о**вые клетки» ввёл в начале XX в. русский гистолог Александр Александрович Максимов, эмигрировавший в США (***о*** – ударная буква).

**От лат. fetus – *оплодотворённый* (плод). У человека зародыш старше 8 недель внутриутробного развития (фетальные клетки получают из абортивного материала).

СТВОЛОВЫЕ ГЕМОПОЭТИЧЕСКИЕ КЛЕТКИ*. Хранилище гемопоэтических стволовых клеток (ГСК) – кроветворный красный костный мозг, где они находятся в окружении специальных стромальных клеток, создающих своеобразную индивидуальную *нишу обитания* ГСК (см. **Микроокружение** в разделе «**Эмбриология и гистология**»). При делении ГСК одна из дочерних клеток остаётся в нише, поддерживая нормальную численность популяции ГСК, а другая превращается в плюрипотентную (полипотентную) стволовую клетку (ПСК). Деление ПСК даёт клетки-родоначальницы миелоидной и лимфоидной линий дифференцировки (миелоидную родоначальную клетку и лимфоидную родоначальную клетку). Потомки родоначальных клеток дифференцируются и специализируются в различных направлениях, давая различные типы клеток-предшественников

крови и иммунной системы (коммитированные клетки), постепенно утрачивающие способность к пролиферации. Гранулоцитарно-моноцитарный предшественник даёт дифференцированные клетки – макрофаги и гранулоциты: нейтрофилы, базофилы и эозинофилы. Предшественник мегакариоцитов и эритроцитов даёт мегакариоциты, продуцирующие кровяные пластинки (тромбоциты), и эритробласты, дифференцирующиеся в эритроциты. Лимфоидная родоначальная клетка даёт предшественники В-лимфоцитов и предшественники Т-лимфоцитов, которые дают различные типы зрелых специализированных лимфоцитов.

*Стволовые клетки взрослого организма, относящиеся к *мультипотентным* стволовым клеткам (к подобному типу клеток относятся и стволовые клетки мозга). В изучение гемопоэтических стволовых клеток внесли неоценимый вклад Александр Яковлевич Фриденштейн и Иосиф Львович Чертков.

СТВОЛОВЫЕ КЛЕТКИ ВОЛОСЯНЫХ ФОЛЛИКУЛОВ. Волосяной фолликул – это маленький мешочек, в котором находится стволовая клетка. Показано, что СК из волосяных фолликулов, могут превращаться в нейроны (астроциты и олигодендроциты). По мере роста и развития волосяных фолликулов стволовые клетки также меняются. Если удастся получать разнообразные типы дифференцированных клеток из стволовых клеток фолликулов, то это будет самый доступный и почти неинвазивный метод их получения.

СТВОЛОВЫЕ ИНИЦИИРОВАННЫЕ (индуцированные) КЛЕТКИ (iPS cells). Клетки, представляющие собой подобие или аналог зародышевых (этически беспроблемных) плюрипотентных стволовых клеток, получаемых из соматических клеток. Выделение эмбриональных стволовых клеток связано с целым рядом морально-этических проблем, так как требует получения яйцеклеток и разрушения зародыша. Превращение обычных соматических клеток, к тому же взятых у пациента, нуждающегося в пересадке стволовых клеток, позволит избежать этих трудностей. Было установлено, что при совместном культивировании эмбриональных стволовых и дифференцированных клеток млекопитающих последние могут «перепрограммироваться» и вновь становиться не специализированными (стволовыми) клетками. Известно, что за превращение обычной соматической клетки в стволовую отвечают 4 гена (*Oct4/2, Sox2, Klf4* и *c-myc*, кодирующие транскрипционные факторы)*, которые клонированы и получены векторы, содержащие их. Эти векторы были сконструированы на основе обычных ретро- и лентивирусов. С помощью таких векторов в 2006 г. впервые удалось превратить фибробласты кожи мыши в плюрипотентные СК, которые в соответствующих условиях могут снова развиваться в любом заданном направлении. Например, показано превращение стволовых индуцированных клеток, или SCI (*stem cells induced*), в клетки сердечной мышцы и нейроны. Позднее были разработаны и другие подходы в перепрограммировании соматических клеток в плюрипотентные стволовые клетки с помощью только белков или специальных регуляторных РНК. Обычно такие перепрограммированные клетки называют *индуцированными плюрипотентными стволовыми клетками* (*induced pluripotent stem cells* – iPS cells (IPSC, ИПСК)). Удалось даже клонировать мышь из ядра ИПС-клетки. Канадскими учёными ведутся успешные работы по получению IPSC из диплоидных фибробластов кожи человека и превращению их в клетки крови (лейкоциты, эритроциты и тромбоциты). В перспективе ИПСК будут использоваться не только для лечения ранее неизлечимых заболеваний, например, таких как нейродегенеративные, требующие подсадки утраченных в результате болезни клеток, но и для получения специфических *клеточных тест-систем* для подбора лекарственных средств и оптимальных терапевтических подходов, реализуемых в рамках персонифицированной медицины**.

В 2014 г. японскими учёными были продемонстрированы принципиально новые подходы в получении ИПС-клеток, основанные на стрессорном воздействии окружающей среды на дифференцированные клетки (повышение кислотности и механическое сжатие клеток путём повышения давления). Эксперименты на лимфоцитах, полученных из селезёнки новорождённых мышей, показали, что перевод клеток в среду с кислым значением pH (5,7 вместо 7,0) всего на 25 минут, приводит, в частности, к повышению экспрессии гена *Oct4*. Новый подход в перепрограммировании назван авторами «STAP» (акроним от англ. stimulus-triggered acquisition of pluripotancy – *приобретение плюрипотентности под воздействием раздражителей*).

Следует отметить, что клетки, обладающие высоким пролиферативным потенциалом, к сожалению, обладают и повышенной способностью к раковой трансформации.

*По имени автора способа перепрограммирования их называют *факторами Яманаки*. Эти гены постоянно находятся в активном состоянии только у эмбрионов, а ген *Oct4* служит маркёром плюрипотентности (см. **Факторы Яманаки**). Для перепрограмминования фибробластов и других соматических клеток человека активируют также гены *Nanog* и *Lin*28.

Интересно отметить, что бактерии, возбудители лепры (*Mycobacterium leprae*), на ранних стадиях инфекции «предпочитают» поражать шванновские клетки, в результате последние перепрограммируются (за счёт отключения генов, экспрессирующихся в дифференцированных шванновских клетках) в незрелые клетки, похожие на стволовые клетки костного мозга. При этом в «индуцирован-

ных» микобактерией клетках включаются гены, связанные с ранними стадиями развития глиальных клеток (см. **Лепра** в разделе **«Микробиология и вирусология»**).

**В марте 2013 г. в Японии уже начались клинические испытания плюрипотентных индуцированных стволовых клеток для лечения возрастной *макулодистрофии* (дегенерации пигментного эпителия сетчатки).

СТВОЛОВЫЕ КЛЕТКИ ДЕФИНИТИВНЫХ ТКАНЕЙ. От лат. definitivus – *окончательный*, *определённый*. Стволовые клетки, сохраняющиеся в отдельных тканях взрослого организма (регионарные (региональные) клетки) и обладающие дифференцировочными потенциями в пределах определённой ткани. Синонимы: *стволовые клетки взрослых* (англ. *adult stem cells*), *регионарные стволовые клетки* (РСК).

СТВОЛОВЫЕ КЛЕТКИ КОСТНОГО МОЗГА (СКК). Понятие, объединяющее две различные группы стволовых клеток, присутствующих в красном кроветворном мозге. Одну составляет популяция гемопоэтических (кроветворных) стволовых клеток (ГСК), а другую – мультипотентные мезенхимные (мезенхимальные) стромальные клетки (ММСК). Последние представляют собой гетерогенную популяцию фибробластоподобных клеток стромы костного мозга, способных к дифференцировке в любые клетки мезенхимного происхождения, такие как адипоциты, остеоциты и хондроциты. Показано, что при определённых условиях *in vitro* эти клетки также способны превращаться в клетки эктодермального и энтодермального фенотипов.

СТВОЛОВЫЕ КЛЕТКИ ПУПОВИННОЙ КРОВИ. Стволовые клетки, которые выделяют из крови, содержащейся в сосудах пупочного канатика после рождения ребёнка.

СТВОЛОВЫЕ ОПУХОЛЕВЫЕ (раковые) КЛЕТКИ. Долгое время считалось, что все раковые клетки обладают одинаковым пролиферативным потенциалом и несут равную ответственность за развитие онкологического заболевания. В настоящее время стало ясно, что во многих опухолях такими свойствами обладают лишь немногие родоначальные малодифференцированные клетки, которые по аналогии с обычными стволовыми клетками, обладающими неограниченным пролиферативным потенциалом и способностью давать начало другим типам клеток, были названы *стволовыми клетками опухоли* (СОК). СОК обладают способностью к самоподдержанию* и самообновлению путём деления без дифференцировки, а их потомки могут аномально дифференцироваться в различных направлениях, обусловливая гетерогенность растущей опухоли, а также приводить к развитию злокачественных клеточных популяций. СОК характерны для лейкозов и многих солидных опухолей. Недавно были обнаружены стволовые опухолевые клетки, которые под влиянием химиотерапевтических препаратов становятся в тысячи раз более агрессивными, т.е. резко повышают свою туморогенность. Синоним (англ. эквивалент) – *Cancer stem cells*.

*Могут находиться в течение длительного времени в состоянии пролиферативного покоя (персистировать), в результате чего обладают резистентностью к цитостатическим препаратам.

СТВОЛОВЫЕ ЭМБРИОНАЛЬНЫЕ КЛЕТКИ. Не совсем строгий термин, обозначающий клетки, которые получают из эмбрионов, находящихся на ранних стадиях развития (клетки бластоцисты*). Эти клетки относятся к наиболее универсальным, или *тотипотентным* клеткам, обладающим способностью давать начало клеткам всех типов в организме** (у человека около 220 типов дифференцированных клеток). Различают стволовые *клетки исследовательского класса* и *стволовые клетки клинического класса*. Последние отличаются тем, что в процессе их выращивания отсутствуют стадии, на которых эмбриональный материал развивается в присутствии животных клеток***. Линии таких эмбриональных стволовых клеток называют «сверхчистыми». Из таких клеток можно выращивать нервные и мышечные клетки, пригодные для трансплантации с целью замещения поражённых тканей (спинной мозг или сердечная мышца) (см. **Тотипотентные стволовые клетки**, а также **Внутренняя клеточная масса (ВКМ)** в разделе «**Эмбриология и гистология**»). Синоним – *ES-клетки* (*ESCs*).

*Иначе, бластодермальный (зародышевый) пузырёк. На этой стадии развития зародыш перемещается по яйцеводу в полость матки. Отличается от бластулы животных дифференцировкой групп клеток на *зародышевый узелок* и *трофобласт*. Из зародышевого узелка (иначе, ВКМ – внутренней клеточной массы) и получают эмбриональные стволовые клетки.

**Клетки, способные давать начало клеткам, возникающим из трёх типов зародышевых листков.

***Дело в том, что такие стволовые клетки не способны к самоподдержанию и воспроизведению в каждом раунде деления и им требуются «поддерживающие» или *фидерные* клетки.

СТВОЛОВЫЕ ЭМБРИОНАЛЬНЫЕ КЛЕТКИ ЧЕЛОВЕКА, ПОЛУЧЕННЫЕ МЕТОДОМ КЛОНИРОВАНИЯ. В 2013 г. в майском номере журнала Cell были опубликованы результаты работы по получению эмбриональных стволовых клеток человека путём переноса ядра из соматической (взрослой) клетки* в энуклеированную яйцеклетку с последующим её развитием до стадии бластоцисты, из которой и были получены стволовые клетки. Такая методика носит название «*терапевтическое клонирование*» и позволяет получать эмбриональные стволовые клетки, идентичные клеткам пациента, нуждающегося в каких-либо

специализированных клетках (кардиомиоцитах, клетках кожи, нейронах и т.д.) для заместительной терапии. Поскольку сам пациент является донором соматических клеток, стволовые клетки, полученные таким способом, иммунологически идентичны его тканям. Оригинальность методики заключалась в применении кофеина, сдерживающего развитие яйцеклетки до тех пор, пока в ней не будет произведена замена ядер (см. **Терапевтическое клонирование**).

*В работе использовали клетки кожи мальчика с генетическим заболеванием.

СТЕЛЛАТНЫЕ КЛЕТКИ. От греч. stëlë – *столб*. Столбчатые клетки печени. Продуцируют коллаген и фибронектин, а также гликопротеины, накопление которых в печени приводит к разрастанию нефункциональной соединительной ткани. Явление, характерное для цирроза печени (см. **Фиброз**).

СТЕРЕОЦИЛИИ. От греч. stereos – *пространственный* и лат. cilia – *реснички* (ресницы). Специализированные поверхностные образования – подвижные выросты клеточной поверхности, содержащие актино-миозиновые пучки.

СТРЕСС-ФИБРИЛЛЫ. От англ. stress – *напряжение* и лат. fibrilla – *волокно*. Цитоскелетные пучки микрофиламентов (фибрилл, содержащих актин и миозин II), локализованные под плазматической мембраной покоящихся клеток; имеют структуру двойной спирали и декорированы миозиновым фрагментом S-1. Закрепляются на плазматической мембране с помощью фокальных контактов, вызывающих при сокращении напряжение на коллагеновых волокнах внеклеточного матрикса. Исчезают при увеличении клеточной подвижности, а также в клетках, трансформированных вирусами или химическими канцерогенами. Синонимы: *напряженные нити* или *стрессовые фибриллы*.

СТРОМАЛЬНЫЕ КЛЕТКИ. От греч. stroma (stromatos) – *подстилка* (основа, остов). Совокупность клеток соединительнотканной природы, формирующих механический каркас (строму) паренхиматозных и трубчатых органов. Стромальные клетки (фибробласты, адипоциты, ретикулярные клетки и др.) образуют также основу кроветворного мозга и обеспечивают молекулярно-клеточную сигнализацию, поддерживающую существование и дифференцировку самообновляющихся популяций кроветворных стволовых клеток. Исключение составляет тимус, в котором стромальные клетки имеют эпителиальное происхождение.

СУБКОМПАРТМЕНТЫ ЯДРА. От лат. sub – *под*, *ниже* и англ. compartment – *отделение*, *перегородка*. Не ограниченные мембраной небольшие по объёму дискретные отделы ядра, представляющие собой участки, обладающие специализированными функциями. Ядрышко – единственный субкомпартмент ядра, видимый в световой микроскоп. Остальные обнаруживаются только с помощью иммунофлуоресцентных методов. К ним отноятся «спеклы», тельца Джемини, тельца Кахаля (спирализованные тельца), тельца PML, представляющие собой места концентрирования определённых макромолекул. Синоним – *ядерные тельца*.

СУБСТРАТЫ АПОПТОЗА. Различные клеточные белки (в основном структурные компоненты клетки), на которые действуют каспазы. В эту группу, в частности, входят: *ламины* ядерной оболочки, белок цитоскелета *фодрин*, ассоциированный с мембраной, компонент микрофиламентов *Gas-2* (36 кД) (см. **Gas-гены**), ДНК-зависимая протеинкиназа и белок *PARP* (поли-(АДФ-рибозил)-полимераза), которые ответственны за репарацию ДНК, белки sn-рибонуклеопротеидного комплекса (snRNA-proteins) и др. белки. В то же время каспазы активируют дополнительные компоненты апоптозного комплекса, такие как протеинкина Cδ, участвующая в конденсации ядра, предшественник ДНКазы CAD (*caspase-activated DNase*), вызывающая быструю фрагментацию ядерной ДНК (см. также **Апоптоз**, **Инструктивный апоптоз** и **Каспазы**).

СУБТЕЛОМЕРНЫЕ ПОВТОРЫ. От лат. sub – *под*, *ниже* и «теломеры». Районы хромосом, непосредственно прилегающие к теломерным повторам, похожие на них, но имеющие, в отличие от теломерных повторов, однонуклеотидные замены. Здесь расположены также повторы другого рода, содержащие по 29, 37, 61, 63, 75 и т.д. нуклеотидов, и отличающиеся хромосомоспецифичностью (см. **Теломеры**).

СУПЕРБИДЫ. От лат. super – *сверху*, *над* и англ. beads – *бусы*. Буквально: сверхбусины. Так называются в англоязычной литературе 30-нанометровые дискретные структуры в составе фибрилл хроматина – глобулы-*нуклеомеры* – второй уровень компактизации ДНК в хроматине, осуществляемый при участии только гистоновых белков. При обработке нуклеомеров хелатирующим соединением – ЭДТА* они разворачиваются в нуклеосомные цепочки, похожие на снизку бус и содержащие 6-8 нуклеосом (см. **Нуклео-меры** и **Соленоиды**).

*Этилендиаминтетрауксусная кислота (удаляет двухвалентные ионы, в данном случае Mg^{2+}).

СУСТЕНТОЦИТЫ. От лат. sustento – *поддерживать*, *подпирать*, *оказывать поддержку* и греч. kytos – *клетка*. 1. Общее название клеток, обладающих поддерживающими и трофическими функциями. 2. Синоним клеток Сертоли (см. **Сертоли клетки** в разделе «**Эмбриология и гистология**»).

СФЕРОПЛАСТЫ. От греч. sphaira – *шар* и plastos – *вылепленный*. 1. Растительные клетки, лишённые клеточных оболочек. 2. Дрожжевые клетки, лишённые с помощью ферментов клеточной стенки (оболочки). Так как многие штаммы пивных дрожжей представляют собой полиплоиды,

не способные размножаться половым путём, с помощью техники слияния сферопластов, полученных из штаммов с нужными свойствами, удаётся получить клетки, несущие наборы хромосом обоих родителей.

СФЕРОСОМЫ. От греч. sphaira – *шар* и soma – *тело*. Вакуолярные органеллы растительных клеток*. Как видно из названия, сферосомы имеют форму шара. Образуются системой эндоплазматической сети и содержат капли масла (липиды) – центры синтеза и накопления масел. Фракция сферосом проростков семян содержит также липазы, эстеразы, кислую фосфатазу, протеазу, РНКазу и ДНКазу (которые присутствуют также и в лизосомах). Однако только липаза обнаружена во всех типах сферосом. Синоним – *олеосомы*.

*Открыты в 1880 г. немецким цитологом Ганштейном (Von Hanstein J., 1880) и названные им первоначально *микросомами*. Позднее этот термин в 1943 г. использовал французский биохимик Клод (Claude A., 1943) для обозначения осмеофильных телец диаметром около 0,1 мкм, обнаруженных им в гомогенатах клеток печени. Термин быстро прижился в биохимической литературе. Поэтому цитологический термин *микросомы*, предложенный Ганштейном и принятый в ботанике, пришлось заменить подходящим термином *сферосомы* (Perner E.S., 1953).

СФЕРУЛЫ. От лат. sphaerula – *шарик*. 1. Шаровидные образования (выросты) цитоплазмы. Синонимы: *пузыри* (bubbles), *почки* (buds). 2. Старый цитологический термин, использовавшийся ранее для обозначения базофильных округлых телец, расположенных посередине центромерного района в каждой хроматиде.

СФЕРУЛЯЦИЯ. От лат. sphaerula – *шарик* и -ia – *условия*. Процесс образования выростов цитоплазмы – *сферул* («вскипание» цитоплазмы, или «выталкивание» из цитоплазмы чёткообразно расположенных шариков), которые никогда не бывают единичными и обычно существуют кратковременно (10–20 с). Они «выбрасываются» и исчезают почти одновременно во многих участках клеточной поверхности и порой возвращаются обратно в цитоплазму; содержимое их обычно гомогенно. Явление, наблюдается *in vitro* как в норме*, так и при патологии клеток. При этом сферулы лишены адгезивности и не прилипают к поверхности стекла. Сферуляция как патологическая реакция клетки наблюдается часто при отеке. В некоторых случаях при патологии сферулы не возвращаются в тело клетки. Такая сферуляция характерна для агонизирующих клеток (см. также **Блис-теры**). Существуют многочисленные синонимы, вносящие путаницу, – *bubbling*, *budding*, *сфероз*, *цитосфероз*, *микросфероз*.

*В конце митоза при образовании двух дочерних клеток вблизи границы их раздела происходит «вскипание» поверхности (см. **Бабблинг**).

ТАГГ-КОКТЕЙЛЬ. Смесь, содержащая трийодтирозин, аминокислоты, глюкагон и гепарин, стимулирующая пролиферацию гепатоцитов. При введении этой смеси здоровым животным (мышам, крысам) у некоторых из них наблюдается эффект, очень похожий на тот, что происходит после частичной гепатэктомии (ЧГЭ); в печёночных клетках усиливается синтез РНК, ДНК, глицеридов и изменяется состав жирных кислот.

ТАРГЕТИНГ. От англ. targeting – буквально: *адресование*. Общий термин для обозначения процесса, в ходе которого происходит избирательное направление белков к целевым сайтам транслокации в специальные клеточные компартменты-мишени. Адресование белков происходит с помощью *сигнальных последовательностей* аминокислот, входящих в состав первичной структуры белка, которые и узнаются органеллой-мишенью.

ТАРГЕТИНГ МИКРОТРУБОЧЕК. От англ. targeting – *адресование*. Взаимодействие микротрубочек с адгезионными структурами, в результате которого происходит разборка *фокальных контактов*.

ТЕЛОДЕНДРИИ. От греч. têlos – *конец*, *хвост* и dendron – *дерево*. Разветвления на концах длинных отростков нейронов (конечные разветвления аксонов) – аксональные «метёлочки».

ТЕЛОЛИЗОСОМЫ. От греч. têlos – *конец*, *хвост* и «лизосомы». Лизосомы, содержащие непереваренные продукты, например липиды, пигментные вещества. У человека при старении в телолизосомах клеток мозга, печени и в мышечных волокнах накапливается пигмент старения – *липофусцин*. Синоним – *остаточные тельца*.

ТЕЛОГЕНЫ. От греч. têlos – *конец*, *хвост* и genan – *порождать*. Устаревшее название буферных зон на концах хромосом – *теломеров* (см. **Теломеры**).

ТЕЛОМЕРЫ. От греч. têlos – *конец*, *хвост* и meros – *часть* (англ. a part). Дистальные участки плеч хромосом, их «естественные» концы, которые при структурных перестройках хромосом никогда не занимают интеркалярного положения. Благодаря теломерам хромосомы остаются компактными и не «склеиваются» друг с другом. Представляя собой защитные (буферные) последовательности на концах хромосом, монотонно повторяющиеся тысячи раз* («теломерные повторы»), теломеры постоянно укорачиваются с каждым актом деления клеток. Поэтому длина теломер служит своеобразной мерой возраста клеток. Для большинства соматических клеток процесс укорочения теломер необратим и приводит в конце концов к состоянию, называемому *клеточным* или *пролиферативным* старением (когда клетка теряет способность к делению)**. В некоторых типах клеток (стволовые, генеративные и раковые клетки) активируется фермент *теломераза*, восстанавливающий теломеры. У всех млекопитающих теломеры

представлены совершенно одинаковой «фразой» TTAGGG, которая у человека повторяется от 7 до 15 тыс. раз, а у мыши – до 150 тыс. раз. Теломеры грибов, плесеней (например, нейроспоры) и простейших (трипаносомы), некоторых представителей червей (нематод) и членистоногих построены повторами этой же фразы TTAGGG (это эволюционно наиболее высококонсервативные структуры). У растений теломеры чуть длиннее на одну букву Т в начале (TTTAGGG). И только у реснитчатых простейших – инфузорий (*Tetrahymena*) – в теломерах используется иной текст – TTTTGGGG или TTGGGG (см. также **Субтеломерные повторы**). Дистальная часть теломер характеризуется наличием G-обогащённого одноцепочечного участка 3′-цепи (длина его варьирует от 10–18 нуклеотидов у простейших до нескольких сотен у человека; у растений может быть различна в разных тканях). Считается, что одноцепочечный свободный 3′-конец в комплексе со специальными белками (TRF1 и TRF2) участвует в образовании теломерных петель. При этом свободный 3′-конец вытесняет одну из цепей ДНК, образующую петлю D (D-loop, где D от displace – *вытеснять*, *замещать*) и формирует участок тройного комплекса, а сама теломера образует теломерную петлю (t-loop).

*В цитологии, в отличие от молекулярной биологии, *теломеры* – это концевые участки хромосом, видимые в световой микроскоп и охватывающие довольно большие районы (миллионы пар оснований). На их важность в стабильности хромосом впервые обратили внимание в 1938 г. Барбара Мак Клинток и Герман Мёллер.

За выяснение механизмов функционирования клеточного хронометра американские учёные Элизабет Блэкберн (E. Blackburn), Кэрол Грейдер (Carol W. Greider) и Джек Шостак (Jack W. Szostak) получили в 2009 г. Нобелевскую премию по физиологии и медицине (см. **Теломераза).

ТЕЛОМЕРАЗА*. От греч. têlos – *конец*, *хвост*, meros – *часть* и суффикса «аза», обозначающего, что это фермент. Фермент, восстанавливающий концы хромосом (теломеры**), укорачивающиеся при репликации ДНК (примерно на 100 н.п. за каждый цикл репликации) за счёт процесса *маргинотомии*, характерного для матричного синтеза ДНК. Теломераза содержит в своём составе постоянно ассоциированную РНК-матрицу (шаблон) для копирования теломеров и фермент, похожий на обратную транскриптазу. Механизм действия теломеразы заключается в повторном копировании матрицы с транслокацией фермента на конец новообразованной цепи. В результате образуется длинный 3′-конец, который служит матрицей для достройки комплементарной цепи. В результате теломеры хромосом удлиняются. В геноме у человека найден всего один ген теломеразной РНК, расположенный на 14-*й* хромосоме и обозначенный как TERC (telomerase RNA component или template-containing telomerase RNA – *шаблонная РНК теломеразы*), и два белковых гена (обеспечивают образование каталитического компонента) – TEP-1 (first telomerase-associated protein – *первый связанный с теломеразой белок*) и TERT (telomerase reverse transcriptase – *обратная транскриптаза теломеразы*). Эти гены образно называют генами молодости, поскольку они отключают внутриклеточные часы, отмеряющие срок жизни клеток***. В норме соматические клетки лишены теломеразной активности; их теломеры укорачиваются как в процессе онтогенеза, так и при культивировании *in vitro*. Гены теломеразы активны только в эмбриональных (клетках зародыша) и стволовых клетках, а также клетках-предшественниках сперматозоидов (*есть не очень убедительные данные, говорящие, что активность теломеразы может присутствовать и в других клетках*). К сожалению, эти гены часто обеспечивают «бессмертие» (immortality) раковых клеток. Линейные культуры клеток, обладающие бессмертием, также активно экспрессируют теломеразу**** (см. также **Старение клеток**). Обнаружено, что клетки крупных ракообразных – *омаров*, для которых характерна очень высокая продолжительность жизни (больше ста лет без признаков старения), вырабатывают теломеразу.

*Существование теломеразы предсказал в 1971 г. советский биолог Алексей Матвеевич Оловников. Впервые теломераза была обнаружена в 1984 г. у инфузорий (*Tetrahymena*) калифорнийскими учёными Элизабет Блэкберн и её аспиранткой Кэрол Грейдер (см. **Теломеры**).

**Теломеры образно называют защитными структурами хромосом; они могут не только поддерживать свой размер, но и синтезироваться *de novo*.

***Правда, далеко не всех клеток, например, для иммортализации кератиноцитов кожи необходимо также «выключить» ген $p16^{INK4}$.

****Показано, что введение в клетки HeLa препаратов, блокирующих РНКовый компонент теломеразы, приводит к укорочению теломер и последующей гибели клеток.

ТЕЛОФАЗА. От греч. têlos – *конец*, *хвост* и phasis – *появление*. Последняя фаза митотического деления ядра. Характеризуется завершением движения хромосом к полюсам клетки, деконденсацией большей части их материала до интерфазного состояния и формированием ядер дочерних клеток. Обычно принято считать, что события, происходящие в телофазе, обратны по развитию событиям профазы, с той только разницей, что в профазе содержание ДНК соответствует 4С, в телофазе в два раза меньше, т.е. 2С. В телофазе исчезает кинетохор и разбираются нити веретена деления.

ТЕЛОХРОМОСОМЫ. От греч. têlos – *конец*, *хвост*. Хромосомы с концевым расположением *цен-*

тромеры (хромосомы, не имеющие коротких плеч, как у акроцентрических хромосом). Например, в четвёртой хромосоме у *Drosophila melanogaster* центромера располагается на одном из её концов. У дрожжей все хромосомы телоцентрического типа, т.е. у них на одном конце расположена *центромера*, а на другом – *теломера*. Отличительной особенностью телохромосом является то, что в них присутствуют только две плотные центромерные структуры (по одной в каждой хроматиде), по сравнению с четырьмя центромерными структурами, наличествующими в нетелоцентрических хромосомах. Синоним – *телоцентрические хромосомы*.

ТЕЛЬЦЕ БАРРА. Компонент интерфазных ядер у самок млекопитающих (в равной степени также у женщин), выявляемый цитологически*, и представляющий собой инактивированную Х-хромосому, которая существует в виде глыбки полового или *гетеропикнотического* хроматина. Название дано в честь канадского цитолога Мюррея Барра, впервые обнаружившего в 1949 г. такие тельца в нейронах у кошек. В 1961 г. английский генетик Мери Лайон выдвинула гипотезу, получившую название «гипотезы Лайон», или гипотезы «одной активной хромосомы», предположив, что тельце Барра – это инактивированная Х-хромосома. Механизм инактивации сглаживает разницу в количестве сцепленных с полом генов у самок и самцов**. Инактивация одной из Х-хромосом происходит на ранних стадиях зародышевого развития и сохраняется во всех последующих поколениях клеток. Из-за случайности процесса инактивации Х-хромосом (отцовской или материнской) женщины являются генетическими мозаиками. Участок, выключающий Х-хромосому, называется *Х-инактивационным центром*. Интересно отметить, что мыши с генотипом ХО представляют собой нормальных плодовитых самок. Это доказывает, что для развития самки мыши необходима только одна активная Х-хромосома. В то же время женщины с генотипом ХО не вполне нормальны. Синоним – *половой хроматин* (см. также **«Барабанные палочки»**).

*Инактивированная Х-хромосома интенсивнее окрашивается основными красителями по сравнению с активной Х-хромосомой.

**Существование телец Барра является следствием механизма компенсации дозы генов, обеспечивающего функциональную эквивалентность двойного набора генов у самок одиночному набору тех же самых генов у самцов. Этот механизм инактивирует все сверхчисленные Х-хромосомы, что делает возможным существование женщин, имеющих до четырёх Х-хромосом. (В действительности инактивированная Х-хромосома не является полностью неактивной).

ТЕЛЬЦА БЕЛЛА. Выросты наружной и внутренней ядерных мембран, содержащие нуклеоплазму. Возникают перед оплодотворением на поверхности ядер в яйцеклетках у папоротников.

ТЕЛЬЦА БЕРГА. Название особых зон в клетках печени, в которых находится (собран) гранулярный эндоплазматический ретикулюм (гЭПР) (см. **Тигроид** и **Эргастоплазма**).

ТЕЛЬЦА ДЖЕМИНИ (тельца Gem). Субъядерные структуры, содержащие специфические белки и короткие РНК и присутствующие не во всех клетках. Возможно, их функции сходны с функциями телец Кахаля.

ТЕЛЬЦА КАХАЛА (Кахаля)*. Субъядерные структуры (одна или несколько), часто располагающиеся вблизи ядрышек и содержащие факторы сплайсинга (малые ядерные и малые ядрышковые РНК – snRNA и snoRNA), а также специальные белки. Представляют собой сайты посттранскрипционной модификации этих РНК и сборки РНП-частиц. Кроме того, эти тельца содержат белок *коилин*, отсутствующий в *спеклах* (см. **Спеклы**). Тельца Кахала характерны для активно делящихся клеток и клеток с высоким уровнем транскрипции. Синоним – *спирализованные тельца*.

*(Cajal bodies). Названы по имени испанского гистолога С. Кахала (S. Cajal), впервые описавшего эти образования в 1903 г. Кахал получил Нобелевскую премию по физиологии и медицине в 1906 г. за исследования нервной системы.

ТЕЛЬЦА PML. Особые ядерные субкомпартменты, содержащие наряду с другими белками специфический белок, обнаруженный впервые у больных, страдающих онкологическим заболеванием крови – *промиелоцитарным** *лейкозом* (PML).

*1. Промиелоцит (*promyelocyte*), или програнулоцит (*progranlocyte*), – стадия развития зернистого лейкоцита, представляющая собой переход между *миелобластом* и *миелоцитом*. 2. Крупная мононуклеарная клетка циркулирующей крови, характерная для миелолейкоза (промиелоцитарноо лейкоза).

ТЕРАТОБЛАСТОМЫ. От греч. teratos (teras) – *урод*, *уродство*, *чудовище*, blastos – *росток* и oma – *вздутие* (опухоль). Опухоли, возникающие из эмбриональных клеток (см. **Тератомы**).

ТЕРАТОКАРЦИНОМА. От греч. teratos (teras) – *урод*, *уродство*, *чудовище* и karkinoma – *раковая опухоль*. Опухоль из мультипотентных эмбриональных клеток, которые могут дифференцироваться в разных направлениях. Чаще возникает в яичках (см. **Тератомы**). Синоним – *рак эмбриональный*.

ТЕРАТОМЫ. От греч. teratos (teras) – *урод*, *уродство* и oma – *вздутие*, *опухоль*. Особый тип опухолей, возникающих из *первичных половых* клеток (зародышевых клеток), которые превращаются в стволовые клетки тератомы. Другими словами, тератомы – опухоли, которые могут содержать клетки всех типов эмбриональных тканей*.

Клетки тератомы могут дифференцироваться в самых разнообразных направлениях и формировать клетки и ткани многих типов, нередко в виде отдельных тканей и органов, состоящих из вполне дифференцированных (или им подобных) клеток, которые не имеют злокачественного характера. Иногда тератомы представляют собой беспорядочную смесь костей, зубов и волос, т.е. всего того, что в норме в этом органе не обнаруживается** (см. **Эмбриоподобные тела**). Обычно тератомы развиваются в яичниках или семенниках. Синонимы: *тератобластома*, *тератома бластоматозная*, *тератоидная опухоль, эмбриоцитома*.

*Возможное возникновение тератом – одно из главных препятствий на пути широкого применения стволовых клеток (в том числе iPSC) в терапевтических целях (см. **Стволовые инициированные (индуцированные) клетки**).

**В культуре идентифицировано не менее 10 типов дифференцированных тканей среди клеток тератомы семенников одной линии мышей, у которой тератомы семенников возникают довольно часто.

ТЕРМИНАЛИ. От лат. terminalis (англ. terminal) – *конечный*, *относящийся к концу*, *границе* (terminus – *предел*, *конец*). Например, конечные структуры аксона – терминали аксона (axon terminals) или *нейроподии*.

ТЕРМИНИН. От лат. terminus – *предел*, *конец*. Маркёр стареющих клеток – белок с мол. массой 57 кД.

ТЕРНОВЕР. От англ. turnover – *кругооборот*. Название, данное процессу обновления (кругооборота) макромолекул (белков, РНК) и фосфолипидов мембран, включающему их деградацию и ресинтез. По сравнению с пролиферирующими клетками для покоящихся клеток характерен повышенный *терновер* макромолекул.

ТЕХНОЛОГИЯ BRAINBOW. От англ. brain – *мозг* и rainbow – *радуга*. Новейшая цветовая технология микроскопирования, соединившая воедино новые флуоресцентные красители и генетические методы окрашивания клеток мозга (методы генетической модификации), с помощью которой каждый тип нейронов приобретает свой собственный цвет. При этой технологии световая микроскопия, соединённая с методами цифровой обработки данных, возрождается на совершенно новом уровне, превращаясь в виртуозную, филигранную технику, позволяющую вживую увидеть тончайшие биологические структуры (например, выявлять ход отдельных аксонов через «хитросплетения» нервный сетей) и даже прослеживать пути перемещения отдельных белковых молекул. Новые виды микроскопии: двухфотонная микроскопия, конфокальная микроскопия, дисковая сканирующая конфокальная микроскопия, микроскопия с волоконно-оптической подсветкой, широкопольная микроскопия.

ТИГРОИД. От слова «тигр» и eidos – *сходство*. Своеобразная композиция элементов гранулярной эндоплазматической сети (ретикулума) нервных клеток, придающая им полосатость, напоминающую шкуру тигра. Выявляется вокруг ядра нейрона при окраске метиленовым синим как хроматофильное вещество*. Синоним – «*тигроидное вещество*» (см. также **Эргастоплазма**).

*Было открыто немецким гистологом Францем Нисслем (F. Nissl, 1860–1919) и называется также *тельца Ниссля*.

ТИЛАКОИДЫ. От греч. tilatio (thylaxion) – *сумка*, *мешок* и eidos – *сходство*. Буквально: *мешковидные*. 1. Система трубчатых, пластинчатых или сферических цистерн (пузырьков), локализованных в клеточном матриксе прокариотических клеток, способных к фотосинтезу (у зелёных, пурпурных и цианобактерий). Представляют собой структурированные впячиваня плазматической мембраны. В функциональном отношении эквивалентны *пластидам*, а в бесцветных клетках – *митохондриям* эукариот. К другим сложноструктурированным впячиваниям плазматической мембраны относятся *мезосомы* (см. **Мезосомы** в разделе **«Микробиология и вирусология»**).

2. В хлоропластах растительных клеток система ламелярных структур в виде уплощённых мешочков (цистерн), окрашенных в зелёный цвет за счёт присутствия хлорофилла. Выделяют длинные *тилакоиды стромы*, представляющие собой сетевидные переплетённые выросты внутренней мембраны, которыми от края до края пронизаны хлоропласты. Вокруг них группируются плотно упакованные тилакоиды гран, которые образуются из накладывающихся друг на друга выростов стромальных тилакоидов (как стопки монет). Все тилакоиды образуются из складок внутренней мембраны хлоропластов.

ТИМОЗИН-β4. От лат. thymus – *тимус* и греч. enzyme – *фермент*. Полипептид, содержащий 43 аминокислотных остатка (<5 kDa), служащий в клетках позвоночных сильным ингибитором спонтанной полимеризации актина, поскольку способен связывать свободные мономеры актина (глобулярный или G-актин) с образованием комплекса в соотношении 1:1. Тем самым тимозин β4 предотвращает рост существующих филаментов, сохраняя цитозольный пул АТФ-актина для быстрой индуцированной элонгации (см. **Профилин** и **Спектрин**).

ТИМОЦИТ. От лат. thymus – *тимус* (вилочковая или зобная железа) и греч. kytos – *клетка*. Клетка-предшественник тимусзависимых Т-лимфоцитов, опосредующих клеточный иммунный ответ. Тимоциты развиваются в зобной железе (тимусе).

ТИНКТОРИАЛЬНЫЙ. От фр. tingo, tinctum – *окрашивать* (англ. «to dye»). Относящийся к окрашиванию, окраске. *Тинкториальные* свой-

ства гранул лейкоцитов (гранулоцитов) позволяют их подразделять на нейтрофилы, базофилы и эозинофилы.

Т-КИЛЛЕРЫ. От англ. killer – *убийца*. Разновидность цитотоксичных Т-лимфоцитов (CD-8 Т-клеток), которые несут на своей поверхности специфические рецепторы Т-клеток (РТК), распознающие антигены чужеродных клеток и обеспечивающие прикрепление клеток-киллеров к клеткам-мишеням. Цитотоксические клетки также синтезируют интерлейкин-5 (IL-5), стимулирующий пролиферацию и дифференцировку В-лимфоцитов.

Т-ЛИМФОЦИТЫ. Общее название клеток иммунной системы Т-хелперов, Т-киллеров и Т-супрессоров (см. **Лимфоциты**).

TOLL-ПОДОБНЫЕ РЕЦЕПТОРЫ. Факторы, играющие ключевую роль в запуске механизмов приобретённого (адаптивного) иммунитета. Мутации в гене этого рецептора приводят к неспособности иммунной системы справляться с интервенцией чужеродных агентов (см. **Иммунитет**).

ТОНОПЛАСТ*. От греч. tonos – *натяжение*, *напряжение* и plastos – *вылепленный*. Термин, обоз-начающий вакуолярную мембрану, т.е. мембрану, отделяющую большую центральную вакуоль растительной клетки от цитоплазмы. Синонимы: *тоноплазменная оболочка* (мембрана), *стенка вакуоли*.

*Первоначально Гуго Де Фриз в 1885 г. (De Vries H., 1885) назвал *тонопластом* слой цитоплазмы (протоплазмы в растительных клетках), прилегающий к вакуоли.

ТОНОФИБРИЛЛЫ. От греч. tonos – *натяжение*, *напряжение* и fibrilla – *волоконце*. Фибриллы, придающие клетке форму и упругость.

ТОНОФИЛАМЕНТЫ. От греч. tonos – *напряжение* и лат. filamentum – *нить*. Пучки промежуточных филаментов (см. соответствующую статью), связанные с *десмосомами*, создающие жёсткую внутриклеточную сеть.

ТОТИПОТЕНТНОСТЬ. От лат. totus (totalis) – *весь*, *полный*, *всеохватывающий*, *целый* и potentia – *сила*, *способность*. Термин, обозначающий, что генетический материал клетки обладает всеми возможными потенциями, характерными для проявления этого материала. Иначе, способность эмбриональных стволовых клеток дифференцироваться в любой тип клеток и образовывать полный организм или восстанавливать его регенерирующую часть. Считается, что *самая-самая* тотипотентная клетка – зигота. Она способна дать *начало* всем клеткам организма, включая определённую часть клеток плаценты у беременных самок. Бластомеры эмбрионов мыши, находящихся на стадии восьми клеток, также являются тотипотентными или *эквипотенциальными* по своим возможностям. Следует подчеркнуть, что в процессе эмбриогенеза тотипотентность теряется довольно быстро. В известном смысле синонимами *тотипотентности* являются термины *полипотентность* и *мультипотентность*.

ТОТИПОТЕНТНЫЕ СТВОЛОВЫЕ КЛЕТКИ. Клетки, способные дифференцироваться во все типы соматических и репродуктивных клеток, свойственных данному виду организмов, а также формировать целый организм. Такой способностью обладают клетки *зародышевого узелка* (см. **Плюрипотентные клетки**, **Мультипотентные клетки** и **Унипотентные клетки**, а также **Внутренняя клеточная масса (ВКМ)** в разделе «**Эмбриология и гистология**»).

ТРАНСДИФФЕРЕНЦИРОВКА (трансдифференциация). От лат. trans – *через*, *сквозь* и дифференцировка. 1. Способность тканевых стволовых клеток взрослых организмов давать начало нетипичным дочерним клеткам (превращение в клетки другого зародышевого листка). Например, стволовые клетки мозга в определённых условиях способны продуцировать лимфоциты, а гемопоэтические стволовые клетки – нейроны. Не строгий синоним – *пластичность*.

Поскольку гемопоэтические стволовые клетки легче всего изолировать, их способность дифференцироваться в клетки головного мозга вселяет надежду на лечение нейродегенеративных заболеваний, например паркинсонизм.

2. Новая бурно развивающаяся область в клеточной биологии, в задачи которой входит разработка методов превращения клеток одного типа специализации в клетки другого типа, например фибробластов кожи в клетки сердечной мышцы или нервные клетки. Отличается от процесса *перепрограммирования* тем, что отсутствует стадия возвращения исходных зрелых клеток в некое подобие плюрипотентных стволовых клеток*, из которых затем и получают клетки нового типа дифференцировки. Для осуществления трансдифференцировки фибробластов мыши в нормальные, функционирующие нейроны необходима экспрессия трёх генов, отвечающих за синтез факторов транскрипции.

*Отсутствие стадии плюрипотентности снижает вероятность образования опухолей у реципиента в случае клинической трансплантации клеток.

ТРАНСДУЦИН. От лат. transductio, где trans – *через*, *сквозь* и ductum – *привлекать*, *побуждать*. Протеин семейства G-белков, обеспечивающий трансдукцию (перенос) внутриклеточных сигналов, опосредуемых нуклеотидами (GTP). С G-белками сопряжены рецепторы пептидных факторов роста, катехоламинов и калиевые каналы. G-белки могут модулироваться через реакцию *ADP-рибозилирования* некоторыми бактериальными токсинами.

ТРАНСЛОКАЦИЯ. От лат. translocatio* – *перемещение*. В общем смысле *транслокация* – про-

цесс перемещения какой-либо молекулы из одного места клетки в другое, например молекулы белка через ядерную пору. Рассматривается как элемент импорта или экспорта молекулы.

*Где лат. trans – *через*, *сквозь* и locus – *место*.

ТРАНСЛОКАЦИЯ БЕЛКА. От лат. translocatio – *перемещение*. Перемещение молекулы белка через внутриклеточную мембрану у эукариот или плазматическую мембрану у прокариот, имеющую специальные канальные комплексы (см. **Транслокация котрансляционная**).

ТРАНСЛОКАЦИЯ КОТРАНСЛЯЦИОННАЯ. От лат. «translocatio» – *перемещение*, «со» – *совместно* и трансляция. Буквально: совмещённое с трансляцией перемещение (продвижение) молекулы белка через мембрану шероховатого эндоплазматического ретикулума (ЭПР) в процессе его синтеза рибосомой, закреплённой на мембране (см. **Транслокон** и **Лидерная последовательность белка** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

ТРАНСЛОКАЦИЯ РИБОСОМЫ. От лат. translocatio – *перемещение*. Перемещение рибосомы на один кодон вдоль мРНК после включения каждой новой аминокислоты в полипептидную цепь. Обеспечивает элонгацию полипептидной цепи.

ТРАНСЛОКОН*. От лат. trans – *через*, *сквозь* и locus – *место*. Буквально: то, что обеспечивает *транслокацию* (перенос в другое место или другое пространство). Большой белковый канальный комплекс (в клетках млекопитающих гетеротримерный комплекс белков Sec61), расположенный в мембранах гранулярного ЭПР. Обеспечивает *транслокацию* синтезирующегося полипептида во внутреннее пространство ЭПР (водный канал транспортировки). Представляет собой место «заякоривания» трансляционного комплекса рибосомы, связанного с SRP-частицей**, временно блокирующей рост полипептидной цепи (прекращающей её удлинение). В результате связывания трансляционного комплекса с транслоконом происходит отделение SRP-частицы и частично синтезированный первичный пептид своим «сигнальным пептидом»*** входит в канал транслокона. После этого синтез пептида возобновляется и сигнальная последовательность вместе с растущим полипептидом оказывается внутри полости ЭПР.

*По всем правилам надо писать «транслокон», но в учебнике Ю.С. Ченцова «Введение в клеточную биологию» написано «транслакон».

**SRP-частица (signal recognition particle – *частица распознавания сигнала*). Частица, узнающая внутреннюю «сигнальную последовательность» (сигнальный пептид) в растущем полипептиде. Состоит из одной молекулы 7SLРНК и 6 специальных полипептидов (SRP-белков, массой 9, 14, 19, 54, 69 и 70 kDa). На рибосомах, приступивших к трансляции секреторных белков и находящихся ещё в цитозоле, синтезируется сигнальная последовательность, обогащённая гидрофобными аминокислотами (16–30 остатков), которая и узнаётся SRP-частицей. Такой трансляционный комплекс и SRP-частица сначала связываются с рецептором (SRP-R) – интегральным белком, локализованным в мембране ЭПР, называемым также *докирующим* белком (от англ. to dock – *производить стыковку*, *состыковывать*). После связывания SRP с SRP-R трансляционный комплекс смещается к транслокону и связывается с последним.

***Располагается вблизи N-конца пептида и состоит преимущественно из гидрофобных аминокислот.

ТРАНСЛЯЦИЯ. От лат. translatio – *перенесение*, *передача*. Буквально: перенос текста, записанного языком кодонов (триплетов), следующих друг за другом в непрерывной последовательности нуклеотидов ДНК, на язык белков, записанный последовательностью аминокислот в полипептидах. Другими словами, процесс биосинтеза полипептидной цепи на рибосомах в соответствии с последовательностью триплетов (кодонов) в информационной РНК (иРНК, мРНК). Трансляция осуществляется по правилам, называемым *генетическим кодом*.

ТРАНСМОДУЛЯЦИЯ. От лат. trans – *через*, *сквозь* и modulatio – *мерность*, *размеренность*, *ритмичность* (в изменении какого-либо параметра). Термин обозначает клеточный феномен перераспределения рецепторов в пользу одного фактора роста (например, IGF-II) под влиянием другого фактора роста (инсулина), который непосредственно не связывается с рецепторами к первому фактору роста.

ТРАНСПОРТЁР. От фр. transporteur – *конвейер* < лат. transportare – *переносить*, *перемещать*. Структура ядерного порового комплекса (центральная глобула, центральный элемент, гранула или «пробка» ядерной поры), состоящая из множества извитых белковых филаментов, обогащённых фенилаланином и глицином (FG-филаменты), и представляющих собой барьер для некариофильных белков (белков, не имеющих NLS-последовательности). Комплекс, имеющий NLS-последовательность, разрыхляет сеть FG*-филаментов и проходит через канал транспортёра (см. также **Кариофильный сигнал**, **Импортины** и **Нуклеоплазмин**).

*Фенилаланин – Phe (F) и глицин – Gly (G).

ТРАНСПОРТЁРЫ TAP-I и TAP-II. От фр. transporteur – *конвейер* < лат. transportare – *переносить*, *перемещать*. Транспортёры, связанные с процессингом антигенов (англ. antigen processing). АТФ-зависимые белки, обеспечивающие транспорт антигенных пептидов из цитозоля в систему цистерн эндоплазматического ретикулума антигенпредставляющих клеток, где пептиды связываются с молекулами главного комплекса гистосовместимости (MHC) и становятся иммуногенными.

ТРАНС-СЕТЬ АГ. Транс-сеть аппарата Гольджи (TGN – trans Goldgy Net) – зона, состоящая из опушённых (окаймлённых) по поверхности со стороны цитоплазмы пузырьков (везикул). В этой зоне происходит разделение и сортировка секретируемых продуктов.

ТРАНСФОРМАЦИЯ ОПУХОЛЕВАЯ. От лат. transformatio – *преобразование*, *превращение*. Морфологические и биохимические изменения клеток, приводящие к превращению нормальной клетки в опухолевую клетку.

ТРАНСЦИТОЗ (трансцитозис). От лат. trans – *через*, *сквозь* и kytos – *клетка*. Перенос некоторых белков через клеточные стенки эпителиальных клеток (от одного слоя клеток к другому), например, через стенку эндотелиальных клеток из кровяного русла (плазмы крови) в межклеточную среду. Так из крови в слизистые секреты носовой полости, кишечника, лёгких и т.д. поступают иммуноглобулины IgA или проникают некоторые материнские иммуноглобулины молока через клетки кишечного эпителия младенца.

ТРЕДМИЛЛИНГ. От англ. trade – *занятие* и milling – *кружение*. В переносном смысле, *толчение воды в ступе*. 1. Постоянный поток (круговорот мономеров) в актиновых филаментах, находящихся в состоянии равновесия. При этом АТФ-актиновые мономеры присоединяются к плюс-концу («оперённому» концу), а АДФ-актиновые мономеры диссоциируют (отсоединяются) от минус-конца («заострённого» конца). 2. Явление тредмиллинга характерно и для микротрубочек главным образом, в клетках растений, у которых нет центросом, и потому минус-концы микротрубочек остаются незакреплёнными. При этом тубулиновые субъединицы добавляются преимущественно к плюс-концу микротрубочки и диссоциируют со стороны минус-конца. В результате длина микротрубочки не изменяется, но происходит её смещение по всей длине в сторону плюс-конца. Таким способом тредмиллинг обеспечивает непрерывную перестройку микротрубочек, благодаря постоянному кругообороту тубулиновых мономеров, сопровождающемуся их продвижением от плюс-конца к минус-концу микротрубочки.

ТРИГГЕРНАЯ ЗОНА ХЕМОРЕЦЕПТОРОВ. От англ. trigger – *устройство*, переключающееся скачком из одного состояния в другое. Зона (участок) в молекуле рецептора, отвечающая за активацию рецепторного сигнала (см. **Триггер** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**).

ТРИСКЕЛЕОН (трискелион). От греч. tri – *три* и skeletos – *остов* (*высохший*). Структуры на поверхности окаймлённых пузырьков (покрытых пузырьков – *coated vesicles* или эндоцитозных вакуолей*), возникающих из «покрытых ямок» и представляющих собой впячивания участков плазмалеммы, содержащих на внутренней (цитоплазматической) стороне утолщения из белка *клатрина*. Напоминают по форме трёхлучевую свастику и состоят из трёх мономеров клатрина с мол. массой 180 kDa и трёх лёгких цепей клатрина с мол. массой 30 kDa. Такие структуры на внутренней поверхности ямок плазматической мембраны образуют рыхлую сеть из пяти- шестиугольников (наподобие плетёной корзинки), укрепляющих периметр эндоцитозных (пиноцитозных) пузырьков (пиносом). После отделения *пиносомы* от плазматической мембраны при участии белков *динаминов* клатриновый слой распадается и пиносома превращается в обычную эндосому (см. **Динамин** и **Клатрин**).

*Эти органеллы представляют собой важные компоненты системы внутриклеточного транспорта.

ТРИХОЦИСТЫ. От греч. (trycho)s – *волос* и лат. cista < греч. kyste – *ящик*. Специализированные цитоплазматические органеллы простейших, органы защиты и нападения, способные выбрасывать («выстреливать») обычно (но не всегда) заострённую на конце ядовитую нить, представлены у инфузорий и некоторых жгутиковых (см. **Книдоцисты**).

ТРИХОЦИТЫ. От греч. (trycho)s – *волос* и kytos – *клетка*. Клетки волоса, экспрессирующие последовательно две группы структурных (опорных) кератинов.

ТУМОРОГЕННЫЙ. От лат. tumor – *вздутие*, *опухоль* и греч. genan – *порождать*. Фактор, вызывающий образование опухоли.

ТУЧНЫЕ КЛЕТКИ (mast cells). Гетерогенная популяция высокоспециализированных клеток соединительной ткани (особенно подслизистой) у позвоночных – аналогов базофилов крови. Предшественники тучных клеток, попадая в ту или иную ткань, дифференцируются под влиянием микроокружения, которое и определяет их окончательный фенотип. В цитоплазме тучных клеток присутствуют многочисленные гранулы, содержащие биологически активные вещества, такие как *лейкотриены*, *протеогликаны* (гепарин), *простагландины*, *интерлейкины*, *нейтральные протеазы*, а также биогенные амины *гистамин* и *серотонин*. Как и у базофилов, на поверхности тучных клеток присутствуют высокоаффинные рецепторы для иммуноглобулинов IgE (до 300 тыс.), связывающих молекулы аллергенов, например пыльцу в случае *сенной лихорадки* (полиноза), и приводящих к выбросу большого количества гистамина – главного фактора развития реакций немедленного типа. Поэтому секреция тучных клеток (их дегрануляция) связана с развитием аллергических реакций. АКТГ приводит к *либерации* (освобождению) из тучных клеток гепарина, активирующего гепаринзависимые липолитические ферменты (см. также **Дегрануляция**, **Лаброциты**, **Мастоциты** и **Полиноз** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**).

Синонимы: *гепариноциты*, *клетки Эрлиха*, *лаброциты* (labrocytes) и *мастоциты* (устар.)

«УМНАЯ КЛЕТКА». Искусственно созданная клетка, способная проводить анализ уровня сахара в крови и сообразно ему продуцировать необходимое количество инсулина. Такие клетки разрабатываются в рамках клеточных технологий как новые подходы в лечении инсулинозависимого диабета (см. также **Клеточные технологии**).

УНДУЛИРУЮЩАЯ МЕМБРАНА (ruffled). От лат. unda – *волна*. Тонкий слой цитоплазмы – локомоторный орган некоторых типов клеток. Другими словами, волнообразные контакты клеточной мембраны с субстратом при движении клеток. Например, фибробласты и эпителиальные клетки двигаются, благодаря волнам адгезивного контакта с субстратом. На этом основан механизм скользящего движения клеток по субстрату. Когда такая мембрана движущегося фибробласта вступает в контакт с другим фибробластом, то она теряет свою подвижность. Это явление известно под названием «контактное торможение» (см. соответствующую статью). Встречаются и противоположные реакции. Неподвижные клетки нервного гребня, из которых образуются нервные ганглии и меланофоры, расползаются в разные стороны, если две клетки в культуре поместить друг подле друга (отрицательный *хемотаксис*).

УНДУЛИПОДИИ. От лат. unda – *волна* (undulatus – *волнистый*, *волнообразный*), греч. podos (pus) – *нога* и eidos – *сходство*. Общее название двух типов двигательных органелл – ресничек и жгутиков. Все ундулиподии, будь то жгутики жгутиконосцев или сперматозоидов низших и высших растений, сперматозоиды представителей всего животного мира или реснички свободно живущих инфузорий, реснички ресничного эпителия человека, построены по одинаковой схеме 9+2 микротрубочки*. Только у прокариотов жгутики устроены проще. У бактерий в составе жгутика присутствует всего одна микротрубочка. Причем на поперечном сечении жгутиков бактерий обнаруживается не 13, а 5, 6 или 8 глобулярных субъединиц** (см. **Микротрубочки**).

*На этом основании делается вывод, что все эукариоты монофилетичны (см. **Монофилия** в разделе **«Общая биология и экология»**).

**Микротрубочки центриолей лейкоцитов человека содержат вместо 13 только 11 субъединиц.

УНДУЛЯЦИИ. От лат. unda – *волна* (undo – *вздымать волны*, *волноваться*). Волнообразные движения плазматической мембраны (клеточной поверхности). Возникают в клетках, освобождённых от влияния соседних элементов ткани (под воздействием трипсина или версена). Наблюдаются также на электронных микрофотографиях эмбриональных клеток.

УНИПОЛЯРНЫЕ НЕЙРОНЫ. От лат. unus (uni) – *один* и polaris – относящийся к полюсу. Нейроны, имеющие один главный отросток со многими ответвлениями. Одно ответвление служит *аксоном*, а другие – *дендритами*. У беспозвоночных в основном присутствуют униполярные нейроны.

УНИПОРТ. От лат. unus (uni) – *один* и porta – *ворота*. Активный транспорт, при котором только одно вещество переносится через биомембрану в одном направлении с помощью канальных или транспортных белков (см. **Симпорт** и **Антипорт**).

УНИПОТЕНТНОСТЬ. От лат. unos – *один* и potentia – *сила*, *способность*. Способность дифференцироваться только в одном направлении. Характеристика стволовых клеток, способных дифференцироваться только в клетки одной линии. К таким клеткам, например, относятся стволовые сперматогенные клетки.

УНИПОТЕНТНЫЕ КЛЕТКИ. От лат. unus – *один* и potentia – *способность*, *возможность*, *сила*. Стволовые клетки взрослого организма, пополняющие пул зрелых клеток данной ткани. Характерны для обновляющихся клеточных популяций, в которых постоянная гибель клеток уравновешивается высоким уровнем пролиферативной активности росткового слоя, например в эпидермисе кожи. Синоним – «*взрослые стволовые клетки*».

УРОКСИСОМЫ. От греч. uron – *моча*, oxys – *кислый* и soma – *тело*. Пероксисомы растений, содержащие фермент *уриказу*, расщепляющую мочевую кислоту (см. **Пероксисомы**).

УЧАСТКИ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ КОМПЛЕМЕНТАРНОСТЬ (complementarity-determining region – CDR). Аминокислотные последовательности антигенсвязывающего центра антитела, вступающие в непосредственный контакт с детерминантами молекулы антигена. Это те участки, которые кодируются ДНК-последовательностями, подвергающимися повышенной изменчивости и называющимися *гипервариабельными* (HV) областями антител.

ФАГОЛИЗОСОМЫ. От греч. phagos – *пожирать* и «лизосомы». Образуются при слиянии *фагосом* с первичными лизосомами. Обеспечивают *гетерофагию* – расщепление чужеродного, поглощённого путём *фагоцитоза* (эндоцитоза) материала. Синонимы: *гетеролизосомы*, *эндолизосомы*.

ФАГОСОМЫ. От греч. phagos – *пожирать* и soma – *тело*. Большие эндоцитозные (фагоцитозные) вакуоли (вариант эндосом), образующиеся при фагоцитозе крупных агрегатов макромолекул, мёртвых или живых клеток, бактерий. В цитоплазме *фагосомы* сливаются с первичными лизосомами.

ФАГОФОРЫ. От греч. phagos – *пожирать* и foresis – *перенесение*, *перенос*. Затравочные органеллы цитоплазмы, из которых образуются бислойные мембранные структуры *аутофагосомы*. Процесс запускается дефицитом питательных веществ, кислородным голоданием, отсутствием факторов роста и осуществляется путём обволакивания (нуклеации) фосфолипидной мембраной,

замыкающейся на себя, части цитоплазмы, содержащей нефункциональные белки или подлежащие утилизации органоиды. Образование *фагофоры* индуцируется фрагментом белка *Beclin-1*, получившим обозначение *Agt-5* (см. **Аутофагия**).

ФАГОЦИТЫ. От греч. phagos – *пожирать* и kytos – *клетка*. Клетки белой крови, участвующие в клеточном иммунитете. Эти клетки называются также «*пожирающие*», *полиморфоядерные* или *полиморфонуклеарные* лейкоциты, *полиморфы*, *микрофаги*, *пиронинофилы* (последнее означает, что эти клетки окрашиваются красителем *пиронином*). К фагоцитам также относятся некоторые соединительнотканные клетки с функциями фагоцитоза. Фагоциты осуществляют фагоцитоз (эндоцитоз) микроорганизмов, других клеток, чужеродных частиц и фрагментов некротизированной ткани путём образования *рафлов* (см. **Рафлы**) с последующим формированием *фагосом*.

ФАГОЦИТОЛИЗ. От греч. phagos – *пожирать* (phanein – *есть*), kytos – *клетка* и lysi» – *растворение*. Разрушение фагоцитирующих клеток (фагоцитов и лейкоцитов) в процессе свёртывания крови, а также при попадании в организм цитолизинов (цитотоксических веществ).

ФАГОЦИТОЗ*. От греч. phagos – *пожирать* (phanein – *есть*), kytos – *клетка* и -osis – *состояние*. Вариант эндоцитоза, связанный с поглощением (захватом) клеткой относительно крупных (до 0,5 мкм) агрегатов макромолекул или частиц без окружающей их жидкой среды** (см. **Рофеоцитоз** и **Фагосомы**). Может быть неспецифическим или специфическим, т.е. опосредованным через рецепторы. Представляет собой ключевой процесс защиты макроорганизма от патогенных микроорганизмов, а также удаления повреждённых и стареющих клеток. У млекопитающих фагоцитоз осуществляется главным образом *нейтрофилами*, *моноцитами* и *макрофагами*. Однако к фагоцитозу способны и другие клетки, например фибробласты. В целом фагоцитоз выражен у клеток мезодермального происхождения, известных под общим названием *ретикуло-эндотелиальная система*. Механизм фагоцитоза протекает с образованием *псевдоподий* или так называемых «ловчих парусов» и осуществляется через актин-зависимый механизм (механизм, требующий полимеризации G-актина в F-актин и морфологического преобразования клеточной поверхности).

*Процесс впервые был описан в 1883 г. Ильёй Ильичом Мечниковым, обнаружившим фагоцитарную функцию у зернистых лейкоцитов.

**Прикрепление клетки к подложке можно рассматривать, как попытку фагоцитировать очень большую частицу.

ФАКТОР НЕКРОЗА ОПУХОЛЕЙ (ФНО, TNF-α). От лат. factor – *делающий*, *производящий*. Цитокиновый фактор, экспрессирующийся цитотоксическими лимфоцитами (Т-киллерами) и натуральными киллерами (НК-клетками) и действующий через специальные «рецепторы смерти», объединённые в группу *Fas*, которые обозначаются также CD95 или APO-1 (см. **Апоптоз** и **Инструктивный апоптоз**). ФНО, как и другие факторы воспаления, повышают образование и активируют ряд клеточных белков, подавляющих внутриклеточную передачу сигналов от инсулиновых рецепторов, в результате чего развивается инсулинорезистентность, возникающая на фоне первоначально высокого уровня инсулина в крови при сахарном диабете II типа*.

*Обнаружено высокое содержание TNF-α в жировой ткани у крыс с ожирением и сахарным диабетом II типа. У специально выведенных крыс, страдающих ожирением, у которых подавлено образование TNF-α, диабет не возникает.

ФАКТОР РОСТА ГЕПАТОЦИТОВ (HGF – Hepatocyte Growth Factor). Цитокин гликопротеидной природы – сильный митоген для гепатоцитов, участвующий в процессах регенерации печени *in vivo*, отчего и получил своё название. Обладает также локомоторной или мотогенной активностью (стимулирует подвижность гепатоцитов). Рецептор HGF состоит из двух ковалентно связанных субъединиц (α и β); его внутриклеточный домен – тирозиновая киназа. Синоним – *рассеивающий фактор* (SF – от англ. sow – *рассевать*, *рассеивать* и factor).

ФАКТОР РОСТА НЕРВОВ (ФРН). Фактор, обеспечивающий восстановление нервных волокон. Обнаружен в секреторных гранулах клеток подчелюстных желёз животных и человека.

ФАКТОР РОСТА СОСУДИСТОГО ЭНДОТЕЛИЯ (ФРСЭ). Самый мощный из известных факторов ангиогенеза. Поддерживает жизнеспособность (фактор «viability») и стимулирует пролиферацию клеток эндотелия, выстилающих изнутри кровеносные сосуды. При повышенной концентрации в крови вызывает «протекание» сосудов (отсюда и одно из названий фактора). Ключевой патогенный фактор васкуляризации солидных опухолей, обеспечивающий их рост (присутствует в опухолях часто в изобилии). Этими же функциями обладает и *фактор роста фибробластов* (FGF). На основе МК-антител созданы препараты, нейтрализующие действие ФРСЭ и применяющиеся в терапии опухолей (см. **Авастин** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**). Синонимы: *фактор ангиогенеза* (*стимулятор ангиогенеза*) и *фактор проницаемости сосудов*.

ФАКТОР РОСТА ИЗ ТРОМБОЦИТОВ (ФРТ, PDGF). Фактор, стимулирующий пролиферацию фибробластов (фактор компетенции фибробластов). Содержится в альфа-гранулах тромбоцитов. Освобождается и активируется при разрушении сосудистой стенки (прикреплении тромбоцитов к сосудистой стенке). Существует в трёх

изоформах: гомодимеры A-A и B-B, состоящие из двух полипептидных цепей, соединённых дисульфидными мостиками и кодируемых разными генами, и A-B, состоящий из разных цепей.

ФАКТОР РОСТА ЭПИДЕРМИСА, ЭПИДЕРМАЛЬНЫЙ ФАКТОР РОСТА* (EGF – Epidermal Growth Factor). Полипептидный фактор с мол. массой 6 kDa (53 аминокислотных остатка с высоким содержанием тирозина). Для фибробластов, стимулированных PDGF, EGF, и хондроцитов, стимулированных IGF, играет роль фактора прогрессии. А эмбриональные клетки крысы линии EL2 могут размножаться в присутствии только одного EGF. Способен также стимулировать синтез ДНК в гепатоцитах и заживление ран. В клинике применяется для лечения трофических язв.

*Выделен в 1972 г. из подчелюстных желёз мыши Стенли Коэном (S. Cohen), который в 1986 г. получил за эту работу Нобелевскую премию.

ФАКТОРЫ ЯМАНАКИ*. В 2006 г. японские учёные из Университета Киото под руководством Синья Яманака осуществили перепрограммирование клеток кожи мыши (взрослые дифференцированные клетки) в клетки, подобные по своим свойствам незрелым эмбриональным стволовым клеткам. Осуществить перепрограммирование удалось с помощью интродукции в дифференцированные клетки четырёх транскрипционных факторов (c-Myc, Oct4, Sox2 и Klf4), называемых теперь *факторами Яманаки* или *плюрипотентности***. В связи с этим факторы перепрограммирования и получили своё название, а плюрипотентные стволовые клетки стали называться *индуцированными плюрипотентными стволовыми клетками* (iPSC, ИПСК). Следует отметить, что методы получения ИПСК стремительно совершенствуются.

*По имени японского исследователя Синья (Шинья) Яманака, получившего в 2012 г. вместе с англичанином Джоном Гёрдоном Нобелевскую премию по физиологии и медицине за открытие *возможности перепрограммирования зрелых клеток в плюрипотентные*.

**Процедура также называется *клеточным репрограммированием*, в результате чего клетка «забывает» своё настоящее или, напротив, «вспоминает» своё онтогенетическое прошлое. У таких клеток «стирается память» об индивидуальном развитии и специализации.

ФАСЦИН. От лат. fascia – *повязка* и греч. prote(in) – *белок*. Стабилизирующий белок (мол. масса 55 Kda), образующий в актиновых микрофиламентах поперечные сшивки (организует филаменты в плотно упакованные пучки), входящие в состав акросомального выступа, ламеллоподий, филлоподий, стресс-фибрилл и микроворсинок, например микроворсинок энтероцитов. В результате микроворсинки становятся жёсткими и прочными.

ФЕНОМЕН «SLIPPAGE». От англ. slip – *сдвиг*, *смещение* и page – *полоса*. Временный конформационный дефект молекул мембранного переносчика, возникающий при увеличении трансмембранного потенциала, вследствие чего возрастает перенос анионов в одном направлении, например через белок *полосы* III.

ФЕНОТИПЫ КЛЕТОК. От греч. phaino – *являю* и typos – *отпечатка*, *форма*, *образец*. В организме человека выделяют около 220 функциональных форм клеток (фенотипов), различающихся паттернами (наборами) экспрессии генов, а также сигналами, определяющими, какие гены будут экспрессироваться в данный момент.

ФЕТАЛЬНЫЕ СТВОЛОВЫЕ КЛЕТКИ. От лат. fetus – *зародыш*, *плод*, *отпрыск*. Стволовые клетки, источником которых служит абортивный материал, получаемый на 9–12 неделях беременности.

ФЕТУИН. От лат. fetus – *плод* и prote(in) – *белок*. Смесь из двух крупномолекулярных белков, обладающих поливалентными центрами. Способствуют адгезии и распластыванию клеток по стеклу культуральной посуды.

ФИБРИЛЛЫ. От греч. fibrilla – *волоконце* < fibra – *волокно*. Тонкие волокнистые структуры цитоплазмы, состоящие из протофибрилл. Различают фибриллы, выполняющие сократительную (двигательную) функцию и состоящие из актина и актомиозина, и фибриллы опорные или скелетные.

ФИБРИЛЛАРИН. От греч. fibrilla – *волоконце* и prote(in) – *белок*. Специфический ядрышковый белок (36 kDa), обозначаемый как B-36. Располагается в плотном фибриллярном компоненте (ПФК) ядрышка, где участвует в процессинге пре-рРНК (45S РНК). Обнаруживается также в «ядрышковом матриксе».

ФИБРИЛЛЯРНЫЕ АДГЕЗИИ. От греч. fibrilla – *волоконце* и адгезия. Вид адгезионных структур, образуемых фибробластами. Присоединяются к фибронектиновым волокнам внеклеточного матрикса (ВКМ). Обогащены интегрином α5ß1. Содержат также белки *парвин* и *тензин* (см. **Фокальные комплексы** и **Фокальные контакты**).

ФИБРОАДЕНОМА. От греч. fibra – *волокно*, aden – *железа* и oma – *опухоль*. Доброкачественная опухоль, возникающая из железистого эпителия. Характеризуется хорошо развитой стромой и активными фибробластами. Синонимы: *аденофиброма*, *фиброзная аденома*.

ФИБРОБЛАСТЫ. От греч. fibra – *волокно* и blaste – *росток*. Слабодифференцированные клетки веретёновидной (вытянутой) или звёздчатой формы – главные клетки соединительной ткани (мезенхимы) позвоночных животных и человека, продуценты коллагенов (которые составляют около 30 % белков всего организма), а также эластина и

мукополисахаридов – основных компонентов межклеточного вещества соединительной ткани. При патологических процессах принимают участие в фиброзировании органов и тканей, формировании рубцов и изолирующих капсул вокруг инородных тел и хронических очагов воспаления (см. **Фиброз** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**). В отличие от многих других типов клеток фибробласты не имеют гистогенетического ряда и считаются относительно недифференцированными клетками, способными дифференцироваться в *адипоциты* (см. **Адипоциты**) и клетки, продуцирующие костную и хрящевую ткань (остеобласты и остеоциты, хондробласты и хондроциты). В 2011 г. исследователям из Стэнфордского университета удалось превратить фибробласты кожи зародышей мышей в клетки-предшественники трёх основных типов нервных клеток: *нейроны*, *астроциты* и *олигодендроциты*, без промежуточной стадии превращения их в стволовые (плюрипотентные) клетки. В головном мозге линейных новорождённых мышей, генетически не способных продуцировать миелин, эти клетки дифференцировались в олигодендроциты и формировали нормальные миелиновые оболочки. Редифференциацию фибробластов удалось получить при заражении клеток вирусами, несущими гены трёх факторов транскрипции *Brn2*, *FoxG1* и *Sox2*, уровень экспрессии которых в норме высок в клетках-предшественниках нервных клеток.

Интересно также отметить, что фибробласты кожи *голого землекопа* (*Heterocephalus glaber*) в культуре не образуют сплошной монослой; их пролиферация останавливается значительно раньше, что связано с высоким содержанием в клетках ингибиторов циклиновых киназ – белков p16 и p27.

ФИБРОНЕКТИНЫ. От лат. fibra – *волокно*, nexis – *связь* и prote(in) – *белок*. Группа высокомолекулярных нерастворимых гликопротеинов, которые секретируются клеткой на собственную поверхность и в окружающую среду (белки клеточной поверхности, внеклеточного матрикса и сыворотки крови (растворимая форма)). Фибронектины кодируются одним геном, состоящим из 50 тыс. нуклеотидных пар и содержащим 50 экзонов. Альтернативный сплайсинг приводит к образованию 20-ти различных изомеров фибронектина. Молекулы фибронектина – димеры, состоящие из двух идентичных субъединиц (по 250 kDa каждая), связанных вблизи С-концов двумя дисульфидными мостиками. Фибронектины как интегральные белки имеют множество дом*е*нов, с помощью которых взаимодействуют с другими компонентами межклеточного матрикса – глюкозоаминогликанами (гепарансульфатом, гепарином А и В, хондроитинсульфатом), протеогликанами, а также с коллагеном (проколлагеновыми фибриллами), интегринами и фибрином. Фибронектины опосредуют межклеточную адгезию, прикрепление клеток к субстрату, их распластывание и движение по субстрату. Установлено, что при трансформации клеток содержание фибронектина в них падает, что увеличивает вероятность метастазирования.

ФИБРОЦИТЫ. От греч. fibra – *волокно* и kytos – *клетка*. 1. Клетки, более дифференцированные, чем фибробласты. Формируют соединительнотканную основу регенерирующих органов (входят в состав бластемы), а также участвуют в патологических процессах фиброзирования. 2. Другое название фибробластов.

ФИДЕР (фидерный слой). От англ. feeder < feed – *питать*, *кормить*. Слой поддерживающих (питающих) *неделящихся*, но сохраняющих способность к метаболической активности клеток, необходимых для выживания и функционирования некоторых типов трудно культивируемых *in vitro* клеток, например стволовых, а также в тех случаях, когда клеток в пересеваемой суспензии мало. Обычно фидер также используют для стимуляции образования колоний. Фидерные клетки обеспечивают метаболические, протекторные и сигнальные функции, кондиционируя питательную среду. Синоним – *питающий слой*.

ФИЛАМЕНТ. От лат. filamentum – *нить* (англ. thread). Нитевидная клеточная структура, тонкое волокно. Например, *микрофиламент*, актиновый *филамент*.

ФИЛАМИН. От лат. filum, filamentum – *нить*, *волокно* и prote(in) – *белок*. Белок-стабилизатор, способствующий образованию внутриклеточной сети микрофиламентов. Вместе с α-актинином образует поперечные связи (скрепки) между нитями F-актина, что приводит к формированию в цитоплазме трёхмерной гелеобразной волокнистой сети (см. **Фимбрин** и **Фасцин**).

ФИЛОПОДИИ. От фр. fil – *нить*, *волокно* и греч. podos – *нога*. Тонкие, пальцевидные *псевдоподии*, образуемые «пульсирующими клетками» вторичной мезенхимы, которые сконцентрированы на переднем конце первичной кишки. Часто отходят прямо от пульсирующих лопастей. Иначе, локомоторные выросты клеток, простирающиеся непосредственно в среду. Филоподией также называется конус роста развивающегося аксона нервной клетки. Синоним – *микрошипы*.

ФИЛУМ. От лат. filum (fila) – *нить*. Нитевидная анатомическая структура клетки.

ФИМБРИИ. От лат. fimbria – *бахрома*, *бахромка*. 1. Анатомические структуры, напоминающие по виду бахрому (например, выросты по краям воронки маточной трубы). 2. Тонкие нитевидные выросты у некоторых бактерий, напоминающие жгутик, например, копуляционные пили (pilus). Отличаются от жгутиков химическим составом и встречаются также у безжгутиковых форм.

ФИМБРИН. От лат. fimbria – *бахрома* и prote(in) – *белок*. Актин-связывающий белок гиа-

лоплазмы с мол. массой 68 kDa, формирующий поперечные сшивки в актиновых филаментах и участвующий в гель-зольных переходах, меняющих состояние цитоплазмы в различных участках клетки. Присутствует в адгезивных контактах, микроворсинках и стереоцилиях. Стабилизирует гель гиалоплазмы или, напротив, при взаимодействии с белками *гельзолинами* приводит к фрагментации актиновых фибрилл и переходу гиалоплазмы в золь (см. также **Филамин**).

ФИСЕТИН. Фармакологический препарат – модулятор активности генов долголетия системы *Sirtuin* (см. **Резвератрол** в разделе **«Биохимия»**). Показано, что *фисетин* предотвращает гибель нервных клеток у круглых червей и мышей.

ФЛИППИНГ. От англ. flip – *щелчок*, *лёгкий удар* (flipping – буквально: *переброс*, *перескок*). Для мембранных липидов характерна неспособность самостоятельно (спонтанно) переходить из одного слоя в другой, поскольку их полярные головки не могут проходить через гидрофобную внутреннюю среду мембранного бислоя. Переход (флиппинг) осуществляется только с помощью специальных мембранных ферментов *флиппаз*. Через флиппазы осуществляется регулировка флиппинга, поддерживающего асимметричность фосфолипидного бислоя биологических мембран. Синоним – «*флип-флоп*».

«ФЛИП-ФЛОП». От англ. flip-flop – *качели*, *перевёртыши*. Процесс перемещения веществ, например липидов, с одной стороны двойного мембранного слоя на другую. В биологических мембранах скорость «флип-флопа» сильно варьирует (от нескольких дней до нескольких минут), например в мембранах эритроцитов полупериод перемещения фосфатидилхолина через двойной слой составляет 8 ч.

ФЛОККУЛЯЦИИ ГЕН. От лат. floccus – *клок*, *клочок*. Ген, регулирующий агрегацию дрожжевых клеток.

ФОДРИН. От лат. foedero – *заключать*, *устанавливать союз* (федерацию) и prote(in) – *белок*. Ассоциированный с мембраной белок цитоскелета, неэритроцитарный аналог *спектрина*, обнаруженный в большинстве тканей позвоночных и беспозвоночных животных, а также в растениях. Вместе с актином образует цитоскелетную сеть, расположенную под плазматической мембраной секреторных клеток. Участвует в везикулярном транспорте к мембране секреторных пузырьков. Для спектрина и фодрина обнаружена гомология в структуре анкирин-связывающего центра (см. **Спектрины**).

ФОКАЛЬНЫЕ КОМПЛЕКСЫ. От лат. focus – *очаг*. Точечные (0,5–1 мкм), короткоживущие комплексы адгезии клеток с субстратом. Существуют в течение нескольких минут, а далее разбираются или превращаются в *фокальные контакты*.

ФОКАЛЬНЫЕ КОНТАКТЫ (ФК). От лат. focus – *очаг*. Ограниченные очаговые контакты клеток. Овальные структуры (длинной 3–10 мкм), ассоциированные с концами стресс-фибрилл (также называются бляшками сцепления) – участки прикрепления клеток к экстраклеточному матриксу (extracellular matrix, ECM*), например фибронектину с помощью белков интегринов (см. **Интегрины**). Функциональное значение ФК заключается в закреплении клеток на внеклеточных структурах и в перемещении клеток по субстрату. Известно более 50 различных белков, ассоциированных с фокальными контактами: 1. Белки интегрины – обеспечивают взаимодействие клеток с внеклеточным матриксом. 2. Белки, входящие в структуру ФК с внутренней стороны и связанные непосредственно с цитоскелетом (α-*актинин, винкулин, паксиллин, тензин* и т.д.). 3. Регуляторные белки (тирозинкиназы, серин-треонинкиназы, тирозиновые фосфатазы, белки, регулирующие активность малых ГТФаз) (см. также **Фибриллярные адгезии**).

*В русскоязычной литературе ECM – это ВКМ (внеклеточный матрикс).

ФОЛДИНГ. От англ. fold – *складывать*, *свёртывать* (folding – *сворачивание*) Процесс сворачивания полипептидной молекулы в белковую глобулу. Правильное сворачивание и укладка белков особенно в условиях теплового стресса осуществляется при участии особых белков, называемых *шаперонами* или хит-шоковыми белками (см. **Шапероны** и **Хит-шоковые белки**).

ФОЛЛИКУЛЯРНЫЕ ДЕНДРИТНЫЕ КЛЕТКИ. От лат. folliculus – *мешочек*, *пузырёк*, и греч. dendron – *дерево*. Крупные отросчатые антигенпрезентирующие клетки лимфоидных фолликулов, образующие в *центрах размножения* (вторичных фолликулах) плотную мембранную сеть, заполненную В-клетками. Дендритные клетки выставляют на своей плазматической мембране, при участии *Fc*-рецепторов, комплексы антиген/антитело, а их длинные ветвистые отростки позволяют им вступать в непосредственные контакты с В-лимфоцитами, обеспечивая антигензависимую дифференцировку последних. Способствуют отбору мутантных В-лимфоцитов, образующих высокоаффинные антитела (см. также **Центры размножения** в разделе **«Эмбриология и гистология»** и **Созревание аффинности**).

ФОРМВАР. Специальный термин для обозначения бесцветного аморфного поливинилформальдегидного полимера, хорошо растворимого в органических растворителях, таких как уксусная кислота, крезол, диоксан, нитробензол, фурфурол и дихлорэтан. Формвар обладает изоляционными свойствами. Используется в электронной микроскопии для изготовления препаратов – формваровых подложек (сеточек из формвара), на которые

наносятся исследуемые полимерные молекулы или субклеточные структуры.

ФОРМИНЫ. От названия мышиного гена limb deformity, где лат. limbus – *кайма*, *оторочка*, deformatio – *искажение формы* (forma – *наружный вид*, *внешние очертания*) и греч. prote(in) – *белок*. Семейство структурно близких белков*, отвечающих за нуклеацию процесса полимеризации и облегчающих образование актиновых филаментов *de novo* (показано для клеток дрожжей)** (см. **Белки нуклеации**). Отвечают за образование линейной (неразветвлённой) структуры актиновых филаментов. За разветвлённую (сетевую) структуру отвечают белки комплекса Arp2/3, включающего ещё 5 дополнительных белков.

*Содержат два уникальных гомологичных домена, которые называются FH-1 и FH-2 (формингомологичный). Домен FH-1 связывает белок *профилин*, а FH-2 участвует в процессе нуклеации (см. **Профилин**).

Активируются малыми G-белками из подгруппы Rho-белков (см. **Малые ГТФазы семейства Rho (малые G-белки)).

ФУЗИОННЫЙ БЕЛОК. От англ. fusion – *слияние*. Белок, необходимый для слияния мембраны транспортной везикулы и целевой мембраны. Своим гидрофобным доменом дестабилизирует гидрофобные силы в участке контакта двух мембран, удаляя молекулы воды из зоны контакта. Синоним – *белок слияния*.

ХЁКСТ (Hoechst 33258). Флуоресцирующий краситель (флуорохром), использующийся в цитогенетике для выявления ДНК, а также дифференциальной окраски хромосом – *Н-окраска*. Связывается с молекулой ДНК в её узкой бороздке в районах, обогащённых А–Т-парами.

ХЕЛПЕРЫ*. От англ. helper – *помощник*. Клетки иммунной системы, относящиеся к субпопуляции Т-лимфоцитов. Несут на своей поверхности молекулы гликопротеина CD4, который распознаёт чужеродные антигены, а также трансмембранный белок CCR5 (хемокиновый рецептор), играющий роль входных ворот для ВИЧ**. Активированные Т-хелперы вырабатывают большое количество различных *цитокинов* и тем самым координируют работу множества типов клеток иммунной системы, а также способны вступать в клеточный цикл и пролиферировать. Синонимы: *Т-хелперы*, *клетки-индукторы*, *клетки-координаторы*.

*Клетки названы так потому, что оказывают своеобразную помощь B-клеткам в продукции иммуноглобулинов.

**При ВИЧ-инфекции в ходе пролиферации Т-хелперы подвергаются апоптозу, что катастрофическим образом сказывается на течении заболевания. Отсюда количество циркулирующих в крови Т-хелперов является диагностическим и прогностическим показателем течения болезни.

ХЕМОКИНОВЫЕ РЕЦЕПТОРЫ (CCR). Группа цитокиновых рецептов, к которым относится, например, корецептор CCR5, позволяющий вирусу СПИДа проникать в клетки, несущие CD4-рецепторы. Хемокиновые рецепторы часто разделены на *сигнал-передающие* субъединицы, в результате чего обладают дублирующим, а также плейотропным действием (см. **Хемокины**). Синоним – *цитокиновые рецепторы*.

ХЕМОКИНЫ. От греч. chemo (chemi) – *химия* и kinesis – *движение*. Цитокины – индукторы процесса воспаления, принимающие участие в активации и миграции лимфоцитов и фагоцитирующих лейкоцитов в очаги воспаления (см. **Цитокины**).

ХИАЗМА (хиазм)*. От лат. chiasmus (chiasmos) – *расположение в крестообразном порядке* (перекрёст в виде буквы χ). 1. Структура ДНК, возникающая в мейозе (в мейотической профазе), в которой две гомологичные хромосомы обмениваются своими участками. Хиазмы становятся видимыми, как только начинается диплотена. Образование хизм и кроссинговер – это одно и то же явление (см. **Кроссинговер**).

2. Анатомическая структура – *перекрест зрительных нервов* внутри головного мозга.

*Термин был предложен в 1909 г. голландским цитологом Янсенсом для обозначения места переплетения хромосом при кроссинговере.

ХИТ-ШОКОВЫЕ БЕЛКИ (HSP)*. От англ. heat – *жар*, shock – *удар*, *толчок*, *потрясение* и proteins – *белки*. Второе название белков *шаперонов*, включающих три семейства белков теплового шока: *hsp*60, *hsp*70, *hsp*90. Своё название получили потому, что синтез этих белков возрастает при повышении температуры, а также при стрессах разного вида, переживаемых организмом. Функции хит-шоковых белков заключаются, во-первых, в защите клеточных белков от денатурации и, во-вторых, в обеспечении правильного сворачивания (правильной конформации) растущей полипептидной цепи (см. **Шапероны** и **Фолдинг**).

*Открытие хит-шоковых белков было сделано случайно. Обнаружилось, что у дрозофил при повышении температуры тела на несколько градусов (при температуре тела млекопитающих) в клетках появляются новые белки.

Недавно российскими учёными было обнаружено, что белки теплового шока препятствуют образованию рубцовой ткани вокруг ксенотрансплантата при пересадке кусочков эмбриональной нервной ткани дрозофилы в мозг крысы.

ХОАНОЦИТЫ*. От греч. choanos – *воронка* и kytos – *клетка*. Клетки, образующие энтодерму губок, похожие на воротничковых жгутиконосцев (*Choanoflagellata*). Хоаноциты имеют по одному длинному жгутику, расположенному на апикальном полюсе клетки и окружённому у основания цитоплазматическим воротничком. У большинства губок в хоаноцитах происходит ферментативное

расщепление частичек пищи. У стеклянных губок хоаноциты только захватывают пищу и передают её амёбоидным клеткам, но есть губки, у которых хоаноциты обеспечивают только движение (ток) воды, а пищеварительные функции осуществляются амёбоидными клетками (см. **Амёбоциты**). Синоним – *воротничковые клетки*.

*Такие клетки найдены только у губок.

ХОМИНГ (хоуминг)*. От англ. homing – *чувство дома*, *возвращение домой* (в клеточной биологии также, *оседание*). 1. Способность клеток, принадлежащих одной ткани, «узнавать» друг друга и оседать в нужном окружении (другими словами, *избирательность места*), что является свойством их клеточной поверхности. Процесс хоуминга включает три последовательных этапа: 1) перемещение клеток по кровяному руслу; 2) трансмиграция (диапедез) через стенки капилляров; 3) удержание клеток в ткани при участии специфических рецепторов хоуминга (так называемый, lodging, обеспечивающий способность клеток интегрироваться в эти ткани). В экспериментах *in vitro* клетки группируются в соответствии с принципом хоуминга. Показано, что феномен узнавания нарушается после обработки лимфоцитов трипсином, а у слизистых грибов останавливается процесс агрегации при воздействии специфической антисыворотки. 2. В иммунологии – явление, связанное со способностью лимфоидных клеток возвращаться в лимфоидные органы (мигрировать в ткани, из которых они произошли). Обеспечивается *селектинами* и другими молекулами адгезии, экспрессирующимися на поверхности клеток активированного эндотелия в сосудистой системе лимфоидных органов. 3. Явление, при котором опухолевые клетки, взятые у одного животного, при введении в организм другого животного, принадлежащего к той же генетической линии, «заселяют» именно тот орган, из которого они были получены.

4. Термин «хоуминг» используется также в зоологии для обозначения «инстинкта дома» у животных (см. также **Хоминг** в разделе **«Общая биология и экология»**).

*Термин принадлежит немецкому цитологу Вейсу (Weiss P., 1947).

ХОНДРИОМ. От греч. chondros – *зёрнышко* и суффикса «om», обозначающего совокупность. Совокупность всех митохондрий одной клетки. В зависимости от типа клеток такая совокупность может быть различной. Так в лимфоцитах хондриом состоит всего из нескольких митохондрий, а в клетках миокарда, напротив, очень большое число митохондрий. В недифференцированных клетках митохондрии «разбросаны» равномерно по всей цитоплазме. В других случаях митохондрии сосредоточены локальными группами, например, в светочувствительных клетках сетчатки глаза. В некоторых клетках хондриом представлен гигантской разветвлённой митохондрией. Например, в скелетных мышцах митохондрии представлены *митохондриальным ретикулумом*, который в трёхмерном пространстве формирует своеобразную паукообразную структуру, отростки которой простираются на большие расстояния, ветвясь и окружая каждую миофибриллу в мышечном волокне (см. **Митохондриальный ретикулум**).

ХОНДРИОСОМЫ. От греч. chondros – *зёрнышко* и soma – *тело*. Буквально: гранулы. Устаревший синоним митохондрий.

ХОНДРОБЛАСТЫ. От греч. chondros – *хрящ* и blaste (blastos) – *росток*. Клетки, предшественники хондроцитов.

ХОНДРОКЛАСТЫ. От греч. chondros – *хрящ* и klassis (klastos) – *разломанный на куски* (klao – *ломаю*, *разбиваю*). Клетки, разрушающие хрящевую ткань.

ХОНДРОМА. От греч. chondros – *хрящ* и oma – *вздутие*, *опухоль*. Опухоль, возникающая из хрящевой ткани.

ХОНДРОСАРКОМА. От греч. chondros – *хрящ*, sarcos – *мясо* и oma – *вздутие*, *опухоль*. Злокачественная опухоль соединительной ткани, затрагивающая хрящевую ткань.

ХОНДРОЦИТЫ. От греч. chondros – *хрящ* и kytos – *клетка*. Клетки хряща (гиалинового, фиброзного и эластического).

ХРОМАТИДЫ. От греч. chroma – *цвет* и греч. eidos – *сходство*. Гомологичные нити ДНК, составляющие метафазную хромосому до их расхождения в анафазе митотического цикла.

ХРОМАТИН*. От греч. chroma – *цвет*. Термин используется для обозначения основного компонента интерфазных ядер (другими словами, ядерного материала) эукариотических клеток. Хроматин представляет собой лабильные фибриллярные комплексы ядерной ДНК с гистонами и негистоновыми белками, называемыми *дезоксинуклеопротеиды* (ДНП). Хроматин участвует в ряде важнейших биологических процессов: 1. Репликации ДНК. 2. Транскрипции ДНК и узнавании специфических последовательностей ДНК. 3. Образовании поддерживающего (опорного) комплекса для ДНК. С цитологической точки зрения хроматин – это зоны плотных нуклеопротеидных волокон в ядрах клеток, выявляемые при микроскопировании после фиксации и окраски клеток осн*о*вными красителями. Это так называемые элементарные хроматиновые или хромосомные нити, толщина которых в зависимости от упаковки колеблется от 7–10 до 30 нм. Хроматин может находиться в двух альтернативных состояниях: 1. Хроматин деконденсированный (разрыхлённый) или *релаксированный***. Это хроматин интерфазного ядра молодых пролиферирующих клеток 2. Стабилизированный хроматин, характерный для покоящихся и стареющих клеток, а также максимально конденсированный хроматин митотических хромосом. Хроматин может равномерно

заполнять объём ядра (диффузный хроматин) или располагаться отдельными локальными участками – *хромоцентрами* (см. **Хромоцентры**). Степень деконденсации хроматина также может быть различной, что отражается терминами *эухроматин* и *гетерохроматин* (см. **Гетерохроматин** и **Эухроматин**). Следует подчеркнуть, что именно состояние хроматина в ядре определяет, как и какие гены в клетке будут работать. Уровни компактизации хроматина: 1. Нуклеосомный. 2. Нуклеомерный (соленоидный). 3. Хромомерный (петлевых доменов). 4. Хромонемный. Синоним – *нуклеогистон*.

*Впервые был выявлен в 1880 г. Вальтером Флеммингом при фиксации и окрашивании ядер растительных клеток основными (щелочными) красителями. Ему же принадлежит и термин *хроматин* (см. также **Митоз**).

**От лат. relaxatio – *расслабление*, *уменьшение напряжения* (иначе, *диффузный хроматин*).

ХРОМАТОЛИЗ. От греч. chroma – *цвет* и lysis – *растворение*. Ферментативное разрушение хроматина.

ХРОМАТОФОРЫ. От греч. chroma – *цвет* и phoros – *несущий* (phoresis – *переношу*). 1. Клетки, содержащие тёмно-коричневый пигмент меланин. Например, у кальмара *хромотофоры* могут растягиваться или сжиматься, изменяясь в диаметре в несколько десятков раз за доли секунды, что позволяет моллюску маскироваться под окружающую обстановку. 2. Органоиды низших растений, в которых содержится хлорофилл. 3. Пластиды у хризомонады хромулины (*Chromulina*), образующие на концах пигментные пузырьки, содержащие жёлто-коричневый пигмент. Такая пластида содержит сформированные тилакоиды и обладает фотосинтетической активностью. 4. Впячивания плазматической мембраны у некоторых фотосинтезирующих бактерий (например, *Rhodopseudomonas capsulata*), в которых концентрируются фотосинтетические пигменты.

ХРОМАФФИННЫЕ КЛЕТКИ. От греч. chroma – *цвет* и лат. affinis – *ближний*, *соседний*. Клетки, вырабатывающие катехоламины (адреналин). Рассеяны по всей автономной нервной системе, а также образуют мозговое вещество надпочечников. Происходят из клеток нервного гребня, мигрирующих в область мозгового вещества и хромаффинную систему.

ХРОМОГЕННЫЙ. От греч. chroma – *цвет* и genan – *порождать*. Пигментообразующий. Например, хромогенная клетка (хромоцит).

ХРОМОКИНЕЗИНЫ. От греч. chroma – *цвет* и kinesis – *движение* (англ. a motion) Моторные белки, связывающие хромосомы с плюс-концом микротрубочек и передвигающие их в направлении минус-конца в митозе.

ХРОМОМЕРЫ. От греч. chroma – *цвет* и meros – *часть*. В классической цитологии – дифференциально окрашивающиеся структуры хромосом, видимые в световой микроскоп. Другими словами, составные части хромосом, видимые при определённых условиях, особенно на ранних стадиях мейоза. В клеточной биологии – структуры хроматина диаметром 100–200 нм (0,1–0,2 мкм), возникающие на третьем уровне компактизации ДНК и приводящие к 600–700 кратному её уплотнению. Иногда выглядят как чётковидные образования, создающие видимую структуру хромосом. При экстракции гистонов образуют розетковидные петлистые структуры, где отдельные петли отходят от центрального плотного участка. Количество петель в розетке может составлять 15–80, а общая величина ДНК до 200 тыс. пар оснований. Отсюда хромомеры определяют как петлевые розеткоподобные доменные структуры, возникающие при участии негистоновых белков.

ХРОМОНЕМЫ. От греч. chroma – *цвет* и nema – *пряжа*, *двойная нить*. Нитевидные структуры, диаметром 100–200 нм (0,1–0,2 мкм), состоящие из ДНК и ассоциированных с ней белков, лежащие в основе хромосом. Наблюдаются на разных стадиях конденсации хромосом в профазе митоза и деконденсации в телофазе. Представляют собой третий уровень укладки ДНК в хроматине – *доменно-петлевой* или *хромомерный*, приводящий к 600-кратной компактизации (см. **Хромомеры**).

ХРОМОСОМНАЯ ИНЖЕНЕРИЯ. Область геномики, разрабатывающая методические подходы (технические приёмы), направленные на построение фактически новых геномов. Например, в настоящее время отработана методика получения и введения в клетки *минихромосом*.

ХРОМОСОМНАЯ КАРТА. Схема (порядок) расположения генов на хромосоме. Отражает частоту кроссинговера между генами. Чем дальше расположены гены на хромосоме друг от друга, тем выше вероятность кроссинговера между ними, и, наоборот, для близко расположенных генов вероятность обмена участками (разрыва хромосомы) между ними меньше. При этом расстояние выражается в *морганидах* (см. **Морганида** в разделе **«Общая генетика, молекулярная генетика и геномика»**).

ХРОМОСОМНАЯ ТЕРРИТОРИЯ (chromosome territory). Пространство в интерфазном ядре, которое занимает каждая отдельная хромосома. Крупные хромосомы с большей вероятностью занимают периферию ядра, а мелкие расположены ближе к центру. Кроме того, обычно на периферии ядра располагаются гетерохроматиновые АТ-богатые районы хромосом, обеднённые генами. Синонимы: *хромосомный домен*, *хромосомный регион*.

ХРОМОСОМНЫЙ ДОМЕН (регион). Область ядра с преимущественной локализацией хроматина, принадлежащего отдельной хромосоме. Хромосомные домены отделены друг от друга участками (областями) ядра, не содержащими

хроматин и называемыми *межхромосомные домены*. Эти области ядра содержат гетерогенную ядерную (гя) 3′-поли(А)РНК, находящуюся на последней стадии процессинга и диффундирующую к ядерным порам (ЯПК). Вообще, РНК находится во всех частях ядра, не заполненных хроматином.

ХРОМОСОМЫ*. От греч. chroma – *цвет* и soma – *тело*, иначе, *окрашенное тело*. Структурные элементы клетки, совокупность которых определяет основные наследственные признаки организма. Другими словами, хромосомы – дискретные единицы генома, обычно палочковидной формы, построенные по единому плану, но, кажется, имеющие свой характер, определяемый локализованными в них генами. Имеют разную длину, постоянную толщину и постоянное число, характерное для определённого вида организмов. Хромосомы являются нуклеопротеидными комплексами, каждый из которых содержит одну молекулу ДНК, образующую суперспирализованную структуру с гистоновыми и негистоновыми белками. По современным воззрениям хромосомы представляют собой компактные структуры с иерархической системой спирализованных нитчатых складок *без узлов*, получившие название *crumpled globule* (складчатой глобулы) или *fractal globule* (рекурсивной глобулы). В результате митотические хромосомы – это максимально конденсированное состояние хроматина, из которого он легко переходит в релаксированное состояние (может легко «распутываться») при необходимости.

Хромосомы включают в себя три основных компонента: *тело* (плечо), *центромеру* (первичную перетяжку) и *теломерный* (конечный) участок. Форма хромосом зависит от расположения *центромеры*. Различают *метацентрические*, *субметацентрические*, *телоцентрические* и *акроцентрические* хромосомы (см. также **Центромера (центромер)**). Длинное плечо хромосомы обозначают буквой *q*, а короткое – *p*. Некоторые хромосомы имеют *вторичную перетяжку*, которую ещё называют *ядрышковым организатором*, обычно располагающимся вблизи дистального конца хромосомы и отделяющим участок хромосомы, называемый *спутником*. Хромосомы в соматических клетках представлены парным гомологичным набором**; половина хромосом унаследована от материнской особи, а другая – от отцовской особи родителей. Хромосомы нумеруют в порядке уменьшения их размера (у человека от самой большой 1-й, до самой маленькой 22-й***), при этом половые хромосомы не нумеруются, а обозначаются как X- и Y-хромосомы (у млекопитающих самки имеют две X-хромосомы, а самцы – одну X- и одну Y-хромосому). Мужская Y-хромосома сильно гетерохроматизирована и содержит мало генов (некоторые из них и предопределяют развитие организма мужского пола). Каждая хромосома представляет собой отдельную группу сцепления генов, которую может нарушать процесс кроссинговера. Поскольку хромосомы линейны, каждый ген в них занимает определённое место (локус, участок). У разных особей в популяции одни и те же локусы могут быть заняты альтернативными формами генов, которые называются *аллелями* (см. **Кроссинговер** и **Аллели** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**). Гены неравномерно распределены по хромосомам. В каждой хромосоме есть богатые и бедные генами участки. Биологические виды характеризуются определёнными наборами хромосом, различающимися их числом и морфологией, а также расположением *бэндов* (полос поперёк хромосомы, видимых в микроскоп при специальных способах окраски) (см. **Кариотип**). Наиболее крупные хромосомы обнаружены в ооцитах некоторых хвостатых амфибий, находящихся на стадии диплонемы первого деления мейоза (см. **Хромосомы типа «ламповых щёток»**). Интересно отметить, что у эукариот митотические или мейотические хромосомы имеют определённую минимальную критическую массу, в поддержании которой, по мнению А.П. Акифьева (1993), принимает «избыточная ДНК».

*Хромосомы впервые были описаны в серии исследований митоза у растений (1875–1879) Эдуардом Страсбургером, а у животных (1879–1882) – Вальтером (Уолтером) Флеммингом как структурные элементы клеточного ядра, появляющиеся в ходе митоза, при окрашивании тканей основными красителями. Определённый вклад в изучение хромосом растений был сделан также немецким ботаником-самоучкой, книготорговцем из Лейпцига (впоследствии (с 1863) профессором Гейдельбергского университета) Вильгельмом Фридрихом Гофмейстером (Hofmeister, 1824–1877). Ещё в середине XIX в. он обнаружил на препаратах традесканции, что перед тем, как ядро клетки разделится на две части, сначала оно распадается на более мелкие части нитевидной формы, которые хорошо окрашиваются анилиновыми красителями (см. также **Ядро**). Считается, что термин «хромосома» принадлежит немецкому анатому и гистологу Вильгельму Вальдейеру (W. Waldeyer-Hartz, 1836–1921), который в 1888 г. обнаружил, что при делении клеток происходит расщепление хромосом на две одинаковые половины. Н.К. Кольцов называл хромосомы *генонемами*. Август Вейсман, опираясь на результаты наблюдений за поведением хромосом при мейозе, полученные ещё в 1883 г. немецким учёным Вильгельмом Ру (W. Roux, 1850–1924), предположил, что хромосомы являются носителями наследственной информации. Позднее американские исследователи из Рокфеллеровского института в Нью-Йорке Т. Морган, К. Бриджес, Г. Мёллер и А. Стёртевант доказали верность этого предположения и разработали *хромосомную теорию наследственности*.

**Каждая пара аутосом представлена *морфологически идентичными* экземплярами, и лишь половые хромосомы являются *гетероморфными*.

***На самом деле самой маленькой является 21-я хромосома.

ХРОМОСОМЫ ГОЛОКИНЕТИЧЕСКИЕ. От греч. holos – *весь* и kinetikos – *приводящий в движение*. Хромосомы с диффузным расположением центромеры, в результате чего с нитями митотического веретена могут быть связаны все части хромосомы (см. **Хромосомы голоцентрические**).

ХРОМОСОМЫ ГОЛОЦЕНТРИЧЕСКИЕ. От греч. holos – *весь*, *целиком* и центр. Хромосомы, не имеющие выраженной первичной перетяжки, и поэтому к таким хромосомам нити митотического веретена прикрепляются в любом месте по всей их длине (так называемый диффузный кинетохор). Такие хромосомы обнаружены у некоторых покрытосеменных растений, водорослей (например, у спирогиры) и грибов, а также у простейших и насекомых ряда классов*. Голоцентрические хромосомы встречаются также и у нематод (см. **Кинетохор**).

*У простейших вообще отсутствует какая-либо структура, напоминающая кинетохор, а у некоторых насекомых (у равнокрылых и полужёсткокрылых) кинетохор скорее относится к сильно вытянутому трёхслойному типу.

ХРОМОСОМЫ ГОМЕОЛОГИЧЕСКИЕ. От греч. homoios – *одинаковый*. Хромосомы, одинаковые (морфологически сходные) у разных видов организмов. Показано, что в таких хромосомах часто сохраняется сцепление между определёнными локусами даже у сильно дивергировавших видов, например у приматов.

ХРОМОСОМЫ ДИЦЕНТРИЧЕСКИЕ. Хромосомы, содержащие две центромеры. Образуются в результате объединения двух хромосомных фрагментов, каждый из которых содержит центромеру. Такие хромосомы нестабильны и обычно разрываются в ходе митоза.

ХРОМОСОМЫ ДОБАВОЧНЫЕ (В-хромосомы). Сверхкомплектные хромосомы, отражающие пластические возможности кариотипа у некоторых организмов. Поведение этих хромосом в митозе и мейозе аномально, поэтому их число может быть различно в дочерних клетках. По-видимому, они целиком состоят из гетерохроматина и могут отражать популяционные особенности организмов у некоторых видов, например полёвок, обитающих на разных берегах Енисея. Синонимы: *хромосомы акцессорные*.

ХРОМОСОМЫ ТИПА «ЛАМПОВЫХ ЩЁТОК»*. Гигантские хромосомы, присутствующие в развивающихся ооцитах (в диплотене у самок) большинства позвоночных (круглоротых, акул, костистых рыб, хвостатых и бесхвостых амфибий, пресмыкающихся и птиц), у двукрылых и прямокрылых насекомых, а также у некоторых растений на других стадиях**. Возникают из типичных диплотенных хромосом и отличаются специфическими особенностями строения. По длине они превышают размеры политенных хромосом***. В ооцитах амфибий представляют собой диплотенные биваленты, состоящие из двух хромосом, перекрещивающиеся в точках хиазм, и имеют множество боковых петлевидных выростов (хромосомы с петлями), придающих им вид ёршика или ламповой щётки****. Поэтому их и назвали *хромосомами типа «ламповых щёток»* (*lampbrush chromosomes*). Петли представляют собой участки ДНК хроматид, активно ведущих транскрипцию (каждая петля является единицей транскрипции).

*Открыты в 1888 г. в ооцитах *Siredon* немецким цитологом Вальтером Флеммингом. По другим источникам обнаружены в 1892 г. Рюккером.

**Хромосомы типа «ламповых щёток» обнаружены также в профазе мейоза у самцов млекопитающих, амфибий и насекомых, например в *сперматоцитах* у мух подгруппы *Drosophila hydei*.

***Наиболее крупные могут достигать в длину 1 мм (у тритона *Triturus pyrrhogaster*).

****Обладают внешним сходством со щётками, которыми раньше чистили стёкла керосиновых ламп.

ХРОМОСОМЫ ПОЛОВЫЕ*. Хромосомы, тесно связанные с полом, предопределяющие развитие организма в направлении того или иного пола (но не 100 %!). К ним относятся X- и Y-хромосомы, при этом у последней хромосомы нет гомологичной пары, но именно она «заставляет» изначально женский эмбрион (говоря языком компьютерщиков, *появляющийся по умолчанию*) превращаться в мужской плод у млекопитающих и человека. Правильнее говорить, что парность сохраняется только у гомогаметного пола с кариотипом XX (женского, у млекопитающих, человека и мух, и мужского, у птиц и бабочек). Хотя и здесь парность относительная, поскольку одна из X-хромосом у гомогаметного пола инактивируется в результате плотной упаковки хроматина (см. **Тельце Барра**). Непарность половых хромосом у гетерогаметного мужского пола делает его уязвимым при мутациях в X-хромосоме (см. **Гемофилия** и **Дальтонизм** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**). Считается, что половые хромосомы возникли в результате мутации, нарушившей обмен участками (кроссинговер) между когда-то гомологичными хромосомами, в результате чего перенос генов стал редким событием, и эволюция каждой из них пошла своим путём. Это привело к тому, что на протяжении эволюции внутри генома половые хромосомы попали в состояние своеобразного конфликта, в результате которого Y-хромосома за счёт делеций и транслокаций потеряла гены, не связанные с её основной функцией (генетическое «вырождение» Y-хромосомы). Эти представления известны под названием «*антагонистической эволюции полов*», обусловлен-

ной «*эволюцией интерлокальных противоречий*» (ICE – interlocus contest evolution).

*Название «половые хромосомы» было введено в 1906 г. Э. Уилсоном (Willson E.B., США), который в 1909 г. также ввёл названия «X-хромосома» и «Y-хромосома».

ХРОМОСОМЫ ТОЧЕЧНЫЕ. Хромосомы, с трудом видимые в световой микроскоп и имеющие вид точек из-за очень малых размеров. Такие хромосомы характерны, например, для некоторых простейших, грибов и водорослей, а также для льна и морского камыша. Синоним – *микрохромосомы*.

X-ХРОМОСОМА (человек). Женская половая хромосома со средним размером 165 млн п.н. (по размеру следует за 7-й хромосомой), содержит 1529 (по другим источникам 1098) белок-кодирующих генов, большинство из которых не связаны с полом. Из всех хромосом обладает наименьшей вариабельностью. На конце каждого из плеч (*q* и *p*) X-хромосома несёт небольшую область (2,6 млн п.н.), получившую название *псевдоаутосомный район* (PAR1 и PAR2), гены в котором соответствуют 25 % генов, локализованных в Y-хромосоме. Содержит также участок (ген), обозначаемый DAX, который при транслокации на Y-хромосому, приводит к подавлению мужского фенотипа (ребёнок с мужским генотипом XY имеет женский фенотип). Любой ген X-хромосомы у мужчины проявляется фенотипически. Поскольку у мальчиков X-хромосома всегда материнская*, то гены, которые она содержит, могут быть не только поврежденными (например, при гемофилии, миодистрофии Дюшена или дальтонизме), но могут быть выключены в результате полового импринтинга. А это ведёт к возникновению целого ряда генетических патологий. В X-хромосоме выявлено более 300 мутантных генов, ответственных за моногенные заболевания (практически 10 % всех «болезнетворных» генов, тогда как сама хромосома содержит только около 4 % всех генов). В клетках женского организма одна из X-хромосом инактивирована (тельце Барра), что позволяет сгладить разницу в количестве генов, сцепленных с полом, у мужчин и женщин. *X-инактивация* происходит уже в раннем эмбриогенезе примерно на 3-й неделе развития эмбриона человека и является случайным процессом «выключения» одной из двух хромосом (материнской или отцовской). В результате женщина имеет фенотипически различные по выраженности сцеплённых с полом генов популяции соматических клеток (*химеризм X-гетерозиготности или генетический мозаицизм*, поскольку в одних клетках женского организма проявляется один аллель, а в других – другой) (см. **X-инактивация, Лайонизация** и **Тельце Барра**).

*Мужчина по генам, локализованным в X-хромосоме, является *гемизиготой* (X^AY или X^aY).

Y-ХРОМОСОМА (человек). Мужская половая хромосома, включающая 58 млн п.н.; содержит всего около 350 белок-кодирующих генов, распределённых неравномерно (большей частью в плече *p* и в проксимальной части плеча *q*), поэтому часто её называют хромосомным рудиментом. Обладает доминирующим влиянием на детерминацию пола, поскольку содержит «комплекс, определяющий мужской пол». Наличие Y-хромосомы в кариотипе у млекопитающих, при любом числе X-хромосом, всегда направляет развитие зародыша по мужском типу. В то же время известны организмы, например, клоп *Protenor*, у которого Y-хромосома отсутствует и мужской пол обладает генотипом XO (см. **«Протенор»** в разделе **«Общая биология и экология»**). Лица с *изохромосомой* по длинному плечу Y-хромосомы являются фенотипическими женщинами, а по короткому плечу – мужчинами. Отсюда следует, что ген, обеспечивающий маскулинизацию, находится в коротком (*p*) плече. Установлено, что он лежит в участке, содержащем 300000 пар нуклеотидов, получившем обозначение SRY* (*sex-determining region of the Y-chromosome*) и включается на 7-й неделе пренатального развития**, запуская зачаточными тестикулами (яичками) синтез тестостерона, который и стимулирует развитие зародыша по мужскому типу. Только 25 % генов Y-хромосомы соответствуют генам X-хромосомы; в то же время по всем остальным генам мужчины являются *гемизиготами*. Более 300 млн лет назад обе хромосомы были практически одинаковыми, но в процессе эволюции Y-хромосома потеряла в основном участки, сходные с X-хромосомой (не менее тысячи генов). Особенностью Y-хромосомы является то, что она обогащена не содержащими гены гетерохроматиновыми районами (бесконечными палиндромными повторами)***. Возможно, что палиндромы за счёт механизма генной конверсии позволяют Y-хромосоме проводить саморепарацию повреждений в условиях отсутствия гомологичной пары.

*Кроме семенников этот ген у мужчин экспрессируется ещё и в мозге. Следовательно, главный сексуальный орган у мужчин действительно расположен между ушей.

**До этого срока пренатального развития зачаточные протоки у эмбриона человека могут развиваться как в мужские, так и в женские репродуктивные органы.

***Мужская хромосома содержит большой сегмент в дистальной части q-плеча, интенсивно флуоресцирующий после окраски акрихином, даже в ядрах неделящихся клеток. Это свойство используется для обнаружения Y-хромосомы в клетках *буккального* эпителия (от лат. buccal – *щёчный* < bucca – *щека*).

ХРОМОСОМНЫЙ ОСТОВ. Белковая структура, имеющая форму пары сестринских хроматид, остающаяся после удаления гистонов (см. **Скэффолд**).

ХРОМОСОМНЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ. От греч. poly – *много* и morphe – *форма* (буквально: разнообразие форм хромосом). Явление, обусловленное различиями в отдельных сегментах гомологичных хромосом, обнаруженное у многих организмов. Чаще затрагивает хорошо заметные участки в хромосомах, такие как вторичные перетяжки, спутники и утолщения.

ХРОМОСОМНЫЕ ПЕРЕСТРОЙКИ. Крупные изменения (мутации) в структуре хромосом. У человека приводят к множественным порокам развития (физическим аномалиям) и серьёзным патологиям – хромосомным болезням. Степень влияния на фенотип зависит от величины хромосомного фрагмента, затронутого аберрацией. В отличие от анеуплоидий, при хромосомных перестройках число хромосом не изменяется (см. **Делеция**, **Дупликация**, **Инверсия**, **Инсерция**, **Транслокация**). Синоним – *хромосомные аберрации*.

ХРОМОФОБНЫЕ КЛЕТКИ. От греч. chroma – *цвет* и phobos – *страх*. Неокрашивающиеся клетки (клетки, не воспринимающие красители), например некоторые клетки в гипофизе.

ХРОМОЦЕНТРЫ. От греч. chroma – *цвет* и kentron (лат. centrum) – *средоточие*. Буквально: окрашенные центры. Сильноокрашивающиеся агрегаты (в виде зёрен или крупных блоков) гетеропикнотического материала хроматина (факультативного гетерохроматина), образующиеся в интерфазном ядре и находящиеся в большинстве случаев на его периферии.

ХРОМОЦИТЫ. От греч. chroma – *цвет* и kytos – *клетка*. Общее название пиментных клеток.

ЦЕЙТРАФЕРНАЯ КИНОСЪЁМКА. От нем. Zeit – *время* и raffen – *собирать*. Покадровая замедленная киносъёмка (съёмка одиночными кадрами) через заданные промежутки времени, позволяющая при ускоренной прокрутке увидеть в динамике какой-либо медленно протекающий процесс, например ход митоза или прорастание и развёртывание листовой почки.

ЦЕЛЛЮЛЯРНЫЙ. От лат. cellularis < cellula < cell – *клетка*. Состоящий из клеток, относящийся к клетке (клеточный).

ЦЕМЕНТОБЛАСТЫ. От нем. Zement < лат. caementum – *битый камень* и blast – *росток*. Клетки, предшественники цементоцитов.

ЦЕМЕНТОЦИТЫ. От нем. «Zement» < лат. «caementum» – *битый камень* и греч. «kytos» – *клетка*. Клетки, секретирующие цемент корня зуба, сходный по составу с материалом кости.

ЦЕНОЦИТ*. От греч. koinos – *общий* и kytos – *клетка*. Многоядерная клетка (клеточная масса с общей цитоплазмой). Синоним – *синцитий*.

*Устаревший термин.

ЦЕНТРИН. От слова «центр» (геометрический центр клетки) и prote(in) – *белок*. Белок, входящий в состав базальных телец простейших (в частности, хламидомонады). Здесь же обнаружены более 200 различных белков, в том числе *перицентрин*, *γ-тубулин*, *p210*. Следует ожидать, что все эти белки также присутствуют в центриолях животных клеток.

ЦЕНТРИОЛИ*. От лат. centrum – *срединная точка*, *центр* (греч. kentron – *острие циркуля*). Клеточные органоиды, обычно парные плотные тельца, называемые также *диплосомой*, располагающиеся в неделящихся (интерфазных) клетках около ядра (в клеточном центре) и окружённые зоной более плотной и светлой цитоплазмы (*центросома*). Каждая центриоль имеет форму полого цилиндра длинной ~0,5 мкм и шириной 0,15 мкм и состоит из триплетных микротрубочек, собранных по схеме 9×3. В процессе митоза центриоли удваиваются и в профазе расходятся к полюсам клетки, формируя нити *ахроматинового* веретена (*митотического* веретена), состоящие из тубулиновых микротрубочек и соединяющие центриоли с центромерами хромосом (собственно образование второй центриоли и возвещает о наступлении профазы). У дрожжей с ядерной мембраной ассоциирована структура, называемая «бляшкой» (plaque), выполняющая функцию центриолей в животных клетках. Центриоли также называли *кинетосомами*, *блефаропластами*, *базальными тельцами* и *притягивающей частицей* (устар.).

*Центриоли впервые были обнаружены Бовери (Boveri Th., 1888), который наблюдал в центре центросферы едва заметное уплотнение в виде точки.

Центриоли характерны только для тех эукариотов, у которых сперматозоиды имеют жгутики, а некоторые просветы тела (воздухоносные пути, и главное, яйцеводы) выстланы ресничным эпителием. В *мегакариоцитах* центриоли могут присутствовать в значительных количествах, а в полиплоидных клетках число центриолей соответствует числу хромосомных наборов.

ЦЕНТРИПЕТАЛЬНО. От лат. centrum – *центр* и peto – *стремиться*, *направляться*. Перемещение от периферии по направлению к центру, например, пиноцитозных пузырьков (см. **Пиноцитоз**).

ЦЕНТРОБЛАСТЫ. От лат. centrum – *центр* < греч. kentron – *острие циркуля* и blastos – *росток*. Интенсивно делящиеся крупные по размеру клетки, относящиеся к В-клеточной линии развития и находящиеся в *центрах размножения* в периферической лимфоидной ткани, называемые также *вторичными фолликулами*. Из *центробластов* образуются *центроциты* и *В-клетки памяти* (см. **Центроциты**).

ЦЕНТРОМЕРА (центромер)*. От лат. centrum – *центр* и meros – *часть*. Область хромосомы (иначе, *первичная перетяжка*), на которой располагается участок прикрепления микротрубочек митотического или мейотического веретена – *кинетохор* (см. **Кинетохор**). В метафазе гомоло-

гичные (сестринские) хроматиды объединяются в области центромеры. В зоне первичной перетяжки присутствует особая, высокоповторяющаяся или *сателлитная* ДНК. Первичная перетяжка соединяет два плеча хромосомы и по её расположению относительно центра различают форму хромосом: а) *изобрахиальные*** или *метацентрические* (равноплечие) хромосомы при медианном (в середине или почти в середине) расположении центромеры; б) *гетеробрахиальные* или *субметацентрические* (неравноплечие или *цефалобрахиальные****) хромосомы, при субмедианном расположении центромеры; в) *гипергетеробрахиальные* или *акроцентрические* («сверхнеравноплечие») хромосомы, при субтерминальном расположении центромеры. г) *монобрахиальные* или *телоцентрические* (одноплечие) хромосомы при терминальном расположении центромеры (локализуется на одном конце хромосомы). Обычно хромосомы имеют одну центромеру (*моноцентрические*), но встречаются также *дицентрические*, *полицентрические* и *голоцентрические* хромосомы, когда микротрубочки веретена связываются по всей длине хромосомы (см. **Хромосомы голокинетические**).

*Термин ведён английским цитогенетиком Дарлингтоном (Darlington C.D., 1937).

**От англ. brachial – *плечевой* < греч. brachys – *короткий*.

***Плечо редуцировано до маленькой головки (от греч. kephalon < kephale – *голова*).

ЦЕНТРОСОМА. От лат. centrum – *центр* и греч. soma – *тело*. Плотный участок цитоплазмы, содержащий пару *центриолей*, окружённых перицентрическим материалом, из которого радиально отходят тонкие фибриллы микротрубочек (см. **Центросфера**). В клетках млекопитающих центросома выступает в качестве *центра организации микротрубочек* (ЦОМТ). Центросома также является сигнальным центром, содержащим различные регуляторы клеточного цикла (все представители семейства киназ, регулирующих дупликацию и расхождение центросом) и их субстраты*. Синонимы: *центросфера*, *клеточный центр*, *центральное тельце* (устар.), *астроцель*.

Исследуя процесс митоза на яйцах аскариды, Эдуард Ван Бенеден (E. Van Beneden, 1876) обнаружил по краям фигуры деления округлые пятна и назвал их «полярными тельцами». Позднее Бовери (Boveri Th., 1888) показал, что эти тельца происходят от деления одного центрального тельца, которое стали называть «центросферой» или «центросомой».

*Семейства Cdk1-циклина, Aurora, NIMA, Plk.

ЦЕНТР РАЗМНОЖЕНИЯ. Особая область в лимфоидных органах (лимфатических узлах и селезёнке), в которой происходит интенсивная пролиферация и гибель лимфоидных клеток (главным образом, В-лимфоцитов). В *центрах размножения* происходят процессы соматического гипермутирования и созревания аффинности, вызванные антигенами (см. **Соматическое гипермутирование** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**).

ЦЕНТРОСФЕРА*. От лат. centrum – *центр* и греч. sphaira – *шар*. Часть цитоплазмы, окружающая центриоли и содержащая радиально отходящие от центриолей микротрубочки веретена деления. Другими словами, центросфера – это специальная область клетки, в которой во время митоза происходит реорганизация, приводящая к формированию ахроматинового аппарата с превращением центросферы в астросферу. Синоним – *центросома* (см. также **Центриоли** и **Центросома**).

*Термин был предложен Страсбургером (E. Strasburger, 1893).

ЦЕНТРОЦИТЫ. От лат. centrum – *центр* и греч. kytos – *клетка*. Созревающие потомки *центробластов*. Относятся к клеткам В-клеточной линии развития и локализуются в так называемых *центрах размножения* периферической лимфоидной ткани (вторичных фолликулах). При дифференцировке превращаются в *плазмоциты*, продуцирующие антитела или В-клетки памяти. На конечной стадии развития подвергаются апоптозу в зависимости от сигналов, поступающих от фолликулярных дендритных клеток (см. **Центробласты**).

ЦИКЛИНЫ. От греч. kyklos (лат. cycle) – *круг* и prote(in) – *белок*. Белки – субъединицы регуляторных комплексов пролиферации клеток, взаимодействующие с соответствующими киназами (циклин-зависимыми киназами). Синтез циклинов изменяется циклически в течение клеточного цикла (откуда и возникло название). Различают циклины, обеспечивающие прохождение G_1-периода и циклины митотические.

ЦИКЛОЗ. От греч. kyklos – *круг*. Течение (токи) цитоплазмы, её круговое движение в клетках, которое связывают с функциями микротрубочек. Циклоз приводит к определённой группировке (формированию скоплений) находящихся в цитоплазме телец, например, *гемосидерина*.

ЦИКЛОСОМА. От греч. kyklos, лат. cycle – *круг* («циклин») и soma – *тело*. Сложный белковый комплекс убиквитин-зависимых протеолитических ферментов (см. **Убиквитин** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**), обеспечивающий разрушение циклинов, инициацию анафазы и выход клетки из митоза. Этот комплекс получил также название APC (*anaphase promoting complex*). Первоначально в гипотезе автономного осциллятора этот комплекс был известен как *анти-MPF* – фактор, разрушающий MPF и необходимый для завершения митоза (см. **Анти-MPF**).

ЦИЛИАРНЫЕ КЛЕТКИ. От лат. cilia – *ресницы*. Светочувствительные рецепторные клетки у большинства организмов, отвечающие за незрительное восприятие света и обеспечивающие контроль за циркадными (дневными, или око-

лосуточными) ритмами (см. **Эпифиз** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**). В то же время в глазах позвоночных животных цилиарные клетки (фоторецепторы цилиарного типа), расположенные в сетчатке глаза, обеспечивают зрительное восприятие (см. также **Рабдомерические клетки**).

ЦИРТОПОДОЦИТЫ. От греч. kyrtos – *корзинка*, podos – *нога* и kytos – *клетка*. Булавовидные корзинчатые клетки со жгутиками и тонким канальцем внутри, образующие подоцитообразные выросты, которыми они контактируют со стенками кровеносных сосудов. Эти клетки входят в состав органов выделения – нефридиев у кольчецов и ланцетника (см. **Циртоциты**). Синоним – *соленоциты*.

ЦИРТОЦИТЫ. От греч. kyrtos – *корзинка* и kytos – *клетка*. Корзинчатые клетки протонефридиев у низших полихет и полухордовых (ланцетника). В центре сложно устроенного корзинчатого аппарата у таких клеток располагается жгутик. Жгутик своим биением загоняет в полость канальца нефридия тканевую жидкость.

ЦИС-ЗОНА АППАРАТА ГОЛЬДЖИ. От лат. cys – *по эту сторону*. Проксимальные к ЭПР участки аппарата Гольджи, обозначаемые как ПР-АГ. Иначе, промежуточный компартмент (ERGIC) или везикулярно-тубулярная группа (VTC). Вакуоли, отделившиеся от ЭПР в этой зоне, покрыты окаймляющим слоем белков (группа COP II), аналогичных клатриновому слою эндосом (см. **Клатрин**). Покрывающие белки COP II связаны с мембраной через специфический для каждого типа мембран рецептор с помощью белка Sar Ip – малой ГТФазой.

ЦИТАСТЕР. От греч. kytos – *клетка* и aster – *звезда*. Клеточная структура, возникающая в зоне клеточного центра и демонстрирующая первые признаки появления в клетке микротрубочек. Представляет собой центр первичной нуклеации микротрубочек. Проявляется в виде радиально отходящих от одного места лучей, сформированных астральными микротрубочками (у большинства позвоночных животных их образуется до 600–750 штук, из которых до 40 % заканчиваются на кинетохорах хромосом*) (см. также **Ахроматиновая фигура** и **Нуклеация**). Синонимы: *астер*, *звёзда*.

*Такие микротрубочки называются *нитями кинетохора*.

ЦИТОДИЕРЕЗ. От греч. kytos – *клетка* и лат. dierectum < (dis + erigo) – *растянутый*. Процесс деления цитоплазмы, протекающий в конце митоза. Синонимы: *цитокинез*, *цитотомия*.

ЦИТОЗ. От греч. kytos – *клетка* и -osis – *состояние*. Общее название различных способов поглощения клеткой веществ и частиц из внеклеточной среды и их выделения из клетки в результате изменения структуры, формы и размеров плазмалеммы (см. **Эндоцитоз**).

ЦИТОЗОЛЬ. От греч. kytos – *клетка* и нем. Sol < лат. solvo – *освобождать*. Неосаждаемая при ультрацентрифугировании фракция матрикса цитоплазмы, содержащая очень лёгкие структуры, такие как актиновые микрофиламенты. В цитозоле протекают процессы гликолиза и синтеза жирных кислот. Маркёром цитозоля служит фермент *лактатдегидрогеназа*.

ЦИТОКИНЕЗ. От греч. kytos – *клетка* и kinesis (kineta) – *движение*. Процесс клеточного деления (деления цитоплазмы). Синонимы: *цитодиерез*, *цитотомия*.

ЦИТОКИНЫ. От греч. kytos – *клетка* и kinesis – *движение*. Термин первоначально употреблялся для общего названия физиологически активных веществ, секретирующихся различными клетками иммунной системы* и влияющих на рост или изменяющих поведение других клеток. В эту группу входили также медиаторы (хемокины), участвующие в развитии иммунного ответа и вызывающие реакцию воспаления. В настоящее время под термином «движение» понимается не столько механическое перемещение клеток и цитокинез как завершающая стадия деления клеток, сколько непрерывная кинетика каскадных регуляторных реакций, протекающих в организме. Интересно отметить, что греческое слово «kin» означает также *родственный, подобный*, что указывает на выработку различными клетками сходных (если не идентичных) регуляторных веществ. Например, хорошо известно, что клетки нервной и иммунной систем, различающиеся по происхождению, фенотипу и паттерну (набору, образцам и стилям) экспрессирующихся генов, вырабатывают одинаковые регуляторные молекулы, благодаря чему происходит сопряжение болевой чувствительности и иммунологической реактивности. Номенклатура цитокинов в настоящее время уже очень значительна и продолжает пополняться. В неё включают нейропептиды, трофические факторы, иммуномодуляторы и факторы роста. Самая многочисленная группа цитокинов – *интерлейкины* (см. **Интерлейкины**). Они различаются по клеткам-продуцентам, функциональной активности и молекулярным характеристикам. Группа цитокинов включает в себя также *лимфокины* и *монокины* – медиаторы, продуцируемые лимфоцитами и клетками моноцитарно-макрофагальной системы.

*В первую очередь, макрофагами и дендритными клетками.

ЦИТОЛИЗ. От греч. kytos – *клетка* и lysis – *разложение, растворение*. В буквальном смысле цитолиз – растворение и гибель клетки с потерей всех её морфологических признаков. Обеспечивается за счёт активации лизосомных ферментов. В многоклеточном организме может протекать как нормальный процесс элиминации ненужных или старых клеток (например, при метаморфозе) или как дегенеративный патологический процесс.

ЦИТОЛОГИЯ*. Наука, изучающая структуру, функции и эволюцию клеток. Первоначально термин появился благодаря наличию у растительных клеток оболочки, поскольку по-гречески слово kytos означает *оболочка*, *покров* или даже *панцирь*. Прототипом клеток, давших название, были клетки растительной *перидермы*, т.е. клетки пробки. Отсюда и появились термины: *клетка* (ячейка, cell), *цитоплазма* и *цитология*.

*Считается, что начало развитию цитологии как самостоятельного раздела биологии положил О. Гертвиг публикацией в 1892 г. своей монографии «Клетка и ткани», которая в последующих изданиях выходила под названием «Общая биология».

ЦИТОПЕМПСИС (cytopempsis)*. От греч. kytos – *сосуд*, *клетка* и pemphix – *пузырь*. Процесс миграции (транслокации) через клетку эндоцитозных пузырьков с последующим *экзоцитозом* (выбрасыванием) их содержимого на противоположной стороне клетки. Вариант *трансцитоза* (см. **Трансцитоз**).

*Название процесса предложил в 1963 г. немецкий цитолог Вольфарт-Боттерман (K.E. Wholfarth-Bottermann, 1963).

ЦИТОПЛАЗМА*. От греч. kytos – *клетка* и plasma – *нечто вылепленное*. Содержимое клетки, включающее все элементы, входящие в состав клетки, кроме ядра и клеточной оболочки (плазмалеммы). Составляет главную массу клетки и ведёт себя как вязкоупругий *тиксотропный* гель (тиксотропная «жидкость»). В цитоплазме протекают процессы морфогенеза клетки и процессы, обеспечивающие её физиологические отправления.

*Термин был предложен немецким цитологом Страсбургером (Strasburger E., 1882).

ЦИТОПЛАЗМА ОСНОВНАЯ. Гомогенная* составная часть клетки, которая остаётся, если удалить все элементы клетки, видимые под световым микроскопом (микроскопически видимые включения). Состоит из воды и содержит множество растворённых неорганических и органических веществ, включая различные белки (ферменты), промежуточные продукты обмена веществ. Служит средой для их диффузии и местом, где протекают важнейшие метаболические процессы (например, гликолиз и пентозофосфатный цикл, синтез аминокислот и т.д.). Таким образом, *основную цитоплазму* определяют по негативному критерию, т.е. в определении не содержится характеристика самой цитоплазмы, а приводится перечень не входящих в её состав компонентов, для которых она служит только матриксом. Синонимы: *гиалоплазма*, *матрикс-цитоплазма*.

*При исследовании в электронном микроскопе.

ЦИТОПЛАСТ. От греч. kytos – *клетка* и plastos – *вылепленный*. Безъядерная клетка, полученная в результате *энуклеации*.

ЦИТОСКЕЛЕТ. От греч. kytos – *клетка* и skeleton – *остов*, *каркас*. Опорно-двигательная система цитоплазмы эукариотических клеток, представленная нитевидными (волокнистыми), неветвящимися белковыми компонентами (филаментами) – сетью фибрилл. Выделяют три системы филаментов, различающихся по ультраструктуре, химическому составу и функциональным свойствам: актиновые микрофиламенты (4–7 нм), микротрубочки (25 нм) и промежуточные филаменты (10 нм) (см. соответствующие статьи). Цитоскелет отличается большой динамичностью и гибкостью образующих его «костей». В формировании цитоскелета участвуют и белки, связанные с плазмалеммой, такие как *спектрины*, *анкирин*, *аддуцин* и белок *полосы 3* эритроцитов, обеспечивающие физическое связывание белков цитоскелета с плазматической мембраной. Показано, что цитоскелет также играет важную роль в расположении интегральных белков в плазматической мембране.

ЦИТОСТАТИКИ. От греч. kytos – *клетка* и states – *стоящий*. Химические соединения (например, азотистый иприт, аминотиазол, стилбамидин и др.), а также лекарственные препараты, препятствующие протеканию митоза. Синонимы: *цитостатические вещества*, *ингибиторы митоза*, *митотические яды*.

Следует отметить, что использование цитостатиков в клинической практике всегда приводит к поражению кишечника и анаплазии костного мозга, что и ограничивает применение этих терапевтических препаратов. Обусловлено это тем, что опухолевые клетки, против которых и направлены ингибиторы митоза, делятся с меньшей интенсивностью (скоростью), чем клетки нормальных пролиферирующих тканей, которые и оказываются уязвимыми в первую очередь.

ЦИТОСТАТИЧЕСКИЙ ФАКТОР (CSF). От греч. kytos – *клетка* и states – *стоящий*. Название фактора, присутствующего в неоплодотворённых яйцах земноводных* и поддерживающего высокий уровень MPF, защищая его от анти-MPF. В результате фактор блокирует яйцеклетку в метафазе второго мейоза (см. **MPF** и **Анти-MPF**). Оплодотворение приводит к инактивации CSF, снижению уровня MPF и включению осцилляторного механизма, регулирующего процесс деления-дробления на протяжении 12 циклов, вплоть до стадии средней бластулы. Компонентами CSF являются протоонкогенный белок *Mos* и одна из MAP-киназ, фосфорилирующая тирозинкиназы Wee1, Mik1 и Myt1, являющиеся негативными регуляторами MPF. Сохраняющийся в результате высокий уровень MPF в клетке препятствует деградации циклинов и завершению мейоза.

*Впервые обнаружен в яйцах шпорцевой лягушки *Xenopus laevis*.

ЦИТОТОКСИНЫ. От греч. kytos – *клетка* и toxikon – *яд*. Специализированные белки (особые протеазы-*гранзимы*, разрушающие клетки-мишени и белки-*перфорины*, формирующие кана-

лы в их плазматической мембране), продуцируемые цитоксическими Т-лимфоцитами (см. **Гранзимы** и **Перфорины** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

ЦИТОТОКСИЧЕСКИЕ Т-ЛИМФОЦИТЫ. От греч. kytos – *клетка* и toxikon – *яд*. Клетки, специализированные к убийству других клеток (дефектных, заражённых), к антигенам (иммуногенам) которых они активированы (*примированы*). Несут на поверхности CD8 кластеры дифференцировки и Т-клеточные антигенраспознающие рецепторы (TCR), через активацию которых и реализуется их цитотоксичность. Цитотоксический эффект Т-лимфоцитов реализуется путём образования в клетках-мишенях пор при участии особых белков *перфоринов*, с последующей секрецией в клетки специализированных протеаз – *гранзимов*, под воздействием которых индуцируется апоптоз целевых клеток. Синоним – Т-*киллеры*.

ЦИТОТОМИЯ. От греч. kytos – *клетка*, tome – *рассекаю*, *разрезаю* и -ia – *условия*. Разделение клеточного тела после расхождения хромосом в процессе митоза. В клетках животного происхождения *цитотомия* происходит за счёт участия актомиозиновых комплексов, вызывающих образование первичной перетяжки. В клетках растений осуществляется за счёт образования фрагмопласта (первичной клеточной перегородки). Синоним – *цитокинез*.

ЦИТОТРИПСИС. От греч. kytos – *клетка* и tripsis – *трение* (англ. friction). Разрушение клеток механическим путём (растирание). *Гемоцитотрипсис* – механическое разрушение клеток крови.

ЦИТОФЛУОРОМЕТРИЯ ПРОТОЧНАЯ. От греч. kytos – *клетка*, лат. fluor – *течение*, *поток*, греч. metron – *мерка* и -ia – *условия*. Метод изучения клеточной пролиферации, основанный на предварительном окрашивании ДНК клеток интеркалирующими флуоресцентными красителями и последующем определении числа меченых клеток в специальном приборе (проточном цитофлуориметре).

ЧАСТИЦЫ SRP*. Буквально: частицы, узнающие сигнальные последовательности белков, синтез которых происходит только на мембранах шероховатого эндоплазматического ретикулума (ЭПР). Сигнальные последовательности обогащены гидрофобными аминокислотами (содержат 16–30 аминокислот). В состав SRP-частицы входит *малая ядерная РНК* с коэффициентом седиментации 7S (7SL-РНК) и шесть различных полипептидных цепей. После связывания SRP-частицы с сигнальной последовательностью происходит полная остановка биосинтеза белка (остановка элонгации полипептидной цепи). Далее SRP-частица связывается со специальным рецептором на поверхности мембраны ЭПР и «заякоривает» рибосому на канальном комплексе *транслоконе* (см. **Транслокон**). Затем SRP-частица отделяется от рибосомы, и первичный сигнальный пептид оказывается в канале транслокона. После этих сложных действий возобновляется синтез пептида, который уже полностью оказывается в полости цистерны ЭПР.

*От англ. signal recognition particle – *частица распознавания сигнала*.

ШАПЕРОНЫ. От англ. chaperon – *сопровождать**. Особые крупные белки нескольких типов, которые обнаруживаются во всех клеточных компартментах (органеллах и цитозоле) и найдены у всех организмов. Шапероны способствуют правильному сворачиванию** (см. **Фолдинг**) полипептидных цепей, синтезирующихся на рибосомах, в функционально полноценные белки и, кроме того, обладают ещё рядом дополнительных функций, из-за чего несколько семейств шаперонов называют также *белками теплового шока**** и обозначают как *hsp* (см. **«Хит-шоковые белки»**).

Белки семейств *hsp*60 и *hsp*70 (их обозначают ещё, соответственно, как GroEL и DnaK белки) обладают сродством к гидрофобным участкам полипептидов. Одни из них контролируют фолдинг полипептидов в цитоплазме, другие – участвуют в переносе белков в митохондрии. После синтеза митохондриальных белков представители семейства *hsp*70 при участии белка YDJ1 связываются с полипептидной цепью и поддерживают её в развёрнутой конформации, предохраняя от преждевременной случайной укладки, а также от контактов и агрегации с другими белками (отсюда становится понятным их название). Такая развёрнутая структура взаимодействует с рецепторными белками на наружной мембране митохондрий и переносится в митохондриальный матрикс. Процессы вторичной укладки транспортированных через биомембраны белков также контролируются шаперонами. Белки другого семейства – *hsp*60 формируют структуру наподобие бочонка, охватывающую пептид, и тем самым обеспечивают окончательные условия для правильного свёртывания пептида. Наконец, белки семейства *hsp*90 участвуют в регуляции свёртывания различных киназ и факторов транскрипции в условиях высокой концентрации белка, снижающей вероятность правильно свёртывания. К шаперонам эндоплазматического ретикулума (ЭР) относятся не только белки семейств *hsp*70 и *hsp*90, но и белок BiP (*binding protein* – «связывающий белок»), Grp94 (протеин, регулируемый глюкозой) и пептидилпропилизомераза.

Неправильно свёрнутый пептид обычно подвергается протеолизу под действием протеаз. Взаимодействие растущих полипептидов с шаперонами – энергозависимый процесс: освобождение шаперонов сопровождается гидролизом АТФ.

*Название произведено от французского прозвания матроны – chaperon (в значении *покровительствовать*, *сопровождать*), оберегающей благородных девиц от нежелательных контактов во время прогулок (в Испании таких надзи-

рающих пожилых дам-воспитательниц называли *дуэньями*).

**Удивляет странная, на первый взгляд, неэкономичность природы. Очень многие белки в клетке синтезируются из более длинных полипептидов-предшественников, от которых после завершения трансляции отщепляются более или менее длинные «концы». К чему такие затраты? Нельзя ли синтезировать точную по длине полипептидную цепь, которая уже соответствует «зрелому» белку? Ответ может быть найден на более поздних этапах истории формирования зрелого белка. Полипептиды должны свернуться в глобулы или другие абсолютно точные молекулярные структуры, обладая великим множеством вариантов сворачивания цепи, иначе белки не будут выполнять свои функции. Сворачиваться начинает уже длинный предшественник, который затем претерпевает так называемую посттрансляционную модификацию. По-видимому, полипептид, точно соответствующий зрелому белку, не всегда удаётся свернуть надлежащим образом. Обеспечение надлежащих условий для правильного сворачивания растущего пептида и осуществляют *шапероны*.

***При повышении температуры увеличивается число несвернувшихся белков (частично денатурированных белков).

ШВАННОВСКИЕ КЛЕТКИ* (миелоциты). Глиальные клетки нервной ткани, способные в процессе дифференцировки буквально «обволакивать» нервные волокна, изолируя их друг от друга. Формируют многослойную миелиновую оболочку периферических мякотных (миелинизированных) нервных волокон (периферических аксонов) (см. **Миелиновая оболочка**). Безмякотные нервные волокна не имеют миелиновой оболочки, а изолированы друг от друга только шванновскими клетками. Часто в складках шванновской клетки располагаются несколько тонких безмякотных волокон. Шванновские клетки обеспечивают трофическую и опорную функции, участвуют в регенерации нервных волокон (см. также **Леммоциты**).

*Названы по имени немецкого зоолога и физиолога Теодора Шванна (1810–1882).

ЭКЗОГЕННЫЙ. От греч. exo – *вне* и genan – *порождать*. Внешний по форме воздействия, например, экзогенный контроль пролиферации клеток, осуществляемый при участии факторов роста, связывающихся с поверхностными рецепторами клетки.

ЭКЗОГЕННЫЕ ФАКТОРЫ РОСТА. Внеклеточные регуляторные факторы, пептидной или белковой природы, контролирующие пролиферацию клеток (стимуляторы пролиферации). Связывание их со специфическими рецепторами приводит к инициации синтеза ДНК в покоящихся клетках (переход их из состояния покоя в клеточный цикл). Некоторые факторы роста в зависимости от условий и типа клеток могут подавлять пролиферацию (негативные регуляторы) или стимулировать дифференцировку клеток.

ЭКЗОСОМЫ. От греч. exo – *вне* и soma – *тело*. Специальные транспортные мембранные микрокапсулы (везикулы), участвующие в переносе веществ (макромолекул) между клетками, тканями и органами, и, возможно, даже между отдельными организмами. Так обнаружено, что в женском молоке содержатся экзосомы, несущие микроРНК, которые отвечают за развитие и становление иммунной системы ребёнка (см. **МикроРНК** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**).

ЭКЗОЦИТОЗ. От греч. exo – *вне* и kytos – *клетка*. Процесс выбрасывания (выделения) клеткой содержимого пузырьков, главным образом макромолекулярных продуктов её жизнедеятельности, таких как пептиды, белки, липопротеиды, пептидогликаны и другие. Экзоцитоз можно рассматривать как процесс, обратный эндоцитозу (*реверсный пиноцитоз*). Обычно осуществляется в ответ на внешний сигнал (действие гормона или медиатора). С помощью экзоцитоза осуществляются все типы выделения: удаление ассимилятов (*секреция*), диссимилятов (*экскреция*), а также поглощённых веществ, не используемых в метаболизме (*рекреция*). Экзоцитоз обеспечивает также процесс рециклизации (возвращения) рецепторов факторов роста и мембран, участвующих в эндоцитозе.

ЭКСПЛАНТИРОВАНИЕ (эксплантация). От лат. ex – *вне* и plantare – *сажать*. Перенос и выращивание (культивирование) клеток животных тканей вне организма (в системе *in vitro*). Для этого используют довольно сложные по составу питательные среды, содержащие минеральные соли, аминокислоты, сахара, витамины и другие органические соединения, в также сыворотку крови (см. также **Серум** и **Кондиционированная среда**).

ЭКСПОРТИНЫ. От англ. export < лат. exportare – *вывозить*. Ядерные белки, обеспечивающие транспорт из ядра в цитоплазму белков и рибонуклеопротеидов (РНП), белковые компоненты которых несут аминокислотные последовательности, называемые *сигналами ядерного экспорта* (NES – *nuclear export sequences*). Для экспорта различных тРНК существует специальный белок *экспортин* t из семейства кариоферинов, связывающийся только с полностью процесси-рованной тРНК.

ЭКСТРАХРОМОСОМНЫЙ. От лат. extra – *сверх* и «хромосома». Буквально: *внехромосомный*, свободный от хромосомы. Например, *экстрахромосомные* копии генов рибосомной РНК (рРНК), не связанные с нативным ядрышком. Возникают в результате *амплификации* генов рРНК и могут функционировать независимо от ядрышка, формируя массу дополнительных ядрышек. Особенно характерно для ооцитов амфибий, хотя встречается и у других животных, и даже растений.

ЭКСТРУЗИЯ. От англ. extrusion < лат. extrusio (extrudo) – *выталкивание*, *вылавливание*. Процесс выделения (выбрасывания) клеточных секретов, морфологически напоминающий экзоцитоз.

ЭКСФОЛИАТИВНЫЙ. От лат. exfoliativus, где ex – *из*, *от* (в смысле извлечения, выхода) и foliatilis – буквально: *даваемый листвой* (приготовленный из листьев). Шелушащийся, отслаивающийся, отваливающийся, проявляющийся десквамацией клеток (см. **Десквамация** в разделе «**Анатомия, физиология и патология человека и животных**»).

ЭКСФОЛИАТИВНАЯ ЦИТОЛОГИЯ. От лат. ex – *из*, *от* и foliatilis – *даваемый листвой*. Диагностическое исследование мокроты (её клеточного состава), применяемое для распознания наличия рака *in situ* в бронхах.

ЭКТОПИЧЕСКИЙ РОСТ. От греч. ektos – *снаружи* и topos – *место*. Рост ткани в ненадлежащем месте.

ЭКТОПЛАЗМА. От греч. ektos – *снаружи* и plasma – *нечто вылепленное*. Название периферического слоя цитоплазмы клеток, окрашивающегося слабо, поскольку содержит значительно меньшее количество мембранных структур. В отличие от эндоплазмы обладает более вязкой структурой и насыщена элементами цитоскелета, которые регулируют эластичность мембраны, кластеризацию белков, ундуляцию плазмалеммы и другие свойства мембраны и примембранной области (см. **Эндоплазма**). Синоним – *гиалоплазма*.

ЭЛОИДИН. От лат. Elodea – названия водных растений семейства водокрасовых, называемых также «водяной чумой» и греч. eidos – *сходство*. Вещество в гранулах шиповатых клеток эпидермиса, образующееся по мере развития процесса ороговения клеток эпидермиса, из кератогиалина, находящегося в гранулах клеток зернистого слоя. В результате ороговевшие мёртвые клетки становятся блестящими (см. также **Кератинизация**).

ЭМБРИОИДНЫЕ ТЕЛЬЦА. Структуры, которые образуются из эмбриональных стволовых клеток (ЭСК) в суспензионной культуре (конгломераты клеток, находящихся на разных стадиях дифференцировки). Имитируют предимплантационную стадию развития зародыша в условиях культуры (*in vitro*) на малоадгезивных поверхностях.

ЭМБРИОПОДОБНЫЕ ТЕЛА. Крупные пузырчатые образования, возникающие у мышей при пересадке тератом, не содержащие клеток эмбриональной карциномы, хотя изначально сами они возникли из злокачественных зародышевых клеток. Могут дифференцироваться в ткани многих типов – костную, хрящевую, нервную, мышечную и даже в различные железы энтодермального происхождения. При дифференцировке перестают расти.

ЭМЕРИН. От лат. emereo (ex mereo) – *приходить к концу*, *заканчиваться* и prote(in) – *белок* (концевой белок). Интегральный белок внутренней ядерной мембраны, закрепляющий белки-ламины посредством ряда дополнительных белков, входящих в состав фиброзного слоя ламины (см. **Ламина**). Этой же функцией обладают интегральные белки LAR и LBR.

ЭМИОЦИТОЗ. От лат. (emi)tto – *выпускать* и греч. kytos – *клетка*. Форма клеточной экскреции (синоним экзоцитоза). Через *эмиоцитоз* ß-клетки островков Лангерганса выбрасывают во внеклеточную жидкость гранулы инсулина.

ЭНГРАФМЕНТ. От англ. engraftment – *прививка, внедрение* (инокуляция). Понятие, использующееся в трансплантологии и характеризующее долю трансплантированных клеток, выживающих в раннем посттрансплантационном периоде.

ЭНДОГЕННЫЙ. От греч. endon – *внутри* и genan – *порождать*. Например, эндогенный контроль пролиферации клеток (контроль, осуществляемый факторами внутриклеточного происхождения и локализации) (см. **Экзогенный**).

ЭНДОМИТОЗ*. От греч. endon – *внутри* и μιτοζ – *нить* (митоз). Процесс эндорепродукции ДНК, приводящий к полиплоидизации в результате нарушений в образовании аппарата деления (веретена деления). Сопровождается митотической конденсацией хромосом. Все эти процессы происходят внутри ядра без исчезновения ядерной оболочки. По мере протекания новых циклов эндомитоза размер ядра увеличивается в соответствии с увеличением плоидности, что приводит к образованию гигантских ядер.

*Впервые это явление было изучено у водяного клопа – *геррии*.

ЭНДОПЛАЗМА. От греч. endon – *внутри* и plasma – *нечто вылепленное*. Центральная часть цитоплазмы клеток, хорошо воспринимающая красители, поскольку заполнена большим числом мембранных вакуолей и каналов, соединяющихся друг с другом (*эндоплазматический ретикулум*, или э*ндоплазматическая сеть*) (см. также **Эктоплазма** и **Эргастоплазма**). Синоним – *цитоплазма*. Термин чаще всего применяется для описания клеток простейших.

ЭНДОПЛАЗМАТИЧЕСКИЙ РЕТИКУЛУМ (ретикулюм, ЭР, RE)*. От греч. endon – *внутри*, plasma – *нечто вылепленное* и лат. reticulum – *сетка, сеточка*. Лабиринтоподобная мембранная внутриклеточная структура, состоящая из уплощённых полостей, мешочковидных цистерн, ветвящихся трубочек, соединённых друг с другом и занимающих большой объём цитоплазмы всех эукариотических клеток (кроме эритроцитов). ЭР делится на два типа: гладкий (англ. *smooth*) и шероховатый (гранулярный ЭР, англ. *rough*). В компартменте гладкого ЭР происходит синтез различных липидов, накопление кальция, а также окисление многих ксенобиотиков при участии детоксицирующих ферментов семейства цитохрома Р450.

Мембраны шероховатого ЭР, несущего на цитоплазматической поверхности многочисленные рибосомы, принимают участие в образовании комплекса Гольджи, лизосом, эндосом и секреторных пузырьков, а также плазматической мембраны. В полости шероховатого ЭР происходит процесс сворачивания пептидных молекул, образование дисульфидных связей и модификация белков, а также сборка субъединиц. Синоним – *эндоплазматическая сеть*.

*Открыт в 1945 г. Портером благодаря электронномикроскопическим исследованиям тонких срезов культивируемых *in vitro* фибробластов цыплёнка, фиксированных OsO_4. Он и дал название «эндоплазматический ретикулум» (Porter K.R., 1948).

ЭНДОПОЛИПЛОИДИЯ. От греч. endon – *внутри*, polyploos – *многопутный* и eidos – *сходство*. Процесс увеличения числа хромосом без дальнейшего деления клетки. Синоним – *эндомитоз* (см. **Эндомитоз**).

ЭНДОРЕПЛИКАЦИЯ. От греч. endon – *внутри* и лат. replicare – *отражать*. Полиплоидизация хромосом в митотическом цикле (репликация без последующего расхождения хроматид).

ЭНДОРЕПРОДУКЦИЯ. От греч. endon – *внутри*, лат. re – *снова* и productio – *произведение*. Буквально: воспроизведение внутри. Явление, при котором появляются соматические клетки с кратно увеличенным содержанием ДНК. Появление таких клеток связано с незавершённостью митоза или его отдельных этапов, вплоть до нарушения *цитотомии*. У беспозвоночных часто встречается эндорепродукция без митотической конденсации хромосом.

ЭНДОСОМЫ. От греч. endon – *внутри* и soma – *тело*. Окаймлённые (покрытые клатрином) пиноцитозные или фагоцитозные пузырьки – продукты *эндоцитоза*. Различают три типа эндосом: *пиносомы*, *фагосомы* и *одетые везикулы* («окаймлённые пузырьки»). Эндосомы характеризуются более низким значением pH (4–5), чем другие вакуолярные структуры клетки. Это связано с наличием в мембранах эндосом протонного насоса (H+ – зависимой АТФазы). Сливаясь с первичной лизосомой, образуют *эндолизосомы* (вторичные гидролитические лизосомы или переваривающие лизосомы), которые расщепляют поглощённые биополимеры (см. **Эндоцитоз**).

ЭНДОСТАТИН. От греч. endon – *внутри* и states – *стоящий*, *остановленный*. Ингибитор пролиферации эндотелиальных клеток.

ЭНДОТЕЛИАЛЬНЫЕ КЛЕТКИ. От греч. endon – *внутри* и thele – *сосок*. Гладкие клетки, выстилающие внутреннюю поверхность кровеносных сосудов (интиму), а также образующие стенки кровеносных капилляров и стенки синусоидов (печёночных капилляров). По форме напоминают неполную трубку. Под влиянием цитокинов и бактериальных токсинов эндотелиальные клетки активируются и продуцируют *цитокины* и молекулы адгезии, становясь участниками ранних этапов развития процессов воспаления или формирования иммунного ответа (см. **Фенестры**, а также **Эндотелий** в разделе **«Эмбриология и гистология»**). Синоним – *эндотелиоциты*.

ЭНДОЦИКЛ. От греч. endon – *внутри* и kyklos (лат. cycle) – *круг*. Изменённый (дефектный)* клеточный цикл, не завершающийся расхождением дочерних хроматид (хромосом) и делением клетки. В таком цикле отсутствует митоз, а периоды G_1 и G_2 составляют один общий укороченный период G. Благодаря эндоциклу формируются политенные хромосомы. Эндоцикл может сопровождаться *недорепликацией* ДНК, поскольку в нём отсутствует контроль за полнотой завершения репликации.

*В этом цикле не работают ряд циклинов и циклин-зависимых киназ, кроме тех, которые запускают S-фазу (осцилляторный комплекс Cdk2/циклин E).

ЭНДОЦИТОЗ. От греч. endon – *внутри*, kytos – *клетка* и -osis – *состояние*. Термин*, обозначающий универсальный механизм проникновения внутрь клетки (поглощение клеткой) ультраструктурных частиц и макромолекул (например, ферритина, рибонуклеазы), которым трудно преодолеть барьер, создаваемый плазматической мембраной. При эндоцитозе определённый участок плазмалеммы изменяет форму с последующим формированием сфероидных мембранных органелл – *везикул* (пузырьков, или *эндосом*). Различают три типа эндоцитоза: *пиноцитоз*, *фагоцитоз* и *специфический* (рецепторный) *эндоцитоз*, протекающие с образованием соответственно *пиносом*, *фагосом* и «окаймлённых пузырьков». Выделяют также неспецифический (конститутивный) эндоцитоз, протекающий автоматически и приводящий к захвату даже чуждых для клетки веществ (например, сажи). Эндоцитоз хорошо выражен у простейших, макрофагов, форменных элементов белой крови, характерен для клеток печени и мозга (глиальных клеток) (см. также **Пиноцитоз**, **Фагоцитоз**, **Специфический эндоцитоз** и **Цитоз**).

*По заявлению французского гистолога и цитолога Анри Поликара (A. Policard, 1966) термин «эндоцитоз» – *новый и фактически бесполезный*.

ЭНДОЦИТОЗ СПЕЦИФИЧЕСКИЙ. От греч. endon – *внутри* и kytos – *клетка*. Опосредованный рецепторами эндоцитоз, приводящий к селективному поглощению веществ. Пример такого эндоцитоза – транспорт в клетку холестерина, находящегося в крови в составе липопротеидов низкой плотности (ЛПН), белковые компоненты которых узнаются специальными рецепторами, диффузно расположенными на поверхности различных клеток. После связывания лигандов* такие комплексы перемещаются в зону «окаймлённых

ямок» и через механизм эндоцитоза интернализуются в цитоплазму.

*Показано, что мутантные рецепторы, связав ЛНП, не аккумулируются в зоне «окаймлённых ямок», что приводит к повышению уровня холестерина в крови и развитию атеросклероза (см. **Холестеринемия** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**).

ЭНТАКТИН. От лат. en – *внутри*, *между*, tactio – *прикосновение* и prote(in) – *белок*. Небольшой гликопротеин внеклеточного матрикса, связывающий молекулы *ламинина* с коллагеном VI типа (образует между ними сшивки), и через интегриновые рецепторы, выступающие из клеточной поверхности, обеспечивает взаимодействие клетки с базальной мембраной (см. **Ламинины**). Синоним – *нидоген**.

*От лат. nida (nidum) – *относящийся к гнезду* и греч. genan – *порождать*. Буквально: необходимый для строительства гнезда (базальной мембраны).

ЭНТЕРОЦИТЫ. От греч. enteron – *кишка* и kytos – *клетка*. Клетки, несущие микроворсинки (щёточную каёмку) и выстилающие просвет тонкого кишечника. Обеспечивают пристеночное пищеварение и функцию всасывания питательных веществ. Поскольку *уабаин* подавляет зависимый от натрия (сопряжённый с Na^+/K^+-насосом) активный транспорт глюкозы в щёточной каёмке кишечного эпителия, постулировано существование в энтероцитах транспортного белка (переносчика), способного одновременно связывать своими различными участками глюкозу и Na^+ (см. **Уабаин** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**). Показано, что *энтероциты* повреждаются при целиакии.

ЭНУКЛЕАЦИЯ. От лат. e(x) – *из* и nucleus – *ядро*. Удаление из клеток ядер с целью получения *цитопластов*.

ЭНХИЛЕММА (энхилема). От греч. en – *в*, chimus – *сок* и lemma – *оболочка*. В классической цитологии *энхилемма* – матрикс ультраструктурных органелл клетки (например, системы эндоплазматической сети, лизосом). Антитеза *основной плазмы*.

ЭОЗИНОФИЛЫ (эозинофильные гранулоциты). От греч. eös – *заря* и phileo – *люблю*. Одна из форм полиморфноядерных зернистых фагоцитирующих лейкоцитов (гранулоцитов), в цитоплазме которых содержатся крупные ацидофильные гранулы, окрашивающиеся кислыми красителями, например *эозином*. Составляют 2–4 % всех лейкоцитов периферической крови (число эозинофилов претерпевает суточные колебания*). Синоним – *оксифил*.

*Зависит от уровня глюкокортикоидов крови (при повышении уровня последних число эозинофилов падает).

ЭПЕНДИМОБЛАСТ. От греч. ependyma – *верхний покров* и blastos – *росток*. Клетка – предшественник эпендимоцитов, образующих эпендиму (см. **Эпендима** в разделе **«Эмбриология и гистология»**).

ЭПЕНДИМОМА. От греч. ependyma – *верхний покров* и oma – *опухоль*. Глиомная опухоль, происходящая из недифференцированных эпендимальных клеток, имеющих тенденцию располагаться вокруг кровеносных сосудов (хорошо васкуляризованные опухоли). Медленно растущие эпендимомы спинного мозга чаще встречаются у детей (иногда возникают в возрасте до 3-х лет). Синонимы: *эпендимоглиома* и *эпителиальная глиома* (см. **Глиома**).

ЭПЕНДИМОЦИТЫ. От греч. ependyma – *верхний покров* и kytos – *клетка*. Эпендимные клетки, образующие эпендиму (см. **Эпендима** в разделе **«Эмбриология и гистология»**).

ЭПИСОМЫ. От греч. epi – *над* и soma – *тело*. Самореплицирующиеся экстрахромосомные генетические факторы.

ЭПИТЕЛИАЛЬНО-МЕЗЕНХИМАЛЬНАЯ ТРАНСФОРМАЦИЯ (ЭМТ). От греч. epi – *на*, *над*, thele – *сосок*, mesos – *средний* и enchyma – *ткань*. Изменение характера движения клеток в опухолях эпителиального происхождения в процессе их прогрессии. В результате трансформации нарушаются межклеточные контакты (разрушаются пласты) и клетки начинают двигаться поодиночке (приобретают способность к фибробластоподобным движениям). Дальнейшая дедифференцировка клеток приводит к *мезенхимально-амёбоидной трансформации* (МАТ), когда клетки становятся округлыми и подвижными и, подобно амёбам, могут протискиваться сквозь внеклеточный матрикс. Эти процессы связаны с перестройкой актинового цитоскелета.

ЭПИТОП. От греч. epi – *над* и topos – *место*. Единичная антигенная детерминанта, против которой возможно образование моноклональных антител (МкАт). Соответственно, также *эпитоп* – это участок антигена, распознаваемый антителами. Эпитопы, ассоциированные с молекулами I и II классов МНС, распознаются также Т-клеточными рецепторами. Различают нативную конформацию эпитопов (*эпитопы В-клеточные*), которую распознают антигенраспознающие рецепторы В-клеток и иммуноглобулины, и линейную (первичную) последовательность аминокислотных остатков в эпитопах антигена (*эпитопы Т-клеточные*).

ЭПИХРОМАТИН. От греч. epi – *над*, *сверху* и «хроматин». Термин, связанный с представлениями о наличии в хромосомах осевых структур и обозначающий более гибкий хроматин в составе хромосом, который полностью удаляется после обработки хромосом ультразвуком или 2М хлористым натрием.

ЭРГАСТОПЛАЗМА*. От греч. ergastomai – *я созидаю*, ergastikos – *деятельный* и plasma – *вылепленное*. Локальные участки клеток, окраши-

вающиеся основными красителями** (гематоксилином, толуидиновым синим) и содержащие скопления мембран шероховатого эндоплазматического ретикулума (участки, богатые рибосомами). Эргастоплазма хорошо развита в клетках, секретирующих белки (в поджелудочной железе, слюнных железах). Канальцы эргастоплазмы называются *тигроидом* (см. **Тигроид**, **Тельца Берга** и **Эндоплазма**).

*Термин принадлежит гистологу Альберу Пренану (Prenant, 1897, 1899) из города Нанси (Франция), который совместно с Гарнье (Garnier) описал в железистых клетках физиологически очень активную (высшую) форму цитоплазмы и назвал её «эргастоплазмой».

**Базофилия этих зон объясняется присутствием рибосом (рибосомальной РНК).

ЭРГОСОМЫ. От греч. ergon – *работа* и soma – *тело.* Условное название агрегатов функционирующих рибосом.

ЭРИТРОКЛАЗИЯ. От греч. erythros – *красный*, klastos – *сломанный на куски* и -ia – *условия*. Процесс разрушения эритроцитов за счёт эритрофагоцитоза. В норме происходит главным образом в костном мозге (в ретикулярных клетках) и в меньшей степени в селезёнке, а также ещё в меньшей степени – в купферовских клетках печени. При патологии, например гемолитической анемии, эритрофагоцитоз интенсивно протекает в селезёнке и купферовских клетках печени.

ЭРИТРОН. От греч. erithros – *красный* и on (om) – *совокупность*. Совокупность всех эритроцитов организма.

ЭСТОЦИТЫ (esthocytes). От греч. aesthesis (esthesia) – *восприятие*, *ощущение*, *чувство* и kytos – *клетка*. Чувствительные клетки у беспозвоночных.

ЭФРИНОВЫЕ ТИРОЗИНКИНАЗЫ. От лат. effreno – *разнуздывать*, *давать волю.* Рецепторные тирозинкиназы, становящиеся в ряде случаев очень активными и усложняющие течение онкологических заболеваний. Могут быть мишенями для новых терапевтических средств.

«ЭФФЕКТ ХАЙФЛИКА» или **«ПРАВИЛО ХАЙФЛИКА» (Хейфлика).** Устанавливает предел деления нормальных (нетрансформированных) клеток в культуре. У каждого вида есть своя квота делений соматических клеток в культуре. Человеческие фибробласты в культуре делятся не более 50 раз (число удвоений культуры) (см. **Старение клеток в культуре**). Синонимы: «*Лимит Хайфлика*», «*Предел Хайфлика*».

В январе 1998 г. группа американских учёных, работавших под патронажем «Geron Corporation», сообщила, что им удалось заставить нормальные клетки преодолеть предел Хайфлика путём генетических манипуляций, приведших к активации теломеразы.

ЭХИНОЦИТЫ. От лат. echinus – *морской ёж* (эхин) и греч. kytos – *оболочка* (клетка). Изменённые по форме эритроциты с выступающими шипами.

ЯДРО*. «Информационный центр клетки». Клеточная структура, ограниченная ядерной оболочкой и содержащая ядерный геном, представленный в виде сложно структурированного хроматина, окружённого нуклеоплазмой. В интерфазном ядре присутствуют одно или несколько ядрышек. Главные функции клеточного ядра заключаются в хранении информации, передаче её в цитоплазму в процессе транскрипции, а также передаче дочерним клеткам в процессе репликации. Только в ядре протекают матричные процессы синтеза ДНК и РНК. Здесь же осуществляется репарация и модификация ДНК, модификация белков хроматина и протекают процессы созревания различных форм РНК, а в ядрышке происходит синтез и сборка рибосом. Чаще всего ядро расположено в центре клетки и только в растительных клетках, содержащих большую центральную вакуоль, смещено на периферию клетки. Морфология ядра довольно разнообразная; оно может быть сферическим или вытянутым в длину (веретёновидным), чечевицеобразным, яйцевидным или сегментированным. Форма, как и положение ядра, а также его размеры** могут меняться в процессе онтогенеза клетки и изменения интенсивности её метаболизма.

Биологическая роль ядра впервые была показана немецкими биологами Оскаром Гертвигом (O. Hertwig, 1849–1922) и Теодором Бовери (T. Boveri, 1862–1915). Особенно наглядно роль ядра была показана в опытах по разрезанию на части гигантских клеток одноклеточной водоросли *ацетобулярии*, проведённых Геммерлингом. Оказалось, что только та часть клетки, которая содержала ядро, была способна поддерживать свою жизнедеятельность и даже регенерировать отрезанную «шляпку».

*Ядро впервые было описано в 1781 г. Феликсом Фонтана как овальное тельце внутри клеток кожи угря. Много позднее (1833) шотландским ботаником и естествоиспытателем Робертом Броуном (Брауном) при изучении под микроскопом клеток орхидеи (по другой версии – клеток тычиночных нитей домашнего растения традесканции, *Tradescantia*, известного также под бытовым названием «бабьи сплетни»), были обнаружены небольшие, более прозрачные, чем оболочка, участки округлой формы (areolae), медленно перемещающиеся с током цитоплазмы, которым он дал латинское название nuclei – *ядра* (греч. синоним karyon – *ядро ореха*). Именно Броун первым высказал мысль, что ядро является необходимой частью живой клетки.

**Диаметр ядра варьирует от 0,5 мкм (у грибов) до 0,5 мм (в некоторых яйцеклетках), но в большинстве клеток он составляет около 5 мкм.

Интересно отметить, что нет корреляции между размером ядра клетки и содержанием в нём ДНК.

ЯДРЫШКО* (nucleolla). Структура интерфазного ядра, формирующаяся участками хромосом, содержащими гены, кодирующие прерибосомную 45S РНК (гены, ответственные за синтез трёх типов рибосомной РНК – 28S, 18S и 5,5S рРНК), а также скопление продуктов синтеза и сборки рибосом. Рибосомные гены локализованы в участках хромосом, представляющих собой вторичные перетяжки и носящие название *ядрышковых организаторов* (см. **Ядрышковый организатор**). В геноме человека насчитывают до 200 копий генов, кодирующих 45S РНК. Это наиболее консервативные гены, изменения в которых приводят к гибели носителей. Не во все периоды жизни клетки (также как и не во всех клетках) активны все рибосомные гены. Могут работать и 50, и 150–170 генов. Показано, что от скорости наработки новых рибосом зависит адаптация организма к стрессу. Далеко не у всех индивидуумов, находящихся в условиях стресса, возрастает число активных генов и, соответственно, увеличивается число новых рибосом. Отсюда рибосомы и их гены следует считать «дирижёрами», управляющими конечным результатом экспрессии кодирующих белки генов и в целом белковым синтезом в клетке.

Цитологически выделяют несколько структурных типов ядрышек: 1. Ретикулярный, или нуклеонемный тип (характерен для большинства клеток). 2. Компактный тип (характерен для активно размножающихся клеток в культуре и меристем). 3. Вакуолярный. 4. Кольцевидный тип (характерен для клеток с низким уровнем транскрипции, например лимфоцитов). 5. Сегрегационный тип**. 6. Остаточные, или покоящиеся ядрышки, характерны для клеток, полностью потерявших способность к синтезу рРНК, например нормобластов или дифференцированных энтероцитов. В ядрышках происходят следующие процессы: 1. Транскрипция рибосомной ДНК при участии РНК-полимеразы I. 2. Сборка и упаковка рРНК в рибонуклеопротеидные комплексы, формирующие 60S и 40S субъединицы рибосом. Количество ядрышек варьирует в разных клетках, а размер отражает активность биосинтеза белка в клетке***.

*Впервые ядрышко было описано в 1781 г. Феликсом Фонтана.

**Характерен для клеток, обработанных антибиотиками, подавляющими синтез РНК (актиномицин D, амфотерицин), синтез ДНК (митомицин С) или синтез белка (пуромицин).

***В течение одного клеточного цикла в активных клетках, например гепатоцитах, образуется до 10 млн рибосом (1,5–3 тыс. в минуту) (см. также **Рибосомы**).

ЯДРЫШКОВЫЙ ОРГАНИЗАТОР. Участок хромосомы, содержащий скопление рибосомных генов и локализованный в области *ядрышковой перетяжки*. В клетках человека ядрышковые организаторы расположены в коротких плечах вблизи центромер 13, 14, 15, 21 и 22 хромосом, называемых SAT-хромосомами. Ядрышковые организаторы в ядрышке представлены в виде транскрибирующихся петель рибосомной ДНК (см. **Ядрышко** и **Ядрышковая перетяжка**).

ЯДРЫШКОВАЯ ПЕРЕТЯЖКА. Структурная особенность некоторых митотических хромосом, обозначаемая как SAT-зона*, которая имеет значительно меньшую толщину, чем остальная хромосома (около 7 мкм), и неспособна окрашиваться из-за незначительной спирализации хроматина. В хромосомах SAT-зона отделяет от остальной части плеча короткий участок, называемый «спутником» или сателлитом. В зоне *ядрышковой перетяжки* и располагается *ядрышковый организатор*. Синоним – *вторичная перетяжка*.

*1. От англ. satellite – *спутник*. 2. Акроним (аббревиатура) SAT образована от лат. sine acido thymonucleinico, что буквально означает «*без ДНК*».

В биологии есть множество правил, но очень мало законов, ибо правила позволяют существовать вариативности, а законы предопределяют исход процессов и их результат. Поэтому в любом биологическом эксперименте результатов может быть множество, а сами эксперименты проводятся под девизом: «Иду туда, не знаю куда…».

Увы, ценность науки как системного способа познания мира почему-то постоянно ставится под сомнение.

Николай Сетков

МИКРОБИОЛОГИЯ И ВИРУСОЛОГИЯ

Бактерия всегда сирота, поскольку всегда существует только одно поколение клеток



АВИРУЛЕНТНЫЕ МУТАНТЫ. От греч. а – начальная часть слова со значением отрицания и лат. virulentus – *ядовитый*. Бактерии или вирусы, утратившие в результате мутаций способность к инфекции (см. **Вирулентность**).

АГЕНТ. От нем. agent – *действующий* < лат. agens – *выразительный*, *сильный*, *живой*. Действующая причина, то, что вызывает те или иные явления или процессы. В микробиологи *болезнетворный* (инфекционный) *агент* – возбудитель, вызывающий заболевание.

АГЛОМЕРАЦИЯ. От англ. agglomeration – *скопление*. В микробиологии – образование микроорганизмами (бактериями, вирусами) взвешенных в жидкостях скоплений.

АГРЕССИНЫ. От лат. aggressio – *нападение*. Общее название продуктов жизнедеятельности болезнетворных микроорганизмов, усиливающие их патогенность.

АДЕНОВИРУСЫ. От греч. aden – *железа** и лат. virus – *сок*, *слизь*, *вязкая жидкость*, *яд*. ДНК-содержащие вирусы позвоночных (семейства *Adenoviridae***), лишённые липопротеидной оболочки. У человека вызывают острые респираторные заболевания (ангину, заболевания верхних дыхательных путей, фарингит), часто сопровождающиеся конъюнктивитами. Различные виды аденовирусов рода *Mastadenoviridae**** (аденовирусы млекопитающих) поражают также мышей, крупный рогатый скот, свиней и других животных. Некоторые виды аденовирусов способны вызывать рак у хомяков*****. Выделяют также род *Aviadenovirus*, поражающих птиц (кур, индеек, фазанов, гусей и уток). Вирионы аденовирусов лишены внешней оболочки, капсид состоит из 252 капсомеров и имеет диаметр от 70 до 90 нм. Геном представлен одной молекулой двухцепочечной ДНК с мол. массой $(20–29) \times 10^6$ Da, кодирующей не менее 10 структурных белков. Репликация и сборка вирусных частиц осуществляется в ядрах инфицированных клеток, где они образуют плотно упакованные кристаллоподобные структуры. Выход новых частиц обеспечивается за счёт разрушения инфицированных клеток.

Непатогенные аденоассоциированные вирусы (AAV) широко используются для создания векторов – носителей генно-инженерных конструкций при генной терапии. Такие вирусные частицы могут встраивать свой геном в геном хозяйских клеток, что делает их привлекательными для целей генной терапии. Например, с использованием аденоассоциированного вектора создан и выпущен на рынок препарат *Glybera*, использующийся для лечения редкой формы нарушения жирового обмена. Сконструированы штаммы аденовирусов, размножающихся преимущественно в опухолевых клетках.

*Префикс «адено» в названии указывает на сродство этих вирусов к железистой ткани.

**Открыты Роуэ и сотрудниками (Rowe W.P. [et al.], 1955) в культуре ткани миндалин и аденоидов, удалённых у детей. Часто сохраняются в латентной форме в области зева у детей.

***От греч. mastos (mazos) – *грудь*.

****По берегам Индийского океана у жителей распространён рак, локализующийся в области глотки (рак горла), возникновение которого связывают с аденовирусами.

АКИНЕТЫ. От греч. а – начальная часть слова со значением отрицания и kinesis – *движение*. Обездвиженные клетки цианобактерий и водорослей, представляющие собой крупные пигментированные покоящиеся формы, сохраняющие, в отличие от спор, метаболизм и высокую интенсивность дыхания. Покрыты толстой оболочкой, которая, в отличие от оболочки спор, образуется непосредственно из оболочки клетки, а не внутри неё. Акинеты богаты запасными веществами (гликогеном, полифосфатами, а у цианобактерий – и цианофицином).

АКТИНОМИЦЕТЫ (Actinomycetales). От греч. aktinos – *луч* и mykes – *гриб*. Микроорганизмы, имеющие на определённых стадиях развития клетки со слабо- или хорошо выраженным ветвлением, подобно гифам грибов (откуда и возникло название). По чертам организации близки к бактериям. Включают 8 семейств, к которым, в частности, относятся *микобактерии*, *нокардии* и *стрептомицеты*. Среди актиномицетов встречаются патогенные для человека, животных и растений виды, а также такие виды, как симбионты растений – азотфиксирующие микробы, образующие клубеньки, в частности на корнях ольхи*. Актиномицеты продуценты многих физиологически активных соединений, в том числе антибиотиков (см. **Актиномицины** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**). Синоним – *лучистые грибы*.

*Именно поэтому почва ольшаников всегда богата азотом.

АЛЬФА-ПРОТЕОБАКТЕРИИ. От греч. буквы альфа (А, α), подчёркивающей первостепенность, и protos – *первый*. Буквально: *первобактерии*. Считается, что некоторые аэробные бактерии, родственные современным альфа-протеобактериям, вступив в симбиоз с некими клетками-предшественниками, положили начало эукариотическим клеткам.

АНТИГЕН-Т. Антиген (белок)* некоторых опухолевых вирусов (например, SV40**,+ или вирус полиомы), который обнаруживается в ядрах, трансформированных этими вирусами клеток. Отвечает за их опухолевую трансформацию. Буква «Т» взята из английского слова tumor – *опухоль*. Синоним – *большой Т-антиген*.

*Первым исследовал этот белок американский учёный П. Берг, пересадивший часть генома вируса SV40 в «хромосому» бактерии *Escherichia coli*,

что вызвало широкую дискуссию среди учёных, закончившуюся мораторием на эксперименты по генной инженерии, несущие потенциальную опасность для человека.

**Аббревиатура от англ. simian virus – *обезьяний вирус* (выделен от макака-резус).

АНТИГЕН АВСТРАЛИЙСКИЙ*. Антиген (HBsAg), ассоциированный с вирусом сывороточного гепатита (гепатита В), обнаруженный в 1964 г. американским генетиком Барухом Бламбергом в процессе генетических исследований белков крови человека. Идентифицируется при помощи серологических методик.

*Название дано из-за того, что антиген первоначально был обнаружен у австралийских аборигенов.

АНТИФАГОЦИТАРНЫЕ КОМПОНЕНТЫ. Определённые поверхностные компоненты бактериальных клеток, препятствующие отложению на них *опсонизирующего* белка C3b – компонента системы комплемента. Такими антифагоцитарными компонентами являются: 1) М-белки*, которые подавляют взаимодействие C3b с рецепторами на фагоцитирующих полиморфноядерных лейкоцитах (главным образом, на нейтрофилах) и обеспечивают устойчивость бактерий к сывороточным факторам неспецифического иммунитета; 2) белковый S-слой бактериальных клеточных стенок (см. также **Комплемент** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**).

*М-белки – нефимбриальные белки из группы адгезинов, обнаруженные у *Streptococcus pyogenes*, способные связываться с различными поверхностными структурами клеток организма-хозяина, в частности с фибронектином. В то же время он может связываться с фактором Н – ингибитором активации комплемента. У стрептококков описано более 60 различных М-белков.

АРБОВИРУСЫ. Аббревиатура от англ. arthropode-borne viruses – буквально: *вирусы, рожденные членистоногими*. Вирусы, переносимые членистоногими. Образуют самую многочисленную группу из известных вирусов позвоночных животных. Их биологический цикл связан как с членистоногими, так и с позвоночными. Относятся к группе РНК-содержащих вирусов (семейство *тогавирусов*), передающихся позвоночным животным кровососущими членистоногими (блохами, клещами и комарами). Из почти 300 типов арбовирусов около 80 патогенны для человека (могут вызывать геморрагические лихорадки, например жёлтую лихорадку). Арбовирусы антигенной группы А относятся к роду альфавирусов (*Alphavirus*)*. Арбовирусы антигенной группы В называются также флавивирусами (*Flavivirus*) (см. также **Тогавирусы** и **Флавивирусы**).

*Являются возбудителями заболеваний человека. К ним относятся: вирус Чикунгунья, вирус О'Ньонг-Ньонг, вирус Росс-Ривер, вирус Майаро, вирус венесуэльского энцефалита лошадей и другие альфавирусы.

АРЕНАВИРУСЫ. От лат. arena – *песок* и лат. virus – *яд.* Семейство РНК-содержащих вирусов *Arenaviridae*. Вирионы содержат плейоморфную оболочку, содержащую фосфолипиды и несущую поверхностные выступы, в которую заключены два нуклеокапсида, а также рибосомоподобные частицы. Средний диаметр вирионов 110–130 нм. Геном состоит из двух линейных или кольцевых одноцепочечных негативных молекул РНК с суммарной массой $(3{,}2–4{,}8) \times 10^6$ Da, кодирующих три главных полипептида, включая поверхностный гликопротеид, нуклеокапсидный белок и фермент транскриптазу. Репликация и сборка вирусов происходят в цитоплазме клеток-хозяев, а освобождение зрелых частиц – путём отпочковывания. К аренавирусам относятся особо опасные для человека патогенные агенты, вызывающие геморрагические лихорадки, такие как вирусы Ласса, Мачупо, Хунин (см. **Вирусные геморрагические лихорадки**).

АРХЕИ. От греч. arche – *начало.* Группа микроорганизмов, первоначально известная как *архебактерии*. Археи относятся к «живым ископаемым» микроорганизмам, преимущественно обитающим в экстремальных условиях – горячих серных источниках, вулканических гейзерах, глубоководных гидротермальных выходах (вентах) на дне океанов, а также в других малопригодных для жизни условиях. Археи, в отличие от некоторых бактерий, содержат только одну кольцевую «хромосому». Современные археи, например *Halobacterium*, безусловно, отличаются от эубактерий, а также от древнейших архебактерий, которые многими рассматриваются как родоначальники «эволюционного древа». В 1977 г. американские учёные Вёзе и Фокс* на основе анализа последовательностей 16S и 18S рибосомных РНК установили, что эти микроорганизмы не являются бактериями в их истинном смысле, а относятся к новой форме, третьему домену жизни, наряду с бактериями и эукариотами. Поэтому с 1990 г. их стали называть *археями* (см. также **Прогенот** в разделе **«Общая биология и экология»**). Кроме того, клеточные стенки архей, в отличие от стенок бактерий, построены из псевдомуреина, белков, гликопротеинов и сахаров, образующих поверхностный чехол. Поверхность клеток и жгутики некоторых архей, в отличие от эубактерий, состоят из гликопротеинов, для которых характерно присутствие сульфатных групп в углеводном компоненте. Кроме того, археи, как и эукариоты, в синтезе гликопротеинов используют *долихол*, который отсутствует у истинных бактерий. Открытие архей продвинуло наши представления об истории жизни и эволюции эукариотических клеток. Сначала археи были открыты в средах с экстремальными для жизни условиями – очень солёных или очень горячих. А затем были выделе-

ны и из осадков пресных водоёмов, почв, вод холодных морей, а также из пищеварительного тракта животных. Многие виды архей обладают уникальным метаболизмом, например, способны к фотосинтезу с помощью *бактериородопсина* и используют CO_2 как единственный источник углерода.

*Под руководством Карла Вёзе (Carl Woese).

АСТРОВИРУСЫ*. От греч. astër – *звезда* и «вирусы». Мелкие (Ø28 нм) вирусы звёздчатой формы, ассоциированные для большинства видов животных и человека с гастроэнтеритами. У птиц могут вызывать инфекции и другой локализации. Геном астровирусов представлен одноцепочечной 3′-полиаденилированной РНК (от 6,8 до 7,2 тыс. оснований), содержащей три открытые рамки считывания. ORF1a и ORF1b кодируют трансмембранную геликазу, сериновую протеазу и РНК-зависимую РНК-полимеразу, а ORF2 кодирует предшественник капсидного белка. Следует отметить, что точный белковый состав астровирусов ещё не известен.

*Название получили из-за характерной для вирусов шарообразной звёздчатой пяти- или шестиконечной формы, выявляемой при электронной микроскопии. Термин был предложен Мадели и соавт. (Madeley [et al.], 1975).

АТИПИЧНАЯ ПНЕВМОНИЯ. От англ. аббревиатуры SARS. Вирусное заболевание с тяжёлым клиническим течением. Источником заражения служат *циветы* (виверры, род *Viverra*), которых в Китае разводят в домашних условиях для получения мускуса и употребления в пищу.

АТТЕНУАЦИЯ*. От фр. attenuer – *смягчать* (англ. attenuate – *истощённый*, *разжиженный*). Ослабление вирулентности (патогенности) микроорганизмов (вирусов и бактерий), связанное с изменением их биологических свойств. Например, *аттенуированный* штамм патогенного вируса, модифицированный так, что вызывает образование специфических антител, но не вызывает клиническую форму заболевания. Аттенуация достигается различными способами или возникает спонтанно (см. **Аттенуированные патогены** и **Пассаж**).

*Луи Пастер первым провёл аттенуацию возбудителя бешенства, назвав «перевоспитанный» вирус «фиксированным» (в отличие от «дикого»). Идеи Пастера об аттенуированных штаммах бактерий легли в основу практического направления исследований в медицинской микробиологии, связанного с созданием «живых вакцин» и получением клинически пригодного вакционного материала.

АТТЕНУИРОВАННЫЕ ПАТОГЕНЫ. Патогенные микроорганизмы (вирусы и бактерии), потерявшие способность вызывать острую инфекцию, но сохраняющие свою иммуногенность (см. **Аттенуация**).

АЭРОСОМЫ. От греч. aer – *воздух* и soma – *тело*. Газовые вакуоли, присутствующие в некоторых прокариотах.

БАЙЕРА КОНТАКТЫ. Название, данное особым «зонам слипания» между внутренней и наружной мембранами у грамотрицательных бактерий. Считается, что у прокариот латеральная диффузия через зоны контактов Байера обеспечивает внутримембранную коммуникацию и транспорт.

БАК-БЕЛОК. Аббревиатура (акроним) от понятия «бактериальный активатор катаболизма». Димерный белок, активирующий совместно с цАМФ (cAMP) *каталитическую активность бактерий* (их катаболические (катаболитные) гены). Является элементом позитивного контроля для чувствительных к глюкозе оперонов у бактерий. Комплекс БАК-белок/цАМФ, связанный с промотором Lac-оперона, действует как позитивный регулятор, активирующий транскрипцию. Синоним – *белок*, *активатор катаболитных генов* (CAP-белок – акроним от англ. catabolite gene activator protein).

БАКТЕРИАЛЬНЫЕ БИОПЛЁНКИ. Сообщества, образованные родственными и другими бактериями, отграниченные от внешнего мира дополнительными оболочками, внутри которых клетки взаимодействуют между собой, приобретая определённую специализацию. В организме человека бактерии в основном существуют в виде бактериальных плёнок, внутрь которых не способны проникать большинство применяемых в клинической практике антибиотиков, и микроорганизмы внутри биоплёнок остаются интактными. В результате формируются хронические очаги инфекции и воспаления. Пробиотики в микробиоте кишечника также создают биоплёнки.

БАКТЕРИАЛЬНЫЕ ТОКСИНЫ. От греч. toxikon – *яд*. Ядовитые белки – продукты обмена веществ, выделяемые некоторыми видами бактерий. Так, грамотрицательные бактерии продуцируют семейство токсинов RTX (от англ. repeats in toxins – *повторы в токсинах**), которые делятся на две категории: *гемолизины* и *лейкотоксины*.

*Токсины семейства RTX – продукты 4 генов *rtxC*, *rtxA*, *rtxB* и *rtxD* (расположены в порядке транскрипции). Ген *rtxA* кодирует тандемно повторяющийся (6–40 раз) нонапептид, который посттрансляционно модифицируется ацилированием с помощью продукта гена *rtxC* и секретируется при участии продуктов генов *rtxB и rtxD*.

БАКТЕРИИ. От греч. bakteria – *палочка* (лат. bacillum, baculum – *палка*, *посох*, *трость*). Одноклеточные безъядерные микроорганизмы*, линейные размеры которых находятся в пределах 1 порядка мкм (0,5–20 мкм), относятся к надцарству *прокариотов*. Бактерии составляют отдельную большую группу самостоятельных организмов, включающую *эубактерии* и *археи*, мир которых ошеломительно многообразен. Многие из них живут в самых примитивных или экстремальных для жизни условиях, нуждаясь для роста и размножения лишь в ограниченном числе простейших мо-

лекул, содержащих химические элементы, входящие в состав живых организмов. Бактерии вездесущи, они обитают не только во внешней среде, но и внутри многоклеточных организмов (достаточно вспомнить нашу кишечную микрофлору, а также бактерии, вызывающие многие заразные заболевания). Правильнее сказать, что макроорганизмы живут внутри мира микроорганизмов. Ещё правильнее – что жизнь макроскопических организмов целиком и полностью зависит от микроскопических организмов, поскольку последние играют фундаментальную роль в общем балансе биосферы, участвуя в постоянном кругообороте азота и углерода между органической материей и атмосферой (см. также **Прокариоты** в разделе «**Общая биология и экология**»).

*Мир бактерий был открыт в конце XVII в. Антони Ван Левенгуком. Много позднее, в конце XIX в., огромное количество бактерий, различающихся по форме, размерам и функциям, были обнаружены основоположниками современной микробиологии и эпидемиологии Луи Пастером, Робертом Кохом (см. **Триада Коха**) и Фердинандом Коном.

Большинство организмов, живущих или когда-либо существовавших на Земле, относятся к микробам. Именно они первыми освоили непростую науку жить, превратив её в высшее искусство приспособления, и заселили всевозможные уголки планеты от океанских глубин и толщ ледников до высокогорных вершин, процветая уже более трёх миллиардов лет. Возможно, древнейшими из живущих в настоящее время организмов являются *метаногены* (порядка *Methanosarcinales*), не зависящие от солнечной энергии обитатели гидротермальных источников, обнаруженных в геологических системах типа Лост-Сити (Lost-City – Потерянный город) на океанском дне в Атлантике.

*В.И. Вернадский вездесущий мир невидимок образно назвал «всевсюдным».

БАКТЕРИОВИРИДИН. От греч. bakteria – *палочка* и лат. virido (viridis) – *зеленеть*. Зелёный пигмент фотосинтезирующих зелёных и пурпурных бактерий. Синоним – *бактериохлорофилл*.

БАКТЕРИОРОДОПСИН. От лат. rhodon – *роза* и opsin – белковая часть родопсина (где греч. opse – *поздний* и prote(in) – *белок*). Недиффундирующий (закреплённый) интегральный белок, содержащийся в пурпурных клеточных мембранах некоторых видов светочувствительных *галофильных* бактерий (например, пурпурной* мембране галофильной бактерии *Halobacterium halobium*). Бактериородопсин по своей структуре сходен с *родопсином*. Относится к зигзагообразным («серпантинным») белкам (пересекающим мембрану 7 раз). Содержит ретинальную группу и играет роль активируемого светом протонного канала, проходящего через пурпурную мембрану (т.е. представляет собой своеобразный насос, перекачивающий через плазматическую оболочку ионы водорода, благодаря поглощению квантов света, что сопровождается реакциями сопряжённого образования АТФ).

Поскольку родопсин напрямую преобразует световую энергию в энергию химических связей, его образно называют «генератором ионных токов» или «солнечной батареей».

**Пурпура*. От лат. purpura < греч. porphyreos – *тёмно-красный цвет с фиолетовым оттенком*.

БАКТЕРИОСТАТИКИ. От лат. bacterium – *палочка* и греч. states – *стоящий*. Вещества природного и синтетического происхождения, подавляющие размножение бактерий.

БАКТЕРИОФАГИ*. От греч. phagos – *пожирать* и «бактерии» (буквально: пожиратели бактерий). Вирусы бактерий, разрушающие (лизирующие) бактериальные клетки. Размеры бактериофагов сильно варьируют; от мельчайшего фага Qβ, содержащего одну молекулу РНК, длиной 350 нуклеотидов и кодирующую всего три полипептида, до Т-фагов *Escherichia coli*, геном которых содержит около 100 тыс. пар нуклеотидов и может вместить более 100 генов. Бактериофаги устроены сложнее, чем вирусы животных, проникающие внутрь клетки-хозяина целиком (см. **Вирусы**). Они обладают специальными приспособлениями для впрыскивания нуклеиновой кислоты внутрь бактериальной клетки. Фаги в бактериальной клетке могут находиться в двух альтернативных формах: 1) в латентной форме, когда фаговая хромосома встраивается в хозяйскую хромосому – форма *профага* (см. **Профаг**). Это явление называется *лизогенией* (лизогенная форма). Лизогенная бактерия пассивно реплицирует профаг и передаёт тем самым его дочерним клеткам; 2) литическая форма, когда в заражённой клетке интенсивно реплицируются фаговые частицы (до 100 частиц на клетку), в конце концов, разрушая (лизируя) бактерию (литический цикл). Лизогенная форма индуцибельна и переходит в литическую под действием различных внешних условий, повреждающих ДНК клетки, например УФ (см. **SOS-ответ**). Синоним – *фаги*.

*Самые многочисленные «существа» на Земле. Десятки и сотни миллионов фаговых частиц содержатся в 1 г воды или в 1 $см^3$ почвы и, естественно, во всех живых организмах – обиталищах бактерий. Считается, что каждые двое суток бактериофаги убивают 50 % бактерий, населяющих наше тело. Бактериофаги были открыты одновременно во Франции и Англии в 1917 г. Феликсом Д′Эреллем и Ф.У. Туортом. Первым, наиболее хорошо изученным бактериофагом, был бактериальный вирус, разрушающий клетки обычной кишечной палочки *Escherichia coli* и названный λ-фагом. В начале 50-х гг. XX в. вирусологи из Пастеровского института во главе с Андре Львовым (A. Lwoff, 1953) обнаружили удивительное свойство у одного из штаммов *E. coli*: после облучения бактерий уме-

ренной дозой УФ они перестают расти и примерно через 1,5 ч разрушаются (лизируются), освобождая в культуральную среду вирусные частицы, которым и дали название λ-*фаги*. Открытие индукции *лизогении* с помощью облучения бактерий умеренными дозами УФ-света позволило Андре Львову, Франсуа Жакобу и Жаку Моне предположить, что фаг может находиться в бактериях в латентной форме и активироваться облучением. Эти учёные поняли, что такая система является хорошей моделью для изучения важнейшего биологического процесса – процесса включения и выключения генов. Известны и другие фаги, способные не только к литической инфекции, но и к индуцибельной лизогении (см. **Лизогения** и **Умеренные фаги**).

В настоящее время бактериофаги рассматриваются как перспективные антибиотические агенты с заведомыми преимуществами: 1) не приводят к дисбактериозам (высокая специфичность действия); 2) являются «*экспоненциальными терапевтическими агентами*» – сами размножаются, пока есть бактерии-хозяева. Следует отметить, что в «хвостах» бактериофагов содержатся лизоцимоподобные ферменты (см. также **Лизины**).

БАКТЕРИОХЛОРОФИЛЛЫ. Хлорофиллы, содержащиеся в пурпурных эубактериях, способных осуществлять бескислородный фотосинтез. Обнаружено 6 основных видов бактериохлорофиллов: *a, b, c, d, e, g*, различающихся по химическому строению и спектральным свойствам.

БАКТЕРИОЦЕНОЗ. От лат. bacterium – *палочка* и греч. koinos – *общий*. Бактериальное сообщество, например, нормальная микрофлора кишечника. Синоним – *микробиоценоз*.

БАКТЕРИОЦИДЫ. От лат. bacterium – *палочка* и caedere – *убивать*. Химические соединения, убивающие бактерии. Могут быть природными антибиотиками или синтетическими препаратами (см. также **Бактериоцины**).

БАКТЕРИОЦИНОГЕНИЯ. От лат. bacterium– *палочка*, caedere – *убивать* и греч. genan – *порождать*. Способность бактерий производить *бактериоцины* (см. **Микроцины**).

БАКТЕРИОЦИНЫ. От лат. bacterium – *палочка*, caedere – *убивать* и prote(in) – *белок*. 1. Бактериальные термостабильные белки, находящиеся под контролем плазмид* и действующие летально на бактерии аналогичного или очень близкого вида (вызывают гибель чувствительных клеток без лизиса). Название *бактериоцина* определяется видовым наименованием микроорганизма-продуцента, например, колицин продуцируют *E. coli* (см. **Колицины**), цереци́н – *Bac. cereus*, пестицин – *E. pestis*, пневмоцин – *Kl. pneumoniae*. 2. Интактные и дефектные бактериофаги, обладающие свойствами бактериоцинов. Могут формировать *рапидосомы*, или R-частицы (так называемые «светопреломляющие тельца») (см. **Рапидосомы**).

*Такие плазмиды называют *бактериоциногенными* (или плазмиды *бактериоциногении*). Например, у *E. coli* обнаружены колициногенные плазмиды (их ещё называют *колициногенными* факторами).

БАКТЕРОИДЫ. От лат. bacterium – *палочка* и греч. eidos – *сходство*. Инфекционные симбиотические формы клубеньковых бактерий рода *Rhizobium** у бобовых растений, представленные очень большими клетками (в 10–40 раз крупнее обычных). Формируют нити, пронизывающие ткани корня. Каждому виду бобовых присущи свои виды бактерий и на корнях других растений они не обитают. Благодаря очень сложным обменным процессам *Rhizobium* могут фиксировать атмосферный азот, используя особую форму гемоглобина и молибден, и делятся им с растениями, которые, в свою очередь, поставляют клубеньковым бактериям глюциды (сахара).

*От греч. rhiza – *корень* и bios – *жизнь* (буквально: *жизнь на корне*).

БАЦИЛЛИЗИН. От лат. bacillus – *палочка* и греч. lysis – *распад*. Антибиотик, продуцируемый бактериями вида *Bacillus subtilis*.

БАЦИТРАЦИН (basitrasin). От лат. bacillum– *палочка* и citro (citer) – *с той и с другой стороны*. Полипептидный антибиотик местного применения, обладающий антибактериальным действием против некоторых грамположительных микробных палочек, гемолитического стрептококка и стафилококка. Подавляет дефосфорилирование ундекапренолфосфата, образуя Mg^{2+}-зависимый комплекс с undec-P-P-фосфатазой в плазматической мембране. Выделен из клеток культур *Bacillus licheniformis*.

БЕЛКИ – «МОТОРЧИКИ» БАКТЕРИЙ. В процессе сегрегации нуклеоидов при делении бактериальных клеток принимают участие несколько групп белков. Так, белок Muk B состоит из двух гигантских гомопептидов (мол. масса 180 kDa), имеющих концевые глобулярные участки. Подобно *кинезинам* считается моторным белком, обеспечивающим расхождение нуклеоидов (N-концевой отдел белка Muk B обладает ГТФазной и АТФазной активностью и связывается с пучками фибрилл, содержащих белок Caf A*, а С-концевая глобула соединяется с ДНК). К белкам-«моторчикам» относится также АТФ-синтетаза или, например, белок, втягивающий ДНК в капсид и увеличивающий плотность её упаковки у вирусов.

*Caf A белок, подобно актину, может связываться с тяжёлыми цепями миозина.

БЕОЦИСТЫ. От лат. beo – *одарять* и cysta < греч. kystis – *пузырь*. Форма эндоспор у *Pleurocapsa*.

БИОРЕДУЦИРУЮЩИЕ МИКРООРГАНИЗМЫ. От греч. bios – *жизнь* и лат. reductio – *возвращение*, *восстановление*. Гетеротрофные микроорганизмы, вырабатывающие необходимую им энергию восстановлением до аммиака белков

и других форм органического азота. К ним относятся гетеротрофные бактерии, актиномицеты и грибы.

БЛЯШКИ (пластинки, plaques*). Видимые простым глазом очаги разрушения бактериальных клеток, растущих в монослое. Другими словами, пустые места или пятна (негативные колонии), возникающие в местах размножения фагов на бактериальных газонах. Позволяют определять титр вируса. Метод бляшек к вирусам животных с использованием культур клеток впервые применил в 1952 г. Ренато Дульбекко. С тех пор в количественную вирусологию вошли методы культуры клеток.

*От англ. plaques – *диск*, *пятно сыпи* (мед.), *дощечка*, *пластинка*.

БОКАВИРУСЫ. От лат. (bo)vine – *корова* и (ca)nine – *собака* и «вирусы». Вирусы семейства *Parvoviridae*, рода *Bocavirus*. Первоначально к роду бокавирусов относились два вируса: бычий парвовирус (*Bovine Parvovirus*, BPV, выявленный в 1961 г. у телят, страдающих диареей) и мельчайший вирус собак (*Minute Virus of Canines*, MVC, выделенный из фекалий собак в 1970 г.), откуда и было произведено родовое название. В 2005 г. в Швеции был описан новый вирус, точное название которого – бокавирус человека (*Human Bocavirus*, HBoV), являющийся этиологическим агентом ряда острых респираторных заболеваний человека (получил обозначение вирус I-типа), а в 2007 г. в фекалиях детей, страдающих острым *гастроэнтеритом*, был обнаружен бокавирус II типа. Бокавирусы имеют небольшие размеры (18–26 нм), икосаэдрическую форму капсида и содержат линейный одноцепочечный ДНК-геном, длина которого колеблется от 4 до 6 тыс. оснований. Три рамки считывания HBoV кодируют неструктурный ДНК-связывающий белок NS1, участвующий в транскрипции генов, неструктурный белок NP1 с неизвестной функцией и два капсидных белка VP1 и VP2. Репликация вируса протекает в ядре клетки-хозяина, находящейся в S-периоде, через создание двухцепочечной молекулы ДНК.

«БОЛЕЗНЬ ЛЕГИОНЕРОВ». Тяжёлая пневмония, развивающаяся в основном у людей пожилого возраста, этиологическим фактором которой являются широко распространённые в почве и застойных водоёмах грамотрицательные бактерии вида *Legionella pneumophila*. Синоним – *легионеллёз**.

*Заболевание, известное только с 1976 г., когда одновременно заболели и умерли большое количество людей – участников Конвенции американского легиона в Филадельфии. Инфицированию способствовали кондиционеры, в которых бактерии нашли благоприятную среду обитания. В 1978 г. в США вспыхнула эпидемия легионеллёза. Оказалось, что источниками распространения инфекции стали не только системы кондиционирования воздуха, но и рециркуляционные фонтаны, расположенные как в помещениях, так и на открытом воздухе.

БОРРЕЛИОЗ*. От названия бактерий рода *Borrelia* и греч. -osis – *состояние*. Инфекционное заболевание человека – клещевой боррелиоз, переносимое иксодовыми клещами. Встречается на Дальнем Востоке, в Сибири и Европе. Синоним – *болезнь Лайма*.

*Обнаружено, что боррелиозом уже страдал так называемый «Ледяной человек», или Отци, живший 5 300 лет назад в Альпах, мумию которого обнаружили в начале 90-х гг. XX в., что свидетельствует о значительной «древности» этого заболевания в Европе.

БОТУЛИЗМ. От лат. botulus – 1) *кишка*; 2) *колбаса*. Заболевание, вызываемое бактериями *Clostridium botulinum**, вырабатывающими семь! ядов, вызывающих паралич мышц. Яды связываются с нервными клетками и блокируют выработку нейромедиаторов.

*Относится к немногим бактериям, которые синтезируют яды в отсутствие контакта с эукариотическими клетками.

БУНЬЯВИРУСЫ (буниавирусы). От англ. bunion < старофр. buigne – припухлость синовиальной сумки плюснефалангового сустава и «вирусы». Семейство (*Bunyaviridae*) РНК-содержащих сферических вирусов, диаметром от 90 до 120 нм. Вирионы имеют внешнюю липидсодержащую оболочку, окружающую три кольцевых нуклеокапсида диаметром около 2,5 нм. Геном представлен тремя молекулами кольцевой* негативной одноцепочечной РНК с суммарной молекулярной массой $1{,}5–7 \times 10^6$ и кодирует четыре главных полипептида, включая транскриптазу. Один из поверхностных гликопротеидов обеспечивает вирусам гемагглютинирующую активность. Реплицируются в цитоплазме клеток позвоночных и насекомых. Освобождаются путём почкования от мембран аппарата Гольджи. Вызывают болезни человека и животных; передаются комарами и другими членистоногими (например, вирусы лихорадки долины Рифт, вирус крымской геморрагической лихорадки (вирус Конго), вирус неапольской москитной лихорадки, вирус сицилийской москитной лихорадки и др.).

*Кольцо замкнуто нековалентно и удерживается водородными связями.

БЦЖ. Бацилла Кальметта – Герена (BCG – акроним от *Bacillus Calmette – Guerin*). Вакцина от туберкулёза, созданная ещё в начале 1900-х гг. французскими учёными Кальметтом и Гереном и рекомендованная в 1928 г. Лигой Наций к повсеместному использованию. Представляет суспензию ослабленного (аттенуированного) путём ряда пересевов бычьего штамма *Mycobacterium* (*tuberculosis*) *bovis*, вводимого внутрикожно. В настоящее время её активность широко варьирует из-за появления генетических различий (ряда делеций и дупликаций), вызванных отличающимися условиями хра-

нения и культивирования изолятов в разных странах. Как неспецифический иммунностимулятор вакцину также используют для лечения лейкоза у детей.

ВАКЦИНИЯ. От лат. vacca – *корова*. Коровья оспа, поражающая преимущественно кожу и вымя. Возбудитель – вирус коровьей оспы. У человека поражения сходны с натуральной оспой человека, но заболевание протекает в более лёгкой форме.

ВАРИОЛА. От позднелат. variola – *оспинка*, *пузырёк*. 1. Натуральная или «чёрная оспа». 2. Ветряная оспа. Герпесвирусная острая контагиозная инфекция, наблюдается обычно у детей. Характеризуется рассеянными папулами, которые превращаются в пустулы. Синоним – *varicella*.

ВЕГЕТАТИВНЫЙ КЛЕТОЧНЫЙ ЦИКЛ. От лат vegetativus < vegetare – *расти*. Жизненный цикл прокариотической клетки от одного деления до другого (фаза нормального роста и деления бактерии). Включает удвоение генетического материала (период C)*, расхождение дочерних хромосом и деление клетки (период D). Фазу возрастания массы клетки перед началом репликации ДНК называют периодом B. Продолжительность периодов C и D почти не зависит от скорости роста, тогда как продолжительность периода B возрастает с увеличением времени генерации**. Синоним – *вегетативная фаза* (у бактерий, способных к образованию спор, противопоставляется фазе *споруляции*).

*При быстром росте в клетке протекают одновременно два или три перекрывающихся цикла репликации кольцевой молекулы ДНК (бактериальной «хромосомы»).

**При высоких скоростях роста этот период отсутствует.

ВЕРТИКАЛЬНАЯ ПЕРЕДАЧА. Термин, предложенный американским вирусологом Гроссом (Gross L., 1951) для обозначения механизма передачи лейкемического агента (вируса) у мышей от матери к потомству, когда потомство рождается уже заражённым. Вирус может также передаваться и с молоком.

ВИБРИОН. От лат. vibro – *колеблюсь*, *извиваюсь* (vibrare – *приводить в движение*, *качать*, *колебать*) и греч. on – *существо*. Бактерия, имеющая форму запятой или изогнутой палочки. Способны к быстрым колебательным движениям, откуда и получили своё название. Не образуют спор. Обитают в водоёмах, почве, симбионты кишечника позвоночных. Патогенные формы вызывают *вибриозы* у животных и человека, например, холерный вибрион.

ВИРИОН. От лат. virus – *яд* и греч. on – *существо*. Термин для обозначения обособленной целой вирусной частицы. Другими словами, вирион – элементарная вирусная частица, состоящая из сердцевины (нуклеоида) и белковой оболочки (капсиды). Нуклеоид в зависимости от типа вируса может содержать РНК или ДНК и формировать комплекс с оболочкой, носящей название *нуклеокапсид*, который представляет собой полный вирус (например, у пикорнавирусов и аденовирусов), или покрывается ещё дополнительной «оболочкой» (как у миксовирусов, парамиксовирусов и герпетовирусов).

ВИРОГЕН. От лат. virus – *яд* и греч. genan – *порождать*. Вирусная информация, содержащаяся в клетках в неактивном состоянии. Синоним – *провирус*.

ВИРОИДЫ*. От лат. (vir)us – *яд* и греч. eidos – *сходство*. Инфекционные нуклеиновые кислоты (двуцепочечные РНК со сшитыми концами), не имеющие белковой оболочки и заражающие различные растения (например, картофель или лимонное дерево). Другими словами, вироид – это очень короткая инфекционная «голая хромосома». Например, самый первый из найденных вироидов (PSTV, *potato spindle tuber viroid* – вироид веретёновидности клубней картофеля) имеет размер 359 нуклеотидов.

*Термин «вироид» предложил в 1971 г. американский вирусолог Т. Динер (T. Diener).

ВИРОПЕКСИС. От лат. virus – *яд* и pexi (pecto) – *разрыхлять*. Процесс поглощения вирусных частиц клеткой-хозяином.

ВИРОФАГИ. Иначе, фаги вирусов. Термин был введён в 2008 г. группой учёных во главе с Бернаром Ла'Скола применительно к обнаруженному ими вирусу, паразитирующему не на бактериях или эукариотических клетках, а на особых вирусах, которые также были обнаружены совсем недавно (см. **Мимивирусы**). Вирофаги окружены капсидом икосаэдрической формы*, содержащим кольцевую ДНК размером 18,343 кб, несущую 21 белок-кодирующий ген. Эти новые вирусы получили название «Спутник». Анализ генов показал, что геном «Спутника» имеет химерную природу, т.е. гены приобретены от других вирусов.

**Икосаэдр.* От греч. eikosi – *двадцать* и hedra – *основание*. Один из пяти типов правильных многоугольников. Тело, ограниченное 20 многоугольниками (правильный икосаэдр ограничен 20 равносторонними треугольниками). Икосаэдр – основная форма так называемых кубических вирусов.

ВИРУЛЕНТНОСТЬ. От лат. virulentus – *ядовитый*. Патогенность возбудителя инфекционного заболевания (его токсичность). Вирулентность некоторых форм бактерий обусловлена полисахаридами клеточной капсулы (оболочки), которые обеспечивают им неуязвимость от действия защитных сил организма хозяина. Классический пример наличия или отсутствия вирулентности – пневмококки (Pneumococcus) капсульных колоний S-типа (от англ. smooth – *гладкий*) или бескапсульных колоний R-типа (от англ. rough – *грубый*, *шероховатый*) (см. **Трансформация** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**). В основе получения вакцин

лежит искусственное уменьшение вирулентности (см. **Аттенуация**).

ВИРУЛЕНТНЫЕ ФАГИ. От лат. virulentus – *ядовитый*. Фаги, обладающие свойством лизировать бактерии при заражении (см. **Лизогения** и **Умеренные фаги**).

ВИРУЛЕНТНЫЕ МУТАНТЫ БАКТЕРИОФАГОВ. От лат. virulentus – *ядовитый*. Мутанты, не способные к переходу в лизогенное состояние.

ВИРУС ДЕНГЕ. Вирус, вызывающий тропическую лихорадку Денге, сопровождающуюся сыпью и симптомами сильной простуды. Иногда может приводить к наиболее опасной геморрагической форме, заканчивающейся в 5 % случаев летально. Переносчиками вируса Денге являются комары видов *Aedes aegypti* и *Aedes albopictus* (азиатский тигровый комар), у которых вирус поселяется и успешно размножается в клетках слюнных желёз.

ВИРУСНАЯ ЧАСТИЦА. Внеклеточная структура (по сути, органелла) разной степени сложности, приспособленная для переноса от клетки к клетки нуклеиновой кислоты. Различают частицы, имеющие оболочку, представляющую собой липидную бислойную мембрану, и частицы, лишённые такой оболочки. Это приводит к различиям в способах проникновения вирусов в клетку и их высвобождения из заражённой клетки-хозяина.

ВИРУСНЫЕ ГЕМОРРАГИЧЕСКИЕ ЛИХОРАДКИ. Ряд чрезвычайно инфекционных и почти всегда летальных вирусных заболеваний, вызываемых патогенными агентами, возникшими, по-видимому, недавно (в эволюционном биологическом смысле), и характерных для некоторых районов Африки, Юго-Восточной Азии, Австралии и Южной Америки*, резервуар которых до сих пор не всегда понятен. К таким особо опасным инфекциям относятся лихорадки, вызываемые вирусами Бенин, Денге, Ласса**, Марбурга, Мачупо (боливийская геморрагическая лихорадка), Матабо, Нипах, Сабиа, Ханта, Хендра***, Хунин (аргентинская геморрагическая лихорадка), Юшин, Эбола (Заирский вирус), вирус Западного Нила****. Для этих инфекций свойственен короткий инкубационный период (менее 10 дней).

*Для последних двух характерна лихорадка Денге, а жёлтая лихорадка и пятнистая лихорадка Скалистых гор характерны для Южной Америки.

**Эндемичность патогена в Нигерии привела к распространению в популяции народа Йоруба одного из аллелей гена LARGE, обеспечивающего эффективную реакцию организма на заражение вирусом.

***Вирус лихорадки Хендра, появившийся единственный раз в Австралии, унёс две трети своих жертв. Выявлено, что вирусы Хендра и Нипах могут переносить рукокрылые. Крыланы также могут переносить вирусы Эбола.

****Вирус был обнаружен у мёртвых птиц и у людей в Нью-Йорке в 1999 г.

ВИРУСНЫЕ СТРУКТУРЫ. Совокупность структурных образований вирусов, имеющих детальную номенклатуру. В вирусологии используются следующие понятия: 1) *субъединица* (белковая субъединица) – полипептидная цепь с определённой третичной укладкой; 2) *структурный элемент* (структурная единица) – одна или несколько неидентичных структурных субъединиц, которые в совокупности образуют блок ансамбля более высокого порядка, например, вирусные протеины VP1, VP2, VP3 у полиовирусов; 3) *морфологический элемент* – выступы или кластеры, расположенные на поверхности частицы. Этот термин обычно используют для описания электронных микрофотографий; 4) *капсид* – белковый чехол (футляр), образующий комплекс с нуклеиновой кислотой (см. **Капсид (капсида)**); 5) *нуклеокапсид* – комплекс белка с нуклеиновой кислотой, представляющий собой упакованную форму генома вирусной частицы (см. **Нуклеокапсид**); 6) *вирион* – целая вирусная частица.

ВИРУС-ПОМОЩНИК. Стандартный ретровирус, имеющий полноценный набор генов *gag*, *pol* и *env*, в котором нуждаются дефектные по репликации остротрансформирующие онкогенные вирусы, потерявшие часть или все репликативные гены (прежде всего, ген *pol*) и поэтому нуждающиеся в *коинфекции* (смешанной инфекции) таких полноценных помощников (хелперов), восполняющих одну или несколько утраченных функций. Другими словами, вирус, обладающий функциями, отсутствующими у дефектного вируса.

ВИРУСОИД. От лат. virus – *яд* и греч. eidos – *сходство*. Небольшая инфекционная нуклеиновая кислота, упакованная в капсид другого вируса вместе с его собственным геномом.

ВИРУС САРКОМЫ РАУСА* (RSV – Rous sarcoma virus). Онкогенный ретровирус, вызывающий опухоли у кур, относящийся к группе остротрансформирующих вирусов и эффективно трансформирующий клетки *in vitro*. Из него был выделен первый вирусный онкоген**, получивший название *src* (*v-src*). Вирус саркомы Рауса относится к репликационно компетентным вирусам, т.е. содержит полный набор ретровирусных генов (см. **Ретровирусы**).

*Вирус был открыт в 1911 г. американским вирусологом и патологом Френсисом Пейтоном Раусом (Francis Peyton Rous, 1879–1970), ставшим Нобелевским лауреатом в 1966 г.

**Онкоген был открыт в результате попыток выяснить различия в трансформирующих способностях сильноонкогенного вируса саркомы Рауса (размер генома около 10 т.п.н.) и слабоонкогенного вируса лейкоза птиц (ALV – *avian leukosis virus*) (размер генома около 8,5 т.п.н.).

ВИРУС ТРАНСДУЦИРУЮЩИЙ. От лат. transductio – *перемещение*. Вирус, захватывающий часть генома клетки-хозяина и оставляющий часть собственного генома. При новом цикле заражения переносит эту чужеродную ДНК в новую клетку-хозяина.

ВИРУСЫ. От лат. virus – *сок*, *слизь*, *вязкая жидкость*, *яд**. Термин, обозначающий группу мезоморфных** микроорганизмов, способных проходить через бактериальные фильтры*** (за некоторым исключением) и неспособных к размножению вне живых клеток (на самом деле вирусы размножают только заражённые ими клетки, т.е. вирусы – это продукты активности клеток). *Вирус* – минимальная по размеру биологическая единица, лишённая органоидов и функциональной мембраны (исключение составляют вирусы группы HTLV, внешняя оболочка которых образована мембраной клетки-хозяина), способная к самовоспроизведению только в живой клетке. Иначе, вирусы – облигатные ультраструктурные паразитические организмы, способ существования которых образно называют «жизнью взаймы». Поскольку вирусы не способны к автономному существованию вне клеток, их статус до сих пор не определён. Чаще склоняются к определению вирусов как *внутриклеточных паразитов на генетическом уровне, находящихся на границе между живой и неживой природой*. Вирусы содержат только один тип нуклеиновой кислоты (РНК или ДНК). Вне живой клетки вирус – это нуклеопротеидный комплекс (ДНКовый или РНКовый). Для воспроизводства вирусов необходима, как правило, только их собственная нуклеиновая кислота (всё остальное предоставляет клетка-хозяин). Все компоненты вируса синтезируются по отдельности и затем собираются в зрелые частицы. Вирус (или только его нуклеиновая кислота), проникший в живую клетку, переключает ресурсы клетки на синтез новых вирусных частиц. При исчерпании ресурсов клетки вирус запускает процесс разрушения клетки и освобождения новых вирусных частиц, заражающих другие клетки. На самом деле по воздействию на клетки вирусы можно расположить в ряд от *цитолитических* (таких как *парамиксовирусы*, *рабдовирусы* и *тогавирусы*) до вирусов, не лизирующих клетку (*ретровирусы*). В этом случае вирус не губит клетку, а, встраиваясь в клеточный геном, сохраняется (персистирует), распространяясь только в дочерние клетки при делении. Вирусы животных, в отличие от бактериофагов, проникают в клетку хозяина целиком. Вирусы бактерий обладают аппаратом впрыскивания нуклеиновой кислоты в клетку (см. **Бактериофаги**). Классификация вирусов зависит от особенностей *вирионов*, способов передачи и проникновения в клетку, многообразия хозяев и характера вызываемой симптоматики. Вирусы вызывают многие заразные заболевания, например: оспа, полиомиелит, грипп, гепатит, СПИД и т.д. Некоторые вирусные инфекции обладают очень высокой степенью летальности. К ним относятся, например, тяжёлые геморрагические лихорадки (см. **Вирусные геморрагические лихорадки**). Отличительной особенностью вирусов является способность к очень быстрым генетическим изменениям. В противном случае гриппом мы болели бы один раз в жизни, а от СПИДа излечивались легко. Но вирусы с лёгкостью избегают все защитные ухищрения иммунной системы и постоянно оказываются на шаг или два впереди.

*До разработки бактериологических методов все инфекционные агенты называли *вирусами*, а сами вирусы считали ядовитыми веществами, выступающими в роли невидимых в микроскоп патогенных агентов, откуда и произошло их название, которое было придумано Луи Пастером. Отсюда же возникло и понятие *вирулентность* (буквально: ядовитость) – степень болезнетворности микроорганизмов (бактерий, вирусов). Позднее, благодаря работам Коха, который впервые использовал технику чистых бактериальных культур, появилась возможность выделить бактерии – возбудители многих инфекционных заболеваний.

См. **Мезоморфный в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**.

***По определению русского ботаника и физиолога растений Дмитрия Иосифовича Ивановского (1864–1920), вирус – это «фильтрующийся агент». К такому выводу он пришёл, занимаясь поиском возбудителя заболевания растений табака, называющегося *табачной мозаикой*, в 1892 г. он обнаружил, что патогенный агент свободно проходит через фарфоровые бактериальные фильтры (свечи Шамберлана), и на основании этого факта сделал вывод, что заболевание имеет небактериальный характер. Ивановский получил известность после того, как в 1898 г. нидерландский ботаник и микробиолог Мартин Бейеринк (1851–1931) подтвердил его наблюдения. Только после того, как появились представления о фильтрующихся агентах, обладающих инфекционными началами, стали подразделять бактериальные и небактериальные инфекционные заболевания. В настоящее время вирусы определяют как внеклеточные формы жизни, способные размножаться только в клетках, используя их биосинтетический аппарат (отсюда вирусы – это облигатные внутриклеточные паразиты).

ВИРУСЫ ПАРАГРИППА. От греч. para – *около* и «грипп». Вирусы из группы миксовирусов (парагриппа 1, 2, 3 и 4), вызывающие у детей простудный катар и заболевание, напоминающее грипп. В отличие от вирусов гриппа не обладают способностью к *гемагглютинации*, но с эритроцитами морской свинки способны к *гемадсорбции*.

ВИРУСЫ-САТЕЛЛИТЫ. От лат. satellitium – *охрана*, *телохранитель*, *эскорт*. Представляют собой крайнюю форму паразитизма. Эти вирусы па-

разитируют на генных продуктах, синтезированных другими, обычно не родственными им вирусами (вирусами-помощниками). Вирусы-сателлиты дефектны, но их геном не имеет гомологии с геномом вируса-помощника. Примером такого вируса является сателлит вируса некроза табака (STNV), кодирующий единственный протеин.

ВИРУСОЛОГИЯ. От лат. virus – *яд* и logos – *наука*. Наука, разносторонне изучающая вирусы и заболевания, вызываемые ими.

ВИРУЦИД. От лат. virus – *яд* и caedo (cido) – *убивать*. Агент (вещество), инактивирующее вирусы.

ВИЧ. Акроним от понятия «вирус иммунодефицита человека» – инфекционного агента*, который может привести к развитию *синдрома приобретённого иммунодефицита* человека (СПИД). Относится к РНК-содержащим вирусам (ретровирусам) семейства *лентивирусов* (см. **Лентивирусы**). Поражает преимущественно Т-лимфоциты, несущие CD4-рецепторы и цитокиновые CCR5-корецепторы, необходимые для прикрепления и проникновения вируса в клетки (так называемые CD4 Т-клетки, к которым и относятся Т-хелперы) (см. также **Хелперы** и **Интегрины** в разделе **«Клеточная биология»**). Количество циркулирующих Т-хелперов у человека, инфицированного ВИЧ, является прогностическим признаком. Специфика поведения Т-хелперов при инфекции ВИЧ заключается в том, что они, получив сигнал к борьбе с инфекцией, начинают воспроизводить вирусные частицы, которые, в конце концов, убивают эти ключевые регуляторные клетки, лишая иммунную систему возможности противостоять и любой другой инфекции. К сожалению, в терапии СПИДа за 25 лет не удалось получить существенных результатов. ВИЧ не только уничтожает иммунные клетки, но и может проникать и персистировать в клетках ЦНС, клетках кишечника, печени и других тканей. Терапевтические медикаментозные «коктейли» под названием HAART (от *highly active antiretroviral therapy* – высокоактивная противовирусная терапия) позволяют снизить титр вирусных частиц в крови до уровня, при котором риск передачи становится небольшим. Недавно наметился новый перспективный подход в лечении ВИЧ-инфекции: конструирование ВИЧ-резистентных клеток Т-хелперов (путём прецизионного вырезания участка гена, кодирующего CCR5-корецепторы) (см. также **Синдром приобретённого иммунодефицита** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**).

То, что ВИЧ – причина СПИДа, оспаривается в настоящее время некоторыми учёными, в том числе и Робертом Гало.

*Вирус иммунодефицита человека на воздухе погибает за 20–30 секунд. Существуют также данные, говорящие о том, что циркумцизия (обрезание) снижает риск инфицирования на 60 %.

За обнаружение и описание вируса иммунодефицита человека в 2008 г. была присуждена Нобелевская премия по физиологии и медицине французским учёным Люку Монтанье и Франсуазе Барре-Синусси.

ВНЕХРОМОСОМНЫЕ ДНК БАКТЕРИЙ. Обособленные кольцевые молекулы ДНК, обладающие способностью к автономной репликации внутри бактериальной клетки. Обычно несут гены, обеспечивающие собственную репликацию, а также не редко гены, обеспечивающие адаптивный рост бактерий в определённых условиях.

Синоним – *внехромосомный геном бактерий*.

ВОЛЬБАХИЯ (Wolbachia*). Симбиотическая бактерия, паразитирующая на членистоногих и беспозвоночных. Очень важна для репродукции некоторых видов насекомых. Способна заражать до 20 % видов всех насекомых** и может влиять на соотношение полов, поражать кладку яиц своего хозяина, а также передаваться по наследству. Так у мокриц она превращает самцов в самок, а у божьих коровок (разных видов *Coccinellidae*) убивает половину зародышей самцов.

*Геном бактерии был расшифрован *случайно* в рамках проекта по секвенированию генома *Onchocerca volvulus* (см. **Онхоцеркоз** в разделе «**Зоология**»).

**Может считаться самым распространённым паразитом из всех известных на земном шаре.

ВОЛЮТИН. От лат. voluta – *свиток*, *завиток*, *закрученный спиралью* (англ. a scroll). Цитоплазматические включения в виде гранул, имеющие спирально закрученную (свёрнутую) форму. Представляют собой метахроматические зёрна внутриклеточного резерва фосфатов (запасного полифосфата), характерные для некоторых микроорганизмов. Встречаются у бактероидов. Впервые были описаны у бактерий *Spirillum volutans*.

ВТОРИЧНЫЙ МЕТАБОЛИЗМ. Термин для обозначения химической дифференцировки у микроорганизмов (бактерий), который рассматривают как производный по отношению к основному метаболизму. Продукты вторичного метаболизма называются *вторичными метаболитами*, или *идиолитами*. Название *вторичные метаболиты* означает то, что данные соединения не участвуют в вегетативном росте культуры-продуцента, а не потому, что они образуются после прекращения роста. Вторичный метаболизм характерен для почвенных и водных микроорганизмов – бацилл, актиномицетов и грибов, у которых дефицит источников питания часто вызывает морфологическую и химическую дифференцировку. На морфологическом уровне это проявляется образованием *структур выживания* (спор или новых структур поверхности), а на метаболическом – как *вторичный метаболизм* (см. **Идиолиты**).

ВЫБОР КОПИИ. Способ рекомбинации, характерный для РНК-содержащих вирусов, при ко-

тором РНК-полимераза меняет матрицу в процессе синтеза РНК.

ВЫТЕСНЕНИЕ ЦЕПИ. Способ репликации ДНК, свойственный некоторым вирусам. Для него характерно вытеснение прежней цепи двухцепочечной молекулы ДНК вновь синтезирующейся гомологичной цепью.

ГЕПАТИТ ВИРУСНЫЙ. От греч. hepat – *печень* и суффикса «ит», указывающего на воспаление. Инфекционное заболевание печени. Вирусные гепатиты вызываются несколькими *гепатотропными* вирусами, обозначающимися заглавными буквами: A, B, C, E. Вирус гепатита A вызывает болезнь Боткина (инфекционную желтуху). Этот вирус после излечения элиминируется из организма. Напротив, вирусы гепатита B и C сохраняются на долгие годы или даже всю жизнь. Вирус гепатита C встречается в 4 раза чаще, чем B. По данным ВОЗ на планете им заражены более 1 млрд человек. Как правило, вирус передаётся через кровь, но может также попасть от заражённого человека к здоровому со слюной, слезами, слизистыми выделениями через повреждённую кожу и слизистые оболочки (половым путём). В 80 % случаев заболевание протекает бессимптомно. Острый гепатит в 70–80 % случаев переходит в хроническую форму, которая со временем приводит к раку или циррозу печени.

ГЕРПЕС. От греч. herpes (herpetis) – *гнойная сыпь* < herpeton – *змея*, *пресмыкающееся* < herpo – *ползти**. Пузырчатые высыпания на коже, губах и слизистых оболочках, возникающие на эритематозном фоне (*erythema*) и сопровождающие ряд инфекционных заболеваний у человека, вызванных ДНК-содержащими вирусами семейства *Herpesviridae* (*Herpetoviridae*) (см. **Герпесвирусы**). Вирусы содержат двухцепочечную ДНК, упакованную внутри капсида, имеющего форму икосаэдра. Кроме того, у вирусов герпеса имеется наружная липидная оболочка, которую они приобретают при выходе из заражённой клетки. Семейство включает *вирус простого герпеса – herpes simplex* 1-го и 2-го типов; *вирус ветряной оспы* (в народе называемый «ветрянка»); *цитомегаловирус*** (вирус гигантских клеток) и *вирус Эпштейна – Барр* (предполагают, что эти вирусы играют определённую роль в возникновении опухолей). В быту *герпес* часто зовут «простудной болячкой» или «лихорадкой», поскольку обычно появление герпетических высыпаний провоцируется простудой. Различают герпес генитальный (*h. genital*)***, герпес беременных (*h. gestationis*), герпес радужки глаза (*h. iris*), герпес новорождённых (*h. neonatal*) и опоясывающий герпес (*h. zoster*****, англ. shingles) – *опоясывающий лишай*. Большая часть человечества является носителями вируса герпеса, пребывающего в латентном (пассивном) состоянии в нейронах ганглиев спинного мозга. Установлен механизм этой «затаённости» вируса, обусловленный геном LAT (геном «молчания»), экспрессия которого регулируется несколькими (4) видами специфических микроРНК, работающих как антисмысловые молекулы. Обнаружена и пятая молекула микроРНК, не имеющая отношение к LAT-гену. Эти пять микроРНК, прикрепляясь к иРНК вируса, препятствуют образованию двух вирусных белков, необходимых для его «пробуждения», которое может быть спровоцировано физическими факторами, простудой, стрессом и другими заболеваниями.

*Научное название, возникшее как образное наблюдение, тонко подметившее особенности течения заболевания, поскольку высыпания при рецидиве часто оказываются на другом месте, как бы ползут подобно змее. Отсюда заболевание также называли *ползучая кожная болезнь*. Этого же происхождения и слово *серпантин*, возникшее от фр. serpent – *змея*, которое, в свою очередь, было заимствовано через латынь из греческого языка (отсюда также происходят термины *серпентарий* – змеиный питомник и *герпетология* – раздел зоологии, изучающий пресмыкающихся и земноводных). Синоним – *серпиго* (*serpigo*).

**Представители этого подсемейства вирусов герпеса вызывают сильное увеличение инфицированных клеток, например клеток слюнных желёз, почему и получили своё название.

***Инфекционное заболевание, передаваемое половым путём. Проявляется высыпаниями в виде пузырьков, содержащих жидкость, на слизистой оболочке половых органов. Позднее пузырьки лопаются, образуя болезненные язвочки.

****От греч. zoster – *пояс*. Вирусы герпетоидного типа, особенно вирус Эпштейна – Барр, вызывают также *мононуклеоз* (см. **Мононуклеоз** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**).

ГЕРПЕСВИРУСЫ. От греч. herpes (herpetis) – *гнойная сыпь*. Семейство вирусов *Herpesviridae*, включающее подсемейства: 1) *Alphaherpesvirinae* с родами *Simplex virus* (вирусы, подобные вирусу простого герпеса), *Poikilovirus** (вирусы псевдобешенства), *Varicellavirus* (вирусы ветряной оспы и опоясывающего лишая); 2) *Betaherpesvirinae* с родами *Cytomegalovirus* (цитомегаловирусы человека) и *Muromegalovirus* (цитомегаловирусы мышей); 3) *Gammaherpesvirinae* (лимфоцитотропные вирусы) с родами *Lymphocryptovirus* (вирусы, подобные вирусу Эпштейна – Барр), *Thetalymphocryptovirus* (вирусы, подобные вирусу болезни Марека), *Rhadinovirus* (вирусы, подобные вирусу обезьян *саймири* и *ателес*). Вирионы герпесвирусов размером от 100 до 200 нм имеют внешнюю оболочку, несущую выступы, наружный слой, состоящий из аморфного материала, икосаэдрический капсид и коровую часть (сердцевину) в виде «катушки», на которую намотана ДНК. Геном представлен одной молекулой двухцепочечной ДНК с мол. массой от 80 до 150×10^6 Da и кодирует более 20 структур-

ных белков. Репликация осуществляется в ядре, откуда частицы транспортируются к плазмалемме в мембранных везикулах. Некоторые герпесвирусы способны вызывать неоплазию клеток и многие способны персистировать всю жизнь организма-хозяина. У людей заражение часто происходит при прохождении новорождённого через родовые пути матери.

*От греч. poikilos– *различный, изменчивый*.

ГЕТЕРОЦИСТЫ. От греч. heteros – *другой* и лат. cista < греч. kystis – *пузырь*. Специализированные клетки нитчатых цианобактерий, основная функция которых состоит в фиксации молекулярного азота (N_2). Гетероцисты образуются из вегетативных клеток и располагаются в нити регулярным образом. Основные события дифференцировки включают утолщение клеточной стенки, утрату активности фотосистемы II и ферментов фиксации CO_2, деградацию *фикобилипротеинов*, возрастание дыхательной активности и индукцию синтеза нитрогеназы.

ГОМОЛОГИЧНЫЕ АССОЦИАЦИИ. От греч. homologos – *соответственный* и лат. associatio – *соединять*. Объединения (агрегаты) бактериальных клеток, возникающие в результате неполного разделения клеток. Например, у цианобактерий так возникают многоклеточные нити*, а у *Nitrosolobus multiformis* – скопления клеток. Обычно удержание клеток вместе происходит за счёт «склеивания» наружных покровов, несущих полисахариды и образующих либо слизистый матрикс, либо «чехлы». В некоторых случаях может формироваться *микодерма* или «клеточная кожа», состоящая из фибрилл целлюлозы, как, например, у *Acetobacter aceti* (*xylinum*). Наконец, образование агрегатов клеток связано с клеточными придатками – *пилями* и *фимбриями* (см. соответствующие статьи).

*Для некоторых родов цианобактерий характерен межклеточный обмен метаболитами и специализация (дифференцировка) клеток, поэтому они представляют собой пример *многоклеточных прокариот* (см. также **Миксобактерии**).

ГОРМОЦИСТЫ. От греч. hormao – *двигаю* и лат. cysta < греч. kystis – *пузырь*. Покоящиеся формы клеток, обеспечивающие переживание неблагоприятных условий среды у цианобактерий, например *Westiella*.

ГРАМИЦИДИН S. Антибиотик – ингибитор фазы прорастания спор у *Bacillus brevis*, называемой также *фазой образования ростовой трубки*. Синоним – *линейный грамицидин*.

ГРИПП*. От фр. grippe – *схватывать*. Вирусное заболевание людей, птиц и некоторых видов животных (например, свиней), вызываемое вирусами *инфлюэнцы* типа A, B и C (последние две формы вируса гриппа паразитируют только на человеке, зато тип A виноват в возникновении мировых эпидемий – *пандемий*). Вирусы гриппа относятся к семейству ортомиксовирусов (*Orthomyxoviridae*) и подразделяются на два рода: *Influenzavirus* (вирусы гриппа A и B) и род без названия (вирус гриппа C, у которого отсутствует *нейраминидаза*). Устаревшее название гриппа – *инфлюэнца* (от итал. influenza – *влияние* (вливание) *холода*, где лат. in-fluo – *втекать*, *вливаться*). Вирусы гриппа относятся к семейству РНК-содержащих *ортомиксовирусов*. Насморк и чихание – следствие избыточного образования секрета слизистой оболочкой верхних дыхательных путей. Иммунологические свойства вирусов гриппа зависят от расположенных на поверхности его капсида рецепторных гликопротеинов, называемых *гемагглютининами* (обозначаются латинской буквой H (русское «га»))**. С помощью этих белков вирусы связываются с находящимися на клеточной поверхности полисахаридами, содержащими *сиаловую* кислоту, и проникают в клетку. Другой вирусный белок, называемый *нейраминидазой* (обозначается буквой N), дополняет *серотип* вируса (корень «ser», от лат. «serum» – *сыворотка крови*). Например, вирус из Гонконга (вирус птичьего гриппа) имеет серотип H5N1, а печально знаменитая «испанка», убившая в 1918 г. 40 млн человек***, характеризуется серотипом H1N1. Этот же серотип обнаружен у «свиного вируса» 2009 г., названного журналистами «мексиканкой». Недавно было показано, что B-клетки («клетки иммунологической памяти») с активностью против вируса «испанки» сохраняются у 91–100-летних стариков, переживших пандемию 90 лет назад, т.е. до сих пор находятся в «режиме ожидания»! Подходящим модельным животным для изучения механизмов передачи вируса гриппа служат хорьки.

*Симптомы заболевания были описаны ещё Гиппократом (ок. 460 – ок. 370 гг. до н.э.). Вирусная природа гриппа была доказана только в 1931 г. американским вирусологом Ричардом Шоупом (R.E. Shope). Шоуп перенёс пропущенную через бактериальный фильтр слизь с пятачка одной свиньи на пятачок другой свиньи, в результате чего последняя заболела гриппом. В 1933 г. британские учёные выделили форму вируса, вызывающую заболевание у человека.

**Немецкий ученый Г. Хёрст в 1941 г. установил, что вирус гриппа может вызывать агглютинацию (склеивание и выпадение в осадок) эритроцитов, которая обеспечивается гемагглютинином.

***По некоторым источникам почти 50 млн. Чрезвычайная вирулентность вируса «испанки» связана с его способностью к размножению в лёгких человека и тем самым вызывать тяжёлую пневмонию, тогда как обычные вирусы размножаются в верхних дыхательных путях. Обусловлена эта способность особым комплексом из трёх вирусных генов (в том числе гена NS1, который подавляет образование в организме хозяина интерферона) с добавлением гена, кодирующего РНК-полимеразу вируса инфлюэнцы. К тому же вирус провоциро-

вал избыточную иммунную реакцию организма, опосредованную цитокинами. В результате развивалось катастрофическое воспаление лёгких, сопровождающееся скоплением в них жидкости и посинением кожи (угрожающий признак – посинение лица).

ГРУППА PPLO. Аббревиатура PPLO, образованная от англ. pleuropneumo like organismes – *плевропневмоподобные организмы*. Грам-негативные микроорганизмы порядка *Mycoplasmatales*, имеющие трёхслойную плазматическую мембрану, но не имеющие клеточной оболочки. Группа включает патогенные и сапрофитные виды, например: *Mycoplasma genitalium*, *Mycoplasma laidlawii*, *Mycoplasma pharyngis* (коменсал ротовой полости и глотки), *Mycoplasma pneumoniae* (вызывает первичную атипичную пневмонию) и т.д.

ГУММА. От лат. gummi (gum) – *камедь*. Инфекционная гранулёма (опухолевидное, бугорковое разрастание соединительной ткани, часто с зоной коагуляционного некроза), характерная для третичного сифилиса. Синонимы: *гуммозный сифилид* (gummatous syphilid), *узловатый сифилид* (nodular syphilid) или *сифилома*.

ДЕЗИНФЕКТОРЫ. Вещества, вызывающие уничтожение болезнетворных микроорганизмов.

Русский микробиолог Г. Косяков в 1887 г. впервые обнаружил появление резистентных (устойчивых) форм сибиреязвенного микроба в присутствии дезинфекторов.

ДЕЗИНФЕКЦИЯ. От фр. des – *от*, *раз* (приставка, означающая уничтожение, удаление чего-либо) и «инфекция». Меры по обеззараживанию (обезвреживанию) болезнетворных микроорганизмов или переносчиков заразы (инфекции).

ДЕКАПСИДАЦИЯ. От лат. de – частица, обозначающая удаление, отмену чего-либо, «капсид» и -ia – *условия*. Сбрасывание вирусом оболочки («раздевание») при инфицировании клетки. Например, у вируса ВИЧ декапсидация происходит после связывания белка вируса Gp120 с рецептором CD4 на поверхности клетки. Для проникновения вируса внутрь клетки требуется ещё и корецептор CCR5 (см. **Капсид**).

ДЕНГЕ ЛИХОРАДКА. Вирусная инфекция с острым течением, сопровождающимся повышением температуры, острыми болями в конечностях и спине, головной болью и сыпью. Заболевание широко распространёно в тропиках и вызывается *арбовирусом*, принадлежащем к группе B, поражающем только млекопитающих. Передаётся активными в дневное время комарами рода *Aëdes* (например, синантропным видом *Aëdes aegypti*). Существует более серьёзная форма болезни – *геморрагическая лихорадка Денге*, распространённая, главным образом, в восточных и южных районах Азии, известная также в Австралии, Средиземноморье и Северной Америке (см. **Арбовирусы**).

ДЕНИТРИФИКАТОРЫ. От лат. de (des) – *отмена*, nitro(genium) – *азот* и facio – *делаю*. Общее название бактерий, возвращающих азот в атмосферу (в виде N_2)*. Так, почвенные бактерии *Pseudomonas* используют нитраты (ион NO_3^- восстанавливают до N_2) для разложения глюкозы и синтеза АТФ в анаэробных условиях. Действие денитрификаторов противоположно действию бактерий-фиксаторов азота, преобразующих его в нитраты.

*На самом деле большая часть денитрификаторов обычно восстанавливает азот до нитритов или аммиака.

ДИАУКСИЯ*. От греч. di – *два* и auxano – *выращиваю*. Трофическое поведение микроорганизмов, при котором в питательных средах, содержащих смеси легкоусвояемых и медленно метаболизируемых углеводов, сначала используются первые, а затем после их истощения и наступления *идиофазы* – «второсортные» углеводы (см. **Идиофаза**). Другими словами, *диауксия* – это последовательное использование двух субстратов.

*Термин ввёл в 1942 г. французский исследователь Жак Моно (1910–1976) (см. также **Оперон** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**).

ДИССЕМИНАЦИЯ. От лат. diseminatio – *распространение*, *сеяние* (disseminare – *рассеивать*, *распространять*). 1. Распространение по всему организму возбудителя болезни из первичного очага поражения по кровеносной или лимфатической системе, а также серозным оболочкам, что характерно, например, для сепсиса. 2. Распространение конъюгативных плазмид среди бактерий многих видов или родов.

ДИСИММУННЫЕ ФАГИ*. От лат. dis (греч. dys) – часть сложных слов, обозначающая *утрату чего-либо*, и immunitas – *иммунитет*. Фаги-мутанты, самостоятельно преодолевающие иммунитет бактериальной клетки к исходному умеренному фагу (см. **Умеренные фаги**).

*Название дано итальянским вирусологом Бертани (Bertani G., 1958).

ДИФТЕРИЯ. От греч. diphtherion – *кожица*, *плёнка*. Острое инфекционное заболевание с преимущественным поражением зева и сильной общей интоксикацией. Вызывается дифтерийной палочкой, вырабатывающей дифтерийный токсин. Дифференциальный диагноз, позволяющий отличить дифтерию от ангины, ставится на основании наличия слизистой плёнки в зеве, приводящей у детей к асфиксии, в результате чего иногда для спасения жизни больного ребёнка прибегают к трахеотомии (см. **Дифтерийный токсин** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

ДИ-ЧАСТИЦЫ. Аббревиатура от понятия «*дефектные интерферирующие вирусы*». Представляют собой субгеномные делеционные мутанты, потерявшие существенный участок генома

исходного родительского вируса. Величина делеции может очень сильно варьировать от незначительной потери до утраты 90 % генома. В результате Ди-частицы становятся зависимыми от родственного (гомологичного) *вируса-помощника* (хелпера), одновременно заражающего клетку, и без него они не способны к репликации. Размножаясь за счёт вируса-помощника, дефектные вирусы специфически интерферируют с ним (см. **Интерференция** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**). Синоним – *Ди-вирусы*.

ЖЁЛТАЯ ЛИХОРАДКА*. Очень тяжёлое вирусное заболевание, поражающее печень человека и переносимое комарами – гроза тропиков (в Центральной и Южной Америке), сопровождающееся головной болью, пожелтением кожи и кровотечениями в пищеварительном тракте, откуда жёлтая лихорадка также получила название «чёрная рвота» (по-испански, *vomito negro*).

*О вирусной природе заболевания и передаче его от человека к человеку комарами первым догадался кубинский врач Карлос Хуан Финлей (1833–1915), которого в течение 30 лет никто не принимал всерьёз. Вирус жёлтой лихорадки (*yellow fever*) – первый обнаруженный вирус человека, что было доказано в опытах Военной комиссии США по жёлтой лихорадке, которой руководил Уолтер Рид (W. Reed, 1902).

ЗООНОЗЫ. От греч. zoon – *животное* и -osis – *состояние*. Заболевания, передающиеся человеку от других видов животных. Например, некоторые североамериканские вирусы – безвредные паразиты птиц – у людей вызывают энцефалит.

ИДИОЛИТЫ. От греч. idios – *собственный* и lithos – *камень*. Термин для обозначения *вторичных метаболитов* микроорганизмов. Представляют собой сложную сборную группу низкомолекулярных соединений, специфичных для отдельных штаммов (или для ограниченного числа штаммов) того или иного вида микроорганизма. Большинство вторичных метаболитов имеют необычную химическую структуру, а их синтез зависит от концентрации питательных веществ в среде и скорости роста культуры* и индуцируется по механизму обратной связи в ответ на инактивацию определённых ферментов. Вторичные метаболиты как продукты химической дифференцировки микроорганизмов играют важнейшую роль в их выживании в природных условиях, обеспечивая экологическую конкуренцию**, а в некоторых случаях и симбиоз. В эту группу входят антибиотики, токсины, пигменты*** и феромоны, обладающие функциями ингибиторов ферментов, антагонистов и агонистов рецепторов, иммуномодулирующих и противоопухолевых агентов, стимуляторов роста животных и растений, а также пестицидов (см. **Антибиотики** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

*Начало синтеза большинства вторичных метаболитов совпадает с началом стационарной фазы роста или фазы споруляции. Так, синтез пептидных антибиотиков у бацилл обычно начинается в конце экспоненциальной фазы с переходом в стационарную фазу роста.

**Другими словами, являются факторами конкуренции, как с прокариотами, так и с эукариотами.

***Пигменты, обладающие антибиотической активностью, например, такие как *продигиозин* и *виолацеин*, защищающие соответственно бактерии *Serratia marcescens* и *Chromobacterium violaceum* от поедания амёбами. В присутствии этих пигментов простейшие образуют цисты или погибают.

ИДИОФАЗА. От греч. idios – *собственный* и phasis – *появление*. Фаза развития культуры микроорганизмов, характеризующаяся образованием вторичных метаболитов, имеющих существенное значение для конкуренции и выживания.

ИКРОН. Комплекс вирусной оболочки* у вирусов гепатита В (сывороточного гепатита), содержащий не только вирусные белки, но и определённые элементы сывороточных белков хозяина (так называемые *аллотипные белки*, встречающиеся не у каждого индивида). Если вирус гепатита поражает индивида, у которого нет этих элементов, инфекция сначала протекает в острой форме, а затем появляются антитела, очищающие организм от вируса. Если заражённый организм содержит белки, подобные находящимся в составе вирусной оболочки, иммунная система не узнаёт «пришельца», что приводит к развитию медленной хронической инфекции без выработки защитных антител.

*Название этому комплексу, обнаруженному у вируса гепатита В, дал американский генетик Барух Бламберг, предложивший *гипотезу икрона*, объясняющую существование разнородных форм проявления сывороточного гепатита (гепатита В).

ИНАППАРАНТНАЯ ИНФЕКЦИЯ. От лат. in-apparentia – *без проявления*. Инфекционное заболевание, при котором инфекционный агент размножается без явных признаков заболевания. Другими словами, инфекция без клинических проявлений.

ИНВАЗИНЫ. От лат. invasio – *нашествие*, *нападение*, *вторжение*. Факторы вирулентности, участвующие в проникновении облигатных возбудителей в клетки организма-хозяина (см. **Инвазия** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**).

ИНГИБИТОРЫ СОЗРЕВАНИЯ. Общее название фармакологических препаратов нового типа*, влияющих на позднюю стадию жизненного цикла вируса. Эти препараты направлены на подавление активности вирусных *протеиназ*, в частности ВИЧ-протеиназы, в результате чего последняя не может расщеплять в определённом месте GAG-белок с образованием трёх фрагментов, в том числе белка, образующего конусообразную

сердцевину вирусного капсида**, белка SP1 и белка, входящего в состав нуклеокапсида.

*Одним из таких препаратов является производное бетулиновой кислоты под названием *PA-457* (см. **Бетулин** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

**Сердцевина ВИЧ содержит нуклеокапсид и обеспечивает правильную упаковку вирусного генома, состоящего из двух молекул одноцепочечной РНК.

ИНДУКЦИЯ. От лат. inductio – *наведение*. Способность бактериальных и дрожжевых клеток включать синтез определённых ферментов в ответ на появление в среде соответствующих метаболических субстратов. Осуществляется путём взаимодействия молекулы индуктора с регуляторным белком.

ИНДУКЦИЯ ПРОФАГА. От лат. inductio – *наведение*. Процесс, приводящий к выходу профага из генома клетки-хозяина и наступлению литической (инфекционной) фазы фагового цикла.

ИНТАСОМА. От лат. inter – *между*, *посреди* и греч. soma – *тело*. Комплекс, состоящий из белка и ДНК, расположенный между *интегразой* фага лямбда и сайтом прикрепления фага лямбда (см. **Интеграза** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

ИНТЕГРАЦИЯ. От лат. integratio – *возобновление* (объединение в целое). Процесс ковалентного встраивания вирусной или иной последовательности ДНК в геном клетки-хозяина.

ИНТЕРФЕРЕНЦИИ МЕТОД. От лат. inter – *между*, *взаимно* и ferio – *ударять*, *бить*, *поражать*. Метод выявления наличия вирусной инфекции на культурах клеток. Если на инфицированной культуре клеток (ткани) действительно размножается вирус одного типа, то другой вирус, внесённый в ту же культуру, будет расти медленнее, чем в незаражённой среде.

ИНФЕКЦИЯ. От лат. infectio – *порча* < inficere – *портить*, *отравлять*, *заражать*. Проникновение в тело организма-хозяина (заражение) и размножение в нём болезнетворных микроорганизмов-возбудителей (вирусов, микоплазм, риккетсий, бактерий, грибов, простейших), передающихся от заражённого организма здоровому. Инфекция – это следствие случайной встречи патогенного микроба с восприимчивым организмом-хозяином. Различают: 1) острую инфекцию, которая протекает с выраженными внешними проявлениями (температура, озноб, лихорадка, кожные высыпания, боль, изменение физиологических показателей и т.д.); 2) латентную (скрытую) инфекцию, протекающую без видимых патологических симптомов.

ИРИДОВИРУСЫ. От греч. iris(iridos) – *радуга*. Семейство ДНК-содержащих вирусов (*Iridoviridae*), вирионы которых имеют липидсодержащую внешнюю оболочку и икосаэдрический нуклеокапсид. Диаметр вириона от 125 до 300 нм; он содержит более 20 структурных белков, в том числе несколько ферментов. Геном представлен одной двухцепочечной молекулой ДНК с мол. массой $(100–250) \times 10^6$ Da. Освобождение вирусов происходит почкованием или за счёт разрушения клетки-хозяина. Семейство представлено несколькими родами, например, родом *Iridovirus*, включающим мелкие *иридисцентные** вирусы насекомых, или родом *Chloriridovirus*, включающим крупные иридисцентные вирусы насекомых, а также другими родами, например, родом, включающим вирус африканской чумы свиней.

*От англ. iridescent – *радужный*, *переливчатый*.

КАЛИЦИВИРУСЫ. Семейство РНК-содержащих вирусов (*Caliciviridae*), вирионы которых диаметром около 40 нм не имеют внешней оболочки, а на поверхности несут 32 чашевидных вдавления. Геном содержит одну позитивную одноцепочечную молекулу РНК с мол. массой $(2{,}6–2{,}8) \times 10^6$ Da, кодирующую один главный и два минорных полипептида. Репликация вируса происходит в цитоплазме, а освобождение – путём разрушения клетки-хозяина. У человека калицивирусы вызывают гастроэнтериты, подобные тем, что вызывает вирус Норуок (см. **Норовирусы**).

КАПСИД (капсида). От лат. capsula – *ящичек*, *ларчик* и греч. eidos – *сходство*. Белковая оболочка с высокоупорядоченной кубической структурой, состоящая из структурных единиц *капсомеров*, расположенных в строго геометрическом порядке. Внутри капсида находится свёрнутая определённым образом молекула нуклеиновой кислоты вируса, образующая комплекс с белками капсида (см. также **Нуклеокапсид**). Синонимы (образные): «*футляр*», «*чехол*».

КАПСОМЕРЫ*. От лат. capsula – *ящичек*, *ларчик* и греч. meros – *часть*. Структурные белковые субъединицы, агрегирующие с образованием вирусных оболочек.

*Термин предложили в 1960 г. немецкие исследователи Вилди и Хорн (Wildy P., Horne R.W., 1960).

КАРБОКСИСОМЫ. От лат. carbo – уголь, греч. oxys – *кислый* и soma – *тело*. Мембранные структуры некоторых прокариотических клеток, содержащие рибулозодифосфаткарбоксилазу.

«КВОРУМ-СЕНСИНГ». От лат. quorum – «*которых достаточно*» и англ. sensing – *ощущение* < лат. sensus – *чувство*. См. **«Чувство кворума»**.

КИШЕЧНАЯ ПАЛОЧКА (*Escherichia coli*, *E. coli*)*. Грамотрицательная непатогенная бактерия, обитающая в кишечнике человека (откуда и возникло её общее название – кишечная палочка, или энтеробактерия). Представляет собой самую изученную клетку из всех существующих клеток. Синоним – *колибациллус* (*colibacillus*).

*Получила своё систематическое название от имени немецкого микробиолога Теодора Эшериха

(1857–1911), описавшего её в 1885 г. как *Bacterium coli commune*.

КОККИ. От греч. kokkos – *зёрнышко* (яйцо). Бактерии сферической (шаровидной) формы.

КОКСАКИ-ВИРУСЫ. Названы по наименованию посёлка в штате Нью-Йорк, где впервые были обнаружены. Способны вызывать заболевание зева – *герпангину*, а также *плевродинию** (борнхольмскую болезнь). Обнаружено более 30 серотипов вирусов коксаки.

*От греч. pleura – *ребро*, *бок* и odyne – *боль*. Лихорадочное заболевание с болями в грудной клетке или брюшной полости.

КОЛИЦИНЫ. От лат. caedere – *убивать* и protein – *белок*. Бактериоцины, образуемые *энтеробактериями E. coli*, откуда и возникло их название. Представляют собой белки, обладающие *антибиотической* активностью с узким спектром действия (могут подавлять в бактериях различные клеточные процессы)*. Синтез колицинов детерминируется колициногенными плазмидами. Известно несколько десятков колицинов. Некоторые колициногенные факторы обладают свойствами полового фактора (так называемые *конъюгативные плазмиды***), так как способны передаваться от клеток одного штамма к клеткам другого штамма при совместном культивировании.

*Колициногения как явление была открыта в 1925 г.

**Некоторые конъюгативные плазмиды ответственны за хромосомный перенос.

КОЛИЦИНОГЕННЫЕ ПЛАЗМИДЫ. Малые мультикопийные плазмиды, детерминирующие в клетках энтеробактерий синтез *колицинов*. Для названия колициногенных плазмид используют символ Col, к которому добавляют название детерминируемых ими колицинов (ColA, ColB и т.д.). Первым мультикопийным вектором была плазмида ColE1, детерминирующая синтез колицина E1. Плазмида содержит ген *cea*, кодирующий белок E1, и ген *imm* (от слова «иммунитет»), определяющий устойчивость клетки-хозяина к собственному колицину. На основе плазмиды ColE1 было сконструировано большое количество других векторов.

КОНТАГИОЗНОСТЬ*. От лат. contagiosus – *заразный*. Способность инфекции к передаче (переносу) через соприкосновение здорового человека с больным, с предметами и воздухом в его окружении.

*Первым исследователем, начавшим систематическое изучение заразных болезней, был веронский врач Джироламо Фракасторо (1478–1553), написавший в 1546 г. трактат «*De contagione et contagiosis morbis et eorum curatione*» («О контагии, о контагиозных болезнях и лечении»), где впервые предложил термин «зараза».

КОНЪЮГАЦИЯ У МИКРООРГАНИЗМОВ. От лат. conjugatio – *соединение*. Процесс контактирования клеток (в общем смысле половой процесс), во время которого происходит односторонний перенос генетического материала (характерен для бактерий*) или обмен частями ядерного аппарата и цитоплазмой (например, у инфузорий).

*Процесс конъюгации двух клеток разных штаммов (Hrf и F^-) у *E. coli* впервые продемонстрировал на электронной микрофотографии, полученной в 1957 г., американский исследователь Андерсон. На этой микрофотографии видно, как донорская и реципиентная клетки соединены мостиком, или тонкой трубкой – секс-пилей (F-пилей, или половым волоском).

КОРОНАВИРУСЫ. От лат. corona – *венец* и «вирусы». Вирусы семейства *Coronaviridae*, поражающие человека (возбудители ОРЗ, пневмонии и гастроэнтерита), млекопитающих и птиц. Вирионы диаметром от 75 до 160 нм покрыты плейоморфной внешней фосфолипидсодержащей оболочкой, несущей большие булавовидные выступы, в результате чего они напоминают корону, откуда и возникло название. Внутри оболочки находится спиральная нуклеокапсидная структура диаметром 11–13 нм, содержащая геном вируса, который состоит из одной одноцепочечной позитивной молекулы РНК с мол. массой от 5,5 до $8{,}1 \times 10^6$ Da, кодирующей от 4 до 6 главных вирусных полипептида, два из которых гликозилированы. Репликация вируса происходит в цитоплазме, где он и «одевается» участками эндоплазматических мембран, а освобождается из заражённой клетки путём слияния мембран по механизму экзоцитоза.

Весной 2013 г. в Саудовской Аравии была зарегистрирована вспышка заболевания, вызванного новой разновидностью коронавируса, способного передаваться от человека к человеку при тесном контакте. Заболевание протекало с дистрессом и развитием респираторного синдрома по типу SARS (SARS-коронавирусы). Оно также сопровождалось диареей и поражением почек, давая более чем 50 %-ную смертность среди нескольких десятков заболевших. Обнаружено, что природным источником SARS-коронавирусов являются представители семейства виверовых. Позднее появилась опасная для человека форма коронавируса, получившая обозначение MERS-коронавирусы.

КРАСНУХА*. Инфекционное заболевание, вызываемое *вирусом краснухи*, который относится к роду *Rubivirus*** семейства тогавирусов (см. **Тогавирусы**). Если вирус краснухи поражает женщин в течение первого триместра беременности, то резко возрастает риск рождения детей с тяжёлыми патологиями сердца, катарактой и глухотой. Заражение на более поздних сроках менее опасно, но может привести к ювенильному сахарному диабету и проблемам с интеллектуальным развитием ребёнка. Синоним – «*немецкая корь*», *коревая краснуха*.

*В 1960-х гг. после эпидемии краснухи в США родилось около 20 000 детей с различными врождёнными уродствами.

**От лат. ruber – *красный*.

ЛЕЙКОЗНЫЙ МЫШИНЫЙ ВИРУС АБЕЛЬСОНА. Трансформирующий дефектный по репликации вирус, вызывающий миелолейкоз у грызунов (у мышей). Для размножения вирус нуждается в *коинфекции* полноценного ретровирусного помощника, поскольку из стандартных вирусных генов сохранил только часть гена Δ*gag**, полностью потеряв в результате делеции репликативный ген *pol*, который замещён трансформирующим онкогеном *abl1*, кодирующим цитоплазматическую и ядерную тирозиновую протеинкиназу. В результате продуктом трансляции становится сшитый (составной) белок Δ*Gag-ABL*. Продукт клеточного протоонкогена c-*alb* – тирозиновая протеинкиназа, локализованная в плазматической мембране, участвует в процессах пролиферации, дифференцировки и адгезии клеток, а также в их ответе на стрессовые факторы.

*Символ Δ означает, что часть гена *gag* делетирована.

ЛЕЙШМАНИОЗ (лейшмания). Паразитарное заболевание, распространённое в жарких тропических странах и вызываемое одноклеточными простейшими рода *Leishmania*. Передаётся от инфицированных грызунов (чаще сусликов) через укусы кровососущих насекомых (москитов и песчаных мух родов *Phlebotomus* и *Lutzomyia*). Лейшманиоз подразделяется на висцеральный* и кожный, который делится на лейшманиоз Старого** и Нового Света, а также кожно-слизистый лейшманиоз. Кожный лейшманиоз оставляет обезображивающие шрамы.

*Так называемый *кала-азар* (kala-azar), лихорадка *дум-дум* или индийский *лейшманиоз*.

**Сирия, Иран, Ирак, Израиль, Афганистан, Греция, Турция, Пакистан и южные республики бывшего СССР.

ЛЕНТИВИРУСЫ. От лат. lente – *медленно*, *спокойно* и «вирусы». Вирусы подсемейства ретровирусов, получившие название «медленные вирусы» из-за длительного инкубационного периода, предшествующего клиническим проявлениям заболевания. Наиболее изученные из лентивирусов – близкородственные вирусы *висны* и *мэди*, поражающие овец. Эти вирусы после очень длительного латентного периода вызывают прогрессирующие неврологические изменения (висна) или хроническую пневмонию (мэди). К лентивирусам относится и ВИЧ (см. **Ретровирусы**).

ЛЕПРА. От греч. lepra – *чешуя* (осыпающиеся чешуйки кожи) (англ. a flake). Хроническое инфекционное, до сих пор остающееся загадочным заболевание, вызываемое микобактерией *Mycobacterium leprae*, которую невозможно культивировать в лабораторных условиях. Из животных чувствительными к лепре оказались только броненосцы. Получены также трансгенные мыши, восприимчивые к лепрозной микобактерии. У заражённых людей микобактерия разрушает и деформирует кожные покровы, приводит к потере чувствительности в конечностях, разрушает мышцы и поражает центральную нервную систему (т.е. лепра относится к нейроинфекциям). Различают две, так называемые *оппозитные*,* формы лепры: 1) *лепроматозная* лепра, для которой характерна активная продукция антител; 2) *туберкулёзная* лепра, при которой продукция антител почти отсутствует, но выражен клеточный иммунитет. В экспериментах на мышах установлено, что *Mycobacterium leprae* на ранних стадиях инфекции избирательно инфицирует и поражает шванновские клетки, превращая их в малодифференцированные подвижные клетки, подобные стволовым и способные *перемещаться* в мышечную и нервную ткани. Таким своеобычным образом бактерия заселяет организм. Вполне возможно, что подобные процессы происходят и в организме человека, заражённого *Mycobacterium leprae*. В древности лепрой обычно называли различные заразные хронические кожные заболевания. Синонимы: *болезнь Хансена*, *проказа* (см. также **Проказа**).

*От лат. oppositus – *противоположение*.

ЛИЗИРУЮЩИЕ ВИРУСЫ. От греч. lysis – *растворение*. Вирусы бактерий (фаги), размножение которых приводит к разрушению (лизису) заражённой клетки.

ЛИЗИНЫ. От греч. lysis – *растворение* и prote(in) – *белок*. Литические ферменты, вырабатываемые бактериофагами. Эти ферменты обеспечивают выход наружу вновь образованных фаговых частиц в конце цикла их размножения в бактериальной клетке. Лизины в буквальном смысле «разъедают» («просверливают») изнутри бактериальную клеточную стенку, что приводит бактерию к гибели. Поэтому лизины рассматриваются как перспективная альтернатива антибиотикам*. К сожалению, лизины (как и фаги, их продуцирующие) обладают специфичностью к определённым бактериям, что затрудняет широкое применение их в терапевтических целях. Остаётся нерешённым и вопрос о реакциях иммунной системы человека на введение в организм фаговых лизинов.

*Первые клинические испытания лизина *CF-30L*, специфического против метициллинрезистентного штамма *Staphylococcus aureus* (MRSA), начались в США в 2012 г.

ЛИЗИС. От греч. lysis – *растворение*. Процесс разрушения бактериальной клетки и освобождения зрелых фаговых частиц. Обеспечивается кодируемыми фагом ферментами, которые разрушают плазматическую мембрану и клеточную стенку бактерии. Лизису подвергаются также заражённые

вирусами эукариотические клетки, атакуемые цитотоксическими лимфоцитами.

ЛИЗОГЕНИЗИРУЮЩИЕ ВИРУСЫ. От греч. lysis – *растворение* и genan – *порождать*. Вирусы бактерий (фаги), способные превращаться в профаги (см. **Лизогения** и **Профаг**).

ЛИЗОГЕНИЯ*. От греч. lysis – *растворение* и genan – *порождать*. Можно дать два определения лизогении: 1. Наследственная способность бактерий к лизису и продукции фагов. Другими словами, вирусная инфекция, при которой фаг входит в бактерию-хозяина, не вызывая её лизиса. Лизогения обусловлена присутствием в геноме бактерий интегрированной фаговой ДНК, реплицирующейся как часть бактериальной «хромосомы». 2. Способность фага существовать в бактерии в виде латентного профага, но иногда активироваться и давать новые фаговые частицы. Обычно вирусы размножаются только одним способом. При заражении клетки в ней начинают функционировать вирусные гены, в результате чего реплицируются вирусные «хромосомы», синтезируются вирусные белки, и всё это собирается в зрелые вирусные частицы, которые, в конце концов, разрушают (лизируют) клетку (это так называемый *литический цикл*). Но у фагов может быть и другой альтернативный путь, называемый *лизогенией*, или *индуцибельной лизогенией*. В лизогенной бактерии фаговые гены, необходимые для *литического цикла*, выключены и синтезируется только один фаговый белок – лизогенный репрессор, который включает только свой собственный ген. Такая клетка может в течение продолжительного периода времени размножаться, а фаг в ней сохраняется в виде так называемого *лизогена* – латентной формы, интегрированной в хозяйскую «хромосому». Любые индуцирующие воздействия, разрушающие репрессор фага, например ультрафиолет, приводят к включению *литического цикла*, заканчивающегося разрушением клетки и освобождением новых фаговых частиц. Лизис лизогенных клеток происходит с частотой 10^{-2}–10^{-5} на одно деление клетки. Способностью лизогенизировать бактерии обладают лишь некоторые фаги, получившие название «умеренные фаги» (см. **Умеренные фаги** и **Бактериофаги**). Синонимы: *литическая инфекция*, *пассивная инфекция*, *вегетативная вирусная инфекция* (последнее понятие было введено Львовым (A. Lwoff, 1957)).

*Лизогения была открыта в 1921 г. одновременно Ж. Борде, М. Сьюка и Э. Гильдемейстером. Доказательство лизогении принадлежит Мак Кинли (Mac Kinley, 1925). Он наблюдал, что способность фаговой продукции клеток кишечной палочки сохраняется даже после обработки их сывороткой против фага, продуцируемого этим штаммом. Благодаря изучению феномена лизогении были открыты репрессоры, операторы и опероны у бактерий.

ЛИЗОГЕННАЯ БАКТЕРИЯ. От греч. lysis – *растворение* и genan – *порождать*. Бактерия, в которой содержится профаг (см. **Лизогения** и **Профаг**).

ЛИЗОГЕННАЯ КОНВЕРСИЯ. От греч. lysis – *растворение* и genan – *порождать* и лат. conversio – *изменение*. Частный случай трансдукции, отличающийся от неё тем, что перенос фрагмента ДНК фагом от донорской клетки к трансдуцируемой клетке-реципиенту сопровождается лизогенизацией последней.

ЛИЗОГЕННЫЙ РЕПРЕССОР. От греч. lysis – *растворение*, genan – *порождать* и лат. repressor – *ограничивающий*, *сдерживающий*. Белок, подавляющий индукцию и выход профага (тормозящий литический цикл).

ЛИТИЧЕСКАЯ ИНФЕКЦИЯ. От греч. lysis – *растворение*. Вирусная инфекция, приводящая к лизису (гибели) заражённой клетки с высвобождением потомства вируса.

ЛИТОТРОФЫ. От греч. litos – *камень* и trophe – *питание*. Микроорганизмы, живущие за счёт преобразования минеральных химических соединений.

ЛИХОРАДКА Q (Q-fever). Высокопатогенный риккетсиоз*, первоначально встречавшийся среди австралийских скотоводов и обработчиков шкур, а затем распространившийся в разных странах (может передаваться через коровье молоко, при вдыхании заражённой пыли, а особенно много риккетсий содержат плацента и околоплодная жидкость заражённых коров и овец). Заболевание впервые обнаружено в Квинсленде (Queensland**), откуда и получило своё название.

*Возбудитель *Rickettsia burnetii*, обладающий высокой приспособительной лабильностью к разным хозяевам и использующий разные способы передачи в разных частях света.

**Штат на северо-востоке Австралии.

ЛИХОРАДКА СКАЛИСТЫХ ГОР. Риккетсиоз, распространяемый клещами и характерный для Северной Америки. Клещи заражаются от поколения к поколению *трансовариально*.

ЛОФОТРИХИ. От греч. lopho – *гребень* и trichos (trix) – *волос*. Форма жгутиковых бактерий, у которых множество волосков собраны на одном конце пучком.

МАГНЕТОСОМЫ. От греч. magnetis – *магнит* (руда железа) и soma – *тело*. Внутриклеточные включения магнетита (Fe_2O_3) в бактериальных клетках (палочках, кокках, а также магнетотаксических спирилл, например, у *Aquaspirillum magnetotacticum*).

МЕЗОСОМЫ. От греч. mesos – *средний* и soma – *тело*. Особые внутриклеточные структуры, представляющие собой систему спирально изогнутых пластинчатых, трубчатых или везикулярных телец, окружённых однослойной мембраной и лежащих в карманах цитоплазматической мембра-

ны, видимые в световой микроскоп у некоторых бактерий, например у *Bacillus megaterium*. В большинстве случаев *мезосомы* – это спиралевидные инвагинации самой плазматической мембраны, поэтому их внутреннее пространство частично сообщается с внеклеточной средой. С функциональной точки зрения представляют собой своеобразные «энергостанции клетки» – бактериальный эквивалент митохондрий. Такая «митохондрия» соединена с дополнительным тельцем, напоминающим по внутреннему строению миелиновые образования. *Согласно последним представлениям мезосомы – это артефакт, возникающий в результате деформации участков плазматической мембраны под воздействием на неё неблагоприятных факторов химической фиксации клеток при приготовлении препаратов.*

МЕМБРАНОАТАКУЮЩИЙ КОМПЛЕКС. Поровый комплекс в виде кольцевой структуры (ионный канал) в плазматической мембране бактериальной клетки, образованный различными компонентами системы *комплемента* (так называемыми *поздними компонентами* C3b, C5b, C6, C7, C8 и C9)* (см. **Комплемент** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**). В результате за счёт осмотического процесса внутрь бактериальной клетки поступает вода, приводя к её разбуханию и разрушению (лизису) (см. также **Конвертаза** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

*«*C*» от англ. complement – *дополнение*, *комплект*.

МЕТАНОГЕНЫ. От фр. methane – *болотный и рудничный газ* (простейший углеводород CH_4) и греч. genan – *порождать*. Грамотрицательные археи, продуцирующие метан.

МЕХАНИЗМ-SOS. Название возникло из-за того, что в определённых условиях (например, при воздействии на бактериальную клетку антибиотиков из класса *фторхинолонов*) в клетке возникает сигнал тревоги, включающий механизм усиленного образования мутаций. Так у *E. coli* спусковым триггером процесса является расщепление при участии белка *RecA* регуляторного белка *LexA*, связывающегося с одноцепочечной ДНК и служащего репрессором SOS-сигнала. В результате включается ряд молчащих генов, индуцирующих в процессе репликации образование мутаций, в том числе и в гене ДНК-гиразы, на которую действует, например, ципрофлоксацин, и фермент, видоизменяясь, становится недоступным для антибиотика (см. **Резистентность**). Синоним – *SOS-ответ*.

МИКОБАКТЕРИИ. От греч. mykes – *гриб* и «бактерии». Преимущественно почвенные бактерии, а также такие патогенные бактерии, как палочка Коха, вызывающая туберкулёз.

Считается, что для развития нормальной иммунной системы человеку необходим контакт с микобактериями. Если микробов нет (гигиенические условия жизни ребёнка, к тому же вакцинированного против разных инфекций), его иммунная система находится в состоянии дисбаланса, при котором та часть иммунной системы, которая зависит от Th2-клеток, приобретает гиперактивность, сопровождающуюся массированным выбросом гистамина и ведущую к развитию аллергий.

МИКОБАЦИЛЛИН. От греч. mykes – *гриб* и лат. bacillus – *палочка*. Антибиотик, продуцируемый бактериями вида *Bacillus subtilis* («сенной палочкой»).

МИКОЗЫ. От греч. mykes (myketos) – *гриб* и -osis – *состояние*. Инфекции, вызванные грибковыми микроорганизмами. Различают поверхностные микозы, вызываемые дерматофитами, такие как, например, дерматомикоз, «стопа атлета» и системные микозы – инфекции, угрожающие жизни (как правило, возникают у людей с сильно ослабленной иммунной системой). Среди грибов есть и первичные патогены, поражающие изначально здоровых индивидуумов, например *Histoplasma capsulatum*, *Coccidioides immitis* и т.д. Грибы родов *Candida*, *Aspergillus*, *Fusarium*, *Rhyzopus* и других являются оппортунистическими патогенами.

МИКОПЛАЗМЫ. От лат. (myco)sis < греч. mykes – *гриб* и plasma – *нечто оформленное*. Аэробные или факультативно анаэробные, не имеющие истинной клеточной стенки, но имеющие трёхслойную клеточную мембрану, микроорганизмы семейства *Mycoplasmataceae*, обладающие самыми маленькими размерами (200 нм) и геномами (до 500 генов).

МИКОФАГИ. От греч. mykes – *гриб* и phagos – *пожирающий*. Вирусы, поражающие грибки. Редко встречающийся синоним – *фунгифаги* (от лат. fungus – *гриб*).

МИКРОБИОЛОГИЯ. От греч. mikros – *малый*, bios – *жизнь* и logos – *учение*. Наука, изучающая микроорганизмы, их свойства, распространение и роль в круговороте веществ в природе. В микробиологии выделяются три важнейшие области её практического применения, без которых невозможна современная жизнь: 1) *медицинская* (клиническая) *микробиология*, изучающая болезнетворные микроорганизмы и разрабатывающая способы борьбы с ними; 2) *техническая микробиология* (раздел биотехнологии), связанная с производством продуктов питания, медицинских препаратов и физиологически активных веществ, в том числе ферментов, антибиотиков, витаминов, гормонов и т.д. Эта область микробиологии широко использует генноинженерные (рекомбинантные) микроорганизмы с новыми заданными свойствами; 3) *почвенная микробиология*, изучающая роль и функции микроорганизмов в формировании плодородия почв и их оптимального использования с целью сохранения при сельскохозяйственном производстве.

МИКРОБИОМ*. От греч. mikros – *малый*, bios – *жизнь* и om – совокупность. 1. Совокупность всех микроорганизмов, населяющих макроорганизм, например организм человека. Иначе, внутренняя экосистема микроорганизмов (микробное сообщество), прежде всего, флора кишечника, состоящая из тысяч видов бактерий, грибов и прочих *полезных микроорганизмов*, синтезирующих витамины, аминокислоты и другие жизненно важные для макроорганизма-хозяина вещества, а также помогающих пищеварению и расщепляющих токсины. В норме *микробиом* создаёт барьер на пути патогенных микроорганизмов, провоцирует созревание недифференцированных клеток иммунной системы и участвует в регуляции её работы**.

В фекалиях, взятых как у здоровых, так и страдающих воспалительными заболеваниями желудочно-кишечного тракта (ЖКТ), а также ожирением 124 европейцев, с помощью метагеномного анализа обнаружили, по крайней мере, тысячу видов микроорганизмов. Обнаружено также, что каждый индивид обладает своим уникальным набором***, состоящим минимум из 160 видов (совпадение составляет только по 40 % видов). В другой многоцелевой работе, выполненной американским Консорциумом, объединившем более 200 учёных, в рамках проекта «Микробиом человека», на основе генетического анализа 5 тыс. биологических образцов, взятых из разных мест на теле у 242 здоровых добровольцев, живущих в Хьюстоне и Сент-Луисе, показано, что в организме человека обитает *более* 10 *тыс. видов микробов.* По видам, населяющим ротовую полость человека, обнаружено 95%-ное совпадение у разных индивидуумов. Число клеток микроорганизмов, населяющих нашу кожу, слизистые оболочки и кишечник значительно превосходит число клеток человеческого организма, а общее число микробных генов в 360 раз больше, чем число наших собственных генов. Суммарная масса микробиома человека оценивается в 1–2,5 кг. Эти микроорганизмы влияют на здоровье, продолжительность жизни и даже на поведение человека.

2. Понятие «микробиом» применимо также к растениям, у которых обнаружены свои сообщества (субпопуляции) бактерий, населяющих прикорневую почву, а также живущих внутри корней и помогающих растениям получать питательные вещества. Выявлено существование основного микробиома, общего для всех растений, и отдельных субпопуляций бактерий, необходимых растениям в зависимости от типа почвы. Синоним – *микробиота* (см. **Биом**, а также **Метагеном** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**).

*Термин был предложен Нобелевским лауреатом Джошуа Ледербергом (Joshua Lederberg).

**Бактерии *Bacteroides fragilis*, обитающие в кишечнике, секретируют полисахарид А, который поглощают дендритные клетки кишечника и предъявляют их недифференцированным Т-лимфоцитам. В результате возникают регуляторные клетки, снижающие активность компонентов иммунной системы, вызывающих воспаление кишечника.

***Различие наблюдается даже у однояйцовых близнецов.

МИКРОБИОТА. От греч. mikros – *малый*, bios – *жизнь*. Микробное сообщество макроорганизма. Синоним – *микробиом*.

МИКРОБЫ. От греч. mikros – *малый* и bios – *жизнь*. Микроорганизмы, подразделяющиеся на четыре категории: вирусы, бактерии, протозойные (простейшие одноклеточные организмы) и грибы. Две последние категории относятся к эукариотическим организмам.

МИКРОСПОРИИ. От греч. mikros – *малый* и spora – *семя*, *сев*, *зачаток*. Внутриклеточные паразиты, могущие вызывать поражения нервной, мышечной систем, желудочно-кишечного тракта, бронхит, нефрит, простатит и энцефалит. Не имеют своих митохондрий и вся их «энергетика» строится за счёт клетки хозяина. Не решён вопрос, могут ли комары передавать микроспоридии?

МИКРОЦИНЫ*. От греч. mikros (лат. micro) – *малый*, лат. caedere – *убить*. Антибиотические вещества пептидной природы с необычными структурами молекул, продуцируемые бактериями семейства *Enterobacteriaceae* (*Escherichia*). Имеют более широкий спектр действия, чем *колицины*, и активны в отношении грамотрицательных бактерий, главным образом, энтеробактерий, включая практически все штаммы *E. coli* и большое количество патогенных видов (*Salmonella*, *Shigella*, *Klebsiella* и другие)**. Известны семь типов микроцинов (A, B***, C, D, E, H и J), синтез пяти из которых определяется плазмидами. В микроцинах (например, микроцин B17) обнаружили новый тип пространственной организации пептидов с образованием оксазольных и тиазольных колец (гетероциклов), локализованных в основной полипептидной цепи. В то же время микроцин C51 – первый антибиотик нуклеопептидной природы, представляющий собой гептапептид, формилированный по N-концевому метионину. С-концевой аспарагин молекулы микроцина C51 соединён через фосфорамидную связь с аденозинмонофосфатом (АМФ, AMP). Наконец, второй гидроксил фосфатного остатка АМФ образует эфирную связь с 1,3-пропаноламином. Микроцины рассматриваются как перспективные антибактериальные агенты, которые могут быть модифицированы с помощью методов генной инженерии (см. **Бактериоциногения**).

*Открыты в 1976 г. испанскими исследователями (Asensio [et al.], 1976). Название отражает только малые размеры молекул (способность проходить через целлофановые мембраны, пропускающие молекулы до 10 kDa).

**В некоторых случаях активны и против грамположительных бактерий.

***Обнаружено, например, что микроцин B17 является ингибитором ДНК-гиразы и отличается от других её известных ингибиторов, таких как кумарины и фторхинолоны.

МИКСОБАКТЕРИИ. От греч. myxa – *слизь* и «бактерия». Буквально: слизистые бактерии. Бактерии, объединённые (агрегированные) в слизистую массу. Встречаются в почве и навозе. Агрегация у миксобактерий ведёт к дифференцировке клеток и формированию структур, подобных эукариотическим тканям. Выявлено, что до 80 % изолятов миксобактерий образуют антибиотики и обладают эффектом «*кворум-сенсинга*», что позволяет им эффективно питаться другими бактериями (см. **«Чувство кворума»**).

МИКСОВИРУСЫ. От греч. myxa – *слизь* и «вирусы». Группа вирусов, вызывающих заболевания у позвоночных. Имеют внешнюю оболочку, содержащую липиды и компоненты, происходящие от клетки-хозяина. У большинства миксовирусов поверхность покрыта белковыми выростами, участвующими в адсорбции вируса на клеточной поверхности и его проникновении в клетку. Наиболее характерное свойство некоторых *миксовирусов* – способность вызывать *гемагглютинацию* (см. **Гемагглютинация** в разделе **«Клеточная биология»**). К этой гемагглютинирующей группе относятся вирусы гриппа A, B и C, вирусы эпидемического паротита* и ньюкаслской болезни (см. **Вирусы парагриппа** и **Парамиксовирусы**).

*Бытовое название заболевания – «свинка».

МИКСОМАТОЗ. От греч. myxa – *слизь* и -osis – *состояние*, *положение*. Острое вирусное заболевание кроликов. Возбудитель переносится комарами и блохами. Название дано по названию возбудителя болезни. В популяциях с повышенной плотностью распространение инфекции идёт гораздо быстрее. Заболевание используется для борьбы с дикими кроликами при чрезмерном их размножении. Зайцы заболевают миксоматозом редко, и только единичные особи. Вирус миксоматоза *in vitro* способен размножаться на клетках морских свинок, крыс и даже человека, невосприимчивых к этому вирусу, хотя *in vivo* поражает только кроликов. Миксоматоз – это классический пример заболевания, распространение которого зависит от плотности популяции.

МИКСОТРОФИЯ. От англ. mix – *смесь*, *смешивать*, греч. trophe – *питание* и -ia – *условия*. Тип питания у бактерий, при котором они используют в определённых условиях смесь субстратов. При *миксотрофном росте* одновременно используются различные метаболические пути. Примером таких бактерий могут быть *хемолитоавтотрофы*. Миксотрофия обычно имеет место при низких концентрациях в среде как органических, так и неорганических субстратов.

МИМИВИРУСЫ. От англ. mimetic – *подражательный* (mimic – *симулировать*) и «вирусы» – *яд*. Самые крупные вирусы, размером с небольшую бактерию, инфицирующие амёб. Несут множество генов, не характерных для вирусов и встречающихся только у одноклеточных организмов. В 2004 г. был расшифрован геном мимивируса.

МИНИ-КЛЕТКА. От англ. mini (*указывает на малый размер*) < лат. minimus – *наименьший*. Бактериальная клетка (например, *E. coli*), не имеющая кольцевой ДНК (бактериальной «хромосомы»). Возникает как результат аномального (полярного) деления у мутантов по локусу *minB*, когда клеточное деление происходит не посередине клетки, а у того или иного её полюса, так что образуется одна удлинённая клетка, содержащая весь генетический материал, и одна сферическая мини-клетка, не имеющая ДНК.

МИНУС-ЦЕПЬ ДНК. Одноцепочечная ДНК, комплементарная одиночной плюс-цепи РНК, составляющей геном ретровируса.

МОНОТРИХИ. От греч. monos – *один* и trichos (trix) – *волос*. Бактерии (прокариоты), снабжённые одним жгутиком.

МУЛЬТИМЕРИЗАЦИЯ ПЛАЗМИД. От лат. multum (multa) – *много* и греч. meros – *часть*. Процесс образования *коинтегратов*, содержащих несколько молекул плазмидной ДНК (несколько геномов плазмид). Является основной причиной нестабильности мультикопийных плазмид. В результате мультимеризации уменьшается число плазмидных репликонов в клетке и при случайной сегрегации их в дочерние клетки возрастает вероятность образования клеток, не несущих плазмиды (см. **Коинтеграт** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**).

МУРЕИН. От лат. muralis – *стенной* < murus* – *стена*, *вал*. Сеть гетерополимерных *пептидогликанов*, образующих ригидный (жёсткий) слой бактериальной клеточной стенки, носящий название «муреиновый мешок». У грамположительных бактерий (например, *Staphylococcus*) муреиновый мешок многослойный, тогда как у грамотрицательных бактерий (*Escherichia coli*) – однослойный. Пептидогликаны представляют собой чередующиеся цепи гликанов (N-ацетилглюкозамина и N-ацетилмурамовой кислоты**), соединённые между собой поперечными пентапептидными сшивками. Располагается в периплазматическом пространстве между плазматической и внешней мембранами. Муреин формирует опорный каркас клеточной стенки бактерий, т.е. придаёт клеткам физическую прочность и обеспечивает функцию защиты.

*Отсюда также произошёл медицинский термин «*интрамуральный* инфаркт» (внутристеночный инфаркт); вспомните и фразеологизм «замуровать в стену».

**Простой эфир молочной кислоты и N-ацетилглюкозамина (3-лактил-N-ацетилглюкозамин).

МУТАНТЫ *DNA*. Мутанты у бактерий, способные к синтезу ДНК при температуре 37 °С, но не способные при более высокой температуре (42 °С).

НАНОБАКТЕРИИ. От греч. nanos – *маленький* и «бактерия». Первоначально были признаны мельчайшими патогенами (поперечный размер ископаемых нанобактерий составляет 10–200 нм, при этом размер прокариотических рибосомы 20×17×17 нм), однако в настоящее время их считают неживыми объектами. И хотя они влияют на здоровье человека, но представляют собой минерало-органные (минерало-белковые) комплексы.

НЕГАТИВНЫЕ ГЕНОМЫ. Геномы вирусов, состоящие из полинуклеотидных последовательностей, комплементарных мРНК.

НИТРИФИКАТОРЫ. Бактерии, преобразующие атмосферный азот в нитраты. Подразделяются на свободноживущие* аэробные (*Azotobacter*) и анаэробные (*Clostridium*) бактерии, встречающиеся в почве и воде, а также автотрофные микроорганизмы (*Rhodospirillum*). Синоним – *бактерии-фиксаторы*.

*См. **Бактероиды.**

НИТРОБАКТЕРИИ. От греч. nitron – *селитра*. Бактерии, окисляющие азотистые соли в соли азотной кислоты (нитраты).

НИТРОСОМЫ. От греч. nitron – *селитра* и soma – *тело*. Аммиачные (нитрофильные) бактерии, поедающие продукты жизнедеятельности водных животных (рыб). Используют в аквариумах для очистки.

НОРОВИРУСЫ*. Небольшие (24–40 нм) икосаэдрической формы РНК-содержащие вирусы семейства *Caliciviridae***, вызывающие гастроэнтериты у всех возрастных групп населения с преимущественным поражением детей младшего возраста. Геном вируса представлен одноцепочечной полиаденилированной РНК (от 7,3 до 8,3 тыс. оснований у разных представителей семейства) и имеет три открытые рамки считывания (ORF-1, -2, -3). ORF-1 кодирует *полипротеин* – предшественник шести неструктурных белков норовирусов: P48, P41(НТФаза), P22, VPg, 3C-подобная протеаза и РНК-зависимая РНК-полимераза. ORF-2 кодирует главный белок капсида VP1, образующий внешнюю оболочку вириона. ORF-3, расположенная на 3′-конце, содержит последовательность, кодирующую малый структурный протеин VP2, повышающий экспрессию ORF-2 и стабилизирующий структуру вириона.

*От названия города Norpholk (штат Огайо, юго-восток США; первоначально вирус так и назывался Норфолк), где в 1968 г. была зарегистрирована вспышка острого гастроэнтерита у младших школьников, а в 1972 г. в образцах фекалий, полученных во время вспышки, был обнаружен вирус, вызвавший её.

**От лат. calix – *глубокая чашка*, *бокал* (название дано из-за наличия у вирусных частиц углублений, видимых в электронный микроскоп). Принадлежность к семейству *Caliciviridae* выявлена путём секвенирования генома вируса.

НУКЛЕАЦИЯ. От лат. nucleus – *ядро* и греч. -ia – *условия*. Процесс инициации самосборки вирусной частицы.

НУКЛЕОИД. От лат. nucleus – *ядро* и греч. eidos – *сходство*. Структурная часть бактериальных клеток, содержащая геномную ДНК, не отделённая от цитоплазмы мембраной. Другими словами, нуклеоид – это область нуклеоплазмы, в которой локализована бактериальная «хромосома», носящая также название *генофор*. Эта область содержит все белки, необходимые для процессов репликации и транскрипции ДНК, а также процессинга самого нуклеоида. Нуклеоид – постоянный наследственный аппарат бактерий; часто выглядит как бобовидное образование (зона) в центральной части клетки бактерии и содержит замкнутую *кольцевую* двухцепочечную молекулу ДНК, длиной обычно не менее 1,2 мм, ассоциированную с небольшими по размерам (9–28 kDa) гистоноподобными белками (HU, HI, INF, H, а также протаминоподобным белком HLP). В нуклеоиде может быть локализована одна молекула ДНК или несколько молекул как, например, у *Azotobacter vinelandii*. Геном этой бактерии может содержать до 40 молекул ДНК, организованных в один нуклеоид. У других бактерий, например у *Bacillus subtilis*, в геноме может содержаться от 2 до 9 одинаковых молекул ДНК, локализованных в нескольких нуклеоидах. Нуклеоиды прикреплены к плазматической мембране в фиксированных точках – точке (единственной) начала репликации – *ori*C (англ. origin – *начало*) и точке её завершения – *ter*C* (от англ. terminate – *ставить предел*, *завершаться*). В нуклеоиде существуют также и неспецифические точки контакта с мембраной**. Нуклеоид – это своеобразный аналог ядра эукариотических клеток. Сравнение правомерно ещё и потому, что компоненты аппарата транскрипции/трансляции не проникают внутрь нуклеоида, а формируют за его пределами временно существующие комплексы в виде петель ДНК, несущих молекулы ДНК-зависимой РНК-полимеразы, с отходящими от них новообразованными мРНК и сидящими на них рибосомами, осуществляющими трансляцию. Синонимы: *нуклеоплазма*, *центральное тело*.

*Точка окончания репликации – точка встречи двух реплисом.

**Бактериальную хромосому, связанную с плазматической мембраной, можно выделить в виде крупного комплекса ДНК – РНК – мембрана, называемого *конденсированной хромосомой*.

НУКЛЕОКАПСИД. От лат. nucleus – *ядро*, capsula – *ящичек*, *ларчик* и греч. eidos – *сходство.* Молекула нуклеиновой кислоты в вирусной частице может быть упакована двумя основными способами, в результате чего возникают два типа структур – нитевидные (палочковидные) и сферические («изометрические»). В палочковидных структурах белковые субъединицы связываются напрямую с нуклеиновой кислотой, располагаясь в периодическом порядке вдоль её молекулы, сворачивающейся в спираль. Примером такой конструкции может служить вирус табачной мозаики (ВТМ, или TMV) или парамиксо- и рабдовирусы. Такая конструкция и получила название *нуклеокапсид.* Термин *нуклеокапсид* обычно используется в тех случаях, когда центральная (коровая) нуклеиновая структура (нуклеоид) представляет собой некую подструктуру более сложной вирусной частицы.

В «изометрических» частицах нуклеиновая кислота уложена таким образом, что способ её упаковки геометрически не связан со структурой оболочки. Например, у паповавирусов двухцепочечная кольцевая ДНК «одета» гистонами (кроме гистона Н1) и образует настоящие нуклеосомы. В большинстве случаев нуклеиновые кислоты у вирусов имеют подвижные связи со своим белковым «чехлом» (см. **Вирусные структуры**).

ОКРАСКА ПО ГРАМУ. Способ окраски клеточной оболочки бактерий, предложенный датским врачом Кристианом Грамом. В соответствии с тем как клеточная стенка взаимодействует с красителем, все бактерии подразделяются на две большие группы: *грамотрицательные* и *грамположительные* (клеточная стенка последних удерживает краситель Грама, а *грамотрицательных* бактерий – нет). Интересно, что способность бактерий окрашиваться по Граму коррелирует со многими другими их свойствами, в результате чего по-разному окрашивающиеся бактерии составляют отдельные «естественные» группы.

«О' НЬОНГ-НЬОНГ». Название переводится как «*переломанные кости*». Вирусная лихорадка, возбудитель которой *Alphavirus* семейства тогавирусов переносится комарами. Не раз свирепствовала в виде эпидемий в Восточной Африке (в частности, в Уганде), к счастью, не убивающая заболевших, но поражающая до 98 % населения (см. **Арбовирусы** и **Тогавирусы**).

ОРТОМИКСОВИРУСЫ. От греч. ortho – *прямо*, муха – *слизь* и «вирусы» (если перевести дословно, то получится «*истинные слизевые вирусы*»). Вирусы семейства *Orthomyxoviridae*, включающего род *Influenzavirus* (вирусы гриппа серотипов А и В) и род без названия (вирус гриппа С) (см. **Грипп**). Вирионы ортомиксовирусов окружены плейоморфными фосфолипидсодержащими оболочками, несущими поверхностные выросты и содержат спиральный нуклеоид диаметром от 9 до 15 нм. Геном состоит из 8 отдельных молекул негативной одноцепочечной РНК с общей мол. массой 5×10^6 Da, кодирующие 9 главных вирусных белков, включая ферменты – *транскриптазу* (P1-3) и нейраминидазу (NA). На поверхности вирусных частиц расположен гликопротеиновый комплекс, определяющий гемагглютинирующую активность вируса. Репликация вируса происходит в ядре, а сборка вирусных частиц в цитоплазме с последующим отпочковыванием от плазматической мембраны. Одновременная инфекция клетки вирусами различных штаммов приводит к образованию частиц, несущих смешанные (рекомбинантные) геномы, что наряду с высокой способностью к мутированию делает вирус неуязвимым для иммунной системы.

ОСПА НАТУРАЛЬНАЯ. Острая инфекция, вызываемая ДНК-содержащим вирусом группы оспы (*Orthopoxvirus*)*, развитие которого происходит полностью в цитоплазме заражённых клеток. Геном вируса оспы содержит последовательности, характерные для генома человека и позволяющие ему маскироваться от иммунной системы. Заболевание сопровождается кожными высыпаниями, высокой температурой, ознобом, головными болями и болями в спине. Динамика кожных высыпаний характеризуется следующей схемой – кожные папулы → везикулы → пустулы → струпья → постоянные рубцы на коже (оспины, оспинные метки или щедринки**). Вирусы группы оспы обладают потенциально опасной для организма хозяина способностью вызывать ограниченную по продолжительности и масштабам пролиферацию клеток, после которой обычно следует их некроз. Синонимы: англ. small pocks – *пустулы*, лат. variola vera (от varius – *разнообразный*, *пёстрый*, *пятнистый* и vera – *истинный*).

*Эти вирусы относятся к крупным, так называемым истинным вирусам, имеющим сложно устроенный капсид и наружную липидную оболочку. Считается, что оспу с помощью масштабной вакцинации всего населения Земли удалось победить полностью к 1979 г., а в 1999 г. согласно решениям, принятым ВОЗ, все запасы вируса оспы, хранящиеся в России и США, должны были быть уничтожены, но сделано это не было к вящему удовлетворению учёных, пытающихся понять патогенные свойства вируса.

**Искажённое от «шадра», отсюда «шадрина» – *восточная рябина*. На Руси оспу издревле называли «шадрой». Существовало и ещё одно название оспы – «свороб». Отсюда происходят слова *шадривый, шадровитый* – рябой, *своробатый* – шероховатый.

ОСТРОВКИ ПАТОГЕННОСТИ (PIs). От англ. pathogenic islets – *островки патогенности.* Большие хромосомные районы (35–200 тыс. п.н.) в геномах грамотрицательных и грамположительных бактерий, содержащие несколько кластеров

генов патогенности, которые обычно отсутствуют в геномах непатогенных изолятов. Интересно, что PIs кодируют интегразу и могут быть расположены в плазмидах, как, например, у *Bacillus anthracis* и *Shigella*.

ПАЛОЧКА КОХА*. Возбудитель туберкулёза – грамположительная кислотоустойчивая бактерия *Mycobacterium tuberculosis*, не имеющая капсул и жгутиков и не образующая спор. В настоящее время в человеческих популяциях распространены резистентные ко многим антибиотикам формы.

*Открыта Робертом Кохом в 1882 г.

ПАНАМИЦИН. Антибиотик, образуемый актиномицетом *Streptomyces alboniger*, стимулирующий образование воздушного мицелия и, соответственно, процесс споруляции и образование конидий со спорами.

ПАПИЛЛОМАВИРУС. От лат. papilla – *сосочек* и греч. oma – *опухоль*. Род ДНК-содержащих вирусов семейства *Papovaviridae*, включая вирус папилломы и вирусы бородавок человека и животных.

За исследование папилломавируса, вызывающего рак шейки матки, немецкий учёный Гаральд цур Хаузен получил в 2008 г. Нобелевскую премию в номинации «Физиология и медицина».

ПАПОВАВИРУСЫ. От первых слогов названий двух родов вирусов – главных представителей семейства *Papovaviridae*: *папиллома*, *полиома* и *вакуолизирующий* вирус (SV40*). Обширная группа самых мелких ДНК-содержащих вирусов – за редким исключением факультативных онкопатогенов, вызывающих образование злокачественных опухолей или доброкачественных папиллом (бородавок) у человека, крыс, лошадей, собак, рогатого скота и других животных (см. также **Полиомы вирус**). Вирионы паповавирусов лишены внешней оболочки, имеют диаметр от 45 до 55 нм и состоят из 72 капсомеров. Геном представлен одной кольцевой двухцепочечной молекулой ДНК с мол. массой $(3–5) \times 10^6$ Da, кодирующей от 5 до 7 структурных белков. Репликация и сборка частиц происходит в ядрах заражённых клеток, а освобождение путём разрушения клеток. Различные виды папилломавирусов (вирусов бородавок человека) отличаются антигенным составом.

*Обезьяний вирус (*Simian virus* 40). Название *вакуолизирующий* вирус получил из-за того, что вызывает образование вакуолей в заражённых клетках в культуре. Впервые был обнаружен в партиях противополиомиелитной вакцины!

ПАРАМИКСОВИРУСЫ. От греч. para – *около*, муха – *слизь* и «вирусы». Вирусы семейства *Paramyxoviridae*, морфологически сходные с вирусами гриппа, способные вызывать гемагглютинацию и гемабсорбцию, благодаря наличию поверхностного гликопротеина HN, а также слияние клеток при участии другого гликопротеина F. Семейство включает три рода: *Paramyxovirus* (возбудители эпидемического паротита (свинки) и парагриппа 1–5 типов, а также вирус ньюкаслской болезни)*, *Morbillivirus* (морбилливирусы – вирусы кори и подобные вирусу кори, вызывающие персистентные инфекции и не содержащие нейраминидазу) и *Pneumovirus* (респираторно-синтициальные вирусы). Парамиксовирусы входят в группу миксовирусов (см. **Миксовирусы**). Вирионы имеют плейоморфную оболочку, содержащую фосфолипид, с поверхностными выступами, внутри которой находится спиральный нуклеокапсид диаметром от 12 до 17 нм. Геном состоит из одной одноцепочечной негативной (иногда и в виде плюс-цепи) молекулы РНК с мол. массой $(5–8) \times 10^6$ Da, кодирующей от 5 до 7 главных вирусных белков, включая ферменты *транскриптазу* и *нейраминидазу*. Репликация вирусов происходит в цитоплазме, а отделение вирусных частиц путём отпочковывания с захватом участков плазматической мембраны клетки-хозяина.

*Сюда же относится и гемагглютинирующий фузогенный вирус мышей, получивший название Сендай (см. **Сендай**).

ПАРВОВИРУСЫ. От лат. parvus – *маленький*, *небольшой* (parvum – *мелочь*, parvulum – *крохотный*) и «вирусы». Семейство ДНК-содержащих вирусов *Parvoviridae*, имеющих очень малые размеры (от 18 до 26 нм) (мельчайшие из известных вирусов). Вирусные частицы состоят из 32 капсомеров, а геном представлен одной молекулой одноцепочечной ДНК с мол. массой $(1,5–2) \times 10^6$ Da, кодирующей три главных полипептида. Репликация и сборка вирусных частиц происходит в ядре клетки-хозяина. Почти не содержат патогенных для человека видов, исключая вирус Норуок и родственный ему вирус гастроэнтерита. Типичные представители – вирус панлейкопении кошек, парвовирус собак, вирус H-1 мышей, вирус крыс Килхэм.

ПАССАЖ. От фр. passage – *проход*. В микробиологии* метод последовательного переноса (пересева) культуры микроорганизмов. С помощью многократных переносов вирулентных форм микроорганизмов (в частности, палочки сибирской язвы и вируса бешенства) Луи Пастер открыл явление ослабления (аттенуации) вирулентности, что легло в основу методов получения «живых вакцин».

*Термин также используется в технике культуры эукариотических клеток.

ПЕПЛОМЕР. От греч. peplos – *плетёная ткань* и meros – *часть*. Отдельная субъединица внешней оболочки вириона.

ПЕПЛОС. От греч. peplos – *плетёная ткань*. Внешняя липопротеиновая оболочка вириона.

ПЕРИПЛАЗМА. От греч. peri – *вокруг*, *около* и plasma – *нечто вылепленное*. Пространство между внутренней и наружной мембранами клеточной оболочки у грамотрицательных бактерий. Синоним – *периплазматическое пространство*.

ПЕРИТРИХИ. От греч. peri – *вокруг*, *около* и trichos (trix) – *волос*. Прокариотические клетки, у которых жгутики расположены по всей поверхности. Синоним – *перитрихиальные клетки*.

ПИКОРНАВИРУСЫ. От итал. pico – *очень маленький* (piccolo – *маленький*), англ. RNA (РНК) и «вирусы». Вирусы семейства *Picornaviridae* – самые мелкие из всех известных вирусов (диаметр вирусной частицы 22–30 нм). Не имеют внешней оболочки. Капсид образован 60 субъединицами и содержит одну молекулу позитивной одноцепочечной РНК с мол. массой $2{,}5 \times 10^6$ Da, кодирующую 4 главных полипептида. Репликация и сборка вирусных частиц происходит в цитоплазме клетки-хозяина, а освобождение – путём разрушения клетки. Семейство включает следующие роды: 1) *Enterovirus* (энтеровирусы человека, полиовирусы 1, 2 и 3, вирусы Коксаки (коксеки), эховирусы (вирусы ECHO), вирус гепатита А); 2) *Cardiovirus* (вирусы, подобные вирусу энцефаломиокардита); 3) *Rhinovirus* (риновирусы человека); 4) *Aphthovirus* (вирусы ящура).

ПИЛИ. От лат. pilus – *волос* (pila – *столб*, *свая*). Клеточные придатки белковой природы у бактерий (образования на поверхности клеток), представляющие собой нити диаметром 4 нм и длиной 1–4 мкм. Позволяют бактериям прикрепляться к другим клеткам. Например, *секс-пили*, которыми обладают так называемые F^+-особи*, обеспечивают половой процесс или *конъюгацию* у бактерий. Состоят из гидрофобного белка *пилина* (см. **Пилины**). Синонимы: *фимбрии*, *ворсинки*.

*От англ. fertile – *плодородный*.

ПИЛИНЫ. От лат. pilus – *волос* и prote(in) – *белок*. Белковые гидрофобные субъединицы с мол. массой 8,0 kDa, при полимеризации которых образуются ворсинки (пили) у бактерий.

ПИОКОККИ. От греч. pyon – *гной* и kokkos – *зерно*. Кокковые бактерии (чаще *Streptococcus pyogenes*), вызывающие гнойное поражение тканей.

ПИОЦИАНИН. Пигмент голубого цвета, относящийся к семейству *феназина* (см. **Феназин**), характерный для фитопатогенной бактерии *Pseudomonas aeruginosa*. Синтезируется также бактериями вида *Pseudomonas pyocyanea*, откуда и произведено его название. Обладает свойствами протозойного антибиотика и защищает бактерии от поедания амёбами.

ПЛАЗМОГАМИЯ. От греч. plasma – *нечто вылепленное* и gamos – *брак*. У дрожжей первая стадия полового процесса, при которой происходит слияние вегетативных гаплоидных клеток двух типов *a* и α, ведущих себя как гаметы. На втором этапе происходит слияние ядер – *кариогамия* (от греч. karyon – *ядро ореха*) – с образованием диплоидного ядра.

ПЛАЗМОДИИ. От лат. родового названия возбудителей малярии *Plasmodium*. Взрослая форма возбудителя малярии, например, *Plasmodium falciparum* – возбудитель тропической малярии.

ПЛАЗМОДИЙ. От греч. plasma – *нечто вылепленное* и eidos – *сходство*. Вегетативное тело миксомицетов.

ПЛАЗМИДНАЯ НЕСОВМЕСТИМОСТЬ. Невозможность существования в одной бактериальной клетке различных плазмид.

ПЛЕЙОМОРФНЫЙ. От греч. pleios – *более многочисленный* и morphe – *форма*. Буквально: разнообразный по форме.

ПЛЮС-ЦЕПОЧНЫЙ ВИРУС. Вирус, геном которого представлен в виде кодирующей (смысловой) одноцепочечной ДНК.

ПНЕВМОКОККИ. От греч. pneuma – *дуновение* (относящийся к дыханию) и kokkos – *зёрнышко* (яйцо). Грамположительные патогенные бактерии, например *Streptococcus pneumoniae*, поражающие дыхательные пути человека и других животных (млекопитающих), у которых они вызывают инфекционное заболевание лёгких – *пневмонию* (откуда и возникло название).

ПОЗДНИЕ ГЕНЫ БАКТЕРИОФАГА. Гены, которые транскрибируются после начала репликации фаговой ДНК. Кодируют компоненты инфекционных фаговых частиц.

ПОЗИТИВНЫЕ ГЕНОМЫ. Геномы вирусов, состоящие из полинуклеотидных последовательностей, которые могут непосредственно транслироваться в белки, если это РНКовый геном. В случае ДНКового генома он имеет такую же последовательность, что и соответствующая мРНК.

ПОКСВИРУСЫ. От англ. pox – *сифилис* (устар.) (более точное значение – заболевания, протекающие с кожными высыпаниями). Семейство *Poxviridae* включает ДНК-содержащие вирусы, реплицирующиеся в цитоплазме заражённых клеток и патогенные для человека и животных. Обладают аффинитетом к кожным тканям. К ним относятся, например, вирусы осповакцины, оспы, обезьяньей оспы, коровьей оспы (род *Orthopoxvirus*), инфекционного пустулёзного дерматита (орфвирус), вирус псевдооспы коров (узелков доильщиц) (род *Parapoxvirus*), вирус оспы кур (род *Avipoxvirus*), вирус оспы овец (род *Capripoxvirus*), вирус миксомы кроликов (род *Leporipoxvirus*), а также вирусы подсемейства, поражающего насекомых. Вирионы поксвирусов крупные (300–450) × (170–260) нм, включают более 30 структурных белков и несколько ферментов, в том числе ДНК-зависимую транскриптазу. Сборка и репликация вирусных частиц происходит в цитоплазме на так называемых «тельцах-включениях», а образующиеся вирионы покидают клетку-хозяина почкованием (и такие вирусы содержат внешнюю фосфолипидную оболочку) или в результате разрушения клетки.

ПОЛИГОСТАЛЬНОСТЬ. От греч. poly – *много* и лат. hospitalis – *гостеприимный*, *радуш-*

ный. Термин, использующийся для обозначения *многохозяйности* микроорганизмов.

ПОЛИОВИРУС. От греч. polios – *серый*. Возбудитель полиомиелита, передающийся через фекалии* и известный учёным с 30-х гг. XX в. Поражает моторные нейроны ЦНС, проникая внутрь клеток с помощью опосредованного рецепторами эндоцитоза. Выделяют три группы вирусов (штаммы 1, 2 и 3), отличающиеся по своим антигенным свойствам (см. **Полиомиелит**). В результате интенсивной и эффективной вакцинации, направленной на полное уничтожение полиовируса, он стал «расползаться» по другим регионам и в настоящее время вирус дикого типа распространён в Индии, Пакистане, Афганистане и многих странах Африки от Египта до Судана.

*Вирус попадает в организм через рот, оттуда через пищеварительный тракт в кровоток и далее – центральную нервную систему.

ПОЛИОМИЕЛИТ. От греч. polios – *серый*, myelos – *спинной мозг* и суффикса «ит», указывающего на воспаление. Острое инфекционное заболевание, вызываемое *полиовирусами* (семейство *пикорнавирусов* – мелких РНК-содержащих вирусов), при котором вирусы поражают преимущественно серое вещество спинного мозга (двигательные нервы и нейроны передних рогов), в результате чего возникают параличи и атрофия мышц, главным образом, конечностей. Заболеванием страдают в основном дети и подростки*. Для борьбы с полиомиелитом были созданы две вакцины. Первая вакцина была приготовлена в 1955 г. американским вирусологом Джонасом Солком (Jonas E. Salk) на основе инактивированного с помощью формалина вируса (известна также под обозначением IPV – *injection polio vaccine*). Вторая вакцина была разработана в 1962 г. на основе живого вируса (OPV – *oral polio vaccine*) другим американским учёным Альбертом Сейбином (Albert B. Sabin)**. Если первую вакцину нужно вводить инъекционно, то для вакцинации с помощью второй достаточно капнуть на язык несколько капель раствора. Вакцина OPV относится к трёхвалентным (tOPV) и содержит три штамма полиовируса 1, 2 и 3. С этой вакциной связаны случаи поствакцинального полиомиелита, вызываемого штаммом 2. Поэтому её пытаются заменить бивалентной вакциной (bOPV). В настоящее время также пытаются создать вакцину, которую можно было бы включить в состав ассоциированной вакцины против гепатита В, гриппа, дифтерии, коклюша и столбняка (см. также **Полиовирус**). Следует подчеркнуть, что повышение уровня гигиены парадоксально повысило опасность развития паралитической формы полиомиелита. Синоним – «*детский паралич*».

*Это заболевание может поражать и взрослых, неиммунизированных людей. Красноречивым примером тому служит трагическая судьба 32-го президента США Франклина Делано Рузвельта (1882–1945), который заболел полиомиелитом в 1921 г. У детей старшего возраста и молодых людей, заражённых вирусом полиомиелита, параличи возникают значительно чаще, чем у переболевших маленьких детей, у которых инфекция протекает обычно в скрытой форме.

**Оба вирусолога родом из России.

ПОЛИОМЫ ВИРУС. От греч. poly – *много* и oma – *опухоль*. Буквально: многоопухолевый вирус*. Опухолеродный ДНК-содержащий паповавирус (папилломавирус), вызывающий опухоли различной локализации у мышей при введении в больших дозах новорождённым мышам*. Вирус присутствует в скрытой форме у мышей многих пород.

*Названием подчёркивается способность вируса вызывать опухоли самой разной локализации. Вирус был обнаружен американским вирусологом Гроссом (Gross L.) в 1958 г., который вызывал образование различных опухолей у мышей с помощью биологического материала, заражённого вирусом лейкемии (в материале вирус *полиомы* присутствовал в качестве примеси).

ПОЛОВОЙ ФАКТОР. Саморепродуцирующийся генетический элемент бактерий, способный существовать в двух состояниях, *автономном* и *интегрированном*. В автономном состоянии половой фактор реплицируется независимо от бактериальной «хромосомы». Продукты фактора F придают бактерии F^+ способность переносить половой фактор в бактерию F^- (однонаправленный процесс или перенос), в результате чего клетка F^- становится клеткой F^+. Интеграция F-фактора в бактериальную «хромосому» приводит к тому, что половой фактор превращает F^+-клетку в Hfr-клетку* (от англ. high frequency of recombination – *высокая частота рекомбинации*). Такой штамм образует прототрофные рекомбинанты с частотой, в 10^3 раз большей, чем родительский штамм, а переход F^+-клетки → Hfr-клетку получил название «мутация плодовитости». Естественно, что интегрированный половой фактор реплицируется как часть бактериальной «хромосомы». Половой фактор относится к *эписомам* (см. **Факторы F** и **Эписомы**).

*Штамм *E. coli*, обладающий высокой способностью к рекомбинации, был получен в 1950 г. Кавалли, который и дал ему соответствующее название. Позднее этот штамм стали называть Hrf-Cavalli (HrfC).

ПРОВИРУС. От греч. pro – *перед* и «вирус». Вирус, встроенный в геном клетки-хозяина (генетически объединённый с ней). Другими словами, интегрированная подобно *транспозону* в геном клетки-хозяина двухцепочечная кДНК ретровируса. На обоих концах содержит специальные последовательности, называемые длинными концевыми повторами (LTR), играющими важную роль в процессе интеграции провируса, и действуют как промоторы.

ПРОКАЗА. Устаревшее название хронического инфекционного гранулёматозного заболевания, вызываемого микобактерией (*Mycobacterium leprae*), называемой также палочкой Хансена. Заражаются *проказой* при непосредственном кожном контакте, как правило, ещё в детстве, но проявляется она только минимум через 15 лет. Людей, заболевших проказой, издавна помещали в своеобразные резервации – *лепрозории*. Установлено, что 80–85 % людей не восприимчивы к проказе, т.е. у остальных 15–20 % людей существует генетическая предрасположенность к проказе. Для лечения используются препараты сульфонового ряда. В XIII в. человечество пережило эпидемию проказы. В настоящее время справиться с проказой пока не удалось и существует угроза её более масштабного возвращения (см. **Лепра**). Синонимы: *лепра*, *болезнь Хансена* (*Гансена*), *гансеноз* и *«ленивая смерть»*.

ПРОСТЕКА. От греч. prosteke (προσθηκη) – *придаток*. Вырост клетки, длинной 0,5–3,0 мкм, покрытый плазматической мембраной и клеточной стенкой, содержащий цитоплазму, лишённую рибосом и ДНК. На вершине простеки выделяется небольшое количество адгезивного материала, служащего для прикрепления клетки к различным поверхностям. Простеку несут так называемые *простековые*, или *стебельковые* бактерии*, обладающие также полярным жгутиком, например, *Caulobacter crescentus*. Синоним – *стебелёк*.

*Клетки с полярной дифференциацией, зависящей от клеточного цикла (клетки, обладающие механизмом выбора полюса для образования стебелька в процессе деления).

ПРОСТЕКОВЫЕ БАКТЕРИИ. От греч. prosteke – *придаток*. Бактерии, несущие выросты (см. **Простека**).

ПРОТОПЛАСТЫ. От греч. protos – *первый* и plastos – *вылепленный*. Бактерии, утратившие свои клеточные стенки.

ПРОФАГ. От греч. pro – *перед* и «фаг». Стабильный компонент бактериальной «хромосомы», представляющий собой встроенный в неё лизогенизирующий геном умеренного фага. Синоним – *провирус*, если речь идёт об инфицированной эукариотической клетке.

Одна из особенностей профага заключается в том, что он предохраняет клетки от размножения в них гомологичных суперинфицирующих фагов (см. **Дисиммунные фаги**).

ПСЕВДОМОНАДЫ. От греч. pseudos – *ложь* и monas (monados) – *единица*. Буквально: ложные монады. Род анаэробных, подвижных, грамотрицательных бактерий семейства *Pseudomonadaceae*. Распространены преимущественно в почве, а также в морской и пресной воде, и лишь некоторые виды патогенны для животных или растений. Относятся к микроорганизмам, обладающим самым большим прокариотическим геномом. Типичный представитель – возбудитель синегнойной инфекции *Pseudomonas aeruginosa*.

ПСИТТАКОЗ. От греч. psittakos – *попугай* и -osis – *состояние*. В буквальном смысле, «лихорадка попугаев». Острое инфекционное заболевание птиц, передающееся людям, у которых оно проявляется воспалением лёгких. Вызывается внутриклеточными паразитами *риккетсиями*. Относится к группе орнитозов* (риккетсиозов). Пситтакоз – пример латентной инфекции, активирующейся у птиц при стрессе, например, таком, как гнездование и размножение, что приводит к нарушению равновесия между паразитом и хозяином. Семейство заболеваний, вызываемых риккетсиями**, называется группой *пситтакоза – лимфогранулёмы* (P–LV) (см. **Лимфогранулёма** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**).

* Не совсем точное, но очень удобное название.

**Большинство из них принадлежит к роду *Miyagawanella* или, по-другому, группе пситтакоза Бэдсона (*Bedsonia*), названной в честь исследователя, внёсшего большой вклад в изучение этих микроорганизмов.

ПУРПУРНЫЕБАКТЕРИИ*. От лат. purpura < греч. porphureos – *красновато-фиолетовая краска* (порфирин). Аноксигенные** фототрофные окрашенные бактерии, содержащие пигмент *бактериопурпурин* и осуществляющие фотосинтез (ассимиляцию CO_2) без выделения кислорода. Подразделяются на два типа** – серные, осуществляющие литотрофный метаболизм (как бесцветные серные бактерии) и выделяющие серу, и несерные, – для которых помимо литотрофии характерен также органотрофный метаболизм (выделяют окисленное органическое вещество).

*Термин «пурпурные бактерии» впервые предложил датский ботаник Эугениус (Евгений) Варминг (1841–1924).

***Аноксигенность* – буквально: неспособность порождать кислород.

***Подразделение провёл в 1919 г. немецкий ботаник Йоханнес Будер (1884–1966).

РАБДОВИРУСЫ. От греч. rhabdos – *палочка*, *полоска* и «вирусы». Семейство вирусов *Rhabdoviridae*, включающее роды *Lyssavirus** (вирус бешенства и сходные с ним вирусы), *Vesiculovirus* (вирус везикулярного стоматита и сходные с ним вирусы), паразитирующих на млекопитающих, птицах, рыбах, насекомых, а также группу рабдовирусов растений. Вирионы имеют пулевидную, а вирусы растений – бацилловидную форму, размером 50–95 × 130–380 нм. Спиральный нуклеокапсид образует совершенный цилиндр, а геном образован одной негативной одноцепочечной молекулой РНК с мол. массой $(3,5–4,6) \times 10^6$ Da, кодирующей 4–5 главных вирусных белков, включая транскриптазу. Репликация происходит в цитоплазме, а освобождение путём отпочковывания вирусных

частиц от плазматической мембраны клеток-хозяев (вирус везикулярного стоматита) или эндоплазматических мембран с последующим экзоцитозом (вирус бешенства).

*От англ. lyssa – *бешенство* (устаревш.). Интересно отметить, что иммунная система человека по каким-то причинам вирус бешенства «не видит». Если клинические симптомы бешенства уже проявились (в частности, «водобоязнь», вызванная спазмом глотательных мышц), то человек обречён. Все теплокровные животные, к сожалению, могут быть носителями вируса бешенства. В настоящее время у животных симптоматика бешенства сильно сглажена.

РАПИДОСОМЫ. От фр. rapide – *быстрый* и греч. soma – *тело*. Внутриклеточные белковые включения у некоторых прокариот (см. **Бактериоцины**). Рапидосомы встречаются у *Saprospira grandis* и *Aquaspirillum itersonii*.

РЕЗИСТЕНТНОСТЬ. От лат. resistentia – *сопротивление*. Термин обычно отражает невосприимчивость бактерий к антибиотикам, возникающую в результате их клинического применения. Существует несколько механизмов возникновения резистентности. Один из них связан с включением механизма ускоренного мутирования, например, при возникновении резистентности к *ципрофлоксацину*. Этот механизм порождает лавину мутаций, скорость образования которых превышает обычный процесс репликативного мутирования почти в 10 тыс. раз (см. **Механизм-SOS**).

РЕОВИРУСЫ. От греч. rheos – *течение*, *поток* и «вирусы». Небольшое семейство вирусов *Reoviridae*, включающее 4 рода возбудителей заболеваний человека и животных: *Reovirus*, *Orbivirus*, *Rotavirus*, *Cypovirus* (вирус цитоплазматического полиэдроза*) и два рода вирусов растений (*Phytoreovirus* и *Fijivirus*), содержащих линейную двуспиральную РНК, состоящую из 10–12 сегментов с общей мол. массой $(12–20) \times 10^6$ Da и кодирующую от 6 до 10 вирионных полипептидов, включая ферменты, в том числе транскриптазу. Поскольку вирус имеет собственную репликазу, его размножение происходит в цитоплазме клеток. Вирусы, принадлежащие к различным родам, различаются по физико-химическим и морфологическим особенностям. Передача *рео-* и *ротавирусов* происходит прямым путём, а *орбивирусы*** переносятся членистоногими (см. также **Ротавирусы**).

*Откуда и образовано название рода вирусов.

**К ним относятся: вирус колорадской клещевой лихорадки, вирус Орунго (лихорадка в Нигерии и Уганде), вирус Кемерово.

РЕСПИРАТОРНО-СИНТИЦИАЛЬНЫЙ ВИРУС (RSV). От лат. respiratio – *дыхание*, «синцитий»* и «вирус». Вирус из группы *миксовирусов*, не обладающий способностью к гемагглютинации и гемадсорбции. Вызывает простудные заболевания (инфекции верхних дыхательных путей).

*Синцитии (от греч. syn – *вместе* и kytos – *клетка*) – многоядерные клетки, возникающие в результате слияния при инфицировании их вирусом. В 2013 г. была установлена структура антитела, с помощью которого организм человека борется с вирусом, что позволит создать эффективную вакцину.

РЕТРОВИРУСЫ*. От греч. retro – *назад*, *вспять* и «вирусы». Семейство широко распространённых среди позвоночных животных РНК-содержащих вирусов (*Retroviridae*), цикл размножения которых обеспечивается обратной транскриптазой (ревертазой) и проходит через стадию двухцепочечной ДНК, встраивающейся (интегрирующейся) в ядерную ДНК клетки-хозяина. Ретровирусы подразделяются на вирусы, не имеющие онкогенов (*v-onc*$^-$), и вирусы, имеющие онкогены (*v-onc*$^+$). В семейство ретровирусов входят вирус саркомы Рауса (RSV), вирусы саркомы мышей Харви (Ha-MuSV) и Молони (Mo-MuSV), вирус лейкоза мышей (MuLV), вирус лейкоза птиц (ALV), вирус, вызывающий карциному молочных желёз у мышей (MMTV), называемый также *фактором молока*, вирусы Т-клеточного лейкоза человека (HTLV-I, II, III) и т.д. Следует отметить, что далеко не все ретровирусы онкогенны или патогенны. В отличие от других вирусов, ретровирусы не убивают клетки, а вызывают хроническую инфекцию, которая или выражается усилением клеточной пролиферации, или никак не проявляется изменениями в характере роста клеток. Геном ретровирусов содержит три гена и представлен *двумя* идентичными одноцепочечными позитивными молекулами РНК, несущими *кэп* на 5′-конце и поли(А) на 3′-конце (т.е. геном у ретровирусов диплоидный и в принципе способен к рекомбинации). Его структура организована по общей схеме LTR-gag-pol-env-LTR**, где LTR – длинные концевые повторы, находящиеся в прямой ориентации на обоих концах ДНК ретровируса. Помимо структурных белков, в состав вирионов ретровирусов входит ревертаза. С 5′-концом также нековалентно связана специфичная для данного вируса какая-либо тРНК, захваченная из клетки-хозяина и играющая роль затравки (праймера) при репликации вируса. В составе многих ретровирусов находятся также онкогены – копии нормальных клеточных генов***, например, вирус саркомы Рауса содержит онкоген *v-src*, кодирующий тирозиновую протеинкиназу. Для РНК-содержащих вирусов, включая ретровирусы и вирусы гриппа, характерен высокий уровень ошибок (мутаций) при репликации РНК****, что, наряду с другими особенностями генома*****, даёт им определённые селективные преимущества, т.е. делает их неуязвимыми перед иммунной системой организма-хозяина. Ретровирусы подразделяются на три неравных подсемейства: *лентивирусы*, *спумавирусы* и *онковирусы* (самое многочисленное подсемейство).

*Своё название ретровирусы получили из-за того, что генетическая информация в цикле размножения вируса движется в обратном направлении от РНК → ДНК, и это движение обусловлено наличием в составе вирусов обратной транскриптазы (ревертазы).

**Ген *gag* кодирует синтез группоспецифических вирусных антигенов нуклеоида – белков сердцевины (от англ. *group specific antigen*), ген *pol* – обратную транскриптазу (*polymerase*) и ген *env* – гликопротеины вирусной оболочки (envelope). LTR – аббревиатура от англ. *long terminal repeat* – длинные концевые повторы.

***Почему ретровирусы используют клеточные гены? Во-первых, потому, что это очень эффективные клеточные инструменты, приспособленные для работы именно в клетках и, во-вторых, потому, что при такой стратегии резко снижается результативность иммунологической защиты организма от вирусов.

****Во-первых, одноцепочечные РНК химически менее устойчивы и, во-вторых, все матричные процессы копирования РНК (репликация, транскрипция и обратная транскрипция) весьма склонны к ошибкам.

*****В геноме вируса гриппа присутствуют 8 отдельных молекул РНК, и при заражении клетки сразу двумя разными штаммами в принципе могут возникнуть 64 геномные комбинации вирусных частиц.

РИККЕТСИИ*. Облигатные внутриклеточные паразиты, сходные с грамотрицательными бактериями. Обычные обитатели клеток у блох, вшей и клещей (риккетсиозы могут передаваться иксодовыми клещами). Патогенные формы поражают животных и человека. Вызывают ряд тяжёлых заболеваний, таких как пятнистая лихорадка Скалистых гор (клещевой риккетсиоз), марсельская лихорадка, лихорадка Q (ку-лихорадка), болезнь *цуцугамуши* (лихорадка речная японская, или *акамуши*), сыпной тиф** и др.

*Название дано по имени американского микробиолога Х.Т. Риккетса (H.T. Ricketts, 1871–1910).

**Возбудитель сыпного тифа был открыт чешским микробиологом С. Провачеком (1876–1915), в связи с чем этот типовой вид рода риккетсий получил название *Rickettsia prowazekii*.

РИККЕТСИОЗЫ. От названия микроорганизмов «*риккетсии*» и греч. -osis – *состояние*. Группа инфекционных заболеваний человека, животных и птиц, вызываемая инфекционными агентами, получившими название риккетсии (см. **Риккетсии**).

РИНОВИРУСЫ. От греч. rhis (rhino) – *нос* и «вирусы». Вирусы, поражающие клетки слизистой оболочки верхних дыхательных путей, ответственные за возникновение простудных заболеваний. Растут лучше при температуре 33 °С, чем при 37 °С. По-видимому, поэтому они и обосновались в полости носа, а переохлаждение организма способствует их росту и возникновению простуды. Риновирусы отличаются высоким разнообразием серотипов, что резко снижает вероятность снижения заболеваемости с помощью вакцинации.

РОТАВИРУСЫ* (род *Rotavirus*, семейство *Reoviridae*). От лат. rôta – *колесо***. Основной этиологический агент острых инфекционных гастроэнтеритов у птиц, млекопитающих и человека. Эпидемиологами установлено, что патоген служит главной причиной острой профузной диареи у детей до 5 лет и передаётся воздушно-капельным путём или при контакте с заражёнными предметами. Ротавирус тотально поражает эпителий слизистой оболочки кишечника, что приводит к обезвоживанию организма, вплоть до наступления шока. Вирион ротавируса имеет трёхслойную белковую структуру в виде сферы Ø~75 нм, обладающей икосаэдрической симметрией с триангуляционным числом Т-13. Геном вируса представлен одиннадцатью сегментами двухцепочечной РНК, каждый из которых является отдельным геном. Всю совокупность белков вируса подразделяют на две группы – структурные (VP – *viral proteins*) и неструктурные (NSP – *non structural proteins*) белки, отвечающие за формирование оболочек вируса, его антигенные свойства, а также за репликацию РНК и патогенность. Репликация и сборка вирусных частиц происходит в цитоплазме заражённой клетки.

*Идентифицированы в 1950 г. как причина вирусного гастроэнтерита у мышей.

**Вирусные частицы, обнаруженные в 1973 г. Рут Бишоп и соавторами (Ruth Bishop [et al.], 1973), под электронным микроскопом по виду напоминают колесо с широкой ступицей, короткими спицами и хорошо очерченным ободом, откуда и было произведено название.

САЛЬМОНЕЛЛА (Salmonella). Род неспороносных кишечных палочковидных бактерий, подвижных аэробов. Многие из сальмонелл патогенны для человека и животных (например, у человека вызывают брюшной тиф и паратиф). Сальмонеллы способны проникать в клетки кишечного эпителия, печени и селезёнки (см. **Секреторная система бактерий**), а также перестраивать изнутри фагоцитирующие клетки (нейтрофилы и дендритные клетки), изменяя мембрану эндоцитозной вакуоли таким образом, что она становится неспособной сливаться с мембраной лизосом, в результате чего вакуоли становятся надёжным местом укрытия для бактерий.

*Название образовано от имени американского патолога Сальмона Д.Э. (Salmon D.E.).

САЛЬМОНЕЛЛЁЗ. Острая кишечная инфекция, вызываемая сальмонеллами (*Salmonella enterica*, *Salmonella typhi*). Характеризуется лихорадкой, общей интоксикацией и нарушениями функций кишечника (диарея, рвота).

САРЦИНЫ. От лат. sarcina (sarcio) – *связка*, *узел*. Сферические бактерии, собранные в пакеты.

СЕКРЕТОРНАЯ СИСТЕМА БАКТЕРИЙ. Специализированные молекулярные инъецирующие устройства* патогенных бактерий, обозначаемые как TSS**, с помощью которых они вводят в клетки организма-хозяина *эффекторные молекулы* и *токсины*. К ним могут относиться якорные молекулы типа *Tir*, с помощью которых бактерия закрепляется на плазмалемме, а также десятки других белковых молекул, перестраивающих актиновый цитоскелет клетки, в результате чего бактерия проникает внутрь клетки. С помощью этой системы, например, сальмонеллы преодолевают барьер, состоящий из эпителиальных клеток кишечника. Возможны и другие вмешательства, например в клеточную систему коммуникаций, с последующим запуском локальных воспалительных реакций, а также реакций, приводящих к протеолизу молекул иммуноглобулинов (так поступает *Neisseria meningitidis*), к разрушению макрофагов (*Salmonella enterica*).

*Оснащены своеобразной иглой, протыкающей плазмалемму клетки организма хозяина.

**После буквы Т ставится цифра, отражающая порядок очерёдности обнаружения этой системы, например, T3SS характерна для патогенного штамма *Escherichia coli O157.*

СЕКС-ПИЛИ. От лат. sexus – *пол* и pilus – *волос*. Половые ворсинки, обеспечивающие перенос ДНК при конъюгации у бактерий (см. также **Пили**).

СЕНДАЙ. Вирус Сендай*. Гемагглютинирующий вирус (агент) мышей из группы (семейства) парамиксовирусов, широко использовавшийся ранее** в экспериментальной практике для слияния клеток. Обработка клеток вирусом Сендай, благодаря наличию гликопротеина F изменяет клеточные мембраны таким образом, что при соприкосновении клеток друг с другом их мембраны сливаются и в результате образуются *гетерокарионы* (если в культуре присутствуют разные по происхождению клетки) или *гомокарионы* и *гомополикарионы* (в культуре однотипных клеток).

*Получил название от одноимённого японского города Сендай, где впервые был обнаружен.

**До обнаружения у полиэтиленгликоля (ПЭГ) *фузогенных*, т.е. способствующих слиянию, клеток свойств.

СЕРНЫЕ БАКТЕРИИ. Нефототрофные бактерии, окисляющие восстановленные соединения серы. По физиологическому типу подразделяются на: 1) облигатные хемолитоавтотрофы; 2) факультативные хемолитоавтотрофы; 3) хемолитогетеротрофы; 4) хемоорганогетеротрофы. Последние способны окислять соединения серы, но не получают за счёт этих процессов энергию. Для них источником энергии и углерода служат органические субстраты. Предполагают, что окисление ими сульфидов играет роль защитных детоксицирующих процессов. В настоящее время самые старые организмы на Земле. Серные бактерии, например, обитают в крови красных трубчатых червей, живущих в глубоководных местах около подводных вулканов («чёрных курильщиков») в областях океанических разломов.

СЕРОВАР. От лат. serun – *сыворотка* и «вариант». Буквально: *серологический вариант*. Таксономическая категория, используемая в эпидемиологических исследованиях, основанная на выявлении серологических вариантов вида или подвида микроорганизмов, отличающихся по антигенам от других штаммов. Другими словами, группа микроорганизмов одного вида (подвида), определяемых серологическими методами. Так, например, у рода *Salmonella* обнаружены более 4 тыс. сероваров, при этом различные серовары (серотипы) сальмонелл содержат 10–12 % уникальной ДНК, которая в большинстве случаев разбросана по всему геному. Синоним – *серотип*.

СЕРОТИП. От лат. serum – *сыворотка* и греч. typos – *отпечаток*, *образец*, *форма*. 1. Синоним термина *серовар.* 2. Тип вируса, определяемый по нейтрализации его инфекционности с помощью иммунных сывороток, например, серотипы реовируса 1, 2, и 3.

СИБИРСКАЯ ЯЗВА (СЯ). Возбудитель *Bacillus anthracis*. Заболевание легко передаётся и распространяется от человека к человеку. Споры СЯ очень устойчивы к внешним воздействиям. Классический диагностический признак СЯ – чёрно-красные язвы, называемые «шапочка кардинала». Возбудитель сибирской язвы – потенциальный агент для разработки и применения биологического оружия массового поражения в руках современных террористов*.

*Вспомните биотеррористическую акцию секты «Аум Сёнрике» в токийском метро в 1993 г., а также рассылку по почте в конвертах спор возбудителя сибирской язвы в США в 2001 г. и, наконец, трагедию в Свердловске в 1959 г., вызванную утечкой искусственного штамма СЯ.

СИМБИОНТНОЕ БАКТЕРИОНОСИТЕЛЬСТВО. От греч. symbion (symbiontos) – *сожительствующий*. Микрофлора, населяющая макроорганизм (в том числе человека) и обеспечивающая его ферментами, витаминами и другими физиологически активными веществами, а также способствующая усвоению трудноперевариваемых пищевых веществ и микроэлементов и выступающая как защитный буфер против развития патогенной и гнилостной микрофлоры. Кроме того, присутствие симбионтной микрофлоры необходимо для формирования эффективной иммунной системы. Доминирование антибактериальной идеологии в медицине привело к разрушению эволюционно сложившегося баланса человек – симбионтная ми-

крофлора и замещению её на патогенную микрофлору. Так, уже в 60-е гг. XX века медики рапортовали о победе над стрептококковой инфекцией, которая тотально подавляется антибиотиками. В результате мы утратили β-гемолитический стрептококк группы А, продуцент фибринолитического энзима – стрептокиназы, и получили взамен целый спектр сердечно-сосудистых патологий.

Теперь все мы родом из прививочно-таблеточного детства, лишённые в результате медицинского терроризма противовирусного и противоопухолевого иммунитета.

СИФИЛИС*. Острое и переходящее в хроническую форму инфекционное венерическое заболевание. Вызывается бледной трепонемой (*Treponema pallidum* или *Spirochaeta pallida*), передающейся чаще всего половым путём (не исключается и бытовой путь, а также конгенитальный**). Диагностический признак сифилиса – «ожерелье Венеры» – сыпь вокруг шеи. В тропических регионах встречается невенерическая форма заболевания, передающегося при прямом контакте через кожу. Согласно одной из теорий сифилис стал передаваться половым путём только после попадания в более суровые, чем в тропиках, климатические условия Европы. Синоним – *люэс*.

В древнегреческой мифологии существует понятие о «моровых стрелах Аполлона». У латинян *зараза* олицетворялась в образах мифических злых жён, носящих имена Pestis и Lues. Отсюда происходит название бактерии, возбудителя чумы, *Yersinia pestis*. Общеупотребительное название в европейских языках венерического заболевания сифилиса *люэс* связано с именем другой *заразы*, носившей имя Lues.

*Заболевание впервые описал итальянский учёный Джованни Фракасторо в поэме, герой которой пастух по имени Сифилус своими насмешками возбудил гнев Бога Солнца, и тот покарал его болезнью. Считается, что сифилис в Европу привезли из Южной Америки члены экспедиции Колумба в 1495 г.

**Врождённый.

«СЛИЗИСТЫЕ ШАРЫ». Название скоплений пещерных метанобразующих бактерий. Эта форма жизни, позволяет предположить существование подобных микроорганизмов, например, на спутнике Юпитера – Европе.

СНОТИТЫ. От англ. snot – *сопли*. Бактериальные колонии, обитающие в пещерах и напоминающие внешне слизь. Способны усваивать сероводород с выделением серной кислоты в высокой концентрации (выше, чем в автомобильных аккумуляторах).

SOS-БЛОК. От англ. аббревиатуры радиосигнала бедствия SOS* – save our souls – *спасите наши души*. Операторная последовательность в ДНК, длинной около 20 п.н., узнаваемая белком-репрессором LexA (см. **SOS-ответ**).

*Другой вариант аббревиатуры SOS – sound on sound – *звук на звук*.

SOS-ОТВЕТ. Ответ бактериальной клетки на облучение УФ-светом, а также радиационные повреждения. При этом включается в общей сложности до 20 бактериальных генов, в том числе и кодирующих ферменты репарации, которые помогают клетке выжить. Эти гены в совокупности называют *SOS-системой**, а их активацию *SOS-ответом*. Одним из ответов бактерии на УФ-облучение может быть индукция фага λ. Механизм ответа связан с белком Rec A, обладающим протеазной активностью, который расщепляет белок-репрессор хозяйской клетки Lex A, а в случае индукции фага – и λ-репрессор (см. **SOS-блок**).

*SOS-систему может запустить и любой активный канцероген. Считается, что способность некоторых соединений индуцировать SOS-ответ коррелирует с его способностью индуцировать образование опухолей у животных. Поэтому бактерии используются в качестве детекторов при проверке веществ на канцерогенность.

СПИРИЛЛЫ. От лат. spirilla, уменьшительное от spira – *изгиб*, *извив*. Бактерии, имеющие форму спиралек (извитых, изогнутых палочек).

СПИРОХЕТЫ. От лат. spira*, spirae < греч. speira – *изгиб*, *извив*, *виток* и греч. chaite – *волосы*. Бактерии с волосовидной изогнутой (извитой) формой клетки. Движение спирохет обеспечивают нитевидные структуры, сходные со жгутиками, но функционирующие иначе, поскольку представляют собой периплазматические «фибриллы» (находятся под чехлом, покрывающим клетку), закрученные вокруг спирально изогнутого цилиндра клетки и не выходящие в окружающую клетку среду. Отсюда движение спирохет обусловлено волновыми колебаниями, изгибанием тела самих очень гибких клеток.

*Уменьшительное spirilla.

СПОРУЛЯЦИЯ БАКТЕРИАЛЬНАЯ. От греч. spora – *сев*, *семя*. Процесс, приводящий к образованию спор (экзо- или эндоспор) и представляющий собой простую форму дифференцировки у некоторых бактерий. Споруляция начинается с асимметричного деления клетки, приводящего к образованию двух различных компартментов – *предспоры*, превращающейся в *эндоспору*, и материнской клетки, лизирующейся после образования эндоспоры с освобождением последней.

СПОРЫ БАКТЕРИАЛЬНЫЕ. От греч. spora – *сев*, *семя*. Клетки особого типа, обладающие устойчивостью к длительному переживанию неблагоприятных условий внешней среды (переживанию длительных периодов стресса)*. Одновременно споры представляют собой форму распространения бактерий в окружающей среде, благодаря чему спорообразующие бактерии в природе вездесущи. Бактериальные споры характерны

для различных видов родов *Bacillus*, *Clostridium*, *Streptomyces*, а также для *миксобактерий*.

*Таких, как исчерпание питательных веществ, высокая плотность клеточной популяции, действие химических или физических факторов.

СПУМАВИРУСЫ. От лат. spuma – *пена*. Вирусы подсемейства ретровирусов, которые были исходно обнаружены как загрязнители (контаминанты) первичных клеточных культур (Hooks J.J., Gibbs C.J., 1975). Вызывают характерную пенную дегенерацию клеток культуры (цитоплазма клеток имеет как бы вспененный вид из-за наличия большого числа вакуолей). Спумавирусы выявлены у многих представителей млекопитающих, включая человека. Синонимы: «*пенящие вирусы*» (англ. the *foamy viruses*), «*пенящий агент*».

СТАФИЛОКОККИ. От греч. staphyle – *виноградная гроздь* и kokkos – *зерно*. Шаровидные неподвижные бактерии, способ деления которых приводит к образованию скоплений клеток, напоминающих гроздь винограда. Болезнетворные виды вызывают ангины и различные гнойные заболевания (например, нагноение ран). Все стафилококки выделяют токсины, называемые *супер-антигенами*, которые являются причиной смертельных инфекций (см. **Суперантигены** в разделе «**Анатомия, физиология и патология человека и животных**»). Кроме того, обнаружено, что люди, страдающие ожирением и диабетом II типа (инсулино-независимым диабетом*), сильнее колонизированы стафилококками, чем в среднем в популяции.

Интересно также отметить, что стафилококки способны разрушить центр удовольствия в коре головного мозга, вследствие чего больные равнодушны к поцелуям (так называемая *фелинофобия*).

*Диабетом, вызванным инсулиновой резистентностью, прежде всего, жировых клеток *адипоцитов*.

СТРЕПТОКОККИ. От греч. streptos – *цепочка* и kokkos – *зерно* (яйцо). Шаровидные неподвижные бактерии, образующие цепочки, состоящие из отдельных клеток (скреплены друг с другом мукоидным веществом клеточных стенок). Некоторые виды стрептококков – продуценты *стрептокиназы*, эффективно лизирующей тромбы. К сожалению, эти штаммы в результате применения антибиотиков практически исчезли из человеческой популяции. Типичный представитель *Streptococcus pneumoniae* (см. также **Пневмококки**).

СТРЕПТОМИЦЕТЫ (Streptomycetaceae). От греч. streptos – *цепочка* и mykes – *гриб*. Семейство, главным образом, почвенных актиномицетов, имеющих выраженный субстратный или воздушный мицелий. Относятся к грамположительным аэробам, размножающимся воздушными спорами. Продуценты таких антибиотиков, как стрептомицин и эритромицин.

СТРОГИЙ КОНТРОЛЬ РЕПЛИКАЦИИ. Репликация однокопийных плазмид, строго согласованная с репликацией кольцевой нуклеоидной ДНК бактерии (бактериальной «хромосомы»).

СТРОГИЙ ОТВЕТ. Термин, обозначающий способность бактерий прекращать синтез тРНК и образование рибосом при голодании.

СУБАНСАМБЛИ. От лат. sub – *под* и фр. ensemble – *совокупность*, *вместе*. Сложные вирусные структуры, собирающиеся независимо друг от друга при самосборке бактериофагов. К субансамблям относятся головка фага, его хвостовой отросток и хвостовые нити, собирающиеся в строго определённой последовательности. Например, субъединицы хвостового отростка фага T4 не ассоциируют до тех пор, пока не сформируется базальная пластинка.

СУЛЬФУРЕТУМ. От лат. sulphuratum (sulphuratus) – *пропитанный серой*. Микробные сообщества (микробные, или бактериальные маты), метаболизм которых основан, главным образом, на интенсивном кругообороте соединений серы (сероводорода), поэтому эти бактерии называют серными. Бактериальные маты, например, характерны для гидротермальных источников на океаническом дне*.

*Открыты не только горячие подводные источники, но и поля холодных источников с не менее богатой фауной. Обнаружено также, что гидротермальные источники дают невидимый человеческому глазу слабый свет, с достаточной энергией для фотосинтеза некоторыми бактериями.

ТАМБЛИНГ. От англ. tumbling – *кувыркание* (tumbler – *акробат*, *переключатель-тумблер*). Термин, обозначающий периоды кувыркания бактерий рода *Proteus* после направленного свободного «пробега».

ТИРОТРИЦИН. Антибиотик, продуцируемый культурой бактерий штамма ATCC 8185 *Bacillus brevis*.

«ТИХОЕ БЕШЕНСТВО». Заболевание, вызываемое особым штаммом вируса бешенства. Протекает без традиционной симптоматики*, проявляясь только высокой температурой, болями в позвоночнике (шее и пояснице) и в ногах. Даже при лечении часто приводит к смерти. Считается, что возможным носителем вируса бешенства являются летучие мыши – вампиры, у которых вследствие стресса** (так называемой «звуковой агрессии»), вызванного хозяйственной деятельностью человека, латентная форма вируса бешенства активируется. Традиционное место локализации вируса бешенства – слюна, с которой он неизбежно передаётся укушенным людям.

*Вирус «обычного» бешенства, которым заражаются от собак, лис и других диких животных даёт 70–80 % смертность.

**Стресс активирует в колонии мышей вирус бешенства, который обычно существует в латентной форме.

ТИФ. От греч. typhos – *копоть*, *помрачённое сознание* (stupor – *оцепенение*). Общее название для ряда острых инфекционных заболеваний (брюшной и сыпной тиф). Возбудитель тифа – риккетсии. Сыпной тиф сопровождается тяжёлой лихорадкой, папулярными высыпаниями на коже и расстройством сознания. Переносчиком сыпного тифа является эктопаразит человека платяная вошь. Чаще встречаются две основные формы тифа – *эпидемический* (сыпной, вызывается *Rickettsia prowazekii*) и *эндемический* (блошиный, вызывается *Rickettsia typhi*) тиф*. Существуют также клещевой, спорадический и тропический тифы. Синоним – *лагерная лихорадка*.

*Эндемический сыпной тиф (иначе, крысиный тиф) передаётся блохами, в экскрементах которых содержатся риккетсии, а человек заражается, расчёсывая укусы. Не исключается заражение и при вдыхании пыли, содержащей риккетсии.

ТОГАВИРУСЫ. От лат. toga – *гражданская верхняя одежда у древних римлян* и «вирусы». Семейство РНК-содержащих сферических вирусов из группы *арбовирусов*, включающее роды *альфавирусов* (арбовирусы группы А, антигенная группа А), *флавирусов* (арбовирусы группы В, антигенная группа В), *рубивирусов* (вирус краснухи) и *пестивирусов* (вирусы болезни слизистых оболочек). Вирион диаметром от 40 до 70 нм, имеет внешнюю фосфолипидную оболочку, окружающую нуклеокапсид. Геном представлен одной одноцепочечной позитивной инфекционной молекулой РНК с мол. массой 4×10^6 Da, кодирующей три-четыре главных вирусных полипептида. Размножаются в цитоплазме клеток членистоногих, рептилий, птиц и млекопитающих и отделяются почкованием (см. **Альфавирусы** и **Флавирусы**).

ТРАНСМИССИЯ. От лат. transmissio (transmitto) – *передача*, *перенесение на других*. Передача инфекции переносчиками болезней (насекомыми, грызунами).

ТРАНСМИССИВНЫЙ. От лат. transmissio (transmitto) – *передача*, *перенесение на других*. Связанный с переносом, передачей. В генетике микроорганизмов – трансмиссивные факторы (плазмиды), например, половой фактор (фактор F), обусловливающий конъюгацию бактерий или факторы переноса лекарственной резистентности (см. **Факторы F** и **Факторы R**).

ТРАНСОВАРИАЛЬНЫЙ. От лат. trans – *через*, *сквозь* и ovarium – *яичник*. Буквально: передающийся через яйца. Например, показано, что вирус висцерального лейкоза (лимфоматоза) кур может передаваться трансовариально новому поколению цыплят. Риккетсии, вызывающие лихорадку Скалистых гор, распространённую в Северной Америке, передаются следующему поколению клещей-переносчиков также трансовариально.

ТРАНСФЕРАБЕЛЬНЫЙ. От лат. transferre (transfero) – *переносить*, *перемещать* и англ. able – *быть в состоянии*. Способный быть перенесённым, например, *трансферабельные* детерминанты резистентности к антибиотикам.

ТРАХОМА. От греч. traches (trachys) – *шероховатый* (англ. harsh, rough) и oma – *вздутие*. Хроническое контагиозное (инфекционное), воспалительное заболевание глаз, известное с античных времён и приводящее к слепоте. Заболевание обычно начинается в детском возрасте, поскольку ребёнок чаще всего заражается от матери и приводит к помутнению роговицы, гипертрофии конъюнктивы, рубцеванию и деформации глаза. Вызывается хламидией *Chlamydia trachomatis*. Трахома теснейшим образом связана с отсутствием надлежащего уровня гигиены. Синонимы: *Египетская офтальмия*, *Гранулярная офтальмия* (см. **Офтальмия** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**).

ТРИАДА КОХА. Критерии этиологической связи инфекционного заболевания и микроорганизма возбудителя, разработанные Робертом Кохом (1843–1910)*.

*Немецкий микробиолог, один из основоположников современной микробиологии (бактериологии) и эпидемиологии. Открыл в 1882 г. возбудителя туберкулёза – микобактерию – «палочку Коха». Нобелевская премия по физиологии и медицине 1905 г.

ТРИХОМОНАДА. От греч. trichoma – *волосы* и monados – *единица*. Одноклеточный паразит человека, млекопитающих, птиц и рыб из класса жгутиковых.

ТРИХОМЫ. От греч. trichos – *волос*. Название, данное цепочкам нитчатых цианобактерий, в составе которых присутствуют покоящиеся формы – *акинеты* и *гетероцисты* (см. соответствующие статьи).

ТРОФОФАЗА. От греч. trophe – *питание* и phasis – *появление*. Фаза роста у микроорганизмов.

ТУБЕРКУЛИН. От лат. tuberculum – *бугорок*. Автоклавированный фильтрат культуры *Mycobacterium tuberculosis*. Используется как гаптен для диагностики туберкулёза (туберкулиновая проба).

ТУБЕРКУЛЁЗ. От лат. tuberculum – *бугорок*. Инфекционное заболевание, вызываемое микобактерией (*Mycobacterium tuberculosis*), которая чаще всего поражает лёгкие (туберкулёз лёгких); может инфицировать и другие органы, например кишечник и кожу. В местах поражения образуются некротические творожистые бугорки, откуда и возникло название. Клинически заболевание сопровождается лихорадкой, истощением и ночной потливостью, а на поздних стадиях кашлем и кровохарканьем. Острый милиарный туберкулёз (от

milium – *просо*) сопровождается образованием милиарных бугорков в различных тканях и органах, а также токсемией. Первичный туберкулёз сопровождается образованием очагов Гона* – лёгочных очагов поражения, протекающих обычно бессимптомно (очаги обызвествления, кальцинации).

*По имени чешского бактериолога и врача А. Гона (A. Ghon, 1866–1936).

ТУЛЯРЕМИЯ. Инфекционное заболевание, вызываемое неподвижной, не образующей споры бактерией *Francisella tularensis* (*Pasteurella tularensis*), которая передаётся человеку от грызунов кровососущими насекомыми. Эта схожая по симптомам с чумой и бруцеллёзом болезнь животных и человека впервые была обнаружена в 1911 г. в Калифорнии (округ Tulare), откуда и произошло её название.

УМЕРЕННЫЕ ФАГИ*. Фаги, обладающие двумя циклами: 1) литическим циклом, завершающимся лизисом клетки и освобождением большого количества фаговых частиц (в основе лежит автономная репликация фага); 2) лизогенным циклом, который заключается в том, что клетка не подвергается лизису, а приобретает фаг в форме профага, встроенного в ДНК клетки. Примером такого фага может служить бактериофаг *Mu*, инфицирующий *E. coli* (см. **Профаг** и **Лизогения**).

*Начало работ с умеренными фагами было положено французским микробиологом Андре Львовым (Lwoff A., 1953).

ФАГОВЫЙ ИММУНИТЕТ. Способность профага, обусловленная выработкой фагового репрессора, предотвращать заражение бактерии другим фагом того же типа.

ФАКТОРЫ ВИРУЛЕНТНОСТИ. Факторы («инструменты»), с помощью которых болезнетворные бактерии обеспечивают своё выживание. К ним относятся микробные токсины, системы бактериальной секреции, в том числе *факторы инвазии* и эффекторные белки. Используя системы секреции (специальные молекулярные секреторно-инъекционные устройства, обеспечивающие доставку в клетку организма-хозяина эффекторных белков), патогенные бактерии перестраивают многие клеточные механизмы таким образом, что позволяет им становиться более агрессивными или колонизировать более широкий спектр хозяев (см. **Секреторная система бактерий** и **Факторы инвазии**).

Часто факторы вирулентности обладают структурной *мимикрией* и либо включают продукцию патогенами гомологов хозяйских белков (например, *Salmonella* и *Yersinia* продуцируют тирозинфосфатазу*, имеющую сиквенсное сходство с эукариотическими фосфатазами), либо обнаруживают сходство с клеточными белками на уровне трёхмерных структур (такой тип мимикрии свойственен энтеропатогенным бактериям, например: *Helicobacter*, *Listeria*, *Pseudomonas*).

*В бактериях обычно не происходит фосфорилирование тирозина.

ФАКТОРЫ ИНВАЗИИ. Специальные белковые детерминанты (эффекторы) у некоторых бактерий, позволяющие им проникать внутрь клеток-хозяев. Они способствуют интернализации (поглощению) бактерий эпителиальными клетками, в норме не способными к фагоцитозу. Например, *Salmonella*, используя одну из разновидностей Т3SS (секреторной системы бактерий) – SPI-1, инъецирует в эпителиальные клетки белковые эффекторы, перестраивающие систему актиновых микрофиламентов таким образом, что плазмалемма обволакивает и втягивает бактерию внутрь клетки (см. **Секреторная система бактерий** и **Факторы вирулентности**).

ФАКТОРЫ F. От англ. fertile – *плодовитый* (fertilization – *оплодотворение*). Факторы, обусловливающие конъюгацию бактерий. Другими словами, факторы, определяющие «мужской» пол бактерии (F^+)*. Представляют собой трансмиссивные плазмиды (эписомы), контролирующие синтез F-пилей** и перенос хромосомных генов от одной бактерии к другой. По отношению к бактериальной хромосоме могут существовать в автономном или интегрированном состоянии. Существуют также варианты, обозначаемые F′ (F-мерогеноты, F-геноты***). Синонимы: *половой фактор*, *фактор конъюгации*, *фактор фертильности*.

*Женские клетки обозначаются символом F^-.

**Бактерии, несущие F-пили, условно называют донорами генетического материала или мужскими клетками.

***У E. coli известны сотни структурно различных вариантов фактора F′.

ФАКТОРЫ R (R-факторы)*. От англ. resistant – *сопротивляющийся*, *стойкий*. Наиболее часто встречающиеся плазмидные факторы (эписомы или комбинированные генетические структуры, похожие на половые факторы), определяющие лекарственную устойчивость (резистентность) микроорганизмов. Отвечают за перенос от одних бактерий к другим устойчивости к антибиотикам, сульфаниламидам и другим лекарственным веществам. Известны как конъюгативные (трансмиссивные), так и нетрансмиссивные R-факторы. Синоним – *факторы переноса устойчивости к антибиотикам* (англ. RTF – *resistance-transfer factor*).

*Исследования R-факторов началось в 1955 г., когда в Японии от больного дизентерией выделили штамм шигелл, обладающих множественной устойчивостью к стрептомицину, тетрациклину, хлорамфениколу и сульфаниламидам. Эти факторы можно отнести к «зловещим» типам половых факторов, которые могут распространять в бактериальной микрофлоре устойчивость к антибиотикам со скоростью верхового пожара.

ФАНТОМНЫЕ ЭПИДЕМИИ (пандемии). От фр. fantome < греч. phantasma – *призрак*. Ново-

яз, обозначающий якобы массовые инфекционные заболевания, вызываемые новыми патогенами, грозящими человечеству неслыханными бедами. Примерами таких заболеваний могут служить птичий грипп и атипичная пневмония. Уже становится ясно, что истерия в обществе создаётся и поддерживается крупными фармацевтическими компаниями и врачами, обслуживающими их и зарабатывающими огромные прибыли на нагнетании всеобщего страха, и всё же!*

*Птичий грипп вызывается вирусом H5N1, проявившим себя в 2003 г. в Китае и убившим более 150 человек. Вирус обладает чрезвычайно высокой полиорганной патогенностью (умирают 60 % заразившихся людей, но вирус ещё не обладает способностью распространяться через респираторный тракт). Достаточно вспомнить, что в начале пандемии, вызванной «испанкой», в первую волну погибли также всего несколько сотен человек, но зато во вторую – 40–50 млн.

ФЕНАЗИН. Пигмент, обладающий свойствами протозойного антибиотика. Синтезируется бактериями видов *Pseudomonas aeruginosa* и *Pseudomonas phenazinium*, откуда и произведено его название. Защищает бактерии от поедания амёбами. Кроме того, феназин обеспечивает внутривидовую конкуренцию между различными штаммами.

ФИКОБИЛИСОМЫ. От греч. phykos – *водоросль*, лат. bilis – *желчь* и греч. soma – *тело*. Светособирающие системы цианобактерий, прикреплённые к поверхности тилакоидов, содержащие водорастворимые дополнительные фикобилиновые пигменты, такие как *аллофикоцианин*, *фикоцианин* и *фикоэритрин*, ковалентно связанные со специальными белками (см. **Фикобилины** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

ФИКС. Жаргонное название мельчайшего из бактериофагов φX-174 (от греч. букв «фи» и «икс»), несущего кольцевую* «хромосому» (замкнутую в кольцо молекулу ДНК, состоящую из 5 600 пар оснований).

*Открытие кольцевой структуры ДНК бактериофага φX-174 принадлежит американскому биохимику Синхеймеру, который безуспешно пытался, разрушить молекулу ДНК фага с помощью концевых нуклеаз (экзонуклеаз).

ФИМБРИИ. От лат. fimbria – *бахрома*. Клеточные придатки в виде нитевидных (волосовидных) трубчатых образований, расположенных на полюсах, латерально или по всей клеточной поверхности у некоторых видов бактерий и обеспечивающих их адгезию к различным твёрдым субстратам. Другими словами, фимбрии – это специфические факторы прикрепления, такие как, например, специализированные пили типа IV*, которые предназначены для закрепления бактериальной клетки на эукариотической клетке хозяина и обеспечения первой стадии бактериальной инфекции. Адгезивные фимбрии имеют различную специфичность (фимбрии P-типа, S-типа, I-типа у *E. coli*) и на концах несут молекулы адгезинов (минорных пептидов). Выделяют также особый вид фимбрий – копулятивные, или секс-пили. Для прикрепления бактерии используют также иной механизм – нефимбриальные *адгезины*, для которых известны всего лишь несколькими типов основных структур. У различных неродственных бактерий фимбрии также имеют значительное структурное сходство** (см. **Островки патогенности**). Синоним – *пили*.

*Пили типа IV используются грамотрицательными патогенными бактериями растений и животных также для доставки в клетки хозяина токсинов.

**Эти факты говорят о том, что существует горизонтальный перенос генов вирулентности.

ФИРМИКУТЫ. От англ. firm – *твёрдый*, *устойчивый*, *стойкий* и cut – *резать*, *срезать*. Буквально: «*разрезающие твёрдое*». Полезные микроорганизмы, заселяющие кишечник человека. Установлено что у полных людей преобладают фирмикуты, которые позволяют эффективнее перерабатывать неусвоенные питательные вещества, обычно выводящиеся в виде шлаков.

ФИТОПАТОГЕНЫ. От греч. phyton – *растение*, pathos – *страдание* и genan – *порождать*. Бактерии, поражающие различные части растений. Например, бактерия *Erwinia carotovora* поражает сосуды и вызывает корневую гниль сахарной свёклы (см. также **Фитотоксины** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

ФИТОЭДАФОН. От греч. phyton – *растение* и «эдафон» – совокупность организмов, обитающих в почве. Почвенная микрофлора.

ФЛАГЕЛЛИН. От лат. flagellum – *бич* и prote(in) – *белок*. Глобулярный (субъединичный) белок, из которого построена жгутиковая нить у бактерий. В зависимости от вида бактерий мол. масса белка различается (40–60 kDa). Субъединицы флагеллина полимеризуются* в спирально-закрученную нитчатую трубчатую структуру диаметром 12–25 нм. Так называемый «крючок» («крюк») жгутика (проксимальная структура жгутика) образован другим белком. С крюком ассоциированы несколько белков HAP (аббревиатура англ. *hook associated protein*) – HAP1, 2, 3, функции которых до конца ещё не выяснены.

*Интересно, что жгутики нарастают по длине с дистального конца. Предположительно транспорт флагеллинов осуществляется через канал жгутика.

ФЛАГЕЛЛЫ. От лат. flagellum – *бич*. Органы локомоции бактерий – *бактериальные жгутики*. Флагеллами обладают также простейшие класса *флагеллатов* (от лат. flagelatus – *снабжённые бичом*).

ФЛАВИВИРУСЫ. От лат. flavus – *беловатый*, *рыжеватый* и «вирусы». Род РНК-содержащих ви-

русов семейства *тогавирусов*. К флавивирусам относятся опасные вирусы, такие как вирус жёлтой лихорадки, вирус денге, вирус Западного Нила, вирус Росио, вирус японского осеннего энцефалита, вирус энцефалита Сан-Луи, вирус энцефалита долины Мюррей, *вирус клещевого энцефалита*. Синоним – *арбовирусы* группы В (см. **Арбовирусы** и **Тогавирусы**).

ФЛЕКСИРУБИН. От лат. flexio – *сгибание*, *изгиб*, *поворот* (flexo – *изгибать*) и нем. Rubin < лат. ruber – *красный*. Пигмент мембран аноксигенных фототрофный бактерий, относящийся к группе полиеновых соединений, молекула которого делает изгиб (поворот) на 180°.

ФЛОКУЛЯЦИЯ. От лат. flocculus – *маленький комочек*, *пушинка*. Образование комочков путём слипания клеток, оседающих на дно сосуда, при росте дрожжей в жидкой культуре

ФОТОБАКТЕРИИ. От греч. photos (phos) – *свет*. Бактерии, синтезирующие вещества, излучающие свет. Синоним – *светящиеся бактерии*.

ФОБОТАКСИС*. От греч. phobos – *страх* и taxis – *расположение по порядку*. Виды таксиса у бактерий, способных к движению, не связанные с направленной реакцией, но обусловленные избеганием неблагоприятного направления движения (неблагоприятных условий или факторов). Синоним – *реакция избегания*.

*Термин *фоботаксис*, как и термин *хемотаксис*, ввёл немецкий бактериолог и иммунолог Рихард Пффейфер (R. Pfeiffer, 1858–1945).

ХЛОРОСОМЫ. От греч. chloros – *зеленовато-жёлтый* и soma – *тело*. Палочковидные мембранные структуры (везикулоподобные органеллы) фотосинтетического аппарата зелёных бактерий (*Chlorobiaceae*), прикреплённые к цитолемме (плазмалемме) и представляющие собой её производные, содержащие близкий к хлорофиллу пигмент *бактериохлорофилл*. В плазматической мембране сайт прикрепления содержит структуры реакционных фотоцентров.

ХОЛЕРА. От греч. cholê – *желчь*. Заболевание из группы особо опасных эпидемических инфекций, вызываемое микробом-возбудителем, названным за примечательную форму клетки *холерным вибрионом* (холерной «запятой»). Открыл холерный вибрион в 1883 г. Роберт Кох. Холера веками свирепствовала в Юго-Восточной Азии, проникая в Малую Азию, Европу и Америку. Одна из форм холеры – Эль Тор – вызвала вспышку заболевания в конце 60-х гг. XX в. в Астрахани. Источником заражения, как правило, служит загрязнённый водоем, из которого пьют воду. Поучительна история вспышки холеры в Лондоне в 1854 г., которая была остановлена Джоном Сноу, установившим, что очагом инфекции была водозаборная колонка на Броуд-стрит. Он сделал очень простой шаг – порекомендовал снять с насоса ручку, и эпидемия пошла на убыль. Теперь простые, но очень эффективные действия в эпидемиологии называются «методом Сноу». Из их разряда – песчаный фильтр для питьевой воды, предложенный Робертом Кохом.

ЧИКУНГУНЬЯ. Буквально: «сгибающая болезнь». Вирусное заболевание, появившееся в эпидемической форме в 2010 г. на Мадагаскаре и поражающее людей, носителей признаков двух рас – негроидной и монголоидной (рассматривается некоторыми специалистами как этническое оружие). Характеризуется сочетанием признаков полиомиелита и гриппа и поражает митохондрии инфицированных людей (см. **Арбовирусы**).

«ЧУВСТВО КВОРУМА». От лат. quorum – *которых присутствие достаточно*. Название широко распространённого в бактериальном мире вида коммуникации, осуществляемого с помощью обмена химическими сигналами с окружающими собратьями, поставляющего бактериям информацию о численности (плотности) их популяции. Когда численность достигает величины «кворума», микроорганизмы начинают производить особые белки – факторы вирулентности. Эти белки вызывают токсические эффекты в тканях заражённого организма (гибель клеток) и стимулируют образование микробами агрегатов – биоплёнок, резко повышающих их устойчивость к антибиотикам, иногда в тысячи раз (см. **Бактериальные биоплёнки**). Делаются попытки найти способы* прерывать эту коммуникацию в бактериальных сообществах, что упростит лечение инфекционных заболеваний (особенно при резистентности микробов к антибиотикам).

Ещё одним примером этого феномена являются популяционные эффекты у миксобактерий, питающихся другими бактериями, связанные с необходимостью создавать высокую плотность культуры, обеспечивающую высокую локальную концентрацию литических ферментов и антибиотиков. Синоним – «*кворум-сенсинг*».

*Поиск химических ингибиторов «кворума» и использование «троянского коня» – клеток-мутантов, «слепых к сигналам кворума».

ЧУМА. От турецк. džuma (чжума) – *боб*, *шарик*. Чума – это комплексное, тяжелое, острое, скоротечное и смертельное в недалёком прошлом заболевание, распространяющееся в виде эпидемий и даже пандемий, вызываемое бактериями рода Pestis: *Pasteurella pestis* и *Yersinia** *pestis* (размер генома 4,38 Мб). Выделяют лёгочную, септическую и бубонную форму чумы**. У чумы было множество эпитетов. Древние славяне называли её «моровая язва», а в средневековой Европе чуму величали «чёрной или крылатой смертью», тем самым, очевидно, подчеркивая внезапность её появления***. Первая, исторически зафиксированная пандемия чумы в Европе (тогда особенно сильно пострадала Венеция) была в 581–583 гг.; она получила название Юстинианской, поскольку разразилась после правления византийского импера-

тора Юстиниана. На Руси уже в 1352 г. эффективно использовалась изоляция (карантин) заболевших людей. Особенно сильная эпидемия *чумы* на Руси была с 1709-го по 1740-й гг. (вспышка повторилась в Лефортово в 1771 г.). В 1812 г. чума под названием *турецкая болезнь* разразилась в Одессе. Латинское название чумы – pestis – связано с олицетворением образа мифической разящей женщины Заразы. Отсюда возникло выражение: *«Чума повеяла своей хусткой* (платком) *– и веселье исчезло».* Установлено, что современный штамм чумной палочки отличается от того, что «косил» миллионы жертв в средние века. Анализ фрагментов ДНК возбудителя «чёрного мора», сохранившихся на останках жертв, с помощью тестов на комплементарность с геномом современного возбудителя показал отсутствие совпадений, что говорит об исчезновении с лица Земли древней бактерии. Однако опасность новых эпидемий сохраняется и в настоящее время, поскольку сохраняется очаговость заболевания чумой.

В быту чумой также называют некоторые инфекционные заболевания у домашних животных (например, собачья чумка). После аварии на нефтяной платформе в Мексиканском заливе в 2010 г. и применения для ликвидации её последствий генно-инженерных штаммов бактерий, разрушающих нефть, появилось новое заболевание, получившее название «синяя чума».

*Возбудитель бубонной чумы был открыт в 1894 г. Александром Иерсеном, а его студент Симон доказал, что бактерию переносят блохи, покидающие умирающих крыс. Считается, что грязные кварталы средневековых городов кишели крысами (эпидемиологи считают, что и сейчас в любом большом городе крыс больше, чем население города). Отсюда борьба с грызунами – главное условие профилактики этого страшного заболевания. В то же время эпидемия чумы в Андах, где нет крыс, показала, что заболевание может передаваться с помощью человеческих блох, которые при укусе отрыгивают бациллы.

**Происхождение названия связано с чумой бубонной формы, при которой резко увеличиваются в размерах лимфатические узлы, образуя «бубоны» – вздутия (народное название таких вздутий *паховики*); при этой форме происходят также многочисленные подкожные кровоизлияния, проявляющиеся чёрными пятнами (отсюда и возникло название «чёрная смерть»). Клинический характер течения заболевания сопровождается высокой температурой, токсемией, прострацией, петехиальной сыпью, пневмонией, увеличением лимфатических узлов и кровоизлияниями в слизистые оболочки. Бубонная форма *чумы* менее опасна по сравнению с септической, захватывающей весь организм, а тем более с легочной формой, протекающей как тяжелейшая пневмония с поражением не только лёгких, но и других органов. Лёгочная форма даёт самый высокий процент летальности (смертности). Исследование останков людей, умерших от бубонной чумы в Лондоне в 1347–1351 гг., показало, что чума «выкашивала» свои жертвы избирательно; ими становились хронически больные и ослабленные голодом люди.

***«Чёрной смертью» её называли из-за того, что трупы приобретали угольно чёрный цвет. Считается, что пандемия бубонной чумы XIV в. унесла 60 млн жизней. В настоящее время накоплены данные, вызывающие сомнение в том, что средневековое бедствие, обезлюдившее Европу, было вызвано бубонной чумой. По скорости распространения, инкубационному периоду, длившемуся около трёх недель, симптоматике и первоочередной гибели заболевших родственников сделано предположение, что это была геморрагическая лихорадка, напоминающая лихорадку Эбола. Средневековый мор поразил и северные районы Европы (Скандинавию), где не было крыс, особенно теплолюбивых чёрных.

Интересная история произошла почти три тысячи лет назад. Ассирийские войска под предводительством царя Синахериба атаковали Иерусалим. И вдруг внезапно в их лагере за несколько дней умерли 185 тыс. воинов. Какая же сила уничтожила целую армию? Иудеи думали, что им, богоизбранным людям, помог Бог, послав на помощь разящего неприятеля ангела. А вот что пишет о загадочном поражении ассирийских войск греческий историк Геродот: «На стороне иудеев союзником выступал фараон Египта, бывший одновременно и верховным жрецом, но при этом плохим полководцем, которому не подчинились собственные войска. И тогда он выступил навстречу ассирийскому войску с небольшим отрядом воинов сомнительной боеспособности. Этот отряд атаковал противника ночью, выпустив в лагерь ассирийцев полчища крыс». Результат такой необычной атаки нам известен.

ЦИАНОБАКТЕРИИ. От греч. kyanos – *тёмно-синий* и «бактерии». Древние и самые многочисленные организмы на Земле. Относятся к оксигенным фототрофным бактериям, т.е. бактериям, выделяющим кислород при фотосинтезе. Морфологически представлены нитевидными или колониальными формами, способными формировать *гормогонии*, *акинеты* и *гетероцисты*. Содержат пигменты *фикоцианин* и *фикоэритрин**. Во время массового «цветения вод» цианобактерии образуют токсин *BMAA*, вызывающий у человека гибель нейронов, приводящую к таким нейродегенеративным заболеваниям, как болезнь Альцгеймера, болезнь Паркинсона и болезнь Лу Герига. Устаревший (неправильный) термин – *сине-зелёные водоросли*. Синоним – *цианеи*.

*Немецкий ботаник Карл Негели (1817–1891) пигментную систему цианобактерий назвал *фикохромом*.

ЦИАНОФИЦИН. От греч. kyanos – *тёмно-синий* и phykos – *водоросль*. Внутриклеточные белковые включения у цианобактерий, обогащённые аспарагином и аргинином.

ШВЕРМЕРА*. От нем. Schwärmen – *роиться* < Schwarm – *рой*. У бактерий рода *Proteus* особое приспособление для активного движения с целью расселения, представляющее собой гигантский конгломерат клеток, окружённый слизью и в десятки раз превышающий обычные размеры клетки, который перемещается в пространстве и через 1–3 часа даёт начало новой колонии нормально делящихся клеток.

*Название получено от немецкого названия трассирующей ракеты, оставляющей во время фейерверка длинный зигзагообразный след.

ШВЕРМЕРНЫЕ БАКТЕРИИ. От нем. Schwärmen – *роиться* < Schwarm – *рой*. Роящиеся бактерии, например *Proteus mirabilis*, у которых окружающая их слизь служит матриксом для перемещения в пространстве.

ШИГЕЛЛЫ. От имени японского микробиолога *Shigi*. Род кишечных бактерий, относящихся к группе не образующих споры энтеробактерий. Включает различные виды возбудителей дизентерии у приматов и человека, например Флекснера и Зонне.

ШТАММ. От нем. Stamm – *ствол*, *основа*. 1. В микробиологии – чистая культура микроорганизмов какого-либо вида. Иначе, совокупность микроорганизмов, полученных из одной клетки (в этом смысле соответствует термину *клон*). 2. В вирусологии этот термин означает вирус, который отличается каким-либо наследуемым признаком от родительского «дикого» вируса, другими словами, исходного и обычно адаптированного к лабораторным условиям вируса, из которого и отбирают мутанты. Штаммом обычно обозначают также различные типы одного «дикого» вируса. Следует отметить, что термины «штамм», «вариант», «мутант», «тип» используются очень широко и без каких-либо особых разграничений. В то же время термин «тип» следует использовать как синоним термина «серотип», а термин «вариант» – как вирус, который отличается от «дикого» вируса фенотипически.

ЭБОЛА ЛИХОРАДКА. Тяжёлое вирусное заболевание, вызываемое вирусом Эбола семейства *Filoviridae**, относящимся к категории 4 особо опасных патогенов. Характеризуется резким повышением температуры, кровохарканьем, геморрагиями и гнойными нарывами на теле. Обладает чрезвычайно высокой смертоносностью. Вирус имеет нитевидную, иногда ветвящуюся или U-образную форму с варьирующей длиной (до 14 000 нм) и покрыт липидсодержащей оболочкой. Геном вируса представлен однонитевой молекулой РНК с мол. массой $4{,}2 \times 10^6$ Da, кодирующей 5 главных вирусных полипептидов. Латентный период заболевания составляет около 3 недель до появления первых клинических симптомов. Вирус особенно контагиозен в аэрозольной форме. За сутки в крови человека из одной частицы вируса образуются миллиарды новых вирионов. Синоним – *геморрагическая лихорадка Эбола*.

*От дат. filum – *нить*. К этому же семейству и категории опасности относится и вирус Марбург.

ЭВАЗИНЫ. От лат. evasio – *уход* (evasi, evasare – *убегать*, *спасаться*). Некоторые поверхностные молекулы патогенных бактерий, которые могут предотвращать их связывание с фагоцитирующими клетками и белками комплемента организма-хозяина и, соответственно, содействовать эффективному инфицированию (см. **Антифагоцитарные компоненты**).

ЭКЗОСПОРЫ. От греч. exo – *вне* и spora – *семя*. Покоящиеся формы клеток, обеспечивающие их выживание в неблагоприятных условиях. Такой тип приспособительной дифференцировки характерен, например для *Chamaesiphon*.

ЭКЗОТОКСИНЫ. От греч. exo – *вне* и toxikon – *яд*. Токсические вещества, продуцируемые бактериальными клетками и выделяемые ими в окружающую среду (в том числе при обитании внутри макроорганизма) (см. также **Эндотоксины**).

ЭКХОВИРУСЫ (ECHO-вирусы). Сокращение от первых букв англ. enteric cytopathogenic human orphan – *кишечные патогенные для клетки человеческие сиротские** *вирусы*. Кишечные цитопатогенные мелкие вирусы человека, содержащие одну нить РНК и лишённые внешней оболочки.

*«Сиротскими» были названы вирусы, которые удаётся распознать в лабораторных условиях, но связь которых с каким-либо заболеванием не установлена. На самом деле ряд ECHO-вирусов вызывают повышение температуры, сыпь на коже или менингит.

ЭНДОГЕННЫЕ ВИРУСЫ (провирусы). От греч. endon – *внутри* и genan – *порождать*. Ретровирусы (проретровирусы), никогда не покидающие организма хозяина и передающиеся от матери к потомкам. Кодируют не больше 2–3 белков, обеспечивающих их репликацию и встраивание в геном клетки-хозяина. Согласно определённым воззрениям их рассматривают как случайных паразитов генома хозяина, представленных, как правило, в виде множественных локусов, возникающих через механизм обратной транскрипции и интеграции в клетки зародышевых линий. Так, например, в Y-хромосоме мыши обнаружен кластер эндогенных провирусов. В геноме человека есть вирусоподобные последовательности, которые содержат только сигнал «прочитай меня» и для репликации и встраивания используют белки, кодируемые другими эндовирусами (образно их можно назвать «вирусами вирусов»). Считается, что такие «скачущие» последовательности занимают в геноме человека не менее 10 % и могут

быть ответственны за возникновение ряда генетических заболеваний (нарушают в результате случайного встраивания работу нормальных генов) (см. **Мутагенез инсерционный** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**). Кроме того, геном человека содержит значительные количества последовательностей, представляющих собой своеобразные «трупы» эндовирусов, утративших в результате мутаций способность к перемещениям по геному и навсегда оставшихся в нём. К ним, по-видимому, относится часть так называемой «мусорной ДНК».

ЭНДОСПОРЫ. От греч. endon – *внутри* и spora – *семя*. Покоящиеся формы клеток у некоторых грамположительных бактерий (роды *Bacillus*, *Clostridium*, *Sporosarcina*), а также у грамотрицательной бактерии *Sporomusa*, обеспечивающие их выживание в неблагоприятных условиях среды. В благоприятных условиях после разрушения оболочки развиваются обычные вегетативные клетки.

ЭНДОТОКСИНЫ. От греч. endon – *внутри* и toxikon – *яд*. Бактериальные токсины, представленные компонентами липополисахаридов (LPS), локализованных в наружной мембране грамотрицательных бактерий и способных индуцировать во время инфекции *септический шок*. Выделяются только при разрушении бактериальных клеток. В отличие от экзотоксинов *эндотоксины* не синтезируются специально для повреждения других клеток (см. также **Экзотоксины** и **Септический шок** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**).

ЭНТЕРОТОКСИН. От греч. enteron – *кишки* и toxikon – *яд*. Токсин, выделяемый энтеротоксигенными бактериями, например, *эшерихиями* (*E. coli*) и детерминируемый плазмидами *Ent*. Способен вызывать расстройство кишечника у человека и животных.

ЭПИДЕМИЯ*. От греч. epi – *над, на* и demos – *народ* (epidemia – *повальная болезнь*). Вспышка определённой болезни, как правило, инфекционного характера, одновременно поражающая большое число людей на определённой территории.

*В течение столетий причину эпидемий пытались найти в неких «миазмах», засоривших воздух, «контагиях» (см. **Контагиозность**) и непознаваемом духе эпидемий – *genius epidemicus*.

ЭПИСОМЫ. От греч. epi – *на*, *над* и soma – *тело*. Под этим названием первоначально понимали альтернативные дополнительные генетические элементы (структуры) у бактерий, существующие либо автономно по отношению к хромосоме, либо в интегрированном в неё состоянии. Другими словами, эписомы – это генетические элементы, которые добавляются к геному клетки и поэтому могут присутствовать в клетке или отсутствовать. В настоящее время эписомами называют плазмиды, способные занимать хромосомные сайты. К эписомам относится, например, половой фактор (см. **Плазмиды** и **Половой фактор**).

ЭПШТЕЙНА – БАРР ВИРУС (Epstein Barr virus). ДНК-содержащий вирус семейства *Herpetoviridae*, селективно инфицирующий В-клетки человека*, взаимодействуя с рецепторами CD21 для компонентов комплемента (C3d) и вызывающий лимфому Бёркитта или инфекционный мононуклеоз.

*Для вируса Эпштейна-Барр характерны длительные латентные инфекции В-клеток.

ЭУБАКТЕРИИ*. От греч. приставки eu – *хороший* (истинный, настоящий) и «бактерии». Истинные бактерии, к которым относятся грамположительные бактерии, протеобактерии, зелёные скользящие бактерии, цианобактерии, флавобактерии, зелёные серобактерии, термотога, водородные бактерии и некоторые другие.

*Термин считается устаревшим; вместо него рекомендуется использовать термин *бактерии*.

Мы – потомки людей, победителей смертельных инфекций, но нам угрожают новые, ещё более опасные, инфекции.

ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ

Биологический мир – это результат самокопирования генов и их влияния на фенотипы. И это влияние чрезвычайно сильно подвержено изменениям

Биология – это наука о том, как ошибки и случайности становятся временной нормой



АББРЕВИАЦИЯ. От лат. abbreviatio – *сокращение*, *укорочение*. Укорочение онтогенеза вследствие выпадения его отдельных стадий. Чаще происходит выпадение конечных стадий онтогенеза, приводящее к недоразвитию, как, например, при *неотении* или *фетализации* (см. **Неотения** и **Фетализация** в разделе «**Эмбриология и гистология**»). Синоним – *отрицательная анаболия* (по А.Н. Северцову).

АБЕРРАЦИЯ. От лат. aberratio – *отклонение* (аберрантный – *необычный*, *искажённый*, *неправильный, нарушенный*, в некоторых случаях – блуждающий, т.е. имеющий необычный ход, например, а. сосуд, а. нерв). 1. В ботанике и зоологии – отклонение физиологических функций от нормы. 2. Отклонение строения организма в развитии от нормы (в анатомии синоним – *эктопический*). 3. *Аберрации* – хромосомные перестройки, возникающие при разрывах хромосом и их соединении в ином порядке.

АБИОГЕНЕЗ. От греч. a – начальная часть слова со значением отрицания, bios – *жизнь* и genesis – *род*, *рождение*. Концепция (гипотеза) неоднократного возникновения живых организмов из неживой материи путём самозарождения. Являлась альтернативой концепции креационизма (см. **Креационизм**). Была распространёна в Вавилонии, Древнем Китае, Древнем Египте и Древней Греции. Аристотель считал, что существует некое «активное начало», создающее живой организм. Итальянский врач Франческо Реди в 1688 г., а затем в 1765 г. Ладзаро Спалланцани и, наконец, Луи Пастер, повторивший опыты Спалланцани, экспериментально доказали несостоятельность концепции абиогенеза.

АБИССАЛЬНЫЙ. От греч. abyssos – *бездонный*. Глубоководный. Абиссаль характеризуется отсутствием солнечного света, высоким давлением, постоянной температурой, солёностью и плотностью воды.

АБОРИГЕНЫ. От лат. aborigines < ab origin – *от начала*. Первоначально, древние жители Лациума. Коренное население страны или какой-либо местности, обитающее с давних пор. Коренные виды – *автохтоны* (см. **Автохтоны**).

АВИКУЛЯРИИ. От лат. avicula – *птичка* < avis – *птица*. Специализированные особи в колонии мшанок из группы *Ectoprocta*, внешним видом похожие на голову птиц. Отсюда произведено и название.

АВИФАУНА. От лат. avis (avisis) – *птица* и «фауна». Совокупность видов птиц, обитающих в каком-либо регионе. Синоним – *орнитофауна*.

АВТОГАМИЯ. От греч. autos – *сам* и gamos – *брак*. В общем смысле – способность к самооплодотворению (см. **Автофертильность**). Самоопыление у цветковых растений (например, у пшеницы и ячменя).

АВТОГЕННЫЙ. От фр. autogene – самородный < греч. autos – *сам* и genan – *порождать*. Самостоятельно развившийся.

АВТОТОМИЯ. От греч. autos – *сам* и tome – *разрезаю*. Способность некоторых видов животных самостоятельно отделять часть тела. Классическим примером является отделение части хвоста у некоторых видов ящериц при нападении хищников. Многие виды офиур способны произвольно отбрасывать один из лучей при раздражении или в случае опасности. Из-за высокой способности офиур к регенерации недостающий луч впоследствии восстанавливается. Автотомия характерна и для голотурий (морских огурцов).

АВТОТРОФИЯ*. От греч. autos – *сам* и trophe – *пища* (питание). Способность бактерий усваивать CO_2 из воздуха (см. также **Литоавтотрофия**).

*Термин ввёл в 1897 г. немецкий физиолог растений Вильгельм Пфеффер (1845–1920).

АВТОТРОФЫ. От греч. autos – *сам* и trophe – *питание*. В буквальном смысле, «самопитающиеся». Организмы, способные за счёт фотосинтетических или хемосинтетических процессов усваивать неорганические вещества и создавать органические соединения (прежде всего, углеводы из CO_2 и H_2O). Автотрофы обнаруживаются только в царстве растений и среди прокариот (бактерии фото- и хемосинтетики).

АВТОХТОНЫ. От греч. autochthon – *местный*, *коренной* < auto – *сам* и chthon – *земля*. Растительные и животные организмы, возникшие в процессе эволюции в данной местности или давно в ней обитающие и живущие в настоящее время. Другими словами, автохтоны – коренные обитатели, т.е. организмы, не выходящие за переделы своего возникновения. Синоним – *аборигены*.

АВТОФЕРТИЛЬНОСТЬ. От греч. autos – *сам* и лат. fertilis – *плодоносный*, *плодовитый*. Способность организмов к самооплодотворению, например, самоопыление растений и самооплодотворение гермафродитных форм червей (некоторые виды плоских и ленточных червей) (см. **Автогамия**).

АГАМИЯ. От греч. agamos – *безбрачный* (от a – начальная часть слова со значением отрицания, греч. gamos – *брак* и -ia – *условия*). Отсутствие пола.

АГАМНЫЕ ВИДЫ. От греч. agamos – *безбрачный*. В буквальном смысле, *безбрачные* виды, т.е. виды, размножающиеся бесполым путём (без оплодотворения). К агамным видам относятся различные виды низших животных и растений, особи которых связаны общим происхождением.

АГАМОГЕНЕЗ. От греч. agamos – *безбрачный* и genesis – *происхождение*. Бесполое размножение (размножение без оплодотворения). Синоним – *агамогония*.

АГАМОГОНИЯ. От греч. agamos – *безбрачный* и gone – *семя*. Бесполое размножение. В простейшем случае агамогония осуществляется путём деления клетки (на две равные клетки или на большее число клеток). Другим видом агамогонии

является *почкование* (отделение от материнского организма небольшой его части).

АГНАТЫ. От греч. a – начальная часть слова со значением отрицания и gnathos – *челюсть*. Преимущественно вымершая обширная группа бесчелюстных рыбообразных хордовых животных. Из современных представителей к агнатам относятся *миноги* и *миксины*.

АГНАЦИЯ. От англ. agnate – *родственник по мужской линии*. Термин для обозначения родства по мужской линии.

АДАПТАЦИЯ. От лат. adaptatio – *приспособление*. Результат различных биологических процессов, заключающийся в создании признаков (особенностей), наиболее выгодных для особи или популяции, обитающей в конкретных условиях внешней среды. С эволюционной точки зрения любая форма адаптации имеет свой конечный срок.

АДАПТИВНОСТЬ. От лат. adapto – *приспособляю* (adaptare – *приспособлять*). Способность к приспособлению, приспособляемость.

АДАПТИВНАЯ РАДИАЦИЯ. Интенсивное формообразование при снижении интенсивности отбора, например, в случае завоевания видом нового места обитания. В результате на какой-то период времени такой вид оказывается вне конкуренции. Адаптивная радиация создаёт большое разнообразие видов, например, в настоящее время известно 19 существующих видов пингвинов и более 50 вымерших. При обитании нескольких видов на одной территории адаптивная радиация приводит к разделению экологических ниш.

АДВЕНТИВНЫЙ. От лат. adventicius – *извне приходящий*, *внешний*. Пришлый, чуждый.

АДЕЛОМОРФНЫЙ. От греч. adēlos – *неопределённый* (неясный) и morphe – *форма*. Неопределённой формы.

АИША. Название первого гипотетического существа, вышедшего из водной среды на сушу примерно 540 млн лет назад. Тело аишы не имело экзоскелета и было покрыто мягкой проницаемой кожей. Для дыхания в наружных покровах имелись специальные отверстия – дыхальца. Почти точная копия аишы – современные австралийские «бархатные черви» – живые ископаемые, представляющие собой нечто среднее между червями и насекомыми.

АКАНТОСТЕГА (Acanthostega). От греч. acantho – *шип* и stege – *крыша*. Полурыба-полуживотное, вымершее 360 млн лет назад, имевшее восьмипалые конечности, позволявшие *акантостеге* передвигаться (ходить!) по мелководью. Представляет собой переходный вариант от плавника рыбы к пятипалой конечности наземных животных. Возможно, у акантостеги впервые заработали *хеджхог* гены (см. **Гены семейства хеджхог (Hedgehog)** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**).

АКАПНИЯ. От греч. a – начальная часть слова со значением отрицания, kapnos – *дым* и -ia – *условия*. Отсутствие двуокиси углерода в артериальной крови. Возможны также состояния *гипокапнии* и *гиперкапнии*.

АКАРОЛОГИЯ. От греч. akari – *клещ* и logos – *учение*. Раздел зоологии беспозвоночных, изучающий клещей.

АККРЕЦИЯ. От лат. accretio – *приращение*, *прибавление*. Рост, прирост, приращение путём увеличения числа слоёв. Аккреционный рост.

АКРАЗИН*. Химический аттрактант первоначально обнаруженный при изучении клеток миксомицетов вида *Dictyostelium discoideum*. Название получил от имени колдуньи Acrasia из «Королевы фей» Эдмунда Спенсера, которая привлекала к себе людей и превращала их в животных. Кроме того, сами миксомицеты *Dictyostelium* относятся к отряду *Acrasiales*. Акразин является диффундирующим фактором, вызывающим агрегацию одиночных амёбоидных клеток в процессе формирования плодового тела. С химической точки зрения акразин *Dictyostelium discoideum* представляет собой нуклеотид цАМФ (cATP), а акразин *Polysphondilium violaceum* – дипептид *глорин* (см. **Глорин**).

*Название было дано Джоном Тайлером Боннером (J.T. Bonner) из Принстонского университета, США.

АЛЛЕЛОПАТИЯ. От греч. allelos (allos) – *другой* и pathos – *страдание*, *вызванное воздействием*. Взаимодействие растений друг с другом с помощью выделяемых в окружающую среду биологически активных веществ (антибиотиков, колинов, фитонцидов). Аллелопатия может проявляться как положительным, так и отрицательным взаимодействием растений друг на друга и оказывает решающее влияние на формирование и смену фитоценозов.

АЛЛОМОРФОЗ. От греч. allos – *другой* и morphe – *форма* (morphosis – *образец*). Форма приспособлений организмов к окружающей среде без принципиальной перестройки биологической организации. Синоним – *идиоадаптация* (см. **Идиоадаптация**).

АЛЛОПАТРИЧЕСКИЕ ВИДЫ. От греч. allos – *другой* и лат. patria – *родина*. Виды, имеющие разные ареалы обитания, в результате чего конкуренция исключается географической изоляцией.

АЛЛОХТОНЫ. От греч. allos – *другой* и chthon – *земля*. Организмы, населяющие данную местность, но возникшие в процессе эволюции в другом месте.

АЛЬГОЛОГИЯ. От лат. alga – *поросль*, *морская трава* (англ. seaweed – *морская водоросль*). Раздел ботаники, изучающий водоросли.

АЛЬТЕРНАТИВНЫЙ. От лат. alternativus – *могущий быть выбранным*. Допускающий одну из возможностей. Обычно взаимоисключающий. Например, *альтернативный* признак.

АЛЬТРУИЗМ. От фр. altruisme < лат. alter – *другой*. В биологическом смысле – поведение особи, способствующее выживанию другой особи за счёт собственного благополучия (жертвенное поведение). Понятие противоположно по смыслу слову «эгоизм». В научной литературе встречается, например, сочетание «альтруистичный ген».

АЛЬФАКТОРНЫЙ. От лат. (al)ius – *иной*, *другой* и factum – *действие*. Относящийся к обонянию, прежде всего, к восприятию феромонов. Альфакторные метки часто оставляют хищники на своей территории. Известно, что их оставляли ещё динозавры (хищные тератозавры) при общении между разными полами. Интересно добавить, что в выборе полового партнёра люди, как и животные, в значительной степени «идут на поводу» у своего обоняния.

АМАТОКСИНЫ. От названия бледной поганки *Amanita phalloides*. Токсины бледной поганки и некоторых других грибов, представляющие собой кольцевые октапептиды, блокирующие у человека работу печени (под действием аматоксинов печень теряет способность контролировать уровень ГАМК в организме, а в тяжёлых случаях отравления и вырабатывать тромбопластин). В результате прекращается передача нервных импульсов в ГАМК-зависимых нейронах ЦНС, что и приводит к смерти.

АМЕНСАЛИЗМ. От греч. a – начальная часть слова со значением отрицания и лат. mensa (mensae) – *стол*. Тип *коакций*, при котором один вид, называемый *аменсалом*, находится в состоянии угнетения другим видом, называемым *ингибитором*. Другими словами, это «прямая конкуренция в одном направлении»*, представляющая собой форму сосуществования видов, полезную для одного и вредную для другого. Угнетение или торможение роста аменсала происходит обычно с помощью продуктов выделения ингибитора. Инструментом аменсализма могут быть антибиотики многих грибов и бактерий или токсические вещества, как, например, выделяемые корнями ястребинки (*Hieracium pilosella*), вытесняющей другие однолетние растения и формирующей чистые заросли на больших площадях. По терминологии разных авторов *аменсализм* соответствует *антагонизму* и *антибиозу* (см. также **Коменсализм**).

*По выражениию Одума (Odum E.P., 1959), которому принадлежит термин *аменсализм*.

АМФИБИОТИЧЕСКИЙ. От греч. amphi – *оба*, *около*, *с обеих сторон* и bios – *жизнь*. Например, *амфибиотический образ жизни*, при котором личиночная стадия развития происходит в водоёме, а имаго обитает в наземной (воздушной) среде, как, например, стрекозы (*Odonata*) и подёнки (*Ephemeroptera*).

АНАБИОЗ. От греч. anabiosis – *оживление* (возвращение), где ana – приставка со значением *вновь*, *опять*, и bios – *жизнь*. Буквально: *оживление*, *возвращение к жизни*. 1. Состояние организма (животного или растительного), при котором почти полностью прекращаются процессы жизнедеятельности (обмена веществ). 2. Состояние зимней спячки у животных, характеризующееся падением температуры тела (*гипотермией*). При анабиозе замедляется деятельность всех органов и резко снижается потребность организма в кислороде. Так, например, у сурков и хомяков температура тела во время зимней спячки падает с 38 °С до 1–4 °С. Анабиоз характерен в основном для беспозвоночных (насекомых и червей), а также для пойкилотермных позвоночных. Позволяет переживать неблагоприятные условия существования, такие как низкие или высокие температуры окружающей среды, отсутствие влаги или, наконец, временное отсутствие доступной пищи*. Например, самые живучие на Земле организмы – тихоходки (*Tardigrada*) в состоянии анабиоза способны переносить кратковременное нагревание до 150 °С, заморозку до –270 °С,высушивание длительностью до 2 лет, вакуум, высокие дозы радиации и условия Космоса (10 сут.). В организме пойкилотермных позвоночных животных, способных переживать зиму (отрицательные температуры), например у определённых видов лягушек, обнаружены *криопротекторы*.

*Очень мелкие млекопитающие с высоким уровнем теплопотери такие, как, например, *этрусская мышь*, способны временно впадать в оцепенение при ухудшении пищевой ситуации (отсутствие поедаемых насекомых).

АНАБОЛИЗМ. От греч. anabole – *подъём*. Совокупность обменных процессов в организме, обеспечивающих *ассимиляцию* веществ, направляемых на образование составных частей клеток и их размножение. Анаболизм – синтез сложных молекул (белков, углеводов и липидов); в противоположность процессу *катаболизма*; протекает с накоплением энергии (см. **Катаболизм**).

АНАБОЛИЯ. От греч. anabole – *подъём*. Особая разновидность *филэмбриогенеза*, при которой эволюционные преобразования органов животных происходят путём добавления новых стадий в конце периода формообразования (см. **Архаллаксис**, **Девиация** и **Филэмбриогенез**).

АНАЭРОБЫ. От an – греч. частицы отрицания, аёr – *воздух* и bios – *жизнь*. В общем смысле, организмы, способные жить в без кислородной среде. Чаще термин относится к анаэробным бактериям.

АНДРОГИНИЯ. От греч. andros – *мужчина*, gene – *женщина* и -ia – *условия*. Одновременное наличие у индивида (особи) мужских и женских телесных и психических половых признаков (см. также **Гермафродитизм**).

АНТАГОНИЗМ. От греч. antagonisma – *борьба*, *противоречие*, *состязание*. Непримири-

мое противоречие. Понятие можно использовать и для описания действия веществ-эффекторов на рецепторы.

АНТРОПОГЕН. От греч. anthropos – *человек* и genan – *порождать* (genos – *рождение*, *род*). Период в геологической истории Земли (неоген в конце кайнозойской эры), к которому относят появление человека.

АНТРОПОМОРФЫ (Anthropomorphae). От греч. anthropos – *человек* и morphe – *форма*. Семейство крупных человекообразных обезьян, к которым относят семейство *понгид** (Pongidae), состоящее из трёх родов – *орангутангов* (*Pongo pigmaeus*), *горилл*** (например, горных горилл – *Gorilla gorilla beringei*) и *шимпанзе****, представители которых лишены хвостов, защёчных мешков и имеют по 12 рёбер, как у человека (10 истинных и 2 ложных). Гаплоидный кариотип всех антропоморфов содержит 24 хромосомы, в отличие от человека, у которого 23 хромосомы. Человеческий кариотип возник в результате слияния двух средних по размерам хромосом шимпанзе с образованием 2-й хромосомы человека. Геномы всех понгид уже расшифрованы (см. также **Антропоиды**).

*Название дано от орангутанга (*Pongo*).

**Самые крупные современные обезьяны – это горные гориллы на востоке Африки (вес взрослого самца может достигать 300 кг и рост 2 м). Название *Gorilla* на одном из африканских диалектов означает «дикий человек».

***Род шимпанзе *Pan* (например, вид *Pan troglodites*, где греч. troglodytes – *пещерный человек* < trogle – *пещера*, *нора*) получил название от лесного божества Пана из античной мифологии. В английском языке большой шимпанзе *Pan troglodites* называется *Jocko*.

Следует отметить, что наш геном совпадает с геномом гориллы на 97 %, а с геномом шимпанзе на 99 %. Даже количество и расположение ядер мозга (функциональных скоплений нейронов) у шимпанзе и человека совершенно одинаковое, что говорит о том, что у нас с шимпанзе был общий предок, ещё раньше отошедший от гориллы.

АНТРОПОГЕНЕЗ. От греч. anthropos – *человек* и genesis – *происхождение*. Историко-эволюционный процесс формирования биологического вида человека (физического типа человека), развития его речи и трудовой деятельности. Является важнейшим разделом *антропологии*. Синоним – *антропогения*.

АНТРОПОИДЫ. От греч. anthropos – *человек* и eidos – *сходство*. Человекообразные обезьяны: сиаманг, гиббон*, орангутан (орангутанг) (Юго-ВосточнаяАзия); горилла и шимпанзе (Африка). Синонимы: *гоминоиды* (Hominoides), *антропоморфные* обезьяны.

*Некоторые авторы не включают гиббонов в группу крупных человекообразных обезьян, поскольку, в частности, грудная клетка у гиббонов состоит из 13 пар ребёр, вместо 12 у понгид.

АНТРОПОЛОГИЯ. От греч. anthropos – *человек* и logos – *учение*. Наука об эволюционном происхождении человека как биологического вида.

АНТРОПОМЕТРИЯ. От греч. anthropos – *человек* и metron – *мерка*. Метод антропологических исследований, заключающийся в измерении и описании человеческого тела.

АНТРОПОМОРФИЗМ. От фр. anthropomorphisme < греч. anthropos – *человек* и morphe – *форма*. Наделение живых и неживых объектов окружающего мира человеческими свойствами.

АНТРОПОМОРФНЫЙ. От греч. anthropos – *человек* и morphe – *форма*. Сходный по форме с человеком.

АНТРОПОФАГИЯ. От греч. anthropos – *человек* и phagein – *пожирать*. Поедание человеком себе подобных. Антропофагия была распространена в доисторические времена (на животной стадии развития человека) как один из способов выживания. Позднее совершалась также в ритуальных целях (культовый каннибализм во времена язычества и как форма жертвоприношений) и даже ещё в XX в. в некоторых папуасских племенах на островах Океании (Папуа Новая Гвинея) (см. **Болезнь куру** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**). Встречается также в условиях жесточайшего голода и как тяжёлая психическая девиация (психопатия, некрофагия). Синоним – *каннибализм*.

АПОСЕМАТИЗМ. От греч. aposëmaino – *указываю*. Угрожающее предупреждение. Апосематическая окраска указывает хищнику, что возможная жертва ядовита или неприятна на вкус.

АРАХНИДЫ. От греч. arachne – *паук* и eidos – *сходство*. Паукообразные. Класс членистоногих животных, включающий пауков, сенокосцев, сольпуг, скорпионов и клещей.

АРАХНОЛОГИЯ. От греч. arachne – *паук* и logos – *учение*. Раздел зоологии, изучающий паукообразных животных.

АРБОРИЗАЦИЯ. От лат. arbor – *дерево*. Ветвление, разветвление биологических структур. Например, концевое ветвление нервных волокон и кровеносных сосудов. Синоним – *рамификация* (от лат. ramus – *ветвь*, *дерево*).

АРГИЛЛОФИЛЫ. От греч. argillos – *глина* и philia – *любовь*, *склонность*. Организмы, обитающие на глинистых грунтах.

АРЕАЛ. От лат area – *свободное место*, *открытая площадь*, *пространство*. Пространство, в пределах которого встречается или проходит цикл своего развития и становления биологический вид (*ареал вида* – территория, на которой обитают представители данного вида).

АРОГЕНЕЗ. От греч. airo – *поднимаю* и genesis – *происхождение* (см. **Ароморфоз**).

АРОМОРФОЗ. От греч. airo – *поднимаю* и morphosis – *образец* (morphe – *форма*). Процесс возникновения в ходе эволюции признаков, которые резко повышают уровень сложности организации и функций живых организмов. Ароморфоз способствует повышению жизнедеятельности и приспособляемости организмов к условиям среды (биологическому прогрессу). Ароморфоз предоставляет организмам новые возможности для расширения среды обитания. Классический пример ароморфоза – появление четырёхкамерного сердца у рептилиеподобных предков млекопитающих, а также возникновение тимуса. Синонимы: *морфофизиологический прогресс*, *арогенез*.

АРРЕНОИДИЯ. От греч. arrhen – *мужской* и eidos – *сходство*. Появление у самки половых признаков самца (встречается у птиц).

АРРЕНОТОКИЯ. От греч. arrhen – *мужской* и tokos – *роды* (потомство). Процесс размножения, при котором рождаются только самцы. Наблюдается у некоторых насекомых при партеногенезе (см. также **Телитокия**).

АРТРОПОДЫ. От греч. arthron – *сустав* и podos – *нога*. Членистоногие. Самый крупный тип животных (более миллиона из описанных видов составляют только одни насекомые), включающий вымерших трилобитов, ныне живущих хелицеровых (клещи, пауки, скорпионы), многоножек и насекомых. Все представители типа имеют твёрдый наружный хитиновый скелет, тело разделено на сегменты (у различных групп разные по числу и относительным размерам). Центральная нервная система занимает вентральное (брюшное) положение.

АРХАНТРОПЫ. От греч. archaios – *древний* и anthropos – *человек*. Древние ископаемые люди.

АСКА. От греч. askos – *мешок*. Буквально: сумка – орган размножения у дрожжей и грибов аскомицетов, несущий споры.

АССИМИЛЯЦИЯ*. От лат. assimilatio – *уподобление*, *усвоение*. Усвоение питательных веществ, превращение чужеродных веществ в компоненты собственного организма. Различают *автотрофную* и *гетеротрофную* ассимиляцию. Автотрофная ассимиляция («первичная продукция» органики из неорганических веществ) характерна для зелёных растений, а также фото- и хемосинтетических микроорганизмов. Гетеротропная ассимиляция сводится в основном к процессам перестройки органических молекул, и она неразрывно связана с процессами *диссимиляции*, дающими энергию.

*То же самое, что и *анаболизм*, но в более узком смысле.

АССОЦИАЦИИ. От лат. associatio – *соединение*. Локальные, хорошо очерченные группировки видов в пределах биома*. Ассоциации – это биоценозы в собственном смысле слова.

*В природе *биомы* не совсем однородны.

АТАВИЗМЫ. От лат. atavus – *предок*. Случаи возврата у человека к предковым формам животных в строении органов и тела. Атавизмы, в отличие от рудиментов, наблюдаются только в виде исключения у отдельных индивидуумов. Примеры атавизмов – гипертрихоз (волосатость тела и лица), образование добавочных сосков (четырёх и более), формирование хвоста (см. также **Рудименты**). Синонимы: *реверсии*, *возврат к прошлому*, *регресс* (англ. throwback, reversion).

АТТРАКТАНТЫ. От лат. attraho (attractum) – *притягивать*, *привлекать* (attractio – *притяжение**). Вещества, обладающие запахом и привлекающие животных. Например, для гусеницы табачного бражника аттрактантом является алкалоид *никотин*. Существуют тысячи молекулярных рецепторов-белков, воспринимающих запахи. Поскольку молекулы на рецепторах в буквальном смысле «болтаются», запахи, как правило, невыразительны (см. **Феромоны**). Противоположное действие оказывают вещества *репелленты* (см. **Репелленты**).

*Однокоренное слово *аттракцион*.

АУКСИНЫ. От греч. «auxano» – *выращиваю*. Стимуляторы роста растений (растительные гормоны).

АУКСОТРОФЫ. От греч. aux* – *усиление* (auxano – *выращиваю*) и trophe – *питание*. Организмы, требующие для поддержания жизнедеятельности каких-либо дополнительных готовых соединений (экзогенных питательных добавок). Ауксотрофы могут возникнуть из прототрофов в результате метаболических мутаций. Например, ауксотрофные мутанты *E. coli* нуждаются в готовых жирных кислотах (см. также **Прототрофы**).

*Не от лат. auxi (augeo) – *приумножать*, *увеличивать*, *содействовать*.

АУТЕНТИЧНЫЙ. От греч. authentikos – *самодовлеющий*. Действительный, подлинный, исходящий из первоисточника, равнозначный.

АУТОЗИТ. От греч. autos – *сам* и sitos – *хлеб*, *питание*. Хозяин, питающий паразита.

АУТОЦИДНЫЙ (аутосидный) МЕТОД. От греч. autos – *сам* и лат. caedo (caedes) – *убийство*, *заклание*. Биологический способ борьбы с вредителями сельского хозяйства, заключающийся в применении стерильных особей (в основном самцов) способных к копуляции с самками. Особенно эффективен в тех случаях, когда самки копулируют только один раз.

АУТЭКОЛОГИЯ. От англ. out – *вне* и «экология». Раздел экологии, который изучает взаимоотношения представителей вида с окружающей средой. Определяет пределы устойчивости и предпочтения вида по отношению к различным экологическим факторам. Исследует воздействие среды на морфологию, физиологию и поведение организма. Устанавливает *преферендум* вида к определённой температуре и объясняет его локализацию в раз-

личных местообитаниях, географическое распространение, численность и степень активности.

АФОТИЧЕСКАЯ ЗОНА. От греч. a – начальная часть слова со значением отрицания и photos – *свет*. Зона полной темноты в морской среде, начинающаяся с глубины 500 м.

АЦЕТАБУЛИФОРМНЫЙ. От лат. acetabulum – *уксусница* (сосуд), где acet – *уксус* и morphe – *форма*. Имеющий блюдцевидную форму (форму ацетабулярии).

АЭРОБЫ. От греч. aër – *воздух* и bios – *жизнь*. Живые организмы, потребляющие кислород из окружающей среды (воды или воздуха).

АЭРОТАКСИС. От греч. aër – *воздух* и taxis – *расположение по порядку*. Движение свободно перемещающихся микроорганизмов и низших многоклеточных организмов, вызванное направленным источником кислорода (воздуха). В зависимости от направления движения к источнику воздуха аэротаксис может быть положительным или отрицательным (см. также **Фототаксис** и **Хемотаксис**).

БАКТЕРИОЦИТЫ. От греч. bakteria – *палочка* и kytos – *клетка*. Название, данное высокоспециализированным клеткам, находящимся в полости тела у гороховой тли, цитоплазма которых буквально забита облигатными *эндосимбионтами* – бактериями, относящимися к виду *Buchnera* (из *Proteobacterium*). В природе каждая особь тли инфицирована этими бактериями, синтезирующими, по-видимому, для насекомого незаменимые аминокислоты и какие-то ещё не идентифицированные метаболиты*.

*Тли питаются растительными соками, бедными аминокислотами.

БАРЬЕР ВЕЙСМАНА. Теоретическое предположение, сделанное в 1885 г. немецким биологом Августом Вейсманом, о существовании между соматическими и половыми клетками своеобразного тканевого барьера, защищающего половые клетки от любого влияния сомы (любого изменения тела). Другими словами, мутации, возникающие в клетках тела (приобретённые соматические модификации), никогда не передаются* в клетки зародышевой линии (генеративные или репродуктивные клетки), т.е. не наследуются. В настоящее время доказана проницаемость барьера, по крайней мере, в отношении приобретённой иммунокомпетентности.

*В подтверждение обычно ссылаются на тот факт, что древнейшая иудейская традиция обрезания (циркумцизии) не привела к рождению мальчиков без крайней плоти. Кроме того, широко известна работа самого Вейсмана, в которой он показал, что отрубание хвостов у крысят во многих поколениях не приводит к появлению бесхвостого потомства.

БАСТАРД. От нем. bastard < ст. фр. bastarde – «*ублюдок*» (внебрачный сын). 1. В генетике – гибрид, помесь, метис от межвидового или межродового скрещивания. 2. В ботанике – отпрыск.

БЕНТОС. От греч. benthos – *глубина*. Совокупность организмов, обитающих на грунте и в грунте водоёмов (придонных животных). Бентосный – обитающий на дне.

БЕСПОЛОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ (БР). Тип размножения, в котором участвует только одна родительская особь, делящаяся или почкующаяся с образованием двух или большего числа особей, идентичных родительской по генотипу. Виды БР – почкование, фрагментация, шизогония, спорогония. БР обычно для плоских червей и морских звёзд. Закономерен вопрос о негативных последствиях БР, когда отсутствует механизм перемешивания генов, благодаря процессу конъюгации и рекомбинации родительских хромосом. Известен факт, когда Вудреф поддерживал линию парамеций без конъюгации в течение 25 лет и не наблюдал у них признаков потери жизнеспособности. Однако в природе и у инфузорий имеются «половые типы» (до 8), и особи одного типа конъюгируют лишь с особями другого типа, хотя внешне они выглядят одинаково. При таком типе конъюгации осуществляется передача цитоплазматических факторов наследственности, например каппа-частицы.

БИЛАТЕРАЛЬНАЯ СИММЕТРИЯ. От лат. bis – *дважды* и lateralis – *боковой*. Симметрия двусторонняя, двубоковая (зеркальное сходство конечностей и органов на правой и левой стороне тела). Термин относится к описанию морфологических особенностей строения тела, характерных для большинства многоклеточных организмов (от червей до человека). Так, например, тело человека имеет билатеральную симметрию (две руки, две ноги, два глаза и два уха и т.д.), хотя другие анатомические структуры непарные и расположены не точно по середине (сердце, печень, желудок). Лёгкие, хотя и относятся к парным органам, но не совсем симметричны (три доли справа и две доли слева). Большинство органов с асимметричным расположением формируются по срединной линии, а затем смещаются (латерализуются) в одну из сторон. Напротив, некоторые главные артерии и вены первоначально образуются как парные структуры, а затем одна из пары деградирует (претерпевает регрессию). Для обозначения нормального типа *асимметрии* применяют термин *situs solitus** (см. **Зеркальная асимметрия**). Появление билатеральной симметрии в процессе ранней эволюции стало переломным моментом в развитии животных. Самое древнее из известных науке ископаемых билатеральных животных – микроскопическая *Vernanimalcula*, жила 600–580 млн лет назад (см. **Латерализация**).

*От лат. situs – *положение*, *расположение* (строение) и solitus – *обыкновенный*, *обычный*.

БИОГЕНЕТИЧЕСКИЙ ЗАКОН*. Согласно данному закону организм в своём эмбриональном развитии проходит все этапы, повторяющие развитие вида. Другими словами, онтогенез кратко

повторяет филогенез. Синонимы: *закон рекапитуляции* (low of recapitulation), или теория рекапитуляции.

*Закон сформулировал немецкий биолог-эволюционист Эрнст Геккель (Haeckel, 1834–1919).

БИОГЕОГРАФИЯ. Наука, изучающая распространение живых организмов в природе. В биогеографии различают *хорологию*, изучающую причины распространения организмов, и *геонемию*, занимающуюся описанием местообитаний (см. соответствующие статьи).

БИОГЕОТЕХНОЛОГИЯ. Использование геохимической деятельности микроорганизмов в горнодобывающей промышленности, например, окисляющих серу и серосодержащие соединения бактерий (тионовых) для извлечения металлов из руд, рудных концентратов и горных пород.

БИОГЕОЦЕНОЗ*. От греч. bios – *жизнь*, geo – *земля* и koinos – *общий*. Сложное сочетание взаимосвязанных природных комплексов, объединённых общей средой обитания. Любой биогеоценоз всегда находится в постоянном движении и развитии. При этом биогеоценозы относительно устойчивы**, им свойственна способность к самоподдержанию путём саморегуляции, обусловленная общими энергетическими и материальными «ресурсами». Примером биогеоценоза могут служить болота – пространства, где преобладают растения (гигро- и гидрофиты), живущие в условиях избытка увлажнения.

*Поскольку *биоценоз* трудно рассматривать в отдельности от *биотопа*, их обычно объединяют под общим названием *биогеоценоз*. Термин принадлежит русскому ботанику, географу и лесоведу В.Н. Сукачёву (1880–1967).

**В биогеоценозах устойчивы спектры характерных видов и видов доминантов (их количественные взаимоотношения).

БИОДЕГРАДАЦИЯ. От лат. bios – *жизнь*, de-grado – *понижать*, *снижать*. Процесс разрушения химических соединений, материалов или сложных органических компаундов под воздействием биологических объектов (бактерий, грибов, планктона, клещей*, насекомых и т.д.). Синоним – *биологическое разрушение*.

*Например, некоторые виды почвенных панцирных клещей *орибатид* (Oribatei) эффективно разлагают растительные остатки.

БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЦИКЛ. Совокупность стадий в развитии, которые проходит живой организм от образования зиготы до смерти.

БИОМ. От греч. bios – *жизнь* и om – *совокупность*. 1. Естественная биоценотическая единица, однородное сообщество определённого типа, не зависящее от состава растительности. Занимает значительное пространство и регулируется макроклиматом. Другими словами, биом – содружество живых организмов, населяющих географические зоны. Примеры *биомов* – африканская саванна, лиственные леса европейской умеренной зоны. 2. Биомом называют и совокупность микроорганизмов, населяющих макроорганизм. Иначе, биомы называют также *формациями* или *комплексами*.

БИОМАССА. От греч. bios – *жизнь* и лат. massa – *ком*, *кусок*, *груда*. Совокупная масса живого вещества организмов всех видов (масса тел живых организмов). Определяют биомассу *продуцентов*, *консументов* и *редуцентов*. Биомассу растений называют *фитомассой*, а биомассу животных – *зоомассой*. Среди животных наибольшую биомассу имеют почвенные беспозвоночные, главным образом дождевые черви (их масса может доходить да 1 500 кг/га), а биомасса млекопитающих и птиц обычно в 1 000 раз меньше* (1–1,5 кг/га). По направлению от полюсов к экватору биомасса суши постепенно возрастает, тогда как в морях она значительно выше в высоких широтах, чем в тропиках, но зато в последних выше биологическое разнообразие.

*Общая биомасса человечества составляет около 400 млн тонн живого веса!

БИОНИКА. От греч. bios – *жизнь* и «(электро)ника». Первоначально, направление кибернетики, копирующее структуры и функции живых организмов и систем для решения инженерных и технических задач (например, создание корпуса подводной лодки с характеристиками кожи дельфина). В настоящее время под бионикой подразумевается также направление в клинической и экспериментальной медицине, призванное разрабатывать технологии, позволяющие проводить процессы регенерации и ремодуляции органов внутри тела пациента. При этом подходе ткань повреждённого органа или даже сам орган регенерируется внутри тела самим организмом.

БИОРАЗНООБРАЗИЕ. Биологический феномен, отражающий *многообразие форм живых существ*. Эволюция, идущая на основе естественного отбора, невозможна без исходного биоразнообразия, а оно начинается там, где существует изменчивость. Сложные формы жизни, по-видимому, возникли на основе биоразнообразия одноклеточных форм. Главное условие для возникновения разнообразных форм жизни – это фактор времени. Считается, что большое разнообразие видов делает экосистемы более устойчивыми.

На уровне человека огромное генетическое разнообразие индивидуумов и популяций создаётся с помощью *фундаментальных механизмов рекомбинации*, а также за счет наличия в геноме *подвижных генетических элементов* (транспозонов), что и является ключом к эволюции. По сравнению с высшими приматами (роды *Pongo*, *Gorilla*, *Pan*), геномы которых отсеквенированы, вид *Homo sapiens* имеет чрезвычайно «подвижный» и «пластичный» геном.

БИОСФЕРА. От греч. bios – *жизнь* и sphaira – *шар*. Пространство, занимаемое всей совокупно-

стью живых организмов нашей планеты. Биосфера состоит из биогеоценозов, которые, в свою очередь, состоят из биоценозов.

БИОТА. От греч. biote – *жизнь*. 1. Исторически сложившаяся совокупность живых организмов, объединённых общей областью распространения. В состав биоты могут входить виды, не имеющие функциональных и экологических связей друг с другом. Синоним – *биоценоз*.

2. Название рода декоративных растений (*Biota*) из семейства кипарисовых (*Cupressaceae*), класса шишконосных (*Coniferatae* или *Pinatae*).

БИОТИЧЕСКИЙ ПОТЕНЦИАЛ*. Способность организмов к размножению, или рост числа особей при отсутствии каких-либо тормозящих причин (например, пара филлоксеров теоретически способна произвести в год от 10^{11} до 10^{18} потомков, а самка трески откладывает несколько миллионов икринок).

*Понятие установлено Чепманом (Chapmann, 1930).

БИОТОП. От греч. bios – *жизнь* и topos – *место*. Буквально: «место жизни» (место обитания). Пространство, занимаемое *биоценозом*, т.е. совокупность всех экологических факторов местонахождения биоценоза. По определению французского эколога Переса (J.M. Peres, 1961): «*Географический район различной площади или объёма, преобладающие условия которого отличаются однородностью*». Биотоп может быть как неорганической, так и органической природы (у паразитов) (см. **Биогеоценоз**). Синоним (англ.) – *habitat*.

БИОТУРБАЦИЯ. От греч. bios – *жизнь* и лат. turbatum – *приводить в волнение* (turbo – *вихрь*). Термин для обозначения жизнедеятельности бентосных беспозвоночных, перемешивающих донные отложения.

БИОФАГИ. От греч. bios – *жизнь* и phagos – *пожирать*. Организмы-консументы, питающиеся живым органическим материалом. Среди них выделяют: 1. *Фитофаги* – растительноядные организмы – первичные консументы (к ним также относятся вирусы, бактерии, грибы и паразитические сосудистые растения). 2. *Хищники* – вторичные консументы (в их числе находятся и паразиты первичных консументов). 3. *Вершинные хищники* – третичные консументы – конечные потребители живого органического материала.

БИОХОРИОНЫ. От греч. bios – *жизнь* и chorion – *оболочка*. Элементы горизонтального распределения в биотопах. Более мелкие подразделения, чем *синузии* (см. **Синузии**).

БИОЦЕНОЗ*. От греч. bios – *жизнь* и koinos – *общий*. Исторически сложившаяся устойчивая группа организмов (сообщество микроорганизмов, растений и животных), связанных местом обитания и общностью главнейших экологических признаков, возникших и возникающих в историческом процессе приспособления организмов к условиям среды. Иначе, биоценоз – это вся совокупность живых организмов, населяющих биотоп (живая часть экосистемы, включающая *фауну*, *флору* и *микрофлору*). Биоценоз может иметь начало и конец и состоять из большего или меньшего количества членов, занимать большую или меньшую территорию. Синонима – *биота*.

*Термин предложен в 1877 г. немецким биологом К. Мёбиусом при изучении им устричных банок и составляющих их организмов.

БИОЦИДЫ. От греч. bios – *жизнь* и caedo (cecidi) – *умертвить*, *убить*. Химические соединения, уничтожающие микроорганизмы (см. **Триклозан** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**). Как и к антибиотикам, к биоцидам у бактерий может возникать резистентность, исключение, по-видимому, составляет только мыло (четвертичные аммониевые биоциды).

БИПЕДАЛИЗМ. От лат. bi (bis) – *дважды* и фр. pedale – *ножной рычаг* < лат. pedis – *нога*. Обязательная двуногость (хождение на двух ногах), свойственная предкам человека. На территории современной Танзании обнаружены окаменевшие следы возрастом 3,6 млн лет, оставленные на свежевыпавшем вулканическом пепле тремя особями так называемых *людей лаетоли**, говорящие об уверенном передвижении этих гоминидов на двух ногах.

*Более позднюю датировку дают австралопитекам.

БИПОТЕНТНЫЙ. От лат. bi – *дважды* и potentia – *сила*. Способный к дифференцировке в двух направлениях.

БОНИТЕТ. От лат. bonitas – *добротность*, *высокое качество* (лат. bonum – *добро*, *благо*). Показатель продуктивности леса, зависящий от климатических условий и качества (продуктивности) почвы.

БОНИТИРОВКА. От нем. bonitieren (англ. bonitation) – *качественная оценка* < лат. bonitas – *доброкачественность*. 1. Оценка животных по племенным и продуктивным качествам, а также типу телосложения (конституции). 2. Оценка почв по их важнейшим агрономическим свойствам (см. также **Пробонитировка**).

БРАДИТЕЛИЯ*. От греч. bradys – *медленный* и têlos – *конец*, *хвост*. Медленно протекающий эволюционный процесс, характерный для некоторых групп организмов (см. также **Хоротелия** и **Тахителия**).

*Термин ввел Дж. Симпсон (G.F. Simpson, 1944).

БРАХИАЦИЯ. От греч. brachion – *рука*. Передвижение на руках, свойственное паукообразным обезьянам.

БРИОЛОГИЯ. От греч. bryon – *мох* и logos – *наука*. Раздел ботаники, изучающий мхи.

ВАЙМАНУ. Ископаемая птица, обнаруженная на островах Новой Зеландии, – предполагае-

мое переходное звено от летающих крылатых птиц к пингвинам.

ВАЛЬВА. От лат. valva (valvae) – *дверная створка*. 1. В ботанике – *створка*. 2. В анатомии – *клапан*, например aortic valve – *аортальный клапан*. Вальвулярный – створчатый, клапанный (содержащий клапаны).

ВАРИАБИЛЬНОСТЬ. От лат. variabilis – *переменный*, *изменчивый* (англ. variability – *изменчивость*, *непостоянство*). Изменчивость, например, наследственного признака. Синоним – *вариация* (возрастная вариация, соматическая вариация).

ВАРИАНСА. От англ. variance – *отклонение* от типа, вида (лат. variantio – *различие*). Дисперсия (отклонение от среднего значения).

ВАРИЕТЕТ. От лат. varietas – *различие*, *разнообразие*, *пестрота* (англ. variety). Разновидность, сортовой вариетет (сорт).

ВЕГЕТАЦИЯ. От лат. vegetatio – *рост*. Разрастание тканей любого типа, в том числе патологическое. В ботанике *вегетация* – период активного роста растения.

ВЕКСИЛУМ. От лат. vexillum – *знамя*. 1. Парус в цветке бобовых растений. 2. Расширение лапки, характерное для передних ног у роющих перепончатокрылых насекомых (*Hymenoptera*). 3. Опахало пера (орнитолоия).

ВЕРМИЦИДЫ. От лат. vermis – *червь*, *червячок*, *гусеница* и caedo – *убиваю.* Вещества, применяемые для борьбы с вредными червями, личинками.

ВЕСТИТУРА. От англ. vestiture – *одеяние* < лат. vestitum – *покрывать*, *одевать*. Наружный покров тела животных, представленный волосами, перьями, роговыми пластинками или чешуёй.

ВИВАРИЙ. От лат. vivarium < vivus – *живой*. Специальное помещение для содержания лабораторных животных. Синоним (англ.) –*retainer* (а также *садок*).

ВИВИПАРИЯ. От англ. viviparity – *живорождение* < лат. viviparus (англ. viviparous) – *живородящий*. Живорождение. Явление, присущее организмам, рождающим живое потомство и тем самым отличающимся от яйцекладущих животных (см. также **Яйцеживородящие** в разделе **«Эмбриология и гистология»**). Синоним – *зоогония* (англ. zoogony).

ВИД (appearance, kind)*. Основополагающее понятие описательного (дескриптивного) раздела биологии – систематики живых существ. Биологическая концепция вида была разработана в основном зоологами**. Вид – низшая таксономическая группа (группа родового разделения), обозначается латинским словом species и представляет собой совокупность особей, характеризующихся одинаковым строением и функциями, имеющих общее происхождение, свободно скрещивающихся и дающих плодовитое потомство. Вид может образовывать целый спектр жизненных форм, различающихся своими потенциями. Поэтому виды – это объективная реальность. Признаки вида отражают приспособление особей к определённым условиям существования. В то же время каждая отдельная особь, принадлежащая к тому или иному виду, не может отражать все совокупные свойства вида. Основной принцип деления на виды – невозможность получения естественным путём плодовитого потомства при межвидовом скрещивании***. Кроме того, каждый вид имеет свою область распространения – *ареал*, в пределах которого имеются необходимые условия для существования и который в процессе естественной эволюции, а также под влиянием человека может измениться. Согласно представлениям Карла Вёзе (Воузе) (Carl Woese) «*…виды – это временные сообщества генов, нестабильные во времени*»****. Средняя продолжительность жизни видов млекопитающих – 2,5 млн лет. В то же время для некоторых видов хордовых удаётся проследить неизменность их видовых свойств на протяжении очень длительных временных периодов, например, у некоторых представителей ихтиофауны (в частности, у шестижаберных акул). Отправная точка видообразования – разделение популяций и их изоляция. В настоящее время описано около 8 млн видов различных организмов.

Современный человек уже просуществовал не менее 950 тыс. лет. Считается, что видообразование как биологический процесс на уровне человека остановилось, но это, по-видимому, не совсем верные представления (см. также **Неандертальцы**).

*Впервые понятие «вид» было введено в науку в конце XVII в. английским учёным Джоном Реем (1623–1705), который дал определение вида у растений.

**Американский зоолог и эволюционист (по национальности немец) Эрнст Майр определял вид как «группы скрещивающихся или потенциально способных скрещиваться природных популяций, репродукционно изолированных от других таких же групп».

***Сохранение видов обеспечивается наличием генетических барьеров, препятствующих скрещиванию. Если скрещивание всё же происходит, потомство оказывается стерильным. Классические примеры – *мул* (потомок, полученный при скрещивании осла и лошади) и *лошак* (жеребца и ослицы), не способные к размножению.

****Каждый вид, живущий в настоящее время, – эволюционный триумфатор без гарантированного будущего.*

ВИДООБРАЗОВАНИЕ (speciation). Процесс эволюционного расхождения популяций одного вида, в результате которого из исходного вида образуются новые виды. Другими словами, эволюционный процесс образования новых видов из уже существующих. Считается, что основной механизм видообразования – репродуктивная изоля-

ция, возникающая по разным причинам. В результате изоляции у двух территориально разделённых групп организмов накапливаются серьёзные изменения, препятствующие оплодотворению или приводящие к рождению мёртвых, а также бесплодных потомков (лошак и мул). Исследования, проведённые на дрозофилах, показали, что скачки генов из одной хромосомы в другую (так называемые «блуждающие гены») также могут приводить к появлению новых видов. Так у двух разных видов дрозофил (*Drosophila melanogaster** и *Drosophila simulans*) один и тот же ген *JYAlpha*, отвечающий за нейтрализацию спермы, находится на разных хромосомах (четвёртой и третьей соответственно). Этот факт показывает, что репродуктивная изоляция может начаться и без изменения функций генов.

Согласно классическим представлениям Ч. Дарвина «*разновидность есть зачинающийся вид, вид – обособившаяся, определившаяся разновидность*».

*Название переводится как «любительница нектара чернобрюшковая». В ранних генетических исследованиях плодовая мушка называлась *Drosophila ampelophila*, где лат. ampelophila означает «любительница винограда».

ВИКАРИРУЮЩИЕ ВИДЫ. От лат. vicarius – *замещающий*. Генетически родственные виды, занимающие разные ареалы. Различаются сезонные, географические, экологические или высотные *викарианты*. Синонимы: *викарные* виды, *викарианты*.

ВИТАЛИЗМ. От лат. vitalis – *жизненный* < vita – *жизнь*. Доэволюционное учение, согласно которому развитие органического мира происходит под водительством особой жизненной силы – *vis vitalis*. В начале XIX в. оно уступило место механистической теории жизненных явлений, согласно которой жизнь объяснялась сложнейшим сочетанием физико-химических процессов, основанных на различных формах движения молекул. Однако механистические воззрения не позволяли объяснять явления наследственности, развитие организма из яйца, психические функции и сознание, что привело к появлению направления исследований, известного как *неовитализм* (его сторонниками были Вирхов, Бунге, Риндфлейш, Рейнке, Коржинский, Бородин и др.). Витализм в настоящее время интересен только в историческом аспекте.

ВИТАЛЬНЫЙ. От англ. vital < лат. vitalis – *относящийся к жизни*, *жизненный*. Жизнеспособный, жизненный. (Витальный краситель.)

ВИТИАЦИЯ. От лат. vitium (vitio) – *порок*, *недостаток*, *порча*. Изменения, не дающие пользы или снижающие эффективность.

ВОЗВРАТНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ. Термин, обозначающий случаи утери сложного признака с последующим его восстановлением. Так обнаружены крылатые виды палочников, которые произошли от бескрылых форм, в свою очередь, имевших когда-то крылья. Появление крыльев не случайно, поскольку гены, детерминирующие крылья, находились в репрессированном состоянии и ждали того момента, когда полёт станет более благоприятным признаком, чем высокая плодовитость, характерная для бескрылых форм.

ГАБИТ. От лат. habitus – *настроение*, *расположение*. Привычка. 1. Стандартный поведенческий ответ, стандартные действия, сложившиеся при частом повторении. 2. Основной критерий при оценке выработки условного рефлекса и обучения (характеризует тип реагирования, выработанного методом ассоциаций и поощрений или методом подкрепления).

ГАБИТУАЦИЯ. От лат. habitus – *настроение*, *расположение* и -ia – *условия*. В буквальном смысле, *привыкание*. Явление, вызванное повторяющимися воздействиями одного и того же раздражителя, за которым не следует никаких биологически значимых событий, в результате чего животные, в конце концов, перестают реагировать на этот раздражитель. Привыкание не связано с утомлением и не обеспечивает генерализацию торможения. Достаточно измениться стимулу и реакция возобновляется снова.

ГАБИТУС. От лат. habitus < habeo – *внешний вид*, *внешность*, *наружность* < habito – *обитать*, *жить*. 1. Внешний вид живого организма, его сложение. 2. Телосложение, осанка (физическая характеристика внешнего облика и тела человека). Синоним – *экстерьер* (у животных).

ГАЛАПАГОССКИЕ ОСТРОВА. От испан. galapagos – *седло*. Другое название «Черепашьи острова» Архипелага Колон, расположенного в Тихом океане и состоящего из 16 вулканических островов. Место обитания гигантских галапагосских черепах (масса взрослых особей может достигать 350 кг). Форма панциря у черепах, обитающих на разных островах, различается. У некоторых черепах передний край куполообразного панциря спереди загибается вверх*, делая его похожим по форме на седло, откуда и произведено название черепах, а от них и островов. Галапагосские острова послужили источником разнообразного биологического материала, на основании которого Чарльз Роберт Дарвин (Darwin, 1809–1882), посетивший острова в 1836 г. (плавание на корабле «Бигль», что означает «Ищейка», в 1831–1836 гг.), построил свою теорию происхождения видов. (Дарвина особенно удивило отличительное разнообразие форм клювов у пересмешников и вьюрков, обитающих на соседних островах.)

*Это позволяет черепахам поднимать голову и поедать пищу, находящуюся выше уровня земли.

ГАЛОБИОНТЫ. От греч. halos (hals) – *соль* и biontos (bion) – *живущий*. Организмы, обитающие в солёных или сверхсолёных водоёмах. Синоним – *галофильные организмы*.

ГАЛОФИЛЬНЫЕ (halophile) ОРГАНИЗМЫ. От греч. halos (hals) – *соль* и phileo – *люблю*. Организмы, приспособленные к обитанию в сильно засолённых средах (их рост зависит от наличия высоких концентраций солей в среде). Так, некоторые морские галофильные бактерии нуждаются для роста в повышенной концентрации NaCl. Обычно адаптация таких организмов к морской воде не связана с наличием особых механизмов. Ионы натрия выводятся из клетки селективно путём механизма *антипорта* против протонов или ионов калия. Синонимы: *галобионты*, *галофилы*.

ГАЛОФОБНЫЕ ОРГАНИЗМЫ. От греч. halos (hals) – *соль* и phobos – *страх*. Водные организмы, не переносящие засоления среды обитания.

ГАМОБИУМ. От греч. gamos – *брак* и «биом». Поколение, размножающееся половым путём, у видов с чередованием поколений.

ГЕМИНАТИВНЫЙ. От лат. geminatio – *удвоение*. Сдвоенный. Геминативная форма размножения – почкование (англ. budding – *образование почек*), когда родительская клетка не разделяется, а образует вырост (выступ, зачаток), формирующий дочернюю клетку, которая затем отделяется и становится самостоятельной.

ГЕММУЛА. От лат. gemmula – *маленькая почка*.

ГЕНДЕР. От англ. шутл. gender (jender) – *пол*. Анатомический пол человека.

ГЕНДЕРНЫЙ. От англ. gender – шутл. *пол*. Относящийся к полу, но затрагивающий психологические, когнитивные*, социальные и культурные различия между мужчиной и женщиной. Всё больше накапливается данных, что гендерные признаки имеют генетическую основу**. При этом в становлении пола важную роль также играет и баланс многих других генов, локализованных в аутосомах. Внешние условия также могут определять *манифестацию* (проявление) гендерных различий (см. **Пол (Sex)**).

*Современные исследования выявили значительное сходство когнитивных способностей у мужчин и женщин (оба пола практически одинаково справляются с тестами IQ), исключая некоторые специфические особенности внимания и восприятия. Интеллектуальные различия, обнаруженные ранее английским психологом Фрэнсисом Гальтоном (1822–1911) и американским психологом Эдуардом Торндайком (1871–1949), объясняются неравными с мужчинами условиями для развития и образования женщин, традиционно существовавшими в различных обществах. У мальчиков и мужчин полюса «умный – дурак» раздвинуты сильнее от средних значений (больше крайних вариаций, больше дисперсия), чем у девочек и женщин. Кроме того, у мальчиков чаще встречаются такие отклонения, как дислексия, задержка речевого развития и гиперактивный синдром.

**Исследования тканей головного мозга в области височного неокортекса, который связан с памятью, речью и восприятием слуховой информации, показали, что у мужчин в этой области мозга больше синапсов (в среднем на 33 %), чем у женщин, что, в свою очередь, может быть той структурной подоплёкой, которая и определяет разницу между полами в образе мышления.

ГЕНЕРАТИВНЫЙ. От лат. generare – *порождать*. Относящийся к генерации (размножению) (см. **Генерация**).

ГЕНЕРАЦИЯ. От лат. generatio – *рождение*, *возникновение*. 1. Процесс размножения. 2. Потомство (стадия в ряду потомков – первая генерация, вторая генерация и т.д. Дочерняя генерация (скрещивание особей первого поколения F_1, второго поколения F_2 и т.д.)*. Бесполая (вегетативная) генерация). 3. Стадия в ряду поколений у людей (дед, отец, внук, правнук).

*От лат. filia – *дочь*.

ГЕНЕРИЧЕСКИЙ. От лат. genero – *производить*, *порождать*. 1. Относящийся к роду (родовой). 2. Обобщённый, общий. 3. Характерный (например, признак).

ГЕОНЕМИЯ*. От греч. ge – *земля* и onyma – *имя*. Раздел биогеографии, занимающийся описанием мест обитания организмов.

*Термин предложен Кено.

ГЕРМАФРОДИТИЗМ*. Двуполость. Способность отдельной особи производить гаметы обоих полов. Другими словами, наличие у одной и той же особи (индивидуума) не столько внешних признаков обоих полов, сколько генеративных тканей, как семенников, так и яичников. Нормальный гермафродитизм достоверно известен у представителей морских окуней (*Serranidae*) и морских карасей (*Sparidae*). У некоторых видов рода *Serranus* возможно даже самооплодотворение. В большинстве же случаев у отдельных особей мужская и женская половые железы созревают не одновременно (сначала молоки, а затем икра или наоборот). Поэтому в период нереста особи выступают поочерёдно в разных ролях, то как самки, то как самцы, но в целом в стаде одновременно присутствуют и «самцы» и «самки». У ряда видов в процессе онтогенеза может происходить и изменение пола. В молодом возрасте особь функционирует как самец, а в старшем возрасте – как самка (или наоборот). В целом же *истинный гермафродитизм* – наличие мужских и женских половых желёз – наблюдается редко**. *Ложный гермафродитизм* проявляется наличием наружных половых органов, сформированных по типу противоположного пола (см. **Интерсексуальность**).

Поскольку часто в организме хозяина содержится только одна особь паразита, гермафродитизм имеет огромное значение для размножения паразитов.

*Слово происходит от имени одного из младших богов в древнегреческом Пантеоне – мифиче-

ского двуполого существа Гермафродита – сына бога торговли Гермеса и богини любви Афродиты. Во время купания он объединился с нимфой.

**Возможно наличие половых желёз, состоящих из обоих видов тканей, так называемые яйцесеменники (ovotestis).

ГЕТЕРЕЦИЗМ. От греч. heterecism – *разнохозяйность*, где heteros – *разный* и oikion (oikos) – *дом*. Свойство паразита сменять двух и более хозяев в процессе своего развития (см. **Гетероксения** и **Метоксения**). Разнохозяйностью также обладают диплоидный и гаплоидный мицелии ржавчинных грибов (*Uredinalis*), живущих на разных растениях.

ГЕТЕРОДОНТНОСТЬ. От греч. heteros – *другой* и лат. dentis – *зуб*. Морфологическое разделение зубов на функциональные группы, характерное для млекопитающих. Различают клыки, резцы, предкоренные (малые коренные, ложные коренные, премоляры) и коренные (моляры). Для каждого вида млекопитающих характерен свой набор зубов.

ГЕТЕРОЗОННОСТЬ. От греч. heteros – *другой* и zone – *пояс* (территория). Свойство организмов, при котором личинки и взрослые формы обитают в различных условиях (приурочены к разным местообитаниям).

ГЕТЕРОКСЕНИЯ. От греч. heteros – *разный* и xenos – *чужой*. Свойство паразита последовательно сменять несколько хозяев. *Гетероксенный* – паразит, имеющий несколько хозяев (см. **Гетерецизм**).

ГИГРОФИЛЬНЫЕ ОРГАНИЗМЫ. От греч. hygros – *влажный* и phileo – *люблю*. Организмы, способные жить только в очень влажных местах с воздухом, близким к насыщению водяными парами. К этой группе относятся взрослые амфибии, дождевые черви, брюхоногие моллюски, многие почвенные и пещерные животные (троглобиты).

ГИДРОГЕНОСОМЫ. От hydrogenium – *водород* и греч. soma – *тело*. Органеллы, выделяющие молекулярный водород. Присутствуют в клетках анаэробных простейших (некоторых жгутиковых и ресничных инфузорий), не имеющих митохондрий, метаболизм которых основан на процессах брожения (гидролиза и сбраживания поглощаемых частичек пищи, главным образом, бактерий).

ГИДРОФИЛЬНЫЕ ОРГАНИЗМЫ. От греч. hydor – *вода* и phileo – *люблю*. Организмы, постоянно живущие в воде (водные организмы).

ГИСТОЗОИ (Histozoa). От греч. hystos (histion) – *ткань* и zoe – *жизнь*. 1. Общее название многоклеточных животных, клетки которых образуют ткани. Все многоклеточные животные, за исключением кишечнополостных (*Coelenterata*), обладают и специализированными органами. 2. Паразиты, обитающие в тканях (англ. histozoic).

ГИСТОЛИТИЧЕСКИЙ МЕТАМОРФОЗ. От греч. hystos – *ткань* и lysis – *растворение*, *распад*. Слагается из *гистолизиса* – разрушения тканей и органов и гистогенеза – образования из имагинальных дисков новых тканей и органов, характерных для взрослого насекомого (imago). Процессы гистолиза включают *аутолиз* (автолиз), *лиоцитоз* и *фагоцитоз*. Фагоцитоз осуществляется клетками крови – *гемоцитами*, которые наряду с внутриклеточным перевариванием личиночных тканей осуществляют и внеклеточное выделение различных гидролитических ферментов (главным образом протеаз) (см. **Аутолиз** и **Лиоцитоз** в разделе **«Клеточная биология»**, а также **Имагинальные диски** и **Метаморфоз**).

ГЛОБУЛЯРИЗАЦИЯ. От лат. globulus – *шарик* < globus – *шар*. Термин для обозначения процесса округления формы черепной коробки в процессе эволюции у представителей вида *Homo sapiens* по сравнению с другими представителями рода *Homo*.

ГЛОРИН. Акразин миксомицетов *Polysphondilium violaceum* (см. **Акразин**). Представляет собой дипептид глютаминовой кислоты и лактамового кольца орнитина с молекулярной массой 327. Название получил от сокращённого обозначения этих аминокислот – Glu и Orn.

ГНОТОБИОЛОГИЯ. От греч. gnötos – *известный*, *очевидный* и «биология». Раздел экспериментальной биологии и медицины, изучающий организмы в известных (главным образом, стерильных) условиях – так называемые «безмикробные организмы», содержащиеся при отсутствии вирусов, бактерий и микроскопических грибов.

ГНОТОБИОТИКА. От греч. gnötos – *известный*, *очевидный* и biote (biotos) – *жизнь*. Выращивание лабораторных животных в контролируемых (стерильных) условиях.

ГНОТОБИОТЫ. От греч. gnötos – *известный*, *очевидный* и biotos – *жизнь*. 1. Безмикробные, выросшие в стерильных условиях животные. 2. Животные с известным составом микроорганизмов.

ГОЛОМИКТИЯ. От греч. holos – *весь* и англ. mix – *смешивать*. Например, голомиктические водоёмы (озёра) – водоёмы с полным перемешиванием воды (см. **Меромиктический**).

ГОМЕОЗИС. От греч. homoios – *одинаковый*. Термин, предложенный Уильямом Бэтсоном, для обозначения процесса развития организмов. В более специальном смысле *гомеозис* – изменение органа или участка тела у особей одного вида, при котором приобретается сходство с соответствующим органом или участком тела другого вида. В этом смысле существует более точный термин – *гомеоморфия* (*гомеоморфизм*) (от греч. homoios – *одинаковый* и morphe – *вид*, *форма*).

ГОМЕОСТАЗ*. От греч. homoios – *одинаковый* и stasis – *неподвижность* (*состояние*). Основной принцип развития и становления многоклеточности – относительное обособление организма от переменчивой внешней среды и создание своей

регулируемой внутренней среды. Высшие организмы отличаются наличием внутренней среды, представленной кровью, лимфой и интерстициальной жидкостью. Относительное динамическое постоянство (эквилибриум) химического состава и физико-химических свойств внутренней среды** и некоторых физиологических функций организма и носит название *гомеостаза*. Это постоянство внутренней среды обеспечивается сложной системой адаптационных механизмов, направленных на устранение или ограничение факторов, действующих на организм, как из внешней, так и из внутренней среды. Выражением *гомеостаза* является наличие ряда *биологических констант* – устойчивых количественных показателей, характеризующих нормальное состояние организма.

*Термин введён в 1929 г. американским физиологом, исследователем нейрогуморальных взаимодействий Уолтером Брэдфордом Кенноном (1871–1945) и отражает способность организма приспосабливаться к изменяющимся условиям среды.

**Понятие о *постоянстве внутренней среды организма* ввёл в биологию великий французский физиолог и врач Клод Бернар (Bernard, 1813–1878) в своих «Лекциях о телесных жидкостях», прочитанных в 1855–1856 гг. Клоду Берналу принадлежит афористичная мысль: «Постоянство внутренней среды – залог свободной жизни». Развивая идеи Клода Бернара применительно к микросреде центральной нервной системы, английский физиолог Джозеф Баркрофт (Barcroft, 1872–1947) писал: «*Постепенно, веками, постоянство внутренней среды регулировалось со всё возрастающей точностью до тех пор, пока, в конце концов, эта регуляция не достигла такой степени совершенства, при которой смогли развиться человеческие способности и человек смог познавать мир вокруг себя в терминах абстрактного знания*».

ГОМИНИДЫ. От лат. Hominidae < homo – *человек* и eidos – *сходство*. Человекообразные обезьяны. *Существа, впервые почувствовавшие скуку.*

ГОМИНИНЫ. От лат. hominum – *род человеческий*. Предки людей (подсемейства гоминид), у которых впервые появилась способность к изготовлению каменных орудий. Относятся к ранним видам – членам человеческого семейства – родственникам австралопитеков, от которых, как считается, пошла человеческая ветвь эволюции. До недавнего времени считалось, что гоминины обитали около 2 млн лет назад в Южной Африке – колыбели человечества. Речь идёт об окаменелых останках нового вида древних людей *Australopithecus sediba** возрастом 1977±2 тыс. лет, который рассматривают в качестве претендента на роль первого представителя рода *Homo*. Соответственно, вместо традиционной цепочки *A. Afarensis* → *H. Habilis* → *H. erectus* предлагается новая последовательность *A. Africanus* → *A. sediba* → *H. erectus*. Недавно были обнаружены останки ещё одного гоминина**, обитавшего на севере Африке 3,4 млн лет назад, и это существо было современником знаменитой Люси (*Australopithecus afarensis*), и его анатомические особенности говорят о том, что он был способен жить на деревьях с одновременным хождением на двух ногах по земле.

*Слово *sediba* на южноафриканском языке сесото означает *фонтан*, *источник*.

**Гоминина из Буртеле (название места, где были обнаружены останки).

ГОМОЙОТЕРМНОСТЬ. От греч. homoios – *одинаковый* и terme – *тепло*, *жар*. Термин, обозначает способность организма обеспечивать постоянную температуру тела. У гомойотермных животных постоянная температура тела (37 °C)* обеспечивается высоким уровнем обменных (окислительно-восстановительных**) процессов, в свою очередь, связанных с высоким уровнем гемоглобина в крови и высокой активностью сердечно-сосудистой системы. Постоянная температура тела – главное условие стабильной работы ферментных систем, что даёт теплокровным птицам и млекопитающим несомненные преимущества перед холоднокровными животными, активность которых зависит от температуры внешней среды, в то время как активность гомойотермных животных не зависит от температуры окружающей среды. Однако теплокровность влечёт за собой более высокий расход энергии и, следовательно, требует больший объём потребляемой пищи (у млекопитающих и птиц скорость метаболизма почти в 20 раз выше, чем у рептилий) (см. **Пойкилотермность**).

*Температура тела у птиц ещё выше (от 39 до 45 °C). У мелких птиц, например у синицы московки или колибри, частота сердечных сокращений превышает 1 000 ударов в минуту.

**Являются *экзотермическими* реакциями.

ГОМОЛОГИЯ. От греч. homologia – *сходство*, *согласие* < homologos – *соответственный*. Буквально: сходство, подобие по коренным свойствам при отличии по частным (второстепенным) свойствам. Так, например, все эукариотические клетки гомологичны. Гомологией также обладают конечности всех позвоночных, несмотря на разную форму и функцию. Сходство между представителями разных видов, обусловленно общностью их происхождения. В молекулярной биологии – сходство последовательностей между разными молекулами ДНК или белка. Синоним – *гомологичность*.

ГОМУНКУЛУС. От лат. homunculus – *человечек*. 1. Термин имеет только историческое значение и отражает наивный уровень представлений о процессах развития живых организмов создателей теории *преформации*, которые при помощи своего безграничного воображения увидели внутри сперматозоидов вложенных в них маленьких человечков – *гомункулусов*. 2. Вожделенная цель алхимического научного творчества – якобы искус-

ственно созданное (в пробирке) человекоподобное существо. Идея принадлежит средневековому врачу и естествоиспытателю Парацельсу (1493–1541) (см. **Парацельс** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**).

ГРАДУАЛИЗМ. От лат. gradus – *шаг*, *ступень*, *степень*. Теория о непрерывности и постепенности эволюционных изменений, отрицающая формирование сложных органов и приспособлений *de novo*. В связи с этим широко известен афоризм Ч. Дарвина: «*Природа не делает скачков*». При этом мы так и не знаем, всегда ли эволюция идёт плавно, или рывками, к тому же перемежающимися периодами *стазиса* (см. **Стазис эволюционный**). До сих пор нет ответа на вопрос о том, являются ли пробелы в геологической летописи истинными или многие формы не обнаруживаются по другим причинам.

ГРАДОЛОГИЯ. От лат. gradus – *шаг*, *ступень*, *степень* и греч. logos – *слово* (наука). Раздел энтомологии, изучающий явления массового размножения насекомых.

ГРАФТ. От англ. graft – *привой* (в растениеводстве, ботанике) или *трансплантат* при пересадке тканей. В области клеточных технологий *графты* – это тканеинженерные эквиваленты любой ткани или органа. Хирурги-косметологи называют *графтом* волосяной фолликул («мешочек») при операциях по пересадке волос.

ГРАФТИНГ. От англ. grafting – *прививка*, *почкование* (a bud). 1. Трансплантация, пересадка живых тканей (органов). 2. Прививка, например: черенками, аблактировка, копулировка и т.д.

ГРЕДИНГ. От англ. grading < grade – *качество*, *сорт*. Улучшение породы путём скрещивания.

ГРЕНА. От фр. grain – *зерно*, *семя*. 1. Кладки яиц бабочек, приспособленные для зимовки насекомых. 2. Кладка яиц шелкопрядов, например, бабочки тутового шелкопряда. Одно из самых изящных доказательств хромосомной теории наследственности было получено Борисом Львовичем Астауровым (1904–1974) на гренах шелкопряда. Облучённые рентгеновскими лучами самки вида *Bombix mori* (для того, чтобы убить ядра в яйцеклетках) скрещивались с самцами вида *Bombix mandarina*. Оплодотворённые яйца активировали высокой температурой. Из яиц, оплодотворённых двумя сперматозоидами, развивались личинки, а затем куколки и имаго-самцы, полностью похожие на бабочек вида *Bombix mandarina*. Явление носит название *межвидового андрогенеза* у тутового шелкопряда.

ГРУММИНГ. От англ. grooming – *ухаживание* < groom – *грум* (конюх), *ухаживать*, *холить*, *чис-тить*. Этологический термин. Взаимное ухаживание животных друг за другом (часто гигиеничес-кое – удаление паразитов, чистка). Так, например, зебры при грумминге обнюхивают друг друга и трутся носами.

ГРУППОВОЙ ОТБОР. Гипотетический процесс естественного отбора между группами организмов. Обычно это понятие привлекают для объяснения происхождения *альтруизма* (см. **Альтруизм**).

ГУМУС. От лат. humus – *земля*, *почва*. Органические компоненты почвы, перегной, представляющий собой гомогенный темно-коричневый материал, состоящий из гумина, гуминовых кислот и фульвокислот. Различают грубый гумус – *мор*, мягкий или зернистый – *муль* и промежуточный волокнистый – *модер*. Если ранжировать природные богатства по значимости для человечества, то почвы, безусловно, займут самое высокое место.

ДЕВАСТАЦИЯ. От лат. devastatio < devasto – *опустошать*, *разорять*. Комплекс мероприятий, направленных на полное уничтожение возбудителей инфекционных и паразитарных заболеваний в какой-либо местности. К ним относятся, например, *дезинфекция*, *дегельминтизация*.

ДЕГЕНЕРАЦИЯ ОБЩАЯ. От лат. degenerare – *вырождаться*, где de, des – *отмена* и genus – *род*. Процесс резкого упрощения организации организмов, связанный с исчезновением целых систем органов и функций. Обычно общая дегенерация наблюдается при переходе видов к паразитическому образу существования. Хрестоматийный пример – корнеголовый рак *саккулина*, паразитирующий на крабах. Синонимы: *регресс*, *ретрогрессия* (см. также **Ретроморфоз** в разделе **«Эмбриология и гистология»**).

ДЕЗЭМБРИОНИЗАЦИЯ. От лат. de, des – *отмена*, *отсутствие*, embryon – *зародыш* и -ia – *условия*. Термин, обозначающий так называемую «перспективную катастрофу» эмбрионального развития в яйце, произошедшую примерно 320 млн лет назад у многих видов насекомых. В результате зародыши стали выходить из яйца всё менее развитыми и менее жизнеспособными, при этом всё более похожими на своих далёких эволюционных предков – «червеобразных». Таковы личинки и гусеницы насекомых, интенсивно питающиеся и накапливающие жир, а затем впадающие в состояние «преобразующего покоя», позволяющее им проходить превращение в куколку, являющуюся как бы «вторым яйцом». В куколке ткани и органы личинки растворяются, и заново формируются органы взрослого насекомого. Этот процесс мы называем *полным превращением*, или *метаморфозом* (см. **Метаморфоз**). При дезэмбрионизации происходит перенос жизненно важных функций на ювенильные стадии развития организма (явление *ювенилизации*).

ДЕРИВАТ. От лат. derivo – *отводить*, *отклонять*. Производное, произошедшее от чего-либо более первоначального. *Деривативный* – отклоняющийся.

ДЕРИВАЦИЯ. От лат. derivatio – *отведение* < rivus – *ручей*. Отклонение. Считается, что вирусы являются бактериальными (клеточными) *дерива-*

тами, утратившими ферментные системы генерации и поддержания метаболизма для существования во внешней (внеклеточной) среде.

ДЕРМАТОФИТЫ. От греч. derma – *кожа* и phyton – *растение*. Грибки, заражающие кожу.

ДЕСЦЕНДЕНТ. От лат. descendens – *спускающийся*. Потомок.

ДЕСТРУЕНТЫ. От лат. destructio – *разрушение*. Гетеротрофные организмы, которые разрушают уже использованные или отмершие остатки биомассы, доводя их до состояния полной минерализации. К деструентам относятся бактерии и грибы. Синонимы: *деструкторы*, *биоредукторы*.

ДЕТРИТ. От лат. detritus – *истёртый*. Продукт распада мёртвых организмов, а также осадочный материал цитоскелетов и раковин вымерших организмов.

ДЕТРИТОФАГИ. От лат. detritus – *истёртый* и phagos – *пожирать*. Организмы, питающиеся детритом.

ДЕФИЦИТАРНОСТЬ. От лат. deficio – *уменьшаться*, *убывать*. Неудержимое влечение к чему-то, чего не хватает.

ДИАГЕНЕЗ. От греч. dia – *сквозь* и genesis – *происхождение*. Процесс посмертного разрушения костей на стадии высыхания, занимающий от нескольких лет до десятилетий. Разрушение начинается с деградации костного коллагена, что делает скелет хрупким и ломким. В последующем оставшийся минеральный компонент костей *гидроксилаппатит* либо разрушается, либо подвергается окаменению, благодаря чему останки и сохраняются.

ДИАПАУЗА. От греч. dia – *через*, *сквозь* и pausa – *остановка*, *перерыв*. В общем смысле, *диапауза* – это остановка в развитии (формообразовании). Как у растений, так и у животных, диапауза характеризуется снижением общего уровня метаболизма, хотя и отличается от состояния покоя, обусловленного неблагоприятными условиями среды. У членистоногих продолжительная остановка в развитии наступает у каждого вида на определённой стадии вне видимой и непосредственной связи с факторами среды. Например, у насекомых диапауза наступает на стадии куколки. Главный фактор, вызывающий диапаузу, – фотопериод (продолжительность светового дня).

ДИГРЕССИЯ. От лат. digressio – *уход*, *удаление*, *отклонение*. Отступление, отклонение в развитии.

ДИВЕРГЕНЦИЯ. От лат. divergere – *отклоняться*, *обнаруживать расхождение*. 1. Постепенное расхождение признаков близкородственных популяций, приводящее к возникновению новых видов. Возможна и дивергенция близкородственных видов, например, шимпанзе и человека. Дивергенцию признаков рассматривают как важный фактор эволюции*. Она описана у очень многих животных, в том числе у млекопитающих, амфибий, рыб, насекомых. Дивергенция известна и у растений. 2. В молекулярной биологии дивергенция – это различие между двумя похожими нуклеотидными последовательностями в ДНК или в аминокислотных последовательностях гомологичных белков.

*На этих представлениях базируется и учениие Ч. Дарвина.

ДИЗРУПТИВНЫЙ ОТБОР. От лат. disruptus – *разорванный*. Отбор, создающий две нормы, в результате чего кривая распределения свойств признака становится двувершинной, т.е. на месте прежней нормы возникает провал.

ДИЗЪЮНКЦИЯ. От лат. isjunctio – *разобщение*, *обособление*. Разрыв, пробел (англ. gap).

ДИМОРФИЗМ. От греч. di – *двойной* и morphe – *форма*. Наличие у одного вида организмов форм, различающихся по внешнему виду и функциям, например, аксолотль и амблистома.

ДИМОРФИЗМ ПОЛОВОЙ. От греч. di – *двойной*, *два* и morphe – *форма*. Буквально: двуформность. Наличие у особей разного пола, принадлежащих одному виду, чётких различий по внешним признакам, половым органам, телосложению, окраске (у животных и птиц), психофизиологическим и поведенческим особенностям, возникающим в процессе индивидуального развития организма. Половой диморфизм присущ многим растениям, беспозвоночным, насекомым, животным и человеку, т.е. видам, размножающимся половым путём. Так, например, у конопли или у дрозофилы мужская и женская особи имеют чёткие внешние различия. Самки дрозофилы значительно крупнее, чем самцы и на брюшке несут пять, а не три, как у самцов, чёрных полос. У самцов на передней ножке присутствует гребневидный вырост из щетинок, а у самок его нет. У крупных форм животных всегда крупнее самцы, а у мелких, напротив, – самки (см. также **Пол (Sex)**). У животных половой диморфизм выражен тем больше, чем сильнее различаются вклады обоих полов в воспитание и уход за потомством. Диморфизм напрямую связан также с моно- и полигамией; чем моногамнее вид, тем меньше различий, и наоборот, при полигамии степень диморфизма возрастает. Синоним – *половая дифференциация* (половой диморфизм).

У человека существуют явные генетические и биологические различия между полами, проявляющиеся в анатомии, физиологии, подверженности болезням и в поведении, и они проявляются уже в эмбриональный период развития*. Геномные исследования показали, что геномы двух случайно выбранных мужчин или женщин идентичны по нуклеотидным последовательностям на 99,9 % (различие составляет ~3 млн п.н.). В то же время, если сравнивать мужчину и женщину, то различие составляет уже 2 %, поскольку Х-хромосома содержит 3 % всей ДНК, а Y-хромосома только 1 % (XX6 % – XY4 %). Отсюда следует, что у женщин в

XX наборе в полтора раза больше генов, чем в XY наборе у мужчин, и на аутосомы у разных полов приходится разное количество ДНК. В то же время, инактивация Х-хромосомы приводит к тому, что у женщин должно быть меньше экспрессирующихся генов, чем у мужчин (см. также **Тельце Барра** и **«Барабанные палочки»** в разделе **«Клеточная биология»** и **Гинандроморфы** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**).

*Так девочки рождаются на неделю раньше; при этом зрелость их костного скелета на месяц старше, чем у мальчиков. Половая зрелость у девочек наступает раньше на два года, а рост заканчивается на три года раньше, чем у мальчиков. Хватательный рефлекс сильнее выражен у девочек и проявляется преимущественно слева, хотя большинство плодов (до 92 %) сосут палец правой руки.

ДИСКЛИМАКС. От греч. dys – частица, обозначающая *нарушение* и klimax – *восхождение*, *ступень, градация* (лестница). Последняя стадия развития среды, климаксное сообщество которой было уничтожено естественными или искусственными факторами и которая закончилась климаксом, отличным от обычно наблюдаемого.

ДИССИМИЛЯЦИЯ. От лат. dissimulatio – *расподобление* < dissimilis – *непохожий*, *несходный* < dissimulo – *делать непохожим*, *представлять в ином виде*. Процесс распада сложных органических соединений в организме, сопровождающийся выделением энергии и образованием веществ-макроэргов (АТФ). *Диссимиляция* противоположна по результатам процессу *ассимиляции*. Синоним – *катаболизм*.

ДИССИПАЦИЯ. От лат. dissipatio – *рассеяние*, *разделение*. Например, закон минимума *диссипации* энергии.

ДИСТОПИЯ. От греч. dys – частица, обозначающая *нарушение*, и topos – *место*. Различное расположение органа. Например, *дистопия* почек – расположение одной или обеих почек ниже, чем обычно (иначе, *птоз* почек, или их опущение).

ДИФФУЗНЫЙ. От лат. diffusio – *распространение*, *растекание*. Разлитой, распространённый, в отличие от локального. Например, *диффузный* зоб.

ДИХРОНИЗМ. От лат. di (dis) – *дважды*, *два* и греч. chronos – *время*. Представление о последовательной эволюции полов, в соответствии с которым новые признаки сначала возникают у самцов, играющих роль пилотного, или пробного, пола, и только затем, через несколько поколений, их получают самки, и то, если признаки селективно выгодные*. Такое разделение полов позволяет проверять все новые гены, в том числе и влияющие на сугубо женские признаки, в мужском геноме прежде, чем они попадут в женский геном, играющий роль хранителя признаков. Отсюда женский пол – консервативный или базовый пол. В результате эволюция становится более «безопасной» для видов, размножающихся половым путём. *Дихронизм* обусловлен разной *нормой реакции* полов: у женского пола она по всем признакам шире, чем у мужского. Поэтому женский пол тормозит эволюцию, а мужской пол её ускоряет, в результате чего в геноме женщин (самок) представлены ранние версии генов, а в геноме мужчин (самцов) – поздние. В свете представлений о дихронизме половые гормоны играют роль эволюционно направленных гормонов (см. **Андрогены** и **Эстрогены** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

*Представление рассматривается в гипотезе *дихронной эволюции*, предложенной в 1967 г. Вигеном Артаваздовичем Геодакяном, согласно которой всё эволюционно новое потомки (детёныши, дети) получают от самца (отца), а эволюционно старое, проверенное – от самки (матери).

ДОМЕН. От фр. domain < лат. dominium – *владение*, *поместье* (англ. domain – *территория*, *область*, *сфера*). Термин широко используется в различных разделах биологии. 1. В биохимии *домен* – это структурно-функциональная единица, а также структурно-обособленная область в макромолекуле (например, компактно свёрнутые фрагменты полипептидной цепи). Другими словами, домен в молекуле белка – это аминокислотная последовательность, связанная с определённой функцией и имеющая отличительное строение, например, *трансмембранные домены* интегральных белков, или ДНК-связывающие домены транскрипционных факторов. Выделяют также домены в белках, содержащие необычные аминокислоты, полученные на посттрансляционом уровне, например, домены в факторах свёртывания II, VII, IX и X, содержащие остатки *γ-карбоксиглютаминовой* кислоты (Gla). Доменная организация структуры хорошо выражена в белках-иммуноглобулинах, в которых гомологичные участки в лёгких (L) и тяжёлых (H) цепях иммуноглобулинов (Ig), содержат по 110–120 аминокислотных остатков. Легкие L-цепи состоят из 2 доменов, один из которых расположен в вариабельной области (V_L), а другой – в константной (C_L). Тяжёлые H-цепи содержат один домен в вариабельной области (V_H) и 3-4 домена в константной области ($C_{H2\text{-}5}$). Эти домены различаются по аминокислотной последовательности и содержанию углеводов. В зависимости от типа C_H доменов иммуноглобулины относятся к одному из пяти классов: IgG, IgM, IgA, IgD и IgE (см. **Антитела** и **Иммуноглобулины**).

2. Домен в хромосоме – это область, в которой, во-первых, сверхспирализация происходит независимо от других участков, во-вторых – область, содержащая экспрессирующийся ген и, в-третьих, область, обладающая повышенной чувствительностью к ДНКазе.

3. В общей и эволюционной биологии понятие *домен* используется для обозначения трёх осново-

полагающих *ветвей жизни*: *архебактерий*, *бактерий* и *эукариот*.

ДОМЕСТИКАЦИЯ. От лат. domesticus – *домашний* < domus – *дом*. Одомашнивание, приручение животных.

ДОМИНАНТА. От лат. dominans – *господствующий*. 1. В физиологии высшей нервной деятельности *доминанта* – это господствующий очаг возбуждения в ЦНС, подавляющий возбуждение в других очагах, «оттягивающий» возбуждение на себя (согласно учению о доминанте русского физиолога А.А. Ухтомского, 1875–1942). 2. В генетике *доминанта* – преобладающий признак (доминантный признак).

«Жизнь... не является ни веществом, ни свойством; она – процесс или, точнее, сочетание процессов».

Джон Бёрдон Холдейн (1892–1964), англ. биолог

ЖИЗНЬ. Человечество до сих пор пользуется великим множеством трудноопределяемых понятий, одно из которых – *жизнь*. Существует много определений жизни, спорных и не очень, начиная с общеизвестного определения Ф. Энгельса*, но нет ни одного точного и всех удовлетворяющего определения. Мало того, по мере развития науки понятие «жизнь» непрерывно усложняется. С обыденной точки зрения *жизнь* – это всё множество организмов в полной своей совокупности, существующих на Земле, а с философской – *это форма, сохраняющаяся в течение определённого времени, при постоянном обновлении содержания*. Доктор биологических наук Б.М. Медников (1932–2001) дал наиболее короткое и точное научное определение понятию *жизнь*: «*Жизнь – это активное, идущее с затратой энергии поддержание и воспроизведение специфической структуры*». Другими словами, всё, что может воспроизводить и копировать себя за счёт ресурсов окружающего мира, – это и есть жизнь. Жизнь определяют как некое предельно сложное (*эмерджетное*) состояние, включающее в себя основополагающие строительные блоки (белки и нуклеиновые кислоты) и характеризующееся определённой степенью метаболической и биохимической автономии, а также способностью генерировать химическую энергию. Главные отличительные черты живого – это способность к упорядочению материи и самовоспроизведению**. По образному выражению Эрвина Шрёдингера (Erwin Schrödinger, 1887–1961), живые существа «пьют упорядоченность» из окружающей среды. Не меньшую значимость имеет и способность к «обучению». Сначала одни формы жизни «научились искусству жить», а другие – ещё и искусству порождать новые формы, наряду с третьими формами, демонстрирующими предельную консервативность своих прошлых достижений и неутраченных адаптаций. Они, достигнув вершины в мастерстве выживания, остаются неизменными триумфаторами и сейчас. Такое разделение «способностей», в конце концов, привело к тому, что в процессе эволюции только один вид развил интеллект, породивший материальную и духовную культуру, и конкурентов у него, увы, не оказалось. Один из главных отличительных парадоксов жизни заключается в том, что её непрерывность обеспечивается процессами распада (деструктивности). Для жизни характерны реципрокные отношения энтропии и информации – чем больше одного, тем меньше другого. Именно живому присуще создание упорядоченности из беспорядка, что находится в рамках второго закона термодинамики. Американский учёный Кэмпбелл (Campbell J.) сказал: «*Информационное содержимое системы под названием человеческое тело – это ДНК*». Жизнь – это всегда взаимодействие двух главных типов полимеров – белков и нуклеиновых кислот, из коих, как теперь считается, РНК была первой и самой важной для зарождения жизни. И хотя биологические процессы обеспечиваются химическими процессами, само понимание явления жизни лежит вне рамок химии, как равно и физики. Если живая природа и отличается по своим свойствам от неживой, то только не тем, что она подчиняется другим законам. В живой природе «объединение» частей всегда заходит значительно дальше, чем в неживой природе. Отсюда важнейшее уравнение биологии – это уравнение неаддитивности, где 1+1>2. И, наконец, последнее, *единство жизни* на нашей планете – это экспериментально доказанный факт; к тому же какие-либо *стимулы для жизни не нужны, ей нужны только благоприятные возможности*. Как зародилась жизнь, возможно, мы не узнаем никогда, а вот следы её развития существуют повсюду.

Более точными научными эквивалентами понятию «*жизнь*» служат биологические термины «*биота*»*** и «*биосфера*» (см. также **Лука**).

*Энгельс в современной интерпретации: «*Жизнь – это форма существования супрамолекулярных структур*». Согласно этому определению возникновение жизни предопределено самой структурной организацией материи: *объекты каждого уровня обладают свойством образовывать объекты следующего уровня*. Поэтому для появления жизни необходимы только соответствующие условия. Клод Бернар писал: «*Жизнь может быть только там, где есть вместе синтез и разрушение*». Довольно краткое определение было дано NASA: «*Жизнь – это самоподдерживающаяся химическая система, подверженная дарвиновскому отбору*». Возникновение жизни крайне маловероятное событие, в то же время легко объяснимое с помощью «антропного принципа»****, базирующегося на статистике и применяемого ко всей Вселенной.

**Следует отметить, что термин «*самовоспроизведение*» не совсем точен, поскольку на всех этапах эволюции оно было невозможно без участия факторов среды (Эшби, 1960), цит. по С. Фокс и К. Дозе, 1975.

***_Биота_ рассматривается как составная часть *биосферы* – всей тонкой плёнки жизни на земной поверхности в понимании автора этого термина австрийского геолога Э. Зюсса (1831–1914).

****Понятие «антропный принцип» было предложено в 1974 г. английским математиком Брандоном Картером.

Жизнь – это возникающий на короткое время очень сложный локальный порядок, облечённый в стремящуюся к красоте и совершенству форму. Жизнь началась как лёгкая пена, но со временем отяжелела и расползлась по всей планете, заняв все закоулки и закоулочки, теснясь и волнуясь, дыша смрадом и благоухая, являя себя нежнейшими созданиями или отвратительнейшими монстрами. И арифметика у неё не простая: один плюс один даёт и пять, и десять, и многие, многие тысячи. И называем мы эту странную арифметику любовью, отказать в которой не смеем ни бабочке-однодневке, ни лебедю-однолюбу, ни даже бесформенной и незаметной для нас амёбе.

ЖОРДАНОН. Калька от англ. jordanon. Вид или подвид, обладающий низкой внутривидовой изменчивостью.

ЗЕРКАЛЬНАЯ АСИММЕТРИЯ. Необычное расположение внутренних органов, обозначаемое термином *situs inversus** (или *situs ambiguous***), использующимся для обозначения полного или частичного обращения асимметрии. Другими словами, расположение органа, зеркальное нормальному расположению (см. **Билатеральная симметрия**). Например, один из 5–10 тыс. новорождённых имеет зеркальную асимметрию сердца либо всех асимметричных органов. Часто необычное расположение органа не сопровождается никакими функциональными отклонениями, но бывает, что с перестановкой связаны структурные или функциональные аномалии. На мышах показано, что за лево-, правостороннюю инверсию отвечают не меньше 20 генов, включая гены семейства Хеджхог (ген *Sonic hedghog*), гены семейства трансформирующих факторов роста бета (TGFβ), сцепленный с Х-хромосомой транскрипционный фактор *ZIC3* и несколько моторных белков.

ЗООМ. От греч. zoon – *животное* и окончания «ом» («om»), обозначающего *совокупность*. Сообщество животных в биоценозе (совокупность животных).

ЗООМОРФОЗЫ. От греч. zoon – *животное*, morphe – *форма* и -osis – *состояние*. Структуры, возникающие у растений в результате воздействия на них животных.

ЗООПЛАНКТОН. От греч. zoon – *животное* и plankton – *блуждающий*. Сообщество очень мелких растительноядных организмов (поедающих фитопланктон), обитающих в толще воды. В состав зоопланктона входят очень мелкие личинки разнообразных ракообразных. Зоопланктон лежит в основании пирамиды питания более крупных животных, например, рачков криля. Синоним – *зоопланктер*.

ЗООФИТ. От греч. zoon – *животное* и phyton – *растение*. Животное, напоминающее по форме и поведению растение.

ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР. 1. Концепция, служащая уже в течение полутора веков основой для развития всей биологии. При этом до сих пор едва ли можно считать её подтверждённой экспериментами или строгими наблюдениями. 2. Понятие, обозначающее процесс, при котором условия среды обитания отбирают и сохраняют наиболее приспособленные к ним организмы и дают им селективные преимущества. Другими словами, это процесс, протекающий в течение длительных исторических периодов непрерывных проб и ошибок в возникновении различных форм живых существ. Основой любого отбора, в том числе и естественного, является генетическая изменчивость организмов. Отбор, закрепляя признаки, придаёт наследственной изменчивости определённую фенотипическую форму, тем самым предопределяя дальнейшие эволюционные возможности. Механизм естественного отбора реализуется через неодинаковую скорость размножения генетически различающихся особей*. Другими словами, естественный отбор – это отбор таких комбинаций генов, которые имеют наибольшую приспособленность к конкретным условиям среды. Поэтому отбор всегда стоит на страже соответствия между генами, детерминируемыми ими признаками и средой, к которой адаптированы эти признаки. Естественный отбор представляет собой кумулятивный (накопительный) процесс, приводящий к появлению всё более сложных форм организмов. Он, растягиваясь во времени, невероятные с точки зрения случайного появления события (формы, приспособления) делает вероятными (или хотя бы маловероятными), разбивая их на отдельные фрагменты, вероятность появления которых уже вполне реальна. В то же время усложнение форм живых организмов может происходить и без влияния естественного отбора, проявляясь как побочные эффекты самого феномена жизни.

В процессе естественного отбора репродуктивный поток всегда сужается до тончайших ручейков, которые и обеспечивают сохранность немногих генотипов. Но как только это происходит, поток опять становится полноводным, и эту полноводность мы называем **эволюционным успехом.*

ИДИОАДАПТАЦИЯ. От греч. idios – *своеобразный* (вспомните слово «*идиот*») и «адаптация». Приспособительные эволюционные изменения отдельных органов и систем организма, не затрагивающие, в отличие от *ароморфоза*, общий уровень его развития. В общем смысле идиоадаптация – это вид приспособления организма к среде. Синоним – *алломорфоз*.

«…разум приведёт в движение разумный отбор…».

Конрад Лоренц.

ИМАГИНАЛЬНЫЕ ДИСКИ. От лат. imago – *образ*, *изображение*, *подобие*. Небольшие парные группы (скопления) однородных недифференцированных (эмбриональных) клеток*, присутствующие на всех личиночных стадиях (обособляются в течение жизни личинок**). В процессе метаморфоза на стадии куколки в результате деления и дифференцировки этих клеток формируются различные ткани и органы*** взрослого насекомого (imago). Например, каждое крыло формируется из имагинального диска крыла, каждая нога – из диска ноги и т.д. Имагинальные диски неактивны на стадии личинки (larva), но активируются «гормоном линьки» *экдизоном* (20-*гидроксиэкдизоном*) на стадии куколки (pupa). Имагинальные диски присутствуют также у личинок немертин и иглокожих. Синоним (неточный) – *гистиобласты* (см. также **Гистолитический метаморфоз** и **Метаморфоз**).

*Гистологически эти диски представляют собой плоский эпителий, состоящий из одного или нескольких слоёв клеток, которые на личиночной стадии не дифференцированы.

**У высших двукрылых насекомых имагинальные диски отделяются на ранних стадиях эмбриогенеза.

***Это говорит о том, что имагинальные клетки весьма жёстко запрограммированы (строго детерминированы).

ИМАГО. От лат. imago – *образ*, *изображение*, *вид* (буквально: *полный образ сущего*). Дефинитивная (конечная) стадия индивидуального развития насекомых*. Другими словами, взрослая стадия в развитии насекомого, стадия, на которой насекомое не растёт и не линяет. На стадии *имаго* насекомые способны к размножению и расселению.

Интересно отметить, что у подёнок имагинальная фаза развития (продолжительность жизни имаго) очень короткая, что и отражено в названии «живущие только по дню».

*И клещей.

ИММУНОСУПРЕССИЯ. От лат. immunio – *защищаю*, suppressus – *подавление* и -ia – *условия*. Ингибирование определённых звеньев иммунитета организма-хозяина вторгшимся в него паразитом. Такая стратегия поведения характерна для наиболее агрессивных паразитов, обычно убивающих хозяина.

ИМПАТИЯ. От лат. impatiens – *не терпящий*, *не переносящий* и -ia – *условия*. Природное чутьё, понимание без слов, например, материнская *импатия*. Имеет глубокий биологический смысл, в противном случае мать не находила бы контакта с бессловесным ребёнком.

ИМПРЕССИНГИ*. От англ. impressed – *впечатлённый чем-либо* < лат. impressio – *впечатление*. Факторы, возбуждающие жизнеопределяющие впечатления, т.е. воздействующие на разных уровнях, в том числе и на физиологическом уровне.

*Понятие *импрессинг* ввёл в науку советский генетик В. Эфроимсон.

ИМПРИНТИНГ. От англ. imprinting – *запечатление* < imprint – *отпечатывать*, *оставлять след*. Фиксация в памяти у детёнышей животных, птенцов птиц и молоди рыб конкретной информации об окружающей обстановке, некоторых внешних объектах*. Протекает этот процесс «научения» необычно быстро в течение так называемого «критического периода» и часто необратим. Например, *фаза запечатления*, приводящая к реакции следования у выводковых птиц, заканчивается через 12–24 ч после вылупления из яйца. У млекопитающих и птиц существует также *половой импринтинг*.

*Открытие явления *импринтинга* принадлежит австрийскому зоологу и этологу (врачу по образованию) Конраду Лоренцу (1903–1983), изучавшему поведение серых гусей. За исследование проблемы Лоренц даже получил прозвище «гусиный отец».

ИНВАГИНАЦИЯ. От лат. in – *в* и vagina – *влагалище*. 1. В клеточной биологии – образование на цитоплазматической мембране клатриновых ямок в процессе эндоцитоза. 2. В эмбриологии – процесс сворачивания слоя клеток с образованием трубки (например, нервной трубки) или канавки, а также способ образования *гаструлы* путём впячивания стенки зародыша.

ИНВАЗИЯ. От лат. invasio – *нашествие*, *нападение*, *вторжение* и -ia – *условия*. 1. В общеупотребительном значении *инвазия* – заражение глистами (глистная инвазия) или другими паразитами. 2. Процесс, приводящий к поглощению клетками организма-хозяина облигатных патогенных микроорганизмов, которые вне клеток не способны размножаться. Инициируется самими возбудителями при участии факторов вирулентности *инвазинов* (см. **Инвазины** в разделе **«Микробиология и вирусология»**). 3. Термин также относится к описанию характера опухолевого роста: *инвазивный рост* опухоли – рост, характеризующийся проникновением раковых клеток в соседние ткани.

ИНВАЗИВНЫЕ ВИДЫ. От лат. invasio – *вторжение*. Виды, завоёвывающие, колонизирующие какую-либо территорию с разрушительными

для традиционных экосистем результатами. Примером может служить инвазия нутрии в болотистые экосистемы Северной Америки.

ИНКВИЛИН. От англ. inquiline < лат. inqulinus – *квартирант*, *пришлый*. 1. Животное-сожитель (сожительствующее в чужом галле, гнезде или норе). 2. В ботанике – интродуцированное (введённое) растение, ставшее местным (см. **Инквилинизм**).

ИНКВИЛИНИЗМ. От лат. inqulinus – *квартирант*, *пришлый*. Межвидовые взаимодействия – особая форма паразитизма, основанная на проникновении в чужие обиталища (например, кладка кукушками своих яиц в чужие гнёзда*) или в чужие галлы, как это делают некоторые насекомые. Именно потому такие организмы получили название *инквилины*, а также «насекомые-кукушки».

*Интересно отметить, что кукушки никогда не знают своих биологических родителей.

ИНКЛЮЗЫ. От лат. inclusio – *заключение*. Особая форма сохранности ископаемых организмов (насекомых, других членистоногих, а также растений), заключённых в смолистые вещества (янтарь, битум).

ИНКРЕМЕНТ. От лат. incrementum – *увеличение*. Увеличение, прирост, возрастание, например, функции органа.

ИНОКУЛЯЦИЯ. От англ. inoculatio – *введение*, *внесение живой культуры* < лат. inoculatum (inoculatus) – *делать прививку*, *прививать* < inoculo (in oculus) – буквально: *в глаз*. Буквально: засев, заражение, прививка. 1. Внесение в организм возбудителя болезни (или антигена) подкожно или в кровь с помощью инъекции или скарификации для профилактических, лечебных или экспериментальных целей. Например, введение вирусных агентов в высоковосприимчивые к заболеванию органы или ткани с целью выяснения их патогенности. 2. Посев инфекционного материала (культуры) в питательную среду. 3. Распространение болезни путём перенесения возбудителя. *Инокулят* – посевная культура (микробиол.), посевной материал.

ИНСАЙТ. От англ. insight – *понимание*, *проницательность*. Термин из этологии, означающий *понимание* или *постижение*, на котором основывается высшая ступень приобретаемого в результате обучения поведения и которое встречается только у самых развитых представителей позвоночных животных. Инсайт лежит в основе планомерных действий (создания новых комбинаций действий, которые оцениваются и сравниваются «в уме»), особенно при использовании в качестве орудий различных предметов, как, например, это делают шимпанзе.

IN SITU. От лат. in – *в* и situs (situm) – *расположенный*, *лежащий* (англ. a site – *позиция*). Буквально: в каком-либо положении, «*на месте*». Выражение используется для обозначения местоположения структуры или места проведения манипуляции. Например, окраска *in situ*.

ИНСТИНКТ. От лат. instinctus – «спрятанное жало» (т.е. то, что в скрытой форме заложено природой), *побуждение к действию*, *внушение*, а также *наитие* и *вдохновение*. Как биологический термин слово «инстинкт» означает совокупность врожденных актов поведения, свойственных данному виду животных (генетически наследуемое поведение). В более широком и общепринятом смысле инстинкт – *подсознательное чувство* или *внутреннее чутьё*, например, *инстинкт самосохранения*. Следует отметить, что в поведении людей инстинктов не меньше, чем у животных, а обучение только увеличивает диапазон интуитивных возможностей нахождения верных решений, что, в свою очередь, увеличивает конкурентоспособность индивида.

ИНТЕГУМЕНТ. От лат. integumentum – *оболочка*, *покров*, *покрывало*, *капсула*, *покрывающая структуру*. Термин для обозначения общего покрова тела, который включает эпидермис, дерму и все производные эпидермиса: волосы, ногти, потовые, сальные и молочные железы. А также – наружные покровы насекомых, а в ботанике – часть семяпочки у семенных растений, превращающаяся после оплодотворения в семенную кожуру.

ИНТЕРАТТРАКЦИЯ. От лат. inter – *между* и attractio – *притяжение*. Сообщество организмов, в котором особи держатся вместе благодаря взаимному притяжению либо силой одностороннего импульса, названного Уилером *общественным влечением*. Интераттракция и общественное влечение не зависят от физических условий окружающей среды. Почти все приматы живут сообществами.

ИНУКА. По-гренланд. «человек». Название человека каменного века (палеоэскимоса), жившего примерно 4 тыс. лет назад, геном которого был расшифрован* в 2010 г., и на основании полученных данных проведено реконструирование его внешнего облика. ДНК для секвенирования была получена из хорошо сохранившихся в условиях вечной мерзлоты нескольких пучков волос. В геноме инука обнаружены вариации, характерные для популяций, обитающих на севере Сибири.

*Работа проведена командой Сванте Пээбо из Института эволюционной антропологии имени Макса Планка (Лейпциг, Германия) (см. **«Древняя ДНК»** в разделе «**Общая генетика, медицинская генетика и геномика**»).

ИНФОРМАЦИОННАЯ КОНЦЕПЦИЯ ЭВОЛЮЦИИ. Согласно представлениям, развитым в рамках этой концепции, эволюция совершается не путём постепенных изменений в поколениях, а путём резкого фронтального переноса блоков генов от бактерий (прокариот) и вирусов к эукариотам. В результате сальтационно возникают новые таксоны организмов (см. **Сальтации**). Пока не доказано, что таким путём передаются целые

кластеры генов, но передача единичных генов возможна, особенно в системе «паразит – хозяин». Недаром геном человека буквально «забит» «обрывками» вирусных геномов. Однако известен только единственный доказанный пример горизонтального переноса гена, когда симбиотически живущая в органах свечения глубоководных рыб *лейогнатов* бактерия *фотобактер* приобрела от рыбы фермент *супероксиддисмутазу*, разрушающую АФК (см. **АФК** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

КАЛЬДОАКТИВНЫЕ МИКРООРГАНИЗМЫ. От лат. caldus (caldoris) – *тепло*, *жара*. Гипертермофильные прокариотические микроорганизмы, способные к активной жизнедеятельности при температурах до 110 °С. Большинство известных гипертермофилов относятся к археям, и лишь немногие из них – к бактериям.

КАТАБОЛИЗМ. От греч. katabole – *сбрасывание вниз*. Совокупность обменных реакций в организме, приводящих к распаду сложных органических соединений до простых (см. **Анаболизм** и **Метаболизм**). Синоним – *диссимиляция*.

КЕМБРИЙСКИЙ ВЗРЫВ. Термин, использующийся для обозначения неожиданного резкого увеличения, в течение очень короткого по геологическим меркам промежутка времени (10–20 млн лет), разнообразия, в том числе билатерально-симметричных животных, произошедшее примерно 540 млн лет назад. Несмотря на то, что ещё преобладали одноклеточные формы жизни, с этого момента возникла стойкая тенденция к усложнению многоклеточных организмов*, приведшая к появлению медуз, губок, археоциатов, хиолитов, плеченогих, трилобитов, червей, фестончатых водорослей и многих других форм. Некоторые формы многоклеточных организмов, возникших в то время, сохранились и до наших дней. Окаменелости Кембрийского периода широко представлены в известных осадочных породах на территории США – сланцах Бёрджеса.

*Тенденция, не исключающая и регрессивные формы развития, а также резкое вымирание прогрессивных форм в результате глобальных катаклизмов (см. также **Эволционный прогресс**).

КИНЕЗЫ. От греч. kineo – *двигать*. Ненаправленные движения у свободно передвигающихся организмов (бактерий, жгутиковых простейших и водорослей, а также у репродуктивных клеток, снабжённых жгутиками). При наличии градиента раздражителя в результате *кинеза* организмы, в конце концов, собираются в наиболее подходящей для них зоне *преферендума* (см. **Преферендум**). Различают *ортокинезы**, когда кинетическая активность организма по мере приближения его к зоне преферендума ослабевает, и *клинокинезы*, представляющие собой *реакции бегства* из менее оптимальной зоны с резкими поворотами и отступлениями назад.

*От греч. orthos – *прямой* и kineo – *двигать*.

КИН-ОТБОР. От англ. kin – *родня*, *родственники*. Отбор, при котором накапливаются гены, «заставляющие» индивидуумы помогать близким родственникам. Отбор обусловлен тем, что у близких родственников эти гены с высокой вероятностью присутствуют в геноме также. Синоним – *родственный отбор*.

КЛАДИСТИКА. От греч. klados – *ветвь*. Система классификации организмов, рассматривающая последовательное обособление ветвей на филогенетическом древе (см. **Филогения**). Относится к наиболее противоречивым направлениям систематики.

КЛАДОГЕНЕЗ. От греч. klados – *ветвь* и genesis – *рождение*. Направление эволюции, ведущее к появлению большого разнообразия видов, возникающих путём дивергенции.

КЛИМАКС. От англ. climax – *высшая точка*, *кульминационный пункт* < греч. klimax – *восхождение*, *ступень*, *градация* (лестница). 1. Возрастные изменения организма, связанные с гормональной перестройкой. Следует подчеркнуть, что этот очень сложный физиологический процесс, как и сам процесс старения, не исчерпывается возрастным снижением поступления в кровь половых гормонов*. Синонимы: *климактерия*, *менопауза*.

2. Стабильный биоценоз, находящийся в равновесии со средой и являющийся конечным этапом эволюции *серии*. Другими словами, сообщество растений, находящихся в равновесии с климатом, а также другими экологическими факторами биотопов и, исходя из этого, не способных к эволюции при отсутствии каких-либо пертурбаций. Например, в большинстве случаев такой устойчивой конечной стадией (*климаксным сообществом*) является многоярусный лес. На самом деле, каким будет конечный этап сукцессии, зависит, прежде всего, от макроклимата (*климатического климакса*). Так, в высоких широтах это будет тундра (см. **Серии**).

*Ещё в 1971 г. американский гериатр Пауль Старр рекомендовал вводить половые гормоны пожилым людям для отсрочки развития климактерических симптомов (в частности, остеопороза).

КЛИНОКИНЕЗЫ. От греч. klino – *наклоняю* и kineo – *двигать*. Способность свободно передвигающихся организмов останавливать движение и поворачивать в обратную сторону при переходе в менее благоприятную зону обитания. Клинокинез характерен, например, для парамеций (см. **Кинезы**).

КОАДАПТАЦИЯ. От лат. coadaptatio – *взаимоприспособление*. 1. Взаимное приспособление разных видов друг к другу в процессе эволюции, например, приспособление организма хозяина к паразиту (гельминту) и паразита к хозяину. 2. Эволюционное приспособление органов друг к другу в составе целостного организма, обеспечивающее максимальную согласованность их функций в процессе жизнедеятельности.

КОАКЦИИ*. От лат. co – *вместе*, *совместно* и actio – *деяние*. Взаимодействия между различными организмами, населяющими определённую среду (влияния их друг на друга). Подразделяются: 1) на *гомотипические реакции* – взаимодействия между особями одного и того же вида; 2) *гетеротипические реакции* – взаимодействия между особями разных видов.

*Термин введён Клементсом и Шелфордом (Clements, Shelford, 1939).

КОИТУС. От лат. coitus – *соединение*. В сексологии – половая связь, соитие, совокупление. В ботанике – оплодотворение, опыление. В сельскохозяйственных науках коитус – прививка.

КОММЕНСАЛ. От лат. cum, com – *вместе* и mensa – *стол*, отсюда commensalis – *сотрапезник*. Организм, питающийся за счёт другого организма без причинения ему прямого вреда. Обычно комменсалами считают тех животных, которые поселяются в жилищах других видов, мирящихся с их присутствием. Комменсалы, как правило, не связаны с определённым видом (см. также **Фолеобисты**, **Фолеоксены** и **Фолеофилы**).

КОММЕНСАЛИЗМ. От лат. cum (con) – *вмес-те* и mensa – *стол*. 1. Форма взаимоотношений между животными, полезных для одной стороны и безразличных для другой. Обычно комменсализм проявляется в виде сотрапезничества. Классическим примером являются взаимоотношения между акулой и рыбой-прилипалой (*Echeneis*). Эта рыбка прикрепляется к акулам и путешествует вместе с ними, питаясь остатками их пищи. Другой пример – актиния (*Adamsia palliata*) и рак-отшельник (*Eupagurus prideauxi*). 2. В микробиологии под комменсализмом понимают случаи *минимальной кооперации* между двумя партнёрами. Примером такого взаимодействия может быть обитание в одном месте аэроба и анаэроба. Аэроб, потребляя кислород, создаёт условия для анаэроба, не получая взамен ничего.

КОНВЕРГЕНЦИЯ. От лат. con (cum) – *вместе* и vergere – *склоняться*. Схождение признаков у неродственных видов в результате приспособления к сходным условиям среды.

КОНКУРЕНЦИЯ. От позднелат. concurrentia < concuro – *бежать вместе*. Тип коакций, при котором виды оказывают друг на друга неблагоприятное действие. При этом виды могут соперничать за пищу, укрытия, места кладки яиц и т.д. Такие виды называются конкурирующими.

КОНСОЦИИ. От лат consocies – *сообщества*, где con – *вместе* и socio – *делать общим*. Совокупность организмов, занимающих ограниченное местообитание, не подразделяющееся на ярусы или горизонты. Понятие *консоции* совпадает с понятием *синузии* (см. **Синузии**).

КОНСТИТУТИВНЫЙ. От лат. constitutivus – *определяющий* (constitutus – *устроенный*). Основополагающий, определяющий. Например, *конститутивный признак*.

КОНСТИТУТИВНЫЙ ПРОЦЕСС. От лат. constitutivus – *определяющий*. Постоянно протекающий биологический процесс, не меняющийся от условий и внешних воздействий. Например, биохимический процесс, не зависящий от каких-либо внутренних влияний или внешних условий.

КОНСУМАЦИЯ. От лат. consumo – *потребляю* и -ia – *условия*. Потребление готовых органических соединений.

КОНСУМЕНТЫ. От лат. consumo – *потребляю*. Гетеротрофные организмы, потребители органических веществ, которые производят организмы-продуценты (т.е. следующие после продуцентов звенья в пищевой цепи). Консументы перестраивают органические вещества, полученные от продуцентов. Обычно пищевые цепи состоят не более как из 5–6 звеньев и замыкаются организмами-*деструкторами* (деструентами) или *биоредукторами*, разлагающими органические вещества. Например, для взвешенных в воде бактериальных клеток консументами являются жгутиконосцы и ресничные инфузории, а для прикреплённых клеток – амёбы, коловратки и нематоды.

КОНТАМИНАЦИЯ. От лат. contaminatio – *соприкосновение*, *смешение*. В биологии – микробное или химическое (радиоактивное) загрязнение. В фармации – присутствие посторонних веществ, загрязняющих препарат.

КОПЕПОДИТЫ. От лат. copia (copae) – *обилие*, *достаток*, podos – *нога* и eidos – *сходство*. Буквально: многоножие. Шесть последних из двенадцати линек (двенадцати возрастов) развивающегося циклопа (возраст копеподитов). Эти стадии, помимо увеличения числа сегментов тела, характеризуются увеличением числа члеников антенн и антеннул, а шестой *копеподит* достигает половой зрелости. Одновременно развивается и половой диморфизм (см. **Науплиус** в разделе **«Зоология»**).

КОПРОБИОНТ. От греч. kopros – *помёт* и biontos (bion) – *живущий*. Обитатель навоза (экскрементов). Синоним – *скатобионт*.

КОПРОЛИТЫ. От греч. kopros – *помёт* и lytos – *камень*. Окаменелые остатки помета (обычно ископаемых животных). Например, в копролитах титанозавров были обнаружены минерализованные остатки тканей трав, а также цветковых и хвойных растений – *фитолиты*.

КОПРОФАГИ. От греч. kopros – *помёт* и phagos – *пожирать*. Организмы, питающиеся экскрементами других организмов, а в некоторых случаях и собственными, например: зайцы, кролики, детёныши коала.

КОПРОФАГИЯ. От греч. kopros – *помёт* и phagos – *пожирать*. Поедание экскрементов. У термитов *копрофагия* существует между взрослыми особями. Напротив, у *коала** *копрофагами* являются детёныши, которые питаются калом матерей, который содержит полупереваренные листья эвкалипта, ферменты и соответствующую ми-

крофлору. У некоторых травоядных (зайцеобразных и многих грызунов, например у капибары**) сбраживание пищи происходит не в желудке, как у жвачных животных, а в заднем отделе кишечника (слепой кишке), поэтому их помёт содержит большое количество питательных веществ. Для таких животных характерно явление «двойного переваривания», обусловленного копрофагией. Частичная копрофагия характерна также для мышей.

*На языке австралийских аборигенов *коала* означает «не пьёт».

**На языке одного из племён южноамериканских индейцев *капибара* – «король травы».

КОПУЛЯЦИЯ. От лат. copulatio – *соединение* < copulo – *связывать*, *соединять* (copula – *завязка*, *узел*). Соединение двух особей при половом акте (половой контакт). В более узком смысле слияние двух половых клеток (гамет) у низших организмов (грибов, простейших, водорослей).

КОСМОПОЛИТЫ. От фр. cosmopolite < греч. kosmopolites – *гражданин мира*. Растения или животные, распространённые по всему миру (не имеющие определённой географической локализации). Главным космополитом является человек, расселившийся по всем континентам. Из позвоночных животных можно назвать только птиц, таких как скопа (*Pandion haliaetus*), сипуха (*Tyto alba*) и розовая крачка (*Sterna dougallii*), обитающих на всех континентах, кроме Антарктиды.

«КОШМАР ДЖЕНКИНА» (Парадокс Дженкина). Так метафорично была названа наиболее труднопреодолимая для Ч. Дарвина критика его теории эволюции. Ещё в 1867 г. шотландский профессор Флеминг Дженкин (Fleeming Jenkin) заявил, что естественный отбор не может накапливать приспособления, поскольку единичные изменённые особи, обладающие новыми полезными признаками, при скрещивании с нормальными особями должны «растворяться» в их массе. В результате новые признаки должны становиться всё менее выраженными от поколения к поколению. Теория эволюции была освобождена от «кошмара Дженкина» генетикой, пришедшей очень быстро к понятию о дискретности (отдельности) генов.

КОЭВОЛЮЦИЯ. От лат. co – *совместно* и «эволюция». Процесс, при котором генетические изменения, происходящие с одним видом, сказываются на других видах. Классический пример коэволюции – сохранение у взрослых людей младенческой способности к расщеплению лактозы шло параллельно с одомашниванием крупного рогатого скота (см. **Эволюция**).

КРЕАЦИОНИЗМ. От лат. creatio – *сотворение*, *создание*. Концепция возникновения жизни в результате уникального акта творения. Поскольку, согласно концепции, акт сотворения мира Богом был в прошлом лишь однажды, ни опровергнуть, ни доказать акт креационизма невозможно. В качестве одного из основных примеров (аргументов) против эволюционного механизма развития жизни креационисты долгое время использовали такой орган, как глаз, который якобы демонстрирует «сложность, не поддающуюся упрощению» (или, по-другому, «комплексность, не поддающаяся упрощению»), поскольку такая сложная система не могла появиться естественным путём из более простых (промежуточных) форм. Следует отметить, что с эволюцией глаза учёные уже почти разобрались и в этом помогли исследования, проведённые на круглоротых, или агнатах (миногах и миксинах).

КРИОБИОЛОГИЯ. От греч. kryos – *холод*. Наука, в задачи которой входит разработка способов длительной консервации биологических объектов с сохранением их жизнеспособности путём глубокого замораживания.

КРИОИНТЕРСТИЦИАЛЬНАЯ ФЛОРА (фауна). От лат. cryo < греч. kryos – *холод* (лёд) и лат. interstitium – *промежуток*. Совокупность организмов, обитающих во льду. Обнаружено 112 видов, из них три вида доминирующие. Ледовая флора кормит криль, который в буквальном смысле выскабливает изо льда водоросли и переваривает их с помощью бактерий, обитающих в кишечнике.

КРИОПЕЛАГИЧЕСКАЯ ФАУНА (флора). От греч. kryos – *холод* и pelagios – *живущий в море* (pelagos – *море*). Совокупность организмов, обитающих подо льдом.

КРИОЭПОНТИЧЕСКОЕ СООБЩЕСТВО. От греч. kryos – *холод* и epi (англ. upon) – *сверху* (на поверхности). Сообщество организмов, обитающих на льду, а также внутри между кристаллами льда.

КРИПТИДЫ. От греч. kryptos – *скрытый* и eidos – *сходство*. Термин, обозначающий неизвестные науке животные.

КРИПТОБИОЗ. От греч. kryptos – *скрытый* и bios – *жизнь*. Состояние организма, при котором процессы распада и синтеза снижаются до самых низких значений (приближаются к нулевому уровню) в результате обезвоживания тканей. Криптобиоз используют некоторые растения и животные, например, коловратки (*Rotatoria*) и тихоходки (*Tardigrada*) для переживания неблагоприятных условий среды. В этом состоянии они чрезвычайно устойчивы к воздействию предельно низких (–273 °C) и довольно высоких (выдерживают несколько минут +150 °C) температур, рентгеновскому облучению и низкому давлению.

КСЕНОБИОТИКИ (Кб). От греч. xenos – *чужой* и bios – *жизнь*. Попадающие в организм чужеродные вещества (в том числе рукотворные химические соединения), которые данный организм не может использовать и которые могут принести ему вред. Другими словами, вещества неэндогенного происхождения, действующие как токсины или как фармакологически, или эндокринологиче-

ски активные. В организме человека и животных существуют специальные системы защиты от Кб. В их число входят: 1) система барьеров, препятствующих проникновению ксенобиотиков внутрь (гистогематические барьеры – гематоэнцефалический, гематотестикулярный, плацентарный и т.д.); 2) транспортная система для выведения из организма Кб (откачивающая Кб из тканевой жидкости в кровь), например, хориоидное сплетение в желудочках мозга, клетки которого переносят в кровь из ликвора Кб; 3) система ферментов, превращающая токсичные Кб в менее токсичные или безвредные и легче выводимые из организма. Так, в печени обезвреживаются даже ароматические полициклические углеводороды, обладающие канцерогенными свойствами (недаром существует воротная система кровотока из кишечника только через печень); 4) система тканевых депо, в которых Кб «консервируются». Например, в жировой ткани накапливаются галогенопроизводные углеводородов.

КСЕНОГЕННЫЙ. От греч. xenos – *чужой* и genan – *порождать*. Происходящий извне, чужеродный. Например, *ксеногенный трансплантат*, *ксеногенное свойство* (см. **Ксенология**). Синонимы: *экзогенный*, *ксеногенетический*.

КСЕНОЛОГИЯ. От греч. xenos – *чужой* и logos – *наука*. Термин отражает феномен приобретения каким-либо организмом явно чужеродных свойств, возникающих обычно за счёт горизонтального переноса генов или в результате слияния клеток. Таким свойством может быть, например, устойчивость к антибиотикам. Также хорошо известны «химерные» свойства криптомонад.

КСЕНОЦЕННЫЕ ВИДЫ. От греч. xenos – *чужой* и kainos – *новый* (ценоз). Виды, случайно попавшие в сообщество (чуждые биоценозу).

КСЕРОМОРФЫ. От греч. xeros – *сухой* и morphe – *форма*. Организмы, приспособленные к недостатку влаги. Синоним – *ксерофильные организмы*.

КСЕРОФИЛЬНЫЕ ОРГАНИЗМЫ. От греч. xeros – *сухой* и phileo – *люблю*. Организмы сухих местообитаний (пустынь, прибрежных дюн) с недостатком воды в почве и воздухе.

КСИЛОФАГИ. От греч. xylon – *древесина* и phagos – *пожирать*. Животные, питающиеся исключительно древесиной. Типичные представители – жуки-дровосеки (в просторечии – «усачи»).

КУКОЛКА. Стадия эмбрионального развития насекомых, на которой происходит развитие личинки во взрослую особь («имаго»). В куколке происходит гистолитическая деградация личиночных тканей и органов и формирование (гистолитический метаморфоз*) из имагинальных дисков тканей и органов взрослого насекомого: крыльев, 3 пар ног, антенн, глаз, гениталий (см. **Гистолитический метаморфоз**, **Иммагинальные диски** и **Имаго**). Синонимы: лат. pupa, англ. chrysalis.

*Например, у жуков, бабочек, перепончатокрылых и двукрылых в процессе гистолитического метаморфоза разрушаются кишечник, жировое тело, гиподерма и мышцы личинки, но почти сохраняются кровеносная и нервная системы.

КУЛИГА. Старорусское слово, означающее *стаю птиц*, *кучку*, *клин земли*, *ровное место* и т.д. (см. словарь В.И. Даля). Объединение нифм саранчовых в результате так называемого «эффекта группы» в особую кучку (кулигу), в которой они как бы «маршируют» плотной массой, буквально держась бок о бок около друг друга. При этом насекомые, объединённые в кулигу, изменяют свою форму и окраску. Формирование кулиги регулируется специальными летучими веществами – *экзогормонами*, а также повышенной концентрацией внутри кулиги CO_2. Кулиги возникают в местах массового выплода некоторых видов саранчовых, в которых не хватает пищи.

КУЛЬТИВАРЫ. От фр. cultiver – *возделывать*, *обрабатывать*. Растения, которые существуют только в культуре. Примерами могут быть двухцветковые формы растений, в частности, подсолнухи-мутанты *Teddy bear* («медвежонок»), похожие на гигантский одуванчик. Синоним – *культигены*.

КУЛЬТИГЕНЫ. От нем. Kultur < фр. culture < лат. culture – *культура* и genos – *род*. Виды, существующие только в культуре.

КУТИКУЛА. От лат. cuticula – *кожица*. 1. У животных – плотное образование на поверхности кожи. 2. У членистоногих (насекомых) – внешний скелет («панцирь»)* – прочное и гибкое наружное покрытие тела, состоящее из *эпикутикулы* и *прокутикулы,* лежащих на эпидермальном слое клеток (эпидермисе). В состав эпикутикулы входят белки, связанные с танинами, фенолы, хиноны, токсичные липиды и свободные жирные кислоты. Слой прокутикулы состоит в основном из *хитина* и белков, связанных с танинами. В состав кутикулы у насекомых также входят *склеротин* (структурный компонент) и пигмент *меланин*, который не только определяет цвет кутикулы, но также служит её структурным компонентом. 3. У растений – тонкая плёнка на поверхности листьев и стеблей, пропитанная *кутином* и защищающая их от повреждений.

*Возникновение внешнего скелета привело у членистоногих к появлению многократных линек, заключающихся в смене старого хитинового панциря новым, большего размера.

КУТИКУЛЯРНАЯ МЕЛАНИЗАЦИЯ. При повреждении кутикулы у насекомых или при проникновении через неё паразитов (патогенов), а также при кутикулярном инцистировании паразитов включается ферментативный каскад активации *фенолоксидаз*, приводящий к синтезу меланина. Кутикулярная меланизация представляет один из механизмов, обеспечивающих резистентность насекомых к патогенам (см. **Меланизация**).

КУТИН. От лат. cutis – *кожа*. Воскоподобное вещество (смесь жирных кислот и их эфиров), выделяемое эпидермисом, препятствующее потере воды листьями растений.

ЛАКУНА. От лат. lacuna – *углубление*, *впадина*, *полость*. Термин, обозначающий несколько типов анатомических структур: 1. Полость между элементами тканей и органов, не имеющая собственной стенки и заполненная лимфой, гемолимфой. 2. Углубления на поверхности некоторых органов, например, нёбных миндалин у человека (отсюда возникло понятие *лакунарная ангина*). 3. У растений *лакуна* – листовая щель.

ЛАНУГО. От лат. lanugo (lana) – *шерсть*, *пух*. В зоологии – пух, мягкие, очень тонкие волосы – первичный волосяной покров тела плода у млекопитающих и человека*. В ботанике – пух на растениях, деревьях, плодах.

*Также первый пушок на щеках у юноши.

ЛАРВА. От лат. larva (larvae) – *привидение*, *злой дух** (*личинка*). Название онтогенетической стадии развития у многих беспозвоночных. У позвоночных, например у земноводных, личинка называется *головастиком*. Ларвальный – *личиночный*.

Интересно отметить, что личиночная стадия (фаза) у американской цикады *Cicada septemdecim* длится 17 лет, что и отражено в названии вида.

*В римской мифологии *ларвы* – злые духи умерших.

ЛАРВАЦИЯ. От лат. larva – *личинка* и -ia – *условия*. Стадия в онтогенезе у некоторых организмов, на которой из яйца выходит существо, мало похожее на взрослое животное (имаго). Её существование обусловлено тем, что яйцо способно обеспечивать только формирование относительно просто устроенной личинки, а основные формообразовательные процессы осуществляются постэмбрионально. Мобластичность развития на личиночной стадии проявляется весьма слабо и практически весь материал яйца используется для построения личинки. В дальнейшем личинка сама обеспечивает своё существование (см. **Голобластичность** и **Мобластичность** в разделе **«Эмбриология и гистология»**).

ЛАРВУЛЯ. От лат. larvula – *личиночка*. Первая постэмбриональная стадия развития, например, у подёнок* (*Ephemeroptera*). Для неё характерны гомономность метамеров, пятичлениковые антенны и хвостовые нити, не расчленённые на голень и лапку ноги, а также наличие пяти простых глазков. Затем после серии линек следуют стадии *личинки* (ларвы) и *нимфы*.

*Для подёнок характерна кратковременность существования половозрелых форм, направленных исключительно на размножение. Обычно взрослые особи гибнут через несколько часов или дней после окрыления.

ЛАТЕНТНОСТЬ. От англ. latent – *в скрытом состоянии* < лат. latens – *скрытый*, *невидимый*. Буквально: скрытность. Генетическое явление, при котором присутствующий в геноме ген фенотипически не проявляется.

ЛАТЕНТНЫЙ. От англ. latent – *в скрытом состоянии* < лат. latens – *скрытый*. Не проявляющийся внешне, скрытый, например, латентный период фаговой инфекции*, латентный период течения болезни, латентная инфекция.

*Термин (англ. latence period) был предложен в 1953 г. французским генетиком и вирусологом Андре Львовым (Lwoff **А.М., Нобелевская пре**мия 1965 г.) для обозначения промежутка времени между инфекцией бактериальной клетки фагом и её лизисом.

ЛАТЕРИТИЗАЦИЯ. От лат. later – *высушенный на солнце кирпич* и греч. -ia – *условие*. Глубокое и очень быстрое выветривание почвы, вызванное чередованием ливневых дождей и периодов засухи с высокой температурой воздуха. В тропических странах является серьёзным препятствием для распашки вечнозелёных лесов под сельскохозяйственные культуры.

ЛЕНТИЧЕСКАЯ ФАЦИЯ. От лат. lente (lentus) – *медленно*, *спокойно* и facio – *делать*, *совершать*. Стоячие воды пресных водоёмов.

«ЛИГЭУС». От лат. названия клопа, у которого в половине сперматозоидов присутствует одна маленькая, не похожая на другие хромосома, которая была обозначена символом Y (игрек), а саму её назвали *Y-хромосомой*, или мужской половой хромосомой. Тип определения пола «лигэус», свойственен всем млекопитающим, включая человека, а также почти всем рыбам и большинству растений.

ЛИМНЕТИЧЕСКАЯ ЗОНА. От греч. limne – *озеро*. Зона в прудах и озёрах, не имеющая корневой растительности, в которой ещё возможно развитие фитопланктона (зона, ограниченная уровнем компенсированного фотосинтеза, т.е. фотосинтеза, ещё превалирующего над дыханием).

ЛИМНОЛОГИЯ*. От греч. limne – *озеро* и logos – *наука*, *учение*. Область науки, занимающаяся изучением озёр и их биоценозов.

*Основоположником лимнологии стал швейцарский учёный Огюст Форель (1848–1931), проведший исследования Женевского озера в 1892–1904 гг.

ЛИОЦИТОЗ. От греч. liseo – *растворяю* и kytos – *клетка*. Процесс внеклеточного переваривания тканей личинки в ходе *метаморфоза* у насекомых. Образовавшиеся в ходе лиоцитоза продукты распада тканей личинки захватываются *гемоцитами* и передаются клеткам имагинальных дисков, которые начинают интенсивно делиться и формируют органы и ткани взрослого насекомого (см. **Имагинальные диски**, **Метаморфоз** и **Гистолитический метаморфоз**).

ЛИТОАВТОТРОФИЯ (литотрофия)*. От греч. lithos – *камень*, autos – *сам* и trophe – *питание*. Способность бактерий получать энергию при

окислении неорганических соединений и усваивать углерод из углекислоты (CO_2), подобно растениям. Литоавтотрофия присуща большой группе бактерий, растущих в минеральных средах и использующих в качестве субстратов неорганические доноры электронов (аммиак, восстановленное железо, молекулярный водород, окись углерода, сероводород, серу, тиосульфат). Синоним – *хемосинтез*.

*Явление впервые было описано в 1887 г. русским физиологом растений С.Н. Виноградским под термином *анэргооксидация* при изучении серной нитчатой бактерии *Beggiatoa*.

ЛИТОРАЛЬ. От лат. litoralis – *береговой* (litus, litoris – *морской берег*). Зона морского побережья между уровнями прилива и отлива.

ЛИТОТРОФЫ. От греч. lithos – *камень* и trophe – *питание*. Микроорганизмы (бактерии), живущие за счёт преобразования химических соединений, в самых неподходящих, с обыденной точки зрения, предельно экстремальных условиях среды, например, оливиновые бактерии (см. **Хемотрофы**). Мириадами литотрофов обсеменены глубины Земли и Океана, особенно в районах с высокой вулканической активностью, таких как, например, глубинные гидротермальные «чёрные курильщики». Их «пища» в буквальном смысле – водород, железо, сера и углерод. Считается, что основная масса органического углерода сосредоточена не на земле, а глубоко под землёй в виде термофильных бактерий, ответственных за образование природного газа. Отсюда следует, что биосфера подобна айсбергу.

ЛОТИЧЕСКАЯ ФАЦИЯ. От англ. lotic – *проточный* (о воде) < лат. lotum (lavatum, lautum) – *омывать*, *орошать* и facio – *делать*, *совершать*. Обозначение текучих вод пресных водоёмов.

ЛОТОРАЛЬНАЯ ЗОНА. От лат. lotum (lavatum, lautum) – *омывать*, *орошать* < греч. lotos (lotus) – *лотос* (*Nelumbium*), *нильская лилия* (*Nymphaea lotus*). Зона в прудах и озёрах, в которую легко проникает солнечный свет и которая часто занята цветковыми растениями, прикреплёнными к дну.

ЛОТОФАГИ. От lotos – *дерево североафриканского побережья* (*Rhamnus lotus*) и греч. phagos – *пожирающий*. Организмы, питающиеся плодами дерева лотус.

ЛУКА. Аббревиатура LUCA от англ. Last Universal Common Ancestor – *последний универсальный* (вселенский) *всеобщий предок*. Название гипотетического первородного *единого мегаорганизма*, с которого, по представлениям американского учёного Густаво Каэтано-Анольеса (Gustavo Caetano-Anolles), примерно 3–3,5 млрд лет началась жизнь на Земле. Предполагается, что этот огромный организм в виде своеобразного роя первоклеток заполнял все океаны планеты, являя собой глобальный генетический обменный пункт, просуществовавший сотни миллионов лет. Идея** о глобальном мегаорганизме отражает взаимоотношения между первичными клетками (протоклетками), которые ещё не конкурировали между собой, а, обмениваясь необходимыми для существования компонентами и информацией, сообща обеспечивали своё выживание. Стратегия выживания Лука – это стратегия поведения и выживания роя, в котором множество отдельных организмов адаптируются лучше, чем единичные особи. Другими словами, Лука – это глобальная система микроорганизмов, которая взаимодействовала как единое целое (см. также **Белки** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**). Считается, что у Лука генетическая информация сохранялась и воспроизводилась в виде РНК. От Лука предположительно 2,9 млрд лет назад возникли *три домена жизни**** – одноклеточные бактерии, одноклеточные архебактерии и более сложные эукариотические клетки, от которых произошли в последующем многоклеточные организмы – растения, грибы и животные. Явление миру последних произошло примерно 640–600 млн лет назад. Но если Лука был РНК-несущим организмом, тогда откуда же взялась ДНК у представителей этих трёх доменов жизни, которые являются полноценными обладателями ДНКовых геномов? Клетки самого Лука по внешнему виду вряд ли походили даже на архебактерии, а тем более на современные бактерии. Считается, что это были крупные полиплоидные клетки, содержащие множество мелких линейных хромосом. В то же время возможно, что усложнение генома Лука происходило за счёт способности «протоклеток» обмениваться генетической информацией. Лука – это «всемирная ярмарка генов», которыми обменивались клетки за счёт горизонтального переноса информации, но не так, как это делают современные бактерии при «половом процессе», а, скорее всего, путём слияния отдельных клеток между собой с последующим их произвольным делением. Можно также предположить, что «вселенская задача» Лука заключалась, прежде всего, в наработке большого количества разнообразных генов****, сохранявшихся в многокопийной форме. Изначальная избыточность генов (возможно, и в форме полиплоидии), порождённая Лукой, была страховочным механизмом, позволяющим любой дочерней клетке, возникающей при делении материнской клетки, получать минимальный набор генов, обеспечивающих её жизнеспособность в условиях отсутствия специализированного сегрегационного аппарата***** (возможно, что «первоклетки» делились более чем на две части). Распад Лука на три составных домена связывают с появлением в земной атмосфере кислорода и вследствие этого способности у клеток этого гипотетического гиганта самостоятельно снабжать себя всем необходимым без обязательного прежде «товарообмена». Воистину: «Мавр сделал своё

дело, Мавр должен уйти!». В дальнейшем этот распад привёл к *конкурентным взаимоотношениям* и дивергентному разнообразию одноклеточных организмов, обладающих различными типами питания (автотрофия и гетеротрофия). Гетеротрофный тип питания или вторичная потеря автотрофности, в свою очередь, привели в дальнейшем к возникновению различных форм комменсализма, паразитизма и хищничества. (См. также **Архебактерии** в разделе «**Микробиология и вирусология**»).

*Этот организм ещё называют *Каплука*.

**Идея о мегаорганизме LUCA основана на относительно высоком консерватизме трёхмерной структуры белков, которая в ходе эволюции изменяется не так быстро, как первичная последовательность ДНК. Каэтано-Анольес, просмотрев базы данных по белкам, обнаружил у нескольких сотен различных современных организмов от 5 до 11 % универсальных белков, чья структура как бы законсервировалась в процессе эволюции.

***В 2006 г. была опубликована гипотеза, согласно которой первыми организмами, несущими ДНК, были вирусы, которые, заразив «первородные организмы», породили три независимых клеточных домена жизни.

****Результаты, полученные нашими соотечественниками (в частности, Евгением Куниным (Eugene Koonin) из NIH, США) в работах по сравнительному анализу генов у клеточных организмов, геномы которых уже расшифрованы, показывают, что практически все они содержат около 60 *общих генов*. Считается, что все эти гены, несомненно, были у общего предка и достались всем ныне существующим организмам в наследство. Эти гены кодируют белки, обеспечивающие наиболее древние и важные для жизнедеятельности клетки функции, биохимическая основа которых сохранилась неизменной до наших дней.

*****Митотический аппарат как универсальный способ распределения генетического материала появился только у эукариотических клеток.

ЛЮМЕН. От лат. lumen (luminis) – *щель*, *просвет*, *проём*. 1. В анатомии и гистологии – термин, обозначающий *просвет*, *пространство* внутри трубчатой структуры. Например, люмен дистального почечного канальца, заполненный первичным фильтратом. Со стороны люмена находится апикальная мембрана клеток, выстилающих почечные канальцы, а со стороны полости кровеносного сосуда – их базальная мембрана. 2. В клеточной биологии *люмен* – внутреннее пространство (содержимое) *транспортных систем клетки*, например, пространство полостей и цистерн эндоплазматического ретикулума (ЭПР) или пузырьков (везикул). По происхождению это пространство аналогично внеклеточному пространству (представьте, что содержимое везикулы сливается с плазматической мембраной).

ЛЮМИНАЛЬНЫЙ. От лат. lumen – *щель*, *просвет*, *проём*. Относящийся к просвету анатомической трубчатой структуры, например кровеносного сосуда.

МАММА (маммилла). От лат. mamma (mammilla) – *грудь женщины*, а также *вымя* самок животных. Отсюда происходит название класса млекопитающих – *Mammalia*.

МЕГАНЕВРА. Гигантская ископаемая стрекоза – самое крупное летающее насекомое в истории Земли, имевшая размах крыльев более 1 м. Такие крупные размеры оказались возможными только потому, что в девонский период содержание кислорода в воздухе доходило до 35 %.

МЕГАФАУНА. От греч. megas – *большой* и «фауна» (см. **Фауна**). Совокупность крупных по размеру животных, в частности, таких как мастодонты, мамонты, саблезубые тигры, гигантские ленивцы, исчезнувших 11–15 тыс. лет назад. Одной из причин исчезновения гигантских хоботных, например на Американском континенте, наряду с резким изменением климата, считается человек (люди культуры Кловис, проникшие в Северную Америку примерно 13,5 тыс. лет назад)*.

*Следует отметить, что и в настоящее время главной причиной массового вымирания многих видов, в том числе и крупных животных в Африке, является человек.

МЕЗОЗОЙ. От греч. mesos – *средний* и zoe – *жизнь*. Геологическая эра в истории развития жизни, лежащая между *палеозоем* и *кайнозоем*. «Эра средней жизни». Мезозойская эра.

МЕЗОСАПРОБЫ. От греч. mesos – *средний*, sapros – *гнилой* и bios – *жизнь*. Организмы (животные и растения), обитающие в умеренно загрязненных водоёмах.

МЕЗОТЕРМЫ. От греч. mesos – *средний* и therme – *жар*, *тепло*. Животные с промежуточным типом энергетического метаболизма, т.е. ни теплокровные (такие как млекопитающие и птицы), ни холоднокровные животные (такие как амфибии и рептилии) (см. **Эктотермы** и **Эндотермы**). Мезотермический тип обмена веществ в настоящее время не представлен, поскольку он был характерен, по-видимому, только для динозавров. Предполагается, что промежуточный тип метаболизма позволил динозаврам достичь наиболее круных размеров.

МЕЗОФИЛЬНЫЕ ОРГАНИЗМЫ. От греч. mesos – *средний* и phileo – *люблю*. Организмы, переносящие смену влажного и сухого сезонов с умеренной потребностью в воде. В эту группу входит большинство животных и растений умеренного пояса.

МЕЛАНИЗАЦИЯ. От греч. melanos – *чёрный* и -ia – *условия*. Процесс синтеза пигмента меланина при повреждении кутикулы (см. **Кутикулярная меланизация**), а также при формировании многослойных защитных капсул у насекомых,

образующихся вокруг паразитов (или скоплений патогенных бактерий). Сопровождает образование высокореакционных соединений – радикалов *ортохинонов* и *семихинонов*, которые, взаимодействуя с кислородом, образуют новые радикалы. Это процесс также связан с генерацией перекиси водорода, которая через фентоновскую реакцию* производит очень «агрессивный» радикал гидроксила (OH•). Все эти реакционноактивные соединения способны убивать паразитов (следует отметить, что они также опасны и для клеток организма-хозяина) (см. **АФК** и **Антиоксиданты** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**). Синоним – *меланогенез* (этот термин носит более общий характер и испльзуется для описания любого процесса синтеза меланина).

*$H_2O_2 + Fe^{2+} \rightarrow OH\bullet + OH + Fe^{3+}$.

МЕЛАНИТЫ. От греч. melanos – *чёрный*. Так называются животные, имеющие совершенно чёрную окраску шерсти.

МЕРОМИКТИЯ. От греч. meros – *часть* и англ. mix – *смешивать*. Например, меромиктические озёра – озёра с устойчивой стратификацией водной толщи, обусловленной повышенной минерализацией слоя гиполимниона. Отличительной особенностью таких водоёмов является отсутствие циркуляции воды в придонных слоях, а из-за наличия сероводорода – отсутствие бентосных организмов (см. **Бентос**). Для таких водоёмов характерна также температурная стратификация в летний сезон.

МЕРОТОПЫ. От греч. meros – *часть* и topos – *место*. Биотопы очень малого размера, например, части растений (листья, цветки, плоды, кора и т.д.) или других высших организмов. В меротопах размещаются *мероценозы*, т.е. меротопы связывают в один биоценоз определённые жизненные формы, такие как минеры, галлообразователи, собиратели нектара и пыльцы и т.п. Обычно меротопы очень эфемерны.

МЕРОЦЕНОЗ. От греч. meros – *часть* и koinos – *общий*. Биоценоз малого размера, размещённый в *меротопе*.

МЕТАЗОА (Metazoa). От греч. meta – *после*, *за*, *между* и zoa (множественное число от zoon – *животное*). Общее название для всех многоклеточных животных* (см. также **Протозоа**).

*Примерно 700 млн лет назад почти одновременно возникли все типы животных.

МЕТАМОРФОЗ. От греч. metamorphosis – *полная перемена формы, видоизменение одной формы в другую* (превращение), где meta – *вне*, *за* и morphe – *форма*. Резкое изменение формы организма в процессе индивидуального развития (онтогенеза), регулирующееся гормонами. Выражается в резком изменении строения развивающегося животного, например, превращение личинки (*larva*) в куколку (*pupa*) и куколки во взрослую форму (*imago*) при участии гормона линьки *экдизона*. Метаморфозом также является превращение хвостатой личиночной формы у бесхвостых амфибий под действием гормона *тироксина* во взрослую бесхвостую особь (лягушку). Метаморфоз – это повторное развитие заново, он протекает через разрушение предыдущей формы существования и формирование новой формы* (см. также **Дезэмбрионизация**). *Метаморфоз – это почти мифологическое явление, дающее две, три различные жизни одному существу.*

*Ткани и органы личинки (гусеницы) в куколке растворяются и зачатки (имагинальные диски), предназначенные для образования органов взрослого насекомого, развиваются заново (см. **Имагинальные диски**).

МЕТАТРОХОФОРА. От греч. meta – *после*, *за*, *между*, trochus – *колесо* и phoresis – *перенесение*. Стадия развития полихеты, на которой личинка (трохофора) уже начала превращаться во взрослого червя (см. **Трохофора** в разделе **«Зоология»**).

МЕТОКСЕНИЯ. От лат. meta – *вне*, *за* пределами (здесь в смысле *перемена*), греч. xenos – *чужой* и -ia – *условия*. Свойство паразита сменять в циклах своего развития двух и более различных промежуточных хозяев. Синоним – *гетерецизм* (heterecism – *разнохозяйность*) (см. **Гетерецизм** и **Гетероксения**).

МИКОЗЫ. От лат. mycosis < греч. mykes – *грибок*. Заболевания, вызываемые грибковыми микроорганизмами, например, *кандидамикоз*.

МИКОИДЫ. От греч. mykes (myketos) – *гриб* и eidos – *сходство*. Древнейшая группа растительных организмов с гетеротрофным типом питания. К этой линии эволюции относятся бактерии, грибы и слизевики.

МИКОЛОГИЯ. От греч. mykes (myketos) – *гриб* и logos – *учение*, *наука*. Раздел биологии (ботаники), изучающий грибы.

МИКОТОКСИНЫ. От греч. mykes (myketos) – *гриб* и «токсин». Токсины, выделяемые споровыми растениями, а также грибами и плесенями, например, такими как *Aspergillus flavus* и *Penicillium rubrum*.

МИКРОБНЫЕ МАТЫ. Толстые, мягкие слоистые структуры, состоящие из нитчатых форм микроорганизмов, которые, как считается, покрывали практически всё океанское дно и входили в состав водных экосистем с момента зарождения жизни (появились около 3,5 млрд лет назад). Равномерное строение матов было нарушено вертикальными перемещениями билатеральных животных в начале Кембрия, который длился в период от 542 до 488 млн лет назад.

МИКРОНУТРИЕНТЫ. От греч. mikros – *малый* и лат. nutrio (nutritum) – *кормить*, *питать*. В структуре питания современного человека не хватает многих микронутриентов (см. **Нутриенты**).

МИКРООРГАНИЗМЫ. От греч. mikros – *малый* и «организм». Этот термин охватывает не

только прокариотические одноклеточные организмы, но и применим для эукариотических одноклеточных организмов (дрожжей, грибов, простейших и микроводорослей).

МИКРОФЛОРА. От греч. mikros – *малый* и лат. Flora – богиня цветов и весны в древнеримской мифологии. Совокупность микроорганизмов. Например, микрофлора кишечника – совокупность всех видов микроорганизмов, населяющих кишечник.

МИКСАМЁБЫ. От греч. mixa – *слизь* и amoibo – *изменчивая* (см. **Амёба**). Так называются клетки одиночной фазы миксомицетов (слизевиков, например, *Dictyostelium discoideum*).

МИКСОМИЦЕТЫ. От греч. myxa – *слизь* и myketos (mykes) – *гриб*. Слизитые грибы (слизевики). Группа низших грибов с телом в виде многоядерной протоплазмы, способных к передвижению. Встречаются в гниющих растительных остатках, пнях (классические сапрофиты), некоторые паразитируют на растениях. Сочетают в себе признаки грибов и животных*, проводя часть жизни в виде свободных амёбоидных или жгутиковых клеток. Другую часть жизни проводят в виде многоядерного плазмодия (вегетативного тела** с постоянно меняющейся формой). И наконец, слизевики способны образовывать самые разнообразные по форме плодовые тела без жёсткой внешней оболочки. Слизевики содержат в своём теле пигменты, позволяющие им различать освещённые и затемнённые места на субстрате.

*В качестве запасающего вещества у миксомицетов присутствуют гликоген и липиды.

**Размеры (диаметр) вегетативных тел слизевиков могут варьировать от 1 мм до 1 м.

МИКСОСПОРИДИИ. От греч. myxa – *слизь* и spora – *семя*. Отряд простейших класса споридий.

МИКСОТРОФЫ. От англ. mix – *смешивать* и trophe – *питание*. Организмы со смешанным типом питания – автотрофным и гетеротрофным. Миксотрофы способны в условиях полной темноты выживать в течение длительного периода времени. Экспериментально показано, что автотрофы, помещённые в одну среду с миксотрофами, также переживают периоды длительного затемнения, питаясь веществами, которые им предоставляют миксотрофы и которые они сами в таких условиях не способны синтезировать. Поэтому при глобальных катастрофах на Земле с резким изменением климата и падением солнечной освещённости* миксотрофы могут играть роль амортизаторов, смягчающих негативные последствия в биосфере.

*Такая ситуация, например, возникла 65 млн лет назад в результате падения крупного астероида в районе полуострова Юкатан.

МИМИКРИЯ. От англ. mimicry – *подражательность* < греч. mimikos – *подражательный* (mimos – *подражатель*). Форма подражания менее защищенных организмов одного вида более защищенным представителям другого вида или даже предметам окружающей среды. Проявляется в изменении формы тела, окраски, поведения, придании сходства с другими организмами, предметами, а также с окружающей средой. Другими словами, мимикрия – это особые способы обмана хищников потенциальными жертвами, выдающими себя за другие виды, обычно защищённые, ядовитые и опасные для хищников. Мимикрия выполняет защитную функцию. Синоним – *камуфляж*.

МИНЕРЫ. От лат. minere (mineo) – *торчать*, *выдаваться*, *выступать*. Особые жизненные формы *меротопов* (см. **Меротопы**).

МИТРИДАТИЗМ. От имени знаменитого понтийского царя Митридата Эвпатора (132–63 гг. до н.э.). Термин применяется для обозначения устойчивости организма к высокотоксичным веществам, сформированной путём длительного их приёма с постепенным увеличением дозы. Митридатизм наиболее часто отмечается для снотворных и наркотических веществ* (см. также **Офидиотоксины** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

*Английский писатель Томас Де Куинси (Квинси) (De Quincey T., 1785–1859) в своей «Исповеди англичанина опиомана» писал, что в кульминационной фазе его карьеры опиомана ежедневная норма опия составляла восемь тысяч капель, что означает обычную больничную дозу для 320 больных.

МОЗАИК (мозаичный организм). От фр. mosaique < итал. mosaico– *пёстрая смесь разнородных частей* (образовано от лат. musivum – *посвящённое музам*). Организм, в составе которого находятся клетки иного происхождения (чужеродные клетки с другим геномом). Своеобразными мозаиками становятся женщины после родов, поскольку в их организме персистируют клетки плода. Синоним –*мозаичный организм*.

МОЛЕКУЛЯРНАЯ МИМИКРИЯ. От англ. mimicry – *подражательность*, *имитирование* < греч. mimikos – *подражательный*. 1. Термин обозначает перекрёстную иммунологическую реакцию, возникающую из-за сходства в строении отдельных участков чужеродного антигена и антигенных молекул организма. Такая реакция приводит к возникновению особой формы аутоиммунного заболевания, при которой антитела, направленные против чужеродных антигенов, взаимодействуют и с нормальными антигенами организма. Например, при ревматизме антитела, возникшие против стрептококков, могут атаковать также суставы и соединительную ткань миокарда, разрушая их.

2. Способность паразитов избегать иммунологических реакций организма-хозяина путём экспонирования на поверхности своих клеток молекулярных антигенов, не распознаваемых иммунокомпетентными клетками хозяина. Мимикрирующие

паразиты могут также покрываться абсолютно инертными для иммунной системы хозяина оболочками. Такая способность характерна, например, для многих паразитических трематод.

«МОЛЕКУЛЯРНЫЕ ХРОНОМЕТРЫ» («молекулярные часы»). Образный термин, обозначающий подход, с помощью которого оценивают ход эволюционного времени. В основе подхода лежит использование информационных молекул, служащих относительно надёжными филогенетическими маркёрами. Важнейшим «эволюционным документом» любого организма является первичная структура его генома (первичная последовательность ДНК), в той или иной степени изменяющаяся с течением времени и, следовательно, отражающая филогенез организма. Идея «молекулярных часов» основана на допущении, что некоторые эволюционные изменения в геноме протекают в постоянном темпе, т.е. с одной и той же средней скоростью (в действительности это не совсем и не всегда так*). Анализ этих изменений (генетических мутаций, накапливающихся тысячами и миллионами лет) в гомологичных последовательностях** позволяет выделять виды, имеющие общего предка. Поэтому скорость накопления мутаций и называют *ходом молекулярных часов*. В этом случае различия в ДНК у двух разных организмов и служат часами, показывающими время, когда две линии разошлись, возникнув от одного общего предка. На практике метод «молекулярных часов» используется для построения эволюционных (филогенетических) древ. Следует отметить, что «молекулярные часы» у беспозвоночных идут медленнее, чем у позвоночных. Синоним – *«молекулярные часы»*.

*Иногда может происходить ускорение темпов накопления мутаций в некоторых частях генома, если мутации увеличивают шансы выживания и размножения организмов. В этом случае возрастает положительное давление естественного отбора, ускоряющего темп эволюции.

**Наиболее достоверными «линейными молекулярными хронометрами» считаются нефункциональные гомологичные последовательности генома, накапливающие нуклеотидные замены случайным образом.

МОНЕРА. От греч. moneres – *одинокий* (в данном случае, *простой*). Термин, предложенный немецким биологом-эволюционистом Эрнстом Геккелем* (1834–1919) для обозначения гипотетического скопления протоплазмы, из которого образовались первые клетки.

*Сформулировал биогенетический закон, предложил первое «родословное древо животного мира» и теорию происхождения многоклеточных организмов от двухслойного предка – *гаструлы*.

МОНОФАГИ. От греч. monos – *один* и phagein – *пожирать*. Организмы, использующие один вид пищи, например, пчелиная огнёвка или шелковичный червь, который питается только листьями тутового дерева. Монофагия является правилом для некоторых паразитических насекомых, но исключением для позвоночных животных. Любопытными примерами, кроме общеизвестных животных, таких как коала, поедающего листья эвкалипта, и яичной змеи (поедает исключительно яйца), служит коршун слизнеед *Rostrhamus sociabilis plumbeus*, обитающий во Флориде, который питается только улитками *Pomatia caligenosa*, или пчёлы, посещающие только один вид растений (монотрофные пчёлы). Синоним – *монотрофы*.

МОНОФИЛЕТИЧЕСКИЙ. От греч. mono – *один* и phyle – *род*, *племя*. Буквально: имеющий общее происхождение от единой предковой формы организмов. Например, *монофилетическая* гипотеза происхождения жизни. Противоположный по значению термин – *полифилетический* (см. **Полифилия**).

МОНОФИЛИЯ. От греч. mono – *один*, phyle – *род*, *племя* и -ia – *условия*. 1. Предполагаемое происхождение какой-то биологической группы организмов от общей предковой группы. Монофилия – один из основных принципов эволюции живых организмов, в основе которого лежит дивергенция (или адаптивная радиация) родоначальных видов. 2. В молекулярной биологии – происхождение группы близких белков от общего молекулярного предшественника. Так, считается, что всё суперсемейство иммуноглобулинов возникло от иммуноглобулиноподобного шаперона прокариот (см. **Шапероны** в разделе **«Клеточная биология»**). 3. В клеточной биологии – возникновение различных классов клеток от общего предшественника (см. также **Археоциты** в разделе **«Клеточная биология»**).

МОНСТР. От лат. monstrum – *чудовище* < monstro – *указывать*, *показывать*, *предвещать**. Интересна история происхождения этого слова. Она ведет в глубокую древность повседневной пастушьей практики. Пастухи давно заметили, что иногда у домашних животных рождаются детеныши-уроды или детеныши с некоторыми небольшими отклонениями. Такое явление у древних всегда считалось зловещим предзнаменованием, предвещанием чего-то дурного, неблагоприятного.

*В латинском языке слово *предвещать* – monere, а глагол monstro – *указывать*, *показывать* (в современном русском языке *демонстрировать* (лат. monitor – *предостерегающий*, нем. Monitun – *напоминание*)). Отсюда и возникло название таких уродов – *монстры*, что буквально означает «*предвещающие*». В литературе встречается парафраз «*монструозные исчадия*». Интересный факт из истории эволюционных воззрений: американский генетик Ричард Голдшмидт (R. Goldschmidt, 1940) называл «*счастливым монстром*» потенциально приспособленную форму организма.

МОРФОЛОГИЯ. От греч. morphe – *форма* и logos – *слово* (наука). Разделы анатомии человека и животных, зоологии и ботаники, представляющие собой комплексы наук, изучающих форму живых организмов. Парадоксально наличие огромного разнообразия форм живых существ при одновременном единообразии их организации, поскольку все существующие на Земле организмы имеют клеточное строение. К тому же для органического мира характерно однообразие основных химических составляющих, а также метаболических процессов, поддерживающих и определяющих жизнедеятельность. Неклеточные формы жизни – вирусы и фаги также состоят из макромолекул (нуклеиновых кислот и белков), характерных для клеточных форм!

Живая природа определённо предпочитает изохимизм одинаковых функций.

МУТУАЛИЗМ. От лат. mutuus – *взаимный*. Форма симбиоза, при которой каждый из сожительствующих организмов (симбионтов) приносит определённую пользу другому (взаимовыгодное сожительство). Пример мутуализма – дерево *цикропия* и муравьи-ацтеки. Последние живут в древесине дерева и защищают его от насекомых-вредителей, а дерево питает муравьёв специальными выделениями в виде белых крупинок у основания листьев.

НАНОНАСЕКОМЫЕ. От греч. nanos – *крохотный*. Самые маленькие из существующих в природе многоклеточных организмов (например, *Dicopomorpha echmepterygis*, *Megaphragma mymaripenne*). Размеры их тела (около 200 мкм) сопоставимы с размерами одноклеточных организмов, таких как *Amoeba proteus* или *Paramecium caudatum*. Эволюция нанонасекомых пошла по пути минимизации органов и систем органов с сохранением способности к полноценному функционированию. При этом обязательно остаются половая и нервная системы, причём последняя имеет свои структурные и морфологические особенности (см. **Нейроны безъядерные** в разделе **«Клеточная биология»**).

НАСТИИ. От греч. nastos – *уплотнённый*. Тургорные движения (реакции) растений на действие внешних раздражителей (температуры, влаги, света и т.д.), не относящиеся к ориентационным движениям. Их направленность определяется структурой реагирующего органа и является результатом неодинакового деления клеток на верхней и нижней стороне органа, а главное, неравномерного и быстрого изменения в них тургора (осмотического давления)*, приводящего, например, у мимозы (*Mimosa pudica*)** к изгибу в основании черешка и листочков при прикосновении к ним. Различают следующие настии: *сейсмонастии* (у мимозы и насекомоядных растений), *термонастии* (у тюльпана), *фотонастии* (у кувшинки).

*Изменение связано с затратой энергии АТФ.

**От лат. pudica – *стыдливый*, *целомудренный*, *скромный*.

НЕАНДЕРТАЛЬЦЫ*. Древние люди – классические *гоминины* рода *Homo neanderthalensis*, или *Homo primigenius*, появившиеся на территории Европы и Азии около 300–140 тыс. лет назад. Считается, что неандертальцы и люди произошли от общего предка примерно 700 тыс. лет назад. В течение многих лет неандертальцы считались архаичным видом людей, исчезнувшим по непонятным причинам примерно 25–28 тыс. лет назад. Считается также, что неандертальцы были потомками «гейдельбергского человека» и отличались от людей современного типа рядом анатомических признаков – массивным скелетом с укороченными конечностями, покатым лбом, сильно развитыми надглазными валиками, отсутствием подбородочного выступа и деталями строения зубной системы. В то же время по объёму мозгового черепа неандертальцы превосходили человека современного типа. Их мозг отличался от нашего мозга также и по форме. Сравнение *эндокранов* раннего современного человека и неандертальца показало, что на момент рождения объём черепа у обоих видов был одинаковым и оба имели удлинённую его форму. Однако затем у *Hono sapiens* в первый год жизни эндокран приобретал шарообразную форму, тогда как у неандертальца он оставался вытянутым в переднезаднем направлении (см. **Эндокран** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**). Это говорит о том, что в постнатальном периоде у человека появилась дополнительная фаза развития черепа, скорее всего, отразившаяся на внутренней организации мозга, от которой в большей степени, чем от его размеров, зависят когнитивные способности. Неандертальцы, несомненно, были хорошо адаптированы к холоду (им досталось тяжёлое бремя ледникового периода) и жили на очень обширной территории Европы, Ближнего Востока и частично в Азии небольшими, генетически родственными популяциями, что приводило к такому явлению как дрейф генов. Интересно отметить, что современные эскимосы демонстрируют подобную аналогию адаптаций. В мае 2010 г. было объявлено о частичной (на 60 %) расшифровке генома неандертальца и проведении сравнения его с геномом человека. Оказалось, что два генома идентичны как минимум на 99,5 %. В результате анализа геномов учёные пришли к выводу, что неандертальцы принадлежат к отдельному виду людей, который не мог быть нашим непосредственным предком. (Ещё раньше на основании сравнения митохондриальной ДНК неандертальца и современного человека были сделаны такие же выводы.) В то же время обнаружилась одна очень пикантная неожиданность**. Сравнение геномов

также показало, что с тех пор, как разделились два вида***, в геноме человека адаптационно изменились не меньше 200 участков, отвечающих за формирование скелета (изменённую форму черепа и меньшую массивность скелета), особенности метаболизма и, главное, развитие мозга. Считается, что неандертальцы были поглощены и истреблены человеком современного вида *Homo sapiens*, а возможно, частично и ассимилированы. Несомненно, что каннибализм был неотъемлемой чертой всей истории человеческого рода. Изучение артефактов, обнаруженных в пещерах Нерха в Андалузии (юг Испании) и Куэва-де-лос-Авионес (северовосток Испании), а также на стоянке Сент-Сезер и в шательперовском слое Гротт-дю-Ренн во Франции, показало, что неандертальцы были способны к символическому мышлению, воображению и обладали художественными способностями, не меньшими, чем у *Homo sapiens*. Другими словами, неандертальцы, отличаясь анатомически от первых людей современного типа, интеллектуально были развиты не хуже, хотя их мировосприятие, скорее всего, было иным, чем у людей современного типа.

Если задать вопрос, идёт ли эволюция человека сейчас, то на него может быть дан следующий ответ: нас ещё ожидают серьёзные эволюционные пертурбации и, возможно, наша эволюция пойдёт не совсем тем курсом, который ожидают биологи (см. также **Alu-повторы** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**). Кроме того, эволюция человека как биологического вида идёт через ускоренную эволюцию среды обитания. Мы перешли уже к новой форме жизни, основанной на знаниях и технологиях. Наконец, мы находимся на пороге новых искусственных форм эволюции – генноинженерной и кибернетической.

*Своё название *неандертальцы* получили от места первой находки в 1856 г. ископаемых останков в пещере Фельдгофер, где рабочие добывали известняк, расположенной в долине (ущелье) одного из притоков Рейна (местечко «Неандерталь» близ немецкого города Дюссельдорфа, названное в честь знаменитого пастора Неандера). Неандертальцев также называют «палеоантропами», что в переводе с греческого языка означает «древние люди».

**Сравнение геномов человека и неандертальца показало, что примерно 50–60 тыс. лет назад два вида образовывали «супружеские пары», и происходили такие встречи на Ближнем Востоке, где оба вида поочередно занимали одни и те же пещеры. В пещерах под названием Эс-Схул (Схул), Кармель, Кафзех, Палех и Табун в Палестине найдены захоронения странных людей, которых можно отнести к метисам неандертальца и человека современного типа. При этом обнаружено, что женские черепа по форме неандертальские, а мужские – кроманьонские. Это одна из интригующих загадок пола. В результате учёные были вынуждены признать, что во всех ныне живущих людях, исключая истинных африканцев, есть кое-что от неандертальцев. И это кое-что составляет от 2 до 4 % генетического материала. В нашем геноме одни участки более «родственны» современному европейцу, а другие – современному африканцу. В то же время между этими последовательностями ДНК встречаются участки, которые больше напоминают ДНК неандертальцев, т.е. геном ныне живущих людей представляет собой генетическую мозаику. Думается, что ускоренная эволюция человека была обеспечена межвидовой гибридизацией.

***Теперь мы знаем, что одновременно существовал ещё и третий вид – *денисовский человек* (первоначально так называемая Х-женщина, фаланга мизинца и зуб которой были обнаружены в Денисовской пещере на Алтае). Денисовцы – это особая архаичная ветвь людей, пришедших на Алтай около 300 тыс. лет назад (и это была не первая интервенция!). У денисовцев зубы больше, чем у неандертальцев. Считается, что их разделение произошло около 640 тыс. лет назад.

НЕЙСТОН. От греч. neusteon – *плавающий*. Совокупность водных организмов, живущих на поверхностной плёнке воды как сверху (*эпинейстон*), так и снизу (*гипонейстон*).

НЕЙТРАЛИЗМ. От лат. neutralis – *никакой*. Тип *коакций*, при котором два отдельных вида независимы и не оказывают друг на друга никакого влияния.

НЕКТОН. От греч. nektos – *плавающий*. Собирательное название активно плавающих морских организмов, способных преодолевать силу течения (в отличие от *планктона*).

НЕОАНТРОПЫ. От греч. neos – *новый* и anthropos – *человек*. Обобщённое название людей современного вида, ископаемых или живущих поныне.

НЕОЭНЦЕФАЛОН. От греч. neos – *новый* и enkephalos – *мозг*. Буквально: новый мозг у высших позвоночных животных – мозговые полушария, покрывающие более древние образования – межуточный и средний мозг, носящие название *палеоэнцефалон*, или древний мозг. Синоним – *конечный, или большой, мозг*.

НЕПОЛНОЕ ПРЕВРАЩЕНИЕ. Постэмбриональное развитие насекомых, протекающее с образованием специализированных нимф разного возраста. При неполном превращении отсутствуют стадии личинки (*larva*) и куколки (*pupa*), характерные, например, для бабочек.

НЕРИТИЧЕСКИЙ. От греч. nerites – *морская ракушка*. Населяющий прибрежные морские воды. Неритические рыбы, например, большинство морских карасей – спаровых (*Sparidae*), а также бычки, камбалы.

НИКТИНАСТИИ. От греч. nyx (nyktos) – *ночь* и «настии» (см. **Настии**). Движения органов

растения (листьев, лепестков и др.), связанные со сменой дня и ночи (с суточными изменениями температуры и освещённости; например, раскрытие лепестков днём и закрытие ночью). Другими словами, *никтинастии* – это движения сна.

НИМФА. От греч. nymphë* – *невеста*. Предпоследняя стадия развития у многих насекомых, на которой после ряда линек (нимфы первого, второго и т.д. возраста) они превращаются в *имаго*. Нимфа выходит из яйца уже похожей на *имаго* (см. **Неполное превращение**). Биологический смысл преобразований на стадии нимф определяется их специализацией. Нимфы при относительной сохранности взрослого состояния характеризуются, с одной стороны, упрощением и редукцией, а с другой – прогрессивным развитием ряда органов (например, совершенством ротового аппарата, средств пассивной защиты и т.д.) (см. также **Пупарий**).

*В древнегреческой мифологии *нимфами* назывались низшие божества, олицетворяющие различные силы и явления природы.

НОЗОАРЕАЛ. От греч. nosos – *болезнь* и лат. area – *площадь*, *пространство*. Территория, занимаемая какой-либо болезнью или группой болезней (область распространения болезни).

НОМОГЕНЕЗ. От греч. nomos – *закон* и genesis – *происхождение*. Концепция развития живой природы, согласно которой эволюция осуществляется не на основе естественного отбора, а на основе внутренних закономерностей (заранее определённых причин). Выдвинута в 1922 г. Л.С. Бергом и поддержана И.И. Шмальгаузеном.

НОМАДИЗМ. От греч. nomados – *кочующий*. Кочевой образ жизни.

НОМАДЫ. От греч. nomados – *кочующий*. Кочующие популяции или виды животных, бродячие формы.

НООСФЕРА*. От греч. noos – *разум* и sphaira – *шар*. Сфера соприкосновения и взаимодействия человека и природы, в рамках которой деятельность человека становится главным фактором воздействия на природу. Биосфера породила разум, разум порождает ноосферу – так возникает состояние, когда всем на планете управляет разум.

*Понятие ноосферы введено в науку В.И. Вернадским (1863–1945). Следует подчеркнуть, что глобальная разобщённость человечества мешает возникновению ноосферы.

Стань человеком ноосферы,
Где отступают мрак и тьма.
Чтобы крепить остатки веры
Во всемогущество ума.

НУТРИЕНТЫ. От лат. nutrio (nutritum) – *кормить*, *питать*. Питательные вещества, содержащиеся в пище. К ним относятся белки (животного и растительного происхождения), жиры (насыщенные, мононенасыщенные и полиненасыщенные) и углеводы (моно- и полисахариды), а также витамины и микроэлементы.

ОЙКУМЕНА (экумена). От греч. oikumenë < oikeö – *населяю*. По представлениям древних греков, совокупная территория земного шара, заселённая людьми.

ОЛИГОФАГИ. От греч. olygo – *мало* и phagein – *пожирать*. Организмы, использующие всего несколько (мало) видов пищи (например, черепахи), или хищники, живущие за счёт нескольких часто близких видов. Так, колорадский жук питается картофелем и некоторыми другими видами паслёновых.

ОЛИГОФОТИЧЕСКАЯ ЗОНА. От греч. olygo – *мало* и photos – *свет*. Зона в морской среде, в которой автотрофные растения, не развиваясь, могут некоторое время ещё существовать (простирается в среднем от 50 до 500 м глубины). Исключение составляют глубоководные формы водорослей *кокколитофоридов*, снабжённые красным пигментом, улавливающим синие лучи.

ОЛФАКТОРНЫЙ (ольфакторный). От англ. olfactory – *обонятельный*, *относящийся к обонянию* (носовой, ринальный*). Олфакторный орган – обонятельный орган. Ранее считалось, что нос и мозг человека способны различать около 10 000 различных запахов. В 2014 г. было установлено, что человеческое обоняние потенциально способно различать более одного триллиона! запахов, обусловленных смесями разных по сложности молекул (например, запах розы составляют 275 компонентов). В экспериментах на добровольцах установлено, что в среднем люди могут определять различия между смесями запахов, содержащими 51 % одинаковых компонентов. Следует подчеркнуть, что мир наполнен пахучими молекулами, присутствующими в различных комбинациях (см. также **Телергоны** и **Феромоны** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

*От англ. rhinal – *носовой*.

ОНТОГЕНЕЗ. От греч. ontos – *бытиё* и genesis – *порождение*, *развитие*. Процесс индивидуального развития организма (особи) от момента образования зиготы (оплодотворения) до конца жизни (индивидуальный жизненный цикл развития). Онтогенез подчиняется определённому «расписанию» экспрессии всех генов в тканях на протяжении жизни организма.

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОЕ ИЗМЕНЕНИЕ ЦВЕТА. Изменение цвета и характера окраски животных по мере роста и развития организма. Отличие окраски молодых особей от окраски взрослых исключает негативные реакции взрослых особей (реакции конкуренции) в отношении молодых и позволяет молодым особям доживать до зрелого (репродуктивного) возраста. Считается, что окраска изменяется в зависимости от места обитания и характера питания в процессе онтогенеза.

ОПИУМ (opium). Сообщество паразитических растений.

ОРАЛЬНЫЙ. От фр. (англ.) oral < лат. os, oris – *рот*. Ротовой. Лежащий в полости рта, расположенный на ротовой стороне, направленный в сторону ротового отверстия.

ОРГАН. От греч. organon – *орудие*. Часть тела, выполняющая определённую жизненную функцию. Органы, как правило, состоят из разных тканей. У высших организмов отдельные функции обеспечиваются системами органов (дыхания, кровообращения, выделения, пищеварения и т.д.).

ОРГАН-МИШЕНЬ (target organ). Орган, на который действует данный гормон. Синоним – *эффекторный орган*.

ОРГАНИЗМ. От греч. organon – *орудие*. Самостоятельно существующая единица органического мира, представляющая собой саморегулирующуюся, самовоспроизводящуюся, высокоупорядоченную систему клеток, тканей и органов, реагирующую как единое целое на изменения внешней среды*.

Формирование многоклеточного организма в процессе эмбриогенеза и онтогенеза обеспечивается механизмами *эмбриональной индукции* и *эмбриогенетических движений*, в результате действия которых клетки различных типов, образующиеся в определённом месте и в определённое время, распределяются таким образом, что возникают ткани и органы, имеющие определённые размеры и форму. Целостность любого многоклеточного организма обеспечивается непрерывной координацией функций во всех составляющих его клетках. Организм – это тысячи непрерывно меняющихся, скользящих переменных, это сложные взаимозависимости, «взаимовыручаемости» и «взаимоодолжения». Причём все эти взаимодействия направлены на поддержание и повышение устойчивости организма к неблагоприятным условиям среды. Организм постоянно стремится компенсировать или восстановить повреждения (читай, потерю клеток), происходящие в процессе жизнедеятельности, и эта способность на протяжении онтогенеза постепенно угасает, что, в конце концов, приводит к необратимым изменениям и смерти. В организме всё действует согласно афоризму: «*Если я не за себя, то кто же за меня, но если я только за себя, то зачем я*?»

Несмотря на существование великой общности всего живого, выраженной в структуре и функциях ДНК, каждый отдельный организм, хотя бы частично, уникален. Его появление на Земле носит случайный характер, зависящий от особенностей течения всей эволюционной истории, а также истории индивидуального развития организма, наполненной такими невероятными и неожиданными выкрутасами, что и беспристрастный научный взгляд охватывает благоговейная оторопь изумления.

*Имеют место быть и другие определения, например, современный английский биолог (этолог) и оригинальный мыслитель, автор *теории мемов* Ричард Докинз (Richard Dawkins) определил организм как «транспортное средство» для репликатора.

ОРНИТЕРИЙ. От греч. ornis (ornitos) – *птица* и terra – *земля*. Птичник (место содержания и изучения птиц, например, ловчих соколов*).

*Называют также «летающими волками», поскольку птицы обычно не привязываются к хозяевам и при случае могут их покинуть.

ОРНИТОЗЫ. От греч. ornis (ornitos) – *птица* и -osis – *состояние*. Общее название инфекций, источником которых служат птицы.

ОРНИТОЛОГИЯ. От греч. ornis (ornitos) – *птица* и logos – *слово* (наука). Раздел зоологии, посвящённый изучению птиц.

ОРТЕТ (ortet). От лат. ortus (orior) – *возникновение*, *начало*, *зарождение*. Организм, давший начало клону. Синоним – *ортетный организм*.

ОРФАН. От англ. orphan – *сирота*, *сиротский*. 1. *Орфановыми* называют вирусы, которые удаётся распознать в лабораторных условиях, но связь которых с каким-либо заболеванием пока не установлена. 2. Термин также применяется для обозначения детей-сирот («орфановые дети»).

ОСМОТАКСИС. От греч. osmos – *толчок*, *давление* и taxis – *расположение*. Свойство растущих органов высших растений смещаться (расти) в сторону оптимального осмотического давления.

ОСМОФИЛЫ. От греч. osmos – *толчок*, *давление* и phileo – *люблю*. Организмы, адаптированные к среде с высоким осмотическим давлением.

«ОЧИСТИТЕЛЬНЫЕ СТАНЦИИ». Места на территории коралловых рифов, где обитают организмы-чистильщики (рыбы, креветки и др.), несущие особые цветовые метки, получившие общее название «*голубой чистильщик*». Метки сообщают рыбам-клиентам, что чистильщик готов выполнить свою работу и что его не следует есть. Считается, что на очистительных станциях рыбы-клиенты получают также тактильные раздражения, играющие какую-то важную роль в их физиологии.

ПАЛЕОАНТРОПОЛОГИЯ. От греч. palaios – *древний*, anthropos – *человек* и logos – *учение*. Раздел антропологии, изучающий костные останки ископаемых людей.

ПАЛЕОБИОЦЕНОЗ. От греч. palaios – *древний* и «биоценоз». Совокупность ископаемых растений и животных, найденных в одной местности.

ПАЛЕОБИОГЕОГРАФИЯ. От греч. palaios – *древний*, bios – *жизнь* и «география». Наука, изучающая закономерности распространения вымерших организмов.

ПАЛЕОБОТАНИКА. От греч. palaios – *древний* и «ботаника». Раздел палеонтологии, изучающий ископаемые растения.

ПАЛЕОГЕН. От греч. palaios – *древний* и genos – *рождение*. Первая половина третичного периода в геологической классификации. Период кайнозоя, продолжительностью 35–40 млн лет, подразделяющийся на *палеоцен*, *эоцен* и *олигоцен*.

ПАЛЕОЗОЙ. От греч. palaios – *древний* и zoe – *жизнь*. Эра в геологической истории развития Земли продолжительностью 335 млн лет, объединяющая кембрий, силур, девон, карбон и пермь (периоды) и предшествующая мезозою.

ПАЛЕОЗООЛОГИЯ. От греч. palaios – *древний*, zoon – *животное* и logos – *учение*. Раздел палеонтологии, изучающий ископаемых животных.

ПАЛЬПИФОРМНЫЙ. От лат. palpiform – *щупикообразный* < palpus – *щупик*, *пальпа*, *щупальце* и «форма». Пальцеобразный (пальцевидный, щупикообразный) по форме, похожий на пальпу (palpus).

ПАНГЕНЕЗИСА ТЕОРИЯ. От греч. pan – *всё* и genesis – *происхождение*. Теория, предложенная в 1868 г. Ч. Дарвиным для объяснения причин биологической изменчивости, поставляющей материал для естественного отбора. Отражает *ламаркистский подход* в представлениях о механизме передачи приобретённых признаков и вызывает интерес только с точки зрения, отражающей исторический ход развития научной мысли (см. **Барьер Вейсмана**).

ПАНЗООТИЯ. От греч. pan – *всё*, *всеобщий* и zoon – *животное*. Инфекция, превышающая по распространённости пределы популяции и часто охватывающая страны и континенты.

ПАНМИКСИЯ. От греч. pan – *всё*, *всеобщий* и mix – *смешивать*. Свободное скрещивание разнополых особей между собой в пределах популяции перекрёстно скрещивающихся организмов.

ПАНСПЕРМИЯ (гипотеза панспермии). От греч. pan – *всё*, sperm – *семя* и -ia – *условия*. Гипотеза была выдвинута немецким врачом Германом Рихтером (1818–1876) в 1865 г. и окончательно сформулирована в 1895 г. шведским физико-химиком Сванте Августом Аррениусом (1859–1927). Согласно гипотезе жизнь была занесена на Землю из Космоса с космической пылью (под давлением света), метеоритами или кометами. Гипотеза не предполагает объяснения первичного происхождения жизни. Сторонником гипотезы был Френсис Крик, который считал, что на Землю был занесён «генетический код» и «машинерия» для его функционирования.

ПАНТОФАГИЯ. От англ. pantophagous – *всеядный* < греч. pan – *всё* и phagein – *пожирать*. Всеядность. Синонимы: *эврифагия*, англ. omnivorous – *всеядность* (omnivore – *всеядное животное*).

ПАНЦИРЬ. От нем. Panzer < итал. panciera < лат. pancia – *живот*. Твёрдый покров тела у некоторых групп животных (черепах, панцирных рыб, броненосцев и ракообразных).

ПАРАЗИТ*. От греч. parasitos – *нахлебник***, где para – *около* и sitos – *хлеб*, *питание*. Паразитировать – буквально: есть с того же стола. Организм, использующий другой организм в качестве источника питания и (или) среды обитания. Многие паразиты вырабатывают *ксеноблаптоны* (см. **Ксеноблаптоны** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**). Паразиты обычно наносят вред хозяину. Паразиты – одни из самых интригующих и мало изученных существ. В теле человека живут более 20 видов, с которыми мы просуществовали миллионы лет. Избавление от них принесло нам новые болезни (различные формы аутоиммунных и аллергических заболеваний), поскольку иммунная система, сдерживаемая (подавляемая) паразитами, в частности глистами, освободилась от «работы» и начала атаковывать свой собственный организм. Поэтому абсолютная чистота – это далеко не всегда хорошо.

*Слово возникло в недрах зоологии как термин для обозначения различных групп организмов, обладающих *патогенным* влиянием на другие организмы (животных или растений), за счёт которых они существуют.

**Согласно одной из версий происхождения слова «паразит», древние греки рабовладельческого периода истории человечества были настолько сильно развращены, что даже очень бедные граждане не хотели работать, а стремились жить за счет государства или богатых людей, предпочитая быть нахлебниками – *паразитами*. Согласно другой версии в период распространения христианства (I–II вв. н.э.) у первых христиан, из числа зажиточных, существовала традиция приглашать к себе на обед других членов христианской общины, прежде всего нуждающихся, бедных (изначально еврейские первохристиане практиковали не только коллективные трапезы, но и общность имущества и имущественный *эгалитаризм* – равенство). Этим благотворительным обедам греки дали название «агапэ», или «трапеза любви». Количество приглашённых соответствовало вместимости столовой – триклиния (triclinium) – в частном доме. На такие совместные трапезы позволялось также приходить без приглашения и даже приводить своих друзей. Со временем такая практика стала обычаем, породившим породу прихлебателей, которых и стали называть *паразитами*. Поэтому паразитировать – это в буквальном смысле есть с того же стола задарма.

ПАРАЗИТАРНАЯ КАСТРАЦИЯ*. От лат. castratio – *оскопление*, *удаление половых желёз*. Способность вырабатываемых паразитами *ксеноблаптонов* прямо или косвенно воздействовать на половые органы хозяев, подавляя их развитие или вызывая атрофию или просто дистрофические изменения (см. **Ксеноблаптоны** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

*Термин не совсем точный, поскольку обычно имеет место только временное ослабление или прекращение функционирования гонад, хотя в некоторых случаях наблюдается и полная их атрофия. Так, самый маленький из паразитов северных морских десятиногих раков корнеголовый рак *Triangulus munidae*, который не превышает по размерам хозяйское яйцо, вызывает полную атрофию всего яичника «хозяина».

ПАРАЗИТИЗМ. От греч. parasitos – *нахлебник*, где para – *около* и sitos – *хлеб, питание*. Существование организмов, при котором один живёт за счёт другого. С биологической точки зрения *паразитизм* в различных формах (экзопаразитизм, эндопаразитизм) представляет собой достаточно широко распространённое явление. Более мягкая форма паразитизма – *коменсализм* (сотрапезничество) – в некоторых случаях переходит в форму *симбиоза* (совместного существования, приносящего взаимную выгоду, например, мицелий грибов и корни деревьев).

ПАРАЗИТИЗМ ВНУТРИВИДОВОЙ. Явление, характерное, например, для глубоководных удильщиков подотряда *Ceratioidei*, живущих в условиях постоянной нехватки кормов. У этих групп рыб самцы, будучи намного меньше самок (карликовые самцы), прирастают ротовой полостью к телу самки и питаются её соками. Такие самцы всегда находятся в буквальном смысле «под рукой» самки в момент икрометания, что делает ненужным затруднённый в условиях разреженной популяции поиск особей противоположного пола.

ПАРАЗИТОИДЫ. От греч. parasitos – *нахлебник* и eidos – *сходство*. Организмы, откладывающие свои яйца в тело или яйца (личинки) других организмов. Хрестоматийным примером паразитоидов могут служить *трихограммы* (род *Trichogramma*).

ПАРАЗИТОЦЕНОЗ. От греч. parasitos – *нахлебник* и koinos – *общий*. Совокупность паразитов в данном организме.

ПАРАЛЛЕЛИЗМ. Независимое развитие сходных признаков у разных видов организмов в процессе эволюции.

ПАРАНЕКРОЗ. От греч. para – *около* и nekros – *мёртвый*. Совокупность обратимых патологических изменений в клетках, вызываемых сильными внешними раздражителями.

ПАРОЙКИЯ. От греч. paroikia – *пребывание на чужбине*. Разновидность симбиоза между видом, не обладающим средствами защиты, и видом, имеющим средства защиты и получающим от таких взаимоотношений иную выгоду, например, остатки пищи, как это происходит при *паройкии* актиний и креветок, находящих защиту между ядовитыми щупальцами.

ПАРТЕНОГЕНЕЗ. От греч. parthenos – *девственница* и genesis – *рождение*. Форма размножения без оплодотворения. Характерна, например, для тутового шелкопряда.

ПАРТЕНОКАРПИЯ. От греч. parthenos – *девственница* и karpos – *плод*. Образование бессемянных плодов.

ПАРТИКУЛЯРНЫЙ. От лат. particularis – *частичный*. Отдельный, обособленный.

ПЕЛАГИЧЕСКИЙ. От греч. pelagios – *живущий в море* (лат. pelagius – *морской*). Обитающий в толще воды. Например, к пелагическим морским рыбам относятся анчоусы (*Engraulis*), тунцы (*Thunnus*), скумбрия (*Scomber scombrus*).

ПЕЛАГИЧЕСКИЕ ОРГАНИЗМЫ. От греч. pelagios – *живущий в море* (pelagos – *море*). Организмы (животные и водоросли), живущие в толще воды в открытом море.

ПЕЛЛЕТА. От англ. pellet < лат. pila – *шар*. Пилюля, шарик. 1. Округлая гранула, содержащая лекарственный препарат; такие пеллеты, содержащие, например, гормональные препараты, имплантируют под кожу с определёнными клиническими целями для пролонгирования действия. 2. Фекальные пеллеты зоопланктона, окружённые перитрофной мембраной, оседают на дно водоёма в сто раз быстрее, чем клетки фитопланктона. Это так называемая пеллетная траспортация органики на дно водоема.

ПЕЛЛИКУЛА. От лат. pellicula – *кожица, шкурка* < pellis – *шкура, кожа*. 1. Жёсткий поверхностный подмембранный (кортикальный) слой цитоплазмы у простейших (передвигающихся с помощью жгутиков или ресничек), определяющий форму клеток. При наличии пелликулы поверхность клетки состоит из трёх мембранных слоёв: собственно плазматической мембраны и двух мембран пелликулярных альвеол. У инфузорий пелликула образована двумя мембранами, между которыми находится пустое пространство. Пелликула имеет сложный рельеф в виде шестигранных ячеек, что придаёт клетке инфузории высокую механическую прочность и жёсткость. Иногда в процессе отделения партнёров друг от друга после конъюгации (полового процесса) одна особь отрывает и уносит с собой часть другой, например, производные *пелликулы* – ротовые структуры своего партнёра. Так может появиться двуротая особь, которая при бесполом размножении будет давать таких же двуротых особей, и эта особенность совсем не зависит от ядерного генома. Отсюда ясно, что при совершенно одинаковом генотипе могут существовать альтернативные формы организации пелликулы. По-видимому, пелликула действует как самовоспроизводящаяся матрица, служащая основой для самосборки составляющих её макромолекул в подобную же структуру. У кокцидий пелликула состоит из трёх мембран, формирующих вместе с подлежащими цитоплазматическими микротрубочками прочный цитоскелет. 2. Тонкий поверхностный слой кутикулы рыльца

пестика, состоящий из специальных белков, который, взаимодействуя с белками экзины пыльцы, обеспечивает прорастание её пыльцевой трубки или, напротив, препятствует этому процессу в случае попадания чужеродных пыльцевых зёрен. 3. Наружная плёнчатая кожура семени у растений. 4. В анатомии пелликула – крайняя плоть.

ПЕРСИСТИРУЮЩИЕ ФОРМЫ. От лат. persistens – *упорствующий*. Организмы, устойчивые к изменениям, существующие в течение длительного времени без появления каких-либо эволюционных новшеств. Примером *персистирующих форм* могут служить раки-богомолы, представляющие собой своеобразные живые ископаемые, существующие уже более 400 млн лет. Рыбаки их зовут «пальцерубами», поскольку их клешни срабатывают со скоростью пули. Глаза содержат 12 типов цветовых рецепторов (для сравнения, у человека только три типа рецепторов).

ПИКАЙЯ. Название предполагаемого предка хордовых – первого существа на планете с зачатком осевого внутреннего скелета, жившего более 500 млн лет назад. Обладал своеобразным внутренним скелетом – зачаточной формой позвоночника – хордой (внутренним стержнем), длинной до 5 см, из которой в процессе эволюции развился скелет позвоночных. У пикайи появилась первая нервная цепочка, преобразовавшая механизмы, управляющие строительством тела. Считается, что примерно 600 млн лет назад почти одновременно возникли все типы животных.

ПИЛОИДНЫЙ. От лат. pilus – *волос* и греч. eidos – *сходство*. Напоминающий волос, волосовидный по форме.

ПЛАЗМОДИИ. От греч. plasma – *нечто вылепленное* и eidos – *сходство*, *вид*. 1. Морфологически крупные цитоплазматические образования, содержащие множество ядер, образованные в результате многократного их деления без последующего разделения цитоплазмы, или образованные путём слияния нескольких клеток (процесс *плазмогамии*). Настоящее многоядерное вегетативное тело, которое возникает в результате слияния множества отдельных клеток, имеют слизистые грибы *миксомицеты* (слизевики). Такие тела могут медленно перемещаться по субстрату, переползая или буквально перетекая с места на место. 2. Систематическая группа простейших, в которую входит возбудитель малярии (*Plasmodium*) (см. **Малярия**). 3. Многоядерные массы протоплазмы, образующиеся в результате слияния отдельных безоболочечных клеток. Настоящее многоядерное вегетативное тело, которое возникает в результате слияния множества отдельных клеток, имеют слизистые грибы *миксомицеты* (слизевики). Такие тела могут медленно перемещаться по субстрату, переползая или, буквально перетекая с места на место.

ПЛАКОРНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ. От греч. plax (plakos) – *равнина* (лат. placoris – *привлекательность*, *прелесть* < placo – *успокаивать*). Растительность, покрывающая основные элементы рельефа, т.е. относительно ровные водораздельные пространства.

ПЛАНКТОН. От греч. plankton – *блуждающий*. Совокупность мелких организмов, обитающих в толще воды. Выделяют *фитопланктон* и *зоопланктон*. Различные виды фитопланктона являются основными фотосинтетиками, лежащими в начале пищевой (трофической) цепи в водоёмах (см. **Зоопланктон**, **Фитопланктон** и **Стагнопланктон**). Многие планктонные организмы обладают особенностями, позволяющими им удерживаться во взвешенном состоянии. К ним, например, относятся воздушные вакуоли в цитоплазме радиолярий, жировые пузырьки в протоплазме диатомовых, поплавки пиросом, плавательные колокола сифонофор, высокое содержание воды в тканях (около 95 %) у медуз. «Парению» способствуют и морфологические приспособления, увеличивающие несущую поверхность, такие как зонтики у медуз, боковые выросты у ноги крылоногих моллюсков (*Pteropoda*), уплощённая форма клеток некоторых диатомовых, листовидная форма параподиев у полихеты (*Tomopteris*) и т.д.

ПЛАНКТОННЫЙ ПАРАДОКС. Название биологического явления, при котором широкое видовое разнообразие организмов не соответствует узкому разнообразию жизненных ресурсов.

ПЛАНТАЦИЯ. От лат. plantatio – *посадки* (насаждения) < planto – *сажаю* (planta – *саженец*). Большой участок земли, используемый под отдельные сельскохозяйственные культуры.

ПЛЕЙОМОРФИЗМ (плеоморфизм). От греч. pleios – *более многочисленный*, morphe – *форма*. Интересное только с исторической точки зрения устаревшее учение, объясняющее разнообразие типов бактерий, согласно которому бактерии обладают огромной биологической пластичностью и могут принимать любую из множества морфологических форм, а также приобретать любую физиологическую функцию. После того как микробиологи научились получать *чистые культуры* из отдельных бактерий, представления о высокой пластичности бактерий исчезли и *плеоморфизм* уступил место *мономорфизму*, постулировавшему неизменность каждого типа бактерий. Однако практические бактериологи постоянно сталкивались с внезапными изменениями свойств у бактерий, что породило представления о феномене *диссоциации**. Для примирения представлений о *диссоциации* с *мономорфизмом* в конце 20-х гг. XX в. была выдвинута теория о *циклогенной*, или *онтогенной*, форме развития в жизненном цикле бактерий. И только голландский ботаник и микробиолог Мартин Виллем Бейеринк (M.W. Beyerinck, 1856–1931) первым понял, что изменчивость бактерий может быть вызвана генными мутациями.

*Термин был предложен в 1921 г. П. де Крайфом для обозначения явления взаимопревращения пневмококков, образующих гладкие и шероховатые колонии (см. **Трансформация** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**).

ПЛЕЙОМОРФОЗ (плеоморфоз). От греч. pleios – *более многочисленный*, morphe – *форма* и и -osis – *состояние*. 1. Тип полиморфизма у ржавчинных грибов, при котором плодовые тела и споры, развивающиеся на разных хозяевах, различаются по внешнему виду и физиологическим особенностям. 2. Термин используется также для обозначения наличия в жизненном цикле одного вида гриба различных типов бесполого спороношения. Такие сложные жизненные циклы, включающие несколько типов спороношений со сменой хозяев, имеют некоторые ржавчинные грибы. Плейоморфоз известен также у аскомицетов, у базидиальных и у некоторых несовершенных грибов. 3. Многообразие личиночных форм у одного вида организмов, например, у *дигенетических сосальщиков*.

ПЛЕЙСТОН. От греч. plein – *плавание*, *плавать на корабле*. Совокупность водных организмов, обитающих на поверхности воды или полупогружённых (организмы поверхностных вод).

ПЛЕЙСТОЦЕН. От греч. pleistos – *наибольший* и kainos – *новый*. Средняя из трёх эпох, на которые подразделяют четвертичный период, или второй отдел четвертичного периода, нижнее подразделение *антропогена*; характеризуется появлением большого количества новых биологических форм, откуда и возникло название.

ПЛИОЦЕН. От греч. pleion – *больший* и kainos – *новый*. Самый поздний (молодой) по возрасту отдел третичного периода геологической истории Земли (*неогена*); следует за *миоценом* и предшествует четвертичному периоду.

ПОЙКИЛОТЕРМНОСТЬ. От греч. poikilos – *различный*, *изменчивый* и terme – *тепло*, *жар* (о температуре тела животных, зависящей в основном от температуры среды.). Холоднокровность, неспособность к поддержанию постоянной температуры тела.

ПОЙКИЛОТЕРМНЫЕ ЖИВОТНЫЕ. От греч. poikilos – *различный*, *изменчивый* и terme – *тепло*, *жар*. Холоднокровные животные, например, амфибии и рептилии, которые не способны к самостоятельной терморегуляции (при похолодании их активность снижается вплоть до возможного минимума, а при жаре они прячутся в более прохладные места). Среди пойкилотермных животных существуют три различные категории: 1) *циклотермные* организмы – те, у которых температура тела совпадает с температурой окружающей среды; 2) *хемойотермные* животные, способные повышать температуру тела за счёт высокой мышечной активности*; 3) *гелиотермные* животные** поднимают температуру тела, греясь на Солнце.

*Некоторые виды бабочек, например семейства бражников, прежде чем взлететь, некоторое время вибрируют крыльями.

**К ним относятся многие насекомые (златки, прямокрылые, стрекозы) и рептилии (ящерицы, змеи).

ПОЛ (Sex). От тат. sexus – *пол*. Термин «пол» имеет отношение к анатомическим и физиологическим телесным различиям между мужскими и женскими особями, которые могут быть выражены в половом *диморфизме*. У большинства организмов пол определяется генетически. При этом в геноме одного из полов (*гетерогаметный* пол) существует хотя бы одна пара негомологичных половых хромосом. Отсюда основное различие между полами заключается в способности производить различные половые клетки – гаметы, содержащие, кроме аутосом, разные половые хромосомы. У большинства организмов женский пол характеризуется наличием двух X-хромосом, а особи мужского пола содержат две разные хромосомы (X и Y) либо только одну X-хромосому (явление *гетерогаметности*). Например, у самцов клопа *протенора* кариотип представлен 21 хромосомой, и сперматозоиды содержат либо 11, либо 10 хромосом (см. **«Протенор»** и **«Лигэус»**). Однако это условие выполняется не всегда. Так, у птиц, бабочек, некоторых насекомых (ручейников) и растений особи мужского пола несут в соматических клетках две одинаковые половые хромосомы (ZZ), а женский пол, напротив, содержит разные половые хромосомы (женская *гетерогаметность* типа ZW и ZO) (см. **Половая детерминация**).

У человека и животных сперматозоиды вырабатываются в мужских половых железах – семенниках (тестикулах), а яйцеклетки – в женских половых железах – яичниках. В течение долгого времени предполагалось, что формирование мужского пола идёт по «активному» пути, т.е. была принята концепция активной детерминации мужского пола. В противоположность этому развитие женского пола идёт по пассивному пути (отсутствие мужской детерминации автоматически предполагает развитие женского пола). Эти представления подтверждались опытами на кроликах, проведёнными ещё в 1940-х гг. французским физиологом Альфредом Жостом, который показал, что кастрированные мужские эмбрионы кролика превращаются в самок. Пятьдесят лет позднее в Y-хромосоме был открыт ген SRY, названный «главным переключателем пола», в котором всего одна нуклеотидная замена приводит к тому, что мужская линия развития сменяется на женскую линию. Встраивание гена SRY в геном плода мыши с генотипом XX приводило к развитию мужской особи. Опыты *in vitro* показали, что ген SRY может подавлять транскрипцию по механизму интерференции. Обнаружены 50 генов, разбро-

санных по всему геному (по разным хромосомам), которые, скорее всего, могут участвовать в детерминации пола.

У человека между полами существуют как биологические, так и небиологические различия, и последние, в большей степени, охватываются термином *гендер* (см. **Диморфизм половой** и **Гендерный**). Интересно отметить, что у животных половые различия могут зависеть от условий внешней среды (см. **«Экологический пол»**). Например, африканские улитки представлены гермафродитными формами в чистой воде, а в загрязнённой – переходят на половой процесс размножения. Рыбки гуппи могут менять свой пол. Не связанное с хромосомами определение пола встречается лишь у 7 организмов, у которых существует жизненная зависимость одного пола от другого, например, у морских червей, у которых самец паразитирует на самке. У всех организмов, дифференцированных на два пола, в зиготе остаются митохондрии, привносимые только женской гаметой (яйцеклеткой). У многополых организмов обнаружена более сложная зависимость. Например, у слизистого гриба *Physarum polycephalum*, имеющего 13 полов, 13-й «суперженский» пол передаёт митохондрии потомкам независимо от того, с кем спаривается. Пол 12-й передаёт митохондрии всем, кроме тринадцатого, и так далее. А вот пол 1-й ни с кем при слиянии не делится своими митохондриями и потому считается «супермужским» полом. Биологический смысл возникновения и распространения раздельнополости и полового размножения объясняют более 40 различных гипотез. Наиболее перспективными считаются гипотеза «червонной королевы»** и эволюционная теория пола (ЭТП) В.А. Геодакяна, основанная на дихронной гипотезе (см. **Дихронизм**). Половой процесс, тасуя гены, как колоду карт, в каждом новом поколении позволяет поддерживать необходимое для выживания вида генетическое разнообразие.

*Давно известна разница в мышлении между полами, хотя структурная основа этого явления остаётся загадкой. В 2008 г. было установлено, что количество синапсов в гиппокампе у мужчин в среднем на 33 % больше, чем у женщин. Остаётся неразрешимой и серьёзная проблема в понимании зависимости поведения мужчин и женщин от биологических различий (другими словами, проблема соотношения *пола* и *гендера*). Очень часто различия носят только количественный характер.

**См. «Алиса в Зазеркалье» Льюиса Кэрролла. Вспомните, как Алисе приходилось бежать, чтобы оставаться на месте.

ПОЛИМОРФИЗМ ФАЗОВЫЙ. Способность вида образовывать особей, различающихся по морфологическим особенностям и физиологии и появляющихся в разное время года (в разные сезоны) или в разных экологических условиях. Этот тип полиморфизма связан с плотностью популяции. У перелётной (азиатской) и пустынной саранчи выделяют *стадную* и *одиночную фазы*. Это так называемая *фазовая изменчивость*, при которой особи различных фаз отличаются пропорциями частей тела и уровнем метаболизма, что проявляется также различиями в поведении* и половой активности, кроме того, у особей стадной фазы образуется тёмный пигмент.

*Особи стадной фазы образуют гигантские мигрирующие скопления, уничтожающие всю растительность на своём пути. Напротив, особи одиночной фазы скоплений не образуют. Кроме того, для саранчовых характерно ускорение процессов оогенеза у самок в присутствии зрелых самцов (см. **Прилежащие тела головного мозга** в разделе **«Зоология»**).

ПОЛИМОРФНОСТЬ. От греч. poly – *много* и morphe – *форма*. Многообразие.

ПОЛИПЫ. От греч. polypus, где poly – *много* и pus – *нога*. 1. В зоологии беспозвоночных полипы – общее название сидячих форм кишечнополостных животных (гидроидные полипы). 2. В медицине – патологические новообразования в виде грибовидных, пластинчатых или ворсинчатых разрастаний на поверхности слизистых оболочек, выступающие в просвет по́лого органа (толстого кишечника, желудка, пищевода, полости носа, гортани, матки, мочевого пузыря и др.)*.

*На самом деле в любой части тела возможно образование полипов, но чаще всего они обнаруживаются в ампуле и нижнем отделе толстого кишечника. Из клинической практики хорошо известно, что полипы – это предшественники неопластических образований в ободочной и прямой кишке. Характерными признаками перерождения полипов являются их кровоточивость и изъязвления. Полипы с определённой гистологической структурой называются также *аденомами* (см. **Аденома** в разделе **«Клеточная биология»**, а также **Полипоз** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**).

ПОЛИФАГИ. От греч. pole – *много* и phagein – *пожирать*. Организмы, использующие много видов пищи, а также хищники, нападающие на большое число видов, т.е. всеядные. Гусеницы некоторых насекомых способны питаться сотнями видов растений, например, гусеница стеблевого мотылька *Pyrausta nubilabis* в Северной Америке поражает более 200 видов растений, а муха-тахина *Compsilura concinnata* паразитирует на сотнях видов насекомых. В то же время полифагия не исключает пищевых предпочтений. К полифагам относятся саранча, таракан, крыса, медведь, свинья, ворона и человек. Синоним – *эврифаги*.

ПОЛИФИЛИЯ. ПОЛИФИЛЕТИЧЕСКИЙ. От греч. poly – *много* и phyle – *род.* Предполагаемое происхождение какой-то биологической группы от нескольких предковых групп. Например, *полифилетическая* гипотеза происхождения жизни.

Противоположный по значению термин – *монофилия* (см. соответствующую статью).

ПОЛЛЮТАНТ. От лат. pollutum – *пачкать*, *марать* (pollutio – *осквернение*). Вещество, нарушающее чистоту продукта, среды обитания, загрязнитель, оказывающий нежелательное действие. В общем смысле *поллютант* – нежелательная примесь.

ПОЛЛЮТОГЕНЫ. От лат. pollutum – *марать*, *пачкать* и греч. genan – *порождать*. Буквально: *возбудители-загрязнители*. Так называют «сухопутные» бактерии, грибки и паразитические простейшие, попадающие в моря и океаны, подобно бытовым и промышленным химическим загрязнителям. В результате происходит заражение многих морских обитателей не свойственными им патогенами. Так, одноклеточные амёбы *Toxoplsma gondii* – паразитические простейшие, конечная стадия развития которых происходит в организме кошачьих (большей частью домашних кошек), распространяются с их экскрементами* и уже поразили многих морских млекопитающих (см. **Токсоплазмоз** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»** и **Токсоплазма** в разделе **«Зоология»**).

*Одна заражённая кошка с экскрементами выделяет в сутки до 10 млн ооцист, которые в почве сохраняют вирулентность десятки лет.

ПОЛОВАЯ ДЕТЕРМИНАЦИЯ. Обычно у самок две гомологичные половые хромосомы (XX), а у самцов две различные (XY). У гигантских варанов острова Комодо всё наоборот. Самцы имеют две идентичные половые хромосомы (ZZ – самец), а у самок половые хромосомы различаются (WZ – самка). Подобная система половых хромосом встречается у птиц, ящериц, лягушек (например, шпорцевых лягушек *Xenopus laevis*) и некоторых насекомых. Эмбрионы рептилий (в частности, крокодилов и черепах) вообще не имеют половых хромосом, пол у них определяется температурой внешней среды при инкубации яиц. Необычно определение пола у утконоса, у которого пол детерминируется 10 хромосомами, чего нет ни у одного млекопитающего. Комодские вараны способны к непорочному зачатию*, в результате которого появляются только самцы. В этом случае из яиц с генотипом Z и W путём удваивания половых хромосом в яйце возникают эмбрионы ZZ и WW, из которых жизнеспособными оказываются только мужские (ZZ). Известно, что овогенез сопровождается образованием *полоцита* (см. **Полоциты** в разделе **«Эмбриология и гистология»**), который обычно засыхает (отмирает). У комодских драконов полоцит выступает в роли сперматозоида. Этот механизм позволяет варанам выживать и образовывать новые колонии в случае попадания одинокой самки на незаселённый остров.

*Бесполое воспроизводство почти всегда является следствием нехватки ресурсов и партнёров (см. **Партеногенез**).

Интересно отметить, что у позвоночных животных зачастую при рождении самцов бывает больше, чем самок. Эта закономерность отмечается и у людей.

ПОЛОВОЙ ОТБОР. Способ, обеспечивающий конкуренцию особей за доступ к половым партнёрам и позволяющий размножаться особям, обладающим не столько адаптивными, а скорее декоративными признаками, привлекающими самок. *Половой отбор* выступает залогом возникновения максимального разнообразия внутри популяции. Хрестоматийные примеры – пышный и яркий павлиний хвост или выдающиеся вокальные данные соловья обеспечивают их обладателям репродуктивный успех. Критерии отбора могут быть самыми разнообразными даже у одного вида в различных популяциях, что справедливо и для человека, меняясь с течением времени.

ПОЛОВОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ. Основной способ воспроизводства для подавляющего большинства видов живых существ. В настоящее время существует более 40 различных теорий и гипотез, объясняющих огромную популярность этого способа размножения, но и у бесполого, и полового процессов есть свои недостатки и свои достоинства. Считается, что половой процесс обеспечивает большую вариабельность генетического материала, позволяя тасовать его, как колоду карт, в процессе гаметогенеза и одновременно объединять в зиготе различающиеся по аллелям гаплоидные геномы. Это, в свою очередь, даёт некий выигрыш в постоянной борьбе с паразитами, хотя обладание полом вряд ли может быть всегда лучшим приспособительным решением, гарантирующим эволюционный успех вида.

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ГЕНЕТИКА. От лат. populatio – *население*. Раздел генетики, изучающий генетическую структуру популяций и генетические эволюционные факторы, определяющие эту структуру.

ПОПУЛЯЦИЯ. От лат. populatio – *население* (populus – *народ*). Совокупность особей относительно изолированной группы организмов одного биологического вида, живущих на территории, границы которой обычно совпадают с границами биоценоза (ареала обитания), включающего данный вид. Популяция – наименьшее изменяющееся во времени подразделение вида. Обычно скрещивание между представителями разных популяций (приводящее к появлению гибридов) осуществляется значительно реже, чем внутри одной популяции*. В естественных условиях встречаются разные типы популяций («замкнутые», изогенные, менделеевские**, сбалансированные). Популяции одного вида различаются частотой встречаемости тех или иных аллелей. Соответственно одни и те

же признаки в разных популяциях проявляются по-разному.

*Более короткие определения популяции: 1. Группа свободно скрещивающихся или способных к скрещиванию организмов, населяющих определённый ареал. 2. Совокупность особей, обладающих одинаковым способом репродукции и подверженных одинаковому действию отбора (особей с характерным фенотипом и генотипом, обусловленными отбором).

**Определение, данное С.С. Четвериковым (1926).

ПОРЫ. От греч. poros* – *проход, отверстие*. 1. Выходы потовых желёз на поверхности кожи. 2. Поры ядерной оболочки (поровые ядерные комплексы – октагоны). 3. Фильтрационные поры между малыми ножками подоцитов – компоненты фильтрационного барьера почечного тельца (капсулы Шумлянского – Боумена в нефроне) (см. **Подоциты** и **Пориновый комплекс** в разделе **«Клеточная биология»**).

*Вспомните пролив Босфор, соединяющий Чёрное и Мраморное моря, название которого образовано от греч. Bosporos – «коровий брод».

ПОТАМОПЛАНКТОН. От англ. potamic – *речной* и «планктон». Планктон текучих вод (см. **Реопланктон**).

ПРАВИЛО БЕРГМАНА*. Согласно правилу представители северных областей крупнее своих южных сородичей (другими словами, абсолютные размеры тела возрастают в высоких широтах). Массивность тела, уменьшая отношение площади поверхности тела к объёму, помогает экономить тепло и энергию. Следует отметить, что правило Бергмана не имеет сколько-нибудь строгое подтверждение, поскольку список исключений достаточно велик**, и тем не менее считается справедливым.

*Немецкий клиницист Густав Бергман (Bergmann, 1878–1955), разработал учение о функциональной патологии.

**Например, краснозобая казарка, гнездящаяся далеко на севере – самая маленькая из гусей.

ПРАВИЛО КОПА. Эмпирическое обобщение, согласно которому эволюция обычно идёт в сторону увеличения размеров тела.

ПРАЙД. От англ. pride – *гордость*, *спесь*. Сообщество равных самок и их детёнышей. В львином прайде статус самца (льва) временный и ниже статуса самок.

ПРЕБИОТИКИ. От лат. prae – *впереди*, *перед* и bio – *жизнь*. Факторы, ускоряющие рост нормальной микрофлоры (безвредных бактерий-симбионтов) и не метаболизирующиеся в верхних отделах кишечника организма-хозяина*. К пребиотикам относятся такие полисахариды, как инулин, различные растительные волокна (клетчатка, отруби, вещества, содержащиеся в цикории). Образно пребиотики можно назвать «пищей для бактерий». На фоне правильного питания (при наличии в пище пребиотиков) формируется правильная микрофлора (пробиота), что препятствует развитию дисбактериозов (см. **Пробиотики**).

*Существует выражение – «*хороших бактерий кормим пребиотиками, плохих – мясом*».

ПРЕВЕНТИВНЫЙ. От лат. praeventus – *предохранительный*, *предупреждающий*. Например, превентивные прививки, превентивная борьба с инфекциями.

ПРЕФЕРЕНДУМ. От лат. preferendum – *то, чему отдаётся предпочтение*. Экологический термин, обозначающий предпочитаемые условия для обитания вида. Например, преферендум обитания моллюсков, имеющих раковину, – почвы с pH, равным 7–8.

ПРЕФЕРЕНТНЫЕ ВИДЫ. От лат. praeferentio – *предпочтение*. Виды, предпочитающие один из биоценозов, хотя и встречающиеся в нескольких смежных биоценозах (иначе, *тихоценные виды*).

ПРЕФОРМИЗМ. От лат. praeformo – *предобразую*, где prae – *перед* и forma – *наружный вид*, *облик*, *очертание*. Наивная механистическая (эволюционная) теория, согласно которой в половых клетках предсуществуют материальные структуры и признаки будущего организма. Согласно взглядам преформистов*, зародыш микроскопических размеров, соответствующий по строению взрослому организму, уже находится (вложен) в сформированном состоянии в яйце (овизм) или в сперматозоиде (анималькулизм), а в процессе развития происходит лишь увеличение его размеров и уплотнение тканей (развёртывание предопределённых структур) (см. также **Гомункулус** и **Эпигенез**). Синоним – *преформация*.

*Первые высказывания о природе наследственности принадлежат Гиппократу (V в. до н.э.), который предполагал, что в семени содержатся мельчайшие частички, представляющие все части тела (готовые образцы частей тела) родителя. Преформистских взглядов придерживались микроскописты XVII века Марчелло Мальпиги (1628–1694), Антони ван Левенгук (1632–1723), Ян Сваммердам (1637–1680).

ПРИМАТЫ. От лат. primates – *первенствующие* < primus – *первый*. Отряд высших млекопитающих надотряда плацентарных. К ним относятся 2 подотряда – полуобезьяны (лемуры) и человекообразные обезьяны, включающие более 200 видов от игрунков до горилл, а также человека.

«ПРИНЦИП ЗАУРЯДНОСТИ». Принцип гласит: из того, что мы обитаем на планете Земля, вовсе не следует, что она является чем-то необычайным.

ПРОБИОЗ. От лат. probiosis, где pro – *перед* и biosis – *жизнь*. Сообщество двух организмов, способствующее жизнедеятельности обоих. Синоним – *симбиоз*.

ПРОБИОТИКИ. От греч. pro – *перед*, *впереди* (а также *против* и *вместо*) и нем. Biot < греч. bios – *жизнь*. Лекарственные препараты или биологические добавки, содержащие симбиотические полезные живые микроорганизмы (см. **Пребиотики**). К пробиотикам относятся бактерии-симбионты кишечника, например, такие как бифидобактерии и лактобактерии.

ПРОБОНИТИРОВКА. От лат. pro – *перед* и bonitas – *доброкачественность*. Обследование сельскохозяйственных животных, оценка их племенных и продуктивных качеств. Синоним – *бонитировка*.

ПРОГЕНОТ. От греч. pro – *перед* и лат. genos – *род*. Термин обозначает гипотетического предка современных типов клеток. Другими словами, *прогенот* – последний общий предок трёх основных типов ныне живущих организмов (трёх основных доменов, или крупнейших эволюционных линий – *Bacteria*, *Archea* и *Eukaria**, разделение которых произошло в течение примерно 1,5 млрд лет). Предполагается, что этот предок ещё не мог быть клеткой, в которой уже были хорошо «отлажены» все механизмы регуляции процессов реализации генетической информации (репликации, транскрипции и трансляции). Скорее всего, прогеноту были свойственны постоянные ошибки в копировании ДНК и транскрипции РНК, что обеспечивало большое эволюционное разнообразие в генах и механизмах их экспрессии (см. также **Лука**).

*В настоящее время термин *Eukaria* используется вместо термина *Eukariota*, а термины *Archea* и *Bacteria* вместо *Archaebacteria* и *Eubacteria*.

ПРОДУЦЕНТЫ. От лат. produco – *производить*, *создавать*. Организмы-производители органических молекул. Большей частью – это растения, обладающие хлорофиллом, способные накапливать потенциальную энергию в форме химических соединений (углеводов, жиров и белков).

ПРОЗОПЛАЗИЯ. От греч. proso – *вперёд* и plasis – *превращать*, *создавать*. В общем смысле – прогрессивное преобразование. Синоним – *метаплазия прозопластическая*.

ПРОЕКТ CC (Collaborative Cross). Североамериканский научный проект, направленный на создание генетического разнообразия лабораторных мышей* путём скрещивания особей разных линий-основателей для имитации разнообразия человеческих популяций. Цель проекта – моделирование различных физиологических и патологических состояний человека, имеющих сложную генетическую природу (для изучения патогенеза многофакторных заболеваний, обусловленных взаимодействием нескольких или многих генов). Ожидается получение от 300 до 500 линий.

*У лабораторных мышей, в отличие от высокой вариабельности человеческих популяций, число аллелей одного гена обычно сильно ограничено.

ПРОКАПСИД. От лат. pro-capsid (prokapsid). Белковая оболочка вируса, лишённая генома. Синоним – *капсид*.

ПРОКАРИОТЫ (Prokaryota). От греч. pro – *перед* и karyon – *ядро*. Буквально: организмы, возникшие прежде эукариот. Повсеместно распространённые и самые древние*, минимально сложные, преимущественно одноклеточные организмы** (бактерии и археи, составляющие одно царство *Monera*), не имеющие типичного клеточного ядра, откуда и произошло их название***. В отличие от эукариотических клеток, для прокариотических клеток характерен единый клеточный компартмент. Это означает, что клетки не разделены на отдельные изолированные зоны (отсеки), хотя внутренние области могут отличаться друг от друга, например, выделяется зона *нуклеоида* (см. **Нуклеоид**). Кроме того, плазматическая мембрана прокариот окружена защитной клеточной стенкой. Размеры прокариот варьируют от 0,5 до 20 мкм****, а клетки могут иметь форму шариков (кокки), палочек (прямых, изогнутых, спиральных), пластинок и нитей, быть неправильной формы, могут также иметь выросты (почки, *простеки*) или даже иметь квадратную форму. Первоначально группу безъядерных организмов называли *акариобионта (Akaryobionta)*, противопоставляя их организмам, имеющим дифференцированные клеточные ядра (*Karyobionta*). Прокариоты характеризуются огромным генетическим разнообразием, обеспечивающим им широчайший спектр физиологических и биохимических активностей, позволяющих обитать даже в самых экстремальных условиях среды, от вулканических фумарол***** и гейзеров до глубоководных «чёрных курильщиков» (см. также **Хемотрофы**). Прокариотам принадлежит ключевая роль в поддержании жизни на Земле и обеспечении круговорота биогенных элементов. Систематика прокариот до настоящего времени ещё не разработана и большинство прокариотических микроорганизмов, обитающих в природе, не описано и не выделено в виде культур. Сейчас уже ясно, что существование многоклеточных эукариотов невозможно без симбиотических прокариотов.

*Считается, что прокариоты возникли около 3,5 млрд лет назад (см. также **Лука**).

Прокариоты встречаются не только как одноклеточные организмы, но и в виде различных по сложности ассоциаций (см. **Гомологичные ассоциации).

***Прокариоты изначально определяли на основе критерия отсутствия свойств, имеющихся у эукариот.

****Есть и исключения. Так, бактерия *Epulopisceum fishelsoni*, обитающая как кишечный симбионт в пищеварительном тракте у рыбы-хирурга *Acanthurus nigrifuscus* из Красного моря, по своим размерам в миллион раз крупнее.

*****От итал. fumarolla < fumo – дым. Места газообразных (дымовых) выделений на дне и склонах кратеров вулканов и лавовых потоков. Особый тип фумарол – сольфатары, выделяющие особо токсичные сернистые газы (от названия вулкана Сольфатар, расположенного недалеко от Неаполя, где итал. solfo – *сера*).

«ПРОТЕНОР». От лат. названия клопа *Protenor*. Тип определения пола, свойственный многим насекомым и некоторым червям. Для этого типа характерно нечётное число хромосом в клетках мужских особей (у *Protenor* их 21). При мейозе двадцать соматических хромосом распределяются равномерно между дочерними клетками (по 10 на клетку), а непарная двадцать первая половая хромосома остаётся только в одном из сперматогониев. Отсюда гаметы оказываются неодинаковыми по содержанию хромосом (явление *гетерогамии*). Эту непарную хромосому в своё время обозначили символом X (икс) и назвали *X-хромосомой*, или *женской половой хромосомой* (см. **X-хромосома** в разделе **«Клеточная биология»**).

ПРОТЕРАНДРИЯ. От греч. proteros – *более ранний* и andros – *мужская особь*. Индивидуальное развитие, при котором молодая особь сначала проходит функциональную фазу самца, а затем – самки.

ПРОТЕРОГЕНЕЗ. От греч. proteros – *более ранний* и genesis – *рождение*. Форма развития организма, при которой на ранних стадиях индивидуального развития форм предковой группы появляются признаки новой систематической группы.

ПРОТЕРОЗОЙ. От греч. proteros – *более ранний* и zoe – *жизнь*. Геологическая эра, следующая за *археем* и предшествующая *палеозою*.

ПРОТИСТЫ (Protista). От греч. protistos – *самый первый*. Одноклеточные организмы. Царство живых организмов, включающее простейших (*Protozoa* – пре-животные) и одноклеточные растения (*Protophyta* – пре-растения, включая некоторые водоросли), а также миксомицеты и одноклеточные грибы. Раздел науки, изучающий протисты, – *протистология*.

ПРОТОЗОИ (Protozoa). От греч. protos – *первый* и zoa (множественное число от zoon – *животное*). Общее название для всех одноклеточных гетеротрофных животных организмов (простейших) (см. также **Метазоа**). К протозоям относятся: 1) высокоорганизованные инфузории, клетки которых содержат два ядра – вегетативное и генеративное (ядерный диморфизм) а поверхность покрыта ресничками (ресничные инфузории, или цилиата); 2) жгутиковые (*Zooflagellata*), несущие от одного до нескольких или больше жгутиков, и по строению сходные с монадными протофитами; 3) корненожки (*Rhizopoda*), использующие для передвижения и захвата добычи псевдоподии; 4) споровики (*Sporozoa*) – относятся к паразитическим организмам.

ПРОТОТРОФЫ. От греч. protos – *первый* и trophe – *питание*. 1. Штаммы микроорганизмов (бактерий и грибов), синтезирующих все необходимые для жизни вещества, включая витамины и незаменимые аминокислоты. Прототрофы способны расти на минимальной питательной среде (среде без экзогенных питательных добавок) (см. также **Ауксотрофы**). 2. Организмы, питающиеся только неорганическими веществами. 3. Гетеротрофные организмы, способные синтезировать какие-то соединения *de novo*, например, пуриновые и пиримидиновые нуклеотиды.

ПРОТОФИТЫ. От греч. protos – *первый* и phyton – *растение*. Перворастения, древнейшие *эукариотические одноклеточные* растения. Этот термин отражает не название таксономической группы, а только ступень организации. Представители протофитов есть среди всех групп водорослей, исключая только бурые водоросли. У протофитов различают несколько жизненных форм: 1) монадную (подвижная, обеспеченная жгутиком форма); 2) капсульную (неподвижную, имеющую клеточную стенку и оболочку из слизи); 3) кокковую (неподвижную с клеточной стенкой); 4) ризоподиальную (подвижную, способную к амёбоидным движениям). Протофиты есть также среди грибов, которые в отличие от водорослей относятся к гетеротрофам.

ПРОХЛОРОФИТЫ. От греч. pro – *перед*, греч. chloros – *зеленовато-жёлтый* и phyton – *растение*. Небольшая группа прокариот, рассматриваемая некоторыми авторами как переходная. По составу фотоакцепторных пигментов они находятся ближе к водорослям, не содержат фикобилинпротеидов, а по остальным признакам – ближе к цианеям (цианобактериям).

ПРОХОРЕЗ. От греч. pro – *перед* и лат. choros – *место*. Процесс постепенного распространения группы организмов из места их возникновения.

ПРОЭМБРИО. От греч. pro – *перед* и греч. embrion – *зародыш*. 1. Буквально: предшественник эмбриона (проэмбрион). 2. В ботанике – двуклеточный предзародыш, возникающий при первом делении зиготы. 3. Предросток (термин используется в алгологии).

ПСАММОН. От греч. psammos – *песок* и on – *сущее*. Организмы (микроскопические), обитающие во влажном прибрежном песке рек и озёр.

ПСАММОФИЛЫ. От греч. psammos – *песок* и phileo – *люблю*. Организмы (животные и растения), населяющие пески.

ПСЕВДОГЕМАЛЬНАЯ СИСТЕМА. От греч. pseudos – *ложь* и haima – *кровь*. У иглокожих – система каналов, развивающихся из обособленных участков вторичной полости тела, окружающих кровеносные сосуды.

ПСЕВДОМИКСИС. От греч. pseudos – *ложь* и mixis – *смешение*. Тип полового процесса, при котором происходит слияние двух недифференцированных по признаку пола вегетативных клеток.

ПСИХРОТОЛЕРАНТНЫЕ МИКРООРГАНИЗМЫ. От греч. psychria – *холод* и лат. tolerantia – *терпение*. Микроорганизмы, обитающие в почвах и водоёмах пояса умеренных широт, обладающие высокой метаболической активностью при температурах ниже 20–30 °С.

ПСИХРОФИЛЫ. От греч. psychria – *холод* и phileo – *люблю*. Организмы, способные жить и размножаться при низких температурах. Некоторые микроорганизмы иногда способны размножаться даже при температуре ниже 0 °С, вплоть до точки замерзания внутриклеточной воды. Примером таких организмов является «снежная» зелёная водоросль *Chlamidomonas nivalis*, образующая розоватые налёты* на поверхности снега и льда. «Холодолюбивость» психрофильных микроорганизмов обусловлена тем, что их ферменты очень чувствительны к тепловой денатурации и теряют активность при незначительном повышении температуры.

*Розовый цвет обусловлен спорами, окрашенными в красный цвет.

ПУАНТИЛИЗМ. От фр. pointillisme < англ. point – *точка*. Рисунки окраски организмов в виде точек. Например, у многих обитателей рифов орнаментальная окраска выполнена в виде точек, хорошо видимых вблизи, но сливающихся издали (смешивающихся на расстоянии). Пуантилизм окраски рыб несёт определённую информацию для видов, обитающих рядом, и защищает от хищников, для которых такая окраска на расстоянии вписывается в окружающий фон. К защитной форме окраски относится и так называемый «дробный камуфляж».

ПУЛ. От англ. pool – *общий фонд*, *запас*. Буквально: «общий котел», объединённый резерв, совокупность чего-либо. Например, пул предшественников синтеза ДНК. В физиологии – «кровяное депо», в патофизиологии – скопление крови в любом участке тела вследствие местного расширения вен и капилляров и замедления в них циркуляции крови.

ПУПАРИЙ. От лат. pupa – *куколка*. 1. Оболочка куколки. Внутри пупария происходит метаморфоз. 2. У некоторых насекомых, например белокрылок, так называются нимфы последнего возраста, достигшие максимального состояния редукции*. В фазе *пупария* закладываются имагинальные диски, из которых развиваются органы взрослого насекомого, отсутствующие у нимф. Изменения организации, происходящие в фазе пупария, почти сравнимы с метаморфозом в фазе куколки при полном превращении (см. **Нимфа**). Пупарий образуется из клеток гиподермы под действием гормональных сигналов (ювенильного гормона), вырабатываемых у дрозофилы *кольцевой железой*, отвечающей за включение процесса метаморфоза**.

*Они неподвижны и их органы, связанные с активным образом жизни (глаза, антенны), почти полностью редуцированы (находятся в состоянии рудиментов).

**У дрозофилы известен мутантный ген *lethal giant larva*, препятствующий переходу личинок к метаморфозу (под его влиянием находятся клетки имагинальных дисков, а также клетки половых желёз).

РАБДОЛИТ. От греч. rhabdos – *палочка*, *полоска* и lithos – *камень*. Известковый щиток, состоящий из мелких (известковых) пластинок у *кокколитофорид* (порядок золотистых водорослей), форма которых специфична для разных видов.

РАЗВИТИЕ. В общем смысле развитие – это процесс постепенного совершенствования живых существ, направленный от простых организмов к более сложным, от низших форм организации жизни к высшим. Различают развитие *филогенетическое*, протекающее в процессе эволюции в течение геологических эпох, и развитие *онтогенетическое* (индивидуальное) – развитие организма, протекающее от момента его зарождения до смерти. За индивидуальное развитие организма, его морфогенез и так называемый анатомический паттерн отвечают не более 10 % всех генов, к тому же отличающихся обескураживающей консервативностью. В результате белки, участвующие в формировании тела, удивительно сходны, или даже идентичны, у самых разных видов животных. Несоответствие между анатомическими особенностями и белками, участвующими в морфогенезе, определяется особенностями *генетических переключателей* (см. **Генетические переключатели** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**).

РАЗДРАЖЕНИЕ. Любое воздействие, вызывающее функциональную или трофическую реакцию в рецепторе или в целом в возбудимой ткани.

РАСЫ. От фр. (англ.) race < итал. razza – *род*, *племя*, *порода*. 1. Условные подразделения внутри вида *Homo sapiens*, отличающиеся друг от друга по различным морфологическим признакам (цвету кожи, глаз и волос, чертам лица и форме черепа, пропорциям и размерам тела). К. Линней выделял четыре подвида – *Homo europaeus*, *Homo afer*, *Homo asiaticus* и *Homo americanus*. В настоящее время обычно выделяют три *большие* расы: *европеоидную*, *монголоидную* и *негроидную* (где греч. корень eidos – *сходство*). По различным признакам европеоиды занимают срединное положение. Термин *раса* несёт биологическую нагрузку, и расы различаются своими генофондами* (при этом очень часто различаются лишь частоты аллелей отдельных генов, а не их разнообразие). Если классификация включает языковые, исторические и культурные аспекты, то говорят об *этнических группах*. Геномные исследования показывают, что гены «первороднее» расовой принадлежности. Каждый из нас является генетическим носителем истории всего человеческого рода. Расы отлича-

ются друг от друга в основном эпигенетическими механизмами (см. также **Митохондрии** в разделе **«Клеточная биология»**).

2. Внутривидовые группировки, характеризующиеся групповой изменчивостью. Подразделяются: а) на расы географические, или подвиды. Позволяют виду осваивать большую область распространения; б) расы экологические, позволяющие виду осваивать более разнообразные местообитания в пределах ареала; в) расы сезонные. Отличаются приспособлением к освоению одного и того же биотопа в разные сезоны (например, расы гольцов *Salvelinus* в альпийских озёрах, нерестирующие весной или осенью).

3. Термин «раса» (gens**) также используется для обозначения группы самок у кукушек, паразитирующих на хозяевах одного и того же вида. Считается, что различия в поведении «рас» определяются Y-хромосомой. Отсюда самцы, не имеющие Y-хромосомы, не принадлежат ни к каким «расам».

*См. **Генофонд** и **«Дрейф генов»** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**.

**От лат. gens (gentis) – *род*, *потомок*, *клан потомков по мужской линии*. Отсюда ясно, что термин выбран не очень удачно.

РЕЗЕРВУАРНЫЕ ХОЗЯЕВА. От фр. reservoir < лат. reservo (reservare) – *сберегать*, *откладывать*, *сохранять*. Хозяева паразитов, в которых не происходит их дальнейшего развития. Как правило, в таких случаях вокруг личинок паразитов в тканях хозяев разных видов образуются капсулы, сходные по своему строению, что обусловлено действием паразитарных *ксеноблаптонов* (см. **Ксеноблаптоны** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**, а также **Тилации** в разделе **«Зоология»**).

РЕЗИДЕНТ. От англ. resident – *проживающий*, *присущий* < лат. residans (residentis) – *сидящий*, *пребывающий*, *остающийся на месте*. Вид организма – постоянный обитатель какой-либо местности.

РЕКУРРЕНТНЫЙ. От лат. recurrens (recurrentis) – *возвращающийся* < re-curro – *бежать назад*. Палеонтологический термин, использующийся для обозначения фауны, повторно появляющейся в данном районе обитания после перерыва во времени.

РЕЛИКТ (реликтовый). От лат. relictum – *остаток*, *пережиток* (остаточная форма). Ископаемый организм, или организм, сохранившийся с древних времён (см. стакже **Рефугиумы**).

РЕМОНТАНТНОСТЬ. От фр. remontant – *цветущий несколько раз в год*. Способность растений к многократному цветению и плодоношению в течение одного вегетативного периода. Например, получены ремонтантные сорта клубники, дающей два урожая за лето.

РЕОПЛАНКТОН. От греч. rheo – *теку* (rheos – *течение*, *поток*) и «планктон». Планктон текучих вод. Синоним – *потамопланктон**.

*От англ. potamic – *речной*.

РЕОТАКСИС. От греч. rheo – *теку* (rheos – *течение*, *поток*) и taxis – *расположение по порядку*. Движение, зависящее от потока жидкости. Положительный *реотаксис* характерен для сперматозоидов позвоночных, движущихся в половых путях самки навстречу току жидкости.

РЕОТРОПИЗМ. От греч. rheo – *теку* (rheos – *течение*, *поток*) и tropos – *поворот*, *направление*. Этологическое приспособление организмов, обитающих в текучих водах, когда животные (рыбы) держатся головой навстречу течению, а растения принимают определённое положение по отношению к течению воды.

РЕОФИЛЫ. От греч. rheo – *теку* (rheos – *течение*, *поток*) и phileo – *люблю*. Животные, обитающие в текучих водах (животные *лотической фации*) (см. **Лотическая фация**).

РЕОФИТЫ. От греч. rheo – *теку* (rheos – *течение*, *поток*) и phyton – *растение*. Растения проточных вод.

РЕПЕЛЛЕНТЫ. От лат. repello – *гнать назад*, *отражать*, *отклонять*. Вещества, отпугивающие насекомых, животных, птиц (потенциальных хищников). Относятся к защитным выделениям, характерным для некоторых организмов (например, для *неподвижных* куколок некоторых насекомых); оказывают действие, противоположное действию *аттрактантов* (см. **Аттрактанты**).

РЕПРЕЗЕНТАТИВНЫЙ. От англ. representative < фр. representatif – *характерный*, *показательный*, *представительный*. В биологии – типичный представитель (какой-либо группы животных, микроорганизмов и т.д.), показательный, характерный для данной местности, образец для вынесения суждения.

РЕПРОДУКТИВНАЯ СПОСОБНОСТЬ. От англ. reproductive – *половой* (reproduction – *воспроизведение*, *размножение*, *возобновление* (больше относится к растениям) < лат. приставки re, обозначающей *повторяемость* и productio – *произведение*, *производство*). Способность к самовоспроизведению, размножению.

РЕПРОДУКТИВНАЯ ЦЕННОСТЬ. От англ. reproductive – *половой*. Мера численности ожидаемого потомства (чаще только женского пола). Термин используется в демографии.

РЕТРОГРАДАЦИЯ. От лат. retro – *назад* и gradatio – *постепенное повышение*, *возрастание* < gradus – *шаг*, *ход*, *ступень*. Уменьшение плотности популяции, её возврат к прежнему уровню плотности.

РЕФУГИУМЫ. От англ. refugium < refuge – *убежище* (рефугий), *резерват** < лат. refugio (refugitum) – *бежать назад*, *убегать*. Места обитания (биотопы), где очень древние по происхождению животные надолго пережили своё время.

*Термин также означает «долгосрочный заказник», «заповедник».

РЕЦЕНТНЫЙ. От англ. recent – *недавний*, *новый*, *последний*. В биологии – ныне (недавно) живущий организм.

РЕЦИПРОКНЫЙ. От лат. reciprocus – *взаимный*. Обусловленный двусторонними взаимодействиями, или, иначе, *сопряжённый*. Например, реципрокные (двусторонние) взаимодействия клеток, реципрокные отношения концентрации кальция (ионов Ca^{2+}) и фосфора в крови, возникающие при паратиреоидэктомии (удалении паращитовидных желёз), когда понижение уровня кальция в крови ведёт к *реципрокному* повышению содержания фосфора. Термином *реципрокный* также можно описывать рефлекторные механизмы, обеспечивающие иннервацию взаимосвязанных групп скелетных мышц, участвующих в движениях, при которых сокращение одной группы мышц сопровождается *реципрокным* расслаблением другой группы мышц-антагонистов (сгибатели – разгибатели). Термин также используется для обозначения особой разновидности близкородственного скрещивания (*реципрокного скрещивания*).

РИЗОЛИН. От англ. (resol)ution – *растворение*, *рассасывание* и греч. prote(in) – *белок*. Белок, находящийся в хоботке у бабочек и закручивающий его в кольцо. Мышцы распрямляют это кольцо, когда бабочка питается жидкой пищей, например, нектаром.

РИНОФОР. От греч. rhis (rhinos) – *нос* и phoros – *несущий*. Орган обоняния у моллюсков.

РИНХОДОНТ. От греч. rhynikos – *носовой* и odontos – *зуб*. Имеющий зубы на клюве.

РИНХОСТОМ. От греч. rhynikos – *носовой* и stoma – *рот*. Рот на хоботке у некоторых видов гельминтов.

РИНХОЦЕЛЬ (rhynchocoel). От греч. rhynikos – *носовой* и koilos – *полость*. Хоботное влагалище.

РОД (Genus). Множественное число Genera. Основная надвидовая таксономическая категория. В роды объединяются филогенетически близкородственные виды. Названия родов относятся к *униноминальным*, т.е. обозначаются одним латинским словом, например, все человекообразные относятся к роду *Homo*.

РОДСТВЕННЫЙ ОТБОР. См. **Кин-отбор**.

РОТАЦИЯ. От англ. rotation – *вращение*, *чередование* < лат. rotatio – *круговое движение*. 1. Вращение*. 2. Чередование факторов, смена культур, севооборот (англ. *rotation of crops*).

*Коловратки (*Rotatoria*).

РУДИМЕНТЫ. От лат. rudimentum – *начало*, *первооснова*, *зачаток*. Буквально: остаток, след. 1. Анатомические структуры или органы, упрощённые или находящиеся в зачаточном состоянии (недоразвитые) по сравнению с гомологичными структурами предковых или близких форм организмов. В процессе *филогенеза* рудименты утрачивают своё основное назначение, хотя и закладываются в ходе раннего *онтогенеза* (зародышевого развития). Классические примеры рудиментов – косточки, отсутствующих задних конечностей у китов*, зачаточные глаза у крота, слепушонка, протея или хвостовые позвонки и ушные мышцы у человека. Сюда же относятся «зубы мудрости», морганьевы желудочки** в гортани человека и дарвинов бугорок на ушной раковине. Рудименты отличаются от *атавизмов* наличием у всех особей вида (см. **Атавизмы**). Синоним (лат.) – vestigium – *след* (trace), *остаток* (эмбриональный рудимент, дегенеративный остаток, присутствующий у эмбриона или плода).

2. Термин «рудимент» (англ. rudiment – *зачаток*) используется также в клеточной биологии (цитологии) для обозначения «затравочных матриц» как источников информации, лежащих в основе образования внутриклеточных органелл, которые не могут быть созданы полностью *de novo*.

*Теперь мы знаем, что предки китов и дельфинов лишились задних конечностей из-за изменений в гене *sonic hedgehog* (см. **Ген «Sonic hedgehog» (SHH)** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**).

**У самцов орангутангов эти желудочки образуют большие гортанные мешки, представляющие собой резервуары с воздухом и резонаторы звуков.

САЛЬТАЦИИ. От итал. salto (лат. saltus) – *прыжок, скачок*. Крупные, скачкообразные изменения в эволюции (см. **Теория сальтаций**).

САПИЕНТАЦИЯ. От лат. sapiens (sapientis) – *мудрый*, *разумный*. Эволюционный процесс формирования человека современного вида (Homo sapiens – человека разумного), появившегося в Африке примерно 200 тыс. лет назад. Около 40–30 тыс. лет назад, на рубеже верхнего палеолита и неолита, человек разумный становится единственным представителем рода *Homo** и заселяет практически всю Землю (Ойкумену) (см. **Ойкумена**). *Сапиентацию* следует рассматривать как последнюю стадию процесса *антропогенеза*.

*К этому времени (28 тыс. лет назад) вымирают последние неандертальцы.

САПРОБЫ (сапробионты). От греч. sapros – *гнилой* и bios – *жизнь*. Организмы, способные развиваться в *сапробных средах*, т.е. средах, богатых органическими веществами. В зависимости от количества органических веществ-загрязнителей в среде обитания (воде) различают *олигосапробов*, *мезосапробов* и *полисапробов*. Анализ сообщества сапробов вдоль течения реки позволяет определить степень её загрязнения органическими веществами.

САПРОГЕННЫЕ БАКТЕРИИ. От греч. sapros – *гнилой* и genan – *порождать*. Бактерии, вызывающие гниение органических останков.

САПРОЛЕГНИЕВЫЕ ГРИБЫ. От греч. sapros – *гнилой* и legnon – *кромка*. Низшие грибы

(подкласс оомицетов), паразитирующие на рыбах, раках, икре рыб и лягушек, а также живущие на мёртвых растениях и животных.

САПРОПЕЛЬ. От греч. sapros – *гнилой* и pelos – *ил*. Илистые отложения на дне водоёмов (чаще озёр), состоящие из останков и продуктов жизнедеятельности водных организмов (в основном микроскопических организмов *планктона* и *бентоса*). При нарастании слоя сапропеля водоём мелеет, превращаясь в болото. Синоним – *органический ил*.

САПРОФАГИ. От греч. sapros – *гнилой* и phagos – *пожирать*. Гетеротрофные животные (консументы), питающиеся гниющими остатками организмов (мёртвыми органическими материалами).

САПРОФИТЫ. От греч. sapros – *гнилой* и phyton – *растение*. 1. Гетеротрофные растения, грибы и бактерии, питающиеся остатками гниющих организмов. 2. Растения, произрастающие на разлагающихся органических останках. 3. Животные, питающиеся падалью (англ. scavenger).

СВЕРХПАРАЗИТИЗМ. Биологическое явление, при котором на одном паразите обитает другой, его собственный паразит. Например, кордицепс (*Cordyceps*) спорыньевый обитает на склероциях другой спорыньи (головне), паразитирующей на злаковых растениях.

СЕГМЕНТАЦИЯ. От лат. segmentum – *отрезанный кусок* и -ia – *условия*. Разделение тела или отдельных органов на ряд сходно организованных участков. Сегментация особенно хорошо выражена у кольчецов (полихет) и членистоногих.

СЕЙСМОНАСТИИ. От греч. seismos – *землетрясение* и nastos – *уплотнённый*. Очень быстрый тургорный ответ на механическое раздражение (прикосновение), характерный, например, для стыдливой мимозы (*Mimosa pudica*) и некоторых насекомоядных растений (см. **Настии**).

СЕКОДОНТНЫЙ. От англ. secodont < лат. seco – *резьба* (разрезание) и греч. odontos – *зуб*. Имеющий бугорчато-режущие зубы.

СЕКСУАЛЬНОСТЬ. От лат. sexualis – *женского пола*, *женский пол* < sexus – *пол*. 1. Раздельнополость (разделение полов). 2. Наличие полов. 3. Появление полового поведения.

СЕРИИ. От англ. sere < лат. series – *ряд*. Растительные биоценозы (сообщества), последовательно сменяющие друг друга во времени на данном участке (см. **Климакс**).

СЕСТОН. От англ. seston < греч. sestos – *просеянный*. Термин, использующийся для обозначения всей совокупности взвешенных в воде мелких организмов и органических и неорганических частиц (совокупность планктона и детрита). Крупный сестон – *сиртон* (англ. syrton).

СИМБИОЗ. От греч. symbiosis – *сосуществование*, где sym – *совместно* и bios – *жизнь*. Общее название различных форм взаимовыгодного совместного существования организмов различных видов, например: анемоны и креветки, живущих в одной норке из песка, слепой креветки и бычка, неспособного строить норки, золотой медузы и рыски. Удивительна форма сосуществования крабабоксёра, размахивающего клешнями, заканчивающимися «мягкими перчатками», состоящими из симбиотических актиний, вооружённых стрекательными клетками.

СИМБИОНТЫ. От греч. symbiontos – *сожительствующий*. Организмы, сосуществующие совместно и в определённой степени осуществляющие своё взаимодействие с окружающей средой.

СИММЕТРИЯ. От греч. symmetria – *соразмерность, соответствие в расположении частей целого относительно цента, средней линии*. Определение симметрии важно для общего анализа организации животных. Низшим формам животных, пассивно плавающим или прикреплённым к субстрату, большей частью свойственна *бесконечная радиальная симметрия*. В процессе эволюции происходит смещение в сторону *ограниченной радиальной симметрии*. У подвижных форм развивается *двусторонняя* (билатеральная) *симметрия*, при которой одна плоскость может разделить тело на две равные половины (правую и левую). При билатеральной симметрии обособляются *краниальный* и *каудальный* отделы, а также *вентральная* и *дорзальная* стороны. Плоскость, проходящая по средней линии тела, носит название *медиальной*, а плоскости, параллельные ей – *сагиттальные*. Плоскость, разделяющая тело на брюшной и спинной отделы, носит название *фронтальной*. Животные с двусторонней симметрией характеризуются *метамеризацией* (сегментацией). Только очень немногие животные асимметричны.

СИМПАТРИЧЕСКИЕ ВИДЫ. От греч. syn – *вместе* и лат. patria – *родина*. Виды совместного обитания, занимающие более или менее обширные территории. Их экологические ниши могут накладываться друг на друга или же одна из них может быть целиком включена в другую.

СИМПАТРИЯ. От греч. syn – *вместе* и лат. patria – *родина*. Существование двух или более популяций одного вида в одном географическом месте.

СИМУЛЬТАННОСТЬ. От фр. simultane – *одновременность* (от лат. simul – *в одно и то же время*, simultas – *соперничество*, *вражда*). Одновременность действия факторов, целостность воздействия.

СИМЭДИЯ. От греч. syn – *вместе* и лат. aedis (aedes) – *комната*. Биологическое сообщество, образованное потомством без родителей.

СИНАНТРОПНЫЕ ОРГАНИЗМЫ. От греч. syn – *вместе*, anthropos – *человек*. Животные, растения и микроорганизмы, существование которых тесно связано с человеком и его местами обитания. К *синантропам* относятся паразиты человека и домашних животных, а также животные, поедающие

продукты питания и отходы (мыши, крысы, тараканы). Синантропы легко расселяются вместе с человеком по странам и континентам.

СИНАПОМОРФНЫЙ. От греч. syn – *вместе*, apo – *от* и morphe – *форма*. Термин относится к общим производным признакам, на которых основана классификация высших многоклеточных организмов.

СИНАПСИДНЫЙ. От греч. synapsis – *соединение* и eidos – *сходство*. Объединённый.

СИНТЕТИЧЕСКАЯ БИОЛОГИЯ (СБ). Новое направление в современной генной инженерии* (биология + инженерия), призванное заниматься искусственными живыми системами, обладающими заранее заданными свойствами, а также генными сетями**. Некоторые представители этого направления надеются создать полностью искусственные организмы (первоначально клетки) с немыслимыми для обычных организмов свойствами. Например, под руководством американского исследователя Джорджа Черча, который идентифицировал 151 компонент, необходимый для функционирования минимальной клетки, проводится работа по синтезу искусственных «запчастей» («конструкторских деталей»), с помощью которых учёные надеются собрать полностью искусственную клетку. Таким образом, синтетическая биология призвана изучать живые организмы через их создание, а не через разложение на составные части***, что позволит пролить свет на происхождение жизни и возможности её существования во Вселенной. Достижениями СБ являются: 1) воссоздание по частям (реконструирование) генома бактериофага-17; 2) создание нового вируса полиомиелита путём получения из фрагментов полноценной вирусной ДНК, длиной в 7 500 пар оснований, с добавлением соответствующих вирусных белков и ферментов. При этом синтетические вирусные частицы в тестах на мышах оказались в 1 000 раз менее патогенными, чем природный вирус; 3) создание в 1999 г. «генетического тумблера»; 4) создание в 2004 г. РНК-риборегулятора («рибопереключателя»); 5) сборка бактериального мини-генома****; 6) впечатляющими являются работы по созданию на основе *E. coli* флуоресцирующего биологического детектора тринитротолуола (ТНТ) – «генетического миноискателя». Наконец, в 2010 г. под руководством Крейга Вентера (J. Craig Venter) осуществлён перенос генома *Mycoplasma mycoides*, собранного из отдельных фрагментов (как бы искусственный геном) и содержащего интродуцированный в него ген *алкосинтазы* (алкогольсинтетазы), в клетку родственной бактерии *Mycoplasma capricolum*, которая в результате изменила своё метаболическое «поведение» и «лицо». Однако в результате процесса трансплантации генома в новом химерном организме перестали функционировать 14 из привнесённых генов. В рамках СБ планируется создание новых бактерий, способных производить биотопливо или водород, трансформируя солнечную энергию, или микроорганизмов, разрушающих нефть (в случае утечки)***** или токсические вещества (например, диоксины). Интересно также создание симбионтных человеческому организму бактерий, способных уничтожать холестерин.

*Началом синтетической биологии считается 1989 г., когда Стивен Беннер (Steven A. Benner) из ETH (Eidgenssische Technische Hochschule) в Цюрихе создал ДНК, содержащую не четыре, а шесть букв генетического алфавита.

**В большинстве случаев гены не работают поодиночке, а являются компонентами сложных генных сетей, где каждый ген постоянно влияет на экспрессию других генов, создавая сложнейшую мозаику активности (образно возникающую картину активности можно сравнить с поверхностью воды, на которую падают крупные капли дождя).

***Всё это очень созвучно выражению Ричарда Фейнмана: «*То, что я не могу построить, я не могу понять*».

****Эти работы проведены под руководством Крейга Вентера в Институте Крейга Вентера (J. Craig Venter Institute) в Сан-Диего, Калифорния (США).

*****При аварии на нефтяной платформе в Мексиканском заливе уже апробировали некоторые виды таких бактерий.

СИНУЗИИ. От греч. syn – *вместе* и лат. usus (us) – *употребление вместе*, *пользование*. В экологии – небольшие сообщества, сохраняющие свою индивидуальность и ясно отграниченное пространство обитания. Иначе, арена жизни микроассоциаций организмов (например, ствол мёртвого дерева или труп животного). Синузии существуют непродолжительное время, их автономность относительна. Синузии определяют как «кусочки» биоценозов.

СИНЭКОЛОГИЯ. От греч. syn – *вместе* и «экология». Раздел экологии, анализирующий отношения между особями, принадлежащими к разным видам данной группировки организмов, а также между ними и окружающей средой. Считается, что синонимом термина «*синэкология*» является термин «*биоценология*».

СКАПУС. От лат. scapus – *стебель*, *стержень*. 1. В ботанике – ствол, безлистный стебель, стрелка. 2. В энтомологии – рукоятка усика.

СКАТОФАГИ. От греч. skatos – *кал* и phagos – *пожирающий*. Организмы, питающиеся калом (фекалиями, экскрементами), например, жуки-навозники (скарабеи).

СКЕЛЕТ. От греч. skeleton – *высохшее тело*. 1. Остов, каркас, основа. 2. Совокупность костей и хрящей, образующих внутренний каркас тела у позвоночных животных (см. **Эндоскелет**).

СКОПА. От лат. scopa – *щёточка*. Термин, применяемый в зоологии беспозвоночных для

описания морфологических особенностей строения организма.

СКОПИФОРМНЫЙ. От лат. scopa – *щёточка* и forma – *вид*. Щёткообразный, т.е. имеющий пучок волос в виде щётки.

СКОТОПЛАНКТОН. От греч. skotos – *темнота, мрак* и plankton – *блуждающий*. Планктон, в котором преобладают динофлагелляты (см. **Планктон**).

СКРИНИНГ. От англ. screening – *отсев*, *отбор* < to screen – *просеивать*, *сортировать*. Массовая проверка, обследование.

СКУЛЬПТИНА. От англ. sculptine < sculptilis – *резной* и «экзина». Скульптурная часть пыльцевой экзины. Синоним – *сэкзина* (от англ. sexine).

СОННАЯ БОЛЕЗНЬ. Паразитарное заболевание (трипаносомоз), характерное для африканских районов, в которых распространены виды кровососущих мух цеце (*Glossina*) – переносчиков возбудителя болезни *Trypanosoma brucei*. Интересно отметить, что питание и размножение мухи полностью зависит от её облигатного эндосимбионта – бактерии *Wiggleswoethia glossinidia*, синтезирующей для хозяйки витамины.

СПОНГИОЗНЫЙ. От англ. spongious < греч. spongia (spoggos) – *губка* и -osis – *состояние*. 1. Губчатый, рыхлый. 2. Похожий на губку (спонгоидный).

СТАГНОПЛАНКТОН. От лат. stagnum – *стоячая вода* и греч. plankton – *блуждающий*. Планктон стоячих вод.

СТАГНОФИЛ. От лат. stagnum – *стоячая вода* и греч. phileo – *люблю*. Организм, предпочитающий стоячие воды.

СТАЗИГЕНЕЗ. От греч. stasis – *стояние*, *задержка* (остановка) и genesis – *происхождение*, *образование*. Стабилизация форм и типов организмов, происходящая в процессе эволюции.

СТАЗИС ЭВОЛЮЦИОННЫЙ. От греч. stasis – *стояние* (остановка). Явление сохранения стабильности, неизменности видов живых организмов. Некоторые виды животных и растений остаются неизменными в течение миллионов лет (см. **Градуализм**).

СТАТОЛИТЫ. От греч. statos – *стоящий* и lithos – *камень*. 1. Мелкие известковые (кальцитные) камешки (или инородные твёрдые образования), находящиеся в статико-акустическом аппарате у многих животных от медуз, моллюсков, голотурий и членистоногих до позвоночных (*статолиты* вестибулярного аппарата), служащие для ориентации в пространстве. 2. Мелкие подвижные зёрна крахмала в клетках чехлика корня и других растущих частях растений, играющие роль в определении направления роста органов (в частности, направляют движение пузырьков Гольджи). При изменении оси органа статолиты, опускаясь, вызывают его геотропический изгиб.

СТАЦИЯ. От лат. statio – *местопребывание*. Местопребывание совокупности особей одного вида растений или животных (используется ими постоянно или периодически). Например, *заповедные стации*.

СТЕНОБИОНТЫ. От греч. stenos – *узкий* и bios – *жизнь*. Общий термин, обозначающий организмы, способные обитать только в условиях, характеризующихся устойчивым постоянством какого-либо фактора (или группы взаимодействующих факторов) среды. К стенобионтам относятся обитатели пещер, морских глубин, многие паразиты и симбионты, способные существовать только за счёт одного вида хозяев. Стенобионтность характеризуется ограниченностью распространения вида, узостью его ареала обитания (см. **Стенохор** и **Эврибионты**). Синоним – *стенойкные организмы* (*стенойкия*, где греч. stenos – *узкий*, oikos – *дом*, *жилище* и -ia – *условия*).

СТЕНОТЕРМНОСТЬ. От греч. stenos – *узкий* и terme – *жар*, *тепло* (thermos – *тёплый*, *горячий*). Способность организма жить только в условиях с относительно постоянной температурой внешней среды. Организм, устойчивый только к небольшим колебаниям температуры называется *стенотермным* (термин применим к бактериям, теплолюбивым растениям).

СТЕНОТЕРМНЫЕ ВИДЫ. От греч. stenos – *узкий* и terme – *жар*, *тепло*. Виды организмов, переносящие только ограниченные колебания температуры. Подразделяются на стенотермные термофилы (приспособлены к высоким температурам) и микротермные (стенотермные холодовыносливые, или стенотермные психрофильные*), которые приспособлены к низким температурам**.

*От греч. psychria – *холод*.

**У насекомых, устойчивых к холоду, в теле скапливается значительное количество глицерина, играющего роль антифриза (например, в тканях наездника *Bracon cephi* из Канады, выносящего мороз до –20 °С, глицерин составляет 25 % от живого веса), а у трески, обитающей в водах, омывающих полуостров Лабрадор, скапливается триметиламин, который играет ту же роль, что и глицерин у насекомых.

СТЕНОХОР. От греч. stenos – *узкий* и choros – *место*. Организм с узким географическим местообитанием (ареалом).

СТЕНОХОРНЫЕ ВИДЫ. От греч. stenos – *узкий* и choros – *место*. Виды, привязанные к одному местообитанию. Синоним – *стенотопные* виды.

СТЕНОЦЕНОЗ. От греч. stenos – *узкий* и koinos – *общий*. Сообщество организмов с узким географическим ареалом.

СТЕНОЭК. От греч. stenos – *узкий* и «(эк)ология». Организм, способный жить только в очень узких пределах изменчивости факторов окружающей среды (см. также **Эвриэк**).

СТЕРИЛИЗАЦИЯ. От лат. sterilis – *бесплодный*. 1. В микробиологии – полное освобождение

(уничтожение) от микроорганизмов. Проводится с помощью воздействия высоких температур* (кипячение, автоклавирование, пропаривание), химических агентов, ионизирующего излучения**. Синоним – *обеззараживание*. 2. В медицине, ветеринарии – лишение способности к оплодотворению или плодоношению. Может проводиться хирургическим путём (перевязка маточных труб, семенных канатиков) или с помощью химических соединений (гормональная стерилизация). Синоним – *обеспложивание*.

*В отличие от стерилизации пастеризация проводится при менее высоких температурах (до 100 °C). Так пастеризация молока обеспечивается быстрым нагреванием до 60 °C.

**Для стерилизации воздуха в «чистых помещениях» (лабораторные боксы, операционные, больничные палаты и др.), а также для других целей используется УФ-излучение длиной 253,7 нм, генерируемое ртутными источниками (лампами) низкого давления.

СТРАТИФИКАЦИЯ. От англ. stratifiction – *напластование*, *залегание* (в геологии). 1. Вертикальное распределение по слоям, ярусам или группам. 2. В фитоценологии – *ярусность*. 3. В биометрии – расслоение выборки.

СТРАТЫ. От лат. strata – *мощёная улица*, *мостовая*, *настил*. Группы организмов, относящихся к разным вертикальным уровням обитания в одном биотопе.

СТРАТОЦЕНОЗ. От лат stratum – *настил*, *подстилка*, *слой* и греч. koinos – *общий*. Сообщество организмов, занимающее единицу вертикального распределения – *ярус* (пласт, слой).

СТРОМАТОЛИТЫ. От греч. stromatos (stroma) – *подстилка* и lithos – *камень*. Известковые и доломитовые караваевидные образования на дне морских и пресноводных водоёмов, которые образовались как отложения, сформированные голубовато-зелёными бактериями* и илом. Ископаемые строматолиты из Шарбея известны ещё с допалеозойских времён (возникли через 1 млрд лет после образования Земли). Служили первыми источниками свободного кислорода на планете, который в течение первых полутора миллиардов лет связывался океаническим железом, переходившим в форму гидроокисей, и только затем стал накапливаться в атмосфере. Эти микроорганизмы, связывая CO_2 и способствуя его переходу в карбонаты строматолитов, создали условия** для возникновения глобального оледенения, случившегося ~650 млн лет назад и продлившегося 25 млн лет, после которого и появились многоклеточные формы жизни (см. **Экстремофилы**). Отсюда следует, что катастрофические события открывают новые страницы в эволюционной истории Земли (см. **Эволюция**).

*В настоящее время их называют *цианобактериями*.

**Резкое падение содержания в атмосфере главного парникового газа CO_2, превращающего солнечный свет в тепло.

СУБОРДЕР. От лат. sub – *под* и нем. Order < лат. ordo – *порядок*. 1. В ботанике – подпорядок. 2. В зоологии – подотряд (см. **Таксономия**).

СУКЦЕССИИ*. От лат. successio – *преемственность*. 1. Последовательная смена одних сообществ живых организмов (биоценозов) другими, происходящая в биотопе (на определённой территории). Другими словами, сукцессия – это процесс закономерного изменения биогеоценоза, вызванный изменением одного или нескольких экологических факторов. Может протекать в прогрессивном или регрессивном направлении. При естественном течении сукцессии заканчиваются формированием устойчивой стадии сообщества – *климаксом**. Первичные сукцессии – освоение живыми организмами (их называют пионерами) тех стаций, которые никогда не были заселены. Вторичные сукцессии появляются в стациях, которые уже были заселены, но лишились своих обитателей в результате климатических или геологических явлений или вторжения человека (см. **Климакс**). 2. Отставание половых хромосом при движении к полюсам клетки, по сравнению с аутосомами (явление гетерокинеза), при митозе.

*Термин введён Клеменсом (Clemens, 1916).

СУМЧАТОСТЬ. Альтернативный эволюционный путь развития животных, биологический смысл которого, возможно, заключается в снятии нарастающего иммунологического конфликта между организмами матери и детёныша. Самки большинства современных сумчатых животных – метатериев (*Methateria*) – имеют выводковую сумку – орган вынашивания, развития и созревания потомства*. В сумке располагаются соски молочных желёз, способные разбухать при присасывании плода, который в буквальном смысле повисает на соске. Молоко впрыскивается в рот детёныша при сокращении специальной мышцы. Сумка может открываться вперёд, как, например, у кенгуру, или назад, как у коала, бандикута или водяного опоссума – плавуна. Предки плацентарных и сумчатых животных разошлись примерно 180 млн лет назад. Эволюционно плацентарность привела к ускоренному развитию мозга, поскольку позволила плоду эффективнее «отбирать» у самки питательные вещества. У сумчатых млекопитающих, напротив, головной мозг относительно примитивен.

*У бандикутов (сумчатых барсуков) – единственных сумчатых животных – формируется также и *хориоаллантоидная плацента*, однако беременность продолжается всего 12,5 суток.

СЦИОФИТ. От англ. sciophyte < греч. skia – *тень* и phyto (phyton) – *растение*. Тенелюбивое растение.

ТАКСИСЫ. От греч. taxis – *расположение по порядку*, *строй*. Направленные перемещения

к источнику стимуляции (положительные таксисы) или от него (отрицательные таксисы). Таксисы характерны для низших животных и растений, а также отдельных клеток, способных к перемещению в пространстве. В ботанике их называют *топотаксисами*. Различают следующие таксисы: 1. *Клинотаксис** – курс движения определяется путём «ощупывания» среды (например, движения переднего конца тела у личинки мясной мухи при отрицательном *фотоклинотаксисе*). (В процессе онтогенеза знак таксиса может меняться; *имаго* мясной мухи, в отличие от личинки, проявляет положительный фототаксис.) 2. *Телотаксис*** основан на прямой фиксации цели движения. 3. *Тропотаксис**** – движущаяся особь всё время изменяет свой курс, ища положение, при котором уравнивается раздражение симметрично расположенных органов чувств. 4. *Менотаксис* – выбор животным движения под каким-то углом к направлению на источник раздражителя (менотаксический курс).

*От греч. klino – *наклоняю* и taxis – *порядок*.

**От греч. têlos – *конец*, *хвост* и taxis – *порядок*.

***От греч. tropos – *поворот*, *направление* и taxis – *порядок*.

ТАКСОЦЕНОЗЫ. От греч. taxis – *расположение по порядку*, *строй* и koinos – *общий*. Группы систематически родственных между собой членов данной экосистемы.

ТАКСОН. От англ. taxon < лат. taxare – *оценивать* (греч. taxis – *расположение по порядку*). Любая систематическая группа организмов.

ТАКСОНОМИЯ. От англ. taxon и греч. nomos – *закон*. В узком понимании – наука о номенклатуре, описании и классификации организмов. Строится на подразделении организмов на группы для демонстрации степени их сходства и предполагаемых эволюционных взаимосвязях. В нисходящем порядке таксономия включает следующие категории: *царство*, *тип*, *класс*, *отряд* (для растений и бактерий – *порядок*), *семейство*, *род*, *вид*, *подвид* или *разновидность*.

ТАНАТОЗ (танатос). От англ. thanatosis < греч. thanatos – *смерть* и osis – *состояние*. Состояние рефлекторной неподвижности, похожее на смерть, иначе, «притворная» смерть. Например, в танатоз впадает опоссум при нападении койота и тем самым спасает свою жизнь.

ТАПЕТУМ. От новолат. tapetum – *выстилающий* < греч. tapes, tapetis – *ковёр*, *покрывало*. 1. Зеркальце в глазах кошачьих (блестящий слой из эндотелиальных клеток или эластичных волокон, расположенный позади сетчатки глаза в сосудистой оболочке или в пигментном слое). Отражает на сетчатку не поглощённые световые лучи, повышая её чувствительность. Тапетум позволяет светиться в темноте глазам кошачьих. У моллюс-ков, кольчатых червей и членистоногих тапетум образован пигментным эпителием, а у рыб и крокодилов – слоем из кристаллов гуанина (см. также **Иридофоры** в разделе **«Клеточная биология»**).

2. У высших растений – выстилающий слой, внутренний слой клеток в спорангиях и оболочке пыльника. В норме клетки тапетума многоядерные (т.е. представляют собой *полигомокарионы*). Они выделяют вещества, необходимые для развития спороцитов и спор, а у высших растений – для развития пыльцевых зёрен.

ТАРЗАЛЬНЫЙ. От лат. tarsus (tarsi) < греч. tarsos – *стопа*, *подошва ноги*. 1. Предплюсневой (часть стопы, включающая таранную, пяточную, ладьевидную, кубовидную и три клиновидные кости), относящийся к предплюсне. Например, *тарзальные коготки* у плодовой мушки. 2. Относящийся к хрящу века (фиброзной пластинке, придающей форму и твёрдость краевой части века).

ТАХИТЕЛИЯ*. От греч. tacheos (thahys) – *быстрый*, *скорый* и têlos – *конец*, *хвост*. Быстро протекающий эволюционный процесс, превышающий средний *хоротелический* темп эволюции. Другими словами, тахителия – ускоренный темп эволюции, присущий некоторым таксономическим группам организмов (у млекопитающих, например, тахителия могла протекать на уровне семейств) в определённые, относительно короткие периоды времени. Тахителия обычно связана с появлением новых адаптивных условий существования, с которыми ещё не сталкивалась данная группы особей (например, с изменением геологических условий обитания или с миграцией данной группы в другие места обитания). Тахителические формы организмов обычно вымирали или превращались в хоротелические или брадителические формы (см. **Хоротелия** и **Брадителия**).

*Термин ввёл Дж. Симпсон (G.F. Simpson, 1944).

ТЕГМЕН. От лат. tegmen (tegumen, tegimen) – *покрывало*, *покров*, *прикрытие*. 1. В ботанике – покров. 2. В энтомологии – склеротизированное переднее крыло у уховёрток и прямокрылых.

ТЕКА. От греч. theke (лат. theca) – *ящик*, *сумка*, *оболочка*, *капсула* (англ. a case – *коробка*, *крышка*, chest – *ящик*). 1. Сперматека пчелиной матки, theca tendinis – *влагалище сухожилия*. 2. Спорангий, аск. 3. Пыльцевой мешок.

ТЕКОДОНТНОСТЬ. От греч. theke – *ящик*, *капсула* и лат. dentis – *зуб*. Буквально: расположение зубов в ячейках («ячеистозубость»). При текодонтной зубной системе зубы у животных располагаются в альвеолах верхней и нижней челюстей. Например, у крокодилов текодонтные зубы (см. **Гетеродонтность**).

ТЕКТОРИУМ. От лат. tectorium – *затычка*. Покрышка.

ТЕЛИТОКИЯ. От греч. thêlys – *женский* и tokos – *роды* (потомство). Процесс размножения, при котором рождаются только самки. Наблюдается у некоторых насекомых при партеногенезе (см. **Арренотокия**).

ТЕОРИЯ БИОХИМИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ. Предложена независимо друг от друга российским естествоиспытателем Ф.И. Опариным (1894–1980) и английским биологом Джоном Холдейном (1892–1964). В основе теории лежит предположение, что на ранних этапах развития Земли существовал длительный период, в течение которого абиогенным путём образовывались и накапливались органические соединения («первичный бульон»), из которых позднее возникли первые примитивные организмы – *пробионты*.

ТЕОРИЯ БИОПОЭЗА. От греч. bios – *жизнь* и poiesis – *творчество*. Современная теория возникновения жизни на Земле, сформулированная в 1947 г. английским учёным Джоном Десмондом Берналом (1901–1971) на основе *теории биохимической эволюции*. Предполагает три основные стадии возникновения жизни: 1) абиогенное возникновение органических мономеров (в 1953 г. американским учёным Стенли Миллером экспериментально доказано образование простых аминокислот, мочевины и молочной кислоты из смеси паров воды, аммиака, метана и водорода); 2) образование биологических полимеров (прежде всего коротких цепей РНК, обладающих автокаталитическими свойствами); 3) формирование мембранных структур, содержащих белково-нуклеиновые коацерваты, а затем и первичных организмов – *пробионтов*.

ТЕОРИЯ САЛЬТАЦИЙ. От лат. saltus – *скачок*, *прыжок* (вспомните слово *сальто*). Теория, согласно которой эволюционный процесс видообразования протекает как крупные скачкообразные изменения в геномах.

ТЕРИОЛОГИЯ. От греч. thërion – *зверь* и logos – *наука*. Раздел зоологии, изучающий млекопитающих (зверей). Синонимы: *маммалогия*, *маммалиология*.

ТЕРМОНЫ. От греч. terma – *остановка*, *финиш*. Вещества, от которых зависит пол у некоторых простейших.

ТЕРМОТАКСИС. От греч. thermos – *тёплый* и taxis – *расположение по порядку*. Реакция организма на тепловые воздействия. Например, положительный термотаксис – перемещение микроорганизма по направлению к теплу.

ТЕРМОТРОПИЗМ. От греч. thermos – *тёплый* и trope – *поворот*. Перемещение организма или его частей (например, листьев у растений) в направлении или от источника тепла.

ТЕРМОФИЛЫ. От греч. thermos – *тёплый* и phileo – *люблю*, *нравится*. В общем смысле, теплолюбивые организмы. В частности, микроорганизмы, температурный оптимум роста которых находится в пределах 40–60 °С. К ним относятся, например, некоторые штаммы *Bacillus* и *Clostridium*, вызывающие саморазогревание непросушенного сена и компоста. Организмы, растущие при 55–80 °С, называют *экстремально термофильными*, а растущие выше 75 °С – *гипертермофильными* (см. также **Кальдоактивные микроорганизмы**). По-видимому, термофильные микроорганизмы – обитатели геотермальных источников – самые древние живые существа на планете. Ещё до возникновения высокоэнергетических нуклеотидов (в первую очередь АТФ) они использовали энергию неорганического пирофосфата, для синтеза которого были все условия в горячих вулканических источниках. Синоним – *термофильные* организмы.

ТЕРМОФИТЫ. От греч. thermos – *тёплый* и phyton – *растение*. Теплолюбивые растения.

ТЕРРУАРНЫЙ. От лат. (итал.) terra – *земля*, *почва*. Термин, обозначающий, что потребительские качества растительного продукта – вкус, аромат – зависят не только от сорта растения, но и от места его произрастания – склона холма, особенностей микроклимата и других природно-климатических обстоятельств.

ТЕСТА. От лат. testa – *черепица*, *черепок* (*кувшин*). 1. В ботанике – семенная кожура. 2. В зоологии – панцирь.

ТИГМОТАКСИС. От греч. thigma – *прикосновение* (англ. touch) и taxis – *порядок расположения*. Реакция организма, возникающая при контакте с твёрдым телом. Форма *баротаксиса*.

ТИП. От греч. typos – *отпечаток*, *образец*, *форма*. Крупное подразделение царства животных или растений; в один тип объединяют группы организмов, имеющих, как предполагается, общее происхождение. Интересно отметить, что примерно 700 млн лет назад почти одновременно возникли все типы животных.

ТРАНСМУРАЛЬНЫЙ. От лат. trans – *через*, *сквозь* и murus – *стена*. Буквально: пронизывающий стенку. Проходящий через стенку кровеносного сосуда. Например, трансмуральный транспорт, трансмуральное давление (разность давлений между внутренней и наружной поверхностями стенки сосуда), трансмуральный инфаркт миокарда.

ТРАНСОВАРИАЛЬНЫЙ. От лат. trans – *через* и ovarium – *яичник*. Буквально: через яйцо. Трансовариальный путь – путь передачи паразита через яйца. Например, так передаются паразитические простейшие подкласса пироплазмид.

ТРАНСФАЗНЫЙ. От лат. trans – *через* и греч. phasis – *появление*. Проходящий через фазы развития. Например, *трансфазный* путь – путь передачи паразита из поколения в поколение.

ТРЕПЕЛ. От названия города Триполи (нем. Tripel). Осадочная порода, состоящая преимущественно из скелетов диатомовых водорослей, а также радиолярий. С химической точки зрения представляет собой аморфный кремнезём*. Синоним – *инфузорная земля*.

*Включение кремния в клеточные структуры у многих представителей подкласса саркодовых (лучевиков или радиолярий), а также солнечников можно рассматривать как попытку природы пойти

по альтернативному пути создания силиконовой, а не углеродной жизни, что, возможно, и случилось бы на нашей планете в бескислородной атмосфере. (В настоящее время всё больше принимается точка зрения, согласно которой значительное количество кислорода имеет не биогенное, а геогенное происхождение). Кроме того, в растительных клетках обнаружены структуры, содержащие силиконовые гели, обладающие каталитическими функциями.

ТРИБА. От англ. tribe < древнерим. triba – *племя*, *клан*, *колено*. Племя, род, подотряд.

ТРИХОПЛАКС. Самое примитивное (первично примитивное) многоклеточное беспозвоночное (один вид *Trichoplax adhaerens*), относящееся к типу пластинчатых (Placozoa). Форма тела напоминает пластинку (не более 3 мм) с постоянно меняющимися очертаниями, состоящую из нескольких тысяч клеток, расположенных двухслойно.

ТРИХОПЛАНКТОН. От греч. tricha – *волос*, *ворсинка* и plankton – *блуждающий*. Планктон, в котором преобладают нитевидные водоросли.

ТРОГЛОБИТЫ (ТРОГЛОБИОНТЫ). От греч. trogle – *пещера*, *нора* и bios – *жизнь*. Организмы, *постоянно* обитающие в пещерах и глубоких трещинах горных пород.

ТРОГЛОКСЕНЫ. От греч. trogle – *пещера* и xenos *чужой*. Организмы с широким ареалом обитания, появляющиеся также и в пещерах.

ТРОГЛОФИЛЫ. От греч. trogle – *пещера* и phylia – *склонность*. Организмы, преимущественно обитающие в пещерах, но встречающиеся и в других местах.

ТРОПИЗМЫ. От греч. tropos – *способ*, *манера*, tropi – *поворот*, *направление*. 1. Ростовые реакции (движения), характерные для сидячих форм животных (например, коралловых полипов) или растений и определяющие их ориентацию в пространстве. Тропизмы вызываются односторонним действием внешних раздражителей, таких как, например, свет или сила тяжести (отсюда различают *фототропизм*, *гелиотропизм* и *геотропизм*).

2. Особое сродство (предпочтение) вирусов к тому или иному органу организма-хозяина, называемому обычно «органом-мишенью». Так, например, вирус эпидемического паротита, проникая через дыхательные пути, попадает в кровоток и отсюда поступает в слюнные железы, где и производит своё разрушительное действие. В то же время у него есть и другие, менее излюбленные мишени – половые железы, поджелудочная железа и мозговые оболочки.

ТРОФИЧЕСКИЕ ЦЕПИ. От греч. trophe – *питание*. Условные цепи, состоящие из организмов, последовательно обеспечивающих перенос веществ и энергии в биогеохимическом цикле. Всегда состоят из продуцентов (зелёные растения), консументов (травоядные животные), хищников (плотоядныt животныt), а также паразитов и завершаются организмами-деструкторами, обеспечивающими минерализацию органических остатков. Синоним – *пищевые цепи*.

ТРОФОЛЛАКСИС (трофалаксис). От англ. trophalaxis < греч. trophe – *питание* и allaxis – *обмен*. Кормовые контакты (способы питания) у некоторых видов общественных насекомых (например, у муравьёв), выраженные в обмене между особями пищей и выделениями специальных трофических желёз.

ТРОФОБИОС. От греч. trophe – *питание* и bios – *жизнь*. Разновидность симбиоза, при которой симбионты питаются отходами жизнедеятельности других животных.

ТРОФОТАКСИС. От греч. trophe – *питание* и taxis – *расположение по порядку*, *строй*. Движение в сторону пищи, пищевой таксис.

ТУБЕРОЗНЫЙ. От лат. tuberosus – *бугристый*, *шишковатый* (tuber – *бугор* (анат.), *клубень* (бот.)). Покрытый бугорками, бугорчатый, клубеньковый.

ТУБУЛЯРНЫЙ. От англ. tubular < лат. tubule (tubulus) – *трубочка*, *каналец*, *узкий сосуд*. Трубковидный, трубчатый (англ. син. tubulose).

ТУГАИ*. Приречные (галерейные) леса, долинных районов, протянувшиеся вдоль крупных рек в полупустынных и пустынных зонах Средней и Центральной Азии (например, вдоль Амударьи и Сырдарьи). Состоят из тополя, ивы, тамарикса, лоха. Обязательным компонентом являются также тростник, рогоз и другие крупные травянистые растения.

*Тюркское название.

ТУМАЙЯ. Слово означает «уадежда жизни» – название гоминида, жившего на территории современного Чада 7 млн лет назад. Обнаружен хорошо сохранившийся череп. Эволюционная антропология считает, что предки человека разошлись с предками человекообразных обезьян (шимпанзе) примерно 6 млн лет назад.

ТУРГОР. От лат. turgere – *набухание* (turgidus – *опухщий*, turgeo – *быть надутым*). Состояние упругости (наполненности) тканей и клеток. Напряжение клеточных стенок, препятствующее дальнейшему проникновению воды в клетку. В растительных клетках тургор обеспечивается за счёт вакуолей, прижимающих цитоплазму к клеточной стенке. Явление тургора характерно и для животных клеток, например, тургор кожи.

ТУРГЕСЦЕНТНОСТЬ. От лат. turgescere – *набухать*, *наливаться* (turgeo – *быть надутым*). Восстановление утраченного тургора (набухание).

ТУРИОН. От лат. turio – *молодой побег*, *отпрыск* и греч. on – *существо*. Отпрыск от почки, находящейся на подземном корневище.

ТУССОК (тасссок). От англ. tussock – *трава*, *растущая хохолком*. Кочковатый луг в субантарктических областях, состоящий из кустистых ксерофильных растений.

УБИКВИСТЫ. От англ. ubiquist (лат. ubicunque (ubicumque)) – *везде*, *повсюду*. Организмы (виды), встречающиеся повсеместно (всевсюдные организмы). Виды с широкой экологической амплитудой.

УМВЕЛЬТ*. От нем. Umwelt – буквально: *окружающая среда*. Этим словом обозначается субъективное восприятие животным (в том числе и человеком) окружающей среды. Каждое животное окружено собственным миром – миром, воспринятым собственными органами чувств, и сигналами, обработанными своей системой интерпретации. *Умвельт* сильно различается в зависимости от организма. Например, у летучих мышей и дельфинов есть сонарные системы (ультразвуковая эхолокация, от латинского sonare – *звучать*), а пчёлы видят поляризованный и ультрафиолетовый свет, электрические скаты и утконосы воспринимают среду посредством специального «электрического» органа, львы и слоны слышат инфразвуки, а насекомыми** управляют *феромоны* (см. **Феромоны** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**). *Умвельт* собаки – это богатейший мир запахов. *Умвельт* человека с небольшим окаёмом, он создаётся только пятью «ограниченными» органами чувств, а вот интерпретация ощущений, поступающих от них, у человека безгранична. Она обеспечивается сознанием, зависящим от предыдущего опыта, знаниями, уровнем интеллекта, озарением и интуицией. Поэтому мы воспринимаем мир абсолютно субъективно, конструируя его уникальным образом, каждый по-своему.

*Термин ввёл в 1920-х гг. эстонский учёный-зоолог, основатель *биосемиотики* (науки о знаках, коммуникации и информации в живых организмах – предтечи *этологии* – науки о поведении животных) Якоб фон Икскюль (Уекскуль) (Jacob von Uexkull, 1894–1944).

**У муравьёв обнаружено более 30 феромонов.

УНИВОЛЬТИННЫЙ ЦИКЛ. От лат. unus – *один* и voltus < vultus – *обличье*, *внешний вид*. Термин, использующийся для обозначения репродуктивной способности паразита, дающего одно поколение в год, в отличие от *поливольтинного цикла* (нескольких поколений в год).

УНКУС. От лат. uncus – *загнутый*, *изогнутый* (когтистый), *крюк*, *крючок*. Крючок, крючковидный отросток.

УРБАНИТЫ. От лат. urbanus – *городской*. Так называется группа заболеваний (генетических, эндокринных, токсических и аллергических), возникающих в ответ на поступление в организм человека по пищевым цепям (от водорослей и планктона, через рыб и птиц к человеку) различных токсических веществ. Наиболее значимыми из них являются гербициды, фунгициды и пестициды, вымываемые с полей в реки и водоёмы, а также химические отравляющие вещества (ХОВ), поступающие различными путями со свалок и захоронений.

УРОВНИ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ОРГАНИЗАЦИИ. *Протоплазматический* – характерен для Protozoa; *клеточный* – Spongia (губок); *тканевой* – Celenterata; *органный* уровень характерен для плоских червей; у немертин возникает уже примитивный *системный* уровень, достигающий высшего развития у позвоночных.

ФАКТОРЫ NOD. От лат. nodus – *узел*. Регуляторные факторы эндосимбиоза, инициирующие процесс заселения корневых волосков (пилей) азотфиксирующими (клубеньковыми) бактериями группы *Rhizobium* и образование корневых клубеньков (узелков)*. Бактерии начинают синтезировать факторы NOD в ответ на специфические флавоноиды растений. С химической точки зрения факторы NOD представляют собой олигосахариды, которые, по-видимому, связываются корневым лектином, получившим название лектин-нуклеотид фосфогидролаза (LNP).

*Англ. root galls.

ФАКУЛЬТАТИВНЫЙ. От лат. facultatis – *способность*, *возможность*. Обладающий альтернативными возможностями (предоставляющий выбор). Например, факультативные механизмы метаболизма часто свойственны микроорганизмам.

ФАСЕТКА. От фр. facette – *скошенная боковая грань* < лат. facere – *делать*. Фасеточные глаза насекомых. Синоним – *омматидий*.

ФАУНА. От имени богини полей и лесов, покровительницы стад Фауны (Fauna*) в древнеримской мифологии. Совокупность всех видов животных в какой-либо местности или в каком-либо геологическом периоде. Животный мир континента, области, местности.

*Жена Фавна (Faunus – «Благоприятствующий») – низшего бога (сельского божества), который почитался древними латинянами, как бог полей и лесов, хранитель и покровитель стад.

ФЕНОЛОГИЯ. От греч. phaino – *являю*, *показываю* и logos – *учение*. Наука, изучающая явления природы, обусловленные сменой времён года.

ФЕНОПТОЗ*. От греч. phaino – *являю*, *показываю* и ptosis – *опадание*. Термин, обозначающий запрограммированную смерть многоклеточного организма. Старение – это медленный феноптоз. Предпочтение генома, а не индивида. Лучше умереть, чем выздороветь не по правилам. Сигнал на самоликвидацию генома. Чтобы дурная овца не испортила всё стадо.

*Термин был введён академиком В.П. Скулачёвым.

ФЕНОТИП. От греч. phainô – *являю*, *показываю* и typos – *отпечаток*, *образец*, *форма*. Совокупность внешних признаков и свойств организма, сформировавшихся в процессе индивидуального развития как результат взаимодействия генотипа (см. **Генотип**) и среды.

ФЕРУНГУЛЯТЫ. От лат. ferus – *дикий*, *жестокий* (fera – *зверь*) и angulus – *угол*, *пристанище*,

уединённое место. Обширная группа животных, объединённых генетическим родством, включает в себя кошек, собак, лошадей, коров, тюленей и китов.

ФИЛОГЕНЕЗ. От греч. phyle* – *племя*, *колено* и genesis – *происхождение*, *развитие*. Полная эволюционная история вида (эволюционная родословная), включая процесс образования и развития более высоких таксономических подразделений – родов, семейств, отрядов, классов и типов в течение всего времени существования жизни на земле (см. **Онтогенез**). Синоним – *филогения*.

*Лат. filia – *дочь*.

ФИЛОГЕНЕТИКА. От греч. phyle – *племя*, *колено* и «генетика». Раздел эволюционной науки, изучающий закономерности исторического развития различных таксономических групп организмов в течение геологического времени.

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЙ. От греч. phyle – *племя*, *колено* и genesis – *происхождение*, *развитие*. Имеющий отношение к филогенезу. Например, *филогенетический ряд*.

ФИЛОГЕНИЯ*. От греч. phyle – *племя*, *колено* и genesis – *происхождение*, *развитие*. Под филогенией понимают ход, скорость и характер эволюции той или иной группы организмов в пределах геологического времени.

*Термин впервые был предложен немецким биологом-эволюционистом Эрнестом Геккелем (Haeckel, 1834–1919) взамен более старого термина «систематика». Геккель также предложил первое «родословное древо» животного мира, сформулировал *биогенетический закон* и создал теорию происхождения многоклеточных организмов от двухслойного предка под названием «гаструла».

ФИЛОПАТРИЯ. От греч. phileō – *люблю* и patēr – *отец*. Термин, обозначающий феномен привязанности особи к месту своего рождения.

ФИЛЫ. От греч. phyle – *племя*. Царства живой природы – растений и животных.

ФИТОИД. От греч. phyton – *растение* и eidos – *сходство*. Термин для обозначения животных, напоминающих по некоторым характеристикам растения.

ФИТОПЛАНКТОН. От греч. phyton – *растение* и plankton – *блуждающий*. Сообщество организмов, взвешенных в толще океанической (морской) воды. Состоит из микроскопических водорослей. Фитопланктон пассивно перемещается с токами воды. В морских экосистемах фитопланктон находится в основании пищевой пирамиды; им питается зоопланктон, который, в свою очередь, идёт в пищу более крупным животным. Современный фитопланктон представлен тремя группами водорослей: *кокколитофоры** (наиболее древние формы), *динофлагелляты* (пирофитовые водоросли) и *диатомеи* (диатомовые водоросли – самая многочисленная и наиболее богатая по видовому и морфологическому разнообразию группа). Эти типы водорослей условно называют *бурыми водорослями***.

*Имеют известковые раковины – *кокколиты* (от греч. kokkon – *зерно* и lithos – *камень*), построенные из карбоната кальция.

**В русскоязычной таксономии обычно исключают из состава отдела бурых водорослей динофлагеллят. В англоязычной литературе термином brown algae (*бурые водоросли*) называют крупные водоросли, не относящиеся к фитопланктону.

ФИТОТРОН. От греч. phyton – *растение* и thronos – *место пребывания*, *средоточие*. Помещение для выращивания растений в контролируемых (по освещённости, теплу, влажности и др. факторам) условиях.

ФИТОФАГИ. От греч. phytophagous – *травоядный*. Общее название растительноядных организмов. Синоним – *фитофильные* организмы.

ФЛОККУЛЯЦИЯ. От англ. flocculation – *образование комочков* < лат. flocculus < floccus – *пушинка*, *маленький клочок* и -ia – *условия*. Процесс образования в жидкостях взвесей в виде хлопьев. Выпадение в осадок в виде хлопьев (хлопьевидная форма осадка). Например, *флоккулирующие* (хлопьевидные) дрожжи.

ФЛОРА. От лат. Flora – богиня цветов и весны в древнеримской мифологии. Совокупность всех видов растений в какой-либо местности или в каком-либо геологическом периоде.

ФОЛЕОБИСТЫ. От лат. foleo – *болтаться* и греч. bios – *жизнь*. Термин, обозначающий комменсалов, которые в гнёздах и норах проводят всю жизнь (облигатные комменсалы).

ФОЛЕОКСЕНЫ. От лат. foleo – *болтаться* и греч. xenos – *чужой*. Термин, обозначающий комменсалов, которые в гнёздах и норах встречаются случайно.

ФОЛЕОФИЛЫ. От лат. foleo – *болтаться* и греч. phileō – *люблю*. Комменсалы, встречающиеся в гнёздах и норах с большей вероятностью, чем в окружающей среде, т.е. предпочитающие жизнь в чужих убежищах из-за повышенной температуры, влажности или наличия пищи (органических остатков, помёта).

ФОРАМИНИФЕРЫ. От лат. foramen (foraminis) – *отверстие* и fero – *носить*, *нести*. Одноклеточные, главным образом, морские организмы подкласса корненожек (известно свыше тысячи видов*), заключённые в скелетные раковины, несущие отверстия, и образованные из карбонатов, силикатов, хитина или из сцементированных песчинок и минеральных частиц. Преобладают формы с микроскопическими размерами (0,1–1 мм), но встречаются также и гигантские виды до 20 см. Останки раковин фораминифер образуют так называемый глобигериновый (фораминиферовый), или океанический ил, из которого формировался мел.

*Описано больше 30 тыс. ископаемых форм.

ФОРЕЗИЯ. От греч. phoresis – *перенос*, *перевоз*, *перенесение*. Использование других организмов в качестве транспортного средства. Классический пример – рыбы-прилипалы, путешествующие на акулах, или прикрепление яиц овода к ногам москитов, которые переносят их с одного животного на другое.

ФОРЕТИЧЕСКИЕ СООБЩЕСТВА. От греч. phoresis – *перенос*, *перевоз*. Сообщества, в которых другие организмы используются в качестве транспортного средства. В таких сообществах транспортируемые особи обычно не причиняют никакого вреда животному-переносчику (например, гамазовый клещ, прикреплённый и телу жука из рода *Geotrupes*).

ФОССИЛИЗАЦИЯ. От лат. fossilis – *ископаемый*. Термин, использующийся для обозначения процесса превращения останков вымерших животных (в том числе, гоминоидов и гомининов) и растений в окаменелости.

ФОТИЧЕСКИЙ. От греч. photos (phos) – *свет*. Буквально: связанный со светом. Например, *фотическая зона* в водоёмах – зона обитания фототрофных организмов.

ФОТОПЕРИОДИЗМ. От греч. photos (phos) – *свет* и periodos – *обход* (период). Физиологические изменения у животных и растений, вызванные сменой освещённости (продолжительностью дня и ночи).

ФОТОТАКСИС. От греч. photos (phos) – *свет* и taxis – *расположение по порядку*. Двигательная активность свободно перемещающихся микроорганизмов (например, подвижных форм пурпурных бактерий), а также отдельных клеток или пластид в растительных клетках, вызванная направленным световым раздражением (односторонним светом). Фототаксис может быть положительным (движение в сторону источника света) и отрицательным (движение от источника света). Термин применим также для обозначения движения растений, вызванного светом (см. **Аэротаксис** и **Хемотаксис**).

ФОТОТРОПИЗМ. От греч. photos – *свет* и tropos – *поворот*. Свойство растений изгибаться в сторону источника света (положительный фототропизм) или отворачиваться от него (отрицательный фототропизм). Другими словами, направленная реакция искривления, вызываемая односторонним освещением. Искривление роста стебля обеспечивается ауксином, концентрация которого выше на затенённой стороне. Положительный фототропизм, или *гелиотропизм*, свойственен, например, подсолнечнику, получившему своё название именно из-за этого свойства, а отрицательный – зародышевому корню.

ФОТОТРОФЫ. От греч. photos (phos) – *свет* и trophe – *питание*. Синоним – *автотрофы* (см. **Автотрофы**).

ФОТОФОРЫ. От греч. photos (phos) – *свет* и phero (ferein) – *несу*, *переношу*. Органы свечения у глубоководных организмов. Например, фотофоры имеют некоторые виды акул.

ФРОНД. От лат. frondis (frons) – *листва*, *листья*, *зелень*. 1. Продолговатые листовидные пластинки ряски (плавающих или погружённых в воду многолетних растений семейства ряскоых (*Lemnaceae*)). Синоним – *листец*. 2. Вайя, лист пальмы, лист папоротника. 3. Слоёвище, таллом у низших растений.

ФУЛИГО. От лат. fuligo – *сажа**. Слизевик многоголовый. Отличается большими поперечными размерами плазмодия (от 25 см до 1 м в диаметре).

*Для большинства видов плазмодиев характерно наличие различных пигментов (определённая окраска – это видовой признак), которые играют роль своеобразных фоторецепторов, позволяющих слизевикам различать тёмные или освещённые места (многим слизевикам присущ отрицательный фототаксис).

ФУМИГАНТЫ. От лат. fumigare – *окуривать*, *дымить* < fumus – *дым*, *чад*. Вещества в виде дыма, применяющиеся как пестициды или для дезинфекции и дератизации.

ФУМИГАЦИЯ. От лат. fumigare – *дымить*. Окуривание. Метод борьбы с вредителями растений и паразитами животных с помощью окуривания дымом (газом) или парами отравляющих веществ-*фумигантов*.

ФУНГАЛЬНЫЙ. От лат. fungus – *гриб*, *грибовидный нарост*. Относящийся к грибам (Fungi).

ХАБИТ. От лат. habito – *обитать*, *жить*. Привычка.

ХАБИТУС (габитус). От лат. habitus – *телосложение* < habito – *обитать*, *жить*. Физические характеристики тела человека.

ХЕМОСИСТЕМАТИКА. От позднегреч. chemo (chēmeia) – часть сложных слов, указывающая на отношение к химии. Систематика организмов, построенная на основе способности отдельных видов синтезировать определённые метаболиты, например, на способности высших растений синтезировать различные флавоноиды.

ХЕМОТАКСИС. От позднегреч. chemo – *химия* и taxis – *расположение по порядку* (*упорядоченное движение*). Двигательные реакции клеток или одноклеточных организмов, обусловленные химическими соединениями. Друими словами, процесс направленного движения подвижных клеток (например, лейкоцитов и сперматозоидов), а также подвижных микроорганизмов, растений и животных под влиянием химических стимулов (в зависимости от градиента концентраций хемотаксических агентов, главным образом пептидов и белков). Например, хемотаксические пептиды бактерий вызывают хемотаксис нейтрофилов, проникающих в очаг воспаления. Возможно, что хемотаксический процесс обеспечивает целенаправленный рост аксонов в эмбриогенезе или при

их посттравматической регенерации. Различают *положительный* (движение в сторону раздражителя) и *отрицательный* хемотаксис. Классический пример положительного хемотаксиса – скопление сперматозоидов папоротника (антерозоидов) на архегонии, выделяющем привлекающее вещество – яблочную кислоту (малат).

ХЕМОТРОПИЗМ. От позднегреч. chemo – *химия* и tropos – *поворот*. Направленный в сторону химического стимула рост растений.

ХЕМОТРОФЫ. От позднегреч. chemo – *химия* и trophe – *питание*. Организмы (бактерии), способные усваивать CO_2 за счёт энергии, получаемой при окислении неорганических соединений. К хемотрофам, например, относятся аэробные бактерии (водородные, нитрифицирующие, тионовые и др.), которые усваивают CO_2 так же, как при фотосинтезе (цикл Кальвина). Анаэробные хемотрофы восстанавливают, например, соединения серы. В 2011 г. обнаружены бактерии, обитающие в условиях вечной мерзлоты, в лавовых трубках из оливина* на высоте 5 000 м в Каскадных горах. В отсутствие органического материала и кислорода эти бактерии для получения энергии окисляют оливиновое железо (т.е. относятся к *литотрофам*). В то же время бактерии, добытые изо льда, в условиях с нормальным содержанием кислорода и при комнатной температуре способны использовать в качестве источника энергии сахар, т.е. являются факультативными хемотрофами (см. **Литоавтотрофия, Литотрофы** и **Хемосинтез**). Синонимы: *хемосинтетики*, *литотрофы*.

*Минерал оливин имеет вулканическое происхождение и содержит неокисленное железо (состоит из силикатов магния и железа). Получил своё название из-за жёлто-зелёного цвета от лат. oliva < oleum – *масло*.

ХОББИТЫ. В 1998 г. археологи сделали сенсационное открытие, обнаружив в пещере «Лиань Буа» («Лиан-буа»)*, расположенной на индонезийском острове Флорес («Цветок»), останки ископаемого карликового гоминида, относящегося к роду *Homo* (назвали его *Homo floresiensis*, а журналисты тут же окрестили *хоббитом*, памятуя новеллы Толкиена о приключениях хоббитов) и жившего всего 13–18 тыс. лет назад. Подтверждением правдивости находки служат фольклорные предания, сохранившиеся и по сей день в деревнях Флореса, о кровожадном волосатом маленьком человечке по прозванию «ибу-гого» – «бабушке, которая ест всё подряд». Хотя размеры тела и головного мозга этого гоминида чрезвычайно малы (череп у флоресского человека размером с крупный грейпфрут), но он умел изготавливать орудия труда и коллективно охотился. Эти факты у многих скептически настроенных учёных-антропологов породили сомнения в такой выдающейся продуктивности мозга флоресских карликов, поскольку такой малый объём мозга не был обнаружен ни у одного представителя гоминид, ни даже у прогрессивных приматов, живших последние 3 млн лет. Поэтому это существо то признавалось самостоятельным видом, то считалось современным человеком, но с серьёзной патологией развития – *микроцефалией*, т.е. с аномально недоразвитым мозгом. Недавно появились новые данные, касающиеся изучения не только черепа, но и запястья флоресского хоббита, которые приближают его к ранним гоминидам и шимпанзе, и отдаляют от современных людей и даже от неандертальцев.

Открытие гена, кодирующего белок *перицентрин* и влияющего на развитие мозга и размеры тела у человека, породило версию, согласно которой на острове Флорес жили мутанты современных людей по этому гену, а не отдельный биологический вид.

*Ископаемому виду было присвоено обозначение LB, образованное как аббревиатура от названия пещеры «Лиань Буа» (соответственно останки разных особей обозначаются цифрами, например, LB1 – первая особь, получившая прозвище Фло, от которой сохранился наиболее полный скелет).

Следует отметить, что интеллектуальная продуктивность человеческого мозга напрямую не зависит от его массы. Например, пишут, что мозг у французского писателя и интеллектуала Анатоля Франса соответствовал объёму мозга *Homo erectus*, жившего более 200 тыс. лет назад, т.е. был на треть меньше, чем у среднего человека. Небольшим был мозг и у французского математика Эвариста Галуа.

Одновременное существование нескольких видов рода *Homo* подтверждает представления о том, что в природе нет «стадийности», её мы придумали сами для лёгкости понимания эволюционной истории, истории человечества и его культуры. В качестве примера можно привести эпоху Ренессанса – Возрождения, которую историки-культурологи выдумали и населили яркими и запоминающимися персонажами.

ХОЛОГАМИЯ. От греч. cholos – *целый* и gamos – *брак*. Половое размножение, при котором сливаются две обычные вегетативные клетки. Такой процесс характерен для некоторых колониальных жгутиковых.

ХОМИНГ. От англ. homing – *возвращение домой*. Термин, использующийся в различных областях биологии (см. также **Хоминг** в разделе **«Клеточная биология»**). В зоологии *хоминг* – это способность птиц, животных и рыб находить дорогу к дому («инстинкт дома», «инстинкт *хоминга*»). Считается, что инстинкт хоминга связан с механизмами навигации, ориентации и импринтинга неповторимых местных запахов (например, у проходных рыб).

ХОРДА. От лат. chorda < греч. chorde – *струна*. Продольный спинной скелетный тяж (первичная скелетная ось) у хордовых животных, покрытый снаружи соединительнотканной эластичной

оболочкой. У позвоночных животных хорда присутствует в период зародышевого развития, а затем замещается позвоночником; сохраняется во взрослом состоянии только у круглоротых и некоторых рыб.

ХОРДОВЫЕ ЖИВОТНЫЕ (chordata). От лат. chorda < греч. chorde – *струна*. Тип животных, для которых характерно наличие хорды – несегментированного первичного скелетного хрящевого образования, возникающего в эмбриогенезе. У низших хордовых хорда функционирует всю жизнь. У высших – позвоночных животных на месте хорды позже формируется позвоночник (частично или полностью замещая хорду). К типу хордовых относятся оболочники (*Tunicata*), бесчерепные (головохордые – типичный представитель *ланцетник*) и позвоночные (*Vertebrata*).

ХОРИОЦЕНОЗ. От греч. chorion – *оболочка* и koinos – *общий*. Сообщество организмов, занимающее *биохорион* (см. **Биохорион** и **Биоценоз**).

ХОРОЛОГИЯ*. От греч. choros – *место, обычное время* и logos – *слово*. Раздел биогеографии и биологии, изучающий причины распространения отдельных систематических групп организмов (размещения организмов в пространстве).

*Термин предложен немецким биологом Эрнестом Геккелем (см. **Экология**).

ХОРОТЕЛИЯ* (горотелия). От греч. choros – *место, обычное время* и têlos – *конец, хвост*. Средний темп эволюционного процесса, характерный для многих групп организмов (см. также **Брадителия** и **Тахителия**).

*Термин ввёл Дж. Симпсон (G.F. Simpson, 1944).

ХРОН*. От греч. chronos – *время*. Единица измерения времени в эволюции (1 хрон = 1 млн лет; 1 миллихрон = 1 тыс. лет; 1 килохрон = 10^9 лет).

*Термин ввёл в 1957 г. английский биолог и философ Хаксли Джулиан Сорелл (Huxley J.S., 1887–1975) – один из главных создателей *синтетической теории эволюции*.

ХРОНОБИОЛОГИЯ. От греч. chronos – *время* и «биология». Раздел биологии, изучающий циклические процессы в организме, связанные с суточной (циркадные или околоциркадные ритмы) или сезонной периодичностью.

ЧАГАСА БОЛЕЗНЬ. Паразитарное заболевание, распространённое в Южной Америке и вызываемое простейшими *Trypanosoma cruzi*. Способ заражения – попадание фекалий насекомых в ротовую полость человека.

ЧУЖЕРОДНОЕ СОЕДИНЕНИЕ. Вещество, которое данный организм не может использовать ни для каких метаболических процессов. Зачастую такие вещества часто обладают определёнными токсическими свойствами. Интересно, что в организме животных и человека эволюционно появились системы защиты от чужеродных соединений – ксенобиотиков (см. **Ксенобиотики**). Интересен вопрос: каким же образом природа «могла» предвидеть появление, например, антропогенных загрязнителей? Синоним – «*чужеродное вещество*».

ЦЕНОБИИ. От греч. koinos – *общий*, bios – *жизнь* и eidos – *сходство*. Комплексы слабо объединённых клеток, возникающие в результате их деления. В ценобиях клетки остаются связанными с помощью студенистого материала, набухших клеточных стенок или так называемых «целлюлозных домиков», не образуя при том функционального единства и тем более не обладая дифференциальной специализацией. Даже некоторые прокариоты могут образовывать легко разрушаемые ценобии. С общебиологической точки зрения ценобии представляют собой одну из эволюционных ступеней на пути возникновения истинной многоклеточности (см. **Колонии**).

ЦИКЛОМОРФОЗ. От греч. kyklos – *круг*, morphe – *форма* и -osis – *состояние*. Сезонная смена поколений у одного вида животных, отличающихся друг от друга по морфологическим признакам. Так, например, у дафний форма и величина карапакса закономерно изменяются в соответствии с сезонными различиями среды обитания.

ЦИЛИАТУРА. От англ. ciliature < лат. cilia – *реснички*. Ресничный покров.

ЦИРКАДНЫЕ РИТМЫ (биоритмы). От лат. circa – *вокруг, около* и dies – *день*. Термин, обозначающий ритмы, период которых равен или близок к 24 часам (суткам) и которые подчиняются циклам смены дня и ночи, вызванным вращением Земли. *Циркадные* биоритмы определяют периодичность в изменении поведения, протекания физиологических функций и метаболизма, близкую к суточной. Примеры циркадных ритмов весьма многочисленны и многообразны. Так, у человека под влиянием внутренних ритмов температура тела повышается к 7 часам вечера и падает до минимальной к 4 часам утра. По утрам секреция кортизола (гормона стресса) в 10–20 выше, чем ночью. К 7–8 часам утра прекращается секреция мелатонина и начинается после 9 часов вечера. К циркадным ритмам относятся ритмы, регулирующие смену циклов сна и бодрствования (так называемые «биологические часы»). У многих видов можно добиться изменения суточных ритмов путём извращения светового режима (свет ночью и темнота днём), хотя устойчивость ритмов может сохраняться в течение нескольких суток или даже месяцев.

В состоянии полной сенсорной депривации циркадные ритмы человека стремятся к 25 часам. Интересно отметить, что такую продолжительность имеют сутки на Марсе.

Главными водителями циркадных ритмов считаются два кластера нервных клеток, расположенные в гипоталамусе, в центре, названном *супрахиазматическим* ядром (СХЯ) (от лат. supra – *сверху, сверх* и греч. chiasmos – *перекрест, крестообразный*, подобно букве χ). Эти центры, изменяя активность многих физиологических систем, сообщают

также эпифизу («шишковидной железе»), когда нужно включать или прекращать синтез мелатонина. Активность клеток СХЯ, в свою очередь, зависит от информации, поступающей от специальных *ганглийных* клеток сетчатки, чувствительных к уровню освещённости. У мух, мышей и человека обнаружены четыре гена, управляющих суточными ритмами, и их периодическая активность характерна не только для клеток СХЯ, поэтому считается, что и в других органах есть свои собственные осцилляторы (см. также **Мелатонин** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**).

ЦИСТА. От лат. cista < греч. kystis – *пузырь* (*ящик*). Плотная наружная оболочка у многих беспозвоночных, а также форма существования самих низших организмов (простейших одноклеточных и низших растений, а также некоторых беспозвоночных животных), приспособленная для переживания неблагоприятных условий внешней среды. Организм в состоянии *цисты* покрыт плотной защитной оболочкой и находится в состоянии покоя. Процесс образования цисты – *инцистирование*. У простейших (например, у инфузорий) возможно бесполое размножение в состоянии цисты, и происходит оно митотическим путём по типу дробления, т.е. без предварительного роста делящихся клеток.

ШОКОВАЯ БОЛЕЗНЬ. От англ. schock (фр. choc) – *удар*. Физиологический эффект снижения плодовитости и увеличения смертности в популяции, причиной которого становится внутривидовая конкуренция, возрастающая при резком увеличении плотности популяции. Считается, что *шоковой болезнью* можно объяснить циклические колебания численности леммингов или других грызунов*.

*Учащающиеся встречи между особями в силу нетерпимости зверьков друг к другу приводят к дракам и сопровождающему их стрессу, что нарушает деятельность гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы (шок) с развитием гипогликемии. Ослабленные стрессом животные оказываются подверженными болезням и заражению паразитами, в результате чего популяция начинает сокращаться.

ЭВЕНТУАЛЬНЫЙ. От лат. eventus – *исход*, *последствие*. Возможный при благоприятных обстоятельствах (возможный при случае).

ЭВИСЦЕРАЦИЯ. От лат. eviscero – *вынимать внутренности* (viscera – *потроха*). Способность некоторых организмов выбрасывать наружу внутренние органы (внутренности). Обычно сопутствует *автотомии*. Явление, характерное, например, для голотурий (морских огурцов).

ЭВО-ДЕВО (evo-devo). От англ. evolution-development – *эволюция развития*. Название новой области биологии, занимающейся изучением роли генов в эволюции и влияния их на формирование анатомической структуры организмов.

ЭВОЛЮЦИОННЫЙ ПРОГРЕСС. От лат. progressus – *движение вперёд*, при котором менее совершенное сменяется более совершенным. Термин, по-видимому, абсолютно не правомочный, поскольку у эволюции нет вершин и только однонаправленного (прогрессивного) усложнения форм и функций. К тому же сложность не является целью эволюции, а естественный отбор обеспечивает только предпочтение более удачным для данной среды обитания решениям. С уверенностью можно говорить лишь о временном, более или менее длительном, эволюционном успехе.

Вся биологическая эволюция – это постоянная работа над ошибками. Это перелицовка уже сконструированной и сшитой одежды под другой сезон.

ЭВОЛЮЦИЯ. От англ. evolution* < лат. e (э) – *раз* и volvere – *крутить*** Буквально: *разворачивание*, *развёртывание*. Обычно эволюцию рассматривают как процесс постепенного необратимого исторического изменения (развития) живой природы. При этом эволюция видов идёт одновременно с эволюцией экосистем, в которые они включены. Главным условием, приведшим к эволюционному процессу, ведомому естественным отбором, было *биоразнообразие*, возникающее как следствие изменений внешней среды, происходящих под влиянием постоянно протекающих процессов континентального дрейфа или внезапно возникающих в результате глобальных катастроф. Поэтому эволюцию невозможно представить без многократно повторявшихся в истории Земли гигантских катастроф, прежде всего климатических, включая ледниковые периоды, из которых важнейшим для эволюции было оледенение, случившееся около 650 млн лет назад. Возможно, что эпоха оледенения положила начало многоклеточных организмов; без него до сих пор на планете не было бы ничего, кроме бактериальной слизи.

Биоразнообразие уже существовало во времена первых одноклеточных организмов, становясь источником рекрутирования наиболее жизнеспособных форм. В основе биоразнообразия лежит генетическая изменчивость***, благоприятствующая или, напротив, мешающая выживанию и успешному воспроизводству, а внешние факторы осуществляют отбор наиболее приспособленных генетических вариантов. Эволюция – это трагическая история постоянной выбраковки и переделки живых существ через их стремление к совершенствованию (отнюдь не только через усложнение, поскольку эволюция часто сопровождается утратой какого-то признака), всегда граничащее с риском исчезнуть навсегда. В то же время именно «оправданный риск» и помогает организмам выживать в большинстве случаев. Перспективен только тот, кто способен изменяться****, кому

доступно адекватное среде преобразование, обеспечивающее успех. Интересно, что Природа в процессе эволюционных изменений стремится использовать уже существующие структуры, т.е. в буквальном смысле не умножает число сущностей, а, напротив, создав какой-нибудь уникальный «инструмент», старается его унифицировать и диверсифицировать. Говоря современным языком, эволюция имеет дело с пакетами информации и ничего не изобретает снова. Различное строение тела у животных – это только вариации одной хорошо апробированной схемы. В процессе эволюции преобразование тел животных идёт исключительно через изменение механизмов, управляющих их строительством. При этом существует общая закономерность, понятая только недавно и заключающаяся в том, что эволюция скорее идёт на уровне регуляторных, а не структурных генов (последовательностей). Как показывают данные сравнительной геномики, структурные гены мыши и человека могут иметь совершенно одинаковые последовательности (см. также **Генетические регуляторы** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**).

Если говорить отдельно об эволюции человека, то мы – это последнее счастливое звено в непрерывной цепочке роковых случайностей, поскольку нас могло и не быть. Скорее всего, для человека главным условием эволюционного успеха стало не столько изменение наследственной информации, сколько приобретаемые и передаваемые из поколения в поколение при помощи языка знания. Но если исходить из организационной структуры генома человека, то следует подчеркнуть, что человечество вряд ли уже испытало все превратности своей эволюционной судьбы. Кроме того, интересно вспомнить, что именно у человека появились странные особенности (если хотите, свойства), которые вряд ли можно назвать нужными для выживания, такие как, например, способность мечтать и верить, да и любовь будет из того же разряда!

*Термин «эволюция» впервые применил английский биолог М. Хейл (M. Hale, 1677) как понятие, объединяющее индивидуальное и историческое развитие.

**Ср.: слово ре*вольвер*.

***Следует подчеркнуть, что изменчивость, связанная с мутациями, лежит в основе только эволюции вирусов и бактерий. Эволюционная изменчивость у эукариотических организмов – это, скорее, рекомбинации генов, изменения в их регуляторных системах, приводящие к возникновению новых генных сетей или генов с изменённой регуляцией экспрессии. По-видимому, важнейшую роль в эволюции эукариотических организмов играют подвижные генетические элементы – транспозоны и эндогенные вирусы, перестраивающие геномы или их отдельные участки. Не следует сбрасывать со счетов и вирусы (особенно ретровирусы), способные мутировать с огромной скоростью и привносить в геномы клеток-хозяев новый генетический материал. Наконец, возможно и эволюционное участие паразитических микроорганизмов.

****В то же время существует множество организмов, не меняющихся в течение десятков и даже сотен миллионов лет! (см. также **Лука** и **Рефугиумы**).

«Без эволюции биология не имеет смысла».
Ф.Г. Добржанский (1900–1975).

ЭВРИБИОНТЫ. От греч. eurys – *широкий* и bios – *жизнь*. Организмы, отличающиеся высокой экологической пластичностью и способные к существованию в условиях, характеризующихся широкими пределами изменений факторов среды обитания (температуры, влажности, инсоляции, солёности и др.). Эврибионтам свойственны более широкие ареалы обитания, чем *стенобионтам* (см. **Стенобионты**).

ЭВРИТЕРМНОСТЬ. От греч. eurys – *широкий* и therme – *тепло*. Способность организма жить в условиях внешней среды с широкой вариабельностью температур (см. **Стенотермность**).

ЭВРИТОПНОСТЬ. От греч. eurys – *широкий* и topos – *место*. Способность организма к широкому расселению (распространению). Эвритопные виды отличаются повышенной экологической валентностью.

ЭВРИФАГИ. От греч. eurys – *широкий* (сравни англ. every – *каждый*) и phagein – *пожирать*. Способность питаться разнообразной пищей (см. **Полифаги**).

ЭВРИЭК. От греч. eurys – *широкий* и «(эк)ология». Организм, способный выносить сильную вариабельность условий окружающей среды.

ЭДАФИЧЕСКИЙ. От греч. edaphos – *основание*, *почва*. Термин относится к почвенным, водным, топографическим особенностям (уклон, уровень грунтовых вод, экспозиция), влияющим на характер сукцессии.

ЭДАФОЛОГИЯ. От англ. edaphology < греч. edaphos – *основание*, *почва*. Почвоведение.

ЭДАФОН. От греч. edaphos – *основание*, *почва*. Совокупность организмов, обитающих в почве (почвенная фауна и флора – бактерии, грибы, водоросли, черви, членистоноие) и представляющих собой замкнутое сообщество. В составе эдафона большую роль играют микроорганизмы, участвующие в разложении органических веществ и фиксации азота.

ЭКВИПОТЕНЦИАЛЬНЫЙ. От лат. aequus – *равный* и potentia – *сила*. В буквальном смысле, *имеющий равные возможности*. Например, полушария головного мозга изначально *эквипотенциальны*, а затем наблюдается их латерализация*, или *асимметрия мозга* (левши – правши**), в

основе которой лежит разной химизм полушарий (различная нейрохимия), определяемый также и эндокринным статусом. В гендерном смысле женский мозг более сглажен, т.е. менее асимметричен. При психических болезнях всегда нарушается баланс полушарий. Человек не уникален в своей асимметрии; она, по-видимому, не раз возникала в течение эволюции.

*От лат. lateralis – *боковой* < latus – *бок*.

**Имеют различный *латеральный профиль*, который затрагивает не только руки, но и глаза, и уши, и т.д.

ЭКДЕМИЧНЫЙ. От греч. exo – *внешний* и demos – *население*. В буквальном смысле, *завезённый*. Например, завезённые (интродуцированные) биологические виды. Противоположен ему по значению термин *эндемичный* (*эндемический*) – местный, свойственный только данной местности (эндемическое заболевание, например *зоб* – разрастание ткани щитовидной железы при дефиците йода в воде и почве в данной местности).

ЭКЗОСКЕЛЕТ. От греч. exo – *вне* и skeleton – *высохшее тело*. Внешний (наружный) хитиновый скелет, характерный для членистоногих (ракообразных, пауков, скорпионов и насекомых) (см. также **Эндоскелет**).

ЭКЗОТОКСИНЫ. От греч. exo – *вне* и toxicon – *яд*. Ядовитые вещества, выделяемые бактериями в окружающую среду.

ЭКЗУВИЙ. От лат. exuviae – *снятая одежда*, *линовище*, *сброшенная старая кожа*. Сброшенная хитиновая шкурка.

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЛИЦЕНЗИЯ. От греч. oikos – *дом*, logos – *учение* и лат. licentia – *вольность*, *право*, *полномочие*. Спектр факторов, предоставляемых организму его местообитанием для использования.

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ НИША*. От греч. oikos – *дом*, logos – *учение* и итал. nicchia < лат. nidus – *гнездо*. Место, занимаемое данным организмом в сообществе или экосистеме; зависит от структурных адаптаций, физиологических реакций и поведения. В отличие от понятия «*местообитание*» термин «*экологическая ниша*», относится не к пространственному положению, а скорее, к функции организма, к его роли или его «профессии» в сообществе**. Знание экологической ниши позволяет ответить на вопросы, как, где и чем питаются особи данного вида, как они размножаются и отдыхают.

*Понятие впервые предложил английский эколог Кристофер Элтон (Elton Ch., 1927).

**По образному выражению Одума (Odum E.P., 1971), местообитание – это адрес вида, тогда как экологическая ниша – это его занятие в той системе видов, к которой он принадлежит.

«ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ПОЛ». Феномен появления «третьего пола» в условиях двух различающихся сред обитания. Известно, что в некоторых случаях существуют разные самцы при одинаковых самках. Например, мелкие и крупные самцы у лососей, у пресноводных речных рыб «вегетарианцев», которые в озёрах разделяются на хищников и пелоидофагов (илоедов), а также у пауков и пчёл.

ЭКОЛОГИЯ*. От греч. oikos – *дом*, *жилище* и logos – *учение*. 1. Наука, изучающая условия существования (местообитания) живых организмов и взаимоотношения (взаимосвязи) их с окружающей средой обитания. 2. Наука, изучающая взаимоотношения человеческого общества с окружающей природой, или, другими словами, *образ жизни*. Основное теоретическое положение современной экологии может быть выражено словами Г.В. Никольского: «*Всякий организм, популяция, вид живёт за счёт своей специфической среды, вне взаимодействия с которой он прекращает своё существование*». Экологию разграничивают на три крупных подразделения: *аутэкологию*, *динамику популяций* и *синэкологию*.

*Термин впервые использовал в 1866 г. немецкий биолог-эволюционист Эрнст Геккель (1834–1919) в своей работе «Generelle Morphologie der Organismen».

ЭКОСИСТЕМА*. От греч. oikos – *дом*, *жилище* и «система». Надорганизменное объединение с определённым видовым составом, представляющее собой более или менее устойчивую, самодостаточную функциональную единицу, включающую биотические и абиотические компоненты, или, другими словами, система, состоящая из двух компонентов – *биотопа* и *биоценоза*, взаимодействующих друг с другом. Состав экосистем характеризуется не видовым составом, а *жизненными формами* входящих в них организмов. Полная экосистема состоит из первичных *продуцентов* и *консументов*, потребляющих произведённую продуцентами органику, а также *деструкторов* (минерализующих организмов). Абиотические компоненты экосистемы обычно называют *окружающей средой*, хотя в это понятие могут входить и биотические компоненты (см. **Биогеоценоз** и **Трофические цепи**). *При антропоморфном взгляде на Природу можно сказать, что её главная задача – это поддержка экологического баланса или природного равновесия в экосистемах*.

*Природные экосистемы – леса, луга, болота, степи. Искусственные экосистемы – аквариум, водохранилище, хлопковое поле и т.д. Понятие «*экосистема*» не имеет ранга и размерности. Оно применимо как к простым (аквариум) и искусственным (водохранилище), так и к сложным природным комплексам организмов вкупе с их средой обитания, т.е. *биогеоценозам*.

ЭКОСФЕРА. От греч. oikos – *дом*, *жилище* и sphaira – *шар*. Глобальная система, сформированная биосферой и парабиосферными средами (верхней атмосферой и глубинными осадочными слоями горных пород).

ЭКОТОП. От греч. oikos – *дом*, *жилище* и topos – *место*. Переходная зона между соседними биоценозами, например, заросли кустарника, отделяющие лес от поля. Фауна *экотопа* в видовом отношении богаче фауны соседних биоценозов (так называемый «краевой эффект»).

ЭКОФАЗА. От греч. oikos – *дом*, *жилище* и phasis – *появление*. Стадия жизненного цикла (стадия развития) какого-либо вида организмов, приспособленного к определённой экологической нише. Например, гусеница, куколка и бабочка – экофазы жизненного цикла у чешуекрылых.

ЭКСИТОЗ. От лат. exsiccare – *иссушать* и греч. -osis – *состояние*. Недостаточность влаги.

ЭКСТРЕМОФИЛЫ. От лат. exremus – *крайний* и phileo – *любить*. Одноклеточные организмы, способные существовать в крайне неблагоприятных для жизни условиях. К экстремофилам относятся, например, микроорганизмы, обитающие в толще ледников. Обладают особенной структурой ДНК, переносящей полное высушивание и замораживание без разрушения. Именно экстремофилы перенесли глобальное оледенение*, случившееся 650 млн лет назад (см. **Строматолиты**).

*Это катастрофическое климатическое событие открыло новые страницы в эволюционной истории Земли; в противном случае на нашей планете до сих пор существовали бы только слизистые маты из микроорганизмов.

ЭКТОПАРАЗИТЫ. От греч. ektos – *снаружи* (англ. out side). Паразиты, обитающие на поверхности тела хозяина, например, головная вошь или бескрылая муха овечья кровососка (*Melophagus ovinus*).

ЭКТОТЕРМЫ. От греч. ektos – *снаружи* и therme – *жар*, *тепло*. Холоднокровные животные с низкой скоростью метаболизма, производящие мало внутреннего метаболического тепла и активизирующиеся за счёт тепла внешнего. К ним относятся амфибии и рептилии (см. **Мезотермы** и **Эндотермы**). Синоним – *пойкилотермные животные*.

«ЭЛЕМЕНТАРНЫЙ МОЗГ». Название, данное относительно сложно организованной нервной системе, включающей орган ориентации в пространстве и обеспечивающей разнообразные формы поведения у гребневиков. Считается, что группа гребневиков в процессе эволюции отделилась от остальных многоклеточных около 600 млн лет назад и пошла «своим» путём развития. Данные по расшифровке генома *морского крыжовника** (*Pleurobrachia bachei*) показали, что у гребневиков отсутствует большинство генов, кодирующих белки-рецепторы нервных клеток, участвующих в передаче сигналов между нейронами и типичных для остальных животных. Для гребневиков характерен только один нейромедиатор – глутамат, что указывает на возможность независимого, параллельного возникновения нервной системы в далёких таксономических группах животных. Интересно отметить, что некоторые гребневики способны восстанавливать нервные клетки. После повреждения «элементарный мозг» полностью регенерирует за 3–4 суток.

*Полупрозрачное тело гребневика покрыто продольными полосками, придающими ему сходство с крыжовником.

ЭМЕРДЖЕНТНЫЙ. От англ. emergent – *внезапно возникающий* < emerge – *всплывать*. Возникающий скачкообразно, внезапно усложняющийся. Как правило, это относится к скачкообразному усложнению биологических систем. Эмерджетные системы имеют определённый *критический* уровень сложности. К таким системам относятся «*жизнь*», или мозг, но только генерирующий *сознание*.

ЭМПАТИЯ. От англ. empathy – *сочувствие*, *сопереживание*. В последние годы было установлено, что даже курицы (птицы, которых традиционно считали глупыми) способны к *эмпатии* и обладают коммуникативными навыками. Отсюда возникает этическая дилемма: не пора ли людям пересмотреть своё отношение к сельскохозяйственным животным.

ЭНДЕМИЧЕСКИЙ (эндемичный). От греч. endemos – *местный*. Свойственный только данной местности (эндемичный вид организмов).

ЭНДЕМЫ. От греч. endemos – *местный*. Растения или животные, обитающие только в определённой географической области.

ЭНДОСМОС. От греч. endon – *внутри* и osmos – *толчок*, *давление*. Осмос, направленный внутрь клетки.

ЭНДОПАРАЗИТЫ. От греч. endon – *внутри* и parasitos – *нахлебник*. Организмы, живущие в тканях или органах других организмов (живущие в теле хозяина).

ЭНДОСИМБИОЗ. От греч. endon – *внутри* и symbiosis – *сожительство*. 1. Взаимоотношения между двумя организмами, при которых один организм существует внутри другого* (см. также **Бактериоциты**). 2. Совместное существование путём слияния (поглощение без переваривания) гипотетических одноклеточных организмов, приведшее на ранних этапах эволюции к созданию современных эукариотических клеточных форм, содержащих такие мембранные органеллы, как митохондрии** и пластиды.

*Примером эндосимбиоза могут служить *корневые клубеньки*, возникающие при инфицировании корневых волосков у некоторых растений бактериями группы *Rhizobium*, ассимилирующих атмосферный азот (см. **Факторы NOD**).

**Филогенетический анализ рибосомных РНК и белков, цитохромоксидазы и NADH-дегидрогеназ митохондрий продемонстрировал близкое родство митохондрий с представителями α-протеобактерий (домен эубактерий).

ЭНДОСКЕЛЕТ. От греч. endon – *внутри* и skeleton – *высохшее тело*. Костный скелет тела у позвоночных животных. Термин подчёркивает противоположность понятию *экзоскелет* (внешний скелет).

ЭНДОСПОРА. От греч. endon – *внутри* и spora – *семя*. 1. Форма некоторых бактерий (с развитой оболочкой и редуцированной цитоплазмой), позволяющая им переживать неблагоприятные внешние условия. Эндоспоры часто образуют представители родов *Bacillus* и *Clostridium*. 2. Грибковая спора, развивающаяся внутри клетки или в трубчатом (тубулярном) конце спорофора.

ЭНДОТЕРМЫ. От греч. endon – *внутри* и therme – *жар*, *тепло*. Теплокровные животные (млекопитающие и птицы), поддерживающие температуру своего тела постоянной за счёт активных метаболических процессов и не зависящие от температуры внешней среды (см. **Мезотермы** и **Эктотермы**). Синоним – *гомойотермные животные*.

ЭНДОТОКСИНЫ. От греч. endon – *внутри* и toxicon – *яд*. Токсические вещества, освобождающиеся после гибели и распада бактерий в организме-хозяине.

ЭНДОТРОФЫ. От греч. endon – *внутри* и trophe – *питание*. Паразитические организмы (например, грибы), поселяющиеся внутри питающего их организма.

ЭНДОФИТЫ. От греч. endon – *внутри* и phyton – *растение*. Растительные эндопаразиты (растительные организмы, обитающие в теле организма-хозяина) (см. **Эндопаразиты**).

ЭНЕРГИДА. От греч. energos – *действующий* и eidos – *сходство*. 1. В общем смысле, ядро и окружающий его участок цитоплазмы в клетке. 2. Участок протоплазмы многоядерных вегетативных тел* (у водорослей и грибов), на который «распространяется» влияние одного ядра (его «сфера влияния»).

*Например, многоядерные нерасчленённые тела имеют *сифоновые водоросли*, а тело *сифонокладных водорослей* подразделено поперечными перегородками на многоядерные отсеки.

ЭОЦИТЫ. От греч. eös – *утренняя заря* и kytos – *клетка*. Буквально: *первоначальные* или *ранние* клетки. Название, данное недавно открытым термофильным, ассимилирующим серу археям, образующим сильно разветвлённую эволюционную линию, связанную с линией эукариот.

ЭПИГЕНЕЗ. От греч. epi – *на*, *над* и genesis – *происхождение*. Термин, относящийся к биологии развития и являющийся основным понятием *эпигенетической доктрины*, выдвинутой во второй половине XVIII в. в противовес господствовавшему *преформизму* (см. **Преформизм**) и объясняющей процесс зародышевого развития организма как осуществление последовательных новообразований из бесструктурной плазмы (субстанции) оплодотворённого яйца. Согласно современным представлениям сложное устройство многоклеточного организма возникает из относительно просто устроенной одноклеточной зиготы в результате развёртывания генетической программы в процессе взаимодействия генов и окружающей среды, а не является изначально заложенным в яйцеклетку. Эпигенез по своей сути обусловливает однонаправленность эмбрионального развития.

ЭПИМОРФИЧЕСКАЯ РЕГЕНЕРАЦИЯ. От греч. epi – *на*, *над*, morphe – *форма* и лат. regeneratio – *возрождение*. Восстановление организмом повреждённых или утраченных органов и частей тела. Например, регенерация утраченного хвоста у ящерицы. К этой форме регенерации относится также способность тритона или рыбы-зебры восстанавливать целые органы. Процесс регенерации подчиняется важной закономерности, характерной для эволюции высших форм животных: чем выше уровень организации животного, тем ниже у него способность к регенерации. Из позвоночных животных *саламандра* – единственное существо, обладающее уникальной способностью полностью отращивать утраченные конечности.

ЭРГАТОИДНЫЙ. От англ. ergate – *муравей-рабочий* < греч. ergatis – *рабочий* и eidos – *сходство*. Буквально: похожий на муравья-рабочего. Например, *эргатоидный* самец – бескрылый муравей-самец, похожий на муравья-рабочего, или *эргатоидная* самка.

ЭРЕМОФИТЫ. От греч. eremos – *пустыня* и phyton – *растение*. Растения пустынных сообществ.

ЭРИОХОРЫ. От греч. erio – *шерсть* (*ткань*) и choros – *место*. Растения, семена которых распространяются с шерстью животных.

ЭСТИВАЦИЯ. От лат. aestivus – *летний* (aestivalis – *использующийся летом*) (англ. estival – *встречающийся летом*). Летняя спячка у пустынных животных. Например, способ переживания земляными червями засушливого летнего периода, когда сильно высыхает почва. В это время они образуют почти шаровидные защитные «капсулы» и могут потерять больше половины своей воды. С наступлением дождей возвращаются к активному состоянию.

ЭТОЛОГИЯ*. От греч. ethos – *привычка* и logos – *учение* (первоначально, *слово*). Наука о врождённом поведении животных (поведении в естественных условиях). В этологии выделяют такие новые направления, как *социобиология*, *эволюционная психология* и *этология человека*, которая включает в себя общественное, индивидуальное, половое поведение и т.д.

Этологию можно рассматривать как один из важнейших подходов (наравне с морфологическим, биохимическим и генетическим) для систематики и классификации организмов, где поведение и психика рассматриваются как непрерывная цепочка

эволюционных приобретений в ряду от животных до человека. Такой подход также помогает выяснению соотношения биологического и социального в поведении человека.

*Родоначальниками этологии являются австрийский зоолог и врач по образованию Конрад Лоренц (1903–1983) и нидерландский зоолог и зоопсихолог Николас Тинберген (обоим в 1973 г. была присуждена Нобелевская премия по физиологии и медицине совместно с немецким физиологом Карлом Фришем).

ЭУКАРИОТЫ. От греч. приставки eu – *хороший* (истинный, настоящий) и karyon* – *ядро*. Одна из двух важнейших групп организмов, обитающих на Земле**, в клетках которых присутствует морфологически выраженное настоящее ядро, а также набор обязательных мембранных внутриклеточных структур – органоидов (органелл), выполняющих специфические клеточные функции. Считается, что первая эукариотическая клетка появилась примерно 1–1,2 млрд лет назад (а может и раньше!). К эукариотам относятся все животные, растения, грибы и простейшие. Условно выделяют подгруппу низших эукариотов, к которым относятся дрожжи. По-видимому, митохондрии и пластиды эукариот произошли от бактерий. Поэтому эукариотические клетки следует рассматривать как химерные образования**, многие гены которых имеют прокариотическое происхождение. По современным представлениям все эукариоты составляют единый эволюционный домен *Eukaria*, включающий четыре царства – протисты, грибы, растения и животные, идентичные по молекулярной и клеточной организации (см. также **Прокариоты** и **Прогенот**).

*В Древней Греции *кариями* (лат. биол. Carya) назывались ореховые рощи, а также девушки, гуляющие в этих рощах и распевающие песни. Колонны в виде женских скульптур, поддерживающие свод здания, называются кариатидами. Винная пальма, иначе называемая «тодди-пальма» или «жгучая пальма», имеет латинское название кариота (Caryota urens). Это одна из самых быстрорастущих и самая короткоживущая пальма (монокарпное растение, погибающее после единственного цветения и плодоношения).

**Правильнее сказать, что все сколько-нибудь сложные организмы относятся к эукариотам.

***Считается, что идея симбиотического происхождения эукариотов за счёт слияния (гибридизации) в единое целое двух различных древних микроорганизмов, в результате чего возникла новая более прогрессивная форма жизни, принадлежит американскому цитологу и эволюционному биологу Линн Маргулис (Lynn Margulis, p. 1938).

ЭУМЕТАЗОИ. От греч. приставки eu – *хороший* (истинный, настоящий), лат. meta – *вне*, *за* и греч. zoe – *жизнь*. Настоящие многоклеточные животные.

ЭУСОЦИАЛЬНОСТЬ. От греч. приставки eu – *хороший* (истинный, настоящий) и лат. socialis – *общественный*. Термин, предложенный энтомологами для обозначения наивысшей ступени развития общественного устройства у насекомых (ос, пчёл, термитов и муравьёв). Эта ступень предполагает существование ряда отличительных признаков, из которых главный – наличие касты стерильных «особей-рабочих», поддерживающих долговременное существование плодовитой самки-царицы (у пчёл – матки), а также выкармливающих её потомство. Кроме того, у социальных насекомых существует иерархическая структуризация (функциональная и морфологическая) и среди рабочих особей, например у муравьёв, есть разведчики, фуражиры, солдаты. Расшифровка геномов двух видов муравьёв: прыгающего муравья-танцора (*Harpegnatos saltator*), живущего в Индии, и муравья-древоточца (*Camponotuss floridanus*), обитающего на территории штата Флорида, показала, что члены колонии, занимающие разное социальное положение и обладающие одинаковым геномом, существенно отличаются друг от друга по характеру экспрессии определённых групп генов, зависящему от эпигенетических механизмов регуляции.

ЭУТЕРИИ. От греч. приставки eu – *хороший* (истинный, настоящий) и лат. terra – *земля*. Высшие животные – млекопитающие. Существуют уже около 160 млн лет* (с Юрского периода). Подтверждением этому служит крошечное (вроде землеройки) ископаемое плацентарное животное, обнаруженное в 2011 г. в Китае и названное *юрамайя* (*Juramaia sinensis*). Считается, что это самый ранний предок плацентарных млекопитающих из всех известных науке.

*Раньше считали, что плацентарные млекопитающие впервые появились 125 млн назад, отделившись от ветви, приведшей к появлению современных сумчатых животных.

ЭУФОТИЧЕСКАЯ ЗОНА. От греч. приставки eu – *хороший* (истинный, настоящий) и photos – *свет*. Зона в морской среде, в которой солнечная освещённость достаточна для фотосинтеза (простирается от поверхности воды в среднем до 50 м глубины).

ЭУЦЕННЫЕ ВИДЫ. От греч. приставки eu – *хороший* (истинный, настоящий). Виды, свойственные исключительно одному биоценозу или представленные в нём обильнее, чем в других биоценозах.

ЭФЕМЕРОИДЫ. От греч. ephemeros – *однодневный* и eidos – *сходство*. Многолетние растения, образующие клубни, луковицы или корневища, с очень коротким сроком вегетации.

ЭФЕМЕРЫ. От греч. ephemeros – *однодневный*. 1. Однолетние растения с коротким периодом вегетации, например, такие как фиалка полевая. 2. Насекомые, половозрелые формы которых гиб-

нут через несколько часов или дней после окрыления, поскольку не питаются, как это происходит, например, у подёнок (*Ephemera*). Биологическая роль половозрелой фазы у этих насекомых сводится только к спариванию и откладке яиц, при этом кишечник редуцируется и превращается в своеобразный аэростатический аппарат (кишечный эпителий истончается, а полость кишечника заполняется воздухом), редуцируются также мускулы челюстей, а ротовые придатки резорбируются.

ЯЗЫК ЦВЕТА (цветовой код). Дискретность живого породила различные сигнальные системы, обеспечивающие взаимодействие между особями как внутри видов, так и между ними. Эти сигнальные системы отражают также изменения окружающей среды, поэтому эволюция пошла по пути создания различных языков взаимодействия и усложнения их восприятия. Язык цвета – самый прямой из всех языков. Его понимают многие животные, а особенно хорошо усвоили птицы, насекомые и рыбы, обитающие в зоне коралловых рифов. Цвет и форма используются для камуфляжа, мимикрии и повсеместно присущего живой природе обмана, как со стороны жертв, так и хищников. У каждого класса животных свои особенности зрения, отличающегося чувствительностью к определённым частям спектра. Например, для пчёл* характерно видение в ультрафиолетовом цвете. Скорпионы сами флуоресцируют в УФ-свете, что, по-видимому, необходимо для общения с сородичами и привлечения насекомых-жертв**. Кодировка цветового языка, предназначенного для внутривидового общения, очень сложная и понимается только представителями того же вида. Но почти всем животным хорошо известен язык угрожающей, отпугивающей и предупреждающей окраски. В животном мире красный, оранжевый, жёлтый и синий*** цвета, а также оределённое сочетание цветов, как, например, чёрно-жёлтого у европейской огненной саламандры, понимается на генетическом уровне и означает «будь осторожен». Дальневосточная жерлянка, окрашенная со стороны спины в камуфляжный зелёный цвет с чёрными пятнами, в минуты опасности демонстрирует ярко-красное брюшко, предупреждающее всех о ядовитости хозяйки. Показательными примерами могут быть также молочайный бражник, накапливающий токсины молочая, и паук «чёрная вдова», имеющий красные отметины, яд которого в 15 раз сильнее яда гремучей змеи. Австралийские пустынные сцинки в минуту опасности с неизменным успехом демонстрируют ярко-синий язык, хотя сами не являются ядовитыми. Однако королём в мире цветового языка считается хамелеон. Некоторые насекомые испускают свой собственный холодный химический свет (явление люминесценции****). Язык цвета также очень развит в мире морских обитателей, особенно обитающих на коралловых рифах. Здесь цвет используется для передачи и получения очень широкого спектра информации (угрожающая, предупреждающая, привлекающая, скрадывающая окраска, мимикрия и т.д.). С помощью языка цвета привлекаются половые партнёры и отталкиваются половые конкуренты (соперники). Например, очень широко пользуются цветом головоногие моллюски, а некоторые кальмары даже украшены фонариками. Королём камуфляжа считается осьминог, хотя у него самого зрение только монохромное. Напротив, некоторые виды креветок различают 12 цветов и имеют триангулярное зрение (от лат. triangulum – *треугольник*). Различные типы и формы окраски в подводном мире бесценны для выживания многих видов организмов (см. также **Пуантилизм**, **Онтогенетическое изменение цвета**, **«Очистительные станции»**, **Иридофоры**, **Иридоциты** и **Хроматофоры**).

*Например, некоторые виды хищных креветок обладают самым совершенным в мире зрением и способны видеть не только в обычном, но и в ультрафиолетовом и поляризованном свете. Поляризованные узоры на поверхности тела характерны для креветок, кальмаров и некоторых видов рыб.

**На этом принципе устроены ловушки для насекомых. У скорпионов – территориальных ночных хищников – флуоресцирует кутикула, что заставляет этих членистоногих избегать друг друга (исключая периоды спаривания).

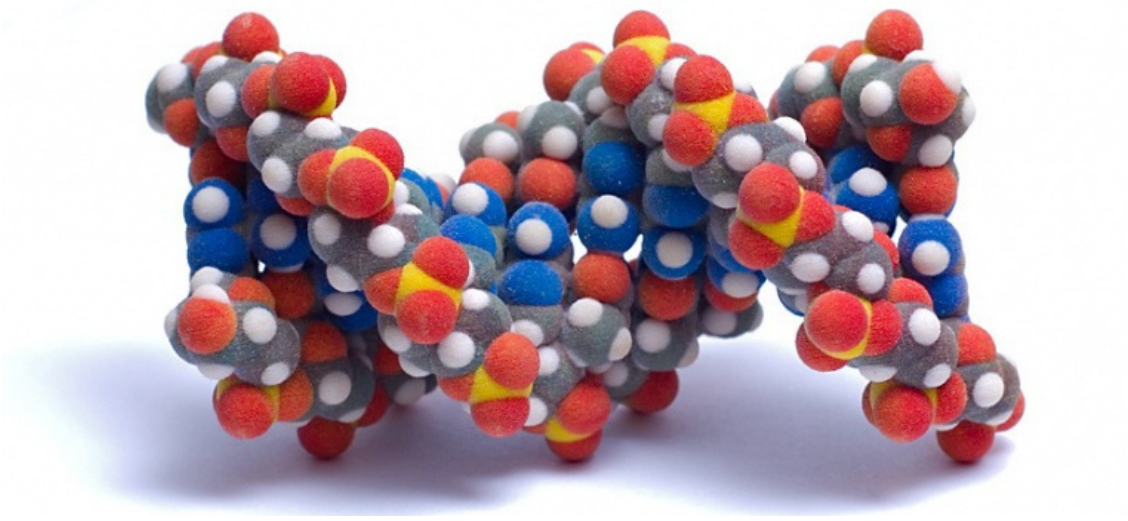
***Примером могут быть ядовитые южноамериканские лягушки *голубые древолазы*. Токсины древолазов изучаются как компоненты перспективных лекарств от некоторых кожных заболеваний. Самым ядовитым существом на планете считается колумбийский *ужасный листолаз* (до 5 см), окрашенный в жёлтый цвет.

****Например, плотоядным светлякам для привлечения самцов бескрылыми самками необходима собственная люминесценция. Одни виды светляков светятся постоянно, другие используют мигающий свет, а третьи – имеют и те, и другие фотофоры.

«Интерес человека к миру – это просто переизбыток его интереса к себе».

ОБЩАЯ ГЕНЕТИКА, МЕДИЦИНСКАЯ ГЕНЕТИКА И ГЕНОМИКА

Последние достижения в различных областях молекулярной биологии, генетики и геномики говорят о том, что уже назрела необходимость выработки совершенно нового словаря, содержащего новые понятия и термины и исключающего уже устаревшие взгляды и представления. Например, первоначальные представления о ДНК как о химически стабильной структуре, состоящей из четырёх канонических нуклеотидов, сменились взглядами на неё как на очень лабильную динамическую структуру, с постоянно модифицирующимися звеньями. Следует также отказаться от метафорического представления о «хламовой» или «бессмысленной ДНК», а также от представлений о механизмах возникновения наследственных заболеваний, исключительно связанных только с мутациями и повреждениями в структурных генах, кодирующих белки. Вступив в геномную эру, мы оказались в новом мире эпигенетики, меняющей наши представления о свободе выбора способов и форм существования и говорящей нам, что в наших руках есть небывалые возможности влиять на нашу судьбу. Успехи современной физико-химической биологии отражены в «девятом вале» новых фактов, открываемых почти каждый день. Нарастает сложность, даже запутывается общая биологическая картина мира, но при этом, к счастью, изменяется и характер мышления исследователей, что оставляет надежду на появление глубоких прорывов в нашем понимании процессов жизнедеятельности



АБЕРРАЦИИ ОНКОАССОЦИИРОВАННЫЕ. От лат. aberratio – *отклонение*, греч. onkos – *вздутие* (опухоль) и associatio – *соединение*. Нарушения (отклонения от нормы) в хромосомном аппарате клетки, связанные с опухолевой трансформацией (могут приводить к возникновению опухолей, или могут быть обусловлены опухолевой трансформацией).

АБЕРРАЦИИ ХРОМОСОМНЫЕ. От лат. aberratio – *отклонение от нормы*. Структурные перестройки хромосом, такие как делеции, дупликации, инверсии, инсерции и транслокации (см. соответствующие статьи).

АВТОМУТАГЕНЫ (аутомутагены). От лат autos – *сам* и «мутагены». Мутагены, возникающие в процессе метаболизма различных веществ (чаще ксенобиотиков) в самом организме и оказывающие влияние на генетический аппарат клеток.

АВТОСПЛАЙСИНГ (аутосплайсинг). От греч. autos – *сам* и англ. splicing – *соединение внакрой*, *сращивание*. Способность интрона к самовырезанию из первичного транскрипта*, точно повторяющего организацию гена. Определяется автокаталитическими свойствами интронной последовательности (её способностью к формированию *рибозима*) (см. **Сплайсинг**).

*Из молекулы пре-мРНК.

АГИДРОТИЧЕСКАЯ ДИСПЛАЗИЯ. От греч. a – начальная часть слова со значением отрицания, hydor – *вода*, dys – частица, обозначающая *нарушение* и plasia – *рыхлый*, *взрыхлённый* (plasis – *образование*). Нарушение образования потовых желёз. Неравномерное их отсутствие на теле у женщин. Результат *лайонизации* Х-хромосомы (см. **Лайонизация**).

АГРЕССИВНОСТЬ. От лат. aggressio – *нападение*. Признак асоциального поведения, обусловленный повреждением гена моноаминооксидазы А (МАО), локализованного в Х-хромосоме (в связи с гемизиготностью характерен больше для мужчин). Экспериментально показано, что мыши, у которых удалён ген МАО, очень агрессивны. Агрессивность и асоциальное поведение также коррелируют с анеуплоидией по Y-хромосоме (при кариотипе XYY, XYYY, обеспечивающем сверхмаскулинизацию).

АДАПТИВНАЯ БИОТЕРАПИЯ. От лат. adaptare – *приспособлять*. Новейшее направление в антираковой терапии, использующее клеточную стратегию лечения, при которой взятые у пациента Т-лимфоциты культивируют *in vitro* в присутствии активирующих их лимфокинов (например, IL-2), а затем вновь возвращают в организм пациента.

АДАПТОРНЫЕ РНК. От лат. adaptare – *приспособлять*. РНК-посредники при трансляции (переводе) четырёхбуквенного алфавита ДНК/РНК в двадцатибуквенный алфавит белков. Синоним – *транспортные РНК* (тРНК). Блестящая идея адапторных РНК принадлежит Френсису Крику (1957).

АДРЕНОЛЕЙКОДИСТРОФИЯ, СЦЕПЛЕННАЯ С Х-ХРОМОСОМОЙ (Х-АЛД). Пероксисомное заболевание, обусловленное дефектом фермента лигноцерил-СоА-лигазы, ген которого локализован в коротком плече Х-хромосомы (Xq28). Характеризуется накоплением в клетках головного мозга и медуллярной (мозговой) доли надпочечников продуктов гидролиза жиров – длинноцепочечных жирных кислот (ЖКОДЦ*), что в конце концов приводит к смерти. Болезнь начинает проявляться у мальчиков старше 4-летнего возраста. Установлено, что двум третям мальчиков с предрасположенностью к заболеванию помогает масляная диета, получившая название «масло Лоренцо» (Lorenzo Oil).

*ЖКОДЦ – жирные кислоты с очень длинными боковыми цепями.

А-И-РЕДАКТИРОВАНИЕ. От англ. A-to-I *(adenosine-to-inosine) editing*. Феномен, состоящий в изменении нуклеотидной последовательности РНК-транскриптов в строго определённом месте (сайте). У человека «редактирование» РНК-транскриптов почти всегда происходит в *Alu*-повторах – элементах, находящихся в некодирующих последовательностях генома и имеющихся только у приматов (см. **Alu-повторы**). Особенно активно этот процесс происходит в нейронах головного мозга, что, как предполагают, обеспечивает формирование сложных нейронных сетей.

АКРОЦЕНТРИК. От греч. akron – *вершина* и kentron – *центр* (англ. a center). Хромосома с терминальным расположением центромеры (*акроцентрические хромосомы*).

АКРОЦЕФАЛОПОЛИСИНДАКТИЛИЯ. От греч. akron – *вершина*, kephale – *голова,* poly – *много*, syn – *вместе*, daktylos – *палец* и -ia – *условия*. Комплекс наследственных аномалий, порок развития, при котором наблюдается башенный череп, брахисиндактилия рук и полидактилия ног в сочетании с умственной отсталостью. Классификация *акроцефалосиндактилии* в отечественной и мировой литературе различается. В отечественной практике различают акроцефалосиндактилию (синдром Апера) и акроцефалополисиндактилию типа I (синдром Ноака) и типа II (синдром Карпентера).

АКЦЕПТОРНАЯ ТОЧКА СПЛАЙСИНГА. От лат. acceptor – *принимающий*. Участок в гене между правым концом интрона и левым концом экзона (см. **Сплайсинг** и **Сплайсосома**).

АЛКАПТОНУРИЯ. От alkapton – *щелочной* < alkali – *щёлочь* и uria – *выделение мочи*. Наследственное аутосомно-рецессивное заболевание, при котором нарушается обмен аминокислот *фенил-аланина* и *тирозина* и в организме накапливается, а затем экскретируется с мочой промежуточный продукт катаболизма тирозина – *гомогентизиновая* кислота (2,5-диоксифенил уксусная кислота). Главным диагностическим признаком заболевания является тёмно-красный или чёрный

цвет мочи и ушной серы, возникающий при контакте со щёлочью или после пребывания на воздухе. Отсюда второе название заболевания *гомогентизинурия*. Механизм возникновения заболевания впервые понял и описал в книге «Inborn errors of metabolism», 1909 («Врождённые ошибки метаболизма») английский врач Арчибальд Гаррод (Archibald Edward Garrod, 1857–1934), давший первое определение гена. Интересно заметить, что разгадка механизма алкаптонурии была осуществлена в 1995 г. с помощью плесневого грибка *Aspergillus*, на котором удалось получить мутантную форму, накапливающую пурпурный пигмент – *гомогентизиновую* кислоту при культивировании в среде с фенилаланином. У мутанта оказался дефектным ген *гомогентизатдегидрогеназы*, присутствующий в геномах всех эукариот от дрожжей до человека. У человека в гене *гомогентизатдегидрогеназы* в 60-й или 90-й позиции происходит выпадение одного нуклеотида, что приводит к бессмысленности всего последующего текста и кодируемый таким дефектным геном белок оказывается нефункциональным (см. **Мутация «сдвига рамки считывания»**).

АЛЛЕЛИ*. От греч. allelon – *друг друга*. Различные варианты одного и того же гена (альтернативные формы гена), кодирующие альтернативные формы белка, ответственные за проявление определённого наследственного признака. *Аллели* располагаются в одинаковых участках (локусах) гомологичных (парных) хромосом, полученных соответственно от отца и матери, т.е. в нормальной диплоидной клетке присутствуют только два аллеля гена, хотя их может быть и больше**. Эти аллели могут быть одинаковыми или разными. Каждый организм генетически уникален уже потому, что обладает собственной неповторимой комбинацией аллелей различных генов. Существование аллелей обусловлено прежде всего наличием в генах *снипов* (SNP) (см. **Снипы**). По влиянию на фенотип аллели подразделяются на *доминантные* и *рецессивные*, а признаки, детерминируемые доминантными или рецессивными аллелями (генами), – на *гомозиготные* или при сочетании доминантного и рецессивного аллелей – *гетерозиготные*. Если аллель повышает репродуктивный успех носителей, то он (она)*** распространяется в популяции, т.е. отбирается. Явление сцепления генов подхватывает и другие фланкирующие аллели. Поэтому эволюционный процесс прежде всего изменяет частоту встречаемости аллелей в популяциях (разделяя аллели на «успешные» или «неуспешные»). Синоним – *аллеломорфы* (используется редко).

*Термин предложил в 1909 г. датский ботаник и генетик Вильгельм Людвиг Иоганнсен (Wilhelm Ludvig Johannsen, 1857–1927).

Существование гена в виде двух аллелей – *диаллелизм*; более двух – *множественный аллелизм* (иначе серия множественных аллелей) (см. **Аллелизм множественный). Аллели одного гена обычно обозначают одной латинской буквой или соответствующими символами, причём доминантный аллель – большой, а рецессивный – маленькой буквой, например, A и α или Rh и rh.

***Разные авторы слово *аллель* относят к разным родам.

АЛЛЕЛИ «ДИКИЕ» («дикого типа»). Термин, обозначающий исходные аллели, для отличия их от аллелей, возникающих путём мутаций. Синоним – *аллели нормальные*.

АЛЛЕЛИЗМ МНОЖЕСТВЕННЫЙ. Существование гена в виде нескольких аллелей, каждый из которых может характеризоваться собственным фенотипом. Множественный аллелизм обусловлен наличием в популяции генных локусов, имеющих больше двух аллелей.

АЛЛЕЛОМОРФЫ (аллеморфы). От греч. allelon – *друг друга* и morphe – *форма*. Термин представляет только исторический интерес. Его предложил английский биолог Уильям Бэтсон (William Bateson, 1861–1926) для обозначения различных вариантов одного и того же менделевского фактора (доминантного и рецессивного) (см. **Аллели**).

АЛЛЕЛЬНОЕ ИСКЛЮЧЕНИЕ. Экспрессия только одного аллеля из двух. Например, экспрессия в лимфоците только одного аллеля, кодирующего иммуноглобулин. Обеспечивается специальным механизмом подавления активности другого аллеля гомологичной хромосомы при активации первого аллеля.

АЛЛОТИП. От греч. allos – *другой* и typos – *образец*. Термин, который используют: 1. Применительно не к отдельной особи, а к целой популяции вместо термина генотип. 2. В иммунологии вместо термина *аллель*.

АЛЛОПОЛИПЛОИДИЯ. От греч. allos – *другой*, poly – *много*, ploos – *кратный* и eidos – *сходство**. Многократное умножение хромосомных наборов различной структуры. Естественные аллополиплоиды возникают при межвидовых скрещиваниях.

*Правильнее – виды, а также род, сорт.

АЛЛОФЕННОСТЬ. От греч. allos – *другой* и phaino – *являю*. Генетический мозаицизм организмов, получаемых в результате комбинирования бластомеров, взятых от зародышей с разными генотипами. Изучение таких организмов, например, *аллофенных мышей*, предоставляет возможности для более глубокого понимания роли генов и взаимодействия клеток в процессах эмбрионального развития организмов*.

*Таким способом, например, удалось доказать, что многоядерные волокна поперечнополосатых мышц возникают путём слияния миобластов, а не деления их ядер без последующей цитотомии.

АЛЬФОИДНАЯ ДНК (alphoid DNA). От «альфа-сателлитная» ДНК и греч. eidos – *сходство*. Наиболее распространённый тип *центро-*

мерной ДНК*. Впервые была обнаружена у зелёных мартышек (род *Cercopithecus*). Представлена тандемными повторами, состоящими из последовательностей длиной около 170 п.н. и занимающими участки генома длиной от 250 тыс. до 5 млн п.н. (в совокупности до 3 % генома). Из-за наличия большого количества нуклеотидных замен обладает хромосомной специфичностью, в связи с чем широко используется как удобный хромосомный маркёр**.

*ДНК, которая образует хромосомные центромеры.

**Например, в пренатальной диагностике синдрома Дауна с помощью метода гибридизации *in situ* для маркирования в интерфазных клетках отдельных хромосом применяют соответствующие зонды.

ALU-ПОВТОРЫ. Транскрибирующиеся последовательности, относящиеся к классу мобильных элементов SINE (см. **Элементы SINE**). Своё название получили от эндонуклеазы (рестриктазы *AluI**), расщепляющей эти последовательности в единственном сайте, расположенном на расстоянии 170 п.н. от начала повтора. Относятся к семейству высокочастотных, интерсперсионных последовательностей ДНК, длиной около 300 п.н., находящихся в некодирующих районах генома (обычно между генами или внутри интронов**). Время от времени Alu-повторы способны к самокопированию и беспорядочному встраиванию своих копий в различные сайты той же самой или другой хромосомы. Как правило, такое встраивание Alu-повторов не отражается на функциональной активности соседних с ними генов. О функциях этих элементов генома пока мало известно. Считается, что они отвечают за так называемое «А-И-редактирование» РНК-транскриптов и этот процесс особенно активно протекает в клетках головного мозга (см. **А-И-редактирование**). Копийность Alu-повторов характеризуется ярко выраженным полиморфизмом***. Alu-повторы обнаружены только у приматов и человека; у других видов встречаются Alu-подобные элементы. Их присутствие в тех или иных местах хромосом может служить показателем степени родства между различными людьми и принадлежности к той или иной популяции, особенно если полиморфизм Alu-повторов совпадает для многих участков генома****. Возможно, что Alu являются рибосомными псевдогенами. Синонимы: *Alu-элементы*, *Alu-последовательности*.

*Название рестриктазы обозначает источник её получения – азотфиксирующие бактерии *Arthrobacter luteus*.

**Могут изредка включаться и в РНК.

***В геноме человека обнаружено около 1 млн копий Alu-повторов (на их долю приходится около 10 % суммарной ДНК человека), в то же время в геноме шимпанзе Alu-повторов в два раза меньше, а в геноме орангутана (орангутанга) меньше в двадцать раз! Вполне возможно, что следствием последнего обстоятельства является высокая стабильность генома орангутанга по сравнению с геномами шимпанзе и особенно человека.

****Поскольку встроившиеся Alu-повторы могут оставаться на новом месте непредсказуемо долго, их присутствие в определённых хромосомах может служить показателем степени генетического родства между людьми и их принадлежности к той или иной популяции. Так, анализ 100 полиморфизмов Alu-повторов у людей, родившихся в Азии, Европе и Африке (южнее Сахары), позволил выделить четыре различные группы, из которых две целиком состояли только из африканцев (при этом одна из них полностью была образована пигмеями *мбути*). Третья и четвёртая группы включали только европейцев или только уроженцев Восточной Азии.

АЛЬБИНИЗМ. От лат. albus – *белый*. Врождённое отсутствие пигментации кожи, обусловленное рецессивным *эпистазом* (см. **Эпистаз**). При этом рецессивный ген в случае гомозиготности носителя по нему, подавляет выработку меланина независимо от количества доминантных генов, ответственных за выработку пигмента. Поэтому альбиносы встречаются среди представителей разных рас с любым цветом кожи*. У альбиносов имеются меланоциты обоих типов (эпителиальные и дендритные), но эти клетки неспособны завершить дифференцировку из-за отсутствия в них тирозиназы – «беспигментные меланоциты» (см. **Меланоциты** в разделе **«Клеточная биология»**). Встречается также неполный (частичный) альбинизм – *piebaldism* – пегость (*piebaldness*).

*У индейцев *гопи* из Северной Америки частота альбинизма превышает в сто раз его частоту в европейских популяциях. Связано это с дрейфом генов, поскольку в традиционной культуре *гопи* альбиносы почитаются, и мужчины-альбиносы пользуются успехом у женщин.

АМБЕР-КОДОН. От англ. amber – *янтарный* (жёлтый). Триплет UGA (УГА) – один из терминирующих (бессмысленных) кодонов (стоп-кодонов), обрывающих трансляцию (обусловливающих терминацию белкового синтеза).

АМБЕР-МУТАЦИЯ. Мутация в кодирующем триплете, приводящая к появлению амбер-кодона.

АМБЕР-СУПРЕССОРЫ. От англ. amber – *янтарный* (жёлтый) и лат. suppressor – *укрыватель*, *подавитель*. Мутантные тРНК-овые гены, кодирующие тРНК, несущие антикодон, способный узнавать терминирующий кодон UGA (УГА).

АМЕЛОГЕНИН. От англ. amel ((en)amel) – *эмаль* и греч. genan – *рождение*. Ген, отвечающий за развитие зубной эмали. Ранее уже было известно, что он кодирует один из факторов транскрипции, который участвует в формировании иммунного ответа, развитии нервной системы и кожных покровов (типичный плейотипический ген). Обнару-

жено, что у животных, нокаутированных по этому гену, образуются рудиментарные зубы, лишённые эмали. Ген (аллель) амелогенина, локализованный в Y-хромосоме, на 6 пар оснований длиннее, чем аллель, принадлежащий X-хромосоме. Различия легко выявляются при электрофорезе, что позволяет устанавливать пол человека, от которого была получена ДНК (см. также **Амелобласты** в разделе **«Клеточная биология»**).

АМИОТРОФИЧЕСКИЙ ЛАТЕРАЛЬНЫЙ СКЛЕРОЗ. От греч. a – начальная часть слова со значением отрицания, myos – *мышца*, trophe – *питание* и лат. lateralis – *боковой*. Нейродегенеративная, генетически обусловленная, часто семейная, патология спинного мозга. Вызывается мутацией в гене супероксид-дисмутазы (SOD1), находящемся на 21-*й* хромосоме. Мутация приводит к изменению конформации белка, который не только теряет свою нормальную функцию, но и становится способным изменять конформацию нормальных белков и образовывать с ними нерастворимые белковые конгломераты, приводящие нейроны к гибели (см. также **Прионы** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**). Заболевание затрагивает двигательные нейроны передних рогов спинного мозга и приводит к обездвиживанию больного человека. Синонимы: *болезнь Лу-Герига* и *боковой амиотрофический склероз* (БАС) (см. **Болезнь Лу-Герига** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**).

Этим заболеванием страдает выдающийся английский физик-теоретик Стивен Хокинг (Хоукинг). От этого заболевания в возрасте 50 лет ушёл из жизни композитор Владимир Мигуля.

АМПЛИФИКАЦИЯ. От лат. amplificatio – *расширение*, *умножение*, *увеличение числа*. 1. Образование дополнительных копий последовательностей хромосомной ДНК. Копии могут быть *хромосомными* (находиться внутри хромосомы) или *экстрахромосомными*, как в случае амплификации рибосомных генов в созревающих ооцитах амфибий (см. **Экстрахромосомный**). Хотя геном ооцита только тетраплоидный, в профазе первого деления мейоза ооцит содержит не менее тысячи экстрахромосомных ядрышек, синтезирующих рибосомную РНК. При образовании половых клеток может происходить амплификация тандемных повторов в генах, что приводит к явлению, называемому *антиципацией*, и ответственному за ухудшение течения у потомков по сравнению с родителями некоторых наследственных заболеваний (см. **Антиципация** и **Динамические мутации**).

2. Многократное повторное копирование какого-либо участка молекулы ДНК (хромосомы) с помощью специальных ферментов в лабораторных условиях с целью увеличения количества ДНК.

АНЕУПЛОИДИЯ*. От греч. an – *не*, приставки eu – *хороший* (истинный, настоящий), ploos – *кратность*, eidos – *сходство* и -ia – *условия*. Изменённый кариотип клеток, в котором обнаруживаются недостающие или избыточные, по сравнению с диплоидным набором, хромосомы**. К анеуплоидии относится и феномен так называемого «хромосомного хаоса», характерный для некоторых типов раковых клеток. У млекопитающих и человека анеуплоидия обычно приводит к серьёзным отклонениям в развитии плода, связанных с возникновением множественных врождённых пороков, вплоть до остановки развития и гибели плода. Анеуплоидия возникает в результате нерасхождения хромосом при гаметогенезе (и тогда кариотип изменён во всех клетках организма), или в митозе отдельных соматических клеток. Различают следующие виды анеуплоидии: 1. *Моносомия* (2n–1), когда из пары хромосом остаётся только одна. 2. *Трисомия* (2n+1), когда вместо пары хромосом кариотип содержит три гомолога. 3. *Нулисомия* (2n–2), когда отсутствует пара хромосом. 4. *Полисомия* (2n+x), когда вместо одной пары гомологов содержатся четыре и более хромосом. У человека чаще всего встречаются аномалии половых хромосом, приводящие к бесплодию и, значит, ненаследующиеся (см. **Синдром Тёрнера**, **Синдром Клайнфельтера**, **Синдром трипло-Х**). Спонтанные аборты в 50–70 % случаев связаны с анеуплоидией и полиплоидией (см. также **Синдром Дауна**, **Трисомия** и **Эуплоиды**). В настоящее время термин *анеуплоидия* применяют в широком смысле и под ней понимают также укорочение или удлинение хромосом, а также транслокации (перемещения) их крупных участков на другие хромосомы. Считается, что в каждой нормальной клетке есть гены, ответственные за правильное распределение при делении не только хромосом, но и содержимого материнской клетки (в первую очередь её ядра) по дочерним клеткам. При выключении одного из них чётко установленная хореография хромосом даёт сбой, приводящий к анеуплоидии. Свой вклад вносит и так называемая «ломкость» хромосом.

*Феномен был обнаружен в 1914 г. немецким цитологом и эмбриологом Теодором Бовери (Boveri Th., 1862–1915).

**У диких и культурных растений, а также у некоторых видов животных встречаются анеуплоидные ряды, что говорит об определённом значении анеуплоидии для видообразования.

АНЕУПЛОИДЫ. От греч. an – *не*, приставки eu – *хороший* (истинный, настоящий), ploos – *кратность* и eidos – *сходство.* Организмы с частично изменённым числом хромосом в кариотипе. У анеуплоидов нормальное число хромосом увеличивается или уменьшается менее чем на целый их набор (другими словами, число отдельных хромосом может быть увеличенным или уменьшенным). Возникновение анеуплоидов связано с *нерасхождением* хроматид отдельных хромосом в митозе или отдельных гомологов (гомологичных хромосом) в мейозе при гаметогенезе.

АННОТИРОВАНИЕ ГЕНОМА. От лат. annotatio – *пометка, примечание* < notare – *замечать*. Термин относится к области биоинформатики и означает *описание генома*, заключающееся в извлечении из секвенированных последовательностей биологической информации и, в первую очередь, установление генов и их регуляторных элементов как функциональных элементов генома. Другими словами, аннотация – это идентификация границ генов и установление их функциональной принадлежности, а также других мотивов в секвенированных последовательностях. Аннотирование геномов проводится с помощью специальных компьютерных технологий, использующих статистические модели, в которых проводятся параллели между последовательностями ДНК и человеческим языком. По современным оценкам в геноме человека всего около 30 тыс. структурных генов, т.е. генов, кодирующих белки. Первым, очень важным для медицины результатом реализации проекта «Геном человека» явилось аннотирование большого числа генов и создание *транскрипционной карты*. В дальнейшем согласно логике развития геномных технологий, позволивших начать работу с отдельными генами, через расшифровку генома мы получаем доступ *ко всем генам человека* (см. **Ассемблер**).

Обнаружено, что в геноме человека присутствуют до 4 % генов, общих с генами неандертальцев, что свидетельствует в пользу гипотезы о скрещивании представителей этих двух видов. Результаты, ранее проведённого анализа полиморфизма генов, кодирующих рецепторы чувствительности к тиокарбамату у человека и неандертальца, отвергали такую возможность.

АНТИИНСУЛЯТОР. От греч. anti – *против* и англ. insulate – *изолировать*, *отделять от окружения*. Последовательность в геноме, позволяющая энхансеру преодолевать действие инсулятора (см. **Инсуляторы**).

АНТИКОДОН. От греч. anti – *против* и «кодон». Триплет нуклеотидов, занимающий определённое постоянное место в структуре молекулы тРНК и комплементарно взаимодействующий с кодоном (или кодонами) в мРНК в процессе биосинтеза белка на рибосомах (см. **Кодон**).

**Антикодон* – понятие, возникшее благодаря идее Ф. Крика об адаптивной молекуле РНК – адаптерной, или транспортной РНК (тРНК).

АНТИ-МИР. От греч. anti – *против* и сокращение от «микроРНК». Условное название интерферирующих микроРНК, предназначенных для избирательной инактивации (ингибирования) как самих микроРНК, так и других некодирующих РНК.

АНТИСМЫСЛОВАЯ АКТИВНОСТЬ. Способность определённых агентов, например коротких РНК, связываться с информационными РНК и тем самым препятствовать биосинтезу белка (см. **Антисмысловые РНК**).

АНТИСМЫСЛОВЫЕ РНК. Полинуклеотидные РНК-овые цепочки, полученные искусственным путём и способные связываться с комплементарными последовательностями мРНК, что приводит к подавлению активности соответствующих генов. Подобным эффектом обладают и короткие двухцепочечные РНК (siRNA) (см. **РНК-интерференция**).

АНТИТЕРМИНАТОРНЫЕ БЕЛКИ. От греч. anti – *против* и англ. terminator – *ограничитель* < лат. terminatum – *ограничивать*. Регуляторные белки, предотвращающие нормальную терминацию (позволяют РНК-полимеразе проскакивать сайты терминации транскрипции и продолжать транскрипцию). Синоним – *антитерминаторы*.

АНТИТЕРМИНИРУЮЩИЕ МУТАЦИИ. Мутации, превращающие *стоп-кодоны* в *смысловые кодоны*, в результате чего для большинства молекул мРНК, имеющих нетранслируемые последовательности (3′-UTR*), синтез полипептида продолжается, пока не будет достигнут следующий стоп-кодон («страховочный стоп-кодон»), обычно расположенный в UTR. Например, антитерминирующая мутация приводит к возникновению варианта гемоглобина Hb CS, обнаруженного у жителей одного из районов Ямайки**.

*3′-UTR – *untranslated region* (3′-концевая нетранслируемая область, расположенная в мРНК вблизи от поли-А последовательности).

**Район называется Констант-Спринг (*Constant Spring* – «Вечная весна»), откуда и возникло обозначение этого варианта гемоглобина.

АНТИЦИПАЦИЯ. От лат. anticipatio – *предвосхищение*, *предугадывание*. Явление, заключающееся в том, что некоторые наследственные заболевания, вызванные увеличением числа тринуклеотидных повторов (*триплетных* или *микросателлитных* повторов) в резидентном гене, у потомков начинаются в более раннем возрасте и протекают тяжелее, чем у родителей. В конце концов *антиципация* приходит к самоограничению, поскольку болезнь, возникнув у детей с продолжающейся экспансией тринуклеотидных повторов, дальше не распространяется вследствие их неспособности к деторождению (см. **Динамические мутации, Хорея Хантингтона** и **Экспансия тринуклеотидных повторов**). Синоним – *явление упреждения*.

АНТРОПОГЕНЕТИКА. От греч. anthropos – *человек*. Генетика человека. Делает акцент на изучении уникальности генетической конституции каждого отдельного человека и подчёркивает ценность генетического полиморфизма для обеспечения высокой адаптивности человеческих популяций. С медико-биологической точки зрения позволяет выявлять дефекты обмена веществ и устанавливает возможные пути их корригирования у отдельных индивидуумов.

АПОИНДУКТОР. От греч. apo – *без* и лат. inductor – *возбудитель*. Белок, взаимодействующий с ДНК и включающий транскрипцию.

АПТАМЕРЫ. От лат. apto – *прилаживать*, *устраивать*, *приводить в порядок* и греч. meros – *часть*. Специфические одноцепочечные олигонуклеотидные агенты (РНКовые или ДНКовые), способные связываться с белками (или молекулами-мишенями, используемыми для производства аналитических чипов). Аптамеры рассматриваются как специфические агенты терапевтического вмешательства, например, для прерывания циклов размножения вирусов (аптамеры связываются с белками вирусной оболочки и тем самым предотвращают самосборку вирусных частиц) (см. **Интрамеры**).

АРАБИДОПСИС. Arabidopsis thaliana (русское название «резушка Таля» или «резуховидка») – небольшое растение (огородный сорняк) из семейства крестоцветных – излюбленный объект экспериментальной биологии и генетики растений. Геном *арабидопсиса* состоит из 120 млн пар нуклеотидов, содержит 27 тыс. генов в 5 хромосомах и детерминирует синтез 11 тыс. белков. У *арабидопсиса* впервые обнаружены 2 белка, останавливающие рост семян (до 30 дней) при неблагоприятных условиях (например при засухе) и возобновляющие его снова. Первый белок блокирует рост; он получил обозначение *AB15*, а второй – *AFP*, связывая первый, возрождает растение к жизни снова. В оптимальных условиях арабидопсис развивается и живет всего один месяц, но при удалении цветков продолжительность жизни возрастает до 1 года.

Арабидопсис – первое растение, которое удалось заставить зацвести в невесомости в условиях космического полёта.

АССЕМБЛЕР. От англ. assemble – *собирать*, *монтировать*. Широкомасштабная компьютерная программа сборки генома, обслуживающая высокоавтоматизированные фабрики секвенирования геномов. Впервые использовалась биотехнологической фирмой *Celera Genomics* сначала для секвенирования генома плодовой мушки *Drosophila melanogaster*, а затем в 2000 г. – для сборки генома человека.

АССОРТАТИВНОЕ СКРЕЩИВАНИЕ. От фр. assorti – *подобранный*. 1. Склонность у животных выбирать партнёра для спаривания, похожего на них самих. Такое половое поведение называется *положительным ассортативным скрещиванием*, или *гомогамией*. В случае отрицательного ассортативного скрещивания партнёры отличаются по какому-то одному определённому признаку. Чаще термин используется в отношении положительного его значения. 2. Социальное явление, при котором люди с определёнными генетическими дефектами предпочтительнее выбирают в качестве партнёров по браку людей, имеющих аналогичные заболевания. В результате в случае появления потомства медицинские проблемы у последнего только усугубляются.

АТАКСИЯ ЦЕРЕБРАЛЬНАЯ. От греч. ataxia – *беспорядок* и лат. cerebrum – *мозг*. Неврологическое (нейродегенеративное) расстройство, сопровождающееся нарушением координации движений и обусловленное экспансией *микросателлитных повторов* внутри генов (излишней повторяемостью мотива CAG). Относится к группе так называемых *полиглютаминовых болезней* (см. также **Хорея Хантингтона**). Синоним – *спинно-можжечковая атаксия* I типа.

АТАКСИЯ-ТЕЛЕАНГИЭКТАЗИЯ. От греч. ataxia – *беспорядок*, telos – *хвост, конец*, angeion – *сосуд* и ektasis – *растяжение*, *расширение*. Семейная аутосомно-рецессивная болезнь, проявляющаяся в детском возрасте и характеризующаяся мозжечковой атаксией. Сопровождается телеангиэктазиями (расширениями сосудов) на коже лица, шеи и конъюктиве. Заболевание, характеризующееся *антиципацией* (см. **Антиципация**).

АТТЕНУАТОР. От англ. attenuator – *гаситель*, *уменьшитель*. Участок оперона, на котором молекула РНК-полимеразы прекращает элонгацию цепи РНК. Другими словами, аттенуатор – терминаторная последовательность, на которой происходит *аттенуация* (attenuator region – *участок затухания синтеза РНК*).

АТТЕНУАЦИЯ. От лат. attenuatio (англ. attenuation) – *уменьшение*, *ослабление*. Регуляция транскрипции на уровне процесса терминации (осуществляется при экспрессии некоторых бактериальных оперонов).

АУТБРЕДНЫЙ. От англ. out – *вне* и breeding – *разведение*. Организм, полученный в результате неродственного скрещивания. Человек относится к аутбредным организмам. Все человеческие популяции аутбредные.

АУТБРИДИНГ. От англ. out – *вне* и breeding – *разведение*. Генетически отдалённое скрещивание животных и растений, или браки у людей, не состоящих в кровном родстве. К аутбридингу также относят браки между представителями разных национальностей и рас. Противоположностью аутбридинга является *инбридинг* (см. **Инбридинг** и **Ауткроссинг**).

АУТКРОССИНГ. От англ. out – *вне* и crossing – *скрещивание*. Скрещивание с неблизкородственной особью.

АУТОГЕННЫЙ КОНТРОЛЬ. От греч. autos – *сам* и genan – *порождать*. Регуляция экспрессии гена собственным продуктом (чаще белком). Контроль может быть *положительным*, т.е. активирующим экспрессию собственного гена, или *отрицательным* (подавляет экспрессию гена).

АУТОСОМЫ*. От греч. autos – *сам* и soma – *тело*. Любые неполовые хромосомы. В диплоидном организме** – это парные хромосомы, набор которых одинаков у всех особей данного вида, в

отличие от половых хромосом, которые могут быть одинаковыми у одного (гомогаметного) пола и разными у другого (гетерогаметного) пола за счёт *гетероморфности* (различий по размеру, форме и генетическому содержанию). Исторически общепринято обозначать аутосомы цифрами в зависимости от их размера (см. также **Гоносомы** и **Хромосомы**).

*Название «аутосомы» предложил в 1905 г. американский цитолог Монтгомери (T. Montgomery).

**В диплоидной клетке содержится по две копии каждой *аутосомы*, а в тетраплоидной клетке, соответственно, по четыре *аутосомы* и т.д. При аутотрисомии в клетке содержится три копии какой-либо аутохромосомы..

АУТОСОМНЫЙ ПРИЗНАК. От греч. autos – *сам* и soma – *тело*. Признак, определяемый геном, локализованным в аутосоме. Например, аутосомный признак – *фенилкетонурия*.

АУТОСОМНЫЕ СИНДРОМЫ. От греч. autos – *сам* и soma – *тело*. Генетические заболевания, связанные с дефектами, обусловленными соматическими хромосомами (в отличие от синдромов половых хромосом). К ним относится ряд таких генетических дефектов, как *синдром Дауна* (трисомия по 21-й хромосоме), *синдром Эдвардса* (трисомия по 18-й хромосоме), *синдром Патау* (трисомия по 13-й хромосоме) (см. **Синдром**).

АХОНДРОПЛАЗИЯ (АСН). От греч. a – начальная часть слова со значением отрицания, греч. chondros – *хрящ* и plasia – *рыхлый*, *взрыхлённый* (plasis – *формирование*). Известное с древности врождённое заболевание, при котором наблюдается ограничение роста длинных трубчатых костей, возникающее как следствие нарушения развития хрящевой ткани (аномалия *проксимодистального* развития конечностей). Заболевание начинается внутриутробно и приводит к карликовости (средний рост взрослого больного равен 1,1–1,4 м) и различным анатомическим порокам развития (выступающим лобным буграм, выраженному поясничному лордозу и некоторым другим менее важным дефектам). Другими словами, ахондроплазия – форма *хондродистрофии* с нарушением процесса *остеогенеза*, приводящая к карликовости с короткими конечностями, но почти нормальными по размерам туловищем, шеей и головой. Болезнь характеризуется аутосомно-доминантным наследованием (доминантно-негативная форма) и во многих случаях возникает как результат *спонтанной мутации* в «*горячей точке*» в положении 1 138-го гена 3-го рецептора фактора роста фибробластов (FGFR3), приводящей к замене аргинина на глицин в 380-м положении в молекуле рецепторного белка (см. «**Горячая точка**»). Следует отметить, что механизм возникновения заболевания остаётся неясным (см. **Синдром Мюнке** и **Танатофорная дисплазия**). Синоним – *ахондропластическая карликовость* (dwarfism).

У людей, страдающих *ахондроплазией*, уровень интеллекта может быть равен среднему показателю в популяции (вспомните шоумена по имени «Шкет»), хотя часто встречается психическая отсталость.

АЦЕНТРИЧЕСКИЙ ФРАГМЕНТ. Хромосома, лишённая центромеры и теряющаяся при митозе.

БАЗИГЕН. От греч. basis – *основной* и «ген». Нормальный (дикий) аллель из серии множественных аллелей.

БАЛАНСИРУЮЩИЙ ОТБОР. Процесс, при котором в популяции сохраняется несколько вариантов одного и того же гена

БИАЛЛЕЛЬНАЯ ЭКСПРЕССИЯ. От лат. bi < bis – *дважды*, «аллель» и expressio – *выражение* (в данном случае проявление, функционирование гена). Одновременное функционирование обоих аллелей гена (отцовского и материнского) в клетках диплоидных организмов.

БИВАЛЕНТ. От лат. bi < bis – *дважды* и valeo, valens – *иметь возможность*, *быть сильным*. Структура, состоящая из двух гомологичных хромосом, каждая из которых, в свою очередь, состоит из двух хроматид. Образуется в начальной стадии мейоза.

БИОИНФОРМАТИКА. В общем смысле это наука, анализирующая и интерпретирующая последовательности биологических полимерных молекул, таких как ДНК, РНК и белки, принадлежащих самым разнообразным организмам, от вирусов и бактерий до млекопитающих и человека. Наука, обеспечивающая аннотацию геномов (см. **Аннотирование генома**). Развитие автоматических методов «чтения» различных геномов привело к накоплению гигантских массивов нуклеотидных последовательностей (*первичные** и *вторичные*** базы данных), которые нуждаются в описании, осмыслении, сравнении и функциональной интерпретации. Биоинформатика, базирующаяся на геномике, невозможна без *транскриптомики*, анализирующей характер и уровни экспрессии генов, а также *протеомики*, исследующей паттерны белков (белковые профили или наборы), их структурные мотивы (домены) и белково-белковые взаимодействия в конкретных клетках и тканях при конкретных физиологических состояниях. Привлечение этих данных позволяют вносить биологический смысл в существование «чистых» нуклеотидных последовательностей (см. **Сравнительная геномика**).

*В этих базах данных хранятся исходные последовательности нуклеиновых кислот и белков.

**Содержат различные сведения о белках, объединённых в семейства.

БИОТЕРАПИЯ. Новейшее направление в медицине, использующее различные биологические агенты: пептиды, белки, включая антитела, нуклеиновые кислоты (генная терапия) и целые клетки

(заместительная клеточная терапия, использующая различные виды стволовых клеток).

БЛИЗНЕЦЫ (twin). От англо-сакс. getwin – *двойной*. Двойня, родившиеся в одни роды. Различают: 1. *Монозиготных* (monozygotic – *однояйцовые*) близнецов, которые развиваются из одной яйцеклетки, разделяющейся на ранней стадии эмбриогенеза на две независимо растущие клеточные группы, из которых возникают два индивидуума одного пола и идентичной генетической конституции, т.е. с идентичными геномами*. 2. *Дизиготных* (dizygotic – *разнояйцовые*) близнецов, которые могут быть однополыми или разнополыми и генетически различаться как обычные сибсы. *Сиамские близнецы* – любой тип сращения близнецов**.

*Исследования показывают, что идентичные близнецы на самом деле не такие уж и идентичные; в течение жизни у каждого индивида происходит процесс преобразования наследственной информации и изменения активности генов (см. **Геном** и **Рассеянный склероз**).

**Названы по примеру впервые описанной сросшейся двойни из Сиама (родились в 1811 г.).

БЛОК ПРИБНОВА. Каноническая гептамерная последовательность TATAATG (часть промотора, отвечающая за связывание РНК-полимеразы) в бактериальной ДНК, находящаяся на расстоянии около 10 пар оснований перед стартовой точкой (точкой начала транскрипции в генах).

БЛОКХОГНЕССА. ТАТА-последовательность в эукариотических клетках (см. также **ТАТА-бокс**).

БЛОТТИНГ. От англ. blotting – буквально: *промокание* < blot – *пятно*. Процедура визуализации специфического фрагмента ДНК или РНК, находящегося среди примеси множества других молекул, состоящая из целого ряда экспериментальных приёмов. Блоттинг подразделяется на: 1. *Саузерн*-блоттинг* (визуализация необходимых фрагментов ДНК и последующий их отбор). 2. *Нозерн*-блоттинг (визуализация РНК). 3. *Вестерн*-блоттинг (визуализация белков). Методика по Саузерну используется для определения копийности гена (или определённой последовательности) в ткани или клетках, а также для выявления структурных изменений (делеций, вставок, перестановок). Нозерн- и вестерн-блоттинг используются для определения размеров и количества специфических РНК и отдельных молекул белков. Синоним – *блот-анализ*.

*Первая процедура названа по имени автора методики, имеющего знаковую фамилию, а остальные два названия возникли как лабораторные жаргонные дериваты её названия (англ. southern – *южный*, northern – *северный* и western – *западный*).

БЛОТТИНГ ДНК ПО САУЗЕРНУ (блот-гибридизация). От англ. blotting – буквально: *промокание* < blot – *пятно*. Способ переноса денатурированной ДНК из агарозного геля на нитроцеллюлозный фильтр для гибридизации с комплементарным зондом. Процедура может быть использована для определения делеций или вставок ДНК-фрагментов больших, чем 50 н.п. Для проведения процедуры геномную ДНК расщепляют на фрагменты и разделяют их электрофорезом в агарозном геле. Затем переносят на мембрану фильтра и фиксируют, получая отпечаток геля, после чего ДНК денатурируют и добавляют зонд, несущий метку, благодаря которой положение ДНК-мишени может быть выявлено.

ВАРЬИРУЮЩАЯ ЭКСПРЕССИВНОСТЬ. От лат. variare – *видоизменять* и expressio – *выражение*. Термин*, относящийся к количественной характеристике изменчивости проявления генов (наряду с *пенетрантностью*) (см. **Пенетрантность**). Отражает явление различного проявления симптомов у индивидуумов, несущих одну и ту же мутантную аллель. Считается, что *варьирующая экспрессивность* зависит как от вариаций генетического фона, так и от факторов внешней среды (см. **Фенотипическая неоднородность**).

*Термин был предложен в 1926 г. Николаем Владимировичем Тимофеевым-Ресовским (1900–1981) совместно с немецким невропатологом Оскаром Фогтом (Oskar Vogt, 1870–1959), лечившим в последние годы жизни В.И. Ленина, а затем исследовавшим его мозг. Интересно отметить, что немецкое слово Vogt буквально означает «призванный на помощь».

ВЕЙСМАН АВГУСТ. Немецкий врач, зоолог, микроскопист и эволюционист (1834–1914 гг.), оказавший колоссальное влияние на развитие многих биологических наук, а особенно, генетики. Его теория *непрерывности* «*зародышевой плазмы*» привлекла внимание учёных к интенсивному исследованию зародышевых клеток – носителей наследственной информации, которая, по удивительно прозорливому мнению Вейсмана, заключена в хромосомах.

ВЕКТОР. От лат. vector – *носитель*, *повозка* (veho, vectum, vexi, vehere – *нести*, *доставлять*, *привозить*). В общебиологическом смысле *вектор* – переносчик. Генно-инженерный и генно-терапевтический термин для обозначения любых плазмид или фагов, в которые можно встроить чужеродную ДНК, подлежащую клонированию (молекулы ДНК, способные к включению чужеродной ДНК). В настоящее время под словом *вектор* понимаются искусственные генетические конструкции, способные к репликации и интеграции и предназначенные для переноса генетического материала (генов) в чужеродные клетки. *Вектор* для клонирования – автономно реплицирующаяся ДНК (например, плазмида), содержащая участки, необходимые для размножения в бактерии, и участки, несущие чужеродную ДНК. Рекомбинантные векторы используются для переноса генетического материала (генов) между организмами, а также для его репликации и амплификации. Другими словами, *векторы* – это частицы, содержащие молекулы

плазмидной, космидной или вирусной ДНК, которые служит «перевозчиками» нужного гена при интродукции его в другой геном. В генной терапии чаще используются *тропные* к тем или иным клеткам (тканям) вирусы, у которых часть генома замещается на материал, необходимый для терапии. К тому же только вирусный геном (и то далеко не всегда) позволяет встроить большие по размеру человеческие гены. Но вирусы, даже лишенные инфекционных свойств, далеко не безопасны. Кроме того, они способны вызывать иммунный ответ, что препятствует успешному переносу генов. Поэтому разрабатываются альтернативные способы упаковки и доставки чужеродных генов. Например, упаковка ДНК в сферическую оболочку из В-циклодекстринов (CD) с включением адамантан-полиэтиленгликоля диаметром ~1нм или полимеров из модифицированного глицина (так называемых *пептоидов*) и стеарил-полилизина, а также с помощью наночастиц из SiO_2, несущих заряды и обеспечивающих компактизацию находящихся на них молекул ДНК.

В генной инженерии растений в качестве вектора используют, например, полевую бактерию, вызывающую опухоли у растений* (*Agrobacterium tumefaciens*), которая обладает способностью встраивать участки своей ДНК в геном растения, после чего поражённые клетки начинают быстро делиться, формируя опухоли. Получен штамм бактерии, не вызывающий образование опухоли, но сохраняющий функции вектора.

*Повышает уровень растительных гормонов-ауксинов.

ВЕКТОРЫ BAC И PAC. От лат. vector – *носитель* и англ. аббревиатуры BAC (bacterial artificial chromosomes – *бактериальные искусственные хромосомы*) и PAC (artificial chromosomes P1 – *искусственные хромосомы* P1). Векторы, выбранные для создания окончательных физических карт, пригодных для секвенирования генома человека (см. **Геном человека** и **Опорная STS-карта генома человека**). Отличаются стабильностью и способны включать вставки больших размеров (200–300 тыс. пар нуклеотидов).

ВОБЛИНГ-ГИПОТЕЗА. От англ. wobble – *качание*. Гипотеза, объясняющая каким образом тРНК способны узнавать больше одного кодона, взаимодействуя нестандартным образом с третьим основанием в кодоне. Синоним – *гипотеза «качелей»*.

ВОЗВРАТНОЕ СКРЕЩИВАНИЕ. Скрещивание рецессивной гомозиготы с линией неизвестного генотипа. При этом фенотип потомства определяется только хромосомами родителя с неизвестным генотипом.

ВСТАВКА (insertion). Дополнительный фрагмент ДНК, введённый в исходную молекулу с помощью методов генной инженерии. Синоним – *инсерция* (см. **Инсерция**).

ВЫРОЖДЕННОСТЬ КОДА. Одно из свойств генетического кода, заключающееся в том, что одну и ту же аминокислоту могут кодировать (шифровать) несколько кодонов (триплетов). Например, аргинин, лейцин и серин имеют по шесть кодонов, а остальные аминокислоты – по два, три или четыре соответствующих им кодона. Только двум аминокислотам «досталось» по одному кодону: метионину – АУГ и триптофану – УГГ. Три кодона играют роль знаков препинания («точек») – УГА, УАГ и УАА, на которых обрывается процесс трансляции. Иначе их называют «стоп-кодонами», терминирующими кодонами, бессмысленными, или «нонсенс-кодонами». Показано, что модифицированная аминокислота *селеноцистеин* может кодироваться стоп-кодоном (см. **Кодон** и **Бессмысленный кодон**).

ВЫРОЖДЕННОСТЬ КОДА ПО ТРЕТЬЕМУ ОСНОВАНИЮ. Свойство генетического кода, при котором снижена важность третьего основания в кодирующем триплете по сравнению с первыми двумя основаниями кодона.

ВЫСОКОПОВТОРЯЮЩАЯСЯ ДНК. Участки тотальной геномной ДНК, реассоциирующие с высокой скоростью (см. **Сателлитная ДНК**).

ГАЛАКТОЗЕМИЯ. От галактоза (греч. galaktos – *молоко*) и haima – *кровь*. Редкое наследственное (аутосомно-рецессивное, см. **Типы наследования**) нарушение метаболизма, при котором в крови и тканях накапливается моносахарид (гексоза) – *галактоза*, образующаяся в результате гидролиза молочного сахара – дисахарида лактозы. Метаболический дефект обусловлен мутацией в гене фермента галактозофосфат-уридилтрансферазы (GPT), превращающей фосфат галактозы в фосфат глюкозы. Ребёнку с галактоземией с первых дней после рождения прописывается диета, строго ограничивающая молоко и молочные продукты, содержащие лактозу, в противном случае развивается патология печени, катаракта, задерживается умственное развитие. Несвоевременная диагностика галактоземии приводит к смерти ребёнка.

ГАПЛОИДИЯ. От греч. haploos – *простой*, *одиночный* (где ploos – *кратность*), eidos – *сходство* и -ia – *условия*. Явление, при котором число хромосом в соматических или половых клетках уменьшается до одинарного набора (из каждой гомологичной пары присутствует только одна хромосома). Естественная гаплоидия характерна для бактерий, она встречается также в жизненном цикле спорообразующих грибов и одноклеточных водорослей (см. **Гаплоиды**).

ГАПЛОИДЫ*. От англ. haploids (нем. Haploide) < греч. haploos – *простой* и eidos – *сходство*. Спонтанно возникающие (встречающиеся) или индуцированные формы организмов, в клетках которых содержится *одинарный набор хромосом*, т.е. каждая хромосома представлена только одним гомологом (а каждый ген, соответственно, одним

аллелем), и набор хромосом представлен только негомологичными хромосомами. Поэтому рецессивные гены (аллели), не прикрытые доминантными генами, полностью проявляются у гаплоидов. Как правило, гаплоиды являются результатом партеногенетического или андрогенетического развития зародышей. Примером таких организмов могут служить гаплоидные дрожжи. Среди высших растений гаплоиды известны у более чем 70 видов (например, у кукурузы и пшеницы)**, принадлежащих к 16 семействам. У некоторых насекомых, например червецов, самцы функционально гаплоидны, так как один набор хромосом у них становится факультативно гетерохроматичным, т.е. транскрипционно неактивным. Синонимы: *моноплоиды*, *гаплонты* (см. **Гаплонт**).

*Термин предложил Эмиль Страсбургер (Strasburger, 1905).

**Первый гаплоид у высших растений был обнаружен в 1921 г. у дурмана (род *Datura*, сем. паслёновых).

ГАПЛОИДНЫЙ. От греч. haploos – *простой* и eidos – *сходство*. Одинарный набор хромом (1*n*) в клетке, характерный для половых клеток (яйцеклеток и сперматозоидов), а также гаплоидной фазы (гаплофазы) развития живых организмов. У человека гаплоидный набор составляют 22 аутосомы и одна половая хромосома (соответственно 22+X- или Y-хромосома). Гаплоидность нормальна для многих низших организмов (из эукариот, например, для дрожжей), а также для половых клеток.

ГАПЛОНЕДОСТАТОЧНОСТЬ. От греч. haploos – *простой*. Термин, использующийся для обозначения возможного механизма, объясняющего развитие аутосомно-доминантных заболеваний, при которых наличие одного нормального аллеля недостаточно для проявления нормальной функции (другими словами, активности одного нормального аллеля недостаточно для поддержания нормального фенотипа*). В случае если гены кодируют не ферменты, а рецепторы, то *гаплонедостаточность*, вызванная мутациями, сокращающими число функционально активных рецепторов, могут приводить к доминантной болезни, например, такой как *семейная гиперхолестеринемия* (см. **Семейная гиперхолестеринемия** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**).

*Примером такого состояния является острая перемежающаяся порфирия, в основе патогенеза которой лежит наличие у индивидуума одной неактивной аллели гена, кодирующего фермент *синтазу уропорфириногена*-1 (см. **Острая перемежающаяся порфирия**).

ГАПЛОНТ. От греч. haploos – *простой*, *одиночный* и on – *существо*. Организм, у которого диплоидна только зигота, а весь вегетативный цикл проходит в гаплофазе. Другими словами, организм, клетки которого содержат только гаплоидный набор хромосом. Обычно редукция числа хромосом происходит в зиготе. К гаплонтам относятся некоторые простейшие (кокцидии), многие зелёные водоросли и грибы (оомицеты). Синонимы: *гаплобионт** и *гаплоид*.

*Термин *гаплобионт* как синоним *гаплонта* используется не совсем правильно.

ГАПЛОТИП. От греч. haploos – *простой* и «тип». Так называется тесно сцеплённая группа генов на хромосоме, передающаяся от каждого родителя одним общим блоком.

ГАПЛОФАЗА. От греч. haploos – *простой* и phasis – *проявление*. Часть жизненного цикла организма, характеризующаяся одинарным набором хромосом.

ГЕМИЗИГОТА. От греч. hemi – *полу* и «зигота». Особь, гемизиготная по одному или нескольким генам. У самцов, гены, расположенные в Х-хромосоме, могут иметь только по одному аллелю, т.е. они *гемизиготны* (см. **Гемизиготность**, **Зигота**, **Гомозигота** и **Гетерозигота**).

ГЕМИЗИГОТНОСТЬ. От греч. hemi – *полу* и zygotos – *соединённые вместе*. Состояние, при котором некоторые гены в диплоидной клетке (организме) представлены только одним аллелем (одной дозой данного гена или одним сегментом хромосомы), вместо гомологичных двух. В норме у мужчин, как у гетерогаметного пола, почти все гены, локализованные в Y- и X-хромосомах, кроме генов *псевдоаутосомного района* (см. **Псевдоаутосомный район**), находятся в гемизиготном состоянии. Отсюда следует, что гемизиготность позволяет фенотипически проявляться рецессивным генам. Гемизиготность также может возникнуть вследствие анеуплоидий и делеций.

ГЕН (англ. **gene,** нем. **Gen).** От греч. genos – *род* (genesis – *начало*). Термин, которым датской ботаник Вильгельм Людвиг Иоганнсен (Wilhelm Ludvig Johannsen, 1857–1927) в 1909 г. назвал наследственные задатки Менделя*. Ген – единица наследственности, занимающая определённое место (локус) в хромосоме. Это основное понятие классической генетики**, в которой различные формы одного гена, возникающие в результате генных мутаций, называются *аллелями*. Долгое время господствовало представление о гене Томаса Ханта Моргана как о неделимой частице***. Первое определение гена было дано английским профессором медицины Арчибальдом Гарродом (1857–1934) в его книге «Inborn errors of metabolism», 1909****: «*Ген – это пропись приготовления одного химического соединения*». До конца 1960-х гг. под термином *ген* понимали непрерывный участок ДНК, на котором в виде последовательности нуклеотидов записана информация о первичной структуре одного белка, или по-другому, гены – это участки ДНК, транслирующиеся в функциональные белки. Эти представления легли в основу концепции «*один ген – один*

белок»*****, которую затем сменила концепция «*один ген – одна полипептидная цепь*». В настоящее время понятие гена не столь однозначно, хотя этим термином по-прежнему называется участок ДНК с определённой структурой. Отсюда следует, что структурной основой гена является последовательность нуклеотидов ДНК, хотя само понятие ген, скорее, понятие функциональное. Именно с функциональной точки зрения ген подразделяется на *регуляторную* и *структурную* части. Первая содержит последовательности, связанные с регуляцией генной активности, вторая может содержать последовательности как кодирующие (экзоны), так и не кодирующие аминокислоты (интроны). Кроме того, некоторые последовательности могут кодировать более одной полипептидной цепи («ген в гене») (см. **Экзонно-интронная структура гена**). Отсюда складывается ощущение, что в устройстве эукариотических генов есть излишняя и пока непонятная сложность. Участки ДНК, разделяющие гены, называют *спейсерами* (см. **Спейсеры**) и некоторые гены собраны в функциональные группы – *кластеры* генов (см. **Кластеры**).

Одинаково устроенные гены в разных организмах могут иметь разные функции или быть встроены в разные генные ансамбли (сети) и, следовательно, приводить к разным функциям или проявляться в разное время и в разных тканях. Если рассматривать работу генов в отдельно взятых клетках (клетках с разным типом дифференцировки), то складывается впечатление, что основная задача генов – «молчать». Хорошо известно, что обычно в клетках экспрессируется не более 5 % генов и только в нейронах головного мозга эта цифра возрастает до 15 %. Интересно также отметить, что гены реагируют не только на изменения окружающей среды, в которой обитает организм, но и на характер его питания и поведение.

*Считается также, что термин предложил немецкий ботаник Карл Вильгельм Нэгели (K.W. Nageli, 18817–1891).

**Поскольку в устаревшем классическом понимании *ген* как элементарная единица наследственности одновременно служит и единицей мутации, рекомбинации и функции, существовала и другая терминология – «мутон», «рекон» и «цистрон» (Benzer S., 1957). В молекулярной биологии термин «ген» однозначен понятию «цистрон». Под понятием «ген» также понимают наследственную информацию, которой благоприятствует или, напротив, не благоприятствует отбор. По локализации в хромосомах гены делятся на аутосомные и сцепленные с полом. Различные неаллельные гены могут принадлежать к одной и той же или к различным группам сцепления. Аллельные гены могут быть *доминантными*, *рецессивными* и *промежуточными* (комбинированными). Неаллельные гены – *эпистатичными*, *гипостатичными*, *комплементарными* или *индифферентными*.

***С исторической точки зрения интересно знать, что автор хромосомной теории Томас Хант Морган первоначально считал, что ген представляет собой не только единицу наследственности, но и неделим, как атом, и также не подвержен никакому воздействию извне. Хромосому Морган образно представлял как бусы, в которых бусинки – гены, или даже как пулемётную ленту. Опровержение этих представлений дала новая научная дисциплина – радиационная генетика, которая «раздробила» ген.

****«Врождённые ошибки метаболизма, 1909». И в настоящее время название поражает своей современностью.

*****Первое надёжное доказательство предположения, что «один ген кодирует один фермент» получили американские генетики Джордж Уэллс Бидл (G.W. Beadl, 1909–1989) и Эдуард Лоури Тейтем (E.L. Tatum, 1909–1975) в ставших классическими исследованиях на розовой плесени нейроспоре (*Neurospora crassa*), за которые они получили в 1958 г. Нобелевскую премию по физиологии и медицине.

ГЕН АРМАДИЛЛО. От англ. armadillo – (зоол.) *броненосец* (армадилл). Ген сегментарной полярности, опосредующий направление пути дифференцировки клеток в раннем эмбриогенезе у дрозофилы. Показано, что ген на 70 % идентичен гену β-катенина, который участвует в формировании переднезадней оси тела у эмбриона шпорцевой лягушки (*Xenopus laevis*) (см. **Катенины** в разделе **«Клеточная биология»**).

ГЕН ДИКОГО ТИПА. Немутантный аллель гена, встречающийся в природе.

ГЕН МНОЖЕСТВЕННОЙ ЛЕКАРСТВЕННОЙ УСТОЙЧИВОСТИ (MDR). От англ. multidrags resistance. Ген кодирует белок, принимающий участие в процессах выведения из клеток вредных веществ. Активен также в опухолевых клетках, обеспечивая их резистентность к лекарственным препаратам. Поэтому для успешного лечения предпринимаются попытки «выключения» гена с помощью РНК-интерференции (см. **РНК-интерференция**).

ГЕН-РЕПОРТЁР. От англ. report – *сообщать*, *рассказывать*. Ген, содержащийся в искусственно созданной генетической конструкции, интродуцируемой с определёнными целями в изучаемый организм (чаще эмбрион). Активация такого гена приводит к появлению какого-либо легко различимого признака. Синоним – *репортёрный ген*.

ГЕН «SONIC HEDGEHOG» (SHH). В геномах птиц и млекопитающих, а равно и человека, есть гены-аналоги «ежового» гена дрозофилы – *hedgehog* (*хеджхог*), гена, мутация в котором приводит к появлению у личинки мухи колючих выростов, похожих на иголки ежа. Название *Sonic hedgehog* («ёжик Соник») дал в шутку Роберт Риддл* (Robert Riddle) в честь главного персонажа популярной ком-

пьютерной игры, выпущенной корпорацией Sega в 1991 г., кота по прозвищу *Sonic the Hedgehog*** (см. **Гены семейства Хеджхог (Hedgehog)**). У птиц ген *хеджхог* определяет развитие крыльев, а у млекопитающих – пальцев на конечностях. Предполагается, что изменения в гене *Sonic hedgehog* привели к потере предками китообразных задних конечностей. Функционально ген отвечает за передачу сигналов между клетками.

*Обнаружил аналог «ежового» гена дрозофилы у млекопитающих.

***Sonic the Hedgehog* означает буквально «Звуковой ёжик».

ГЕН ТРАНСФОРМЕР. Ген, описанный у дрозофил и характеризующийся тем, что его экспрессия в определённый момент (*a critical period*) приводит к тому, что самцы мушек демонстрируют поведение самок.

ГЕНЕАЛОГИЯ. От греч. genealogia – *родословная*, где genos (genës) – *род* и logos – (*слово*), *наука*. Вспомогательная историческая и медико-генетическая дисциплина о родословных человека (см. **Родословная**). В частности, она занимается изучением наследственности человека с помощью родословных, используя генеалогический метод* (см. **Генетический анализ**).

*Метод разработан английским биологом, психологом, антропологом и математиком Френсисом Гальтоном (F. Galton, 1822–1911) – одним из предтечей евгеники и основоположником биометрии. По сути, генеалогический метод – это поиск интересных случаев скрещиваний, проведённых самой природой (определение генотипов членов родословной).

ГЕНЕЗИС. От греч. genesis – *происхождение*, *рождение*, *возникновение*. Источник, начала чего-либо (в случае когда речь идёт о происхождении).

ГЕНЕТИКА*. Название произведено от греч. genesis – *происхождение*, *начало*. Наука о наследственности и изменчивости организмов (законах и механизмах передачи наследственной информации). Датой рождения генетики считается 1865 г., когда вышла статья Менделя** «Опыты над растительными гибридами».

*Этот термин ввёл в научный обиход в 1907 г. английский биолог Уильям Бэтсон (William Bateson, 1861–1926), вдохновлённый идеей Грегора Менделя о корпускулярной природе наследственности, активный популяризатор менделизма (первым перевёл работы Г. Менделя на английский язык).

**Мендель не был первым, кто для изучения наследственных механизмов использовал метод скрещивания растений.

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ. Совокупность методов изучения наследственности. Для генетического анализа простых признаков используются подходы, разработанные Г. Менделем. Анализ сложных количественных признаков проводят на основе методологии Ф. Гальтона. Применяют также хромосомный и молекулярно-генетический анализ, генеалогический метод, метод генетических маркёров, компонентный и близнецовый методы и, наконец, метод моделирования на животных.

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ КАРТЫ (карты генома). Первоначально строились на основе анализа частоты рекомбинаций между генами*. На модельных организмах проводят большое число скрещиваний между различными мутантными линиями. У человека для построения генетических карт использовались в качестве маркёров различные вариабельные участки, в частности участки с однонуклеотидным полиморфизмом (ОНП**) (см. **Снипы**), полиморфизмом микросателлитных повторов, а также полиморфизмом длин рестрикционных фрагментов***. Позднее генетические карты высокого разрешения использовались как основа для физического картирования генов.

*Частота рекомбинации (кроссинговера) между двумя генами, равная 1 %, принималась как одна единица карты и получила название *морганида*.

**Некоторые ОНП вызывают появление или исчезновение сайтов рестрикции.

***Сайты рестрикции были использованы для получения первой полной генетической карты генома человека.

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ГРУЗ. Совокупность мутантных (аномальных) генов, которые передаются потомкам, как правило, в латентном виде (рецессивные мутации) и способных обусловливать развитие у них заболеваний или приводить к гибели эмбрионы (в случае наличия летальных мутаций). Генетический груз образно называют неоплаченным своевременно «генетическим долгом», за который рассчитываются последующие поколения. Синоним англ. – genetic load (*генетическая нагрузка*).

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОД. В общем смысле – это способ записи генетической информации, которую содержит молекула ДНК. В специальном смысле *генетический код* – это правила, по которым осуществляется процесс экспрессии генетической информации, приводящий к трансляции. Код обеспечивает соответствие между последовательностью нуклеотидов в ДНК и последовательностью аминокислот в белках. Живая природа использует только 20 определённых аминокислот, которые называют *природными*, *каноническими* или *протеиногенными*. Эти аминокислоты абсолютно одинаковы у всех организмов и набор их универсален*. А вот различия между всеми организмами, обитающими на нашей планете, определяются исключительно уникальными последовательностями аминокислот в белках, входящих в состав организмов. Чем же определяются уникальные последовательности аминокислот в белках? Классическая, или, иначе, формальная генетика и отвечала на этот вопрос формально – последовательности амино-

кислот в белках задаются генами. Но как? На этот вопрос дал чёткий и ясный ответ Георгий Гамов. Аминокислотные последовательности в белках определяются последовательностями нуклеотидов в одной из двух комплементарных цепей кодирующих участков ДНК, которые и называются генами. Информация о последовательном расположении любой из 20 аминокислот в белках определяется последовательностью четырёх типов нуклеотидов (А, Т, Г и Ц) в ДНК. Отсюда следует, что клетка должна обладать способом, с помощью которого она переводит четырёхбуквенный текст ДНК в двадцатибуквенный текст белков. А осуществить такой перевод можно, только используя механизмы кодирования. Так, задолго до открытия тРНК родилась идея генетического кода**. Оказалось, что генетический код является *триплетным*, *неперекрывающимся*, *вырожденным* и *квазиуниверсальным****. Таким образом, биологический смысл кода заключается в том, что последовательность нуклеотидов в ДНК формирует трёхбуквенный (триплетный) код, в котором зашифрована информация для последовательности аминокислот в белках.

*Исключение составляют бактерии, использующие некоторые, так называемые экзотические аминокислоты.

Идея так называемого «*бриллиантного*» генетического кода принадлежит Г.А. Гамову (G.A. Gamow, 1954) (см. **Код «бриллиантный» («алмазный» код)). Позднее (1961) Крик, Барнетт и Бреннер сформулировали общие принципы организации генетического кода, который в 1966 г. был не только доказан, но и полностью расшифрован у *E. coli*. Маршалом Ниренбергом (M. Nirenberg), Гобиндом Кораной (H. Khorana) и Робертом Холли (R. Holley), за что в 1968 г. они получили Нобелевскую премию.

***В митохондриальных геномах у многих организмов, включая млекопитающих, некоторые кодоны имеют необычное значение, так же, как и в «ядерных геномах» у микоплазм, цилиатов и некоторых грибов кандидов.

«ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПАСПОРТ». Основа персонализированной (персонифицированной) медицины ближайшего будущего, согласно которой лечение будет проводиться в соответствии с молекулярно-мутационным профилем генома пациента.

«ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПЕРЕКЛЮЧАТЕЛИ». Общий термин, обозначающий сегменты геномной ДНК, контролирующие при участии определённых транскрипционных факторов работу структурных генов, определяющих морфологические (анатомические) и биохимические особенности организмов разных видов. Эти регуляторные сегменты переводят гены в *рабочее состояние* или, напротив, *выключают* их. Компонентами генетических переключателей являются *энхансеры* генов, обычно, но не обязательно располагающиеся впереди контролируемых генов (см. **Энхансеры**). Генетические переключатели принадлежат некодирующим областям генома, функции которых в целом до сих пор неизвестны*.

*Совокупные размеры некодирующих областей генома значительно превышают совокупные размеры кодирующих областей (у человека на кодирующие области приходится всего ~1,5 % генома).

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ЭЛЕМЕНТЫ. Регуляторные элементы генома, которые в процессе эволюции меняются гораздо быстрее, чем структурные гены.

ГЕННАЯ ИНЖЕНЕРИЯ (генетическая инженерия)*. Отрасль молекулярной биологии и генетики, занимающаяся прикладными задачами изменения наследственности, а также исправления генетических дефектов с терапевтическими целями. В рамках генной инженерии используются методы манипулирования с молекулами ДНК путём их «разрезания» (рестрикции) и «сшивания» (сплайсинга) в нужном сочетании с последующим встраиванием в клетки реципиентного организма. В основе методов и принципов манипулирования с ДНК лежит широко распространённое природное явление так называемого *горизонтального переноса* генетической информации от вида к виду (достаточно вспомнить естественный процесс встраивания в геномы ретровирусов), что говорит о *взаимозаменяемости* ДНК**, свойственной не только микроорганизмам, но также растениям и животным. В процессе эволюции геномы постоянно перестраиваются, в том числе с использованием механизмов ретротранспозиции. Сейчас мы уже хорошо понимаем, что перед встраиванием в чужеродный организм какого-либо гена необходимо учитывать явление *предпочтения* этим организмом другого синонимического кодона (кодонов)***, в противном случае встраиваемый ген может не экспрессироваться или экспрессироваться менее эффективно в модифицированном организме либо получаемый белок будет отличаться от исходного, в получении которого мы нуждаемся.

Противниками ГМО постоянно поднимаются в СМИ вопросы опасности использования генномодифицированных организмов. Конечно, можно спросить, какой вред организму человека может принести, например, генномодифицированный рис, способный синтезировать *каротин*, или соя, синтезирующая *метионин*, которого очень мало в природной сое. Однако, к сожалению, белки, кодируемые трансгенами и относящиеся, например, к группе гликопротеинов, часто имеют несколько иное расположение молекул сахаров на своей поверхности, что непредсказуемым образом может повышать риск возникновения аллергических реакций при их употреблении в пищу. Кроме того, растения (к примеру, та же соя), устойчивые к гербицидам, например, к *раундапу*, поощряют производителей широко использовать химические пре-

параты против сорняков, что представляет несомненную экологическую опасность. Необходимо понимать, что генная инженерия настолько опасна в создании ГМО, насколько опасны продукты искусственно встраиваемых генов. Нельзя также сбрасывать со счетов ещё плохо изученное явление изменения *смыслового контекста генома* при встраивании в него трансгенов, что может привести к возникновению организмов с непредсказуемыми свойствами.

*Возникла в 1972 г. в Станфордском университете (США), когда в лаборатории Пола Берга (P. Berg, получил в 1980 г. Нобелевскую премию.) были сконструированы первые рекомбинантные молекулы ДНК, в которых были соединены фрагменты ДНК фага лямбда (фага λ) и кишечной палочки с кольцевой молекулой ДНК вируса SV40.

**На функциональном уровне все организмы одинаковы!

Несмотря на относительную *универсальность* (квазиуниверсальность) *в первом приближении* генетического кода, различные организмы используют синонимичные кодоны с разной частотой*, и при генно-инженерной модификации организмов эти особенности необходимо учитывать. Такой подход, требующий предварительного конструирования (модификации) переносимых генов, называют «маскировкой генов».

****Так, например, из шести синонимичных кодонов, отвечающих аргинину, у человека чаще используются AGA и AGG кодоны, а у *E. coli* кодон AGA используется очень редко и к тому же при трансляции считывается с ошибками.

ГЕННАЯ КОНВЕРСИЯ. От лат. conversio – *изменение*. Событие, часто связанное с общей рекомбинацией и репарацией ДНК в ходе мейоза и реже – в ходе митоза. Характеризуется изменением одной из цепей гетеродуплексной ДНК, приводящим к комплементарности с другой цепью в тех участках, где есть неспаренные основания. При этом в результате один аллель конвертируется в другой.

«ГЕННАЯ ПУСТЫНЯ». Образный термин, использующийся для обозначения обширного района в 9-й хромосоме человека, в котором располагается в основном некодирующая ДНК и в котором очень редко встречаются истинные гены. У человека в этом районе обнаружены несколько генов, ассоциированных с диабетом второго типа и ишемической болезнью сердца (см. **Ишемия** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**).

ГЕННАЯ ТЕРАПИЯ. Медицинское вмешательство, при котором в клетки больного человека *in vivo* или *in vitro* вводятся новые гены (обычно используются *трансгены*, или модифицированные, функциональные копии дефектных генов)* (см. **Трансгены**). Делается это с целью лечения или предотвращения наследственных мультифакторных генетических заболеваний (заболеваний, вызванных мутациями в генах), а также лечения рака или ненаследственных инфекционных (чаще вирусных) заболеваний**, например, таких как ВИЧ. При этом в генной терапии самая серьёзная проблема – это доставка новых генов в клетки целевого организма-хозяина. Обычно в качестве «перевозчиков» чужеродных генов (векторов трансгенеза) используют «нагруженные» нужным генетическим материалом ретровирусы, тропные к определённым типам клеток (например, нервным или печёночным). Однако всегда есть очень серьёзные барьеры, из коих самый трудный – иммунная система, которая атакует «инфицированные клетки», что не обходится без последствий, а также «переделанные» вирусы. Поэтому разрабатываются методы «обмана» иммунной системы и делаются попытки обойти её стороной. Первая успешная попытка применения методов генной терапии была проведена в сентябре 1990 г. в США. В Т-лимфоциты ребёнка, страдающего комбинированным иммунодефицитом, вызванным дефектом гена *аденозиндезаминазы* (ADA), была введена нормальная копия гена (см. **Острый комбинированный иммунодефицит (синдром SCID)**). В настоящее время диапазон генно-терапевтических вмешательств расширяется. Например, отрабатываются методы «тренировки» и «натаскивания» иммуннокомпетентных клеток против раковых клеток, или методы повышения устойчивости организма к инфекциям. К сожалению, пока нет заметных результатов генно-терапевтических вмешательств, кроме лечения тяжёлого комбинированного иммунодефицита и гемофилии, а также в редких случаях семейной гиперхолестеринемии и муковисцидоза. Относительно хорошо поддаются генно-инженерным методам лечения лизосомные болезни накопления. Напрашивается более точный синоним для обозначения генно-терапевтических манипуляций – «генное протезирование».

*Реальная возможность манипулирования с рекомбинантными молекулами ДНК появилась в 1974 г.

Для лечения рака и вирусных инфекций используют также синтетические олигонуклеотиды, рибозимы или киРНК (см. **РНК-интерференция).

ГЕННЫЕ НАДСЕМЕЙСТВА. Гомологичные гены, существенно отличающиеся по нуклеотидной последовательности.

ГЕННЫЕ СЕМЕЙСТВА. Группы гомологичных генов, имеющих значительные сходства в своих последовательностях. Многие белоккодирующие гены образуют семейства. Число членов в этих семействах может исчисляться от единиц до десятков. Обнаружены семейства миозиновых и актиновых генов, генов гистонов, аполипопротеинов и иммуноглобулинов. Семейства генов α-глобинов представлены кластерами на 16-й хромосоме, а генов β-глобинов кластерами

на 11-й хромосоме*. Семейства генов возникают за счёт механизма дупликации в результате ошибок репликации и рекомбинации. Различия в процессах мутирования отдельных членов семейства постепенно приводят к появлению *мультигенных семейств*. Члены семейства могут быть локализованы не только в одной хромосоме, но и рассредоточены по всему геному.

*В этих кластерах наличествуют и *псевдогены* (см. **Псевдогены**).

ГЕНОМ*(genome). От греч. genos – *род* и nomos – *закон* (другой вариант – использование окончания «ом», обозначающего *совокупность*). Первоначально под *геномом* понимали полный набор генов в гаплоидном наборе хромосом, присущий данному виду, который определяет всю совокупность признаков и свойств организма, его внешний вид и внутреннее строение. Позднее, когда стало ясно, что количество ДНК в клетках значительно больше той части, которая приходится на гены, понятие термина расширилось. В настоящее время под *геномом* подразумевают всю ДНК, содержащуюся в гаплоидном наборе хромосом. Это так называемый *ядерный геном*, а поскольку митохондрии и пластиды также содержат ДНК, то выделяют ещё митохондриальный геном и геном пластид. Отсюда *геномом* можно назвать всю совокупность нуклеиновых кислот организма. Различают совокупный геном отдельной клетки, геном организма (при этом предполагается, что весь геном особи сосредоточен в геноме отдельной соматической клетки и этот факт является основой для реализации метода клонирования организмов), а также геном вида. Геном образно сравнивают с книгой, только эта книга способна сама себя копировать и читать. Буквы-нуклеотиды (символы *A, T, G* и *C*) в геноме равнозначны, значение и смысл имеют только их комбинации. Отдельные геномы различаются последовательностями символов и длиной текстов. Прочтение этих текстов, их расшифровка (секвенирование) – задача, которой призвана заниматься *геномика* – новое высокотехнологичное направление в современной биологии. Геном каждого многоклеточного организма имеет двойную историю – историю передачи от поколения к поколению (геном половых клеток) и историю передачи от зиготы к специализированным соматическим клеткам в процессе онтогенеза. Эта история при всех её перипетиях уже не передаётся потомкам, но сказывается на благополучии и судьбе особи (индивидуума) через возникновение генетических заболеваний, например, таких как рак. Геном – не просто хранилище генетической информации, или текст, передаваемый от поколения к поколению и обеспечивающий рост, развитие и функционирование организма. Его следует рассматривать как пространственный механизм, включающий несколько взаимосвязанных частей, одна из которых – белок-кодирующие гены – только наименьшая часть (около 2 % суммарной ДНК у человека). Геном включает разные носители информации – наследственные элементы, находящиеся в областях, кодирующих различные нетранслируемые РНК**, а также уровни, которые выходят за пределы линейных последовательностей нуклеотидов. Их образно называют «теневой» областью генома и этот уровень наследственности относится к *эпигенетике* (см. **Эпигенетика**). И хотя пока геном представляется нам как единое целое, очень интересно ответить на вопрос, а что же в нём самое важное, что составляет его сущность, его основу? И так ли он един, поскольку всё больше утверждается взгляд на геном как на молекулярную структуру, напоминающую по своему поведению парламент с воюющими в нём фракциями эгоистичных генов, вынужденных искать временный консенсус.

*Термин *геном* впервые был введён в 1920 г. немецким ботаником Гансом Винклером (Winkler, 1920) для описания гаплоидного набора хромосом с локализованными в нём генами. Винклер использовал для создания термина понятие *гены хромосом*. Следовательно, в зиготе объединяются два генома – мужской и женский. Они будут гомологичными, если линейное расположение генов в конъюгирующих хромосомах абсолютно идентично.

Первый подвергнутый секвенированию геном принадлежит бактериофагу MS2. Работа была проведена командой под руководством Уолтера Фирса из Университета Гента (Бельгия). Затем в 1977 г. с помощью техники фрагментирования ДНК («shot-gun» sequencing) был полностью секвенирован геном фага φx174 (см. **Метод «дробовика»**).

**Гены, кодирующие активные формы РНК, через которые осуществляется контроль экспрессии обычных генов.

С 1990 г. по 2010 гг. стоимость расшифровки индивидуального генома человека уменьшилась в 50 тыс. раз и составила менее 6 тыс. долларов.

ГЕНОМИКА. От «геном» и суфикса «ика» (по аналогии с термином *бионика*). Новая тенденция в современной биологии, направленная на анализ полных нуклеотидных последовательностей в любых геномах, на выявление генов и генных сетей. Термин *геномика* начали использовать с 1986 г. после того, как английский генетик, специалист в области изучения генома мыши Томас Родерик ввёл его для обозначения картирования, секвенирования и характеристики (аннотирования) геномов. Позднее *геномику* стали ассоциировать с любым широкомасштабным анализом биологических объектов. Конвергируя с другими научными дисциплинами, геномика породила новые области знания – биомедицину и генную терапию, биоинформатику, протеомику, структурную биологию, генетическую генеалогию, социогенетику и т.д. Даже зарождается «*генетический блоггинг*»,

позволяющий наиболее продвинутым индивидуумам заниматься поиском генетически близких партнёров.

ГЕНОМИКА СРАВНИТЕЛЬНАЯ. Раздел геномики, который занимается поиском сходства между организмами на уровне целых геномов. Хорошо известно, что существует высокая степень консервативности на уровне метаболических путей и их связей даже у организмов, далеко отстоящих друг от друга на эволюционной лестнице. Классический пример – почти полная идентичность инсулинового сигнального пути у человека и элегантной нематоды (*Caenorhabditis elegans*)*, обеспечиваемая генами-аналогами, присутствующими в двух разных геномах. Обнаружено, что для 30 % высококонсервативных генов**, связанных с болезнями человека, существуют родственные гены даже в дрожжах. Анализ сходства в последовательностях ДНК различных видов организмов открывает новые возможности в исследовании эволюционного процесса, основные проблемы которого теперь можно ставить и решать с позиций молекулярной биологии. Так, в результате геномных исследований стало ясно, что киты являются более близкими родственниками гиппопотамам (бегемотам), чем гиппопотамы крупному рогатому скоту. Особенно интересные результаты даёт сравнительная геномика в установлении сходства и различий человека с ближайшими родственниками – *гоминидами* (сиамангами и гиббонами, орангутангами, гориллами и шимпанзе)***.

*У элегантной нематоды обнаружен ген daf-2, кодирующий аналог рецептора инсулина человека (интересно отметить, что этот ген существенно влияет на продолжительность жизни червя).

**Гены, участвующие в регуляции клеточного деления и репарации ДНК.

***Уже расшифрованы геномы шимпанзе (2005 г.), а также геномы орангутана (орангутанга) и бонобо (карликового шимпанзе *Pan paniscus*).

ГЕНОМИКА ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ. Область общей геномики, занимающаяся широкомасштабным систематическим анализом функционирования генов, их взаимосвязи, а также их белковых продуктов (охватывает любой подход к анализу функции генов) с использованием высокопроизводительных геномных технологий. Главная задача функциональной геномики – устанавливать точные взаимодействия между генами и их белковыми продуктами. Следует отметить, что пространственные структуры белков гораздо более консервативны, чем их первичные последовательности. Классический пример – гемоглобин и миоглобин, у которых последовательности аминокислот идентичны только на 17 %, но при этом структуры имеют поразительное сходство.

ГЕНОМНАЯ БИБЛИОТЕКА. Коллекция (набор) клонированных фрагментов ДНК, включающая последовательности экзонов и интронов генов, входящих в состав генома какого-либо организма (содержащая весь геном какого-либо организма) (см. также **кДНК-библиотека**).

ГЕНОМНОЕ «РЕДАКТИРОВАНИЕ». Генно-инженерный метод, получивший название CRISPR*, от названия участков ДНК, содержащих *множественные короткие палиндромные повторы* нуклеотидных последовательностей. Этот подход, предложенный китайским учёным Фэном Чжаном (Feng Zhang) из Массачусетского технологического института, позволяет «редактировать» (целенаправленно исправлять или, напротив, портить) гены, изменяя их, с целью понимания функций в клетках. Методика осуществляется с помощью системы CRISPR/Cas9, в которой фермент Cas9 узнаёт нужную последовательность в геномной ДНК «по наводке» соответствующей ей РНК, играющей роль «гида». Метод уже испробован на мышах, крысах, рыбке данио, дрозофиле и элегантной нематоде и, конечно, на бактериях и дрожжах, на клетках человека в системе *in vitro*, а также на приматах (яванских макаках, *Macaca fascicularis*).

*Аббревиатура (акроним**) от англ. Clustered Regularly Interspaced Short Palindromic Repearts. Такой подход образно называют также «генетической микрохирургией».

**От греч. akros – *высокий* и onyma – *имя*. Аббревиатура, образованная из начальных букв слов или словосочетаний.

ГЕНОМНЫЕ БРАУЗЕРЫ. От англ. browse – *прочитывать быстро*, *пролистывать*. Программы просмотра, осуществляющие визуализацию данных по всему геному. Позволяют пользователю перемещаться на экране между изображениями, демонстрирующими геном на разных уровнях разрешения – от хромосомного (по отдельным сегментам с указанием генов и маркёров) до мононуклеотидного уровня.

ГЕНОМНЫЙ ИМПРИНТИНГ. От англ. imprinting – *впечатление* < imprint – *запечатлевать*, *отпечатывать*. Различие в функционировании генетического материала, полученного от матери и отца. Явление, вызвавшее глубокий кризис классической генетики (менделизма), вкупе с дарвинизмом, во второй половине XX в., первым толчком к которому послужило открытие так называемых «прыгающих генов», сделанное ещё в начале 40-х гг. XX в. Барбарой МакКлинток (см. **Транспозиция** и **Импринтинг генов (половой)**).

ГЕНОМНЫЕ КЛОНЫ ДНК. Последовательности геномной (хромосомной) ДНК, клонированные в составе какого-либо подходящего вектора.

ГЕНОМНЫЙ ПАСПОРТ. Геномная идентификация индивида, позволяющая проводить генную диагностику и индивидуальный подбор методов лечения и лекарственных средств (фармакогенетический подход). Геномная паспортизация также позволяет создавать индивидуальные банки тканей и клеток. Геномные паспорта создаются на

основе главного биоэтического принципа – «информированного согласия».

ГЕНОТИП* (genotype). От греч. genos – *род* и typos – *образец*. Понятие классической генетики, означающее всю совокупность генов конкретного организма, имеющих фенотипическое проявление (буквально: генетическое строение организма). Понятие также используется по отношению к комбинации генов в любом отдельном локусе или в группе локусов. Генотип определяет *норму реакции* организма при различных условиях среды. Плодовитые особи с определённым генотипом оставляют след своим геномом в генофонде популяции или вида. В более широком смысле, генотип – совокупность всех наследственных факторов организма, входящих в *геном*, *плазмон* и *пластом* (у растений).

*Термин был введён в 1909 г. датским ботаником Вильгельмом Людвигом Иогансеном (W.L. Johannsen, 1857–1927).

ГЕНОТОКСИЧЕСКИЙ. Понятие означает вещество или фактор, нарушающий структуру ДНК. Следствием генотоксического действия является фенотипически проявляемая мутация или возникновение опухоли.

ГЕНОФОНД. От греч. genos – *род* и фр. fond < лат. fondus – *основание*, *запас*, *накопление*. Совокупность всех генов, содержащихся в популяции, характеризующейся свободным скрещиванием особей. Термин предполагает свободную циркуляцию генов в популяции во всей их массе. Синоним – *генетичес-кий фонд.*

ГЕНОФОР. От греч. genos – *род* и phoresis – *перенесение*. Бактериальная кольцевая «хромосома». Например, у *E. coli* М. масса генофора составляет $4 \cdot 10^9$ Da, а периметр кольца – 1,6 мм.

ГЕНТИЛЬНЫЙ. От лат. «gentilis» – *родовой*. Принадлежащий к одному и тому же роду.

«ГЕНЫ АВАРИЙНОСТИ». Образное название генов, аллели которых приводят к замедлению передачи импульсов между нейронами. Для носителей этих генов свойственна способность внезапно «попадать» в сумеречную зону сознания и засыпать.

ГЕНЫ ДИКОГО ТИПА. Аллели (гены), обычно встречающиеся в природе (не мутантные гены).

ГЕНЫ ГОМОЛОГИЧНЫЕ. От греч. homologos – *имеющий сходное строение*. Гены, одинаковые у разных организмов. Закон гомологических рядов Н.И. Вавилова, основой которого является утверждение, что одинаковые мутации возникают в одинаковых генах, и является отражением существования одинаковых генов у разных организмов. Значительной гомологией обладают гены «домашнего хозяйства» такие, как например, гены гистонов, гены белков теплового шока, гены рибосомных РНК. Часто гомологией обладают и отдельные домены в генах, например, гомеодомены или хромодомены.

ГЕНЫ ДИВЕРСИФИЦИРОВАННЫЕ. От лат. diversificatio – *стремление к разнообразию* < diversus – *разный, различный*. Термин используется для обозначения аллельных генов, различающихся по происхождению (соответственно, отцовские и материнские гены), и по-разному считывающихся, или только с отцовской, или только с материнской хромосомы. Термин *диверсифицированные гены* используется для объяснения определённых случаев импринтинга генов. Некоторые авторы рассматривают это явление как *половой антагонизм* (см. **Импринтинг половой**).

ГЕНЫ «ДОМАШНЕГО ХОЗЯЙСТВА». Генетически стабильные гены*, которые по общим представлениям экспрессируются в клетках всех типов. К ним относятся гены, кодирующие белки и РНК, необходимые для выполнения центральных, жизненно важных функций, например, таких как транскрипция и трансляция, или энергетический метаболизм. Отличаются от *тканеспецифических генов*, экспрессирующихся только в специализированных клетках. Например, гены, кодирующие гемоглобин (гены α- и β-глобулинов), активны только в клетках, образующих эритроциты (см. **Гены «роскоши»**). Синонимы: *хаускипинг гены* (от англ. housekeeping – *домашнее хозяйство*), *обязательные гены*.

*Универсальность, функциональная эквивалентность и гомологичность этих генов делает их надёжными филогенетическими маркёрами (см. «**Молекулярные хронометры**»).

ГЕНЫ ИМПРИНТИРОВАННЫЕ. Гены, активность которых у потомства зависит от пола родителя, от которого они были получены. В участках генома, подверженных импринтингу, экспрессируется только отцовский или материнский аллель (моноаллельная экспрессия) (см. **Импринтинг генов (половой)**).

ГЕНЫ КОНСТИТУТИВНЫЕ. Постоянно активные гены, продукты которых образуются всегда в одинаковых количествах.

ГЕНЫ-МАРКЁРЫ. Аллели любых генов, используемых в эксперименте. Классические маркёры у человека – гены полиморфных белков, HLA антигены. При получении ГМО гены-маркёры помогают отделять трансгенные растения от обычных растений (см. **Трансгенные организмы**). Ранее при получении ГМО в качестве маркёрных генов использовали гены устойчивости к некоторым антибиотикам* (к счастью, антибиотикам первого или второго поколения, например, канамицину и гентамицину, которые уже почти не используются в клинической медицине). В настоящее время используются другие гены-маркёры, позволяющие растению питаться необычными сахарами (например, усваивать сахар маннозу).

*Этот факт вызывает определённые опасения в связи с тем, что существует некая *минимальная опасность* переноса этих генов микрофлоре, оби-

тающей в кишечнике человека и животных. Для предотвращения такой опасности после отбора трансгенных растений проводят процедуры «выщипывания» этих генов химическим путём.

ГЕНЫ С «МАТЕРИНСКИМ ЭФФЕКТОМ». Гены-регуляторы развития, активные только в организме самок (их транскрипция идёт во время образования яйцеклетки) и влияющие на процесс эмбрионального развития потомства. Продукты этих генов (мРНК) депонируются в яйце, распределяясь специфическим образом, и определяют пространственные оси развития эмбриона – задне/переднюю (продольную) и дорсально/вентральную (поперечную). Так мРНК гена *bicoid* (от лат. bi – *дважды* и сокращение от англ. coincide – *равняться*, *совпадать*) локализована на переднем полюсе яйца и с началом эмбриогенеза транслирует белок, диффундирующий от места синтеза в прилежащей к плазмалемме яйцеклетки зоне цитоплазмы, и создающий «направительный» градиент. Продукты других генов с «материнским эффектом» представляют собой ДНК-связывающие белки (транскрипционные факторы), стимулирующие или подавляющие экспрессию зависимых от них генов (создают иерархическую систему эмбриональных генов) (см. **Гены сегментации** и **Гомеозисные гены**).

ГЕНЫ-МОДИФИКАТОРЫ. От фр. modification < лат. modificatio – *видоизменение*, *преобразование* чего-либо с появлением новых свойств. Название, данное генам, чья активность может предотвращать фенотипическое проявление мутантной аллели, т.е. предотвращать развитие генетической патологии. Такие гены могут обусловливать явление *неполной пенетрантности*, или явление «проскакивания» (см. **Пенетрантность**). В общем смысле термин относится к генам, изменяющим эффекты других генов. Сейчас уже стало ясно, что большинство генов модифицируют фенотипическое влияние других генов.

ГЕНЫ-МОДУЛЯТОРЫ. От лат. modulatio – *мерность*, *размерность*. Гены, способствующие распространению опухолей в организме, но не относящиеся к группе трансформирующих генов.

ГЕНЫ МОЛЧАЩИЕ. Гены, соответствующие по структуре нормальным генам, но не экспрессирующиеся. Возникают также при переносе в чужой геном без соответствующих регуляторных элементов.

ГЕНЫ-МУТАТОРЫ. Особые гены, мутации в которых резко увеличивают спонтанную мутабильность. Так у *E. coli* гены *mut*S, *mut*L увеличивают частоту мутаций в сотни, а *mut*T, *mut*H, *mut*D сотни тысяч раз. Функционально эти гены связаны с генами репликации, репарации и рекомбинации ДНК. Механизмы, защищающие популяцию от гибели в результате катастрофических изменений среды обитания, строятся на основе генов мутаторов и наборов подвластных им генов. Гены мутаторы, попадая под действие отбора, в экстремальные периоды жизни популяции спасают её от гибели, резко увеличивая частоту появления мутантов. Другими словами, функция генов-мутаторов заключается в увеличении разнообразия мутантов, поступающих в распоряжение вида, которые, в свою очередь, подпадают под действие отбора. Именно положительный отбор выявляет тех особей, которые способны выжить и воспроизвести потомство. В этом заключается сущность механизма генетического контроля эволюционного процесса (см. также **Мутатор** и **Трансмутаторы**).

ГЕНЫ ОБЪЕДИНЕНИЯ. От лат. pax – *мир*, *мирный договор*. Группа генов индивидуального эмбрионального развития (*Pax*-гены). Например, Pax-6 ген управляет развитием глаз мыши и идентичен соответствующему ему «*гену безглазия*» дрозофилы (см. также **Эмбриогенез** в разделе «**Эмбриология и гистология**»). Синоним – *объединяющие гены*.

ГЕНЫ ПЕРЕМЕШАННЫЕ. От англ. scrambled genes. Гены микронуклеуса у инфузорий класса *Spirotrichea*, порядок расположения экзонов (MDS-последовательности) в которых в буквальном смысле перепутан (перемешан)*. При созревании макронуклеуса в процессе удаления IES расположение MDS восстанавливается в нужном порядке (см. **Макронуклеус** в разделе **«Клеточная биология»**).

*Феномен был обнаружен американским биологом Дэвидом Прескоттом (D. Prescott [et al.], 1989) при изучении гена актина I у *Oxitricha nova*.

ГЕНЫ ПОЛЯРНОСТИ СЕГМЕНТОВ. Эмбриональные гены-регуляторы, встроенные в иерархическую систему генов развития. Примером может служить семейство генов хеджхог (*hedgehog*) (см. соответствующую статью), активных в дистальных (удалённых, или краевых) частях сегментов (см. **Гены с «материнским эффектом»**, **Гены сегментации** и **Гомеозисные гены**). Синоним – *сегментополярные гены*.

«ГЕНЫ ПРЫГАЮЩИЕ». Образное название *мобильных генетических элементов* (МГЭ), способных к перемещению (*транспозиции*) по геному*, или другими словами, встраиванию в новые зоны генома (см. **Транспозиция**). Синонимы: *диспергированные генетические элементы*, *транспозоны* и *ретротранспозоны*.

*Американский генетик Барбара Мак-Клинток (Barbara McClintock, 1902–1992) из лаборатории в Колд Спринг Харбор в начале 1940-х гг. обнаружила, что под влиянием стресса управляющие элементы (определённые последовательности ДНК) в геноме у кукурузы способны к перемещению или *транспозиции*, запуская или тормозя («включая» или «выключая») работу генов в новом участке своего встраивания. В результате своих экспериментов Мак-Клинток получила початки кукурузы, отдельные зёрна в которых различались по цвету

(генетический мозаицизм, обусловливающий мозаицизм цветовой). Только в 1983 г. Мак-Клинток была удостоена за эту работу Нобелевской премии.

ГЕНЫ РАЗЪЕДИНЕНИЯ. Иначе, *Gap*-гены – группа генов индивидуального эмбрионального развития, от англ. gap – *промежуток*, *разрыв*. Синоним – *разъединяющие гены*.

ГЕНЫ «РОСКОШИ». Образное название генов, кодирующих белки, синтезирующиеся только в специализированных клетках (клетках определённого типа). Как правило, такие белки продуцируются в больших количествах. Синоним – *специализированные гены*.

ГЕНЫ СЕГМЕНТАЦИИ. От лат. segmentum – *отрезок*. Гены-регуляторы эмбрионального развития, наиболее хорошо изученные у насекомых (у *Drosophila melanogaster*), принимающие участие в реализации пространственной информации, закодированной генами с «материнским эффектом» (см. **Гены с «материнским эффектом»**). Гены сегментации кодируют развитие частей (сегментов), из которых состоит тело насекомого. Подразделяются на несколько групп: *gap genes*, *pair-rules genes*, *segment polarity genes*, которые образуют согласованную систему, делящую эмбрион на более мелкие сегменты.

ГЕНЫ СЕМЕЙСТВА ХЕДЖХОГ (Hedgehog). Относятся к группе *сегментополярных* генов. Молекулярная функция генов *хеджхог* заключается в том, что их белки взаимодействуют с другим белком – репрессором, блокирующим промотор *декапентаплегального гена* (см. соответствующую статью) и освобождают его для транскрипции. Название *hedgehog genes* – «*гены ёжики*», получили из-за внешнего вида личинок мушки-дрозофилы, несущих дефектный ген. У таких личинок симметричные отростки конечностей не дифференцируются на переднюю и заднюю части, в результате чего личинка оказывается покрытой колючими выростами, делающими её похожей на ежа (см. **Ген «Sonic hedgehog» (SHH)**). Остальные гены семейства, обладающие аналогичными функциями, названы либо в честь реальных представителей семейства ежовых, например, *indian hedgehog* («индийский ёж»), *desert hedgehog* («пустынный ёж», или «ушастый эфиопский ёж»), *moonrat hedgehog* (гимнура*), либо в честь сказочных ежей (*Tiggywinkle hedgehog*).

*Хвостатое млекопитающее семейства ежовых (длина хвоста до 20 см при длине тела до 45 см), обитающее в Юго-Восточной Азии.

ГЕНЫ «СЕРВИВИНЫ». От англ. survive – *пережить*, *выдержать*. Гены, предотвращающие апоптоз раковых клеток. Могут быть главной мишенью фармакологической атаки при терапии опухолевых заболеваний.

ГЕНЫ «СИРОТЫ». Образное название генов, локализованных в геноме человека, функции которых ещё неизвестны.

ГЕНЫ СТРУКТУРНЫЕ. Истинные гены, кодирующие белки*. По современным оценкам в геноме человека всего около 30 тыс. структурных генов. Возможно, что в действительности их больше, но они не поддаются быстрой идентификации по разным причинам. Во-первых, они могут экспрессироваться на очень низком уровне или в ограниченных типах клеток (тогда их трудно заполучить в кДНКовые библиотеки). Во-вторых, они могут быть атипичными и не узнаются с помощью определённых алгоритмов компьютером. В-третьих, могут быть пропущены очень большие по размеру гены, содержащие маленькие экзоны. В-четвёртых, малые гены могут быть «спрятаны» внутри *интронов* генов большого размера. Поэтому создание полного и точного каталога генов человека может потребовать много времени и усилий.

*Иногда к структурным генам относят и гены, кодирующие РНК. Структурные гены как бы противопоставляются регуляторным генам.

ГЕНЫ-СУПРЕССОРЫ. От лат. suppressor – *укрыватель*, *подавитель*. Регуляторные гены, подавляющие пролиферацию клеток, через активацию ингибиторов циклин-зависимых киназ. Одним из наиболее важных контролёров, участвующих в регуляции деления соматических клеток является ген p53, активирующийся в ответ на повреждение ДНК, а также в ответ на другие стрессорные для клетки ситуации и кодирующий белок **P53, который**, в свою очередь, подавляет пролиферацию клеток и запускает процесс апоптоза.

ГЕНЫ, СЦЕПЛЕННЫЕ С ПОЛОМ. Гены, локализованные в половых хромосомах. Впервые обнаружены профессором Колумбийского университета Томасом Хантом Морганом в экспериментах по скрещиванию полученных им же мутантных белоглазых дрозофил с дикими красноглазыми мушками. На основании своих экспериментов Морган сделал вывод, что ген белых глаз является рецессивным и сцеплен с Х-хромосомой.

ГЕНЫ ТЕПЛОВОГО ШОКА. Гены, активирующиеся в ответ на повышение температуры, а также при других экстремальных состояниях организма, приводящих к стрессу. Обнаружены у всех организмов. В группу генов теплового шока входят *шапероны* (см. **Шапероны**).

ГЕНЫ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ К ФЕНИЛТИОКАРБАМИДУ (ФТК). Гены, кодирующие рецептор ФТК. Фенилтиокарбамид – эталонное вещество чувствительности к горькому вкусу. 75 % жителей Земли находят ФТК очень горьким веществом, а остальные 25 % реагируют на него по-разному, вплоть до полной нечувствительности, в результате обладания изменёнными вариантами гена чувствительности к ФТК. Способность ощущать горькое оберегает людей от употребления в пищу ядовитых растений, поскольку многие токсические вещества, например, гликозиды и алкалоиды имеют горький вкус. У африканцев,

проживающих к югу от Сахары, обнаружили семь вариантов гена ФТК. Напротив, в популяциях, проживающих за пределами Африки, встречаются только две крайние формы (сверхчувствительность у ФТК и нечувствительность) и лишь ещё одна африканская форма встречается спорадически. Оставшиеся четыре формы гена ФТК за пределами Африки не встречаются. Эти наблюдения позволяют отслеживать пути миграции из Африки первых человеческих субпопуляций (см. также **Мутации-основателя**).

ГЕНЫ ЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ И МОРФОГЕНЕЗА. Сложная иерархическая система генов-регуляторов, активных в эмбриональный период развития организма. Включает три класса генов: 1. *Гены полярности яйца* с так называемым «*материнским эффектом*». 2. *Гены сегментации*. 3. *Гомеозисные гены*. В систему генов эмбрионального развития входят обширные группы генов, получивших экзотические названия. 1. Английские – бесхвостый (*tailless*), гигант (*giant*), горбун (*hunchback*), зазубренный (*engrained*), змея (*serpent*), кактус (*cactus*), остаточная бахрома (*radical fringe*), огурчик (*gurken*), оскар (*oskar*), парно-пропущенный (*even skipped*), флюгер (*windbeutel*), хромой (*huckebain*). 2. Немецкие – калека (*Krüppel*), карапуз (*Knirps*). 3. Японские – *fushi tarazu* (см. **Морфогенез** в разделе **«Эмбриология и гистология»**).

ГЕТЕРОГАМЕТНЫЙ ПОЛ. От греч. heteros – *другой* и gametes – *супруг*. Пол, для которого характерен хромосомный набор 2A* + XY. У человека и млекопитающих гетерогаметный пол мужской.

*A – аутосомы.

ГЕТЕРОГЕННАЯ ЯДЕРНАЯ РНК (гяРНК, hnRNA). От греч. heteros – *другой* и genan – *порождать*. Термин используется для обозначения первичных продуктов транскрипции ядерных генов, полученных в результате активности РНК-полимеразы II*. Другими словами, неоднородная ядерная фракция РНК, в которую входят различные первичные транскрипты или пре-РНК, превращающиеся после созревания в информационные РНК. В эту же фракцию входят и различные регуляторные РНК. Такая РНК отличается низкой стабильностью и быстро разрушается. В ядре гяРНК, взаимодействуя с белками, формирует рибонуклеопротеидные комплексы (гяРНП частицы с коэффициентом седиментации 40S) и в дальнейшем претерпевает процесс созревания (процессинга и сплайсинга), превращаясь в информационную РНК (иРНК или мРНК)**. Синоним – *пре-мРНК*.

*Поскольку размеры ядерной РНК колеблются в очень широких пределах, её и называют *гетерогенной ядерной РНК* (гяРНК). Считается, что основной пул гяРНК представлен пре-мРНК, однако в него могут также входить и другие транскрипты, «не дозревающие» до образования зрелых мРНК.

**Обычно составляет не более 5 % всей клеточной РНК.

ГЕТЕРОГЕНОТ. От греч. heteros – *другой* и genos – *род*. Гибридный прокариотический организм (реципиент), оказывающийся в результате *трансдукции* частично диплоидным* и содержащий в диплоидных участках генома (*гетерогенотной* области) разные аллели (например, нормальный и мутантный аллель). При этом возможна внутрихромосомная рекомбинация между аллелями донора и реципиента (см. **Трансдукция**).

*По встроенной части генома, возникшей в результате переноса в ДНК клетки-реципиента вместе с фаговой ДНК генов бактерии-донора.

ГЕТЕРОДИСОМИЯ. От греч. heteros – *другой*, di – *два*, soma – *тело* и -ia – *состояние*. Возникает при нерасхождении хромосом в первом мейотическом делении. При этом за счёт кроссинговера парные хромосомы не являются точными копиями друг друга (см. **Дисомия**).

ГЕТЕРОЗИГОТА. От греч. heteros – *другой* и zygote – *попарно соединённые (запряжённые в одну упряжку)*. Диплоидный организм, у которого определённый ген представлен двумя различными копиями (см. **Гетерозиготность**). Другими словами, особь с разными аллелями в каком-либо определённом локусе хромосомы. Появление гетерозигот обусловлено мутациями в одном из двух аллелей у гомозиготных диплоидов, а также половым процессом при объединении в зиготе различных аллелей. В результате фенотип гетерозигот определяется взаимодействием аллелей.

ГЕТЕРОЗИГОТНОСТЬ. От греч. heteros – *другой* и zygote – *попарно соединённые (запряжённые в одну упряжку)*. Наличие в ядерном геноме клетки разных аллелей одного и того же гена.

ГЕТЕРОЗИС*. От греч. heteroiosis – *изменение, превращение* (heteros – *другой* и -osis – *состояние*). Селективное преимущество гетерозигот по сравнению с гомозиготами. Так называемый «эффект гибридной силы» – превосходство гибридов первого поколения по ряду признаков над родительскими формами. С молекулярно-биологической точки зрения гетерозис приводит к дерепрессии генома.

*Термин был предложен в 1914 г. американским генетиком Джорджем Харрисоном Шеллом (G.H. Schell, 1874–1954).

ГЕТЕРОПЛАЗМИЯ. От греч. heteros – *другой*, plasma – *нечто оформленное* и -ia – *условия*. Наличие в клетке разных аллелей одних и тех же цитоплазматических генов.

ГЕТЕРОПЛАЗМОНИЯ. От греч. heteros – *другой*, «плазмон» и -ia – *условия*. Сочетание генетически неоднородных плазмонов (см. **Плазмон** в разделе **«Клеточная биология»**).

ГЕТЕРОПЛОИДНЫЙ. От греч. heteros – *другой*, ploos – *кратность* и eidos – *сходство*. Термин применяется для обозначения ядер, клеток и особей, у которых число хромосом отклоняется от диплоидного набора (нормального числа) как в сторону увеличения, так и уменьшения их числа.

ГЕТЕРОХРОМАТИН*. От греч. heteros – *другой* и chroma – *цвет*. Присутствующие в геномах большинства видов организмов участки интерфазных ядер, содержащие постоянно конденсированный (компактный) на протяжении интерфазы хроматин (см. **Хроматин**). Для гетерохроматина характерны поздняя репликация** ДНК и отсутствие транскрипционной активности. Эухроматин и гетерохроматин различаются как по циклам компактизации, так и по молекулярной и генетической организации ДНК. Первый на протяжении клеточного цикла проходит цикл компактизации-декомпактизации, а второй сохраняет состояние компактности. Различают конститутивный (постоянный) и факультативный гетерохроматин. Постоянный гетерохроматин локализован в центромерных, теломерных и интеркалярных (вставочных) зонах митотических хромосом. Предполагают, что функцией конститутивного гетерохроматина является обеспечение спаривания гомологов в мейозе и структуризация интерфазного ядра. Факультативным гетерохроматином являются неактивные конденсированные участки эухроматина. Примером такого временного гетерохроматина может служить инактивированная Х-хромосома в клетках женского организма – тельце Барра (см. **Тельце Барра** в разделе **«Клеточная биология»**). У самцов червецов гетерохроматизирован и, соответственно, полностью инактивирован весь мужской геном (весь набор отцовских хромосом). Функциональная значимость гетерохроматина до сих пор не ясна, а немногочисленные гены, найденные в этих областях генома, чаще связаны с некоторыми функциями клеток зародышевого пути (например, активированы при созревании гамет). Интересно, что в процессе онтогенеза гетерохроматиновые участки ДНК могут теряться в соматических клетках у некоторых видов организмов (см. **Диминуция**), а также в процессе политенизации хромосом, например, у дрозофилы. Эффективный способ выявления гетерохроматина осуществляется с помощью флуоресцирующих красителей, таких как *квинакрин* (Q-окраска) и Хёкст (Hoechst 33258 – Н-окраска). Оба красителя связываются с районами хромосом, обогащёнными А–Т-парами. При G-окраске выявляются поперечные полосы, которые считаются удобными маркёрами различных частей хромосом, что позволяет идентифицировать индивидуальные хромосомы и их фрагменты. С-окраска (C-banding) – методика окраски на конститутивный гетерохроматин (где С – constitutive), позволяющая дифференциально окрашивать эу- и гетерохроматин. Интересно добавить, что 20 % геномной ДНК человека локализовано в С-полосах хромосом.

*Впервые гетерохроматин был описан у мышей немецким цитологом Эмилем Гейтцем (E. Heitz, 1928) как участки хромосом, которые по окраске отличаются от других сегментов, названных эухроматином. Представления о гетерохроматине, как о районах хромосом, которые остаются в виде плотных блоков в межмитотический период (в интерфазе), сформулировал Дж. Шульц (J. Schultz, 1947).

**Следует отметить, что не все гетерохроматиновые участки поздно реплицируются так же, как и не все поздно реплицирующиеся участки относятся к гетерохроматину.

ГЕТЕРОХРОМАТИН ИНТЕРКАЛЯРНЫЙ. От лат. intercalatio – *вклинивание, вставка* 1. Вставочный конститутивный гетерохроматин, в состав которого входит особая сателлитная ДНК, обогащённая высокоповторяющимися последовательностями. Локализован в *интеркалярных зонах* митотических хромосом, т.е. зонах постоянно конденсированных участков хромосомных плеч. 2. Гетерохроматин, сформированный группами инактивированных уникальных генов, транскрибирующихся только в определённых тканях в определённые периоды онтогенеза*. Представляет собой районы поздней репликации хроматина (см. **Транскрипционные территории**, **Гетерохроматин** и **Интеркаляция**).

*Например, гены, экспрессирующиеся в семенниках самцов.

ГЕТЕРОХРОМАТИН КОНСТИТУТИВНЫЙ. От греч. heteros – *другой* и *хроматин*, а также лат. constitutivus – *определяющий*. Высококонденсированный биологически неактивный, инертный хроматин, состоящий в основном из сателлитной ДНК, которая никогда не экспрессируется.

ГИБРИД. От греч. hybridos – *помесь* (лат. hibrida* – *двоякой породы*, *двойного происхождения*, *помесь*). В общем смысле, гибрид – организм, возникающий из гетерозиготы, полученной объединением двух геномов, различающихся по аллелям одного или нескольких (многих) генов. В специальном смысле, гибрид – это потомок, полученный от родителей, имеющих разную наследственность, т.е. генетически различающихся родительских форм. К таким формам относятся виды, породы и линии. Например, межвидовые гибриды лошади и осла – это *мул* (отец – осёл) и *лошак* (отец – конь)**. Интересно отметить, что внешне эти гибриды всегда похожи на отцов. Синоним – *помесь*.

*Изначально так называли того, у кого отец римлянин или вольноотпущенный, а мать иностранка или раба.

**Скрещивание удаётся потому, что оба вида возникли, по-видимому, от общего предка *тарпана*.

ГИБРИДИЗАЦИЯ. От лат. hibrida – *помесь*. 1. Процесс взаимодействия комплементарных цепей РНК и ДНК, приводящий к образованию гибрида ДНК/РНК. 2. Клеточная гибридизация – процесс слияния разных клеток с целью получения гетерокарионов или синкарионов (см. соответствующие статьи в разделе **«Клеточная биология»**).

ГИБРИДИЗАЦИЯ IN SITU. От лат. hibrida – *помесь* и in situs – *на месте*. Методический приём гибридизации, меченной радиоактивными изотопами одноцепочечной ДНК или РНК с денатурированной ДНК клеток, раздавленных на предметном стекле, с проведением в дальнейшем радиоавтографии, выявляющей локализацию метки.

ГИБРИДНАЯ ДНК. От лат. hibrida – *помесь*. Искусственная молекула ДНК, полученная с помощью методов генной инженерии из молекул различных природных или искусственных ДНК. Синонимы: *рекомбинантная* ДНК, *химерная* ДНК.

ГИНАНДРОМОРФЫ. От греч. gene – *женщина*, andros – *мужчина* и morphe – *форма*. Организмы, сочетающие в себе части мужского и женского организмов (своеобразные генетические и морфологические кентавры, имеющие части тела, органы или ткани с хромосомным набором разных полов). Их наличие в природе подтверждает теорию хромосомного определения пола. У гинандроморфных дрозофил мужская половина тела отличается от женской половины размерами, наличием трёх чёрных полос на брюшке, вместо пяти, а также цветом глаз. Причиной гинандроморфизма является гибель одной из половых хромосом на самых ранних стадиях дробления зиготы, в результате чего женский генотип превращается в мужской (XX→XO). Гинандроморфы найдены только у кур, певчих птиц и бабочек, и их не может быть у млекопитающих, у которых половая дифференцировка организма зависит от гонад и продуцируемых ими половых гормонов (см. **Диморфизм половой** в разделе **«Общая биология и экология»**).

ГИПЕРДИПЛОИДЫ. От греч. hyper – *сверх*, diploos – *двойной* и eidos – *сходство*. Организмы, у которых произошло добавление лишней хромосомы в той или иной паре диплоидного набора хромосом, например, при *трисомии* добавление происходит в одной паре хромосом, а при *тетрасомии* – в двух парах.

ГИПЕРМУТАЦИЯ. От греч. hyper – *сверх* и «мутация». Буквально: «сверхмутация». Соматическая мутация в гене иммуноглобулина, изменяющая аминокислотную последовательность антитела в сайте связывания антигена.

ГИПЕРТЕЛОРИЗМ. От греч. hyper – *сверх*, *над*, tële – *далеко* и horismos – *разделение*. Анатомические особенности тела, характеризующиеся ненормально большим расстоянием между парными органами, например, глазами (см. **Синдром «кошачьего крика»**).

ГИПЕРЧУВСТВИТЕЛЬНЫЕ САЙТЫ. Короткие участки хроматина, характеризующиеся повышенной чувствительностью к нуклеазам, например, к ДНКазе I. К ним относятся «оголённые», т.е. безнуклеосомные участки ДНК.

ГИПЕРХРОМИЗМ. От греч. hyper – *сверх*, *над* и chroma – *цвет*. Увеличение оптической плотности ДНК при денатурации (плавлении).

ГИПОТЕЗА КАЧАНИЙ. Объясняет способность тРНК узнавать более чем один кодон в мРНК, благодаря неканоническому спариванию оснований, т.е. спариванию, отличающемуся от нормальных A-T и G-C пар в третьем положении кодона.

ГИПОТЕЗА ЧИСТОТЫ ГАМЕТ. Основываясь на результатах, полученных Г. Менделем, английский биолог Уильям Бэтсон (William Bateson, 1861–1926), сформулировал гипотезу, согласно которой в *гетерозиготном* организме аллели не смешиваются и при образовании гамет расходятся поодиночке «чистыми» (неизменёнными), сохраняя в ряду поколений свою индивидуальность (см. также **Закон сегрегации**).

Кстати, Бэтсон предложил называть различные варианты одного и того же менделевского фактора (доминантного и рецессивного) *аллеломорфами*, которые датский ботаник Вильгельм Людвиг Иоганнсен (Wilhelm Ludvig Johannsen, 1857–1927) в 1909 г. назвал более коротким словом *аллель* (см. **Аллеморфы** и **Аллели**). Уильяму Бэтсону принадлежат также термины «генетика», «генотип» и «фенотип» (см. **Ген**).

«ГИСТОНОВЫЙ КОД». Условное название эпигенетического уровня передачи информации, связанного с химическими модификациями молекул гистоновых белков (главным образом их N-«хвостов») путём метилирования, ацетилирования, фосфорилирования и т.д. Другими словами, сочетание вариантов реорганизации хроматина в определённых локусах хромосом. В результате возникают некие наборы сигналов, распознаваемых регуляторными белками, отвечающими за процессы экспрессии генетической информации. Это очень важный уровень регуляции, отвечающий за включение или выключение генов, в том числе ответственных за опухолевую трансформацию клеток (см. **Эпигенетика**).

ГОЛОПРОЗЭНЦЕФАЛИЯ. От греч. holos – *весь*, proso – *передний* и enkephalos – *головной мозг*. Аномалия развития, выражающаяся в нарушении дифференцировки переднего мозга на правое и левое полушария (в том числе и мозговые доли), а также в *микроцефалии*, в неправильном формировании лица («заячья губа», «волчья пасть», *циклопия*, одиночный верхнечелюстной зуб-резец). Патология обусловлена кумулятивным действием мутаций, возникающих не менее чем в восьми генах. Наиболее часто с *голопрозэнцефалией* ассоциирован ген «*Sonic hedgehog*» («ёжик Соник») (см. **Ген «Sonic hedgehog»**). Предполагают, что индивидуальный разброс тяжести отклонений зависит от проявления *генов-модификаторов*. Внутриутробная частота проявления аномалии довольно высокая (1:250 зачатий), но за счёт спонтанных абортов падает до 1 на 16 000 новорождённых.

ГОМЕОБОКС. От греч. homoios – *подобный*, *одинаковый* и англ. box – *коробка*. Участок гена, ко-

дирующий белковый домен (гомеодомен), способный специфически связываться ДНК. Гомеобоксы характерны для *гомеозисных генов*, ответственных за регуляцию процессов развития (см. **Гомеозисные гены**).

ГОМЕОДОМЕН. От греч. homoios – *подобный*, *одинаковый* и фр. domain < лат. dominium – *владение*. ДНК-связывающий мотив (участок) в молекулах некоторых транскрипционных факторов, взаимодействующий с последовательностью в ДНК, называемой *гомеобоксом*.

ГОМЕОТИЧЕСКИЕ (гомейотические, гомойотические) МУТАЦИИ. От греч. homoios – *подобный*. Мутации, проявляющиеся резко выраженными фенотипическими изменениями, при которых тот или иной орган животного приобретает строение, характерное для другого органа – особая форма уродства. Другими словами, мутации, заставляющие определённую часть тела развиваться так, как это свойственно другой части тела, т.е. при таких мутациях развитие одного сегмента тела происходит по типу другого сегмента. Например, одна из мутаций у дрозофилы (*aristapedia* или *antennapedia*) превращает усики (антенны) в дополнительную пару конечностей, расположенных на голове, другая (*tetraptera*) – рудиментарные крылья – жужжальца превращает в почти нормально развитые крылья. Ещё одна гомейотическая мутация, названная *nasobemia**, приводит к формированию ноги из щупика! Эти факты показывают, что у единичной мутации может быть очень сложный и изощрённый по проявлению эффект. Синоним – *гомеозисные мутации*.

*Названа так по имени придуманного немецким поэтом Христианом Моргенштерном фантастического животного «Nasobem», которое ходило на носу.

ГОМЕОЗИСНЫЕ ГЕНЫ. От греч. homoios – *одинаковый*. Гены, контролирующие развитие частей тела (сегментов тела). Эти гены поразительно единообразные по структуре и функциям от червей и мух, до птиц, животных и человека. Они, в свою очередь, находятся под контролем генов сегментации. Гомеозисные гены включают программу развития каждой исходной клетки зародыша, в зависимости от её первоначальной локализации по отношению к другим клеткам. Продукты гомеозисных генов, управляемых генами сегментации, определяют порядок активации генов в каждой клетке и стимулируют превращение клеток в те или иные сегменты тела (сегмент головы, сегмент груди, абдоминальный сегмент и т.д.). Кстати, гомеозисные гены – это, по-видимому, единственный пример генов, очерёдность размещения которых на хромосомах имеет важнейший биологический смысл*. Считается, что управляющие сигналы формируются как градиенты некоторых регуляторных веществ, которые через соответствующие рецепторы запускают экспрессию зависимых от рецепторов, последующих в цепочке генов. Таким образом, включение *гомеозисных* генов зависит от координат точной локализации клетки в эмбрионе. Гомеозисные гены различаются по зонам ответственности и масштабности своего действия. У дрозофилы существует кластер из восьми гомеозисных генов, собранных вместе на одной хромосоме, и каждый из генов контролирует развитие своего сегмента тела. Первые три гена (гены комплекса *Antennapedia* (*Antp*-*C*)) контролируют развитие головы, четвёртый – шейного отдела, пятый – груди, шестой и седьмой (*Bithorax* (*BX*-*C*)) – брюшка, а восьмой – отдельных образований на брюшке. Синонимы: гены-*комплексы* и *Нох-гены*.

*В размещении любых других генов на хромосомах в большинстве случаев нет никакой видимой логики.

ГОМЕОЛОГИЯ (гомология). От греч. homoios – *одинаковый*, *подобный* и logos – *слово*. Консервативность в расположении генов у разных даже очень отдалённых* видов организмов. Опыты по перекрёстной гибридизации ДНК разных видов организмов с кариотипами других видов показали наличие в хромосомах зон гомеологии и даже в некоторых случаях полную гомологию хромосом. Например, хромосома 17 человека имеет полную гомологию с соответствующими хромосомами свиньи, лошади и быка или с целыми плечами хромосом шимпанзе, макаки, овцы, оленя-мунтжака и кита-финвала.

*Обнаружено, что в 14-й хромосоме человека в локусе *AD3* расположены 3 гена, примыкающие к гену *c-fos*. В геноме рыбы *Fugu rubripes* обнаружены эти же гены, и они также примыкают к локусу *fos*.

ГОМОЗИГОТА. От греч. homoios – *одинаковый*, *подобный* и zygote – *попарно соединённые (запряжённые в одну упряжку)*. Организм, содержащий одинаковые копии какого-либо гена в гомологичных хромосомах (одинаковых *локусах*), например, *доминантная гомозигота* – АА и *рецессивная гомозигота* αα.

ГОМОЗИГОТНЫЙ. От греч. homoios – *одинаковый*, *подобный* и «зигота». Имеющий одинаковые (идентичные) аллели в конкретном локусе данной пары хромосом. Термин также употребляется для обозначения статистически усреднённой гомозиготности аллелей во всех локусах у особи (индивида) или в популяции.

ГОМОЛОГИ. От греч. homologia – *сходство*, *согласие*. Хромосомы, имеющие одинаковые генетические локусы. Диплоидные организмы несут в своих клетках по две копии каждого из гомологов, доставшихся по одной копии от каждого родителя. Синонимы: *гомологичные хромосомы*, *парные хромосомы*.

ГОМОЛОГИЧНЫЕ ГЕНЫ. От греч. homologia – *сходство*. Гены, выполняющие одинаковые или сходные функции у разных видов.

ГОМОЛОГИЧНЫЕ ХРОМОСОМЫ. От греч. homologia – *сходство*. Морфологически одинаковые хромосомы, конъюгирующие (спаривающиеся) во время мейоза. Содержат одинаковые или разные аллели одних и тех же генов. Синонимы: *гомологи*, *парные хромосомы*.

ГОМОЛОГИЯ. От греч. homologia – *сходство*, *согласие*. Буквально: сходство последовательностей между разными молекулами ДНК или белка.

ГОМОЦИСТИНУРИЯ. От «гомоцистин», греч. uron – *моча* и haima – *кровь*. Аутосомно-рецессивное наследственное заболевание, обусловленное нарушениями обмена *метионина*, приводящими к накоплению в тканях *гомоцистина* и *метионина*. Клинически проявляется нарушениями в развитии скелета (очень высокий рост и удлинённые пальцы рук), тромбозами сосудов, поражением глаз и задержкой умственного развития. Заболевание обусловлено недостаточностью фермента *цистатионин*-ß-*синтазы*.

«ГОРЯЧАЯ ТОЧКА». Термин, обозначающий участок ДНК (гена), в котором вероятность возникновения мутаций превышает, по меньшей мере, в 1 000 раз фоновый темп мутирования. Другими словами, «горячая точка» – это наиболее мутабельный во всём геноме участок.

«ГОРЯЧАЯ ТОЧКА РЕКОМБИНАЦИИ». Место на хромосоме (локус), в котором наиболее часто происходит рекомбинация ДНК. Другими словами, участок ДНК, на котором сфокусирован акт перетасовки генов. Показано, что процесс рекомбинации ассоциирован с геном PRDM9, кодирующим белок, связывающийся с «горячей точкой рекомбинации» и запускающий её активность. Ген PRDM9 содержит *минисателлит*, отличающийся высоким уровнем вариабельности, в связи с чем, различные версии этого гена отвечают за разную способность индивидуумов не только к рекомбинации в «горячих точках», но могут приводить даже к серьёзным хромосомным перестройкам. Высокая вариабельность минисателлита «горячих точек» объясняет их склонность к самоликвидации и появлению новых «горячих точек» взамен исчезнувших, что гарантирует сохранение процесса рекомбинации. Благодаря существованию в геноме человека «горячих точек рекомбинации», генетический материал постоянно *перетасовывается*, как карточная колода, и каждое новое поколение людей отличается от предыдущего (см. **Рекомбинация**, а также **Alu-повторы**).

НОХ-ГЕНЫ. Аббревиатура от греч. homoios – *одинаковый* и англ. box – *коробка* (гомеобокс). Гены, кодирующие регуляторные белки, управляющие экспрессией других генов, ответственных за процесс эмбрионального развития. Располагаются на хромосомах блоками с чётко установленным порядком следования друг за другом. Очерёдность этих генов имеет важный биологический смысл (в отличие от других генов, которые могут быть «разбросанными» по разным локусам и разным хромосомам). Все Нох-гены содержат внутри одинаковую последовательность – *гомеобокс* (*гомеоблок*), содержащую 180 нуклеотидов. Гомеобокс Нох-гена кодирует фрагмент белка, с помощью которого последний прикрепляется к ДНК и регулирует экспрессию других генов (включает или выключает их). Обнаружена выраженная гомология этих генов у разных и очень далёких видов животных – от иглокожих и дрозофил, до мыши, и даже человека. Отсюда следует важный эволюционный вывод – существует явная общность происхождения всех многоклеточных организмов от одного многоклеточного предка. Синоним – *гомеозисные гены*.

НОХ-КЛАСТЕРЫ. Кластеры генов, объединяющие Нох-гены у позвоночных. У человека обнаружено 4 кластера Нох-генов – *A, B, C, D*. У позвоночных число генов в Нох-кластере доходит до 13, а у дрозофилы только 8. Эти дополнительные гены в геноме человека нужны для программирования позвонков копчика, а у мыши – хвоста (впрочем, у человека они тоже есть, только репрессированы). Недаром встречаются редчайшие случаи рождения хвостатых детей. Расположение генов в Нох-кластерах строго упорядочено – первый ген необходим для развития головы, последний – для хвоста. Каждый предыдущий Нох-ген в кластере включает не только множество других генов развития, но и обязательно следующий Нох-ген, расположенный по цепочке. Поэтому внешне картина включения Нох-генов напоминает эстафету.

ГРУППА КОМПЛЕМЕНТАЦИИ. Не совсем точный термин, означающий набор (серию) мутаций, относящихся к одной группе и не дающих комплементации при парном *транс*-тесте (попарной *транс*-конфигурации, или при *транс*-сочетании). Такие группы составляют генетическую единицу – *цистрон* (см. также **Комплементация, Транс-конфигурация** и **Цистрон**).

ГРУППА СЦЕПЛЕНИЯ. Термин, эквивалентный понятию *хромосома* и означающий всю совокупность генетических локусов, которые могут быть объединены на основании совместного наследования (передачи в ряду поколений), т.е. сцеплённости. Группы сцепления разрушает кроссинговер.

ДЕКАПЕНТАПЛЕГАЛЬНЫЙ ГЕН (decapentaplegic gene). Ген дрозофилы, управляющий развитием дорзальной части тела мухи (дорзо-вентральная дифференциация в процессе эмбрионального развития). Регуляторный белок, который детерминирует этот ген, управляет развитием крыльев и лапок дрозофилы. В свою очередь, *декапентаплегальный* ген запускается геном, носящим странное название *ёжик* (см. **Hedgehog семейство генов**).

ДЕЛЕЦИЯ*. От лат. deletio – *уничтожение*. Структурное изменение ДНК хромосомы (абер-

рация), характеризующееся потерей (нехваткой, выпадением) участка. При этом области, фланкирующие выпавший участок, соединяются. Терминальные делеции, т.е. делеции на концах хромосом стыковкой, естественно, не сопровождаются. Выпадение одиночных оснований (мутации в виде делеций) сдвигают рамку считывания кодонов (frameshift) (см. **Мутации сдвига «рамки считывания»**). Делеции у человека приводят к таким синдромам, как синдром «кошачьего крика», синдром Вильямса, синдром Смит-Маджениc (см. соответствующие статьи). *Делеции обозначают значком Δ (греческая буква *дельта*).

ДЕПРЕССИЯ ГЕНА. От фр. depression – *подавление* < лат. depressus – *низкий*, *пониженный*, *вдавленный*. Термин применяется для описания состояния нормального гена (депрессированного состояния гена). Противоположное состояние гена – индуцированное (активное) состояние нормального гена.

ДЕФИШЕНСИ. От англ. deficiency – *нехватка*, *дефицит*. Термин используется в классической генетике для обозначения концевых или терминальных делеций, при которых теряется генетический материал на концах хромосом (затрагивая теломерный и прилегающий к нему районы) (см. **Синдром кошачьего крика**). Синоним – «*нехватки*».

ДИАДА. От греч. dyados – *пара*. Дуплицированная хромосома, образованная в процессе мейоза расщеплением *тетрады*. Синоним – *бивалент*.

ДИАНДРИЯ. От греч. di – *два*, *двойной* и andros – *мужчина*. Форма *псевдонормального кариотипа*, в котором все хромосомы имеют отцовское происхождение. Диплоидные эмбрионы, у которых все хромосомы имеют отцовское происхождение, называются *диандрическими*. У диандрических зародышей происходит злокачественное перерождение плодных оболочек (см. **Дигения**).

ДИВЕРГЕНЦИЯ НУКЛЕОТИДНАЯ. От лат. divergere – *отклоняться*, *расходиться*. Различие в последовательности нуклеотидов (в процентах) одинаковых участков ДНК, или генов, кодирующих одинаковые белки у разных видов организмов. Соответственно имеет место *дивергенция* аминокислотных последовательностей белков.

ДИВЕРСИФИЦИРОВАННЫЕ ГЕНЫ. От лат. diversificatio – *стремление к разнообразию.* Гены, характер экспрессии которых определяется происхождением хромосомы, полученной соответственно от отцовской или от материнской особи. *Диверсификация* генов может быть объяснена различной степенью метилирования (деметилирования) разных хромосом, или их различных участков. Именно она создаёт главные трудности на пути процедуры клонирования (метилирование «выключает» в соматических клетках гены, необходимые для развития и не нужные взрослому организму). Поэтому термин *диверсификация генов* относится к не очень точным по содержанию терминам.

Некоторые учёные также рассматривают это явление как половой антагонизм (согласно так называемой «Теории эгоистичных генов»).

ДИГЕНИЯ. От греч. di – *два*, *двойной* и gyne – *женщина*. Форма псевдонормального кариотипа, в котором все хромосомы имеют материнское происхождение. Диплоидные эмбрионы, у которых все хромосомы имеют материнское происхождение, называются *дигеническими*. Следует отметить, что гаплоидные наборы отцовских и материнских хромосом неравнозначны, и у зародыша функционируют неодинаково (см. **Диандрия и Импринтинг генов**).

ДИЕТОГЕНЕТИКА. От нем. Diät < лат. diaeta < греч. diaita – *правильный образ жизни* и «генетика». Генетика питания. Новое направление в диетологии, исследующее генетические особенности реакций людей на продукты питания и лекарственные препараты, а также возможности компенсации физиологического дефицита определённых веществ, и обусловленное изменениями в специфических генах. Реализует идею зависимости состояния здоровья от характера питания. Одно из направлений медицины будущего – «персонализированной медицины».

Следует отметить, что достоверность диетогенетических интернет-тестов в настоящее время вызывает сомнения.

ДИМИНУЦИЯ*. От лат. diminutia – *уменьшение*. Запрограммированное уменьшение генетического материала в результате потери в процессе развития части хроматина в соматических клетках. Деминуция характерна для некоторых видов организмов**. Так при дроблении яиц аскариды, эмбриональные клетки уже во время второго деления дробления, дающие начало соматическим тканям, теряют часть хромосомного материала***. Подобный процесс характерен и для насекомых галлин, у которых при обособлении соматических ядер происходит значительная редукция хромосомного материала. При этом клетки половых зачатков содержат 40 хромосом, а соматические только 8. Диминуция описана также для некоторых простейших (инфузорий), теряющих на определённой стадии развития генетический материал вегетативного ядра (макронуклеуса) (см. **Макронуклеус** в разделе **«Клеточная биология»**).

*Явление было открыто в 1887 г. Теодором Бовери (1862–1915).

**Аскарид, циклопов (веслоногих ракообразных), инфузорий, клещей, жуков, бабочек, мух и рыб (миксин). У циклопов перед 4–5 делением дробления до 70 % ДНК выводится за пределы ядер в виде гранул и разрушается.

***Аскариды и другие нематоды теряют большую часть своего конститутивного гетерохроматина. Механизм диминуции связан с особенностя-

ми хромосом у аскарид, имеющих голоцентрические центромеры. Нити митотического веретена на ранних стадиях деления-дробления прикрепляются только к районам хромосом, не удаляемым при диминуции.

ДИНАМИЧЕСКИЕ МУТАЦИИ. Прогрессирующие изменения генетического материала, происходящее при его передаче из поколения в поколение. Этот вид мутаций обусловлен изменением числа тринуклеотидных повторов в ответственном гене (чаще происходит *экспансия* – увеличение числа коротких тандемных повторов*). Причиной возникновения таких изменений является «пробуксовка» (проскальзывание) ДНК-полимеразы в процессе репликации**. Динамические мутации повторов – причина некоторых наследственных психических заболеваний и заболеваний нервной системы, таких как атаксия Фридрейха, синдром ломкой Х-хромосомы, миотоническая дистрофия Россолимо – Куршмана – Штейннерта – Баттена и хорея Гентингтона (см. **Антиципация, Миотоническая дистрофия, Хорея Гентингтона** и **Экспансия тринуклеотидных повторов**).

*STR – *short tandem repeats*.

В определённых условиях репликации последние несколько нуклеотидов синтезируемой цепи ДНК могут отделиться от матричной цепи (временное «неспаривание», возникающее из-за разрыва водородных связей и расхождения цепей) с последующим некорректным спариванием нуклеотидов в другом участке, приводящем к образованию не поместившейся в двойную цепь петли («выпетливание»). В последующем ДНК-полимераза продолжает свою работу с другой точки на матрице, которую она уже проходила. Чаще такое явление происходит в тандемных повторах нуклеотидов, в микро- и минисателлитах, что обычно приводит к увеличению числа таких повторов. Немного отличающийся механизм увеличения тринуклеотидных повторов описан (см. **Ожидаемая репликация).

ДИПЛОИДНЫЙ. От греч. di – *два* и ploid – *образ* (набор хромосом). Двойной набор хромосом, характерный для соматических клеток, а также для диплоидной фазы онтогенеза живых организмов. Обозначается как 2*n*. В диплоидной клетке (диплоидном организме) каждый ген представлен дважды. Если в обеих гомологичных хромосомах это один и тот же аллель, то организм называют *гомозиготным*, а если это разные аллели – *гетерозиготным*. Синоним (англ.) – *zygoid*.

ДИСКИ. Плотные участки политенных хромосом (участки конденсированного хроматина), содержащие большое количество ДНК и обладающие способностью связывать (задерживать) при определённых условиях обработки специальные красители. Образуются за счёт латерального расположения хромомер множества одинаковых интерфазных хромосом. Диски отличаются друг от друга по толщине и разделены междисковыми пространствами, состоящими из фибрилл менее плотного хроматина. Деконденсация (разрыхление) диска приводит к образованию *пуфа*. У дрозофилы в политенных хромосомах обнаружено около 5 тыс. дисков, а у хирономид – до 2,5 тыс.

ДИСКОРДАНТНОСТЬ. От лат. dis (греч. dys) – приставка, означающая разделение, отделение и лат. concordare – *согласоваться*, *гармонировать* (concordo – *нахожусь в согласии*). Рассогласованность. Проявление у однояйцовых близнецов несходства по анализируемым признакам. Например, возникновение с разной вероятностью заболеваний*, имеющих генетическую компоненту, несмотря на полную идентичность ДНК (см. **Импринтинг** и **Эпигенез**).

*Шизофрения, маниакально-депрессивный психоз, диабет, синдромы Беквита – Видемана, Прадера – Вилли, Эйнджелмена.

ДИСОМИЯ. От греч. di – *два* и soma – *тело* (хромосома). Хромосомная аномалия, при которой, например, в генотипе у мужчины наблюдаются две Y-хромосомы (см. **Синдром Жакоб**). *Дисомия* может быть *однородительская*, когда при нормальном численно хромосомном наборе, составленном из гаплоидных наборов отца и матери, одна пара имеет отцовское или материнское происхождение. Существуют два типа однородительской дисомии – *изодисомия* и *гетеродисомия* (см. соответствующие статьи).

ДИСПЕРГИРОВАННЫЕ ПОВТОРЫ. От лат. dispergo – *рассеиваю*. Повторы последовательностей ДНК, чаще короткие, рассеянные (распределённые) по всему геному. Представляют собой мобильные генетические элементы (МГЭ). Синоним – *рассеянные повторы*.

ДИСТРОФИН. От лат. dis (греч. dys) – часть слов, обозначающая расстройство функции, греч. trophe – *питание* и prote(in) – *белок*. Гигантский белок мышц (Мол. масса 427 kDa), обладающий актин-связывающим доменом *кальпонинового* типа и присутствующий в кортикальной сети мышц (формирует рыхлые актиновые пучки), ген которого расположен в Х-хромосоме. Играет роль своеобразного демпфера (снижает физическое напряжение в саркомере) в работающих мышечных волокнах поперечно-полосатой мускулатуры. Мутации в гене *дистрофина* приводят к развитию тяжёлых поражений мышц (см. **Миодистрофия Дюшена** и **Миодистрофия Беккера**).

ДИЦЕНТРИК (дицентрическая хромосома). От греч. di – *два* и kentron (лат. centrum) – *центр*, *средоточие*. Хромосома, содержащая две центромеры. Образуется в результате объединения двух хромосомных фрагментов, несущих по одной центромере. Отличается нестабильностью и в процессе митоза может быть разорвана.

ДНК. Сокращённое название молекулы *дезоксирибонуклеиновой кислоты*. В биологических

системах ДНК – молекула с самым высоким иерархическим статусом, на уровне верховного жреца – научный символ XX (да и XXI!) века. ДНК – это высокополимерная молекула*, хранящая и передающая генетическую информацию. ДНК состоит из двух разнонаправленных полинуклеотидных цепей, соединённых друг с другом в соответствии со строгими правилами комплементарности, входящих в её состав азотистых оснований, и образующих в результате двойную спираль**.

ДНК-МИКРОЧИПЫ. От греч. mikros – *маленький* и англ. chip – *осколок*, *отбитый кусок*. Миниатюрные устройства для анализа генной активности, позволяющие получать профили экспрессии генов в виде мРНК. ДНК-микрочипы дают панорамную картину активности генов и позволяют отслеживать изменение уровня их экспрессии при различных физиологических условиях. Главное достоинство микрочипов заключается в том, что на них одновременно можно размещать очень большое количество проб, поскольку микрочипы содержат множество различных последовательностей ДНК, соответствующих разным генам. Микрочипы различают по способам получения: *точечные микрочипы* (получают нанесением фрагментов кДНК на стёкла, покрытые гелем*) и *олигонуклеотидные микрочипы высокой плотности***. Однако принципы использования их практически одинаковые: в обоих случаях экспрессионные профили получают на основе метода *мультиплексной гибридизации* с использованием смесей меченых молекул ДНК или РНК в качестве зондов.

*Стандартные точечные ДНК-микрочипы содержат 5 000 ячеек/см^2.

**Получают путём прямого синтеза олигонуклеотидов на стеклянной подложке с помощью прецизионных роботизированных систем (литографическим способом получены микрочипы с плотностью 1 000 000 ячеек/см^2).

ДНК-МУТАНТЫ (DNA-мутанты) БАКТЕРИЙ. Температуро-чувствительные мутанты (ts-мутанты), не способные синтезировать ДНК при температуре 42 °С, но способные к репликации при 37 °С.

ДОМИНАНТНОСТЬ*. От англ. dominant < лат. dominans – *господствующий*, *главный*. Преимущественное проявление действия одного гена из аллельной пары (буквально: преобладание одного над другим).

*Термин был предложен Г. Менделем (1865 г.).

ДОМИНАНТНЫЙ. От лат. dominans – *господствующий*, *главный*; dominus – *господство*, *преобладание* (*хозяин*, *господин*). Например, доминантный аллель, доминантный ген, доминантный признак.

ДОМИНАНТНЫЙ АЛЛЕЛЬ. Аллель, который определяет фенотип гетерозиготы и маскирует выраженность рецессивного аллеля*. Для проявления доминантного признака достаточно наличия одного доминантного аллеля (гена). Доминирование – это способность нормальных генов формировать нормальные признаки в присутствии мутантных генов. Доминирование спасает носителя мутантного гена от гибели и в то же время позволяет накапливаться в популяции вредным генам, сохраняющимся под прикрытием нормальных генов, что, в конце концов, ставит популяцию в невыгодное положение. Обычно между доминантностью и рецессивностью существует множество переходов. Нередко проявление признака у гетерозиготы бывает промежуточным по отношению к крайним формам, реализующимся у обеих гомозигот.

*Доминантным чаще всего бывает аллель дикого типа (нормальный аллель), а мутантный аллель – рецессивным.

ДОМИНАНТНЫЕ ГЕНЕТИЧЕСКИЕ БОЛЕЗНИ (аутосомно-доминантные болезни). Генетические болезни, при которых для проявления аномального фенотипа достаточно изменений только в одном аллеле. При этом поражённые индивиды чаще всего имеют только одного родителя с изменённым фенотипом. Отсюда, у потомков поражённого родителя (гетерозиготы) и нормального второго родителя (гомозиготы) шансов получить нормальный фенотип 50/50.

«ДРЕВНЯЯ ДНК». ДНК давно исчезнувших с лица Земли существ (например, мамонта, шерстистого носорога, пещерного медведя, неандертальца, четырёхтысячелетнего гренландского *инука* (по-гренландски «человек») и архаичного человека из пещеры Денисова на Алтае*), использующаяся для решения ряда задач в сравнительной эволюционной биологии. Обычно такая ДНК сохраняется только в виде очень небольших фрагментов (так, ДНК неандертальца состояла из фрагментов размером не более 200 оснований). Хотя вопрос временной сохранности ДНК ещё остаётся открытым, разработан относительно надёжный метод её выделения из сохранившихся останков, а также методы секвенирования такой ДНК**. При этом следует отметить, что предполагаемые временные рамки использования «древней ДНК» постоянно расширяются.

*Находка, возрастом 38–40 тыс. лет (определённому по радиоуглеродному методу оценки возраста отложений, в которых были обнаружены останки), получила название «Х-женщина». Другое название древней популяции, к которой она принадлежала – «денисовцы». Расшифровка её митохондриальной ДНК, а затем и ДНК ядерного генома (о самом точном из возможных прочтений денисовского генома было сообщено в августе 2012 г.) показала, что «Х-женщина» не относится ни к неандертальцам, ни к современным людям, т.е. является неизвестным до сих пор видом человека (см. также **Коалесценция**). В то же время примерно 4–6 % генов у современных меланезийцев

(жители Фиджи и Соломоновых островов) соответствуют генам денисовских людей. В последнее время денисовцев позиционируют как отдельный вид людей *Homo sapiens altaiensis* («Алтайский человек»). На основании анализа геномной ДНК сделано предположение, что останки денисовской женщины старше, чем предполагалось раньше, и их возраст составляет 75–82 тыс. лет.

**Заслуга в разработке метода принадлежит немецкому учёному (по происхождению шведу) Сванте Пээбо (Svante Pääbo) из Института эволюционной антропологии Макса Планка в Лейпциге (Германия), который, ещё будучи аспирантом, заинтересовался проблемой продолжительности жизни (сохранности) молекул ДНК и в 1984 г. выделил ДНК из египетской мумии возрастом в 2,4 тыс. лет. С тех пор Сванте Пээбо считается одним из ведущих учёных в области *молекулярной палеоантропологии*. Именно под его руководством немецкие учёные расшифровали геном денисовского человека, выделив ДНК из сохранившейся фаланги мизинца молодой женщины (или даже девочки).

ДРЕЙФ ГЕНОВ. От голл. drift – *снос*, *медленное* (постепенное) *смещение от исходного положения*. *Случайное* (ключевое слово!) ненаправленное изменение частот аллелей из поколения в поколение в популяциях*. В популяциях малого размера (ограниченных, изолированных популяциях) частота мутантного аллеля может измениться особенно быстро (он может распространиться, а какой-то другой аллель полностью исчезнуть). Важно, что *частота распространения признака при дрейфе генов не зависит от его адаптивного значения*. Ограниченный репродуктивный объём популяции может привести к ситуации, при которой генофонд нового поколения существенно отличается от генофонда предыдущего (родительского) поколения. В целом дрейф генов обедняет генетическое разнообразие популяции. В популяциях малого размера могут закрепляться необычные мутации, например, мутация слияния двух хромосом, как это произошло у предковой формы человека, при отделении её от предковой формы шимпанзе. Это, в свою очередь, привело уже к генетической изоляции популяции и превращению её в новый вид. Синонимы: *эффект Райта***, *эффект генетического дрейфа*.

*Различающиеся последовательности ДНК (аллели) могут быть потеряны по совершенно случайным причинам, в результате чего изменяется сложившийся в популяции состав генов.

**Теория дрейфа генов была разработана американским генетиком С. Райтом в 30-х гг. XX в.

ДРОЖЖЕВЫЕ ИСКУССТВЕННЫЕ ХРОМОСОМЫ (YACs – yeast artificial chromosomes). Хромосомные клонирующие векторы, способные включать очень большие вставки размером более 1 Мб (Мега базы) и используемые в технологиях секвенирования генома человека и др. больших геномов. Их высокая ёмкость уменьшает число клонов, необходимых для покрывания всего генома. Клонирование генома человека с помощью *дрожжевых искусственных хромосом* удалось провести в 10 тыс. YACs. К сожалению, YACs могут включать в себя химерные вставки, поэтому для создания точных физических карт используют более стабильные и точные векторы (см. **Векторы BAC**).

ДРОЗОФИЛЫ. Небольшие по размеру мушки (около двух миллиметров в длину), предпочитающие в питании, при свободном обитании, гниющие фрукты. Благодаря большой скорости размножения* и простоте содержания, плодовая мушка *Drosophila melanogaster*** стала излюбленным объектом генетиков. Именно на ней были открыты все базовые принципы генетики, включая принцип генной организации хромосом***, явление индуцированного мутагенеза и дробимость гена (см. **Мутагенез**), а также *гомеозисные* гены, отвечающие за развитие и сегментацию тела (*морфогенез* и *органогенез*) у многоклеточных организмов. Получены около 20 000 линий дрозофилы с мутантными фенотипами, характерными почти для всех генов. Синонимы: *плодовая*, *банановая* и *уксусная* мушка.

*У дрозофилы цикл генерации всего 10 дней с большим числом потомков.

**Название буквально означает «*любительница нектара чёрнобрюхая*», где греч. drosos – *влага*, *роса*, *нектар*, *мёд*, phileo – *люблю*, melanos – *чёрный* и gaster – *брюшко*. Такое название мушка получила из-за наличия на конце брюшка у самцов широкой тёмной полосы. При произношении слова *дрозофила* ударение следует делать на слог «фи».

***За разработку хромосомной теории наследственности (1912 г.) американскому биологу Томасу Ханту Моргану (1866–1945) в 1933 г. была присуждена Нобелевская премия. Проверяя выводы Г. Менделя и А. Вейсмана, Т. Морган в опытах по скрещиванию дрозофил показал, что ряд признаков наследуется потомками в совокупности. Из этих результатов следовало, что оба предшественника каждый по-своему были правы и именно хромосомы являются носителями генов, которые, подобно бусинкам в снизке ожерелья, располагаются на хромосомах линейно друг за другом. Размер генома *Drosophila melanogaster* 185 Мб.

ДУПЛИКАЦИЯ. От лат. duplicatio – *удвоение* (duplex – *двойной*). Структурное изменение хромосомы (аберрация), характеризующееся удвоением какого-либо участка (фрагмента).

ЕВГЕНИКА*. От греч. eugenes – *благородный* (хорошего рода). Течение, возникшее во второй половине XIX века и ставившее своей целью улучшение наследственных задатков человека и человечества в целом, путём продуманного отбора детородных пар и планомерного их скрещива-

ния (иначе, селекция человека и контролируемая рождаемость).

*Термин был предложен английским антропологом и психологом, рьяным дарвинистом Фрэнсисом Гальтоном (Francis Galton, 1822–1911) в 1869 г. Идеологом *евгеники* стал английский философ Герберт Спенсер (Herbert Spencer, 1820–1903), со своей теорией «социального дарвинизма». В начале XX века идеи евгеники овладели массами и в 1911 г. в США в нескольких шатах были приняты законы принудительной стерилизации психически неполноценных людей. В 30-е гг. XX в. экономическая депрессия возродила идеи евгеники, и в 1934 г. законы о принудительной стерилизации в самой антигуманной форме были приняты в Германии и в Швеции. Даже будущий Нобелевский лауреат (1946 г.), основоположник радиационной генетики Герман Джо (Джозеф) Мюллер (Мёллер**) (см. **Мутагенез**) стал активным адептом течения. В России школу евгеники основал Николай Константинович Кольцов (1872–1940). В нашей стране при советской власти генофондом нации считали выдающихся деятелей коммунистической партии и так называемых партийных «выдвиженцев». В современном Китае действуют законы о принудительных абортах и стерилизации женщин и мужчин по решению врачей как способ сдерживания роста населения.

**В литературе часто встречаются разночтения фамилии.

ЕВФЕНИКА. От греч. приставки eu – *хороший* (истинный, настоящий) и phainö – *являю*. Область практической генетики, разрабатывающая мероприятия, приводящие к изменению наследственных качеств людей, путём улучшения условий внешней среды.

ЗАКОН НЕЗАВИСИМОГО НАСЛЕДОВАНИЯ. Менделеевский закон, который утверждает, что в процессе передачи дочерним клеткам аллели различных генетических локусов распределяются случайным образом. На самом деле под этим утверждением следует понимать процесс случайного распределения по дочерним клеткам материнских и отцовских хромосом, в результате чего клетки получают случайную комбинацию хромосом каждого типа*. В то же время аллели (гены), расположенные на одной хромосоме, распределяются не независимо – *сцепленное наследование*, которое может нарушить только *кроссинговер*. Синонимы: *закон независимого расхождения аллелей* или *закон комбинирования признаков*.

*Менделю очень повезло в том, что выбранные им для скрещивания признаки (окраска цветка, форма и окраска горошины) зависели от не сцепленных локусов, лежащих в разных хромосомах. В добавление следует подчеркнуть, что везёт не только баловням судьбы, но и подготовленным исследователям, каким и был Мендель.

ЗАКОН СЕГРЕГАЦИИ. От лат. segregatio – *отделение, разъединение*. Закон расхождения аллелей, согласно которому в процессе мейоза в гамету попадает только одна аллель из пары. Обычно этот закон ассоциируется с *гипотезой чистоты гамет* (см. **Гипотеза чистоты гамет**).

«ЗОНЫ УСКОРЕННОГО РАЗВИТИЯ У ЧЕЛОВЕКА». От англ. human accelerated regions (HARs). Последовательности в геноме у человека, резко отличающиеся от подобных последовательностей в геноме приматов и прежде всего шимпанзе (*Pan troglodytes*). Сравнительный анализ геномов с помощью специальных компьютерных алгоритмов показал, что существуют, по крайней мере, 202 области в геноме человека, претерпевшие в процессе эволюции наиболее быстрые изменения. Например, последовательность HAR1, состоящая из 118 нуклеотидов, транскрипционно активная в клетках коры головного мозга, эволюционировала с наибольшей скоростью (обнаружено отличие по 18 нуклеотидам от генома шимпанзе). В то же время сравнение между собой других геномов не выявило таких резких изменений. Так у шимпанзе и кур, предки которых разделились около 300 млн лет назад, последовательность HAR1 отличается только по двум из 118 нуклеотидов, что говорит о высокой консервативности и, следовательно, важности её для позвоночных. Оказалось, что последовательность HAR1 не кодирует никакой белок и располагается в области генома, общей для двух перекрывающихся генов. С этой последовательности транскрибируется особый тип регуляторной РНК, влияющей на гены, обеспечивающие развитие и функционирование мозга. Другая зона ускоренного развития у человека, подвергнувшаяся в процессе эволюции давлению естественного отбора, лежит в участке ДНК, обозначенном как HAR2 (или HACNS1), и управляет активностью генов, связанных с развитием запястья и большого пальца. В целом оказалось, что наибольшие изменения произошли в зонах генома, занимающих очень незначительную его часть, в которых сосредоточены регуляторные последовательности, «включающие» или «выключающие» соседние с ними гены, продукты которых также вовлечены в регуляцию других генов. Отсюда можно сделать вывод, что эволюция человека обеспечивалась, главным образом, за счёт изменений в системе регуляции генов, которые на 99 % у нас и шимпанзе общие.

ИДИОТИП. От греч. idios – *собственный, частный*. Индивидуальный генотип.

ИЗБЫТОЧНОСТЬ ГЕНОВ. Понятие, отражающее, во-первых, феномен присутствия в клетке множества копий одного гена и, во-вторых, когда одна функция выполняется сразу несколькими генами. При этом каждый из этих генов в отдельности для выполнения функции не существен.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ. Свойство организма приобретать какие-либо новые признаки, отлича-

ющиеся от признаков родителей. У человека в каждом поколении появляется примерно одна сотня новых черт, отличающих потомков от родителей. Изменчивость «работает» на генетическое разнообразие. В целом люди отличаются друг от друга одной «буквой» на тысячу, т.е. на весь геном – по 3 млн пар нуклеотидов.

ИЗОДИСОМИЯ. От греч. isos – *одинаковый* и soma – *тело*. Возникает при нерасхождении хромосом во втором делении мейоза, поэтому обе хромосомы являются точными копиями, т.е. гомозиготны по всем генам (см. **Дисомия**).

ИЗОЛЯЦИЯ. От фр. isolation < isoler – *лишение связи*. Термин отражает появление внешних и (или) внутренних факторов, препятствующих свободному скрещиванию особей с разными генотипами в больших популяциях, что снижает пул генов, в котором действует естественный отбор. Простой способ изоляции – географическое отделение потомков, произошедших от общего предка. По Чарльзу Дарвину *изоляция* – важнейшее условие появления новых видов*.

*Классический пример из наблюдений, сделанных Ч. Дарвином, – появление на отдельных островах Галапагосского архипелага небольших, изолированных инбредных популяций вьюрков.

ИЗОХРОМОСОМЫ. От греч. isos – *одинаковый*, *подобный*. Хромосомы с идентичными плечами. Возникают, когда центромеры расщепляются в другой плоскости. Обозначают буквой *i*.

ИМПРИНТИНГ. От англ. imprinting – *впечатление* < imprint – *запечатлевать*, *отпечатывать*. Эпигенетический феномен селективной экспрессии генов, проявляющийся в том, что некоторые гены несут на себе метку (как графу в паспорте), указывающую место рождения гена. Известно, что для большинства генов отцовский и материнский аллели, расположенные на гомологичных хромосомах, «включаются» или «выключаются» одновременно и равноправно. Импринтинг нарушает это равенство. У некоторых импринтированных генов экспрессируется только та копия гена, которая получена от отца, а «материнский» аллель молчит. Для других генов импринтинг может быть противоположного типа. Другими словами, в некоторых тканях работают не оба гена, а предпочтительно отцовский или материнский аллели. Поэтому мутации в одном и том же гене могут проявляться по-разному, в зависимости от того, отцовское или материнское происхождение у гена. Так, у человека ген IGF-2 (инсулиноподобный фактор роста) в норме импринтирован, и материнская копия гена «молчит». Интересно, что у 40 % людей, страдающих спорадическим раком прямой кишки, отсутствует импринтинг гена IGF-II. Не все хромосомы содержат участки (гены), подверженные импринтингу. Установлено, что импринтинг свойственен 7-, 11-, 14- и 15-*й* хромосомам (см. также **Синдром Ангельмана** и **Синдром Прадера-Вилли**).

ИМПРИНТИНГ ГЕНОВ (половой). От англ. imprinting – *впечатление* < imprint – *запечатлевать*, *отпечатывать*. Различие в функционировании генетического материала, полученного от матери и отца. Явление, характерное только для плацентарных млекопитающих и покрытосеменных растений (имеющих триплоидный эндосперм). В основе его лежит различный характер экспрессии отцовских и материнских генов* в эмбриональный период развития организма, а в некоторых случаях и во взрослом состоянии. Связано это с дифференциальной модификацией различных участков хромосом ещё на стадии образования мужских и женских половых клеток. Такая молекулярная модификация приводит к тому, что материнская и отцовская хромосомы в зиготе становятся функционально различными (диверсифицированными) (см. **Диверсифицированные гены**). Предполагается, что с биохимической точки зрения *импринтинг* – это следствие различий в степени метилирования по цитозину разных хромосом. Синонимы: *геномный импринтинг*, *молекулярный импринтинг*. Классический пример молекулярного импринтинга – у мыши ген IGF-II (ген *инсулиноподобного фактора роста* II) экспрессируется только с отцовской хромосомы (у человека также, см. **Синдром Беквита – Видемана**), а его рецептор – IGFR-II – только с материнской хромосомы.

*У диплоидных организмов обычно функционируют оба аллельных гена (*биаллельная экспрессия*). В то же время есть гены, проявление которых в признаке зависит от их исходного происхождения (материнского или отцовского). Пока не найдено приемлемое биологическое объяснение этому странному феномену, кроме надуманной «Теории полового антагонизма» или, иначе, «Теории эгоистичных генов».

ИМПРИНТИРОВАННЫЕ ГЕНЫ. Гены, активность которых у потомства зависит от пола родителя, от которого они были получены. В участках, подверженных импринтингу, экспрессируется только отцовский или только материнский аллель – *моноаллельная экспрессия*. Гены, расположенные в участках, не затрагиваемых импринтингом, функционально равнозначны вне зависимости от их происхождения (см. **Импринтинг генов** и **Биаллельная экспрессия**).

ИНБРИДИНГ. От англ. inbreeding, где in – *в*, *внутри* и breeding – *разведение* (breed – *порода*). Близкородственное скрещивание, увеличивающее число одинаковых аллелей и проявление рецессивных генетических заболеваний*. Именно поэтому в культуре многих народов запрещены близкородственные браки. Наиболее тесная форма инбридинга – *самооплодотворение*. Методом инбридинга выведены многие современные породы домашнего скота (например, длинношёрстные быстрорастущие овцы). Примером человеческих инбредных популяций могут служить современные

американские *амиши***, имеющие, благодаря бракам только внутри единоверцев, высокую частоту одинаковых аллелей и страдающих рядом заболеваний, проявляющихся со значительно более высокой частотой, чем в среднем в популяциях с аутбридингом (см. **Аутбридинг** и **Кроссбридинг**). Синонимы: *инцухт* (используется в растениеводстве) и *эндогамия*.

*Обычно большинство новых мутаций рецессивны и в гетерозиготах не проявляются. Инбридинг является тем проявителем, при котором в зиготе объединяются два одинаковых мутантных аллеля.

**Консервативная секта меннонитов (Amish Mennonites), основанная в 1690 г. в Швейцарии священником Якобом Амманом, члены которой бежали от гонений в 1714 г. в Америку. Отличаются крайним консерватизмом жизни, стараются жить так, как жили их предки 300 лет назад, носят такую же одежду, используют ту же утварь, ездят на таких же конных тележках, производят продуктов столько, сколько потребляют сами – без излишков.

ИНВАРИАНТНОСТЬ ПОЗИЦИЙ. Буквально: неизменность. Явление, характерное для первичной структуры тРНК, абсолютное большинство которых (> 95 %) содержит в определённых позициях одинаковые нуклеотиды.

ИНВЕРСИЯ*. От лат. inversio – *перестановка*. Изменение в структуре хромосомы, возникающее за счёт обращения (поворота) хромосомного фрагмента (или участка ДНК хромосомы) на 180º, что приводит к изменению порядка расположения в ней генов. Так, при исходном расположении генов АБВГДЖИ, получаем АЖДГВБИ. При гетерозиготных инверсиях во время мейоза инвертированная хромосома и её не инвертированный гомолог могут обернуться друг вокруг друга и в результате последующего кроссинговера образовать хромосомы с отсутствующими и лишними генами.

*Инверсии обозначаются символом IN.

ИНВЕРТИРОВАННЫЕ ПОВТОРЫ. От лат. inverto – *переворачивать*, *перевёртывать*. Копии одной и той же последовательности ДНК в составе одной молекулы, находящиеся в противоположной ориентации. Простые перевёртыши в одной и той же нити, читаемые одинаково в разных направлениях, называются *палиндромами* (см. **Палиндромы**). Инвертированные последовательности в одноцепочечных ДНК или РНК за счёт комплементарного спаривания могут формировать структуры, получившие название *шпильки*.

ИНВЕРТИРОВАННЫЕ ТЕРМИНАЛЬНЫЕ (концевые) ПОВТОРЫ. От лат. inverto – *переворачивать*, *перевёртывать* и terminus – *пограничный* (расположенный на границе). Короткие идентичные последовательности ДНК, расположенные в противоположной ориентации на концах некоторых транспозонов.

ИНДЕЛЫ. От англ. indels – Insertions/Deletions – *инсерции* (вставки) и *делеции* (выпадения). Термин используется для обозначения отличительных вариаций, присутствующих в геномах и характерных для различных человеческих популяций. Инделы вносят изменения в эталонный геном человека и могут служить генетической подоплёкой различных заболеваний.

ИНДУКЦИЯ. От лат. inductio – *введение*, *ввод*. Включение транскрипции гена путём связывания молекулы-индуктора с регуляторным белком. Индукция свойственна бактериальным или дрожжевым клеткам, способным синтезировать определённые ферменты при наличии соответствующих субстратов.

ИНСЕРЦИЯ*. От англ. insertion < лат. insertio – *вставка*, *постановка*. 1. Структурное изменение ДНК (аберрация), характеризующееся вставкой одного или нескольких новых оснований, включающихся между двумя старыми основаниями. Инсерцией также называют вставку хромосомного фрагмента (участка) или мобильного генетического элемента (МГЭ). Например, *инсерция* мобильного генетического элемента МДГ4 у дрозофилы. Инсерции обнаруживаются благодаря присутствию в ДНК дополнительных пар оснований. Для обозначения инсерционного бактериального транспозона, кодирующего только необходимые для транспозиции генетические функции, используют сокращение IS (*insertion sequence*). Синоним – *вставка* (вставка ДНК) (см. также **Мобильные генетические элементы (МГЭ)**). 2. В ботанике и зоологии – *место прикрепления*.

*Инсерции обозначаются символом Ω (греч. буквой *омега*, ω).

ИНСУЛЯТОРЫ. От англ. insulate – *изолировать*, *отделять от окружения*. Специальные последовательности в ДНК, разграничивающие (замыкающие с двух сторон) соседние активные гены таким образом, что блокируется взаимодействие промоторов с не подходящими энхансерами. Только в пределах участка, ограниченного двумя инсуляторами, энхансеры, связанные с белками-активаторами, могут образовывать петлю и взаимодействовать с промотором (см. **Энхансеры**). С инсуляторами связывается специфический белок *BEAF* (boundary element-associated factor – *пограничный элемент-связанный фактор*). Примером инсуляторных элементов могут служить последовательности scs и scs′ (аббревиатура от англ. «specialized chromatin sequence» – *специальные последовательности хроматина*), занимающие около 350 п.н. и расположенные на расстоянии 14 т.п.н. друг от друга по краям двух копий гена hsp70, расположенных в пуфе теплового шока 87A7 у дрозофилы. Инсуляторы также могут разделять районы транскрипционно активного и неактивного хроматина. Синоним – *инсуляторные элементы*.

ИНТЕГРОНЫ. Генетические элементы, обеспечивающие интеграцию кассеты генов. Представляют собой эффективный инструмент адаптивной перегруппировки генома у бактерий. Состоят из гена *интегразы* и примыкающего к нему сайта мишени захвата кассеты генов, а также сильного промотора, отвечающего за экспрессию захваченных генов.

ИНТЕРСЕКСЫ. От лат. inter – *между, взаимно* и sex – *пол*. Организмы (особи) с признаками обоих полов. Например, *интерсексами* являются триплоидные особи дрозофил, имеющих две Х-хромосомы.

ИНТЕРСПЕРСИЯ. От лат. interspersi – *пересыпать*. Буквально: разбросанность. Чередование чего-либо, например, каких-либо структур. Термин часто применяется для описания структуры генома, построенного по принципу чередования уникальных и повторяющихся последовательностей. Выделяют два распространённых типа интерсперсии, получивших название по видам, у которых они впервые были описаны: интерсперсия типа «ксенопус*» и типа «дрозофила».

*Структура генома типа «ксенопус» обнаружена у шпорцевой лягушки *Xenopus laevis*, у которой примерно 50 % генома – это уникальные последовательности, содержащие примерно 1 500 п.н. и чередующиеся с повторяющимися последовательностями, средний размер которых 300 п.н. В остальной части генома расстояние между соседними повторами превышает несколько тысяч пар нуклеотидов. Этот тип интерсперсии наиболее распространён в геномах животных, включая человека.

ИНТЕРФЕРЕНЦИЯ. От англ. interference – *вмешательство*, *столкновение* < лат. inter – *между*, *взаимно* и ferio – *ударять*, *убивать*. Взаимное влияние (наложение) процессов друг на друга. Например, интерференция хроматид, интерференция хиазм (см. также **РНК-интерференция**).

ИНТРАМЕРЫ. От лат. intra – *внутри* и греч. meros – *часть*. РНК-аптамеры, экспрессирующиеся внутри клеток для белковой интерференции (см. **Аптамеры**).

ИНТРОНЫ. От лат. inter – *между* (intervening sequence – *промежуточная последовательность*). Транскрибируемые, но не транслируемые (некодирующие) участки генов, которые в процессе созревания первичного транскрипта (гетерогенной ядерной РНК, гяРНК) подвергаются удалению. Иначе, *интроны* – это последовательности нуклеотидов в гене, не входящие в информационную РНК (зрелую иРНК) (неинформативные для структуры белков участки гена*). Интроны заполняют промежутки между экзонами (разделяют экзоны) и часто бывают намного протяжённее по длине, чем экзоны. У человека на долю интронов приходится 95 % длины усреднённого белок-кодирующего гена. Так размер типичного среднестатистического гена человека, кодирующего белок из 447 аминокислотных остатков, составляет 27 000 пар, а его кодирующая часть (экзоны) занимает всего 1 340 пар (см. **Экзоны**). Удаление интронов и сплайсинг экзонов у эукариот обеспечивает структура, называемая *сплайсосомой*. В некоторых случаях сами интроны могут содержать кодирующие участки (настоящие гены), которые часто оказываются чужеродными, т.е. не связанными с потребностями данного организма. Показано, что около 8 % генов дрозофилы локализованы в интронах других генов. Так, например, внутри гена «*dunce*»** (*dnc*) у *D. melanogaster*, содержащего 13 экзонов, между первым и вторым экзонами находятся несколько генов семейства Pig/Sgs, а между вторым и третьим экзонами локализованы ещё 4 гена. Долгое время интроны (а вместе с ними и межгенные участки ДНК) считали эволюционным генетическим «мусором». Однако теперь становится ясно, что «бессмысленные» сегменты интронной ДНК на самом деле кодируют многочисленные молекулы небольших РНК («микроРНК»), представляющих собой продукты расщепления (процессинга) интронной РНК и выполняющих регуляторные (сигнальные) функции. Эти РНК участвуют в регуляции транскрипции (экспрессии) генов, регуляции пролиферации клеток, регуляции апоптоза и в процессах регуляции индивидуального развития организма (онтогенеза), чаще по механизмам обратной связи.

*В некоторых случаях интроны включаются в кодирующие участки гена (пример вездесущего «принципа исключения из правил»).

**От англ. *dunce* – *болван*, *тупица*.

Интересно, что у саламандры, способной к регенерации своих конечностей, необычайно много участков ДНК, состоящих из повторяющихся последовательностей *интронов*.

ИНТРОНЫ ГРУППЫ II. Паразитические генетические элементы, обладающие способностью встраиваться в геном клетки-хозяина и сразу вырезаться из него после транскрипции (небольшие фрагменты ДНК, похожие на самосплайсирующиеся мобильные генетические элементы).

ИНЦЕСТ. От лат. incestum (incesto – *осквернять* < in castus – *нечистый*). Близкородственное скрещивание. Половая связь между родственниками (кровосмешение).

ИНЦУХТ. От нем. Inzucht – скрещивание близкородственных форм растений (самоопыление). Инцухт вызывает уменьшение числа предков*, которое при обычном скрещивании растёт в геометрической прогрессии. Синоним – *инбридинг*.

*Существует специальный термин «потеря предков» при инцухте.

КАКОГЕНЕЗ. От греч. kakos – *плохой*, *дурной* и genos – *род*. Неспособность организма к скрещиванию.

КАКОГЕНИЯ. От греч. kakos – *плохой*, *дурной* и genos – *род*. Ухудшение генетических ка-

честв и свойств, при евгенических мероприятиях. Синоним – *дисгения*.

КАНОНИЧЕСКАЯ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЬ. От греч. kanon – *правило*, *предписание*. Усреднённая (идеальная) последовательность ДНК, в которой в каждой позиции представлены нуклеотиды, наиболее часто встречающиеся в реальных ДНК.

КАРТИРОВАНИЕ ХРОМОСОМ. Определение локализации генов на хромосомах с указанием их взаимного расположения.

КАРЦИНОЭМБРИОНАЛЬНЫЙ АНТИГЕН. От греч. karkinoma – *раковая опухоль* и «эмбрион». Антиген, экспрессирующийся на поверхности клеток многих карцином. Используется для диагностики опухолей с помощью узнающих его моноклональных антител (в перспективе, с присоединённой радиоактивной меткой – *радиография* и *радиотерапия*).

КАТАЭГИС. От греч. kata– *вниз* и aigis (aigidos) – *название щита Зевса и Афины* – символ покровительства и гнева богов*. Название явления гипермутации, описывающее лавинообразные изменения в небольшом участке генома при раке. При анализе геномов клеток рака яичников, рака лёгких и гематологических раков было обнаружено множество сайтов *катаэгиса*, обычно не характерных для других форм рака. Катаэгис считается одним из общих «раковых мутационных автографов», характерных для определённых форм злокачественных опухолей**.

*Отсюда и возникло выражение «под эгидой» (под защитой, под покровительством).

**Термин «катаэгис» предложила международная группа молекулярных генетиков, работающих под эгидой британского Института Сэнгера (Wellcome Trust Sanger Institute) и изучающих мутации, связанные с различными формами рака. Этой группой учёных уже изучено более 7000 раковых геномов! с целью описания (каталогизации) характерных мутационных профилей 30 наиболее распространённых форм рака и выявления так называемых «раковых мутационных автографов».

«КАЧАНИЕ АНТИКОДОНА». Калька от англ. wobble anticodon – *неоднозначное соответствие антикодона*, где wobble – *качаться из стороны в сторону*. Свойство третьего (5′-концевого) основания в антикодоне тРНК образовывать водородные связи с любым из трёх оснований, расположенных на 3′-конце кодона в мРНК. Отсюда следует, что молекулы тРНК одного типа могут узнавать несколько различных кодонов.

кДНК. Общий термин, обозначающий любые одноцепочечные *комплементарные* ДНК копии, синтезированные на РНК-матрицах с помощью *обратной транскриптазы* (процесса обратной транскрипции) как *in vivo*, так и в системе *in vitro*. Другими словами, одноцепочечные молекулы ДНК, синтезированные на мРНК как на матрице. Например, в ретикулоцитах обильно представлены кДНК глобиновых генов. Синонимы: *обратные транскрипты*, *ретротранскрипты*.

кДНК-БИБЛИОТЕКА. Коллекция клонированных фрагментов ДНК, включающая только экзоны структурных генов, входящих в состав генома какого-либо организма (см. **Геномная библиотека**).

кДНК-КЛОН. Двухцепочечная кДНК, находящаяся в составе клонирующего вектора (см. **кДНК**).

КИНОМ. Полный набор генов, кодирующих все протеинкиназы клетки (другими словами, полный набор киназных генов в геноме).

КЛАСТЕРЫ ГЕНОВ. От англ. cluster – *гроздь*. Идентичные или родственные смежные гены, собранные в геноме в группы.

КЛОНИРОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОЕ. От греч. klon – *ветвь*, *отпрыск*, *росток* (англ. cloning). В генной инженерии термин обозначает процесс, с помощью которого получают большое количество идентичных молекул ДНК, используемых для анализа или получения белка (иначе – это процесс амплификации ДНК или процесс «клонирования генов»). Методы клонирования основаны на конструировании химерных (гибридных) молекул ДНК, состоящих из клонируемого фрагмента, встроенного в какую-либо конструкцию для клонирования, в качестве которых используют самостоятельно (автономно) экспрессирующиеся *векторы* (см. **Вектор**). С помощью методов клонирования были созданы генетические библиотеки, содержащие многие тысячи перекрывающихся фрагментов ДНК человека, что послужило основой полной расшифровки генома человека в рамках государственного проекта США «The Human Genome Project».

КЛОТО (клофо) ГЕН. От имени Klotho* получил своё название «*ген смерти клото*», обнаруженный впервые у мышей, а затем и у человека, который существенным образом влияет на продолжительность жизни. У мышей мутации (точечные изменения) в этом гене вызывают феномен ускоренного старения, который проявляется укорочением продолжительности жизни, бесплодием, атеросклерозом, облысением, атрофией кожи и тимуса, снижением числа клеток гипофиза, продуцирующих гормон роста *соматотропин*. К сожалению, этот ген содержится и в геноме приблизительно 25 % людей, превращая их в особую группу риска. Чем больше копий этого гена у носителя, тем выше вероятность смерти в молодом возрасте.

*Klotho (Κλωθω) – имя древнегреческой богини судьбы, одной из трёх мойр (у римлян – парок). По представлениям древних греков, *Клото* – пряха, которая вплетает в жизненную нить человека всё, что ни случается со смертным – счастливую или печальную участь. Оборвётся нить – и кончится жизнь. В произведениях древнеримского

писателя-софиста Апулея, *Клото* представлена как богиня, заботящаяся о настоящем.

КЛЭМП-ЛОУДЕР. От англ. clamp – *зажим*, *хомут* и loader – *погрузчик*. Белковый комплекс, фиксирующий положение репликативной вилки. Состоит из 5 субъединиц, которые формируют на ДНК так называемый β-*зажим*.

КОАЛЕСЦЕНЦИЯ. От лат. coalescere – *сливаться*, *срастаться*. В популяционной генетике понятие «точка *коалесценции*» – точка исчезновения разнообразия, появление генетического сходства. Например, точка *коалесценции* у рода *Homo* с шимпанзе существовала примерно 6–5 млн лет назад, а у *Homo sapiens* с неандертальцами – 600–500 тыс. лет назад. Наконец, последний общий предок неандертальца, современного человека и «денисовцев» жил миллионы лет назад (см. **«Древняя ДНК»**).

КОВАРИАЦИЯ. От англ. covariation < лат. co – *вместе*, *с* и variatio – *перемена*. Сопряжённая изменчивость.

КОГНАТНЫЕ тРНК. От лат. co – *вместе*, *с* и gnata – *дочь*. Аминоацил-тРНК, заряженные одной и той же аминокислотой.

КОД. От фр. code < лат. codex – *книга*. Под кодом понимается система абстрактных (условных) обозначений, состоящая из любых дискретных знаков, символов, букв, использующихся для хранения, передачи и обработки информации. В частности, код может быть *дигитальным* (от англ. digital – *цифровой*). В генетических текстах *код* – «словарь» для перевода ДНКовых и РНКовых текстов на язык белковых текстов. В геномах кодирующие знаки (символы) – нуклеотиды, различные комбинации которых образуют кодоны и, соответственно, антикодоны. Биологический код – *триплетный**, т.е. кодон состоит из трёх нуклеотидов (см. **Кодон**).

*От лат. tria, tres – *три*, *трое* и plex – *кратный* («плектность» – *кратность*).

КОД «БРИЛЛИАНТНЫЙ» («алмазный» код). Чисто умозрительная, но остроумная идея, предложенная в 1954 г. физиком Георгием Гамовым (George Gamow, 1904–1968), объясняющая способ перевода четырёхнуклеотидного алфавита ДНК в 20-буквенный аминокислотный алфавит белков. Гамов гипотетически предположил, что с каждым витком двойной спирали ДНК в ней образуется пустое пространство в форме кристалла алмаза с нуклеотидами по четырём углам. Благодаря наличию таких пустот ДНК может служить линейной матрицей, вдоль которой выстраиваются аминокислоты в порядке, задаваемом комбинацией нуклеотидов в каждом витке ДНК. Однако вскоре появились данные, говорящие о том, что ДНК и аминокислоты не могут взаимодействовать друг с другом напрямую. В результате в 1957 г. Фрэнсис Крик высказал предположение о существовании молекул-посредников – *адапторных* РНК*, осуществляющих в процессе трансляции перевод с четырёхбуквенного языка нуклеотидных последовательностей на двадцатибуквенный язык аминокислотных последовательностей.

*От англ. adapter < лат. adaptare – *приспособлять*, *прилаживать*.

КОД КАНОНИЧЕСКИЙ. От фр. code < лат. codex – *книга*, греч. kanon – *норма*, *прямая палка*. Код, кодирующий канонические аминокислоты и обладающий *минимальной чувствительностью к ошибкам*. Другими словами, для него характерна минимизация цены ошибок путём группирования синонимичных кодонов и кодонов, кодирующих аминокислоты со сходными биохимическими свойствами.

КОДИРУЮЩАЯ ОБЛАСТЬ. Последовательность в гене, соответствующая аминокислотной последовательности в белке.

КОДИРУЮЩАЯ ЦЕПЬ. Цепь ДНК, последовательность нуклеотидов в которой идентична последовательности нуклеотидов в мРНК. Вторая цепь называется *матричной*, *кодогенной* или *комплементарной*; именно на ней транскрибируется мРНК (с неё копируется).

КОДОМИНАНТНОСТЬ (кодоминирование). От лат. co (con) – *вместе*, *совместно* и dominatio – *господство*. Фенотипическое проявление у гетерозиготы первого поколения (F_1) признаков, характерных для обоих аллелей гена, которые не являются ни доминантными, ни рецессивными (смешение признаков). Классический пример кодоминирования у человека – генетический контроль групп крови системы АВО. У носителей IV группы уровни, или группы АВ, два кодоминантных аллеля I^AI^B, сочетаясь дают новый признак. Синоним – *неполное доминирование*.

КОДОМИНАНТНЫЕ АЛЛЕЛИ. Аллели, проявляющиеся совместно в гетерозиготе (см. **Кодоминантность**).

КОДОН. Дискретная единица генетического кода – комбинация из трёх (триплет) смежных (соседних) нуклеотидов, отвечающих одному аминокислотному остатку и выстраивающихся в сплошной ДНКовый текст без пробелов. Из 64 возможных комбинаций триплетов (4^3) три кодона являются терминирующими (обрывающими) трансляцию, а остальные 61 кодируют 20 аминокислот (см. **Вырожденность кода** и **Антикодон**). Синоним – *триплет*.

Самая большая трудность в раскодировании генетических текстов – знать, с какой буквы начинается «смысловой текст». В 1961 г. Маршалл Ниренберг (Marshal Nirenberg) и Джон Мэтхай (Johan Matthaei) экспериментально определили первую единицу генетического кода. Синтезировав молекулу РНК, состоящую только из одной «буквы» U – урацила, и получив полиурацил, они ввели его в бесклеточную систему, представленную суспензией рибосом из дрожжей и активированных аминокислот (набор аминоацил-тРНК). В результате

был получен полипептид, состоящий только из остатков аминокислоты фенилаланина. Так, было установлено первое слово генетического кода UUU, кодирующее включение в белки фенилаланина.

КОИНТЕГРАТ. От лат. con – *вместе* и integer – *целый* (восстановленный). 1. Структура, возникающая при слиянии двух *репликонов*, один из которых исходно содержит транспозон. В коинтеграте две копии транспозона расположены у границ соединения репликонов и ориентированы в одном направлении. 2. Молекула плазмидной ДНК, образующаяся при репликации и содержащая несколько копий одной плазмиды. Образование *коинтегратов* (мультимеризация плазмид) – основная причина нестабильности мультикопийных плазмид (см. **Мультимеризация плазмид** в разделе **«Микробиология и вирусология»**).

КОКОНВЕРСИЯ. От лат. con – *вместе* и conversio – *обращение* (переворот). Одновременная коррекция двух сайтов в процессе конверсии гена (см. **Конверсия генов**).

КОЛИНЕАРНОСТЬ. От лат. con – *вместе* и linea – *линия*. Линейное соответствие между последовательностью кодонов в ДНК гена и последовательностью кодируемых им аминокислотных остатков в полипептиде. Принцип колинеарности открыл возможности для исследования влияния мутаций на аминокислотные замены (на первичную структуру белков).

КОЛЬЦЕВЫЕ ХРОМОСОМЫ. Возникают при потере теломерных участков хромосом (например, в результате действия радиации) (см. **Теломеры**).

КОМБИНАТИВНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ. Новое сочетание признаков, возникающее у потомков в результате скрещивания. Возможное число генотипов при полигибридном скрещивании, равно 3^n, где n – число пар гетерозиготных генов. Так, например, при дигибридном скрещивании дигетерозигот (АаВв × АаВв) число генотипов потомков равно $3^2 = 9$. Новое сочетание признаков также имеют кроссоверные особи (см. **Кроссинговер**).

КОМПЕНСАЦИЯ ДОЗЫ ГЕНОВ. От лат. «compensio» – *возмещаю, уравновешиваю*. Инактивация в раннем эмбриогенезе одной Х-хромосомы в каждой клетке плода женского пола. Это выключение одной из Х-хромосом является случайным процессом и управляется так называемым *Х-инактивационным центром*. Процесс инактивации обеспечивается включением некодирующего гена *Xist,* который детерминирует синтез активной РНК, опутывающей как кокон «отбракованную» хромосому. Далее запускается цепная реакция модификаций выключаемой хромосомы – множественное метилирование цитозинов, деацетилирование гистонов* и суперконденсация хроматина. Такая погружённая в сон неактивная хромосома и передаётся при репликации всем дочерним клеткам плода. Вторая Х-хромосома защищается от этого воздействия, синтезируя антисмысловую РНК, выступающую в роли контрагента против РНК *Xist*. Отсюда следует, что женщины в случае разной аллельности сцеплённых с полом отцовских и материнских генов являются генетическими мозаиками (т.е. женщины имеют фенотипически различные популяции клеток). Синонимы: *Х-инактивация*, *инактивация Х-хромосомы*, *лайонизация* (см. **Лайонизация**).

*Показано, что если «хвосты», свешивающиеся с гистоновых шпулек обильно ацетилированы, то такие участки хроматина более диспергированы и более активны транскрипционно. Напротив, высококонденсированный хроматин содержит меньше ацетильных групп, и гистоны обогащены метильными группами. «Хвосты» гистонов содержат и другие модифицирующие группы, такие как фосфаты, полипептид *убиквитин*, и всё это может присутствовать в разных комбинациях и с разной локализацией, что и формирует гистоновый код эпигенетического уровня наследования, от которого зависит явление *импринтинга* (см. **Эпигенез** и **Импринтинг**).

КОМПЕНСИРУЮЩИЕ ПАРАЛЛЕЛЬНЫЕ МУТАЦИИ. Мутации, при которых два изменения, губительные по отдельности, нейтрализуют друг друга и даже могут приносить определённую пользу носителю.

КОМПЛЕМЕНТАРНОСТЬ. От лат. complementum – *дополнение*, *довершение* (*средство пополнения*) < compleo (completum) – *наполнять*, *комплектовать*. Буквально: *взаимодополняемость*. Свойство двойной спирали ДНК, согласно которому азотистые основания двух цепей ДНК обращены внутрь спирали таким образом, что против аденина (А) всегда стоит тимин (Т) и наоборот, а против гуанина (Г) – цитозин (Ц) и наоборот (согласно правилу спаривания оснований). При этом взаимодействие оснований друг с другом осуществляется через водородные связи (пара А-Т удерживается двумя, а пара Ц-Г – тремя связями).

КОМПЛЕМЕНТАЦИЯ. От лат. complementum –*дополнение*. Взаимная дополняемость генов. Способность неаллельных генов, находящихся в *транс*-сочетаниях, обусловливать появление дикого фенотипа (см. **Транс-конфигурация**). Другими словами *комплементация* – это такое взаимодействие неаллельных генов, при котором два или более гена вызывают развитие признака. Например, синтез интерферона у человека зависит от двух генов, расположенных в разных хромосомах. Синонимы: *комплементарность генов*, *комплементация межаллельная*.

КОМПЛЕМЕНТАРНАЯ ЦЕПЬ. От лат. complementum – *дополнение*. Цепь ДНК, играющая роль матрицы для синтеза РНК и комплементарная ей.

КОМПЛЕМЕНТАЦИЯ ОТРИЦАТЕЛЬНАЯ. От лат. complementum – *дополнение*. Подавление

активности субъединицы дикого типа в мультимерном белке мутантной субъединицей в результате межаллельной комплементации.

КОНВЕРСИЯ ГЕНОВ. От лат. conversio – *обращение* (переворот). Процесс обмена генетической информацией, похожий на гомологичную рекомбинацию. Формально этим термином обозначают односторонний перенос генетической информации от донорской последовательности к реципиентной. Другими словами, конверсия генов – изменение одной из цепей гетеродуплексной ДНК, приводящее к комплементарности с другой цепью в тех положениях, где есть не спаренные основания. У организмов, обладающих половым процессом, конверсия генов может значительно уменьшать число мутаций в геноме за счёт процесса перекомбинации между аллелями гена. Синоним – *генная конверсия*.

КОНКАТЕМЕРЫ. От лат. con – *вместе*, (cate)na – *цепь* и греч. meros – *часть*. Представляют собой двухцепочечные молекулы ДНК, которые образуются из нескольких тандемно повторяющихся единиц генома. Один из способов образования конкатемеров основан на механизме репликации по типу модели «катящегося кольца»*. Например, такие конкатемерные двухцепочечные молекулы необходимы для созревания ДНК фага лямбда. К конкатемерам также относятся искусственные протяженные молекулы кДНК, создаваемые соединением (лигированием) коротких маркёрных (tags) концевых фрагментов (8–15 нуклеотидов), получаемых с помощью рестрикции каждой молекулы кДНК в кДНКовой библиотеке. Каждый из конкатемеров содержит фрагменты, соответствующие 50–100 молекулам кДНК. Конкатемеры секвенируют и подсчитывают число одинаковых фрагментов, что позволяет оценить относительный уровень экспрессии генов. Получение конкатемеров лежит в основе серийного анализа экспрессии генов (SAGE) (см. **Репликация по типу «катящегося кольца»** и **Сиквенсный сэмплинг**).

*Катящееся кольцо порождает мультимерный одноцепочечный 5′-ОН конец, который может быть превращён в двухцепочечную молекулу ДНК путём синтеза комплементарной цепи и в последующем замкнут в кольцо.

КОНКАТЕНАТЫ. От лат. con – *вместе* и catena – *цепь*. Структуры, состоящие из кольцевых молекул ДНК, соединённых друг с другом подобно звеньям в цепи.

КОНКОРДАНТНОСТЬ. От лат. concordo – *нахожусь в согласии* (concordare – *быть согласным*). Показатель совпадений, использующийся для качественных признаков. Степень конкордантности выражается процентом особей, у которых совпадает анализируемый признак. Так, например, пара близнецов считается конкордантной, если у обоих имеется изучаемый признак.

КОНСЕНСУСНЫЕ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТИ. От лат. consensus – *согласие*, *единогласие*, *гармония*. Последовательности, в которых на каждой позиции стоит нуклеотид, наиболее характерный для этого положения. Эти последовательности выводят теоретически на основе анализа многих реальных гомологичных последовательностей.

КОНСЕРВАТИВНЫЕ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТИ. От лат. conservativus – *охранительный*, *стремящийся сохранить существующий порядок*. Последовательности нуклеотидов в генах или аминокислот в белках, сохраняющиеся почти неизменными у организмов разных таксономических групп. Их определяют среди последовательностей, объединённых на основе общности происхождения (эволюционного) или на основе одинаковых функций.

КОНСТИТУТИВНЫЕ ГЕНЫ. От лат. constitutio – *устройство*, *установление*. Гены, слабо экспрессирующиеся во всех типах клеток, а также гены, экспрессия которых зависит только от взаимодействия РНК-полимеразы II с промотором без участия дополнительных регуляторных факторов.

КОНСТИТУТИВНЫЙ ГЕТЕРОХРОМАТИН. От лат. constitutivus – *определяющий* (constitutio – *устройство*, *установление*). Постоянно конденсированные участки хроматина в интерфазных ядрах, находящиеся в инертном состоянии. Другими словами, никогда не экспрессирующиеся участки генома. Эти участки обладают рядом особенностей, отличающих их от остального хроматина. В состав такого гетерохроматина входит так называемая сателлитная ДНК, обогащённая высокоповторяющимися последовательностями нуклеотидов. В митотических хромосомах конститутивный хроматин входит в состав центромерных и теломерных областей, а также находится в интеркалярных зонах. Синоним – *облигатный гетерохроматин*.

КОНСТИТУТИВНЫЕ МУТАЦИИ. От лат. constitutivus – *определяющий*. Мутации, в результате которых регулируемые гены начинают экспрессироваться постоянно, т.е. без какого-либо контроля.

КОНТИГИ (contigs). От англ. contiguity* – *соприкосновение*, *близость*, *смежность*. Непрерывные серии клонов геномной ДНК, представляющие собой соприкасающиеся фрагменты, полностью охватывающие какой-либо участок генома. Идентификация и сборка перекрывающихся клонов для создания *контигов* на основе библиотек геномной ДНК необходима на стадии физического картирования генома, обеспечивающего в дальнейшем базу для его секвенирования (см. **Космиды**).

*От лат. contigi < contingo – *дотрагиваться*, *прикасаться*, *схватывать*, *иметь отношение*.

КОНТР-ТРАНСКРИПТ. От лат. contra – *против* и «транскрипт». Молекула РНК, мешающая РНК-праймеру инициировать транскрипцию.

КОНЪЮГАЦИЯ*. От лат. conjugatio – *соединение*. 1. Попарное временное соединение гомологичных хромосом в мейозе, обеспечивающее *кроссинговер* (*конъюгация* гомологичных хромосом). 2. Термином *конъюгация* также обозначается половой процесс (формирование зигот, как одна из систем рекомбинации) у бактерий и простейших, или другими словами, перенос генетического материала (плазмид или частей генома, активированных плазмидами) от одной бактерии к другой (или сразу к нескольким) в результате их непосредственного контакта (см. **Трансдукция** и **Трансформация**).

*Конъюгация у бактерий была открыта в 1946 г. Ледербергом и Татумом (Lederberg J., Tatum E., 1946) в опытах по смешанному культивированию двойных и тройных ауксотрофных мутантов, выделенных из культур штамма *E. coli* K-12 дикого типа (см. **Ауксотрофы**).

КОРОТКИЙ ГАСТРУЛЯРНЫЙ ГЕН. Ген дрозофилы, управляющий развитием вентральной части тела мухи, в противоположность *декапентаплегиальному* гену, управляющему развитием дорзальной части тела.

КОР (КОР-ЧАСТИЦА). От англ. core – *сердцевина*, *ядро* < от лат. corona – *венец*. Продукт частичной нуклеазной деградации нуклеосомы, содержащий гистоновый октамер и ДНК, длиной 146 нуклеотидных пар. Октамер, состоящий из гистонов (H2A, H2B, H3 и H4)*, образует белковую основу (сердцевину) нуклеосомы, по поверхности (периферии) которой ДНК, длиной в 146 пар оснований, делает 1,75 оборота, благодаря чему возникает структура первичной компактизации ДНК с плотностью упаковки, равной 6–7 (6,8). *Кор* – высококонсервативная структура (см. также **Кор-последовательность ДНК**). Синонимы: *минимальная нуклеосома, коровая частица*.

*Гистоны H2A, H2B, H3 и H4 называют *коровыми* или *сердцевинными*.

КОР-ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЬ ДНК. ДНК, длиной 146 нуклеотидных пар, входящая в состав кор-частицы нуклеосомы.

КОРРЕЛИРОВАННЫЙ ОТВЕТ. От позднелат. correlatio – *соотношение* (взаимная связь). Изменения генома (изменения содержания аллелей), происходящие под действием искусственного отбора (см. **Сопряжённая элиминация**).

КОСМИДЫ. Векторы, объединяющие преимущества плазмид и фагов. Содержат встроенный *cos*-участок* (*cos*-сайт) фага лямбда (фага λ), необходимый для упаковки плазмидной ДНК. Именно эта особенность позволяет эффективно упаковывать плазмидную ДНК в оболочку фага в системе *in vitro*. Первоначально их использовали как самые ёмкие векторы, пригодные для клонирования фрагментов чужеродной ДНК размером до 50 тыс. н.п. В рамках проекта HGP («Геном человека») космиды применяли для создания библиотек геномной ДНК (см. также **Дрожжевые искусственные хромосомы**).

*Определил название этого типа плазмид.

КОСУПРЕССИЯ. От лат. co – *вместе*, *с* и suppressus – *подавление*. Способность трансгена подавлять экспрессию соответствующего эндогенного гена. Термин применяется для описания результатов трансгенеза у растений.

КРАНИОСИНОСТОЗ. От греч. kranion – *череп*, syn – *вместе* и osteon – *кость*. Преждевременное сращение швов черепа, проявляющееся как его деформация уже в первые месяцы жизни новорождённого. В зависимости от того, какие швы срастаются раньше, череп может быть удлинённым спереди назад (голова в виде буханки хлеба) или быть широким и коротким, а также быть асимметричным или остроконечным (шлемообразным, или башенным*). Клинически *краниосиностоз* может проявляться высоким внутричерепным давлением и нарушениями психического развития ребёнка.

*Акроцефалическим, где греч. akros – *самый высокий* и kephale – *голова*.

КРОССБРИДИНГ. От англ. cross – *скрещивание* и breeding – *разведение*. Межпородное скрещивание в селекции животных.

КСЕРОДЕРМА ПИГМЕНТНАЯ. От греч. xeros – *сухой* и derma – *кожа*. Рецессивное генетическое заболевание, обусловленное аномалией генов, отвечающих за процессы репарации ДНК, и приводящее к повышенной чувствительности кожи к канцерогенному действию ультрафиолетовых лучей. Проявляется у детей сыпью и пигментными пятнами (по типу веснушек) на открытых участках кожи, с последующими атрофическими изменениями кожи (глянцевая кожа), с телеангиэктазиями и распространённым кератозом. Часто сопровождается злокачественным перерождением (см. также **Ксеродерма** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**). Синонимы: *меланома ретикулярная прогрессирующая*, *прогрессирующий ретикулярный меланоз Пика*.

КУМУЛЯТИВНОЕ ДЕЙСТВИЕ МУТАЦИЙ. От лат. cumulo – *собираю*, *накапливаю*. Суммарное действие мутаций, возникающих более чем в одном гене и подчиняющихся *дигенному* или *полигенному* (т.е. сложному по характеру) наследованию. Обычно пороки развития вызываются кумулятивным действием мутаций.

КУМУЛЯТИВНАЯ ПОЛИМЕРИЯ. От лат. cumulo – *собираю*, *накапливаю* и греч. polymeria – *многообразие*, *наличие многих частей*. Явление, при котором происходит суммирование одинакового действия неаллельных генов на признак. Соответственно, есть *некумулятивная полимерия*, при которой одинаковое действие генов на признак не суммируется (см. **Полимерия**). Пример кумулятивной полимерии – наследование интенсивности пигментации, от которой зависит цвет кожи. Синоним – *аддитивная полимерия*.

ЛАЙОНИЗАЦИЯ*. Процесс *случайной* инактивации одной из Х-хромосом в женском организме (см. также **Х-инактивация**). Так как *лайонизация* происходит на ранних стадиях эмбриогенеза (стадии *бластоцисты*), у всех потомков одной бластоцистной клетки оказывается инактивированной одна и та же Х-хромосома (отцовская или материнская), и такая инактивация сохраняется всю жизнь. В результате женщины, гетерозиготные по тем или иным аллелям, оказываются функциональными мозаиками, что может сказываться на их здоровье (см. **Агидротическая дисплазия**). Синонимы: *правило* n–1**, *инактивация Х-хромосомы*, *компенсация дозы генов* (см. **Компенсация дозы генов**).

*Термин произведён от имени английского цитогенетика Мэри Лайон (M.F. Lyon, p. 1925 г.), которая в 1961 г. предложила гипотезу о механизме Х-хромосомной дозовой компенсации (её также называют *гипотезой единственной Х-хрососомы*).

**Правило n–1 постулирует, что в клетках женского организма функционирует только одна Х-хромосома.

ЛАРИАТ. От англ. lariat – *аркан*, *лассо*. Вырезанная в результате процессинга некодирующая последовательность РНК (интрон), похожая на лассо.

ЛЕПРЕЧАУНИЗМ (лепрекойнизм). От ирланд. lupracan < от староирланд. lu – *маленький* и chorpan (лат. corpus) – *тело*. Врождённая форма карликовости, сопровождающаяся выраженным истощением. Внешний вид больных характеризуется низко посаженными большими ушами и гротескным выражением лица, напоминающего эльфа. Синоним – *синдром Донахью*.

ЛЕТАЛЬНЫЙ ЛОКУС. От лат. letalis – *смертельный* и locus – *место*. Любой ген, в котором может произойти мутация, приводящая на том или ином этапе онтогенеза организм к гибели (см. **Летальные аллели**). Синоним – *леталь*.

ЛЕТАЛЬНЫЕ АЛЛЕЛИ*. От лат. letalis – *смертельный*. Аллели, которые не способны кодировать производство функциональных белков в достаточном количестве. Доминантные летальные аллели быстро устраняются из популяции, поскольку приводят к смерти носителей, однако исключение составляют аллели, проявление которых происходит в пострепродуктивные периоды жизни. Примером может быть болезнь Хантингтона. Рецессивные летальные аллели свою фатальность проявляют только у гомозигот (см. **Аллели**).

*Летальные аллели были обнаружены французским биологом Люсьеном Кэно в 1905 г. при скрещивании мутантных жёлтых мышей с чистыми (гомозиготными) серыми мышами. В поколении F_1 он получил соотношение 1:1 серых и жёлтых, в результате чего сделал вывод, что жёлтые мыши гетерозиготны (Yy, от англ. yellow – *жёлтый*) и жёлтый цвет доминантный. Однако при спаривании двух жёлтых мышей (F_2) получилось потомство с соотношением 2:1 жёлтых и серых вместо классического распределения 3:1. Причиной модифицированного соотношения оказалась гибель зародышей с генотипом YY.

ЛИГИРОВАНИЕ. От лат. ligo (ligare) – *связывать*, *завязывать*. Процесс образования фосфодиэфирной связи (ковалентной связи) между двумя разорванными основаниями в одной цепи ДНК. При конструировании химерных молекул ДНК лигирование проводят как по «липким», так и по «тупым» концам в зависимости от вида используемых ДНК-лигаз (см. **Лигаза** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**). Термин правомочно употреблять также и для соединения тупых концов двух молекул РНК.

ЛИДЕР. От англ. leader – *ведущий*. Находящаяся на 5′-конце мРНК нетранслируемая последовательность, предшествующая инициирующему трансляцию кодону.

ЛИДИРУЮЩАЯ ЦЕПЬ. От англ. leading strand – *лидирующая цепь*. Цепь ДНК, синтезирующаяся в процессе репликации непрерывно в направлении 5′→3′. Нуждается только в одноразовой (однократной) затравке (см. также **Отстающая цепь**). Синоним – *ведущая цепь*.

ЛИНЕАРИЗАЦИЯ. От лат. linea (lineae) – *льняная нить*, *бечева*, *линия*. Разрезание кольцевых молекул ДНК (превращение их в линейные молекулы).

ЛИНКЕР. От англ. link – *связь*, *соединение* (связующее звено). 1. Короткий двухцепочечный олигонуклеотид, содержащий сайты узнавания для эндонуклеаз-рестриктаз. Присоединяют к концам фрагментов ДНК в процессе реконструирования рекомбинантных молекул. 2. Гибкая молекула, соединяющая концы двух молекул *пептидонуклеиновой кислоты* (ПНК) (см. **Пептидонуклеиновые кислоты**). 3. Этот термин также используется для обозначения межнуклеосомной ДНК, выходящей за пределы коровой частицы* нуклеосомы (участка ДНК, не связанного с белками). Линкерный участок может варьировать от 8 до 114 п. н. на нуклеосому.

*См. **Кор-частица**.

ЛИПКИЕ КОНЦЫ. Выступающие из двухцепочечных молекул нуклеиновых кислот комплементарные одноцепочечные «хвосты». Обычно характеризуются так называемой «концевой избыточностью».

ЛОКУС. От лат. locus – *место*. Место в хромосоме, в котором локализуется (картируется) ген, отвечающий за данный признак. Локус может содержать любой аллель данного гена. Часто используется как синоним термина «ген».

ЛОКУС СЛОЖНЫЙ. От лат. locus – *место*. Локус, генетические свойства которого не согласуются с принципом «один ген – один белок».

«ЛОМКАЯ Х-ХРОМОСОМА». Заболевание, вызванное особой формой хромосомной аберра-

ции (фрагильностью* Х-хромосомы) и характеризующееся разнообразными клиническими проявлениями от характерных торчащих ушей, удлинённой нижней челюсти и нарушений развития гениталий до нарушений психики и умственной отсталости. При этом заболевании в первом экзоне гена FMR-1**, локализованного в конце длинного плеча Х-хромосомы (в локусе Xq27.3), обнаруживается последовательность, состоящая из CCG и CGG повторов, копированных более 200 раз (иногда до тысячи раз), что приводит к формированию ломкого сайта и даже образованию цитологически выявляемого свободного фрагмента Х-хромосомы. В результате белок, кодируемый геном FMR-1, не функционирует. Нормой же считаются от 5 до 30 (по некоторым данным до 60) повторов. Наследование заболевания подчиняется эффекту *антиципации* (экспансии тринуклеотидных повторов) (см. **Антиципация**).

*От англ. fragile – *хрупкий, ломкий*.

**Аббревиатура названия гена, произведённая от англ. fragile X mental retardation 1 – *задержка умственного развития при ломкости Х-хромосомы*. Ген экспрессируется в клетках мозга и у мутантов-гемизигот (мужчин) с увеличенным числом повторов триплетов CCG и CGG проявляется психическими заболеваниями.

ЛЫСЕНКО ТРОФИМ ДЕНИСОВИЧ (1898–1976). Сталинский народный академик, заслуживший кличку «Кощей». Сторонник быстрой науки, печально известный в истории советской науки, как главный гонитель генетиков – «менделистов-морганистов-вейсманистов», от которого пострадал Николай Иванович Вавилов и многие другие генетики. Идеолог сумасбродной теории воспитательных воздействий (мероприятий) на живые организмы с целью создания новых сортов растений и пород животных, имеющих заданные свойства, что в совокупности называлось *мичуринской биологией**.

*Мичуринские принципы получения новых сортов растений (влияние друг на друга *привоя* и *подвоя*) и пород животных на поверку оказались несостоятельными.

МАЖОРНЫЕ мРНК. От итал. maggior < лат. major – *больший*. мРНК, представленные в клетке наибольшим числом копий.

МАЛЫЕ ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКИЕ РНК (мцРНК). Небольшие РНК, присутствующие в цитоплазме. Иногда обнаруживаются также и в ядре.

МАЛЫЕ ЯДЕРНЫЕ РНК (мяРНК, snRNA). Малые РНК, присутствующие только в ядре. Участвуют в реакциях процессинга и сплайсинга гяРНК (в составе малых ядерных нуклеопротеидных частиц), а также в других регуляторных реакциях.

МАЛЫЕ ЯДЕРНЫЕ НУКЛЕОПРОТЕИДНЫЕ ЧАСТИЦЫ. От англ. эквивалента *small nuclear ribonucleic particles*, сокращённо «snurps». Небольшие стабильные РНК-регуляторы. Обозначаются буквой U.

МАЛЫЕ ЯДРЫШКОВЫЕ РНК. Малые РНК, локализованные в ядрышках и участвующие в процессинге прерибосомных РНК (45S РНК).

МАРКЁРЫ ГЕНЕТИЧЕСКИЕ. От фр. marque – *метка*. Любые аллели, используемые в экспериментах в качестве репера или опорной метки положения генов.

МАРКЁРЫ ESTS. От фр. marque – *метка* и аббревиатура англ. expressed sequence tags – *маркёры экспрессируемых последовательностей*. Частичные последовательности кДНК, получаемые при случайном секвенировании клонов из библиотек кДНК, которые могут служить маркёрами, позволяющими устанавливать положение генов.

МАТЕРИНСКИЙ ЭФФЕКТ. Явление, при котором потомки по некоторым признакам больше напоминают матерей, чем отцов. Другими словами – предпочтительное проявление у потомства генетических маркёров матери. Эффект обусловлен тем, что при развитии потомства среда, созданная организмом матери, оказывает большее влияние на онтогенез, чем генетическое влияние отца. Иногда это воздействие бывает неблагоприятным (пример – гемолитическая желтуха новорождённых). Кроме того, генетическое влияние матери оказывается всегда большим уже из-за передачи потомству цитоплазматических генов (тысяч копий митохондриальных генов). Синоним – *материнское наследование*.

МАТРИЦА. От лат. mater – в значении *начало, источник*. Полимерная молекула, служащая основой для задания последовательности другой полимерной молекулы с помощью ферментов *репликаз*. Так *одноцепочечные* молекулы ДНК служат матрицей для синтеза новых молекул ДНК в процессе репликации и молекул РНК при транскрипции. Молекулы РНК служат матрицей для синтеза ДНК при обратной транскрипции и молекул белка при трансляции. Синоним – *матричная молекула*.

МАТРИЧНАЯ РНК. Информационная РНК, служащая матрицей для биосинтеза белка. Обозначается как мРНК или иРНК (информационная РНК).

МАТРИЧНАЯ ЦЕПЬ ДНК. Термин, использующийся для обозначения старых цепей ДНК при полуконсервативном механизме репликации в отличие от новосинтезированных цепей. Синонимы: *родительская цепь*, *цепь матричного дуплекса ДНК*.

МЕЖЦИСТРОННАЯ ОБЛАСТЬ (участок). От англ. cystron* < лат. cys – *по эту сторону*. Область в ДНК между терминирующим кодоном одного гена и инициирующим кодоном другого гена в полицистронной транскрипционной единице. Синоним – *транскрибируемая вставка* – ts.

*Наименьшая функциональная единица наследственности (устар. термин).

МЕНДЕЛЬ ИОГАНН ГРЕГОР (Gregor Johann Mendel, 1822–1884). Ботаник и естествоиспытатель, основоположник учения о наследственности, ставшего наукой *генетикой*, первый биолог, применивший математические методы анализа (статистические методы). Родился в Моравии (область на востоке Чехии) в крестьянской семье. Имя *брат Грегор*, под которым Мендель прославился, он принял в 21 год при постриге в монахи, что позволило ему окончить теологический колледж в городе Брюнне (ныне Брно, что по-русски означает «Броня» или «Оборона»). Позднее Мендель стал учителем естественной истории в монастырской школе, коим оставался до 1868 г., когда его назначили аббатом (настоятелем) Брюннского мужского католического монастыря Святого Томаса (Фомы) ордена Августинцев. Но ещё раньше в 1856 г. неуёмный Мендель увлёкся селекционной работой и начал проводить эксперименты по скрещиванию разных сортов гороха (чистых линий), несущих альтернативные признаки. Полученные результаты позволили ему сформулировать количественные закономерности наследования и опубликовать в 1865 г. ряд основных положений*, известных как законы Менделя. *Первый закон Менделя* – закон доминирования или закон единообразия гибридов первого поколения F_1. *Второй закон Менделя* – закон расщепления, проявляющийся в поколении F_2 (проявляется после скрещивания между собой гибридов первого поколения F_1)**. *Третий закон Менделя* – закон независимого наследования признаков (аллели каждого гена распределяются в потомстве независимо от аллелей других генов). Этот закон справедлив только для генов, локализованных в разных хромосомах. Положения, сформулированные Менделем, можно также назвать *законом сегрегации аллелей* (в гамету попадает только одна наследственная единица из пары***) и *законом независимого расхождения аллелей* (аллели различных генетических локусов распределяются по гаметам случайным образом). Мендель также впервые доказал, что наследственность является *дискретной* и передаётся с помощью неделимых единиц (у каждой особи их всегда по две), которые он назвал *зачатками* или *факторами* (в современном понимании *генами*****).

*Монашески строгая статья Менделя начиналась единственными эмоциональными словами: «*Поразительная закономерность…* «К сожалению, крупный, но чванливый немецкий ботаник Карл Нэгели посоветовал Менделю повторить опыты на другом растении – ястребинке. И у Менделя ничего не получилось. Он тогда не знал, что ястребинка размножается *апомиксисом*, что исключает расщепление. Следует также отметить, что явления *доминирования* и *расщепления* уже были описаны до Менделя Ш. Ноденом и О. Сажра, но только он сумел обнаружить количественные закономерности, и ввёл понятия признака и определяющего его дискретного фактора. Признание к Менделю пришло только через шестнадцать лет после его смерти, когда в 1900 г. сразу три ботаника – голландец Гуго де Фриз (Hugo de Vries), немец Карл Эрих Корренс (Carl Erich Correns) и австриец Эрих фон Чермак (Erich von Tschermak) повторили независимо друг от друга результаты Менделя на разных растениях. К слову, им хватило мужества и совести признать приоритет скромного монаха ордена августинцев.

**Проявление «исчезнувшего» признака при скрещивании гибридов первого поколения Гуго де Фриз назвал в 1900 г. *вторым законом Менделя*, или *законом расщепления*. Характерные типы расщепления после скрещиваний, которые наблюдал Мендель, определяются координированным распределением хромосом в мейозе.

***В учебниках эту закономерность обычно ассоциируют с «*гипотезой чистоты гамет*» (см. соответствующую статью).

****Ещё до того, как датский ботаник Вильгельм Людвиг Иогансен ввёл понятие *ген*, эти наследственные факторы Менделя носили много названий, интересных только с исторической точки зрения: *ай-ди* (единицы зародышевой плазмы, сокращённо, i-ds), *биофоры* (Вейсман), *биобласты* (Биль), *геммы* (Гааке), *геммулы* (Дарвин), *иданты, идиобласты* (О. Гертвиг), идиосомы (Уатмен), *инотагматы* (Энгельман), *мицеллы* (Нэгели), *пангены* (Гуго де Фриз), *пластидулы* (Геккель), *плазомы* (Визнер), *сомакулы* (Форстер) и, наконец, их образно называли атомами (корпускулами) биологии. По Ч. Дарвину некий наследственный материал – геммулы (или пангены) – представители нормальных или изменённых частей тела, которые могут передаваться следующему поколению (см. **Пангенезис**).

МЕТАБОЛИЧЕСКИЙ СИНДРОМ. Состояние, характеризующееся ожирением, инсулиновой резистентностью и обусловленное по разным данным гиподинамией, перееданием (несбалансированностью питания), а также вероятно генетическими изменениями. Считается, что «спусковым крючком» расстройства могут служить воспалительные процессы в купе с изменениями кишечной микрофлоры.

МЕТАБОЛИЧЕСКИЙ ПРОФИЛЬ. Метод регистрации метаболитов, позволяющий идентифицировать ключевые гены, ответственные за метаболизм. Целью метода является получение «мгновенной фотографии» метаболических сетей. Является основой современной селекции генетически модифицированных организмов (прежде всего растений).

МЕТАБОЛОМ*. От греч. metabole – *перемена*, *поворот*, *изменение*, *переход* и om – *совокупность* (по аналогии с термином *геном*). Если говорить образно, то это «метаболический паспорт», который представляет собой все промежуточные соедине-

ния обмена веществ в организме. Он подобен геному – совокупности всех генов, или протеому – совокупности всех белков. Протеом – химический аналог генома. Если геном – программа жизни и жизнедеятельности организма, то *метаболом* – её совокупные ингредиенты. В черновом варианте метаболома человека уже охарактеризовано и каталогизировано более 2 500 метаболитов, 1 200 лекарственных препаратов и 3 500 пищевых компонентов, которые были обнаружены в человеческом организме. Это новая эра диагностики и обнаружения болезней. Метаболом – осведомитель генома, индикатор здоровья и протекающих в организме физиологических процессов. Показано, что единичная замена нуклеотида в ДНК может привести к 100-тысячекратному изменению в уровне метаболизма. В настоящее время в клинических исследованиях анализу подвергаются только около 1 % метаболитов крови и мочи. Метаболом может быть и предсказателем многих генетических и инфекционных заболеваний, а также болезней, вызванных загрязнением окружающей среды. Метаболом находится в исключительной зависимости от того, что человек ест, где живёт, от времени суток, времени года, возраста человека, состояния его физического и психического здоровья.

*Проект «Метаболом человека» («Human Metabolome Project») стартовал в Канаде в 2004 г.

МЕТАГЕНОМ. От греч. meta – *после*, *за*, *между* и «геном». Буквально: *совокупный геном*. Совокупность генов всего сообщества микроорганизмов разных видов, обитающих в каком-либо месте. Термин также относится к совокупному числу генов, микроорганизмов-симбионтов, обитающих по всему телу человека (кожа, ротовая полость, желудок, кишечник, мочеполовой тракт, вагина). Метагеномный анализ* показал, что микробы, живущие в кишечнике человека, содержат в 150 раз больше различных генов**, чем весь человеческий геном! (см. **Микробиом** в разделе «**Микробиология и вирусология**»).

*Метагеномный анализ позволил выявить в кишечнике человека около 300 неизвестных науке видов микроорганизмов, а всего к обитателям кишечной микрофлоры можно отнести около тысячи видов микробов. Эти данные наводят на мысль, что изменения в составе микроорганизмов, а также их количества и характера взаимодействий, могут играть ключевую роль в развитии ряда распространённых патологий человека (воспалительных заболеваний кишечника, развития ожирения, нарушений функционирования иммунной системы и бактериальных вагинозов).

**В рамках проекта 7-й рамочной программы Евросоюза MetaHIT (Metagenomics of the Human Intestinal Tract), стартовавшего в 2008 г., расшифрованы 3,3 млн генов кишечной микрофлоры человека.

МЕТАГЕНОМИКА. От греч. meta – *после*, *за*, *между* и геномика. Раздел геномики, исследующий совокупные геномы микроорганизмов, населяющих какие-либо места.

МЕТАЦЕНТРИК. МЕТАЦЕНТРИЧЕСКАЯ ХРОМОСОМА. От греч. meta – *сверх* и kentron – *центр* (англ. a center). Хромосома с равными или почти равными плечами.

МЕТИЛОМ. Понятие, отражающие совокупные паттерны метилирования генома клетки (термин образован по аналогии с терминами *геном* и *протеом*).

МЕТОД ГЕНЕТИЧЕСКОГО КОМПЛЕМЕНТИРОВАНИЯ. Экспериментальный метод, при котором в яйцеклетке с помощью целенаправленного мутагенеза разрушается ген, а взамен вставляется гомологичный ген, полученный из другого организма. Этим методом была доказана гомологичность гомеозисных генов человека и дрозофилы (их полная взаимозаменяемость!) (см. **Нох-гены**).

МЕТОД ГЕНЕТИЧЕСКОГО НОКАУТИРОВАНИЯ ГЕНОВ. От англ. knock out – *выбивание*. Метод целенаправленного разрушения (выключения) определённого гена в геноме с помощью механизма гомологической рекомбинации путём интродукции дефектного гена в геном эмбриональных стволовых клеток (обычно мыши, с получением так называемых «нокаутированных» мышей)*. Метод даёт возможность определять биологическое назначение определённых генов и их функции в геноме. При этом можно последовательно «выключать» ген за геном и исследовать их роль в организме (см. **Рекомбинация гомологичная**). Синоним – *генный нокаут*.

*Другими словами, метод интеграции доминантных, плохо функционирующих *трансгенов* или замены эндогенного гена нефункциональной копией для моделирования у животных заболеваний человека.

МЕТОД «ДРОБОВИКА». Русский перевод с английского названия метода секвенирования ДНК *shot-gun* (shotgun – *дробовик*). Метод секвенирования генома в виде случайно образованных фрагментов ДНК*. Название метода возникло из-за того, что ДНК предварительно дробится с помощью рестриктаз на множество фрагментов (кусочков), как будто в геном выстрелили из дробовика. В основе метода лежит принцип восстановления секвенированной последовательности (большой вставки в BAC- или PAC-векторе), «клон за клоном», которую предварительно разрезают на более короткие *случайные* фрагменты (по 1–2 тыс. п.н.). Эти фрагменты затем секвенируют по отдельности и полученные данные вводят в компьютер, который с помощью специальных алгоритмов ищет перекрывающиеся последовательности и восстанавливает исходную последовательность. В рамках проекта «Геном человека» (HGP) использовали «*иерархический метод дробовика*», а также «*метод полногеномного дробовика*». Последним

методом воспользовалась частная биотехнологическая компания «Celera Genomics», не проводившая предварительного картирования генома, как это сделали исследователи из Международного Консорциума под руководством Френсиса Коллинза (см. **Проект «Геном человека»** и **Контиги**). Синонимы: *метод случайного разрезания генома* рестриктазами, англ. shot-*gun experiment*, *shot-gun sequencing method* (русский эквивалент – *шотган-секвенирование*) (см. соответствующую статью).

*Техника была предложена в 1977 г. английским биохимиком, лауреатом двух Нобелевских премий (1958 и 1980 гг.), Фридериком Сенгером (F. Sanger, 1918).

МЕТОД ТЕРМИНАТОРОВ (chain termination method) ИЛИ МЕТОД ОБРЫВА ЦЕПИ. Метод определения нуклеотидной последовательности (секвенирования) ДНК – современная фундаментальная технология, использующая *дидезоксинуклеотидтрифосфаты* в качестве *терминаторов* полимеразной реакции.

МЕТОДИКА-FISH. От англ. fluorescent in situ hybridization – *флуоресцентная методика гибридизации нуклеиновых кислот* in situ. Наиболее разрешающий её вариант – многоцветная гибридизация *in situ*. Для получения многоцветных изображений используют разные флуорохромы, которыми метят разные зонды ДНК. Использование *n*-числа флуорохромов позволяет одновременно выявлять локализацию 2^n–1 фрагментов ДНК. Так, например, 24-цветная FISH-окраска хромосом человека позволяет получить метафазную пластинку, в которой каждая отдельная хромосома окрашена в свой псевдоцвет. Окраска хромосомы более чем одним цветом говорит о наличии транслокации. В настоящее время некоторые варианты многоцветной FISH-окраски используют в диагностических целях для выявления хромосомных перестроек у человека.

МикроРНК. От греч. mikros – *малый*. Короткие (малые) РНК (miR), принимающие участие в регуляции экспрессии генов, а также других процессов и получившие название молекул «генетических регуляторов». МикроРНК образуются в результате процессинга «некодирующих РНК» (некодирующих белки, в том числе удалённых интронов); они могут складываться сами на себя, или связываться с комплементарными участками других РНК с образованием пространственно сложных структур с различными свойствами, а также могут взаимодействовать с молекулами ДНК. Некоторые из микроРНК вовлечены в развитие многих типов рака, а также других заболеваний человека. Обнаружены также семейства микроРНК, которые специфически захватываются высокопатогенными штаммами вирусов птичьего (H7N7) и свиного (H1N1) гриппа при заражении ими человека и участвуют в жизненном цикле этих вирусов. Их окрестили «помощниками вирусов». Установлено также, что большая часть микроРНК-помощников переносится между клетками в микрокапсулах, называемых *экзосомами*. Считается, что появление системы прямой регуляции с помощью РНК (кроме уже существовавшей у прокариот системы белковой регуляции), привело к качественному скачку в эволюции многоклеточных организмов (см. также **РНК-интерференция**).

МИКРОСАТЕЛЛИТЫ. От греч. mikros – *малый* и лат. satelles – *провожатый*, *спутник*. Простые повторы коротких последовательностей в геноме человека, состоящие из коротких повторяющихся единиц, например, (AT)n или (AAT)n и содержащие от 1 до 13 пар оснований. В человеческих популяциях *микросателлиты* отличаются выраженным полиморфизмом по длине, который выражается термином – *полиморфизм простых повторов**. Эти повторы очень важны в генетике популяций человека, поскольку имеют множество аллелей.

*От англ. *simple sequence repeat polymorphisms* (SSRPs).

МИНИСАТЕЛЛИТЫ*. От англ. mini (*указывает на малый размер*) и лат. satelles – *провожатый*, *спутник*. Повторы более длинных элементов (14–500 пар оснований). Вместе с *микросателлитами* занимают примерно 3 % генома человека и отличаются ярко выраженным полиморфизмом по длине, что привлекло к ним внимание как к маркёрам, пригодным при построении генетических карт. Эта сателлитная ДНК также очень важна в генетике человеческих популяций, манифестирующих выраженные этнические различия в гипервариабельных участках генома**. Показано, что вариации минисателлитов опосредуются через ген PRDM9, активирующий «*горячие точки рекомбинации*» и несущий в себе собственный минисателлит. Отсюда следует, что ген PRDM9 управляет собственной изменчивостью, контролируя собственную эволюцию, и может служить ключом к эволюции всего генома человека (см. «**Горячая точка рекомбинации**» и **Рекомбинация**).

*Впервые были обнаружены в 1980 г. совершенно случайно при сравнении генов миоглобина человека и тюленя английскими учёными из Университета Лестера Алеком Джеффри (Alec Jeffreys) и Вики Уилсон (Vicky Wilson).

На самом деле учёные ещё не уверены в том, что обнаруженные различия между геномами, принадлежащими представителям разных этнических групп, являются истинными, а не отражением индивидуальных вариаций. В то же время такая гипервариабельная ДНК послужила английскому исследователю из Университета Лестера сэру Алеку Джеффрису (Sir Alec Jeffryes) основой для разработки в 1984 г. метода «генной дактилоскопии» (или «ДНК-дактилоскопии»), широко использующегося в настоящее время в криминалистике*.

***Ещё до полного секвенирования генома человека с появлением метода *полимеразной цепной реакции* (ПЦР) ДНК-диагностика использовалась для раскрытия преступлений на сексуальной почве (метод «генетических отпечатков пальцев»), но в постгеномную эру превратилась в самый надёжный способ доказательства преступных действий. Достаточно одного волоска или перхотинки преступника, оставленных на месте преступления, чтобы с помощью метода ПЦР и специально подобранных праймеров многократно умножить маркёрные участки ДНК с последующим их анализом, вплоть до прямого секвенирования. Сравнение полученных результатов с анализом ДНК подозреваемых даёт однозначный ответ о причастности к преступлению или отсутствию таковой.

МИНОРНЫЕ КОМПОНЕНТЫ. Под этим термином подразумевают метаболические продукты, которые могут образовываться из трансгенных белков под действием нормальных ферментов и оказывать негативное влияние на организм человека (см. **Трансгенные организмы**).

МИНУС-ЦЕПЬ ДНК. Термин, обозначающий одноцепочечную ДНК, комплементарную геному ретровируса, который представлен плюс-цепью РНК ((+)-цепь РНК).

МИОДИСТРОФИЯ. От греч. myo (mys) – *мышца*, dis – частица отрицания, обозначающая нарушение или утрату чего-либо и trophe – *питание.* Мышечная дистрофия (слабость) различного генеза.

МИОДИСТРОФИЯ БЕККЕРА*. Мышечная дистрофия, обусловленная мутациями в гене белка *дистрофина*, не нарушающими рамку считывания. Клинически проявляется позже и в менее тяжёлой форме, чем миодистрофия Дюшенна (см. **Миодистрофия Дюшенна** и **Варьирующая экспрессивность**).

*Впервые заболевание описал в 1955 г. немецкий невропатолог и генетик Петер Эмиль Беккер (Peter Emil Becker, 1908–2000).

МИОДИСТРОФИЯ ДЮШЕННА* (Duchenne's disease). Летальное рецессивное Х-сцепленное заболевание, клинически проявляющееся прогрессирующей деградацией мышц и, соответственно, мышечной слабостью (вплоть до прекращения функций диафрагмы). Миодистрофия вызывается мутациями в гене белка *дистрофина*, приводящими к сдвигу рамки считывания или к появлению стоп-кодона. Заболевание также может быть связано с делециями в гене белка дистрофина (см. **Дистрофин** и **Миодистрофия Беккера**, а также **Табес** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**).

*Впервые заболевание описал в 1849 г. французский невропатолог Гийом Дюшенн (Guillaume Benjamin Amand Duchenne, 1806–1875).

МИОТОНИЯ. От греч. myo (mys) – *мышца* и tonos – *напряжение*, *натяжение* (англ. stretching, tension). Заболевание, проявляющееся затруднением расслабления скелетных мышц после сильного сокращения.

МИОТОНИЯ КОНГЕНИТАЛЬНАЯ. От греч. myo – *мышца*, tonos – *напряжение*, *натяжение* и англ. congenital – *врождённый*. Наследственная миотония, проявляющаяся тоническим спазмом мышц, возникающим при попытке произвольного движения. Другое название – *болезнь Томсена*.

МИОТОНИЧЕСКАЯ ДИСТРОФИЯ. От греч. myo – *мышца*, tonos – *напряжение*, *натяжение*. Заболевание, обусловленное наличием в 3′-нетранслируемом (некодирующем) районе (3′-UTR) гена, кодирующего протеинкиназу, и локализованного в 19-й хромосоме, тринуклеотидного мотива (триплета) CTG, повторённого сотни и даже тысячи (до 3 000) раз. Такое увеличение числа триплетных повторов негативно влияет на процессинг пре-мРНК и блокирует трансляцию соответствующего белка (см. **Миотония**, **Динамические мутации** и **Экспансия тринуклеотидных повторов**). Синонимы: *атрофическая миотония, дистрофия Россолимо – Куршмана – Штейнерта – Баттена**.

*Заболевание впервые описал в 1901 г. знаменитый русский невропатолог Григорий Иванович Россолимо (1860–1928), а в 1909 г. немецкие врачи Ганс Куршман и Ганс Штейннерт, а также английский педиатр Фридерик Баттен независимо друг от друга подробно охарактеризовали клиническую картину болезни.

МИСМЭТЧИ. От англ. mismatch – *ошибка спаривания*, где miss – *промах*, *осечка* и match – *ровня*, *пара*. Ошибки спаривания (локальные нарушения), возникающие во время репликации, в результате которых вместо комплементарной пары нуклеотидов (A–T или C–G) в дочернюю цепь включаются несоответствующие нуклеотиды. Другими словами, *мисмэтчи* – это некомплементарные пары оснований в двунитевой ДНК (см. также **Система мисмэтч-репарации**).

МИССЕНС-МУТАЦИИ. От англ. miss – *промах*, *осечка* и лат. (sens)us – *смысл*. Точковые мутации, вызывающие изменение смысла кодона и, следовательно, приводящие к замене в белке одной аминокислоты на другую. Другими словами, мутации, приводящие к альтернативному прочтению одного из кодонов*. Классический пример миссенс-мутации – замена A на T в 6-м кодоне ß-глобинового гена при серповидноклеточной анемии, в результате которой заряженная глютаминовая кислота замещается на нейтральный валин. Точковые мутации могут также менять число сайтов рестрикции (см. также **Динамические мутации** и **Нонсенс-мутации**). Синоним – *несинонимичные мутации*.

*Вырожденный характер кода приводит к тому, что не всякая мутация в кодоне приводит к замене аминокислоты (см. **Мутации молчащие**).

Кроме того, не всякая замена аминокислоты отражается на функциональной активности белка.

МИССЕНС-СУПРЕССОР. От англ. miss – *промах*, *осечка* и лат. suppressus – *подавление*. Ген тРНК, несущий мутацию, переключающую тРНК на узнавание кодона с миссенс-мутацией. В результате мутантная тРНК супрессирует эффект миссенс-мутации, и в белке, кодируемом мутантным геном, восстанавливается нормальная последовательность аминокислот.

МИТОХОНДРИАЛЬНЫЙ ГЕНОМ ЧЕЛОВЕКА*. Представлен кольцевой «хромосомой» (хромосомой М или мтДНК). В каждой митохондрии находится от 2 до 10 копий мтДНК, каждая из которых длиной 16569 пар нуклеотидов и включает 13 генов, не имеющих интронов (см. **Митохондрии** в разделе **«Клеточная биология»**).

*Передаётся потомкам только по материнской линии (см. также **Сперматозоиды** в разделе **«Эмбриология и гистология»**). ДНК митохондрий не подвержена рекомбинации и наследуется как единый блок (гаплотип). Это свойство мтДНК позволило реконструировать генеалогию митохондриальных последовательностей у человека и придти к заключению, что всё современное человечество имеет минимальное число предков по женской линии (скорее всего, одну *прапраматерь*, жившую 143 тыс. лет назад). Отсюда следует, что гены первозданнее расовой принадлежности, и каждый из нас является генетическим носителем истории всего человечества. В то же время нас не могут не удивлять и поражать библейские представления о ветхозаветной прародительнице человечества Еве (или Лилит?). Как творцы Библии могли догадаться или знать об истинных путях происхождения человечества?

МИШЕР ИОГАН ФРИДРИХ (1844–1895). Швейцарский врач и химик, работая в Тюбингенском университете (Германия), которым руководил тогда немецкий физиолог и химик Феликс Гоппе-Зайлер (1825–1895), выделил в 1868 г*. из ядер гнойных клеток человека не растворяющееся в пепсине и содержащее в большом количестве фосфор вещество, которое он назвал *нуклеином* (от лат. nucleus (nux) – *ядро*, *косточка плода*). Позднее (1874 г.) Мишер выделил нуклеин из сперматозоидов (молок) лосося, изучил его элементарный состав и установил, что нуклеин имеет кислотные свойства (см. также **Протамины** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**). Ученик Мишера Рихард Альтман (1852–1900) в 1889 г. переименовал нуклеин в *нуклеиновую кислоту*. Позднее немецкий биохимик Альбрехт Коссель (1853–1927, Нобелевская премия 1910 г.) обнаружил в нуклеиновых кислотах кольцевые соединения пиримидины, которые он назвал *тимином* и *цитозином* и пурины, названные *аденином* и *гуанином* (см. также **Нуклеиновые кислоты**).

*Публикация вышла только в 1871 г.

МОБИЛЬНЫЕ ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ЭЛЕМЕНТЫ (МГЭ). От лат. mobilis – *подвижный*. Последовательности ДНК, способные к перемещению внутри генома. У млекопитающих выделяют 4 типа МГЭ: 1. Длинные рассеянные элементы. 2. Короткие рассеянные элементы. 3. Ретропозоны. 4. Транспозоны (см. соответствующие статьи). Результат активности МГЭ хорошо изучен на примере геномов риса и кукурузы, которые сходны по первичной последовательности, в то время как сами растения сильно различаются. Культурные растения произошли от диких видов. Различия связаны с геномными перестройками. Прослежен процесс доместикации риса. Оказалось, что он связан с тем, что те же самые гены располагаются в разных местах генома и их перемещения обусловлены мобильными генетическими элементами, которые могут захватывать гены и перемещать их по геному, что отражается на фенотипических различиях. Таким образом, эволюция геномов связана с МГЭ. Синонимы: *подвижные генетические элементы*, *мобильные диспергированные гены*.

МОБИЛЬНЫЕ ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ЭЛЕМЕНТЫ ПРОКАРИОТ (МГЭП). Последовательности ДНК, способные к перемещениям по геному путём реализации механизма «вырезания-вставки». Существует три типа МГЭП: 1. *IS*-элементы (аббревиатура от англ. insertion sequences – *вставочные последовательности*). 2. Транспозоны. 3. Некоторые бактериофаги, например, умеренный бактериофаг *Ми* у E. coli. МГЭП минимально содержат гены, необходимые для мобилизации и инсерции элемента в новый участок хромосомы, например, ген *транспозазы* (см. **Транспозоны**, **Транспозаза** и **Плазмиды**).

МОДИФИКАЦИЯ ДНК (РНК). От позднелат. modificatio – *видоизменение*. Любые изменение структуры нуклеотидов, вносимые после синтеза полинуклеотидной цепи.

МОДИФИКАЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ (модификации). От позднелат. modificatio – *видоизменение* < modus – *мера*, *размер*, *способ* и facio (facies) – *наружность*, *внешность*, *форма*. Отсюда следует, что *модификация* – это видоизменение, преобразование формы, появление новых свойств, а в биологии – *ненаследственные изменения* фенотипа, зависящие от условий окружающей среды. *Модификациями называют фенотипические различия, у генотипически одинаковых организмов, обусловленные внешними факторами*. Главная особенность модификационной изменчивости, отличающая её от мутационной изменчивости, – это вполне определённая направленность и ненаследуемость*.

*Классический хрестоматийный пример ненаследуемости. За 4 000 лет (примерно 160 поколений) существования в культуре евреев обряда обрезания (*циркумцизии*), он не привёл к появлению у еврейских мальчиков укороченной крайней плоти.

МОДУЛОНЫ. От лат. modulus – *мерка*, *мера*. Название, даваемое генам вторичного метаболизма, локализованным в бактериальной хромосоме или плазмиде и расположенным в виде кластеров. Экспрессия этих генов зависит от концентрации питательных веществ, индукторов, продуктов метаболизма и металлов, определяющих в совокупности скорость роста микроорганизмов.

МОЗАИЦИЗМ. От фр. mosaique < итал. mosaico – *пёстрая смесь разнородных частей* (образовано от лат. musivum – «*посвящённое музам*»). 1. Нарушения распределения хромосом в ходе митоза, происходящие в раннем эмбриогенезе и приводящие к образованию соматических клеток с изменённым хромосомным набором. В результате возникает *организм-мозаик*. Сглаженные формы синдрома Дауна обусловлены мозаицизмом диплоидного и триплоидного наборов по 21-*й* хромосоме в клетках больного человека.

2. Мозаицизм может быть также обусловлен *эффектом положения гена*, в результате чего наблюдается неоднородный фенотипический эффект, обусловленный подавлением экспрессии гена под влиянием близости гетерохроматина.

МОЗАИЧНЫЙ ФЕНОТИП. От фр. mosaique < итал. mosaico – *пёстрая смесь разнородных частей*. Фенотип, формирующийся в соматических клетках в результате мутаций, происходящих в ходе развития организма. Синоним – *мозаицизм фенотипа*.

МОЛЧАЩИЕ ГЕННЫЕ САЙТЫ. Точки в кодирующем регионе гена, мутации в которых не затрагивают последовательности аминокислот в белке (не вызывают изменения продукта) (см. **Мутации молчащие**).

МОНОАЛЛЕЛЬНАЯ ЭКСПРЕССИЯ. От греч. monos – *один* и «аллель». Экспрессия только отцовского или материнского аллеля в участках генома, подверженных импринтингу (см. **Импринтинг генов (половой)**).

МОНОГЕННЫЕ БОЛЕЗНИ. От греч. monos – *один* и «ген». Болезни, возникающие в результате утраты функции одного гена. Описано 3,5 тыс. моногенных заболеваний, при этом не менее 1 % жителей Земли живут с дефектами в каком-либо одном гене. В связи с этим существует настоятельная необходимость в проведении широкомасштабной пренатальной диагностики и, возможно, даже пренатальной терапии, по крайней мере, некоторых генетических дефектов у плода, что снизит частоту рождения детей с генетическими заболеваниями.

После того, как в 1997 г. химик-патолог Денис Ло (Dennis Lo) из Оксфордского университета обнаружил в плазме крови беременных женщин следы ДНК, принадлежащей плоду, появилась возможность воссоздания и анализа генома плода путём взятия проб крови у матери. Такой подход полностью исключает какое-либо инвазивное вмешательство в организм с риском для матери и плода, обычным для метода амниоцентеза или взятия биоптата плаценты. Эта возможность была реализована в 2011 г. группой генетиков из Стэнфордского университета под руководством Стивена Куэйка (Stephen Quake), которые реконструировали фетальный геном только на основе анализа крови матери.

МОНОГИБРИДНОЕ СКРЕЩИВАНИЕ. От греч. monos – *один* и hybridos – *помесь*. Скрещивание, при котором анализируется проявление у потомства одного признака.

МОНОСОМИЯ. От греч. monos – *один* и soma – *тело*. Утеря одной хромосомы в той или иной паре диплоидного набора хромосом. Такие организмы называются *моносомиками* или *гиподиплоидами*.

МОНОЦИСТРОННЫЕ мРНК. От греч. monos – *один* и цистрон. мРНК, кодирующие одну полипептидную цепь (один белок).

МОРГАНИДА. Единица рекомбинации, или другими словами, единица измерения положения генов на хромосомах. Выражается в процентах перекрёста (частотой кроссинговера), отражающих относительное расстояние между двумя генными локусами (генами) на хромосоме. Частота перекрёста в 1 % называется *единицей Моргана** (в англоязычной литературе обозначается как m.u.), а у нас – *морганидой*. Повсеместно используется также термин «сантиморган» (см. **Сантиморган**).

*Название предложил в 1919 г. английский генетик и биохимик Джон Бёрдон Сандерсон Холдейн (J.B.S. Haldane, 1892–1964) в честь американского генетика Томаса Ханта (Гента) Моргана (T.H. Morgan, 1866–1945), который в 1933 г. вместе со своими учениками Альфредом Генри Стёртевантом (A.H. Sturtevant, 1891–1970) и Кельвином (Кальвином) Бриджесом (C.B. Bridges, 1889–1938) получили Нобелевскую премию за теорию линейного расположения генов в хромосоме.

МУЗЕОМИКА. От слов «музей» и «геномика». Новое направление в геномике, призванное исследовать геномы вымерших животных, останки которых сохранились как музейные экспонаты. Первым животным, митохондриальный геном которого расшифровали в 2008 г. был *тилацин* – сумчатый тасманийский волк, исчезнувший с лица Земли в 30-е годы XX века.

МУЛЬТИКОПИЙНЫЕ ПЛАЗМИДЫ. От лат. multum – *много* и copia – *множество*. Плазмиды, превышающие числом бактериальные «хромосомы».

МУЛЬТИПЛЕКСНЫЙ. От лат. multiplex – *сложный*, *составной*, *многообразный* (см. **Дуплекс**, **Триплекс**).

МУТАБИЛЬНОСТЬ. От лат. muto – *менять*, *переменять* и англ. ability – *способность*. Способность организма (популяции) к мутированию. Уровень мутабильности подвергается спонтанным

изменениям, как в сторону взлёта, так и падения частоты возникновения мутаций. Зависит от активности генов мутаторов (см. **Гены мутаторы**). При увеличении мутабильности повсеместность появления однотипных мутаций в изолированных популяциях, обеспечивающих выживание, является результатом действия отбора.

МУТАГЕНЫ. От лат. mutatio – *перемена*, *изменение* (muto – *менять*, *переменять*) и греч. genan – *порождать*. Физические и химические факторы внешней среды, вызывающие изменения в ДНК (увеличивающие частоту возникновения мутаций). Из физических факторов мутагенным действием обладают гамма, рентгеновские и ультрафиолетовые лучи. Все организмы на Земле в той или иной степени подвергаются воздействию космических лучей и радиоактивных элементов земной коры. Использование радиоактивных изотопов и рентгеновских лучей в процессе производственной, научной или иной деятельности человека, а также медицинские исследования увеличивают мутагенную нагрузку на отдельных людей. Несомненную угрозу представляют радиоактивные отходы атомных реакторов. Обладают мутагенным действием и многие химические соединения, к тому же некоторым из них присущи и канцерогенные свойства.

МУТАГЕНЕЗ. От лат. muto – *менять*, *переменять* и греч. genesis – *рождение*. Процесс, приводящий к появлению мутаций (процесс, создающий разнообразие генов*). Заслуга в открытии делимости гена под влиянием рентгеновских лучей принадлежит ученику и оппоненту главного «хромосомиста» начала XX века Т.Х. Моргана, неуживчивому американцу Герману Джо Мюллеру (Мёллер)** (Hermann Joe Muller, 1890–1967), которому удалось в 1926 г. получить серию мутаций у дрозофил, проявившихся морфологическими уродствами в следующем поколении.

*Биологический мир стремится к разнообразию; оно источник его преобразований, причём преобразований *непредсказуемых*, в связи с чем, будущее всегда неясно, неопределённо и потому непредсказуемо.

**В 1946 г. за работу по индуцированному (искусственному) мутагенезу Мюллер получил Нобелевскую премию. Следует отметить, что Мюллер учился у Николая Константиновича Кольцова (1933–1937 гг.).

МУТАГЕНЕЗ ИНСЕРЦИОННЫЙ. От лат. insertio – *вставка*, *постановка*. Мутагенез, обусловленный способностью ретровирусов к включению своей ДНК в различные сайты генома клеток хозяина, в результате чего изменяется характер экспрессии генов. Классическим примером *инсерционного мутагенеза* является активация транскрипции (провирусное включение) протоонкогена *c-myc* в клетках В-лимфом у кур, индуцированных вирусом лейкоза птиц (ALV). Описаны также случаи провирусного включения, не связанные с трансформацией. Примером может быть встраивание в ген, определяющий светлую рецессивную окраску шерсти у мышей линии DBA/2J, определённого локуса эндогенного вируса лейкоза мышей (MuLV). Редкие мыши, ревертировавшие к нормальному фенотипу, утрачивают локус эндогенного провируса (см. **Эндогенные вирусы** в разделе **«Микробиология и вирусология»**).

МУТАГЕННОЕ ДЕЙСТВИЕ ВИРУСОВ. Некоторые патогенные вирусы человека обладают выраженным мутагенным и тератогенным (чаще эмбриопатическим) действием. К ним относятся: вирус коревой краснухи (его тератогенное воздействие впервые установил в 1941 г. австралийский окулист Грег), вирус эпидемического паротита (в просторечии «свинки»), вирус кори и некоторые другие вирусы. В культуре клеток человека эти вирусы вызывают хромосомные аберрации. Вирус цитомегалии может вызывать *фетопатии* (см. **Тератология** в разделе **«Анатомия, физиологияи и патология человека и животных»**).

МУТАТОР. От англ. mutator – *способствующий изменению* < лат. mutatus – *изменение*, *смена*. Термин, применяемый для обозначения мутации или мутантного гена, повышающего частоту мутаций (см. также **Гены-мутаторы**).

МУТАЦИИ*. От лат. muto – *менять*, *переменять*, mutatio** – *изменение*, *перемена*. Случайные*** (спонтанные, непредвиденные) или обусловленные факторами среды (индуцированные) изменения наследственных свойств организма – результат ошибок или «осечек», неизбежных при спаривании оснований в процессе репликации. Другими словами, мутации – это внезапные, *стойкие* изменения, *скачкообразно* возникающие отклонения во внешнем облике потомков, появление у них нового, не свойственного родителям признака. Мутации служат источником новой генетической информации, поскольку в той или иной степени затрагивают геном, детерминируя генетические различия между клетками или особями (индивидуумами). Следствием мутаций является возникновение организмов-*мутантов*, появляющихся независимо от среды, пригодной для их адаптации. Большинство мутантов менее жизнеспособны, чем дикий тип, и отсеиваются в процессе отбора. Биологическая роль мутаций заключается в том, что они являются источником наследственной изменчивости организмов. Именно мутационный процесс приводит к разнообразию генов и создаёт условия для естественного отбора (соревнования генов). Поэтому, то, что сегодня оказалось отклонением, завтра может быть востребовано отбором и закрепится в популяции. Различают *генеративные мутации* – мутации в половых клетках, передающиеся по наследству и *соматические мутации* – мутации в клетках тела, которые потомкам не передаются. По характеру

изменений в ДНК различают *генные*, *геномные* и *хромосомные* мутации. *Генные мутации* затрагивают последовательность нуклеотидов в гене (см. следующие статьи). При *геномных мутациях* в клетках происходит изменение числа хромосом. При этом может происходить кратное увеличение (полиплоидия) или уменьшение числа хромосом, потеря одной или нескольких пар хромосом, или потеря (добавление) одной хромосомы (например, трисомия по 21-й хромосоме при синдроме Дауна). При *хромосомных мутациях* происходит потеря сегмента (участка) хромосомы (или его удвоение), перенос сегмента на другую хромосому, переворачивание (инверсия) сегмента хромосомы или слияние двух хромосом. Поэтому при хромосомных мутациях различают *численные* и *структурные* изменения кариотипа. Первые также называются *геномными мутациями*, а вторые – *хромосомными аберрациями*, или перестройками. Основная доля мутаций связана с изменениями структуры отдельных генов или других (не генных) сегментов ДНК, возникающими в результате ошибок**** при репликации. Эти изменения могут касаться одной нуклеотидной пары (потеря пары, вставка пары, замена одного нуклеотида в паре на другой – *точковые мутации*), или более протяженных участков. Мутации могут проявляться фенотипически или быть «молчащими» (нейтральными), т.е. не оказывать видимого влияния на организм.

Аллельная природа генов, их полиморфизм, в своей основе имеют мутационный механизм. Следует также отметить, что разные гены мутируют с различной частотой. Синоним – *сальтация* (от англ. saltation – *скачок*, *прыжок*), сальтант (saltant) – *мутант* (термин применяется для культур бактерий и грибов).

*Чарльз Дарвин называл такие изменения *спортами* (от англ. sport – *побег*, резко отличающийся от остальных побегов данного растения). Рождением термина *мутация* мы обязаны голландскому ботанику и генетику Хуго де Фризу (1848–1935), который, изучая растение энотеру (*Oenothera Lamarckiana*, или «вечерняя примула»), наблюдал экземпляры, резко отличающиеся от остальных по какому-либо признаку. В 1901 г. эти внезапные наследственные перемены он и назвал *мутациями*, а изменённые растения *мутантами* (в первом томе своей книги «Мутационная теория»). Поэтому первоначально под мутациями понимали исключительно изменения внешнего вида растений. В микробиологии термин «мутации» впервые применил в 1912 г. М. Бейеринк для обозначения происхождения «дочерних» узелков на поверхности бактериальных колоний.

**Само слово mutatio зародилось ещё в древнеримской империи во времена императора Августа (63–14 гг. до н.э.), когда связь между городами осуществлялась пешими и конными гонцами. В городах, селениях и на перекрёстках крупных дорог существовали постоялые дворы (станции), которые назывались «*mansio posita in …*» – буквально: *пристанище в такой-то точке пути*. Между этими станциями имелись промежуточные остановки, где меняли лошадей – mutatio – *смена*, *перемена*.

***В процессах мутирования вариабельных областей генов иммуноглобулинов явно присутствуют элементы *неслучайности*! (см. также **Соматическое гипермутирование**).

****Природа генных мутаций обусловлена самим процессом копирования ДНК, в котором, несмотря на очень точный комплементарный, полуконсервативный механизм репликации, возможны ошибки. *Для интереса, попробуйте без единой ошибки переписать раз двадцать текст, состоящий из 200–300 знаков!*

МУТАЦИИ ГЕНЕРАТИВНЫЕ. Редкие мутации*, возникающие в результате ошибок копирования при репликации ДНК в половых клетках (гаметах) и передающиеся потомкам.

*Анализ геномов членов семей показал, что скорость возникновения новых мутаций в половых клетках у человека равна примерно 10^{-8} на пару оснований в поколении (см. **Геном человека** и **Снипы**).

МУТАЦИИ «ГОРЯЧАЯ ТОЧКА». Мутации, ассоциированные с определённым заболеванием и обнаруживающиеся всегда в одном и том же сайте у разных индивидуумов («горячей точкой» называют пару оснований в ДНК, в которой изменения возникают значительно чаще, чем в других местах). Такие мутации отличаются от *мутаций-основателя* тем, что у разных индивидуумов, носителей мутации, последовательности, фланкирующие мутацию (как, впрочем, и другие части генома), могут различаться и носители такой мутации не являются родственниками. Например, с мутацией «горячая точка» ассоциирована форма карликовости, называемая *ахондроплазией*, при которой изменяется 1 138 пара оснований в гене, локализованном на коротком плече (*p*) хромосомы 4 и кодирующем рецептор фактора роста фибробластов 3 (*FGFR3*).

МУТАЦИИ ЗАМЕНЫ ОДНОГО НУКЛЕОТИДА. Иначе, *точковые мутации*, приводящие к замене одного нуклеотида на другой (см. **Точковые мутации**, **Транзиция**, **Трансверсия**, **Миссенс-мутации** и **Нонсенс-мутации**). Точковые мутации могут менять также число сайтов рестрикции*. Природа защищается от мутаций, при которых один нуклеотид замещается на другой, избыточностью генетического кода (его *вырожденностью*), поскольку одна и та же аминокислота может кодироваться несколькими кодонами. Например, аланин кодируется четырьмя различными триплетами (GCU, GCC, GCA и GCG), а аргинин, лейцин и серин кодируются шестью кодонами каждый. Экспериментальный подход, основанный на замене одного нуклеотида, позволил расшиф-

ровать генетический код полностью уже к 1965 г. Отсюда стало ясно, что «грамматические ошибки» в генах могут приводить к очень серьёзным последствиям.

*Например при серповидноклеточной анемии точковая мутация в β-глобиновом гене нарушает сайт узнавания эндонуклеазы рестрикции MstII (GGACT↓CC → GGACACC), что позволяет идентифицировать носителей дефекта по более длинным рестрикционным фрагментам.

МУТАЦИИ ДОМИНАНТНО-НЕГАТИВНЫЕ. Мутации, приводящие к появлению мутантного продукта, подавляющего (или редуцирующего) активность продукта, кодируемого аллелем дикого типа. Такие мутации характерны для генов, обычно кодирующих гомомультимерные белки, которые становятся неполноценными, если в их состав входит хотя бы одна мутантная субъединица.

МУТАЦИИ ИНДУЦИРОВАННЫЕ. От лат. inductio – *наведение*, *введение*, *ввод*. Мутации, возникающие под действием мутагенного фактора.

МУТАЦИИ КОНСТИТУТИВНЫЕ. От лат. constitutus – *устроенный*. Буквально: основополагающие мутации. Мутации, нарушающие регуляцию экспрессии генов таким образом, что они начинают транскрибироваться постоянно (бесконтрольно).

МУТАЦИИ-LEAKY. От англ. leaky – *имеющий течь*. Мутации, обеспечивающие сохранение остаточного уровня экспрессии (остаточных функций нормального гена). При этих мутациях изменение состава аминокислот в белке не полностью устраняет его активность. При этом считается, что мутация как бы «подтекает».

МУТАЦИИ МОЛЧАЩИЕ. Мутации, не изменяющие кодируемого мутировавшим геном продукта (см. **Синонимичные мутации**).

МУТАЦИИ НЕИНДУЦИРУЕМЫЕ. Мутации, которые не могут быть специально индуцированы (см. также **Неиндуцируемый мутант**).

МУТАЦИИ НЕЙТРАЛЬНЫЕ. Мутации, при которых замена аминокислоты не отражается на функциональной активности белка (не изменяются свойства мутантного белка). Другими словами, мутации, обычно не имеющие фенотипического проявления и не дающие носителям селективных преимуществ.

МУТАЦИИ ПРЯМЫЕ. Мутации, способные инактивировать ген дикого типа.

МУТАЦИИ ОБРАТНЫЕ*. Мутации, которые восстанавливают дикий фенотип, снимая действие мутации, инактивировавшей ген (см. **Супрессия**). Другими словами, мутации, восстанавливающие исходную нуклеотидную последовательность в гене. Синоним – *реверсии* (реверсивные мутации) (см. **Реверсия мутации**).

*Впервые были обнаружены Н.В. Тимофеевым-Ресовским и Г. Мёллером. Обратные мутации подтвердили правильность представлений об аллельном состоянии генов без каких-либо переходных градаций (ген может находиться лишь в одном аллельном состоянии).

МУТАЦИИ ОСЛАБЛЯЮЩИЕ. Мутации в области промоторов генов, в результате которых способность к транскрипции, контролируемого промотором гена ослабляется или совсем утрачивается (см. также **Мутации усиливающие**). Следует подчеркнуть, что эффективность транскрипции генов широко варьирует сама по себе, т.е она регулируется в широких пределах.

МУТАЦИИ-ОСНОВАТЕЛЯ. Наследственные мутации, «щадящие» своих носителей и обнаруживающиеся у потомков в ряду поколений всегда в одном и том же сайте, т.е передающиеся со своим окружением (сегментом ДНК), называемым *гаплотипом*, одинаковым у всех носителей. Обусловлено это тем, что носители мутации имеют одного общего предка, у которого возникла мутация и который поэтому называется *основателем*. У индивида-основателя гаплотипом служит вся хромосома, в которой возникла мутация. Поскольку область ДНК, окружающая мутацию, в поколениях потомков укорачивается в результате процесса рекомбинации (кроссинговера), по размерам гаплотипа можно оценить время возникновения мутации и проследить пути её географического распространения в субпопуляциях иногда на протяжении тысяч лет. С мутациями-основателя связаны наследственная *глухота* (мутация в гене *GJB2*), генетическая аберрация, влияющая на чувство горького вкуса (чувствительность к *фенилтиокарбамиду*, ФТК)*, наследственный *гемохроматоз*, *муковисцидоз* и *серповидноклеточная анемия*. Обычно такие мутации по определённым биологическим причинам не элиминируются из популяции, а *сохраняются*, и в этом заключается их уникальность (см. также **Гены чувствительности к фенилтиокарбамиду (ФТК)** и **Муковисцидоз** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**).

*75 % жителей Земли находят ФТК очень горьким веществом, а остальные 25 % так не считают, поскольку почти все они несут в гене, кодирующем рецептор к ФТК, изменения, доставшиеся им от одного предка-основателя, где бы сейчас не жили носители этого гена.

МУТАЦИИ ПЕТИТ. От фр. petite – *малый*, *мелкий*. Мутации у дрожжей, не позволяющие им использовать несбраживаемые субстраты, например, глицерин. Приводят к отсутствию в клетках дыхательных ферментов – цитохромов *a* и *b*, а также некоторых дегидрогеназ, в результате чего мутанты, растущие на плотной среде, содержащей сбраживаемый сахар, образуют колонии меньшего размера, чем нормальные клетки (штаммы дикого типа). Установлено, что такие мутанты способны утилизировать соединения

углерода только с помощью процесса брожения (т.е анаэробным путём).

*Обнаружены Эфрусси (B. Ephrussi) и Слонимским в 1953 г.

МУТАЦИИ ПОЛЯРНЫЕ. Нонсенс мутации, обнаруживающие полярный эффект. К таким мутациям относятся нонсенс мутации, возникающие в разных частях оперона, и, соответственно, затрагивающие функционирование тех или иных генов, входящих в состав этого оперона.

МУТАЦИИ ПРИОБРЕТЕНИЯ ФУНКЦИИ (gain of function). Мутации, в результате которых ген или его продукт осуществляют то, что не делает нормальная аллель гена. Обычно такие мутации затрагивают регуляторные области гена, в результате чего ген может экспрессироваться не в тех клетках или не на той стадии развития в эмбриогенезе. Мутации приобретения функции часто относятся к *мутациям усиления функции*.

МУТАЦИИ В САЙТАХ ПРОЦЕССИНГА РНК. Мутации, приводящие к аномальному сплайсингу РНК. С такими мутациями, например, связана ß-талассемия.

*Название этому классу мутантов было дано Эфрусси (B. Ephrussi, 1953).

МУТАЦИИ СДВИГА «РАМКИ СЧИТЫВАНИЯ» КОДОНОВ («структурной рамки»). Выпадение (потеря) или дополнительное включение (вставка) одного или нескольких нуклеотидов, не кратное трём. Мутации сдвига рамки считывания зачастую превращают в «мусор» весь текст, лежащий дальше мутации (down stream – *ниже по течению*), или, напротив, приводит к появлению нового *гена в гене*. Считается, что у человека более 35 % генов считываются со сдвигом «рамки считывания». Синоним (англ.) – *frameshift*.

МУТАЦИИ СОМАТИЧЕСКИЕ. От греч. soma – *тело*. Мутации, возникающие в любой клетке тела многоклеточного организма (незародышевой). Не передаются по наследству*. Соматические мутации возникают постоянно, особенно в тканях с высоким уровнем заместительной пролиферативной активности клеток (чаще в эпителиальных тканях). Почти все опухолевые процессы ассоциированы с соматическими мутациями в онкогенах, генах супрессорах-опухолей или генах, отвечающих за репарацию ДНК, локализованных в клетках сомы.

*Исключение, по-видимому, составляют вариабельные участки иммуноглобулиновых генов (см. **Обратная связь сомы и зародышевой линии** и **Соматическое гипермутирование**).

МУТАЦИИ СПОНТАННЫЕ. От лат. spontaneus – *самопроизвольный*. Мутации, возникающие в нормальных условиях самопроизвольно, без видимой причины. Имеют ненаправленный (случайный) характер. Их частоты у организмов всех видов обычно очень малы (от 10^{-10} до 10^{-4} на один ген).

МУТАЦИИ СУПРЕССОРНЫЕ. От англ. suppressor – *подавитель* < suppress – *сдерживать*, *подавлять*. Мутации, восстанавливающие признак дикого типа, но не являющиеся истинными обратными мутациями.

МУТАЦИЯ ТОЧКОВАЯ (точечная). Замена одного основания в последовательности ДНК, приводящая к изменению одной пары оснований. Другими, словами, изменение последовательности, затрагивающее только одну пару оснований. Например, замена основания **C** на любое из трёх других оснований **A**, **G** и **T** (см. также **Мутации замены одного нуклеотида**, **Транзиция** и **Трансверсия**). Синоним – *трансгенация**.

*Термин был введён ещё К. Бриджесом (C.B. Bridges, 1923).

МУТАЦИИ УСИЛИВАЮЩИЕ. Мутации, приводящие к увеличению частоты инициации транскрипции с мутировавшего промотора. Происходят значительно реже, чем мутации ослабляющие (см. также **Мутации ослабляющие**).

МУТАЦИИ ХРОМОСОМНЫЕ. Принято считать, что *это* видимые структурные изменения хромосом, проявляющиеся в утрате, добавлении или перестановке участков хромосом, в отличие от генных мутаций, происходящих внутри одного гена. На самом деле трудно провести чёткое разделение между этими типами мутаций, поскольку генные мутации могут быть результатом *микроделеций*, т.е представлять собой незначительные хромосомные мутации. Видимые хромосомные повреждения называются также *хромосомными аберрациями*. Аберрации подразделяются на «нестабильные» (первичные) и «стабильные» (вторичные). Нестабильность обусловлена утратой аберрантной хромосомы, вследствие её неспособности прикрепляться к нитям веретена при делении клетки. Напротив, стабильные аберрации сохраняются в делящихся клетках в течение длительного времени (см. также **Хромосомные перестройки** в разделе **«Клеточная биология»**).

МУТИРУЮЩИЕ САЙТЫ. Участки ДНК (хромосомы), в которых происходят мутации. Каждый мутирующий сайт может существовать в нескольких альтернативных вариантах.

НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ. Свойство организма сохранять и передавать признаки от родителя потомку (наследственность – это «то, что сохраняет»). Или, по-другому, наследственность – это *изменяемая* и одновременно *сохраняемая* генетическая программа, обеспечивающая передачу признаков в поколениях. Наследственность предполагает, что генетический материал (ДНК) может передаваться от поколения к поколению в неизменном виде. Вся система экспрессии генов, выраженная через систему кодирования, организована таким образом, чтобы стабилизировать фенотип, ослабляя действие мутационного процесса (чтобы защитить организм от последствий, зачастую,

разрушительных мутаций). Известный нам генетический код устроен так, что обеспечивает особую надёжность всей системы белкового синтеза (см. **Вырожденность кода**). Существует выражение «*Порода сильнее пастбища*», означающее, что наследственность сильнее окружающей среды.

НАСЛЕДУЕМОСТЬ. Фенотипическая изменчивость в популяции, обусловленная генетической изменчивостью. Оценивается с помощью *коэффициента наследуемости*, т.е долей генотипической дисперсии признака в общей его дисперсии. Для определения *коэффициента наследуемости* дисперсию раскладывают на компоненты, зависящие от генотипа и от среды.

НЕИНДУЦИРУЕМЫЙ МУТАНТ. Случай, когда повреждённый ген в мутировавшем организме не может быть экспрессирован.

НЕПОЛНОЕ ДОМИНИРОВАНИЕ. Смешение признаков, при котором гетерозигота занимает промежуточное положение между доминантной и рецессивной гомозиготами. При этом организмы поколения (F_2) не дают классического менделевского расщепления признаков 3:1. У человека по типу неполного доминирования наследуется гиперхолестеринемия. При неполном доминировании число фенотипических классов у потомства равняется числу генотипов, т.е 3^n, где n – число пар гетерозиготных генов.

НЕПОСТОЯНСТВО ГЕНОМА. Термин, отражающий процесс постоянного естественного изменения генома (отсутствия статического состояния). Особенно это правомерно в отношении человеческого генома, изменяющегося в каждом новом поколении*.

*Первым осознал непостоянство генома Халдан (J.B.C. Haldane), предположивший ещё в 1949 г., что изменчивость генов человека может быть результатом селективной адаптации к паразитам (прежде всего к гельминтам, у которых скорость мутирования соответствует таковой организма-хозяина).

НИК (*мн. ч.* **НИКИ).** От англ. nick – *делать метку, зарубку, насечку.* Однонитевой разрыв в ДНК. Например, *внесение ника* с помощью фермента *никазы* (см. **Никазы** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

НИК-ТРАНСЛЯЦИЯ. Способ введения радиоактивной метки (меченых нуклеотидов) в ДНК в системе *in vitro* при смещении одноцепочечного разрыва. В нём используется способность ДНК-полимеразы I из *E. coli* продолжать полимеризацию возникшего при разрыве одной цепи ДНК 3′-ОН конца (однонитевой разрыв – «ник») с последовательной деградацией этой цепи в направлении 5′→3′.

НИРЕНБЕРГ МАРШАЛЛ. Американский молекулярный биолог (род. в 1928 г.), всю жизнь проработавший в системе национальных институтов здоровья (NIH) США. В 1960-х гг. вместе с Робертом Холли и Харом Гобинтом Кораной расшифровал структуру генетического трёхбуквенного кода (предсказанного Георгием Гамовым), используя дрожжевую бесклеточную систему синтеза белков. К 1966 г. они установили состав и последовательность всех 64 триплетов (кодонов), а в 1968 г. получили за свою работу Нобелевскую премию. Джеймс Уотсон назвал работу Ниренберга расшифровкой «Розеттского камня жизни».

НОКАУТИРОВАНИЕ (нокаут). От англ. knockout – буквально: *выбивание*. Не очень корректный термин, обозначающий генно-инженерную процедуру, в результате которой аллели целевого гена оказываются «вышибленными» («вырубленными»), т.е не функционирующими.

НОКДАУН. От англ. knockdown – *сокрушительный* (удар). Обратимое подавление экспрессии целевого гена.

НОНСЕНС-МУТАЦИИ*. От англ. nonsense – *бессмыслица* < лат. non – *не* и (sens)us – *смысл*. В буквальном смысле «бессмысленные мутации». Точковые мутации, вызывающие появление *стоп-кодона* (сигнала терминации трансляции), что приводит к укорочению полипептида. Например, причиной ß°-талассемии является мутация в 39 кодоне ß-глобинового гена, приводящая к образованию стоп-кодона (см. **Анти-терминирующие мутации**).

*Название таких мутаций обусловлено тем, что образующиеся в результате мутирования кодоны не кодируют ни одну из аминокислот.

НОРМА РЕАКЦИИ. Способность организма отвечать на действие факторов среды определёнными модификациями. *Норма реакции* всегда генетически обусловлена и может быть очень узкой или, напротив, широкой, а от внешней среды зависит, какой вариант в пределах этой *нормы реакции* реализуется. Например, внешняя среда никак не влияет на группы крови у человека, но масса тела и рост – признаки, зависимые в определённой степени от качества питания и образа жизни индивида.

НОРМОКОПИЯ. Организм с нормальным фенотипом при мутантном генотипе (см. **Фенокопия**).

НУКЛЕИНОВЫЕ КИСЛОТЫ (НК). Высокомолекулярные органические соединения (биополимеры), образованные путём полимеризации нуклеотидов. В зависимости от состава углеводов делятся на дезоксирибонуклеиновые кислоты (ДНК*, DNA) и рибонуклеиновые кислоты (РНК, RNA). Первичная структура НК определяется последовательностью нуклеотидов. Главные функции НК в клетках – хранение, передача и реализация генетической информации. В клетках находятся главным образом в комплексах с белками. ДНК локализована в ядре в виде хроматина, а также в виде кольцевых молекул в митохондриях (см. также **Мишер Иоганн Фридрих**).

*Первоначально ДНК носила название *тимонуклеиновая кислота* (см. Эрвина Шредингера «Что такое жизнь с точки зрения физика?», 1944 г.).

НУЛЕВАЯ АЛЛЕЛЬ. Вариант гена, неспособный вследствие мутации кодировать функционально активный белок (см. также **Нуль-мутация**). Синоним – *молчащая аллель*.

НУЛЛИСОМИК. От лат. nullus – *никакой*, *ничто* (итал. nulla) и греч. soma – *тело*. Организм, в клетках которого отсутствует одна пара гомологичных хромосом, характерных для нормального кариотипа. Организмы нуллисомики обычно нежизнеспособны.

НУЛЛИСОМИЯ. От лат. nullus – *никакой*, *ничто* и греч. soma – *тело*. Геномная мутация, характеризующаяся полным отсутствием в кариотипе клетки пары хромосом (потеря обоих гомологов пары хромосом).

НУЛЛИСОМНАЯ ГАМЕТА. От лат. nullus – *никакой*, *ничто* и греч. soma – *тело*. В гаплоидном наборе нуллисомной гаметы отсутствует одна из хромосом. В *дисомной гамете*, напротив, какая-либо хромосома представлена двумя гомологами.

НУЛЬ-МУТАЦИЯ. От нем. null < лат. nullus – *ничто*, *никакой*. Мутация, полностью выключающая ген. Другими словами, мутация, элиминирующая функцию гена (см. также **Нулевая аллель**).

«ОБРАТНАЯ ГЕНЕТИКА». Выражение, использующееся для обозначения метода вычисления ДНК-последовательности по последовательности аминокислот в белке – «обратная трансляция», на основании генетического кода.

ОБРАТНАЯ ТРАНСКРИПЦИЯ*. Синтез ДНК на матрице РНК при участии фермента *обратной транскриптазы* (ревертазы) (РНК-зависимый синтез ДНК, катализируемый ревертазой) (см. **Ревертаза** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**). Открытие процесса обратной транскрипции показало, что возможно движение генетической информации от РНК к ДНК, или, точнее, в петле ДНК→РНК→ДНК. *Обратная транскрипция – универсальный механизм эволюционных преобразований геномов высших позвоночных и млекопитающих, в том числе и человека, структура генома которого – результат повсеместного вмешательства обратного транскрибирования различных последовательностей в виде кДНК и её последующих транспозиций* (см. **Псевдогены**, **Ретротранспозоны** и **Транспозоны**).

*Первоначально обратная транскрипция была открыта как важнейший элемент репликации ретровирусов (см. **Ревертаза**).

«ОКО РЕПЛИКАЦИИ». Образный термин, использующийся для обозначения реплицирующегося участка ДНК, находящегося внутри протяжённой области нереплицированной молекулы ДНК.

ОЛИГОНУКЛЕОТИДЫ. От греч. oligos – *немногий*. Короткие молекулы ДНК, содержащие в цепочке от нескольких единиц до нескольких десятков нуклеотидов.

ОНКОГЕНЫ. От греч. oncos – *вздутие*, *опухоль* и «гены». Гены, ассоциированные с развитием опухолей (*трансформирующие гены*). По происхождению их подразделяют на *вирусные* (v-onc) и *клеточные* (c-onc) онкогены. Вирусные онкогены (более 20) обнаружены в составе трансформирующих онкогенных *ретровирусов* (v-onc+), а также выделены из опухолей многих видов животных и птиц. У вирусных онкогенов отсутствуют интроны. В нормальных клетках содержатся дикие (нормальные) гомологи онкогенов, включённые в механизмы регуляции пролиферации клеток и называемые *протоонкогенами*. Эти протоонкогены представляют собой высококонсервативные клеточные гены, обнаруженные у многих эукариот* и имеющие в своём большинстве сегментированную экзон-интронную структуру (исключение составляет только онкоген *c-mos* мыши, не содержащий интронов). Протоонкогены исходно были обнаружены по гомологии с вирусными трансформирующими онкогенами. Продукты онкогенов – *онкобелки*, участвующие, главным образом, в процессах внутриклеточной передачи митогенных сигналов (см. также **Протоонкогены**). Все онкогены можно подразделить на несколько функциональных классов: 1. Онкогены, кодирующие белки, гомологичные факторам роста (лигандам рецепторов): *hst, int*-2**, *wnt*-1 и *sis* (c-sis). Последний кодирует гомолог *субъединицы B* фактора роста из тромбоцитов (PDGF).

2. Онкогены, кодирующие рецепторы факторов роста: *erb*B (кодирует внутренний домен эпидермального фактора роста, т.е усечённый рецептор), *ros* (гомолог инсулинового рецептора), *fms*, *neu*, *kit*, *mas*, *trk, trk*B.

3. Семейство близких по первичной структуре онкогенов *ras*, кодирующих G-белки (GTP-связывающие белки). Белки Ras ($p21^{Ras}$) локализуются на внутренней стороне клеточной мембраны и активируются, связываясь с GTP. Клеточные онкогены гомологичны онкогенам вирусов рабдомиосаркомы мыши Кирстена (Ki-*ras*) и Харви (Ha-*ras*). Сюда же относятся онкогены N-*ras* из клеток нейробластомы и EJ-*ras* из карциномы мочевого пузыря человека. При мутировании протоонкогенов *ras*, кодируемыми ими белки Ras постоянно находятся в состоянии активной конформации, что и приводит к клеточной трансформации.

4. Онкогены, кодирующие протеинкиназы: *raf*, *src*, *abl*, *mos*, *met*, *fps*, *yes* (см. **Протеинкиназы**). Продукт протоонкогена *raf* – белок Raf является серин/треониновой протеинкиназой MAP-киназного каскада (нижерасположенным звеном – *downstream*) вслед за G-белком Ras. При передаче митогенного сигнала от рецептора активированный белок Ras ($p21^{Ras}$-GTP) связывается с белком Raf и тем самым активирует его. Активированный белок Raf фосфорилирует белки МЕК (МАРКК или МКК – митогенактивируемые киназы киназ, а те, в свою очередь, активируют MAP-киназы из группы ERKs) (см. **MAP-киназы**). После гидролиза GTP Ras от-

соединяется от Raf и эта протеинкиназа инактивируется. Если рецептор фактора роста активен – цикл повторяется. При мутировании Ras приобретает конститутивную активность и постоянно активирует Raf. В свою очередь при мутировании гена *raf* протеинкиназа Raf также приобретает конститутивную активность и становится независимой от белка Ras. Продукт протоонкогена *src* – тирозиновая протеинкиназа также расположена в плазматической мембране и участвует в передаче митогенного сигнала.

5. Онкогены, кодирующие ДНК-связывающиеся белки хроматина (транскрипционные факторы): *jun*, *fos*, *myc*, *N-myc*, *myb*, *fra*-1, *egr*-1, *rel*.

6. Онкогены, кодирующие ядерные рецепторы липофильных сигнальных веществ (стероидных гормонов, ретиноевой кислоты и тироксина): *erb*A, *NGF*-1-B (см. **Рецепторы, активируемые пероксисомным пролифератором (PPARs)** в разделе **«Клеточная биология»**).

*Присутствуют в геномах всех позвоночных животных, а некоторые протоонкогены найдены и в геномах беспозвоночных, например, у дрозофилы (*src* и *alb* гомологи) и у дрожжей (гомологи *ras* и *c-has/bas*). Протоонкогены участвуют в процессах регуляции пролиферации и дифференцировки соматических клеток, а многие экспрессируются и в эмбриональных тканях.

**Клеточные гены, расположенные в местах преимущественной интеграции (integration) вируса опухоли молочных желёз мышей (MMTV), откуда они и получили своё обозначение *int-1*, *-2*, *-3*.

ОПЕРАТОР*. От лат. operator – *деятель* < operare – *действовать*. Участок ДНК, способный взаимодействовать со специфическим белком-репрессором (репрессорный участок), регулируя тем самым активность соседнего оперона. Другими словами, сайт в опероне, с которого начинается инициация транскрипции. Перед *оператором* находится *промотор*, с которым связывается РНК-полимераза, а перед промотором – ген-регулятор. С оператором взаимодействуют репрессорные белки, блокирующие движение РНК-полимеразы в направлении структурных генов. Синоним – *ген-оператор*.

*Первоначальная формулировка была дана французскими учёными Франсуа Жакобом (1920–2013) и Жаком Моно (1910–1976) (Jacob F., Monod J., 1961), которые руководствовались соображениями о том, что оператор контролирует лишь ответ оперона на внешний индуктор. При этом должен существовать особый сайт, названный *промотором*, который контролирует уровень выражения оперона (см. **Промотор**).

ОПЕРОН. От лат. operare – *действовать*, *заниматься*, *трудиться*. В общем смысле, оперон – генетическая единица транскрипции и регуляции у бактерий, обычно состоящая из нескольких смежных структурных генов, находящихся под контролем оператора и репрессора. Другими словами, оперон – функциональная генетическая единица, управляющая транскрипцией (синтезом мРНК) и представляющая собой участок ДНК, контролируемый отдельным промотором. Оперон состоит из *гена-оператора* (регуляторного гена), контролирующих элементов (генов-регуляторов, локуса-оператора и локуса-усилителя), узнаваемых продуктами регуляторного гена и двух или более структурных генов с близкими метаболическими функциями, расположенных последовательно в одной бактериальной «хромосоме». Ген-регулятор может быть расположен в другом месте генома, не граничащем с другими генами оперона. Он кодирует белок-репрессор, который подавляет активность оперона. Концепция оперона была предложена в 1960 г. Франсуа Жакобом с коллегами на основе данных, полученных в экспериментах с умеренным бактериофагом лямбда (фаг λ)*.

*Согласно концепции оперона Жакоба и Моно, исследовавших генетические механизмы регуляции синтеза протеинов, *оперон* – это группа последовательно расположенных генов, определяющих синтез функционально связанных белков (обычно ферментов), последовательно принимающих участие в синтезе определённого метаболита (см. **Оператор**). За открытие *механизмов генетического контроля синтеза ферментов* Франсуа Жакоб и Жак Моно вместе с Андрэ Львовым (1902–1994) получили в 1965 г. Нобелевскую премию по физиологии и медицине.

ОПОРНАЯ STS-КАРТА ГЕНОМА ЧЕЛОВЕКА (STS-картирование). Реперная физическая карта генома человека была опубликована в 1995 г. и содержала 15 000 STS* маркёров, расстояние между которым в среднем составляло 200 тыс. пар нуклеотидов (200 кб) с указанием их точной хромосомной локализации. Карту использовали как основу для составления *контигов* фрагментов из BAC и PAC-клонов (см. **Контиги** и **Векторы BAC и PAC**). При наличии у двух клонов одного и того же STS-маркёра их объединяют в один контиг.

*STS. От англ. sequence tagget site – *маркёрная последовательность* («сиквенсный ярлык»). Уникальные последовательности генома человека, длиной 100–200 пар нуклеотидов, легко определяемые с помощью метода полимеразной цепной реакции (ПЦР). Как STS-маркёры могут использоваться микросателлитные маркёры (см. **Микросателлиты**), а также маркёры экспрессируемых последовательностей (ESTs), если они соответствуют уникальным генам (см. соответствующую статью).

ОПТОГЕНЕТИКА. От греч. (opt)ike – *световой*, *зрительный* и «генетика». Новая область исследований в нейробиологии с использованием специальных генов, кодирующих фоточувствительные белки, которые трансдуцируют в нейроны мозга лабораторных животных и с помощью

световых импульсов «включают» или «выключают» клетки-мишени. Методика позволяет наблюдать за активностью мозга, прослеживать работу нейронных сетей и управлять ими.

ОРИДЖИН. От англ. origin – *начало*, *источник*. Исходная точка начала репликации (зона* старта) кольцевых хромосом бактерий, связанная с клеточной мембраной специальными белками. Представляет собой высококонсервативный участок родительской молекулы ДНК, на который садятся белки инициации репликации, формирующие комплекс, состоящий минимум из 6 белков: DnaA, DnaB, DnaC, HU, SSB и гиразы (топоизомеразы)**. Ориджин включает в себя небольшие участки, содержащие так называемые ДНК-боксы***, имеющие специфические мотивы последовательностей и состоящие преимущественно из 9 пар нуклеотидов (например, TTATCCACA), которые перемежаются фрагментами из 12–13 пар нуклеотидов. Эти мотивы характеризуются высоким содержанием АТ пар и могут быть расположены как в прямом, так и в инвертированном порядке. Так у *Bacilus subtilis* на ориджине располагаются 15 ДНК-боксов. Между ДНК-боксами могут располагаться отдельные гены, продукты которых в основном вовлечены в процессы репликации ДНК. У эукариот гомологами ориджинов репликации служат последовательности, получившие название автономно реплицирующиеся последовательности (ARS – *autonomously replicating sequences*)****. Синоним (часто встречающееся обозначение) – *OriC*.

*Греческое слово zona – *пояс*.

**При инициации репликации сначала с 9-членной последовательностью связывается мономер DnaA, а затем ещё 20–40 мономеров образуют структуру, которую опоясывает ДНК ориджина, и цепи ДНК расходятся в области трёх 13-членных последовательностей. Затем к этому комплексу присоединяются DnaB (геликаза) и DnaC и образуется агрегат диаметром 12 нм, формирующий репликативную вилку.

***ДНК-боксы не найдены у микоплазм (например, у *Mycoplasma genitalium*).

****Открыты в 1980 г. Р. Дейвисом и Дж. Карбоном.

ОРОФАЦИОДИГИТАЛЬНЫЙ СИНДРОМ. От лат. os (oris) – *рот*, facies – *наружность*, *форма* и digitus – *палец*. Доминантное, сцепленное с Х-хромосомой заболевание, для которого характерен ряд внешних физических уродств – расщепление челюсти и языка, а также синдактилия. Иногда заболевание проявляется и явной умственной отсталостью. В гемизиготном состоянии ген орофациодигитального синдрома летален, поэтому мальчики, носители гена не выживают.

ОРТОЛОГИ. От греч. orthos – *прямой* и logos – *слово*. 1. Гены другого организма, соответствующие генам данного организма. Другими словами, *ортологи* – гомологичные (одинаковые) гены (и белки) у разных видов (*гомологи*, имеющие одну и ту же функцию у различных видов). Ортологи обнаруживаются у разных видов позвоночных и даже классов организмов. Так, например, в дрожжевых клетках 35 белков участвуют в сортировке вакуолярных белков. В геноме человека обнаружены 34 гена, кодирующих гомологи этих белков, и девять из них кодируют ортологи. Интересно отметить, что у мышей отсутствуют ортологи некоторых человеческих генов (см. также **Парологи**). 2. Термин применяется также к белкам из разных организмов, имеющих соответствие (гомологию) в аминокислотных последовательностях.

ОСНОВНОЙ АППАРАТ ТРАНСКРИПЦИИ. Комплекс транскрипционных факторов, связывающийся с промотором, ещё до посадки на него РНК-полимеразы.

ОТСТАЮЩАЯ ЦЕПЬ. (Англ. lagging* strand, где lag – *отставание*, *запаздывание* и strand – *стренга*, *нить*, *цепь*). Цепь ДНК, идущая в направлении 3′→5′ (в обратном направлении) и поэтому синтезирующаяся прерывисто** в виде коротких фрагментов 5′→3′, ковалентно соединяющихся позднее в непрерывную цепь полинуклеотидов. Синтез отстающей цепи требует повторной инициации затравок (праймеров) (см. также **Лидирующая цепь** и **Фрагменты Оказаки**).

*Lagging – *сдвиг фаз* (lagging current – *отстающий по фазе*).

**Связано это с тем, что ДНК-полимеразы присоединяют нуклеотиды только к свободному 3′-концу.

ОХРА-МУТАЦИЯ. От англ. ochre – *охра*. Мутация, приводящая к появлению терминирующего UAA-триплета (*охра*-кодона) в сайте, первоначально занятом другим триплетом (см. **Бессмысленный кодон** и **Нонсенс-мутации**).

ОХРА-СУПРЕССОР. От англ. ochre – *охра* и лат. suppressus – *подавление*. Ген, кодирующий мутантную тРНК, способную узнавать терминирующий кодон UAA. В результате такой мутации трансляция может быть продолжена.

ПАЛИНДРОМЫ. От греч. palindromeo – *бегу назад*, где palin – *опять* и dromos – *бег*. Слова или фразы, читающиеся слева направо или справа налево одинаково*, например: «*Тише разум – муза решит*». В приложении к ДНКовым текстам *палиндромы* – это перевёртыши или обращённые повторы** – зеркальные последовательности двухцепочечной ДНК, читающиеся одинаково в одном направлении в антипараллельных комплементарных цепях (5′→3′).

Например, последовательность:

← 3′AGGTTACATGTAACCT5′

5′TCCAATGTACATTGGA3′ →

Палиндромы образуют также инвертированные повторы, прилежащие друг к другу в одной цепи (см. **Инвертированные повторы**). Обращён-

ные повторы рассеяны по всему геному и среди них встречаются как повторяющиеся, так и неповторяющиеся последовательности. Многие палиндромные повторы являются членами *Alu*-семейства. Короткие, симметричные палиндромные последовательности имеют, в частности, регуляторные участки некоторых генов, экспрессирующихся в ответ на действие липофильных гормонов и называемые *гормон-респонсивные элементы* (HREs – *hormone responsive elements*). Обычно они являются усилителями (энхансерами) транскрипции, с которыми связываются комплексы *ядерный рецепторный белок/лиганд* (гормон).

*М.Д. Франк-Каменецкому принадлежит подходящий к теме палиндром «*негнипапинген*».

**Из-за высокой скорости ренатурации эту фракцию ДНК иногда называют *«схлопнувшейся» ДНК*, или *ДНК, ренатурирующей в нулевой момент времени*.

ПАРАЛОГИ. От греч. para – *около* и logos – *слово*. Гены-гомологи, которые разошлись в ходе дивергенции и имеют отличные функции. Другими словами, гомологичные гены одного и того же организма (генома), эволюционирующие в разных направлениях.

ПАРАНЕМИЧЕСКИНЙ УЧАСТОК ДНК. От греч. para – *около* и nema – *нить*. Участок ДНК, на котором комплементарные цепи не образуют двойную спираль (см. **Плектонемический участок ДНК**).

ПАРАСЕКСУАЛЬНЫЙ ПРОЦЕСС. От греч. para – *около* и sex – *пол*. Процесс, при котором происходит: 1) слияние вегетативных клеток; 2) рекомбинация в вегетативных клетках; 3) перенос части генома в вегетативные клетки.

ПАТТЕРН. От англ. pattern – *образец*, *шаблон*, *структура*. В биологических контекстах термин *паттерн* обычно понимается как «подробная картина», перечень описания чего-либо. Например, *паттерны* экспрессии генов – буквально: полные образцы и стили активности генов.

ПЕДИГРИ. От англ. pedigree < старофранц. pie du grue – *нога журавля* (англ. foot of the crane). Родословная. Схема с условными изображениями предков и связей между ними. Используется в медицинской генетике для выявления характера наследования менделирующих признаков (см. **Генеалогия**).

ПЕНЕТРАНТНОСТЬ*. От лат. «penetro» – *проникаю, достигаю*. Особенность проявления гена в признаке (частота проявления гена). Другими словами, количественный показатель фенотипического проявления гена. Большинство генов проявляются в признаке у всех носителей соответствующего генотипа. Такие гены Н.В. Тимофеев – Ресовский назвал *полностью пенетрантными*. Некоторые гены проявляются не у всех обладателей – *не полностью пенетрантные* гены (*неполная пенетрантность*) (см. **Гены-модификаторы**, **Варьирующая экспрессивность** и **Полидактилия**). В общем смысле под пенетрантностью понимают долю особей, у которых признак выражен**. На пенетрантность гена влияют другие гены, пол, возраст и средовые причины. Под пенетрантностью также понимается частота проявления мутантного признака при наличии мутантного гена***. Синонимы: *частота или вероятность проявления гена*.

*Термин был предложен в 1926 г. Николаем Владимировичем Тимофеевым – Ресовским (1900–1981) совместно с немецким невропатологом и нейроанатомом Оскаром Фогтом (Oskar Vogt, 1870–1959) – директором Института исследований мозга Общества им. Кайзера Вильгельма в Берлине, консультировавшем врачей, лечивших в последние годы жизни В.И. Ленина, а затем исследовавшем его мозг.

**Измеряется отношением числа особей, у которых ген проявился в фенотипическом признаке, к общему числу особей, несущих этот ген (в случае рецессивных генов у гомозигот и доминантных генов – у гетерозигот) и выражается в процентах.

***При неполной пенетрантности болезнь развивается не у всех *облигатных* носителей мутантного аллеля гена, что затрудняет анализ родословных в семьях с доминантными болезнями.

ПЕРВИЧНЫЙ ТРАНСКРИПТ. Первоначально синтезированная РНК, соответствующая транскрипционной единице (РНК, не прошедшая процесс созревания и модификации) (см. **Транскрипция**). Первичный транскрипт значительно длиннее зрелой мРНК. Синоним – пре-мРНК.

ПЕТИТ-ШТАММЫ. От фр. petite – *малый, мелкий*. Мутанты дрожжевых клеток с нарушенной функцией митохондрий (см. **Мутации петит**).

ПИ-РНК. Короткие некодирующие РНК, подавляющие активность транспозонов. Активность их проявляется в ядре клетки. Установлено, что если клетку лишить пи-РНК, то последовательности ДНК, кодирующие транспозоны, становятся доступнее для соответствующих РНК-полимераз. Открытие пи-РНК обнаружило новый механизм регуляции активности генов (см. также **РНК-интерференция**).

ПЛАЗМИДЫ*. От греч. plasma – *вылепленное* и eidos – *сходство*. Небольшие кольцевые внехромосомные (экстрахромосомные, внегеномные)** молекулы ДНК, способные к автономной репликации. Эти дополнительные детерминанты наследственности, обнаружены у бактерий, отдельных видов высших животных и растений, у дрожжей и водорослей, а также в митохондриях эукариотических клеток. Наиболее характерная особенность бактериальных плазмид заключается в том, что они способны к бесконечно долгому поддержанию и воспроизведению в автономной, независимой от остального генетического материала форме. Некоторые бактериальные плазмиды могут включаться в геном клетки или снова выходить из него. Разли-

чают *трансмиссивные* (способные переходить из клетки в клетку) и *нетрансмиссивные* плазмиды. У бактерий различные плазмиды обеспечивают метаболические и вирулентные свойства, а также устойчивость к антибиотикам. Типичные и наиболее хорошо изученные плазмиды – это фактор F*** (и его варианты F′), факторы лекарственной резистентности (иначе, факторы R), а также факторы *бактериоциногении*, факторы, контролирующие синтез *энтеротоксина* (Ent) и определяющие гемолитическую активность (Hly).

*Термин «плазмида» был введён в 1952 г. американским генетиком Джошуа Ледербергом (J. Lederberg, p. 1925), получившим Нобелевскую премию в 1958 г. В 50–60-е гг. XX в. плазмиды называли *эписомами* (см. **Эписомы**).

**Дополнительные по отношению к геному бактериальной клетки генетические структуры. Их потеря не отражается на процессах жизнедеятельности клетки.

***Одна из первых открытых плазмид, получившая обозначение от первой буквы лат. fertilis – *оплодотворяющий*. Содержит гены-tra, необходимые для переноса ДНК из бактерии-донора в бактерию-реципиент (transfer-genes), гены, необходимые для репликации и сайты встраивания в бактериальную хромосому, так называемые инсерционные последовательности (IS-элементы – два IS3, один IS2 и один элемент γδ). Встраивается в различные участки бактериальной хромосомы за счёт кроссинговера между гомологичными последовательностями IS-элементов.

ПЛАЗМИДЫ АГРОПИНОВЫЕ. Плазмиды, присутствующие в бактериях *Agrobacterium tumefaciens* и несущие гены синтеза *опинов агропиновой* группы (см. **Опин** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

ПЛАЗМИДЫ F. От лат. fertilis – *плодовитый*. Плазмиды, поддерживающие конъюгацию. Могут быть интегрированными в бактериальную «хромосому», или существовать в свободном состоянии в клетке. Синоним – *половые эписомы*.

ПЛАЗМИДЫ НОПАЛИНОВЫЕ. Разновидность плазмид Ti, присутствующие в бактериях *Agrobacterium tumefaciens* (см. **Плазмиды Ti**). Содержат гены для синтеза нопалина – одного из опинов. Вызывают у цветковых растений опухоли, представляющие собой разновидности корончатых галлов.

ПЛАЗМИДЫ ОКТОПИНОВЫЕ. Плазмиды, присутствующие в бактериях *Agrobacterium tumefaciens*, которые обеспечивают синтез опинов *октопинового* типа. Вызывают образование наростов (опухолей) у цветковых растений (см. **Галлы корончатые** в разделе «**Ботаника**»).

ПЛАЗМИДЫ RI. Плазмиды, обнаруженные у бактерий *Agrobacterium tumefaciens*, несущие гены, вызывающие у растений развитие заболеваний, похожих на корончатые галлы.

ПЛАЗМИДЫ TI*. Плазмиды, обнаруженные у бактерий *Agrobacterium tumefaciens* и несущие гены, индуцирующие образование корончатых галлов у растений (см. **Галлы корончатые** в разделе **«Ботаника»**). Разновидностью плазмиды Ti являются *нопалиновые* плазмиды, содержащие гены, обеспечивающие синтез *нопалина*. Необычная способность *Agrobacterium* заражать растения своими кольцевыми Ti-плазмидами, была обнаружена совершенно случайно. Эти бактериальные плазмиды, попав в клетку растения, встраивают себя в её геном. Отсюда бактерии *Agrobacterium* являются уже готовыми природными векторами для переноса генов в чувствительные растения**. С помощью Ti-плазмид в 1983 г. впервые был получен генномодифицированный табак, а затем петуния и хлопок.

*Сокращения от лат. tumor – *вздутие*, *опухоль* и inductio – *выведение*, *представление*.

**К *Agrobacterium* устойчивы злаковые растения.

ПЛЕЙОТРОПИЯ* (плейотропность). От греч. pleios – *более многочисленный*, tropos – *поворот*, *направление*, *изменение* и -ia – *условия*. Буквально: *множественность эффектов*. 1. Термин для обозначения способности одного гена воздействовать на развитие сразу нескольких непосредственно не связанных между собой признаков. Другими словами, плейотропия – это зависимость развития нескольких признаков от одного гена. Плейотропны по своей природе и генетические дефекты (мутации)**. 2. Плейотропность – это разнообразные проявления наследственности, связанные с работой многих генов. Типичный пример, плейотропного заболевания, не связанного с конкретным геном, – астма. Синонимы: *политопия*, *полифения*.

*Термин впервые был предложен немецким генетиком Людвигом Плэйтом (L. Plate, 1910).

**Если ген, кодирующий фермент, катализирующий синтез гомосерина, мутирует, то прекращается также синтез треонина, изолейцина и метионина. Плейотропное действие гена проявляется и тогда, когда какой-либо продукт необходим в различных частях организма и отвечает за проявление разных признаков.

ПЛЕКТОНЕМИЧЕСКИЙ УЧАСТОК ДНК. От лат. plecto (plexi) – *плести*, *сплетать* и греч. nema – *нить*. Участок двухцепочечной молекулы ДНК, на котором цепи образуют двойную спираль (см. **Паранемический участок ДНК**).

ПЛОИДНОСТЬ. От греч. ploos – *кратность* и eidos – *вид*. Термин для обозначения кратности содержания в клетке ДНК. Обозначается буквой *n*. Различают гаплоидный (1*n*), диплоидный (2*n*), триплоидный (3*n*) набор и т.д.

ПОБОЧНЫЙ СИНТЕЗ ДНК. Синтез ДНК, происходящий вне синтетического периода (S-периода) клеточного цикла.

ПОДВИЖНЫЕ ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ЭЛЕМЕНТЫ. У человека выделяют 4 типа: 1. Длинные рассеянные (диспергированные) по всему геному элементы (5–8 тыс. пар оснований, 850 000 копий, 21 % генома). Содержат внутренний промотор для РНК-полимеразы II и две открытые рамки считывания для ревертазы и эндонуклеазы. 2. Короткие рассеянные элементы (100–300 пар оснований, 1,5 млн копий, 13 % генома). Имеют промотор для РНК-полимеразы III. Короткие элементы встречаются в основном в районах, обогащённых ГЦ-парами, а длинные – АТ-парами. 3. Ретротранспозоны (8 % генома). 4. Обычные транспозоны (3 % генома) (см. **Транспозоны**).

ПОЛИАДЕНИЛИРОВАНИЕ. Процесс присоединения к 3′-концу РНК полиадениловой последовательности вида …AATAAA…, включающей до 200 звеньев АМФ и происходящий обычно в конце транскрипции.

ПОЛИГЕНИЯ. От греч. poly – *много*, genan – *порождать* (ген) и -ia – *условия*. Присутствие в геноме неаллельных близкородственных генов со сходными функциями. К полигении приводит тандемная дупликация исходного предкового гена.

ПОЛИГЕННЫЙ КОНТРОЛЬ. Наследование признаков, зависящих от нескольких генов.

ПОЛИГИБРИДНОЕ СКРЕЩИВАНИЕ. От греч. poly – *много* и hybridos – *помесь.* Скрещивание, при котором анализируется несколько признаков. Оно может быть *дигибридным*, *тригибридным* и т.д.

ПОЛИГЛЮТАМИНОВЫЕ БОЛЕЗНИ. Группа генетически обусловленных нейродегенеративных заболеваний, при которых в различных генах увеличено число повторов триплетов*, кодирующих аминокислоту глютамин (см. **Атаксия церебральная** и **Хорея Хантингтона**). Белки, детерминируемые этими генами, приобретают способность слипаться (преципитировать) в конгломераты (кластеры или комочки) и накапливаться в клетках**, что, в конце концов, запускает процесс гибели клеток через *апоптоз* (см. **Апоптоз** в разделе **«Клеточная биология»**). Таким образом, у разных нейродегенеративных заболеваний может быть одна этиология – накопление в разных генах всё возрастающего числа повторов из триплетов, кодирующих глютамин.

*Такие синдромы получили название «болезней экспансии тринуклеотидных повторов», или феномена «ожидаемой репликации» и обусловлены «мутациями приобретения функции» (см. соответствующие статьи).

**Обнаружено, что нейроны головного мозга способны синтезировать специфический белок SUMO-1, усиливающий патогенные свойства мутантного белка *гентингтина*.

ПОЛИДАКТИЛИЯ. От греч. poly – *много* и daktylos – *палец.* Многопалость (когда у человека более пяти пальцев на разных руках и ногах). Наследуется по аутосомно-доминантному типу с *неполной пенетрантностью*, т.е. возможно появление в родословной «проскакивающего» поколения.

ПОЛИМЕРИЯ. От греч. polymeria – *многообразие*, где poly – *много* и meros – *часть*. Тип взаимодействия неаллельных генов, при котором гены действуют на один и тот же признак (свойство организма) одинаково. Другими словами, зависимость развития признака от нескольких независимых, но однозначных по действию генов.

ПОЛИНЫЙ. От греч. poly – *много* и isos – *равный* и генный. Например, *полиизогенные* участки ДНК ядрышковых организаторов хромосом, представляющие собой полицистроны – участки, содержащие много одинаковых генов.

ПОЛИМОРФИЗМ. От греч. polymorphos – *многообразный*, где poly – *много* и morphe – *форма*. В буквальном смысле, *многообразие*. 1. В общей биологии – многообразие форм особей в пределах одного вида организмов, резко различающихся по своему облику (без наличия переходных форм). Например, в пределах генетически однородной популяции могут быть особи разного строения (*акантозоиды*, *дактилозоиды* и *трофозоиды*), что характерно для гидроидных полипов. Полиморфизм может быть связан с чередованием поколений (полипы и медузы). У раздельнополых животных наличие особей разного облика, так называемый *половой диморфизм*. Полиморфизм, связанный с разделением функций в семье или колонии, характерный для общественных насекомых (муравьи, пчёлы).

2. В молекулярной генетике – генетический полиморфизм, в частности, полиморфизм генов аполипротеинов (APO), представленных семейством, состоящим из четырёх основных групп: A, B, C и E (APOE, читается как апо-эпсилон). Ген APOE, в свою очередь, выделяется своим полиморфизмом, и в человеческих популяциях представлен, в основном, версиями E2, E3 и E4. При этом белки, кодируемые разными версиями гена, отличаются друг от друга по способности отщеплять триглицериды от транспортных липопротеидов крови* (липопротеидов очень низкой и низкой плотности, иначе, «плохого холестерина»). 3. Полиморфизм группоспецифических антигенов эритроцитов систем ABO, Rhesus, Kell, Lewis и т.д., а также белков гаптоглобина, трансферрина. 4. Полиморфизм проявления в различных популяциях заболеваний. Например, известно, что на Самоа не встречается псориаз, а в северном Казахстане он проявляется почти у 12 % населения.

*Самый активный вариант из них – это APOE3, и гомозиготами по нему являются около 40 % европейцев – людей с наименьшим риском возникновения сердечно-сосудистых заболеваний.

ПОЛИМОРФИЗМ ГЕНЕТИЧЕСКИЙ. От греч. poly – *много* и morphe – *форма.* В общем смысле генетический полиморфизм – это существование в популяции двух и более аллелей данного локуса

(нескольких аллельных форм одного и того же гена). Другими словами, это различия в нормальных вариантах последовательностей пар нуклеотидов в ДНК. Принято считать, что локусы с частотой аллелей выше 1 % являются полиморфными. Как правило, полиморфизм характерен скорее не для генов, а для межгенных участков ДНК, а также для так называемой «избыточной ДНК», и потому прямого влияния на проявление тех или иных признаков, по-видимому, не оказывает. Полиморфизм, затрагивающий структурные гены, приводит к фенотипическому разнообразию в проявлении признаков, или к появлению тех или иных генетических заболеваний. Так, например, полиморфизм гена, кодирующего хемокиновые корецепторы CCR5, сказывается на течении СПИДа, вызванного ВИЧ-1 инфекцией. Выпадение небольших участков (32 пары нуклеотидов) в обеих копиях этого гена у некоторых счастливчиков приводит к невосприимчивости их к вирусу, поскольку на поверхности CD4-лимфоцитов отсутствуют нормальные корецепторы CCR5, с которыми связывается вирус.

Для генома человека характерен ярко выраженный полиморфизм, например, полиморфизм коротких тандемных повторов типа AAAT (последовательно расположенных, от англ. tandem – *расположение гуськом*, *цугом*), число которых варьирует у разных людей и у представителей различных популяций. Секвенирование генома человека выявило миллионы полиморфных участков ДНК. (Встречаются приблизительно 10^7 раз в диплоидном геноме). Их распределение в геноме людей отражает историю появления, обособления, развития, расселения и смешения человеческих популяций, а также влияние на этот процесс факторов естественного отбора. Для популяций, разошедшихся давно и не смешивавшихся на протяжении истории, полиморфизм выражен значительно сильнее, напротив, он становится перекрывающимся для популяций, возникших в результате недавних (исторически) миграций со смешанными браками.

ПОЛИМОРФИЗМ РЕСТРИКЦИОННЫХ ФРАГМЕНТОВ. Существование аллельных форм, обнаруживаемых по разной длине фрагментов, получаемых после обработки ДНК соответствующими рестриктазами. Позволяет выявлять количество и характер мутаций.

ПОЛИМОРФНЫЕ ПОПУЛЯЦИИ. 1. Популяции, в которых отдельные индивиды (особи) несут несколько (много) отличающихся друг от друга аллелей одного и того же гена. 2. Популяции, характеризующиеся хромосомным полиморфизмом (хромосомный полиморфизм диких популяций дрозофилы впервые был описан при изучении политенных хромосом).

ПОЛИМОРФИЗМ ЧИСЛА КОПИЙ ГЕНОВ. Генетические аберрации (вариации), обусловливающие присутствие в геноме разного числа копий нормальных генов. Сопряжены с серьёзными заболеваниями, такими как аутизм, шизофрения, болезнь Крона, и являются почти повсеместным явлением для человеческого генома. Предварительные оценки показывают, что в геноме каждого человека имеется до тысячи сайтов, вариабельных по числу копий генов (1 % генома).

Явление вариабельности числа копий генов было открыто в 1936 г. американским генетиком Колвином Бриджерсом (Calvin Bridgers), который обнаружил, что у мух с дупликацией гена *Bar* резко уменьшены размеры глаз.

ПОЛИПЛОИДИЗАЦИЯ. Процесс возникновения *полиплоидии*. Может быть спонтанным в результате слияние нередуцированных диплоидных гамет. Экспериментально *полиплоиды* могут быть получены с помощью митотических ядов, например, колхицина (см. **Колхицин** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

ПОЛИПЛОИДЫ. От греч. poly – *много*, ploos – *кратность* и eidos – *вид*. Организмы, клетки которых содержат больше, чем в два раза увеличенный гаплоидный набор хромосом (тройной или с ещё большим числом). Различают *аутополиплоиды* (организмы с одинаковыми наборами хромосом) и *аллополиплоиды* (организмы с различными наборами хромосом). Полиплоидия играет значительную роль в эволюции растений. Многие дикие и культурные растения относятся к полиплоидам (например, пшеница гексаплоидна – 2n = 42).

ПОЛИТОПИЯ*. От греч. poly – *много*, topos – *место* и -ia – *условия*, *состояние*. Влияние одного наследственного фактора (гена) на несколько или значительное число признаков. Синонимы: *полифения*, *плейотропия* (см. **Плейотропия**).

*Термин был предложен в 1931 г. Н.В. Тимофеевым – Рессовским.

ПОЛИЦИСТРОНЫ. От греч. poly – *много* и «цистрон» (см. **Цистрон**). Участки ДНК, содержащие множество генов (так называемые *умеренно повторяющиеся последовательности*).

ПОЛУСИБСЫ. От англ. sibs < (sibling – *дети одних родителей* (братья, сестры)). Дети, у которых только один общий родитель. Относятся к родственникам *второй степени родства*. Дети, имеющие одну общую мать, называются *единоутробными*, а общего отца – *единокровными*. В первом случае дети имеют большее генетическое сходство, так как, кроме половины общих генов, имеют и общую митохондриальную (цитоплазматическую) наследственность. Во втором случае цитоплазматическая наследственность достаётся от разных женщин (см. **Сибсы**).

ПОРОДА*. Устойчивая группа сельскохозяйственных животных одного вида, отличающаяся специфическими внешними, конституционными признаками и полезными качествами, передающимися по наследству. Существует выражение: «*Порода сильнее пастбища*», т.е. наследственность сильнее окружающей среды.

*Термин также применяется в лесном хозяйстве и плодоводстве (породы деревьев).

ПОРЯДОК ЗАЦЕПЛЕНИЯ. Англ. Lk. Величина, характеризующая спирализацию кольцевой (замкнутой) молекулы ДНК и выражающаяся значением $N/\gamma 0$, где N – число пар оснований в ДНК, а $\gamma 0$ – число пар оснований, приходящихся на один виток двойной спирали в линейной ДНК, находящейся в тех же условиях.

ПОТОК ГЕНОВ. Проникновение генов в популяцию путём вторжения* (миграции) в популяцию их носителей и заключения браков с коренным населением (в случае с животными – путём скрещивания с особями аборигенной популяции).

*Примером такого потока генов явилось для славянской Руси и Восточной Европы татаро-монгольское нашествие.

ПРАЙМАЗА (DNA-primase). От англ. primary – *первоначальный*, *первичный* и суффикса «аза», указывающего на то, что это фермент. Специальная РНК-полимераза, синтезирующая короткие РНКовые молекулы (праймеры), в процессе инициации репликации ДНК в клетке. У *E. coli* праймаза – это продукт гена *dna*G, представляющий собой одиночный полипептид массой 60 kDa. Праймаза DnaG ассоциируется с репликативным комплексом и синтезирует праймер длиной 11–12 оснований. Праймер начинается последовательностью pppAG, комплементарной триплету 3’-GTC-5’ матричной цепи.

Синоним – *ДНК-зависимая РНК-полимераза, синтезирующая праймер.*

ПРАЙМЕР (RNA-primer). От англ. primary – *первичный*, *первоначальный*. Короткая последовательность (обычно РНК), комплементарно взаимодействующая с одной из цепей ДНК и образующая свободный 3′–ОН конец, с которого ДНК-полимераза начинает синтез новой дезоксирибонуклеотидной цепи*. У *E. coli* праймер достраивается ДНК-полимеразой-III до фрагмента длиной 1 000–2 000 нуклеотидных звеньев, который называется *фрагментом Оказаки*. Следующий фрагмент, синтезирующийся на «отстающей цепи», начинается с нового праймера («повторная инициация» в отличие от разовой инициации лидирующей цепи) (см. **Отстающая цепь** и **Фрагменты Оказаки**). Синоним – РНК-*затравка*.

*Напротив, для инициации синтеза РНК праймер не требуется, а в качестве матрицы используется только одна так называемая «плюс-цепь» ДНК.

*Ревертаза также нуждается в праймере.

ПРАЙМОСОМА. От англ. primary – *первоначальный*, *первичный* и греч. soma – *тело.* Структура, возникающая в репликационной вилке при связывании праймазы с геликазой. Синтезирует РНКовый праймер (затравку), к 3′-концу которой ДНК-полимераза III начинает добавлять дезоксирибонуклеозидтрифосфаты.

ПРЕДСКАЗАТЕЛЬНАЯ ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИАГНОСТИКА. Диагностика многих, в том числе редких неизлечимых генетических заболеваний, проводимая с помощью различных современных методов, включая методы секвенирования ДНК, позволяющая предсказывать развитие у новорождённого определённого заболевания (диагностика, проводимая беременным жегщинам), или контролировать его течение с помощью соблюдения специальных стратегий жизни пациента.

ПРЕ-мРНК. От лат. prae – *перед.* Первичный продукт транскрипции, РНК из класса гетерогенных ядерных РНК (гяРНК), подлежащая созреванию (процессингу, сплайсингу и модификации), после которого она превращается в зрелую мРНК (иРНК) (см. **Гетерогенные ядерные РНК (гяРНК)**).

ПРЕСИНАПТИЧЕСКИЙ КОМПЛЕКС. От лат. prae – *перед* и греч. synapsis – *соединение*, *связь*. Комплекс белка RecA с однонитевой ДНК. Образуется на первом этапе реакций обмена нитей в процессе рекомбинации (см. **Рекомбинация гомологическая**).

ПРИЗНАКИ АЛЬТЕРНАТИВНЫЕ. От лат. alternativus – *могущий быть выбранным*. Фенотипические особенности, имеющие дискретную природу и допускающие одну из двух или нескольких возможностей. Например, признаки, по которым Мендель проводил скрещивание растений гороха – зелёные/жёлтые, или гладкие/морщинистые семена. У человека к таким признакам относится пол (мужской и женский), а также наличие или отсутствие резус фактора и т.д

ПРИЗНАКИ МУЛЬТИФАКТОРИАЛЬНЫЕ. От лат. multum – *много* и factor – *делающий*, *производящий*. Признаки, выраженность которых зависит от многих генов (полигенная система) и на проявление которых оказывают действие многие факторы среды.

ПРИЗНАКИ НЕПРЕРЫВНЫЕ. Признаки, наследственная основа которых представляет систему полигенов со слабым эффектом, распространение которых в популяции подчиняется нормальному закону распределения. К ним относятся такие признаки как рост, масса тела, артериальное давление, уровень интеллекта и т.п, которые можно выразить количественно. Синоним – *количественные признаки*.

ПРИЗНАКИ, СЦЕПЛЕННЫЕ С ПОЛОМ. Признаки, детерминируемые генами, находящимися в половых хромосомах (обычно в Х-хромосоме).

ПРОБАНД. От лат. probandus < probo – 1) *одобрять*, *судить* 2) *одобрение, доказательство.* В генетике человека *пробанд* – лицо, интересующее по тем или иным причинам генетиков, для которого составляют родословную. На родословном древе пробанда обозначают стрелкой (см. **Педигри**). Синоним – *пропозит* (см. **Пропозит**).

«ПРОГУЛКА ПО ХРОМОСОМЕ». Метод идентификации перекрывающихся фрагментов, включающий последовательное использование клонированных фрагментов в качестве гибридизационных зондов. Иначе, метод позиционного клонирования, при котором получают набор клонов, содержащих перекрывающиеся фрагменты, полностью охватывающие интересующий участок генома.

ПРОЕКТ «АНАТОМИЯ ГЕНОМА РАКА» (Cancer Genom Anatomy Project). Цель проекта – сбор полномасштабных данных по экспрессии и функционированию генов (прежде всего онкогенов и антионкогенов), ассоциированных со всеми известными формами рака.

ПРОЕКТ «ГЕНОМ ЧЕЛОВЕКА» (The Human Genome Project, HGP). Международный проект, запущенный в 1990 г., в результате реализации которого наука значительно продвинулась в понимании строения и функционирования генома человека как отдельного биологического вида, хотя следует признать, что расшифровка генома, завершённая в 2003 г.,* не уменьшила, а, напротив, увеличила число загадок и сделала поиск ещё более увлекательным. В настоящее время под понятием «геном человека» подразумевается комбинированный геном небольшого числа анонимных доноров**. Поэтому первоначальные данные, опубликованные в рамках проекта «Геном человека», не содержали точные последовательности геномов каждого человека***, но послужили основой для идентификации различий между индивидуумами (см. **Снипы**). Гаплоидный геном человека состоит из 3,2 млрд пар нуклеотидов (3 200 Мб (мегабазы) или 3,2 гига пар) и содержит меньше 30 тыс. генов. Отличительной особенностью генома человека является наличие в нём значительного объёма последовательностей, относящихся к эндогенным вирусам и их неактивным, и неспособным к перемещениям производным (см. **Эндогенные вирусы** в разделе **«Микробиология и вирусология»**). *Геном человека – это никогда не прекращающаяся летопись эволюционной истории вида Homo sapiens со всеми её перипетиями, достижениями и взлётами, провалами и поражениями*.

*Цель проекта – определение (секвенирование) нуклеотидной последовательности всего ядерного генома человека. Об окончании секвенирования геномной ДНК человека было объявлено 14 апреля 2003 г. Приоритет в расшифровке генома человека принадлежит двум научным коллективам – частной биотехнологической компании «Celera Genomics», которой руководил бывший сёрфингист и ветеран войны во Вьетнаме Крэйг Вентер (J. Craig Venter) и академическому международному консорциуму под руководством Френсиса Коллинза (Francis S. Collins). Кстати, Коллинз охарактеризовал окончание работ по секвенированию ДНК человека лишь «концом начала».

**Исходным материалом служили образцы крови, взятые у женщин, и спермы – у мужчин, причём большая часть ДНК в международном проекте получена от мужчины-донора из Баффало (США) (кодовое название RP11), библиотека ДНК которого оказалась наилучшего качества.

В рамках первого этапа проекта «Тысяча геномов» уже полностью расшифрованы более тысячи индивидуальных геномов человека, включая первые геномы Крейга Вентера (данные были опубликованы 4 сентября 2007 г.) и Джеймса Уотсона. Затем последовала расшифровка геномов двух корейцев и одного китайца – представителя самой многочисленной народности Хань, нескольких геномов западных африканцев – представителей народа йоруба* из двух семей в Ибадане (Нигерия), несколько геномов потомков европейцев из штата Юта. Расшифрованы также геномы больного лейкемией и швейцарского миллионера румынского происхождения Дана Стоическу (Dan Stoicescu). Наконец, стэнфордский профессор Стивен Квейк (Stephen R. Quake) сам расшифровал свой геном и объявил об этом в августе 2009 г. В 2010 г. был расшифрован геном человека, страдающего болезнью Шарко-Мари-Тута. В Лаборатории геномики национального исследовательского центра «Курчатовский институт» расшифровали геном *«русского человека»*. С 1990 г. по 2010 гг. стоимость расшифровки индивидуального генома уменьшилась в 50 тыс. раз и составила менее 6 тыс. долларов.

Пионер секвенирования генома человека Крейг Вентер (J. Craig Venter, США) объявил о создании летом 2014 г. компании «Human Longevity Inc.» (буквально: «долгожительство человека») в Сан-Диего (Калифорния), которая на основе скоростных методов секвенирования десятков тысяч геномов и современных клеточных технологий будет заниматься разработкой новых методов диагностики и терапии. Вентер обещает довести стоимость расшифровки индивидуального генома до 1 тыс. долларов (секвенирование его собственного генома в 2007 г. обошлась в 100 млн долларов!). Следует отметить, что в настоящее время секвенирование индивидуальных геномов пока ничего существенного не дало для клинической медицины (не считая отдельных успехов в онкологии, использующей генетические профили опухолей для прогностических целей).

****Народы Западной Африки, в том числе йоруба, наиболее сильно пострадали от работорговли.

Дополнение на конец 2013 года. С 2000 по 2013 гг. уже получены полные генетические последовательности 25 тыс. человек во всём мире, однако в открытом доступе находится лишь небольшая часть информации. Недавно был запущен проект «Персональный геном – Великобритания» («Personal Genome Project UK»), представляющий собой продолжение североамериканского проекта 2005 года, инициированного Джорджем Черчем

(George Church, Harvard Medical School). Данные, полученные в этом проекте, обещают сделать общедоступными, хотя этот шаг требует преодоления многих очень серьёзных этических проблем. Целью нового проекта является получение информации о геномах 100 тыс. британцев, добровольно согласившихся выложить генетическую информацию о себе он-лайн.

ПРОЕКТ «КАРТИРОВАНИЕ ГАПЛОТИПОВ» («HapMap»*). В задачу входил анализ и картирование по всему геному блоков однонуклеотидных замен (блоков *однонуклеотидного полиморфизма*, ОНП или SNPs), передающихся как гаплотипы, т.е тесно сцепленных и передающихся как единая группа (см. **Гаплотип**).

*Международный проект «HapMap» стартовал в октябре 2001 г.

ПРОЕКТ «1000 ГЕНОМОВ». Проект, осуществляемый международным консорциумом исследователей, призван на основе секвенировании тысяч индивидуальных геномов, описать и каталогизировать всё многообразие вариаций, существующих в геномах современных людей. В задачу проекта входит изучение как распространённых, так и редких генетических профилей (частота которых не превышает 1 %), характерных для этнических групп людей, живущих в Африке, Европе, Северной и Южной Америке, Восточной Азии и относящихся к 14 популяциям. Кроме того, в задачу проекта входит ответ на вопрос, действительно ли ускоряется эволюция человека? В 2012 г. уже завершено секвенирование почти 1 100 индивидуальных геномов и получена информация о локализации и распространении 38 млн *снипов* (SNPs), 1,4 млн *инделов* (инсерций/делеций) и свыше 14 тыс. крупных делеций. Установлено, что 98 % редких генных вариантов присутствую у 1 % индивидуумов в популяциях. Считается, что выявление вариативных отклонений от «эталонного генома человека» позволит понять генетическую основу многих заболеваний.

ПРОЕКТ «100 ТЫСЯЧ ГЕНОМОВ» (100K Genomes). Проект, направленный на расшифровку тысяч геномов *пищевых патогенов* – болезнетворных микроорганизмов – бактерий и вирусов, обитающих в пищевых продуктах, и передающихся по пищевым цепям и через питьевую воду. Целью проекта является не только получение полноценных геномов патогенов и выделение генетических маркёров, связанных с определёнными патогенными признаками, но и попытка выяснить механизмы генетической пластичности, определяющей приспособляемость и живучесть пищевых патогенов в самых разнообразных условиях.

ПРОМОТОР (промоутер). От англ. promotor – *тот, кто способствует* < лат. promoveo (promotum) – *двигать вперёд, продвигать, расширять*. 1. По общему определению, *промотор* – сайт перед операторным локусом или структурным геном, специфическая функция которого заключается в «выдаче разрешения» на экспрессию* гена (генов). Другими словами, *промотер* – переключатель, активирующий прилегающие гены и изменяющий уровень их экспрессии. Представляет собой небольшой участок ДНК (обозначается как Р-район), к которому прикрепляется молекула РНК-полимеразы (сайт связывания РНК-полимеразного комплекса) и с которого начинается транскрипция ДНК и образование мРНК (сайт инициации синтеза мРНК). Промоторы имеют определённые последовательности нуклеотидов, которые «узнаются» РНК-полимеразой**. Мутации в промоторе понижают его сродство к РНК-полимеразе, также как и связывание репрессорных белков с участком оператора блокирует движение РНК-полимеразы в направлении транскрибируемых генов. 2. В биохимии промоторы – *активаторы катализаторов*.

*Экспрессия – выражение активности гена (от англ. express < лат. expressus – *усиленный*).

**За эту функцию обычно ответственны две последовательности, часто совпадающие во многих промоторных участках и лежащие на расстоянии 10 и 35 нуклеотидов кпереди от места старта транскрипции (положения, обозначаемые как «–35» и «–10»). Изменения в этих и других последовательностях промотора влияют на интенсивность транскрипции гена, принадлежащего промотору.

ПРОПОЗИТ. От лат. propositus – *подверженный*, *доступный*, *открытый*. 1. Предпосылка, аргумент. 2. Синоним слова *пробанд* (см. **Пробанд**).

ПРОТЕОМ*. От греч. protos – *первый* (протеины) и om – *совокупность*. Понятие описывает совокупность всех белков, экспрессируемых геномом на протяжении жизни клетки. Другими словами, протеом – полный набор белков в отдельной клетке или в отдельном организме. Протеом типичной клетки человека состоит из примерно 100 тыс. различных белков, т.е значительно превосходит число экспрессирующихся в клетке генов, а в целом протеом человека насчитывает более 250 тыс. белков**, количественное содержание которых может различаться в 10–100 тыс. раз. Несоответствие между числом структурных генов в геноме человека и его протеомом объясняется выраженным для организма человека альтернативным сплайсингом пре-мРНК, экспрессией генов со сдвигом «рамки считывания» и посттрансляционной модификацией белков, в результате чего некоторые гены кодируют множество белков.

*Термин появился в 1994 г. как лингвистический эквивалент термина «геном».

**Считается, что у человека 1 млн различных типов белков и их вариантов!

ПРОТЕОМИКА. Наиболее важная постгеномная область в исследовании механизмов функционирования генов. Представляет собой раздел геномики, призванный проводить широкомасштабный, а в перспективе и глобальный анализ белков

протеома. Этот анализ заключается в исследовании структуры белков, их экспрессивных профилей, а также белок-белковых взаимодействий, включая и взаимодействия с другими небелковыми молекулами*. Главной технологической основой протеомики является двумерный электрофорез с последующей масс-спектрометрией, позволяющий сравнивать образцы, взятые у больных и здоровых людей, с целью идентификации белковых маркёров болезней. Протеомика становится основой молекулярной (в том числе персональной) медицины. Уже идентифицированы белки-маркёры, использующиеся для диагностики рака печени, рака груди, колоно-ректального рака и рака мочевого пузыря (см. **Псориазин** и **Статмин** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

*Компьютерный анализ взаимодействия белков с малыми молекулами лежит в основе фармакологического моделирования, называемого *рациональный дизайн лекарств*.

ПРОТЕОМИКА ЭКСПРЕССИОННАЯ. От лат. expressus – *выразительный*, *резко выделяющийся*, *усиленный*. Раздел протеомики, занимающийся идентификацией дифференциально экспрессирующихся белков. Исследует появление новых маркёров болезней, а также количественное содержание белков, для которых выявляется корреляция с введением лекарственных средств, присутствием токсинов и изменением условий внешней среды.

ПРОТООНКОГЕНЫ. От греч. protos – *первый*, *первичный*, oncos – *опухоль* и «гены». Нормальные клеточные гены, обозначаемые как *c-onc* и участвующие в ключевых процессах жизнедеятельности клетки: пролиферации, роста и дифференцировки. Продукты протоонкогенов принимают участие в процессах внутриклеточной передачи митогенных сигналов и регуляции транскрипции, и в норме активируются только внешними сигналами (митогенами – факторами роста). По первичной структуре представляют собой гомологи (прототипы) вирусных онкогенов (*v-onc*)*. В результате мутирования, делеций и других структурных перестроек (например, возникновение генов слитного типа), а также в результате суперэкспрессии протоонкогенов нарушается контроль нормальной пролиферации и дифференцировки клеток, а протоонкогены приобретают свойства генов, вызывающих развитие опухолей. Отсюда мутантные версии протоонкогенов называются *онкогенами*. Протонкогены, как и другие гены эукариот, имеют типичную экзонно-интронную структуру, т. е. кроме кодирующих участков несут незначащие последовательности. По характеру проявления протоонкогены представляют собой *доминантные гены* (достаточно присутствие одной мутантной копии гена).

*Все изученные ретровирусные онкогены имеют свои клеточные гомологи. Факт родства вирусного онкогена и клеточного протоонкогена (на примере гена *src*) впервые установили американские учёные: микробиолог Джон Майкл Бишоп (John Michael Bishop,. 1936) и хирург, ставший молекулярным биологом, Гарольд Эллиот Вармус (Harold Elliot Varmus, p.1939), получившие Нобелевскую премию в 1989 г.

ПРОТООНКОГЕН *c-raf*. Семейство генов, продукты которых семейство белков Raf относящихся к клеточным протеинкиназам, активирующим МКК-протеинкиназы.

ПРОТООНКОГЕН *erb*B. Продукт гена гомологичен части рецептора эпидермального фактора роста EGF. Его название образовано от названия опухоли эритробластомы (*erythroblstoma*), вызываемой гомологичным онкогеном вируса. Повышенная экспрессия онкогена наблюдается, например, при раке кожи, когда опухоль изобилует рецепторами EGF. В настоящее время разработаны препараты-блокаторы рецепторов EGF, разрешённые к клиническому применению, – *эрбитакс* (цетуксимаб) и *иресса* (гефитиниб).

ПРОФАЙЛИНГ. От англ. profiling – *профилирование* (получение профиля). Установление экспрессионного профиля генов. Например, молекулярный профайлинг индивидуальных опухолей – установление профиля генов в конкретных опухолях с целью проведения в последующем *таргетной терапии* (см. **Таргетный**).

ПРОЦЕССИНГ. От англ. processing – *обработка, переработка*, *преобразование*. Термин, используется для обозначения совокупных изменений первичного транскрипта (пре-мРНК) при превращении его в мРНК, поступающую в цитоплазму для трансляции. После транскрипции могут происходить следующие изменения: 1. Разделение всей последовательности на части и удаление внутренних участков (интронов). 2. Соединение оставшихся участков (экзонов), называемое *сплайсингом* (сращивание концов экзонов). 3. Образование «колпачка» («cap») на 5'-конце (метилирование и образование структуры $m^7G^{5'}ppp^{5'}N_1mN_2m\ldots$). 4. Метилирование внутренних оснований. 5. Добавление к 3′-концу poly(A) последовательности. Иначе, вторичная перестройка (этап «созревания») пре-мРНК, включающий фрагментацию первичного транскрипта, путём вырезания интронов, после которой следует *сплайсинг*. В понятие процессинга также входят и другие различия между первичным транскриптом и мРНК, поступающей в цитоплазму для трансляции. Добавление других компонентов в структуру зрелой мРНК (модификация 3′ и 5′-концов и метилирование внутренних сайтов), обеспечивающих её функциональность (см. **Сплайсинг**).

ПСЕВДОАУТОСОМНЫЙ РАЙОН. От греч. pseudos – *ложный*, *мнимый* и «аутосомы». Небольшая область (около 2,6 млн н.п.), обозначаемая как PAR1 и расположенная в укороченных плечах

Х- и Y-хромосом (*p*-плечах). Содержит гены, одинаковые для обеих хромосом. Эти гены могут быть активными и в инактивированной Х-хромосоме (см. **Х-инактивация** и **Лайонизация**).

ПСЕВДОГЕНЫ. От греч. pseudos – *ложный*, *мнимый* и «гены». Обязательные компоненты генома – функционально неактивные копии клеточных генов (остатки нефункционирующих «родительских» генов), существующие за счёт механизма обратной транскрипции. Содержат нуклеотидные последовательности, сходные с последовательностями функционально активных генов, но не экспрессируются с образованием функциональных белков. Причиной отсутствия активности могут быть мутации, нарушающие механизм инициации транскрипции, или препятствующие прохождению сплайсинга на границах экзонов/интронов, или, наконец, приводящие к преждевременной терминации трансляции. Большей частью псевдогены локализованы далеко от породившего их функционального гена (в одной и той же хромосоме или даже в других хромосомах) и их поразительное распространение и увеличение числа в геноме* – отличительный признак эволюционных преобразований у высших позвоночных и млекопитающих, и особенно, у человека**. Псевдогены следует рассматривать как накопители мутаций. Их образно называют «тупиками эволюции», «молекулярными ископаемыми» и «молекулярными реликтами» почему-то сохраняющимися в геноме как обязательный балласт. Пока затруднительно дать ответ на вопрос, почему неконтролируемые псевдогены буквально заполонили геном человека и сохраняются в нём, наращивая свою копийность. Синоним – *ретропсевдогены*.

*Такой взрывной, подобный извержению вулкана, эволюционный процесс назван «моделью Везувия» (W-H. Li, D. Graur, 1991).

**Псевдогены беспрецедентно распространены в геноме человека и часто их в 10–100 раз больше, чем соответствующих функциональных генов.

ПСЕВДОГЕНЫ ПРОЦЕССИРОВАННЫЕ. Неактивные копии клеточных генов, не содержащие интронов (в отличие от нормальных генов, имеющих прерывистую экзон/интронную структуру). Возникают как продукты обратной транскрипции зрелых мРНК (см. **Процессинг**).

ПСЕВДОНОРМАЛЬНЫЙ КАРИОТИП. От греч. pseudos – *ложный*, *мнимый*. Ложный кариотип, возникающий в результате нарушения процесса расхождения хромосом при делении клетки, приводящего к формированию зародыша с необычным диплоидным набором хромосом, в котором все хромосомы происходят от одного родителя. Различают *диандрические* кариотипы, если все хромосомы имеют отцовское происхождение и *дигенические*, когда все хромосомы имеют материнское происхождение*.

*Уже хорошо известно, что геном отца вносит главный вклад в развитие плаценты и плодных оболочек, а геном матери – в развитие самого зародыша (неравноценность участия родительских геномов в развитии зародыша).

ПУФЫ*. От фр. pouf (англ. puff) – *табуретка с округлым мягким сиденьем*, *нечто вздутое*. Временные образования в виде вздутий на политенных хромосомах у двукрылых насекомых. Возникают на месте некоторых дисков (одного или нескольких соседних) за счёт их деконденсации и разрыхления, и представляют собой места активной транскрипции – синтеза РНК (иначе, пуфы – это экспрессирующиеся участки хромосом) (см. **Гигантские хромосомы**). Пуф – это место активной транскрипции (экспрессирующийся участок или локус политенной хромосомы)**. Для определённых стадий развития личинок двукрылых насекомых характерна своя последовательность образования пуфов в различных локусах гигантских хромосом (см. также **Кольца Бальбиани**). Так показано, что гормон линьки насекомых *экдизон* вызывает активацию специфических пуфов, что и приводит к линьке. Введение экдизона на другой стадии развития (т.е. несвоевременное введение) вызывает появление тех же, но уже не уместных, пуфов.

*Название *пуфы* для вздутий на политенных хромосомах дрозофилы предложил в 1935 г. американский генетик К. Бриджес.

**Показано, что даже в изолированных хромосомах в среде с мечеными предшественниками РНК происходит включение «метки».

РАЙЗИНГ. От англ. rising – *повышение*, *поднятие*. Мера компактизации ДНК в пространстве. Число сверхвитков в ДНК. Обозначается буквой W.

РАМКА СЧИТЫВАНИЯ. Нуклеотидная последовательность, начинающаяся с инициирующего кодона (AUG) и делящая последующие нуклеотиды на триплеты, кодирующие аминокислоты, и заканчивающаяся терминирующим кодоном (стоп-кодоном – UAA, UAG или UGA). Другими словами, *рамка считывания* – это триплет, последовательно прочитываемый при трансляции.

РАМКА СЧИТЫВАНИЯ ЗАКРЫТАЯ. Нуклеотидная последовательность, содержащая преждевременно расположенные терминирующие кодоны, не позволяющие мРНК транслироваться в полноценный белок.

РАМКА СЧИТЫВАНИЯ ОТКРЫТАЯ. Интервал между стартовым кодоном (AUG) и любым стоп-кодоном (UAA*, UAG или UGA) называется «открытой рамкой считывания» (ORF – *open rehearsal** *frame*). Другими словами, последовательность нуклеотидов в ДНК или РНК, способная кодировать белок. Сдвиг рамки считывания инициируется мутациями (например, делецией или инсерцией одного нуклеотида). При этом последовательность новой рамки считывания полностью отличается от первоначальной. При сдвиге

на одну или две буквы чтение текста триплетами теряет смысл. Примером может служить следующий простой текст: «*Был мил нам бал, наш дух рад вам*», который после выпадения буквы *м*, становится бессмысленным: «*Был илн амб алн ашд ухр адв ам*». Сдвиг на три буквы (триплет) укорачивает текст, но смысл его при этом сохраняется.

*Основной терминирующий триплет (кодон, который, как правило, оказывается первым). Вслед за ним в той же самой рамке считывания идут на близком расстоянии дополнительные («запасные») терминирующие кодоны UAG или UGA.

**Английское слово rehearsal может означать «перечисление», «повторение», «считка».

РЕВЕРСИЯ ВТОРИЧНАЯ. От лат. reversio – *возврат*. Тип обратных мутаций, которые подавляют эффект первой мутации при возникновении второй мутации в другом месте гена. Синоним – *компенсаторная реверсия* (компенсаторная мутация) (см. также **Супрессия**).

РЕВЕРСИЯ МУТАЦИИ. От лат. reversio – *возврат*. Различают два вида мутационных реверсий: 1. *Истинная реверсия*, когда в ДНК происходит замена нуклеотида, приводящая к исправлению первоначального повреждения (восстановлению исходного или дикого типа). 2. *Компенсаторная реверсия*, приводящая в результате новой мутации к восстановлению функции белка (см. **Реверсия вторичная**).

РЕВЕРСИЯ СПОНТАННАЯ. От лат. reversio – *возврат*. Феномен возвращения мутантной копии гена к нормальной (дикой) форме, когда происходит элиминация точковой мутации. Событие статистически маловероятное, однако, обнаруженное при получении гибридов некоторых мутантных растений, например, у *Arabidopsis thaliana* иногда происходит реверсия мутантного гена «*botbeat*». Предполагается, что у родителей мутантного растения имеется резервная копия дикого гена («резервная матрица»), представленная двухцепочечной РНК (а не ДНК), невостребованная следующим поколением. Эта матрица синтезируется на комплементарной (противоположной) цепи гена. Реверсия также имеет место при некоторых наследственных заболеваниях человека.

РЕВЕРТАНТЫ. От лат. revertere (reverti) – *приходить назад*, *возвращаться*. Организмы или отдельные клетки, у которых произошла реверсия мутации, в результате чего они вернулись к нормальному (дикому) фенотипу (см. **Реверсия мутации**).

РЕГУЛОНЫ. От лат. regulo – *упорядочиваю*. Название, обычно даваемое генам вторичного метаболизма, локализованным в бактериальной хромосоме или плазмиде и расположенным в виде кластеров. Экспрессия этих генов находится под строгим специфическим и общим контролем и зависит от концентрации питательных веществ, индукторов, продуктов метаболизма и металлов, определяющих в совокупности скорость роста микроорганизмов.

РЕДАКТИРОВАНИЕ РНК. От лат. redactus (redactum < redico – *упорядочивать*, *проверять тщательно*. Изменение кодирующей последовательности РНК после завершения транскрипции.

РЕЗИДЕНТНЫЕ ГЕНЫ. От лат. residentis – *пребывающий*. Гены с постоянным местом расположения.

РЕКОДИНГ. От англ. recoding – *перекодирование*. Явление, связанное со способностью РНК вносить разнообразие в геном. Оно состоит в том, что клетка изменяет одну из молекул, транскрибируемых с какого-либо гена, что приводит к синтезу другого белка, чем тот, который кодируется данным геном. Обнаружено, что перекодирование зависит от конформации трёхмерного узла или петли, образуемой РНК, а не от изменения её первичной последовательности. Считается, что *рекодинг* позволяет организму как бы опробовать новые белковые формы, не изменяя кодирующего гена.

РЕКОМБИНАНТНАЯ ДНК. От лат. re – *снова* и combinatio – *соединение*. Молекула ДНК, содержащая встроенный участок чужеродной ДНК. Впервые рекомбинантная ДНК была получена в 1972 г. молекулярным биологом из Стэнфордского университета Полем Бергом (Paul Berg), который с помощью рестриктаз разрезал вирусную ДНК, а затем сшил полученные фрагменты случайным образом ферментом лигазой. Уже в 1976 г. появилась первая биотехнологическая компания «Genentech», занимающаяся синтезом генно-инженерных медицинских препаратов (например, инсулина и гормона роста, получаемых с помощью генномодифицированных бактерий) (см. также **Гибридная ДНК** и **Химерная ДНК**).

РЕКОМБИНАЦИЯ*. От лат. re – *снова* и combinatio – *соединение*. В общем смысле, рекомбинация – любой процесс генетического обмена, приводящий к появлению новых комбинаций наследственных признаков у потомства (рекомбинационной изменчивости). Другими словами, рекомбинация – это перераспределение генетического материала родителей (обмен аллелями и соединение их в новых сочетаниях) у потомства**, т.е появление у потомства признаков в таком сочетании, которого не было у родителей. Рекомбинация – фундаментальный биологический механизм, свойственный всем живым организмам, от вирусов и бактерий до человека, и обеспечивающий генетическое разнообразие. Основой рекомбинации является любой процесс объединения различного генетического материала. Полное объединение характерно для *полового* и *парасексуального* процессов. Частичное объединение (частичный перенос генов) обеспечивают *конъюгация*, *трансдукция* и *трансформации*, что характерно для бактерий, а также *рекомбинация* между вирусными геномами (см. соответствующие статьи). Рекомбинационную

основу имеют также *конверсия генов*, *гибридизация фагов* и *негативная интерференция*. В геноме человека обнаружены «горячие точки» рекомбинации – небольшие участки ДНК, на которых сосредоточена генетическая перетасовка. Запускает активность «горячих точек» рекомбинации связывающийся с ними специальный белок – продукт гена PRDM9***. Разные индивидуумы могут быть носителями различных версий этого гена, что и обеспечивает различную способность людей к рекомбинации в «горячих точках». В составе самого гена присутствует минисателлит, обусловливающий разнообразие самого гена. «Горячие точки» склонны к самоликвидации и в ходе эволюции человека они то появляются в определённом месте, то исчезают, а отвечает за этот процесс, быстро эволюционирующие минисателлиты самого гена PRDM9.

*Впервые термин «рекомбинация» применил английский биолог Уильям Бэтсон (William Bateson, 1909), хотя изучение механизма рекомбинации генов начал в 1911 г. американский генетик Томас Хант (Гент) Морган (Thomas Hant Morgan, 1866–1945), который сформулировал представление о *кроссинговере* хромосом, лежащем в основе этого биологического явления.

**У видов, размножающихся половым путём, рекомбинация через физический обмен между отцовскими и материнскими хромосомами (кроссинговер) в процессе образования гамет приводит к перетасовке существующих последовательностей ДНК. Отсюда следует, что биологический смысл половому процессу придаёт именно *рекомбинация*.

***Приоритет в открытии гена принадлежит английскому исследователю из Университета Лестера сэру Алеку Джеффрису (Sir Alec Jeffryes).

РЕКОМБИНАЦИЯ ГОМОЛОГИЧНАЯ (гомологическая). От греч. homologos – *соответственный*. Обмен последовательностями между двумя парными хромосомами, содержащими одни и те же локусы, а также процесс замещения исходного гена другой версией гена. Гомологичная рекомбинация обеспечивает «перемешивание» генетического материала, полученного от каждого из родителей, при образовании половых клеток (т.е в процессе гаметогенеза). В результате хромосомы, передаваемые потомству, не идентичны хромосомам, полученным особью от своих родителей, поскольку содержат новые комбинации генов. Гомологичная рекомбинация расширяет возможности комбинирования генов внутри популяции. Кроме того, она играет важную роль в процессах генетической репарации, отвечающей за восстановление повреждённого генетического материала. Другими словами, в основе гомологической рекомбинации лежат естественные механизмы репарации повреждённой ДНК, при которой белки системы репарации клетки используют нормальный ген как матрицу (шаблон) для замены аналогичного, но дефектного гена, расположенного в гомологичной хромосоме. Может происходить в соматических клетках и приводить к замене одного аллеля альтернативным вариантом другого аллеля. На практике используется как метод генетической модификации* путём замены дефектного гена другим – нормальным (диким) геном, или, наоборот, для замены нормального гена версией дефектного гена. Последний вариант лежит в основе метода *нокаутирования генов* (см. **Рекомбиназа** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**). Синоним – *рекомбинация реципрокная*.

*В 1989 г. итальянский учёный Марио Капеччи (M.R. Capecchi, 1989) обнаружил явление, при котором добавленный путём электропорации (или микроинъекции) в стволовую клетку трёхдневного эмбриона мыши изменённый ген будет встроен в хромосому по месту нахождения аналогичного гена, заменив собой последний. Капеччи манипулировал с протоонкогеном мыши *int-2*, заменив дефектный онкоген нормальной версией гена. Затем такие модифицированные стволовые клетки он «возвратил» в эмбрион и получил химерную мышь, часть клеток которой несла нормальную копию гена *int-2*.

РЕКОМБИНАЦИЯ КОНСЕРВАТИВНАЯ. От лат. conservatio – *сохранение*, *сбережение*, re – *снова* и combinatio – *соединение*. Рекомбинация путём разрыва и воссоединения существующих цепей ДНК без дополнительного синтеза новых участков.

РЕКОМБИНАЦИЯ МЕЙОТИЧЕСКАЯ. Рекомбинация, протекающая между гомологичными хромосомами в процессе мейоза (явление кроссинговера) (см. **Кроссинговер** в разделе **«Клеточная биология»**). Обнаружение явлений *эффекта положения гена* и *кроссинговера* позволили Герману Мёллеру и Даниэлю Раффелю выдвинуть в 1940 г. гипотезу, согласно которой гены подразделяются на более мелкие участки, которые при определённых условиях, например, в процессе рекомбинации могут действовать как независимые единицы. Эта гипотеза была поддержана исследованиями Гвидо Понтекорво, который в 1952 г. в экспериментах на биотиновых мутантах гриба *Aspergillus nidulans* показал, что гены делятся на составные части.

РЕКОМБИНАЦИЯ МИТОТИЧЕСКАЯ. Кроссинговер, происходящий в процессе митоза между гомологичными хромосомами. Приводит к расхождению гетерозиготных аллелей (см. также **Кроссинговер**).

РЕКОМБИНАЦИЯ НЕРЕЦИПРОКНАЯ. От лат. reciprocus – *возвратный*, *отражающийся*. Неправильная рекомбинация (кроссинговер) между гомологичными последовательностями ДНК, в результате которой возникают рекомбинантные молекулы, несущие, одна – делецию, а другая – дупликацию соответствующего участка.

РЕКОМБИНАЦИЯ РЕЦИПРОКНАЯ. От лат. reciprocus – *возвратный, отражающийся*. Формирование у потомства генотипов с противоположным расположением аллелей, по сравнению с их расположением у родителей. Обеспечивается точным кроссинговером гомологичных последовательностей ДНК.

РЕКОН. От лат. re – *снова* и (com)binatio – *соединение*. Устаревший термин, обозначающий единицу рекомбинации, т.е. ген.

РЕЛАКСИРОВАННАЯ ДНК. От лат. relaxatio – *ослабление*, *уменьшение напряжения*. Не сверхспирализованная (раскрученная) молекула ДНК.

РЕЛИКТОВЫЕ РНК. От лат. relictum – *остаток*. РНК, сохранившиеся, как принято считать, с древнейших времён биологической эволюции (иначе, «молекулярные ископаемые»). Наиболее широко представлены в клетках эволюционно более поздних многоклеточных организмов (млекопитающих и особенно у человека), но они обнаружены также и у бактерий*. Термин не совсем точен, поскольку, как оказалось, короткие РНК играют важнейшие роли в механизмах регуляции экспрессии генов. У эукариот обнаружено несколько классов этих коротких, не кодирующих белки РНК: малые ядерные РНК, малые ядрышковые РНК, «РНК-затравки» («направляющие РНК» или «праймерные РНК»), так называемые «сброшенные РНК», интерферирующие РНК**, РНК, образующиеся в результате вырезания и самовырезания интронов, 7SL-РНК сигнал узнающие частицы. Кажется, что более сложные организмы, в отличие от бактерий, несут в себе реликтовый генетический груз, возможно, «на всякий случай».

*Только у *E. coli* обнаружены сотни коротких регуляторных РНК.

**«Выключают» гены, «не выключая» их.

РЕМОДЕЛИРОВАНИЕ*. От лат. re – *заново* и modulus < modus – *мерка*. Буквально: *повторное построение образцов* (создание заново). Переделка, реорганизация, реконструкция. 1. Ремоделирование желудочка сердца. Термин, обозначающий процесс истончения стенки желудочка сердца в зоне инфаркта и постепенное её растяжение вплоть до разрыва. В результате увеличивается объём желудочка и возникает сердечная недостаточность*. 2. В настоящее время термин также относится к *ремоделированию генома* – структурной перестройке генома, осуществляемой при участии мобильных генетических элементов. Показано, что встраивание мобильного элемента способно нарушить функционирование гена. У человека известно около 30-ти заболеваний, вызванных ретротранспозицией. Синоним – *ремоделинг* (англ. remodeling – буквально: *повторное восстановление формы*).

*Первоначально термин *ремоделирование* использовался в клинической медицине для обозначения структурных и морфологических изменений сердца после острого инфаркта миокарда.

РЕМОДЕЛИРОВАНИЕ ХРОМАТИНА. Любое изменение связывания гистонов с ДНК. Другими словами, реорганизация нуклеосом, смещение их в участках хроматина, связанных с активацией транскрипции генов, разборка перед репликацией, сборка после репликации, замена другими вариантами гистонов и т.д. Процесс энергетически зависимый (см. **Ремоделирование нуклеосом** в разделе **«Клеточная биология»**).

РЕПАРАЦИЯ. От лат. reparatio – *восстановление* < reparo – *вновь приобретать*, *восстанавливать*. В буквальном смысле «залечивание», ремонт. Термин обычно используется для обозначения процессов восстановления повреждённой ДНК. Восстановление генетических повреждений в клетках, связано с существованием специальных генетических систем репарации, впервые обнаруженных в 60-е годы XX века при изучении летальных эффектов при мутагенезе у бактерий. Осуществляется контролирующими ферментными системами, производящими вырезание и замещение повреждённых участков ДНК (*репаративный синтез*), например, *тиминовых димеров*, образующихся под действием УФ-излучения*. Различают несколько видов репарации: 1. Репарация, связанная с эксцизией пар оснований, различающаяся у прокариот и эукариот. 2. Репарация неспаренных оснований. 3. Пострепликативная репарация. 4. SOS-репарация (см. **Мисмэтч-система репарации**, **Репарация рекомбинационная**, **Репарация эксцизионная** и **Репарация-SOS**).

*При облучении ультрафиолетовым светом между соседними пиримидиновыми основаниями одной цепи могут возникать димеры (чаще всего возникает димер Т-Т), когда вместо водородных связей в паре А-Т двух комплементарных цепей возникают связи между смежными тиминами внутри одной цепи (см. **Тиминовые димеры** или **Фотодимер тимина** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

РЕПАРАЦИЯ ПОСТРЕПЛИКАТИВНАЯ. Репарация с образованием нормальной (интактной) двойной цепи, протекающая после репликации путём рекомбинации между двумя двойными цепями ДНК – продуктами репликации.

РЕПАРАЦИЯ РЕКОМБИНАЦИОННАЯ. От лат. reparatio – *восстановление*. Восстановление бреши в одной из цепей двухцепочечной ДНК (дуплекса) за счёт рекомбинационного замещения участков гомологичной цепи ДНК из другого дуплекса.

РЕПАРАЦИЯ-SOS (SOS-репарация). Индуцируемая при повреждениях «ремонтная система», восстанавливающая дефекты в ДНК («закрывающая» пропуски, разрывы в одной цепи), при которой новая цепь может синтезироваться и на дефектной матрице. SOS-репарация «включается», если повреждения лежат друг возле друга так близко, что пропуски, вызванные, например,

тиминовыми димерами, перекрываются. При такой репарации могут возникать мутации (см. **Тиминовые димеры** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**). Синоним – *индуцибельная репарация*.

РЕПАРАЦИЯ ЭКСЦИЗИОННАЯ. От лат. reparatio – *восстановление* и excisio – *вырезывание*, *вырез*. Репарация, при которой удаляется (вырезается) одноцепочечный участок двухцепочечной ДНК, содержащий неправильно спаренные или повреждённые основания, с последующим замещением его новой последовательностью, комплементарной неповреждённой цепи ДНК. Поскольку вырезаются короткие участки ДНК, эксцизионная репарация протекает без ошибок и не ведёт к новым мутациям; она также не зависит от света (*фотореактивации*), поэтому её называют *темновой репарацией* (см. **Фотореактивация** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

РЕПЛИКАЦИОННАЯ (репликативная) ВИЛКА. Точка расхождения цепей ДНК, образующая одноцепочечные участки, на которых происходит синтез дочерних комплементарных цепей. Участок ДНК, имеющий Y-образную конфигурацию (см. **Репликон**).

РЕПЛИКАЦИОННЫЙ ГЛАЗОК. Участок реплицирующейся ДНК, расположенный внутри обширного нереплицирующегося района.

РЕПЛИКАЦИЯ. От лат. replicare – *отражать* (повторять). 1. В буквальном смысле термин отражает понятие, связанное с повторением какого-либо процесса. 2. Авторепродукция (например, репликация ДНК) (см. **Репликация ДНК**).

РЕПЛИКАЦИЯ ДНК. От лат. replicare – *отражать* (повторять). Процесс синтеза молекулы ДНК, при котором двойная спираль ДНК разделяется на две одиночные цепочки, на каждой из которых в соответствии с принципом комплементарности достраивается (копируется) вторая цепь. Процесс копирования происходит с высокой скоростью (до 1 000 нуклеотидов в секунду) и очень высокой точностью при участии сложного репликативного аппарата (молекулярной «машины»), в состав которого, кроме ДНК-полимеразы III, входят до 40 различных белков. Несколько белков выполняют исключительно корректорские функции, отслеживая и исправляя неправильные спаривания оснований. Синонимы: *редупликация*, *ауторепликация*.

РЕПЛИКАЦИЯ ДВУНАПРАВЛЕННАЯ. От лат. replicare – *отражать* (повторять). Репликация, при которой с *ориджина* стартуют в противоположных направлениях две репликативные вилки. Такая репликация характерна для кольцевой бактериальной «хромосомы».

РЕПЛИКАЦИЯ ОДНОНАПРАВЛЕННАЯ. Репликация, при которой репликативная вилка движется только в одном направлении от *ориджина*.

РЕПЛИКАЦИЯ ОЖИДАЕМАЯ. Биологический феномен, при котором у детей, рождённых родителями, обречёнными на развитие болезни Хантингтона (Гентингтона), болезнь развивается в более молодом возрасте, чем у родителей. Связано это с тем, что у детей число повторов триплетов, кодирующих глютамин (CAG), возрастает. Предполагаемый механизм нарастания числа повторов в гене *хантингтина* связан с тем, что ДНК-полимераза, реплицируя этот участок гена, ошибается, поскольку в одноцепочечной ДНК, образующейся в момент репликации, нуклеотиды C и G, из-за своей комплементарности формируют водородные связи, что приводит к появлению маленьких петель (их называют ещё «*булавочные ушки*»), разделённых одним А-нуклеотидом. Именно такие петельки могут быть скопированы ДНК-полимеразой повторно*. Отсюда следует, что чем больше повторов, тем больше вероятность увеличения их числа при последующей репликации. Таким образом, дестабилизация участков, содержащих CAG-повторы, предопределена самим механизмом репликации. Отсюда следует и другой вывод. Более позднее рождение детей отцом, страдающим болезнью Хантингтона, уменьшает возраст проявления болезни у детей, поскольку в сперматогониях отца происходит постепенное накопление повторов. Пограничное число триплетов может быть добавлено и точковой мутаций, когда триплет CAA превращается в CAG (см. **Антиципация**, **Динамические мутации** и **Хорея Гентингтона**).

*Другой механизм образования лишних тринуклеотидных повторов описан в статье **Динамические мутации.**

РЕПЛИКАЦИЯ ПО ТИПУ «КАТЯЩЕГОСЯ КОЛЬЦА». Механизм репликации кольцевых молекул ДНК, при котором после надреза одной из цепей ДНК и освобождения 3′-ОН конца ДНК-полимераза начинает его наращивать, добавляя нуклеотиды комплементарно матрице второго неразрезанного кольца*. При этом вновь синтезированная цепь вытесняет исходную родительскую цепь, несущую 5′-ОН конец (см. **Конкатемеры**).

*Название способа репликации возникло из-за того, что точка роста как бы «скользит» вокруг кольцевой матричной цепи.

РЕПЛИКОН. От лат. replicare – *повторять*. Функциональная единица генома (единица репликации), с помощью которой клетка контролирует отдельные (индивидуальные) акты репликации. Или, по-другому, репликон – это участок генома, способный к автономной репликации. Репликон обязательно содержит регуляторные элементы, необходимые для репликации. Вся кольцевая молекула ДНК прокариот представляет собой один гигантский репликон, репликация которого начинается в одной исходной точке, называемой «origin», от которой «расползаются» две репликационные вилки, движущиеся вдоль молекулы ДНК навстречу друг другу до конечной (терминальной)

точки. Плазмиды и вирусные геномы также являются репликонами. Хромосомы эукариот – это полирепликонные структуры, содержащие множество автономно реплицирующихся участков.

РЕПЛИСОМА. От лат. replicare – *отражать* и греч. soma – *тело*. Мультисубъединичный ферментный комплекс (молекулярная «машина»), формирующийся в репликационной вилке бактериальной «хромосомы» и осуществляющий процесс репликации. У эукариотов реплисомы входят в состав ядерного матрикса и содержат ряд ферментов и вспомогательных белков: ДНК-праймазу, ДНК-полимеразу α, ДНК-топоизомеразу II и ДНК-лигазу. Считается, что в процессе репликации петли ДНК как бы протягиваются через репликативный комплекс; при этом участки начала репликации совпадают или находятся вблизи участков постоянного прикрепления ДНК к ядерному матриксу.

РЕПОРТЁРНЫЙ ГЕН. От англ. report – *сообщать*. Ген, продукт которого легко детектируется. Обычно репортёрный ген встраивают таким образом, чтобы его активность зависела от промотора изучаемого гена.

РЕПРЕССИЯ. От позднелат. repressio – *подавление*, *сдерживание*. Подавление транскрипции (или трансляции) за счёт присоединения к специфическим сайтам (участкам) ДНК (или РНК) белков-репрессоров.

РЕПРЕССОР. От лат. repressor – *сдерживающий*. Регуляторный белок, прочно и специфически связывающийся с определённым участком ДНК, расположенным между промотором и геном (сайтом, называемым *оператор*), препятствуя тем самым продвижению РНК-полимеразы. В результате процесс транскрипции блокируется*. Репрессор выключает или включает ген в зависимости от получаемого сигнала. В качестве такого сигнала обычно выступают определённые малые молекулы, изменяющие конформацию молекулы репрессора. В одних случаях при их присоединении репрессор инактивируется и освобождает ген, а в других активируется, и образующийся комплекс блокирует работу гена (в этом случае регуляторная молекула называется *коактиватором*) (см. **Коактиваторы** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

*Детали этого процесса впервые были установлены на бактериях *E. coli* и поражающих их фагах американским биохимиком Уолтером Гилбертом (Walter Gilbert, 1932 р., Нобелевская премия, 1980 г).

РЕСПОНСИВНЫЙ ЭЛЕМЕНТ. От англ. response – *ответ*. Последовательность в промоторе, которая узнаётся специфическим транскрипционным фактором. Синоним – *элемент ответа*.

РЕСТРИКТАЗНЫЕ КАРТЫ. От лат. restrictio – *ограничение*. Карты, отражающие линейное расположение мест (сайтов) рестрикции в геномной ДНК. Их построение основано на том, что любой фрагмент ДНК обладает характерным только для него расположением отдельных сайтов рестрикции. Поэтому при расщеплении ДНК какой-либо рестриктазой всегда получают смесь различных по длине фрагментов с одинаковыми концевыми участками (см. **Рестриктазы** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**). Синоним – *рестрикционные карты*.

РЕСТРИКЦИОННЫЙ ФРАГМЕНТ. Кусок ДНК, вырезанный из длинной молекулы ДНК с помощью определённой рестриктазы (см. **Рестриктазы** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

РЕСТРИКЦИЯ*. От лат. restrictio – *ограничение*. Процесс ограничения размножения фага, инфицирующего бактерию, обусловленный генетически детерминированным бактериальным механизмом (систему рестрикции также могут нести сами профаги, или они могут быть детерминированы плазмидами). Осуществляется при помощи ферментов-рестриктаз. Первоначально наиболее полно рестрикция была изучена на штаммах E. coli K-12** и B., у которых были выявлены системы рестрикции *B, K, P1, RI, RII*.

*Явление рестрикции было обнаружено при изучении бактериофагов. При этом было обнаружено, что иногда бактерии могут ограничивать (рестриктировать) развитие инфицирующего их фага, а исход рестрикции зависит от свойств бактерий, на которых фаги размножались ранее.

**Штамм, выделенный в США (Стэнфордский университет) ещё в 1922 г. из кала больного дифтерией (символ «К» обозначал шифр в каталоге, а цифра 12 указывала порядковый номер поступления штамма в музей). *E. coli* K12 – штамм, который использовали для первых экспериментов по конъюгации в 1946 г. Джошуа Ледерберг и Эдуард Татум.

РЕТАРДАЦИЯ. От лат. retardatio – *замедление, задержка*. 1. В молекулярной биологии – замедление подвижности белка в полиакриламидном геле. 2. В биологии развития – замедление развития органа по сравнению с его развитием у предковых форм.

РЕТРОПОЗОНЫ. От лат. retro – *назад*, *вспять* и positio – *положение*. Последовательности ДНК, занимающие 8 % генома человека. Различают автономные и неавтономные ретропозоны. Автономные представляют аналоги ретровирусов (неполные, потерявшие часть генома, редуцированные ретровирусы). Содержат в своём составе вирусные гены *gag* и *pol*, кодирующие обратную транскриптазу (ревертазу), РНКазу-Н, специальную протеазу и интегразу, а также обычно содержат и часть гена *env* (от англ. envelope – *оболочка*), кодирующего у нативных вирусов белки капсида (оболочки). Отсюда, транспозиция ретропозонов осуществляется по обычному ретровирусному механизму. Неавтономными являются более де-

фектные последовательности, не способные к самостоятельному перемещению. Синоним – *ретротранспозоны* (см. **Транспозоны**).

РЕТРОПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТИ. От лат. retro – *назад*, *вспять*. Общий термин, использующийся для обозначения любой последовательности ДНК, произошедшей через РНК-посредника. В геноме высших эукариотов содержится огромное количество таких последовательностей*, относящихся к *псевдогенам*, *ретротранспозонам* и *транспозонам*. Не исключен и процесс перемещения кДНКовых копий функционирующих генов сомы в клетки зародышевых линий с целью сохранения нормальных открытых рамок считывания, как генов домашнего хозяйства, так и уникальных генов, определяющих дифференцировку специализированных соматических клеток (см. **Псевдогены** и **Обратная связь сомы и зародышевой линии**).

*Вся эволюционная история эукариотов – это история накопления и перемещения в геноме мобильных генетических элементов.

РЕТРОТРАНСКРИПТЫ. От лат. retro – *назад*, *вспять* и транскрипты. Свободные ДНК-копии генов клетки, полученные по матрице мРНК. Синоним – кДНК.

РЕТРОТРАНСПОЗОНЫ. От лат. retro – *назад*, *вспять*, trans – *через* и positio – *положение*. Мобильные генетические элементы, способные менять своё положение в геноме (см. **Ретропозоны** и **Транспозоны**). Перемещение ретротранспозонов и встраивание их в новые места в геноме может приводить к различным по выраженности последствиям – от изменения регуляции экспрессии генов до их повреждения – или даже к образованию новых генов. Секвенирование генома орангутанга обнаружило значительно меньшее содержание в нём ретротранспозонов* (в том числе и Alu-повторов) по сравнению с геномом шимпанзе и, особенно, с геномом человека (см. **Alu-повторы**).

*Сопоставление геномов человека, шимпанзе и орангутанга показало, что скорость дупликаций, делеций, утраты или приобретения генов у орангутанга в среднем в два раза меньше, чем у шимпанзе и человека, что может быть следствием меньшего содержания в геноме орангутанга ретротранспозонов.

РЕФЕРЕНТНЫЕ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТИ. От лат. referentis < refero – *сопоставлять*, *сравнивать*. Избранные полногеномные последовательности, с которыми сравниваются варианты других черновых последовательностей. Обычно целью такого сравнения является выявление генетических маркёров.

РЕЦЕССИВНЫЙ. От лат. recessus – *отступление*, re-cessum < re-cedo – *уходить*, *отступать*. Например, *рецессивный* признак, *рецессивный* аллель, или *рецессивный* ген – ген, проявляющийся только в гомозиготе, но подавляющийся доминантным геном в гетерозиготе. Например, к признакам, проявляющимся по рецессивному механизму, относятся такие хорошо известные внутриутробные аномалии развития у человека, как волчья пасть, заячья губа, микроцефалия, ихтиоз. Альбинизм – признак, также проявляющийся только у рецессивных гомозигот.

РЕЦЕССИВНЫЙ АЛЛЕЛЬ. Аллель, фенотипическое проявление которого маскируется другим аллелем (доминантным) (аллель, не проявляющийся в гетерозиготе). Отсутствие проявления обусловлено отсутствием продукта аллеля или его инактивацией. Для проявления рецессивного признака необходимо наличие в генотипе двух рецессивных аллелей, т.е. состояние гомозиготности по данному гену.

РЕЦЕССИВНО ЛЕТАЛЬНЫЙ АЛЛЕЛЬ. Аллель в гомозиготном состоянии, не совместимый с жизнь носителя.

«РЕЧЕВОЙ ГЕН». Ген FOXP2 – первый ген, ассоциированный с речевыми расстройствами, происходящими в результате его мутирования. С 2001 года дикая форма гена рассматривается как ген, отвечающий за формирование функции членораздельной речи у человека. Последовательность этого гена отличается от гомологичного гена шимпанзе по двум нуклеотидам. В 2013 г. было обнаружено, что ген FOXP2 регулирует активность нескольких других генов, включая и ген, кодирующий белок Srpx2, который отвечает за формирование активирующих синапсов между нейронами именно в той части головного мозга у мышей, которая соответствует речевому центру человека. Таким образом, ген проявляет свою «речевую активность» путём формирования синапсов через белок-партнёр Srpx2, также связанный с нарушениями речи и, кроме того, с эпилепсией.

РНК-ИНТЕРФЕРЕНЦИЯ. От лат. inter – *между*, *взаимно* и ferio – *ударять*, *убивать*, *поражать*. Древнейший защитный механизм, называемый «механизмом глушения генов» или «генетическим выключателем». Лежит в основе особой физиологической системы регуляции генной активности, обнаруженной в эукариотических клетках* и позволяющей избирательно «выключать» гены на посттранскрипционном уровне. Считается, что механизм появился в процессе эволюции для защиты клеток от вирусов (защиты клеток от экспрессии чужеродных РНК и ДНК). Выключение экспрессии генов происходит в результате активации молекулярного механизма, при котором двухцепочечные РНК (дцРНК, dsRNA – чужеродные или «неправильные» дуплексы) расщепляются с помощью специальной эндонуклеазы на фрагменты длиной 21–25 нуклеотидов, называемые *короткими интерферирующими РНК* (киРНК, или siRNA)**. Эти короткие двухцепочечные РНК в дальнейшем превращаются в одноцепочечные фрагменты и одна из цепей (антисмысловая) связывается со специальными белками с образова-

нием *РНК-индуцированного сайленсингового комплекса* (RISC)***. Образующийся комплекс RISC в дальнейшем «проводит сканирование» различных молекул РНК в клетке и с помощью киРНК, выступающей в роли «детектора», находит комплементарную последовательность в нужной мРНК (РНК-мишени) и эффективно её расщепляет. Поскольку РНКи – высокоспецифичные молекулы, они приводят к практически полной деградации мРНК определённого вида и, тем самым, выключают синтез конкретного белка. Таким образом, наряду с хорошо известными механизмами регуляции экспрессии генов на уровне транскрипции, существует способ изменения экспрессии путём деградации уже синтезированных молекул мРНК. Примечательно то, что в экспериментальных условиях РНК-интерференция позволяет выключать гены поодиночке и даже группами и, тем самым, выяснять их функции в геноме (*метод функциональной инактивации*). Этот метод был использован для инактивации почти 95 % генов у элегантной нематоды (*Caenorhabditis elegans*). В настоящее время это единственный метод широкомасштабного и прямого анализа функций генов человека при изучении их фенотипических свойств на клеточном уровне. Кроме того, РНК-интерференция не только новый высокоэффективный метод научных исследований, но и новый принцип лекарственной терапии многих заболеваний, где для лечения требуется «выключение» какого-либо неправильно работающего гена, например, гена обусловливающего высокий уровень холестерина в крови (см. также **пиРНК**). Синоним – *РНКи* (англ. *RNAi*).

*Явление первоначально было открыто цветоводами на растении петунии, а в 1998 г. подобный эффект был обнаружен и у круглого червя-нематоды двумя американскими учёными Эндрю Файером (Andrew Z. Fire) и Крейгом Меллоу (Craig C. Mello), которые в 2006 г. получили Нобелевскую премию по физиологии и медицине.

**Эндонуклеазу называют Дайсер (*Dicer*, англ. «игрок в кости»), а для обозначения коротких интерферирующих РНК в англоязычной литературе используются аббревиатуры от следующих названий: small temporal RNA (stRNA), small (short) interfering RNA (siRNA) и micro RNA (miRNA).

***RISC – аббревиатура от англ. «RNA induced silencing complex».

РНК-ПОСРЕДНИК. Копия гена (ДНК-последовательности), превращённая в процессе транскрипции в РНК, способная обратно транскрибироваться в кДНК, или в ретротранскрипт.

РОБЕРТСОНОВСКИЕ* ТРАНСЛОКАЦИИ (слияния). Хромосомные аномалии, вызванные центрическим слиянием различных хромосом. Обозначаются символом «rob», а затем указывают номера хромосом и их слившиеся плечи. Например, в кариотипе 46, XY, rob (13q,14q) произошло центрическое слияние длинных плеч 13-й и 14-й хромосом. Робертсоновские транслокации имеют эволюционное значение в ходе образования видов, так, например, вторая хромосома у человека возникла путём слияния 12-й и 13-й хромосом шимпанзе. Синдром Дауна может также возникнуть в результате робертсоновской транслокации (см. **Синдром Дауна**).

*У. Робертсон (W. Robertson) обнаружил в 1911 г. у одного из видов прямокрылых метацентрическую хромосому, соответствующую двум акроцентрическим хромосомам другого вида, и пришёл к заключению, что в ходе эволюции метацентрики могут возникать при слиянии акроцентриков. Такие слияния целых плеч хромосом и получили название *робертсоновские транслокации*.

РОДОСЛОВНАЯ. Англ. эквивалент pedigree, происходит от фр. выражения «pre de grue», означающее буквально «*лапа журавля*», поскольку линии на родословных, соединяющие родителей и детей, напоминают птичью лапку. Родословные используются в генетике для прослеживания признаков (чаще неблагоприятных) в ряду поколений.

РОДСТВЕННЫЕ тРНК. тРНК, которые узнаются определённой аминоацил-тРНК-синтетазой.

РО-НЕЗАВИСИМЫЕ ТЕРМИНАТОРЫ*. Сайты в ДНК, на которых РНК-полимераза прекращает транскрипцию в отсутствие ρ-фактора (см. **Ро-фактор**).

От греч. буквы ρ (ро).

РО-ФАКТОР (ρ-фактор). Специальный белок, способствующий прекращению транскрипции в определённых ρ-сайтах (ро-зависимых сайтах) у *E. coli*. Его действие подавляется белком *антитерминатором*.

САЙЛЕНСЕР. От англ. silencer – *успокоитель*, *глушитель* (silence – *молчание*, *тишина*). 1. Регуляторная последовательность ДНК, заставляющая ген «замолчать». Иначе, «глушитель гена». В генной инженерии используют для «нокаутирования генов». 2. Сайленсеры – белки, подавляющие транскрипцию.

САЙЛЕНСИНГ. От англ. silencing (silence) – *молчание*, *тишина*, *безмолвие*. Процесс *подавления* транскрипционной активности генов (специфическое подавление экспрессии какого-либо гена, его транскрипционное «глушение»). В основе сайленсинга, кроме механизма негативной регуляции транскрипции с помощью ингибиторных белков, лежит процесс *эпигенетической инактивации генов* (метилирование по цитозину ДНК и метилирование, а также отсутствие ацетилирования гистонов H3 и H4). Такое состояние «выключенности» генов, однажды возникнув, передаётся в последующих поколениях клеток. Поэтому оно называется *эпигенетически наследуемой инактивацией*. Сайленсинг также может осуществляться при действии малых интерферирующих РНК (см. также **РНК-интерференция**). Синоним – «*генетическое молчание*»*.

*Примерами «*генетического молчания*» могут служить отсутствие активности прицентромерного (конститутивного) гетерохроматина, инактивация Х-хромосомы (факультативный гетерохроматин) у млекопитающих, инактивация геномов у некоторых насекомых, Polycomb-зависимая инактивация у дрозофилы.

САЙТ. От англ. site – *местоположение*, *участок*. Специфический участок (последовательность нуклеотидов) в ДНК.

САЙТ ИНИЦИАЦИИ. Начало транскрибирующегося участка ДНК, соответствующего первому основанию, включающемуся в РНК. Синонимы: *стартовая точка*, *инициирующий сайт*.

САЙТЫ ЗАМЕЩЕНИЯ. Кодоны в гене, мутации в которых приводят к замещению одной аминокислоты на другую аминокислоту.

САЛЬТАТОРНАЯ РЕПЛИКАЦИЯ. От англ. saltatory – *прыгающий*, *скачущий* и «репликация». Амплификация, приводящая к появлению большого количества копий какой-либо последовательности. Синоним – *выборочная репликация*.

САЛЬТАТОРНЫЙ. От англ. saltatory – *прыгающий*, *скачущий* < лат. saltatio – *танцующий*. Скачкообразный, резко меняющийся. Движения в виде пляски при хорее. Пример из физиологии – *сальтаторное* проведение возбуждения.

САНТИМОРГАН* (сМ). От англ. centiMorgan (сМ). Единица измерения относительного расстояния между генами на хромосоме. Используется для создания генетических хромосомных карт. Один сМ обозначает расстояние, эквивалентное одному маркёру, приходящемуся на каждые 1 Мб ДНК (см. **Морганида**).

*«Санти» (от лат. centum – *сто*) – приставка для обозначения дольной единицы, которая в сто раз меньше исходной.

САТЕЛЛИТНАЯ ДНК. От лат. satelles – *сообщник*, *спутник*, «*телохранитель*». Нуклеотидный состав ДНК можно определить методом седиментационного равновесия в растворе хлористого цезия (CsCl). Измеряемая при этом плавучая плотность ДНК будет зависеть от содержания в ней ГЦ-пар (чем больше ГЦ-пар, тем больше плавучая плотность). Распределение оснований по длине ДНК может быть равномерным или неравномерным. ДНК бактерий (прокариот), фрагментированная на куски длиной примерно по 10^4 пар оснований, даёт один симметричный пик при равновесной седиментации в CsCl. При этом ДНК эукариот, часто распределяется асимметрично, когда наряду с основным пиком появляются один или несколько малых пиков. ДНК малых пиков или плеча основного пика называется *сателлитной ДНК* и может иметь содержание ГЦ-пар, значительно отличающееся от ДНК основного пика*. Обычно фракции ДНК с часто повторяющимися последовательностями отличаются по плавучей плотности (1,691 г/мл) от остальной ДНК (1,700 г/мл) за счёт того, что обогащены АТ-парами. Сателлитная ДНК локализуется в центромерных и теломерных районах хромосом. Центромерная ДНК человека – так называемая *альфоидная* сателлитная ДНК (см. **Альфоидная ДНК**) состоит из мономеров по 170 пар оснований, тандемно повторяющихся (последние, в свою очередь, организованы в группы димеров или пентамеров), которые затем образуют ещё большие повторы по $1–6\times10^5$ пар оснований и эти единицы повторяются до тысячи раз. С этими последовательностями комплексуются центромерные белки, формирующие *кинетохор*. Теломерные концы хромосом также состоят из часто повторяющихся мотивов сателлитной ДНК (см. **Кинетохор**, а также **Теломеры**). Часто повторяющиеся последовательности ДНК интерфазных хромосом связываются с белками-ламинами, формирующими ретикулярную подстилку ядерной оболочки – *ламину*. Возможно, что сателлитная ДНК участвует в формировании районов ДНК, через которые узнают друг друга гомологичные хромосомы при формировании мейотических *дуплексов* (обеспечивают кроссинговер). Наконец, эта ДНК может входить в состав *спейсеров*, разделяющих крупные функциональные единицы ДНК, например *репликоны*.

*Содержание ГЦ-пар одинаково во всех клетках данного вида организмов, но значительно варьирует от вида к виду, особенно это характерно для бактерий, где оно колеблется от 0,3 до 0,7. ГЦ-содержание у высших организмов обычно ниже 0,5 (у человека 0,40). Необычная сателлитная ДНК с очень низкой плотностью, обнаруженная у некоторых видов крабов, представляет собой сополимер чередующихся А и Т, между которым вкраплено всего 3 % остатков Г и Ц. Поли-д(А–Т) подобный сателлит может включать до четверти всей ДНК краба.

САТЕЛЛИТ КРИПТИЧЕСКИЙ. От лат. satelles –*спутник* и греч. krypto – *утаивать*. Сателлитная ДНК, не отделяющаяся от основной полосы ДНК и не проявляющаяся отдельным пиком при центрифугировании в градиенте плотности.

СЕКВЕНАТОРЫ. От англ. sequence – *последовательность*, *ряд*. Автоматические машины для чтения ДНК (определения первичной последовательности нуклеотидов в молекулах ДНК).

СЕКВЕНИРОВАНИЕ*. От англ. sequence – *последовательность*, *ряд*. Определение последовательности нуклеотидов в молекуле ДНК. В широком смысле – расшифровка клеточных (ядерных и митохондриальных) геномов. Первый бактериальный геном (*Haemophilus influenzae*, 1,8 Мб) был расшифрован в 1995 г. с использованием метода «дробовика» (см. **Геном** и **Метод «дробовика»**).

*Методы секвенирования были разработаны в 1977 г., а к середине 80-х гг. их улучшили настолько, что они стали пригодными для осуществления крупномасштабных проектов по расшифровке

геномов различных видов организмов. В Советском Союзе в Институте биоорганической химии (Новосибирск, Академгородок) ещё в начале 1980-х гг. впервые был расшифрован геном вируса клещевого энцефалита, а в 2012 г. в Институте химической биологии и фундаментальной медицины СО РАН** расшифровали геном бактерии – возбудителя клещевого боррелиоза (болезни Лайма).

**Переименованный Институт биоорганической химии Сибирского отделения АН СССР.

СЕЛЕКЦИЯ. От лат. selectio – *выбор*, *отбор*. Селекция основывается на поиске и отборе для дальнейшего размножения сравнительно редких мутантных форм с благоприятными или нейтральными изменениями. Поэтому в селекционной практике стремятся повышать частоту мутаций до 10^{-2} с помощью различного рода мутагенов. При этом важно, чтобы мутации затрагивали генеративные клетки, передающиеся следующим поколениям.

СЕМАНТИДЫ. От греч. sema – *знак* и eidos – *сходство*. Генотипически значимые для филогенетической классификации информационные макромолекулы – носители генетической информации. Американские учёные Э. Цукеркандль и Л. Полинг (Zuckerkandl, Pauling, 1965) разделили биологические молекулы по их информативности на три категории: 1. *Семантиды*, включающие первичные (ДНК), вторичные – (РНК) и третичные (белки) семантиды. 2. *Эписемантические* молекулы, синтезирующиеся при участии третичных семантид. К ним относятся, например, хемотаксономические маркёры, АТФ, каротиноиды и др. 3. *Асемантические* молекулы, не синтезирующиеся данным организмом и, следовательно, не несущие информацию о нём. К ним относятся экзогенно поступающие витамины, фосфаты, вирусные молекулы и т.д.

С-ЗНАЧЕНИЕ. Название происходит от английского термина «C-value»*, где буква С от англ. contain – *содержать в себе*, *вмещать*. Общее количество ДНК в гаплоидном наборе хромосом. Отражает содержание ДНК в геноме, которое обычно одинаково внутри одного вида организмов и сильно различается между видами (см. **С-парадокс**). Синоним – *величина* С.

*От англ. value – *величина*, *значение*. Термин введён в генетику в 1950 г. американским учёным Х. Свифтом для обозначения количества (массы) ДНК, находящейся в гаплоидном наборе ядра (соответственно, диплоидный набор содержит 2С).

С-ПАРАДОКС*. От греч. paradoxos – *неожиданный*. Отсутствие взаимосвязи между количеством ДНК в геноме организма и её кодирующим потенциалом. Другими словами, отсутствие корреляции между размером генома, его сложностью и положением организма на эволюционной лестнице, что первоначально вызывало большое недоумение учёных. Как правило, «величина С» имеет тенденцию к увеличению с повышением сложности организмов, однако встречаются и яркие исключения. Например, у дрозофилы в ядре содержится 0,2 пг ДНК, у костистых рыб в среднем 1,5–1,9 пг, а у человека и мыши, соответственно по 6 и 5 пг. В то же время, у сверчка домашнего – 12 пг, у тритона обыкновенного – 73 пг, у хвостатой амфибии Амфиумы – 168 пг, у двоякодышащей рыбы *Protopterus aethiopicus* – 132 пг, у кукурузы – 15,4 пг и у лилии – 134,2 пг, а у амёбы (*Amoeba dubia*) – 700 пг. К тому же, значительные колебания могут наблюдаться в пределах одного рода, например, среди отдельных видов *анемон* содержание ДНК варьирует в 5 раз. С-парадокс обусловлен наличием в геноме у некоторых организмов значительных количеств некодирующей ДНК (*сателлитной* ДНК), множественной копийностью определённых генов и псевдогенов, а также полиплоидией. Следует подчеркнуть один важный биологический факт, заключающийся в том, что *для всех эукариот характерен избыток ДНК в ядрах*. При этом со степенью сложности организмов гораздо отчётливее коррелирует количество некодирующей ДНК в их геномах, чем количество генов**. Синонимы: *парадокс величины* С, англ. C-*value paradox*, C-*value enigma*.

*Термин впервые использовал американский учёный Томас (C. Thomas, 1971).

**Так у человека области, кодирующие белки, занимают только 1,5 % генома, а остальная часть генома приходится на интроны, простые повторы, транспозоны и ретротранспозоны, SINE- и LINE-элементы, уникальные последовательности, кодирующие различные РНК, конститутивный гетерохроматин и сегментные дупликации.

СИБСЫ. От англ. sibs < (sibling – *дети одних родителей* (брат, сестра)). Потомки (дети) одних и тех же родителей, рождённые в разное время (родные братья и сёстры); являются родственниками *первой степени родства* (у них половина общих генов). Двоюродные сибсы – родственники *третьей степени родства* (у них восьмая часть общих генов). Термин правомочен также и для животных (см. **Полусибсы**).

СИБСЫ СВОДНЫЕ. Дети, не имеющие общих генов, но имеющие общую семейную среду, созданную браком одного из их родителей.

СИГМА-ФАКТОР (δ-фактор). Специальная субъединица бактериальной РНК-полимеразы, необходимая для инициации транскрипции. Влияет на выбор промоторов.

СИКВЕНСНЫЙ СЭМПЛИНГ. От англ. sequence – *последовательность* и example – *образец*. Трудоёмкий метод отбора проб для *сиквенса* (секвенирования), основанный на простом принципе: сильно экспрессирующиеся гены дают большие количества мРНК, чем слабо экспрессирующиеся и, следовательно, будут лучше представлены в библиотеках кДНК. Разработаны новые варианты высокопроизводительного сиквенсного сэмплинга, например, SAGE – аббревиатура от англ. serial

analysis of gene expression – *серийный* ***анализ экспрессии генов*** (см. **Конкатемеры**).

СИМУЛЬТАННЫЙ. От фр. simultane – *одновременный* < от лат. simul – *в одно и то же время*. Например, симультанное инфицирование бактерии двумя штаммами вирусов. Синоним – *симультантный*.

СИМУЛЬТАНТНЫЙ. От лат. simul – *одновременно*, *в одно и то же время*, *совместно*.

СИНГЕННОСТЬ. От греч. syn – *вместе* и «гены». Генетическая идентичность, например, *сингенность* между донором и реципиентом.

СИНДАКТИЛИЯ. От греч. syn – *вместе* и daktylos – *палец*. Генетически обусловленное, безвредное уродство, вызванное срастанием двух и более пальцев кисти или стопы (обычно срастаются только мягкие ткани). Чаще такие нарушения развития конечностей обусловлены мутациями в генах факторов роста фибробластов (FGF) и их рецепторов, в результате чего клетки, расположенные между пальцами, вместо того, чтобы погибнуть через апоптоз, как это положено при нормальном развитии, выживают.

СИНДРОМ*. От греч. syndrom – *стечение*, где syn – *совместный* и dromos – *бег*. Совокупность признаков, имеющих общую причину возникновения (общее происхождение), и характеризующих определённое патологическое состояние организма (определённое заболевание). Различные клинические синдромы служат естественными моделями, помогающими в изучении не только механизмов развития заболеваний, но и механизмов нормального функционирования организма. Синдромы – *это эксперименты, запрещённые для исследователей, но поставленные самой Природой*.

*Большинство названий синдромов являются *эпонимами* (от греч. epi – *после*, *сверху* и onyma – *имя*), где *эпоним* – «дающий своё имя», и называются по фамилиям учёных и врачей, впервые описавших тот или иной синдром.

СИНДРОМ АДРЕНОГЕНИТАЛЬНЫЙ. От лат. adrenalis – *надпочечный* и genitalis – *относящийся к половым органам*. Врождённая гиперплазия надпочечников, которая приводит к усилению продукции андрогенов корой надпочечников – причина ложного женского гермафродитизма. При этом заболевании вирилизация (маскулинизация) затрагивает только внешние половые признаки (органы), но не первичные половые органы.

СИНДРОМ АЛЬПОРТА. Редкое генетическое заболевание, поражающее преимущественно мужчин* (1 из 5000) и обусловленное мутацией гена, кодирующего коллагеновую цепь α_5 IV (коллагена типа IV). В результате мутации нарушается формирование базальной мембраны почечных клубочков, что приводит к почечной недостаточности.

*Тяжесть поражения у женщин выражена меньше.

СИНДРОМ АНГЕЛЬМАНА* (Энгельмана). Редкое наследственное (семейное) заболевание, при котором дети отличаются гиперактивностью, выраженной худобой, маленькой головой и большим ртом с гипертрофированным языком, весёлым характером с приступами немотивированного смеха при тяжёлой умственной отсталости. Из-за ригидности мышц и «дёрганой» походки их ещё называют «дети-марионетки» («Puppet» children). Происхождение синдрома объясняют поведением 15-*й* пары хромосом, которые ведут себя так, как будто обе произошли по мужской линии. Это означает, что в организме матери ещё на стадии овогенеза дедовская хромосома (хромосома отца матери) не претерпела «перепрофилирование» в материнскую (женскую) хромосому (не поменяла свой «знак происхождения»). Связано это с тем, что в хромосоме произошла небольшая мутация в специальном участке, получившем название «*центр импринтинга*», который, образно говоря, как нотариус, переписывает вновь приобретённое имущество (хромосому) на счёт нового владельца. Показано, что вследствие этой мутации у больных «выключен» (или отсутствует) ген UBE_3A (см. **Импринтинг генов и Синдром Прадера-Вилли**).

*Впервые описан в 1965 г. английским врачом Гарри Ангельманом.

СИНДРОМ АПЕРА. Комплекс наследственных аномалий: дизостоз черепа, гипертелоризм, экзофтальм, синдактилия и аркообразное нёбо. Описан французским педиатром Е. Апером (E. Apert, 1868–1940).

СИНДРОМ БАССЕНА–КОРНЦВЕЙГА (Bassen–Kornzweig). Наследственное (аутосомнорецессивное) заболевание, характеризующееся отсутствием в плазме крови липопротеинов с плотностью ниже 1,063 (*абеталипопротеинемия*), акантоцитозом (см. **Акантоцитоз** в разделе **«Клеточная биология»**), пигментной дегенерацией сетчатки, нарушениями кишечного всасывания.

СИНДРОМ БЕКВИТА–ВИДЕМАНА. При этом синдроме на отцовской хромосоме из 11-*й* пары находятся две копии гена инсулиноподобного фактора роста II (IGF-II), что приводит к резкому увеличению размеров внутренних органов (сердца, печени) и увеличению частоты образования опухолей уже у эмбрионов (см. также **Импринтинг генов**).

СИНДРОМ БЛЮМА. Синдром, обусловленный мутациями в гене фермента гиразы, взаимодействующей с G- и C-богатыми участками ДНК в теломерах хромосом, характеризующихся необычными конформациями ДНК (триплексами или квадруплексами). При этом возникает спектр патологических изменений от специфических хромосомных перестроек до характерного внешнего вида больных (см. **Теломеры** в разделе **«Клеточная биология»**).

СИНДРОМ BLOOM. В основе синдрома лежит хромосомная аберрация, приводящая к потере гена Brca2 (*breast cancer associated gene*) – гена, ас-

социированного с развитием рака молочных желёз и яичников.

СИНДРОМ ВЕРНЕРА*. Синдром преждевременного старения с аутосомно-рецессивным типом наследования. Ускоренное старение начинается после полового созревания, в возрасте 15–30 лет (прогерия взрослых), при этом наблюдается ранее поседение, облысение, изменения кожи по типу склеродермии, атеросклероз, снижение толерантности к глюкозе (диабет), двусторонняя ювенильная катаракта, гипогонадизм, у женщин преждевременная менопауза. Средняя продолжительность жизни составляет около 45 лет. При этом синдроме процесс укорочения теломер (см. **Теломеры** в разделе **«Клеточная биология»**) происходит со значительно большей скоростью, чем в норме. Возможно, что это следствие большей пролиферативной активности клеток организма больного, регенерирующих на фоне повышенного оксидативного стресса, обусловленного мутацией в супероксиддисмутазе. Показано, что фибробласты кожи больных прогерией Вернера обладают пониженным потенциалом удвоения в культуре (см. **Прогерия**).

*Синдром впервые был описан в 1904 г. немецким врачом Отто Вернером (O. Werner).

СИНДРОМ ВЕРНИГЕ – КОРСАКОВА. Развивается на фоне резко выраженного дефицита витаминов, главным образом, витамина B_1 (тиамина). Основные симптомы синдрома связаны со снижением памяти, критики, адекватной оценки собственного поведения, а также с рядом других физиологических нарушений. Часто причиной развития синдрома служит привычка, обусловленная повсеместным распространением быстрого, но нездорового типа питания – еды на ходу, или снэка (от английского snack – *закуска*).

СИНДРОМ ВИЛЬЯМСА. Опухоль почек. Причиной синдрома является делеция в 7-*й* хромосоме, приводящая к появлению целой группы аномалий в развитии ребёнка, получивших название этого синдрома. Дети с этим синдромом дружелюбны и очень хорошо определяют состояние другого человека по выражению его лица.

СИНДРОМ ВОЛЬФА – ХИРШХОРНА. Редкое и очень тяжёлое заболевание, приводящее к гибели в раннем возрасте, обусловленное отсутствием в геноме индивида гена *Вольфа-Хиршхорна*, содержащего повторы триплета CAG. Этот ген, локализованный в хромосоме 4 (делеция в хромосоме 4), является одним из наиболее известных в клинической генетике генов в связи с его причастностью к такому заболеванию, как *хорея Хантингтона* (см. **Хорея Хантингтона**).

СИНДРОМ ГАРДНЕРА. Генетический синдром, характеризующийся высокой вероятностью возникновения опухолей.

СИНДРОМ ГЕРСТМАННА – ШТРЕУССЛЕРА – ШЕЙНКЕРА (GSS). Нейродегенеративное заболевание прионного типа (см. также **Прионы** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

СИНДРОМ ГИЛЛАЙНА – БАРРЕ. Характеризуется демиелинизацией нервных волокон и нарушением проведения нервных импульсов. Обусловлен нарушением синтеза некоторых интегральных белков миелиновой оболочки, удерживающих вместе многочисленные мембранные бислои, образующие изолирующую структуру нервного волокна.

СИНДРОМ ГОЛДЕН ХАРДЕ. Патология внутриутробного развития, характеризующаяся отсутствием у плода части лица (челюсти).

СИНДРОМ ГОТТРОНА*. Семейная *акрогерия*, наследуемая по аутосомно-рецессивному типу (от греч. acron – *конечность* и heron – *старик*). Характеризуется врождённой гипоплазией и атрофией кожи конечностей и преждевременным старением.

*Описан немецким дерматологом Г. Готтроном (H. Gottron, 1890–1974).

СИНДРОМ ГУРЛЕРА. Лизосомная болезнь накопления, вызванная избыточным накоплением в клетках *мукополисахаридов* (МПС).

СИНДРОМ ДАУНА (болезнь Дауна). Заболевание впервые было описано в 1866 г. английским врачом Джоном Лэнгдоном Дауном под названием «монголизм»*, поскольку для людей с синдромом Дауна характерен специфический облик лица – косой разрез глаз с выраженной складкой у внутреннего угла верхнего века – *эпикантом* (от греч. epi – *на*, *над* и canthus – *угол глаза*). Синдром Дауна относится к аутосомным синдромам и представляет собой наиболее часто встречающийся врождённый генетический порок (один случай на 600–800 рождений). Синдром обусловлен *трисомией*** по 21-*й* хромосоме, приводящей к выраженной умственной отсталости и ряду морфологических отклонений. Обычно наблюдаются аномалии внутренних органов и внешности, такие как: небольшая круглая голова с покатым лбом, нос с низкой седловиной переносицы, уши с маленькой мочкой и гипертрофированный язык, вследствие чего рот у больных всегда полуоткрыт (см. также **Дерматоглифика**). Пальцы рук короткие, толстые, вторая фаланга мизинца гипоплазирована, что ведёт к его искривлению внутрь. У мальчиков наблюдается *гипоплазия* половых органов и *крипторхизм*. Кроме того, больные синдромом Дауна быстро стареют и часто страдают особой формой болезни Альцгеймера, приводящей к преждевременной смерти (редко доживают до 40 лет). Для пренатальной диагностики синдрома, кроме кариотипирования клеток околоплодной жидкости, часто используют «тройной» тест (см. соответствующую статью), с помощью которого в сыворотке крови матери определяют уровень альфа-фетопротеина (АФП), который резко снижается при синдроме

Дауна. При синдроме Дауна наблюдается некоторая избыточность фермента супероксиддисмутазы (SOD), поскольку ген, кодирующий этот фермент, локализован на хромосоме 21.

В 6 % случаев наблюдается так называемый *транслокационный* синдром Дауна, когда 21-я хромосома сливается с хромосомой 13 (см. **Робертсоновские транслокации**).

*В настоящее время этот термин в западной литературе не используется по причинам этического характера.

***Механизм образования трисомии следующий*: В редких случаях при созревании яйцеклетки из-за нерасхождения гомологичных хромосом в ней оказываются две парные хромосомы. Оплодотворение добавляет ещё одну – отцовскую, в результате чего в зиготе уже оказываются три гомологичные хромосомы. Обычно трисомия по любым хромосомам ведёт к гибели эмбриона, обусловленной диспропорцией биохимических процессов в клетках. Но в случае с самой маленькой 21-*й* хромосомой эмбрион выживает. В 90 % случаев болезни Дауна аномалии происходят при созревании яйцеклетки и только в 10 % – сперматозоида. Принято считать, что одной из главных причин «нерасхождения» является возраст роженицы, превышающий физиологический оптимум.

СИНДРОМ ДИ ДЖОРДЖИ. Синдром проявляется склонностью к шизофрении. У больных людей отсутствует участок на 22-*й* хромосоме, в котором располагается ген COMT (один из первых генов, «обвинённых» в развитии шизофрении), кодирующий фермент катехол-о-метил-трансферазу, вовлечённую в метаболизм *дофамина*.

СИНДРОМ ЖАКОБ. Дисомия по Y-хромосоме, когда в генотипе мужчины обнаруживается лишняя Y-хромосома. Генотип (47, XYY). Синдром описан в 1965 г. шотландской исследовательницей Патрисией Жакоб, изучавшей психических больных с крайне агрессивным, жестоким характером поведения. Синдром послужил красноречивым подтверждением идей Чезаре Ломброзо о «врождённых преступниках». К сожалению, синдром имеет высокую частоту встречаемости 1:1 000.

СИНДРОМ ЖИЛЬБЕРА*. Аутосомно-доминантный синдром, представляющий собой распространённую (выявляется у 2–5 % европейцев) простую семейную, хронически протекающую *холемию* (называемую также *пигментным гепатозом*), характеризующуюся умеренным интермиттирующим** повышением содержания в крови непрямого (связанного) билирубина. Заболевание впервые проявляется в юношеском и молодом возрасте, в 8–10 раз чаще у мужчин, и обусловлено нарушениями внутриклеточного транспорта билирубина к месту его соединения с глюкуроновой кислотой (обычно нарушается захват билирубина микросомами сосудистого полюса гепатоцита при участии глютатион-8-трансферазы). Синонимы: *ювенильная перемежающаяся желтуха****, *простая семейная холемия*, *семейная негемолитическая желтуха*, *конституциональная гипербилирубинемия*, *идиопатическая неконъюгированная гипербилирубинемия*, *болезнь Жильбера*.

*Описан впервые в 1907 г. французским врачом Gilbert.

**От лат. intermittere – *прерывать*.

***Англ. jaundice, греч. icterus, ictericus – *желтуха*, *желтушный* (иктеричный).

СИНДРОМ ИМЕРСЛУНД–ГРЕНСБЕКА*. Рецессивно наследуемая форма детской анемии**, при которой в результате поражения кишечного эпителия нарушается всасывание витамина B_{12}. Заболевание вызвано мутацией в каком-либо одном из двух генов, кодирующих белки, называемые «кубилин»*** и «амнионлесс»****, связанных с выделительной функцией почек. Эта мутация относится к группе так называемых *мутаций основателя* и принадлежит к древнейшей из известных мутаций (см. **Мутации-основателя**). Установлено, что она возникла примерно 13 600 лет назад у индивидуума-основателя в одной из предковых ближневосточных популяций и получила широкое распространение во всём мире среди арабов, турок и евреев.

*Синдром был выявлен в 1964 г. двумя педиатрами – норвежкой Ольгой Имерслунд (Olga Imerslund) и финном Ральфом Гренсбеком (Ralph Gränsbeck).

**Заболевание, как правило, проявляется у детей в первые два года жизни, и раньше приводило к летальному исходу. Такие дети обречены в последующем на пожизненные инъекции *цианокобаламина* (витамина B_{12}).

***От лат. cubilis – *ложе*, *упор*, *основа* и греч. protein – *белок*.

****От греч. amnion – *жидкость*, *влага*, *поток* и англ. less – *меньше*, *в меньшей степени*.

СИНДРОМ КАЛМАНА. Выражается нарушениями репродуктивной функции организма. При этом заболевании в гипоталамусе отсутствуют нейроны, продуцирующие гонадотропин-рилизинг-гормоны (регуляторные нейропептиды). Эти нейроны в процессе онтогенеза образуются из клеток назальной области и мигрируют в мозг. При синдроме Калмана назальные клетки по каким-то причинам не могут мигрировать и гибнут. В результате гипофиз, не получающий гипоталамические стимулы, не образует гонадотропные гормоны, что и является причиной бесплодия.

СИНДРОМ КАРПЕНТЕРА. Аутосомно-рецессивный порок развития, при котором нарушения, свойственные акроцефалополисиндактилии I (см. соответствующую статью), сочетаются с умственной отсталостью, ожирением и гипогонадизмом. Синдром описан английским педиатром Карпентером (G. Carpenter, 1859–1910, от англ. carpenter – *плотник*).

СИНДРОМ КАРТАГЕНЕРА. Сложная группа редких генетических нарушений, при которых повреждаются гены, ответственные за формирование различных компонентов аксонемы ресничек. Например, заболевание может быть связано с дискинезией ресничек мерцательного эпителия, выстилающего лёгочные пути. При этой патологии эпителий как бы перевёрнут и реснички гонят ток жидкости, покрывающей слизистую дыхательных путей, внутрь лёгких, а не наружу, как это происходит в норме. Это приводит к постоянным бронхолёгочным воспалительным заболеваниям у детей. Заболевание обусловлено редчайшим сочетанием родительских генов в результате сайт-специфической рекомбинации. При этом оба родителя здоровые люди. Причина заболевания была установлена только после секвенирования геномов родителей и больного ребёнка. В то же время некоторые формы синдрома имеют чёткую наследственную основу, так как иногда заболевание поражает сибсов. У таких пациентов реснички могут терять центральную пару микротрубочек или периферические дуплеты микротрубочек смещаются к центру, или, наконец, могут отсутствовать радиальные спицы (см. **Аксонема** в разделе **«Клеточная биология»** и **Синдром неподвижных ресничек**).

СИНДРОМ КЛА(Я)ЙНФЕЛЬТЕРА*. Дефект полового развития, вызванный определённой формой анеуплоидии половых хромосом, выраженной в виде дисомии по Х-хромосоме у мужчин (кариотип – 47, XXY), или полисомии, когда возникают наборы XXXY, XXXXY и даже XXXXXY. Анеуплоидия вызвана нерасхождением пар женских половых хромосом в половых клетках (чаще в стареющих ооцитах). Носители дефекта в целом имеют мужской фенотип, но с некоторыми особенностями**. У них недоразвиты семенники и пенис, увеличены молочные железы, удлинены конечности и слабо выражено оволосение лица и тела. Наконец, для них характерны высокий голос и пониженный уровень интеллекта. Некоторые носители дефекта не имеют никаких внешних клинических проявлений патологии, кроме бесплодия, которое обусловлено тем, что в половых железах не образуются жизнеспособные половые клетки (они погибают на стадии дифференцировки ещё в раннем детстве или в начале полового созревания). У них наблюдается также пониженный уровень тестостерона в крови (возможно как первоначальная причина). Механизм развития синдрома может быть связан с переизбытком некоторых генных продуктов, экспрессированных избыточными Х-хромосомами.

*Синдром описан в 1942 г. американским врачом Гарри Клайнфельтером.

**Синдром Клайнфельтера является ярким примером, подтверждающим тот факт, что определение мужского пола у человека зависит от Y-хромосомы даже при наличии любого количества Х-хромосом.

СИНДРОМ КОМБИНИРОВАННОГО ИММУНОДЕФИЦИТА. Редкое, тяжёлое наследственное заболевание иммунной системы, при котором Т-клетки больных не способны запускать иммунный ответ. Вызвано дефектом (мутацией) гена, детерминирующего образование белка *Orai1**, являющегося компонентом кальциевого ионного канала (или модулятором воротного механизма канала, который открывает и закрывает канал).

*Белок получил название от имени одного из персонажей древнегреческой мифологии – стража, охраняющего ворота в небесное царство.

СИНДРОМ «КОШАЧЬЕГО ГЛАЗА» (syndrome «cat eye», CES). Редкий *геномный синдром*, связанный с тетрасомией *части короткого плеча* (*p*) 22-й хромосомы (сегмент 22*p*11), в которой обнаружены 14 генов-кандидатов. Картина изменений при этом заболевании очень сложная и включает отклонения в развитии скелета, лица, половых органов, сердца, почек и глаз. Затрагивается также умственное развитие ребёнка.

СИНДРОМ «КОШАЧЬЕГО КРИКА» (syndrome «cat-cry», «cri du cat»). Геномный синдром, обусловленный моносомией по фрагменту *p*15 5-й хромосомы, возникающей в результате делеции её короткого плеча. Новорождённые дети с синдромом «*cri du cat*» издают жалобные звуки, похожие на мяуканье кошки. Болезнь характеризуется отклонениями в развитии гортани (причина изменённого крика), микроцефалией и выраженной умственной отсталостью. Фенотипически такие дети имеют лунообразное лицо с низко расположенными деформированными ушами, отличаются задержкой роста и гипертелоризмом (см. **Гипертелоризм** и **Дефишенси**). Синонимы: *синдром Лежена**, *синдром 5p-15.*

*Жером Лежен (Jerome Lejeune, 1926–1994) французский генетик и врач.

СИНДРОМ ЛЕША–НАЙХЕНА (ЛЕШ–НИХАНА). Моногенное заболевание, обусловленное отсутствием гипоксантин-гуанин-фосфо-рибозилтрансферазы (ГГФРТ, англ. HG-PRT). Наследуется как сцеплённый с Х-хромосомой рецессивный признак. Сопровождается тяжёлой гиперурикемией и образованием камней мочевой кислоты, а также неврологическими нарушениями (корковый паралич, хореоатетоз, судороги и склонность к членовредительству).

СИНДРОМ ЛЕЯ (Leigh syndrome*). Чаще фатальное, аутосомно-рецессивное нейродегенеративное заболевание, проявляющееся уже в раннем возрасте и выражающееся торможением психомоторики (мышечной скованностью), вызванным дисфункциями стволовой области мозга или базального ганглия. Заболевание обусловлено мутациями, по меньшей мере, в 5-ядерных генах,

кодирующих белки митохондриального комплекса I. Некоторые случаи синдрома Лея вызываются также мутациями в генах комплекса II (*сукцинатдегидрогеназа*).

*Описан в 1951 г. Д. Лейем (D. Leigh).

СИНДРОМЛИ-ФРОМЕНИ*(Ли-Фраумени, Li-Fraumeni cancer syndrome). Генетическая предрасположенность к развитию онкологических заболеваний (наследственный рак груди, саркомы мягких тканей у детей), вызванная мутацией в гене-супрессоре p53** (его ещё обозначают как TP53). Опухоли возникают с вероятностью 50 % до 40 лет и даже в детстве. При этой патологии нарушен механизм включения («запуска») апоптоза (см. **Апоптоз** в разделе **«Клеточная биология»**). Синоним – *Фредерика-Фромени синдром*.

*Американский терапевт (Li-Fraumeni J., p. 1933 г.).

**Ген p53 называют «*стражем генома*».

СИНДРОМ ФРАГИЛЬНОЙ (ломкой) Х-ХРОМОСОМЫ. От лат. fragilis – *ломкий*, *хрупкий*. Клинические проявления синдрома и ломкость Х-хромосомы обусловлены многократным увеличением в первом экзоне гена FMR-1* тринуклеотидного повтора CGG (норма от 5 до 50 повторов). В результате мутационных изменений синтез белка, кодируемого геном FMR-1, снижается. Внешне больные имеют сильно вытянутые, «лошадиные» лица, с торчащими ушами, также наблюдаются генитальные аномалии и умственная отсталость, однако не мешающая большинству быть социально адаптированными. Кроме того, для больных с синдромом ломкой хромосомы характерны дефицит внимания, когнитивный диссонанс и тревожность. Тяжесть клинического проявления синдрома коррелирует с числом амплифицированных CGG-повторов. В последующих поколениях заболевание протекает с эффектом *антиципации***. В экспериментах на мышах обнаружено, что мутация в гене, кодирующем p21-активируемую киназу, препятствует снижению синтеза белка – продукта гена FMR-1. Этот факт может послужить основой для разработки терапевтических подходов в лечении заболевания, основанных на применении препаратов, подавляющих активность, или синтез p21-активируемой киназы.

*Аббревиатура от англ. fragile X mental retardation – *задержка умственного развития при ломкой Х-хромосоме*.

**От лат. anticipatio – *предвосхищение*. В данном контексте – *усиление тяжести заболевания*.

СИНДРОМ МАРФАНА*. Врождённое нарушение развития мезодермальных и эктодермальных тканей (заболевание относится к группе дисплазий соединительной ткани**). Аутосомно-доминантное заболевание с неполной пенетрантностью. При синдроме Марфана у человека может наблюдаться очень высокий рост, удлинённые конечности и пальцы (арахнодактилия – «паучьи» пальцы), вогнутая грудная клетка, повышенная подвижность суставов, пороки сердца и аорты (очень большой диаметр аорты при истончённой стенке (аневризме), что является наиболее грозным признаком заболевания), а также дефекты хрусталиков глаз (смещение хрусталика – эктопия). Для синдрома Марфана характерно диспластическое тело с широким задом. Заболевание относится к коллагенозам, вызванным мутациями в гене *фибриллина* (самые частые случаи), а также мутациями в генах двух факторов роста («минорные» гены) и дефектами созревания проколлагена III типа, в результате чего происходит нарушение образования поперечных сшивок между коллагеновыми фибриллами, формирующими соединительную ткань. Синоним – *гипертелоризм*.

Для синдрома Марфана характерен высокий уровень адреналина в крови, что приводит не только к развитию сердечно-сосудистых осложнений, но у некоторых лиц и к повышенной умственной активности и одарённости. Гипертелоризмом страдал фараон Эхнатон – отец Тутанхамона. Марфанистами также были такие выдающиеся и незаурядные личности, как королева Шотландии Мария Стюарт, итальянский скрипач-виртуоз Николо Паганини, 16-й президент США Авраам Линкольн, президент Франции генерал Шарль де Голь, датский сказочник Ганс Христиан Андерсен, великий русский композитор и пианист С.В. Рахманинов, детские писатели С.Я. Маршак и К.И. Чуковский (Н.В. Корнейчуков), академик Л.Д. Ландау. Советский генетик В.П. Эфроимсон считал синдром Марфана генетическим признаком гениальности.

*Впервые синдром был описан французским педиатром Бернардом-Жаном Антуаном Марфаном (B.J.A. Marfan, 1858–1942).

**В настоящее время описано 240 нозологических форм дисплазий соединительной ткани.

СИНДРОМ MELAS. Аббревиатура англ. «Mitochondrial Encephalomyopathy, Lactic Acidosis and Stroke-like episodes» – *митохондриальная энцефаломиопатия*, *лактат-ацидоз* (лактацидоз) *и инсультоподобные эпизоды*. Системное, в тяжёлых случаях смертельное заболевание, начинающееся у детей после короткого периода раннего нормального развития и выражающееся в низкорослости и повторяющихся инсультоподобных эпизодах (гемипарезы, гемианопсии, корковая слепота). У некоторых больных наблюдаются миоклоническая эпилепсия, фокальные или генерализованные припадки, тугоухость, рвота и развивается деменция. Отличительный признак заболевания – лактацидоз. Заболевание возникает спорадически или наследуется по материнской линии и вызывается в 90 % случаев мутациями в гене митохондриальной* лейциновой тРНК**, что приводит к снижению синтеза митохондриальных белков.

*Отсюда и наследование по материнской линии.

**Значительно реже синдром MELAS связан с мутацией, приводящей к дефекту субъединицы MTND4, входящей в состав комплекса I дыхательной цепи.

СИНДРОМ МЕНКЕ (синдром курчавых волос). Наследственный опосредованный коллагеноз, вызванный дефицитом медьсодержащего фермента *лизиноксидазы* и нарушением образования поперечных сшивок при созревании коллагенов. Первичная причина заболевания – нарушение метаболизма меди.

СИНДРОМ МИЛЛЕРА. Редкое генетическое заболевание, приводящее к аномалии лицевых мышц и конечностей. Обусловлен дефектами по двум генам, вызванным необычной сайт-специфической рекомбинацией нормальных родительских генов.

СИНДРОМ МОРРИСА (Моррисона). Ложный гермафродитизм. Иначе синдром *андрогенной нечувствительности* или *тестикулярной феминизации*, при котором лица с мужским генотипом XY развиваются в фенотипических женщин. Связано это с тем, что в клетках отсутствуют рецепторы для андрогенов (в частности, для тестостерона), которые вырабатываются в достаточном количестве. Описана вариация синдрома андрогенной нечувствительности, при которой у детей с генотипом XY и нормальным уровнем тестостерона отсутствовал фермент 5-α-редуктаза, из-за чего не синтезировался дигидротестостерон. Предполагают, что синдром Морриса был у спасительницы Франции Жанны Д'Арк.

СИНДРОМ МЮНКЕ* (венечный краниосиностоз). Врождённое заболевание, связанное с мутацией в гене 3-го рецептора фактора роста фибробластов (FGFR3), затрагивающей высокомутабельный сайт в 250 положении молекулы белка, приводящей к преждевременному сращению швов черепа (см. «**Горячая точка**» и **Краниосиностоз**).

*Молекулярно-генетическая природа заболевания была установлена в 1997 г. большим коллективом авторов под руководством немецкого генетика Максимилиана Мюнке (Maximilian Muenke), работающего в США.

СИНДРОМ НЕПОДВИЖНЫХ РЕСНИЧЕК. Иначе – *синдром дискинезии ресничек*. Редкие генетические дефекты, приводящие к половой стерильности у мужчин в результате отсутствия в аксонемах сперматозоидов *динеиновых ручек*. Эти же пациенты обычно с детства страдают хроническими респираторными заболеваниями. Подобная симптоматика характерна также для различных форм *синдрома Картагенера* (см. **Аксонема**, **Динеин** в разделе **«Клеточная биология»** и **Синдром Картегенера**).

СИНДРОМ НОАКА. Аутосомно-доминантный порок развития, характеризующийся акроцефалией, синдактилией и удвоением больших пальцев ног (акроцефалополисиндактилия I). Описан немецким педиатром М. Ноаком (M. Noack).

СИНДРОМ ОГДЕНА*. Врождённое, сцепленное с полом заболевание, обусловленное генетическим дефектом одного из генов Х-хромосомы, и проявляющееся у мальчиков «букетом» симптомов, включая толстую морщинистую кожу и нарушение сердечного ритма. Обычно новорождённые с синдромом Огдена не доживают до одного года.

*Название синдрома дано по месту проживания семьи, у членов которой была выявлена мутация, приводящая к заболеванию.

СИНДРОМ ОДАРЁННОСТИ. Иначе savante* syndrome. Вспомните главного героя фильма «Человек дождя» и всё поймёте.

*От фр. savant – *крупный учёный*.

СИНДРОМ ПАРКИНСОНА (болезнь Паркинсона). Спорадическое нейродегенеративное заболевание, возникающее обычно в возрасте 40–70 лет, при котором поражаются (отмирают) нейроны «чёрной субстанции» (субстанции niger) – части среднего мозга, продуцирующие нейромедиатор *дофамин*, что приводит к резкому увеличению активности определённых участков головного мозга. Клинически проявляется дрожанием конечностей и головы, заторможенностью движений и снижением когнитивных функций. Для лечения симптомов заболевания обычно применяют предшественник дофамина – препарат L-допа, или иными способами подавляют избыточную активность нейронов мозга в области субталамического ядра*. Генетическая обусловленность характерна примерно для 10 % случаев заболевания.

*В Нью-Джерси (США) сделаны попытки генно-инженерной терапии заболевания путём введения в область субталамического ядра генных конструкций в вирусном векторе, содержащих фермент декарбоксилазу глютаминовой кислоты, продуцирующую гамма-аминмаслянную кислоту, тормозящую активность нейронов головного мозга во многих его областях.

СИНДРОМ ПАТАУ. Генетическая аутосомная аномалия у человека, связанная с нерасхождением в яйцеклетке 13-й пары хромосом (трисомия 13), вследствие чего все клетки тела содержат по 47 хромосом. Эта аномалия приводит к рождению нежизнеспособных детей (продолжительность жизни не более года) с расщеплённым нёбом, а часто и расщелиной верхней губы, несоразмерно большим треугольным носом и сращёнными глазами, или даже их отсутствием, а также с дополнительными пальцами на руках и ногах. Как правило, наблюдаются также аномалии внутренних органов – печени, поджелудочной железы, селезёнки (двойная селезёнка), сердца и почек.

СИНДРОМ ПРАДЕРА–ВИЛЛИ*. Редкое генетическое заболевание с множественной симптоматикой, приводящее к органическим поражениям мозга. Дети с этим синдромом отличаются

чрезмерной полнотой и рыхлостью тела, при выраженной бледности кожи, с короткими ручками и ножками, странной формой глаз и рта, недоразвитостью половых органов и заторможенной психикой в более позднем возрасте. С младенчества им характерна беспредельная булимия (обжорство). Чаще всего дети с синдромом Прадера-Вилли появляются в тех же самых семьях, в которых временами появляются и дети с синдромом Ангельмана (см. **Синдром Ангельмана**). Причина заболевания обусловлена попаданием в яйцеклетку из-за нерасхождения двух материнских хромосом 15 и удалением отцовской, в результате чего включаются два гена UBE_3A** вместо одного, но при этом не работают гены SNRPN и IPW, следующие за геном UBE_3A и расположенные в так называемом *центре импринтинга*.

*Впервые описан в Швейцарии в 1956 г.

**Ген UBE_3A кодирует E_3 убихинон лигазу, работающую не только в лимфатических клетках, но и в тканях мозга, как у мыши, так и у человека.

СИНДРОМ РЕЙЕ. Специфическое поражение митохондрий* клеток печени, приводящее к вторичной оротовой ацидурии.

*Митохондрии оказываются неспособными утилизировать карбомоилфосфат, вызывающий избыточное образование оротовой кислоты.

СИНДРОМ РЕТТА. Нарушения в развитии мозга, поражающие исключительно девочек и приводящие к серьёзным психическим отклонениям. Заболевание обусловлено мутацией в гене *MeCP2*, влияющей на транспозицию одного из длинных диспергированных повторов (*L1*)*, что приводит к значительному увеличению числа вставок *L1* в нейронах мозга у таких пациентов.

*От англ. long interspersed element 1 – *длинный диспергированный элемент* (повтор).

СИНДРОМ СЕККЕЛЯ. Тяжёлая патология развития, обусловленная внутриутробной задержкой роста плода, приводящая не только к низкорослости, но и другим аномалиям, главная из которых – *микроцефалия*. Носителей этого наследственного семейного синдрома называют также «птицеголовыми карликами». Заболевание связано с нарушением образования белка – *перицентрина**, участвующего в делении клеток, а, следовательно, и в процессах развития и роста мозга и тела. Предполагают, что особый (мутантный) вариант гена перицентрина был свойственен людям, жившим на индонезийском острове Флорес, которые отличались низким ростом и незначительными размерами головного мозга**.

*В геноме человека идентифицирован ген перицентрина; оказалось, что он функционирует в тесной связке с геном, участвующим в репарации ДНК.

В 1998 г. археологи сделали сенсационное открытие, обнаружив в пещере Лиань Буа индонезийского острова Флорес («Цветок») останки ископаемого карликового гоминида, относящегося к роду *Homo* (*Homo floresiensis*, а журналисты тут же окрестили его *хоббитом*) и жившего всего 13–18 тыс. лет назад. Подтверждением правдивости находки служат предания, сохранившиеся и по сей день в деревнях Флореса, о кровожадном волосатом маленьком человечке по прозванию «ибугого» – «бабушке, которая ест всё подряд». Хотя размеры тела и головного мозга этого гоминида чрезвычайно малы (череп у флоресского человека размером всего с крупный грейпфрут, 417 $см^3$)*, но он умел изготавливать орудия труда и коллективно охотился. Эти факты у многих скептически настроенных учёных-антропологов породили сомнения в такой выдающейся продуктивности мозга флоресских лилипутов, поскольку такого малого объёма мозга не было обнаружено ни у одного представителя гоминид, и даже у прогрессивных приматов, живших последние 3 млн лет. Поэтому, это существо то признавалось самостоятельным видом, то считалось современным человеком, но с серьёзной патологией развития – *микроцефалией*, т.е. с аномально недоразвитым мозгом. Недавно появились новые данные, касающиеся изучения не только черепа, но и запястья флоресского хоббита, которые приближают его к ранним гоминидам и шимпанзе и отдаляют от современных людей и даже от неандертальцев.

***Для сравнения, объём черепа у австралопитеков составляет 457–545 $см^3$.

СИНДРОМ СМИТ – МАДЖЕНИС* (SMS). Вызывается делецией участка 17*p*11,2 в коротком плече 17-*й* хромосомы (выпадает примерно 5 млн п.н.) и характеризуется множественными аномалиями, включающими брахицефалию, прогнатию и умственную отсталость. Поведение этих детей отличается импульсивностью, агрессивностью и склонностью к самоистязанию и членовредительству. Выпадающий участок в этом районе локализован между повторами размером в 200 т.п.н., что повышает вероятность неравного кроссинговера (рекомбинации), в результате чего на одной хромосоме возникает *делеция*, а на другой (гомологичной хромосоме), *реципрокная дупликация*. Индивид, получивший хромосому с дуплицированным районом, будет *трисомиком* по этому району, что приведёт к умеренной задержке умственного развития и *дисморфным* расстройствам**.

*Синдром был описан в 1986 г. коллективом американских генетиков под руководством Энн Смит (Ann Smith) и Рут Эллен Маджениc (Ruth Ellen Magenis).

***Dysmorphic disorder* – психическое расстройство, выражающееся недовольством своей внешностью и здоровьем, и стремлением их исправить, удалив часть тела.

СИНДРОМ ТЁРНЕРА* (Turner's Syndrom, Тюрнера). Генетическая аномалия у женщин, вы-

званная полным отсутствием второй Х-хромосомы (моносомия по Х-хромосоме, кариотип – 45, Х0), приводящая к недоразвитию яичников, молочных желёз и маленькому росту** (не выше 150 см). Диагностический признак синдрома при рождении – характерные кожные складки, расположенные на шее сзади (так называемая «шея сфинкса») и низкая масса тела. У женщин с синдромом Тернера, по-видимому, наблюдается дефицит некоторых генных продуктов (см. **Псевдоаутосомный район**). К синдрому Тернера также относится патология, вызванная отсутствием части Х-хромосомы (делеция её короткого плеча, или *мозаицизм*), как у мужчин, так и у женщин. Казалось бы, что у женщин не должно быть никаких проблем из-за наличия второй целой хромосомы. И действительно, женщины с этим синдромом выглядят вполне здоровыми, с нормальным интеллектом, однако, если дефектная хромосома унаследована от отца, то такие женщины имеют серьёзные проблемы с адаптацией в социуме.

*Впервые описан американским эндокринологом Генри Тернером в 1938 г. В отечественной литературе синдром обозначается как Шерешевского – Тернера.

За низкорослость, по-видимому, частично ответственен ген *SHOX*, расположенный в псевдоаутосомном районе (см. **Псевдоаутосомный район).

СИНДРОМ ТРИПЛО-Х. Трисомия по Х-хромосоме (кариотип – 47, ХХХ). Внешне такие женщины отличаются от нормальных только высоким ростом и часто даже фертильны (см. **Фертильность**). Интеллект у них в пределах нормы или чуть ниже.

СИНДРОМ ТУРЕТТА. Характеризуется склонностью к неудержимому употреблению инвективной* лексики.

*От позднелат. invectiva – *бранная речь*.

СИНДРОМ ЦЕЛЬВЕГЕРА. Наследственное, смертельное уже в детском возрасте заболевание, связанное с генерализованным нарушением образования пероксисом и синтеза их важнейших ферментов из-за мутации фактора сборки пероксисом. При этом заболевании наблюдается повышенное содержание жирных кислот с очень длинными боковыми цепями (ЖКОДЦ) и пипеколиновой кислоты, а также нарушение синтеза желчных кислот.

СИНДРОМ ШЕРЕШЕВСКОГО – ТЕРНЕРА*. Моносомия по половой хромосоме Х (синдром ХО с частотой встречаемости 1 на 3 000 новорождённых девочек), при которой выявляется аномальный кариотип (45 хромосом, 22 пары аутосом и одна Х-хромосома) и отсутствие полового хроматина (телец Барра). Для большинства случаев характерно отсутствие *примордиальных фолликулов* (см. **Примордиальный фолликул** в разделе **«Эмбриология и гистология»**). При синдроме обнаруживаются пороки развития сердечно-сосудистой системы (коарктация аорты), мочевыделительной системы, ЖКТ и костной системы (аномалии скелета – сращение позвонков, бочкообразная грудная клетка, вальгусное положение стоп и другие аномалии) (см. **Вальгус** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**). В случае наличия соответствующих мутаций при синдроме наблюдается полное проявление таких сцепленных с полом заболеваний как гемофилия, псевдогипертрофированная форма миопатии и цветовой слепоты (дальтонизма).

*В 1925 г. Н.А. Шерешевским была описана больная с первичной аменореей, низким ростом и недостаточным развитием вторичных половых признаков. В 1938 г. английский врач Тёрнер (Turner) опубликовал клинические данные по семи больным с аналогичной клиникой.

СИНДРОМ УРБАХА – ВИТЕ (Urbach – Wiethe Disease). Редкое генетическое заболевание, не угрожающее жизни, клинически проявляющееся в виде характерных узелковых образований на коже и слизистых оболочках, возникающих в результате нарушений белкового и жирового обмена. Заболевание сопровождается также полным отсутствием у пациентов беспокойства и страха. Установлено, что причина такой редкой психической аномалии – врождённое отсутствие в мозгу у таких людей миндалевидного тела (см. **Миндалина** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**). Синоним – *липоидный протеинозом*.

СИНДРОМ ЭДВАРДСА. Трисомия по 18-*й* хромосоме (аутосомный синдром). Проявляется комплексом аномалий развития (ямкообразный подбородок, сжатые за счёт повышенного тонуса пальцы рук, маленькие глаза, неправильной формы уши), приводящих к нежизнеспособности ребёнка.

СИНДРОМ ЭЛЕРСА – ДАНЛОСА. Наследственный коллагеноз с разнообразными молекулярными дефектами главным образом коллагена III типа, вызванный нарушением процессинга (созревания) его предшественников.

СИНДРОМ ЭЛЛИСА – ван КРЕВЕЛЬДА. Форма наследственной карликовости, распространённая в популяции Амишей*, живущих близ Ланкастера (штат Пенсильвания), и почти отсутствующая в других популяциях (см. **«Эффект основателя»**). Для этой патологии также характерны *полидактилия* (см. **Полидактилия**), наличие у детей зубов при рождении и ряд других отличительных признаков.

*Название потомков немецких (швейцарских?) религиозных сектантов, бежавших в Америку от гонений и живущих в настоящее время небольшими фермерскими коммунами в основном в штатах Огайо, Пенсильвания и Индиана. Отличаются крайним консерватизмом жизни, стараются жить так, как жили их предки 300 лет назад, носят такую же одежду, используют ту же утварь, ездят

на таких же конных тележках, производят продуктов столько, сколько потребляют сами – без излишков. Этот религиозный изолят, возникший от 200 первых переселенцев, характеризуется *инбридингом* на фоне «*эффекта основателя*».

СИНОНИМИЧНЫЕ МУТАЦИИ. От греч. synonymia – *одноимённость*. Мутации, не изменяющие смысл кодона. Синонимичность обусловлена вырожденностью кода, вследствие чего *кодоны-синонимы* имеют одно и то же значение, и их взаимопревращение не приводит к замене аминокислот в белках*. Например, кодоны CGU, CGC, CGA, CGG, AGA и AGG все кодируют аргинин. Синонимы: «*молчащие замены*» или «*молчащие мутации*», а также «*нейтральные замены*»**.

*И всё же такие мутации могут приводить к фенотипическим изменениям, тормозя или ускоряя биосинтез белка, кодируемого мутировавшим геном, поскольку в клетках могут быть разные количества синонимичных тРНК.

**В генах «домашнего хозяйства» у млекопитающих, например, гистоновых генах наблюдается очень высокий уровень молчащих мутаций, локализованных в третьем положении кодонов, что является свидетельством случайного генетического дрейфа селективно нейтральных форм генов.

СИНТЕНИЯ. От греч. syn – *вместе* и tena – *нить* (англ. ribbon – *лента*, *узкая полоса*). В общем смысле термин «синтения» означает принадлежность двух или более генетических локусов к одной хромосоме. Иначе, два удалённых друг от друга локуса, которые локализованы в одной хромосоме, являются *синтенными*. Другое значение термина «синтения» – консервативность расположения генов в хромосомах у разных видов (иначе, явление *гомеологии* участков хромосом у разных видов). Отсюда, идентичные гены, расположенные в гомеологичных элементах хромосом разных видов, называют *синтенными*. *Консервативная синтения* – когда два или более гомологичных гена у двух разных видов расположены в одной хромосоме. В настоящее время уже хорошо известно, что протяжённые районы хромосом одного вида присутствуют в хромосомах других видов. Так, например, геномы человека и мыши характеризуются широкой синтенией. Явление синтении используют для выявления гомологичных болезней человека у животных.

СИНЭКСПРЕССИЯ. От греч. syn – *вместе* и лат. expressio – *выдавливание*, *выжимание*. Понятие, характеризующее классы генов, отличающиеся сходством экспрессии.

СКРЕПИ (Scrapie). От англ. scrape – *скобление*, *царапина*. Синоним «вертячка» (в России *скрепи* назвали «почесухой»). Болезнь, изначально выявленная только у овец суффолкской породы в Англии, а затем распространившаяся и по другим странам. Первое из обнаруженных *прионных* заболеваний у животных. Позже аналогичные заболевания были выявлены у норок, выращиваемых на звероферме, у диких лосей и чернохвостых оленей в Северной Америке, а в конце 80-х гг. XX в. в Англии разразилась эпидемия у коров – губчатая энцефалопатия, или «бешенство коров». Сейчас уже ясно, что причиной эпидемии послужило распространение патогенных прионов через костно-мясную муку, добавляемую в корм животным. Это заболевание животных – своеобразный аналог ужасного и загадочного органического поражения мозга у людей, обнаруженного впервые у папуасов из племени Форе в Папуа Новая Гвинея, и получившего «аборигенное» название «болезни *куру*» (см. **Болезнь куру** и **Прионы** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

СНИПЫ. Акроним англ. понятия *single nucleotide polymorphism* (SNP) – полиморфизм единичных нуклеотидов или, иначе, полиморфизм однонуклеотидных замен (ОНП – *однонуклеотидный полиморфизм*). Снипы – широко распространённые в человеческих популяциях варианты однонуклеотидных замен, использующиеся как генетические маркёры. Другими словами, снипы – это позиции единичных нуклеотидов, которые у одних индивидуумов заняты одним основанием, а у других – альтернативным. Занимают в среднем около 1 % генома. и составляют 95 % полиморфных последовательностей. Большинство ОНП располагаются вне генов, и, кажется, никак себя не проявляют фенотипически. Напротив, снипы, расположенные внутри или вблизи генов, могут иметь фенотипическое проявление, например, влиять на цвет волос. В целом же их влияние более изощрённое, чем влияние мутаций в генах. От их аддитивного эффекта в значительной степени зависит предрасположенность людей к различным заболеваниям, а также различная реактивность организма на воздействие лекарственных средств (индивидуальная чувствительность к фармакологическим агентам). Считается, что разница между двумя любыми индивидуумами в среднем обусловлена 3 млн одиночных замен.

Точность определения снипов в геноме человека зависит от количества повторных «читок» каждой хромосомы. Выявление и анализ снипов – это создание материальной основы персонифицированной медицины будущего и нового медицинского направления – *фармакогенетики*, которая позволит подбирать пациентам лекарства на основе их генотипов. Картированы более 15 млн одиночных замен в геноме человека. Уже известно, что каждый человек имеет в среднем до 250–300 вариаций, приводящих к инактивации генов, и 50–100 мутаций, ассоциированных с наследственными заболеваниями.

Анализ однонуклеотидных полиморфизмов, выявленных у представителей различных южноафриканских популяций (племена охотников-собирателей сандаве, хомани, бушмены Намибии

(из пустыни Калахари) и пигмеи биака из Центральноафриканской республики) показал, что для них характерна самая высокая степень разнообразия геномов* и, следовательно, они принадлежат к самым древними из ныне существующих человеческих популяций. Отсюда был сделан важный вывод – колыбелью человечества является не северо-восточная Африка, как обычно считали, а юг африканского континента. Наконец, учёные пришли к выводу, что адаптации к локальным условиям среды обусловлены изменением частоты уже существующих мутаций, а не возникновением новых.

*Наибольшее число SNP, вставок и делеций, а также больших структурных вариаций.

СОПРЯЖЁННАЯ ЭЛИМИНАЦИЯ. От лат. eliminare – *выходить*, *удаляться*. Процесс исчезновения некоторых аллелей из генома в популяции в результате быстрого и жёсткого действия естественного отбора (см. **Коррелированный ответ**). Представляет собой яркое свидетельство действия направленного отбора.

С-ПАРАДОКС. Первая буква от англ. content – *содержание*. Несоответствие сложности организма количеству ДНК в геноме. Например, в клетке одноклеточного организма *Amoeba dubia* ДНК в 200 раз больше, чем в клетке человека.

СПЕЙСЕРЫ. От англ. space – *пространство*, *интервал.* Неинформативные участки ДНК, различной длины*, занятые сателлитной ДНК, играющие роль разделителей между различными функциональными единицами хромосомной ДНК, например, между генами или репликонами. Имеют значение для регуляции транскрипции соседних генов.

*Иногда более 20 тыс. пар оснований.

СПЕЙСЕРЫ НЕТРАНСКРИБИРУЕМЫЕ (NTS). Области (участки) в генном кластере, расположенные между транскрибируемыми единицами. Встречаются между генами, кодирующими гистоны и рибосомные РНК.

СПЕЙСЕРЫ ТРАНСКРИБИРУЕМЫЕ (TS). Спейсерные участки ДНК, копирующиеся при транскрипции вместе с геном и попадающие в пре-мРНК. Удаляются в процессе созревания мРНК.

СПЛАЙСИНГ. От англ. splicing* – *соединение внакрой*, *сращивание*. Процесс реорганизации генетического материала, происходящий после транскрипции. Представляет собой второй (завершающий) этап процесса созревания пре-мРНК (гетерогенной ядерной РНК, гяРНК), заключающийся в ковалентном соединении концов экзонов, после вырезания интронов – некодирующих последовательностей. Катализируется малыми ядерными рибонуклеопротеидными частицами (мяРНП или snRNP, от англ. *small nuclear ribonucleic particles*), обозначаемыми как U1, U2, U4, U5 и U6, в состав которых входит одна из молекул малых ядерных РНК (мяРНК, snRNA) и несколько белков (см. **Сплайсосома**). В геноме у человека обнаружено 80 генов мяРНК.

Сплайсинг некоторых генов может происходить с участием рецепторного мембранного белка, получившего название Ire1p и локализованного в ЭПР в области, образующей ядерную оболочку. Этот белок обладает различными функциональными доменами, один из которых серин/треониновая киназа, активирующаяся в результате димеризации белка Ire1p и приводящая к его аутофосфорилированию (причём димеризация происходит только в *отсутствии* лиганда Ire1p – белка BiP). В нормальных условиях, т.е в присутствии BiP** димеризация не происходит, поскольку домены, отвечающие за димеризацию, связаны BiP. В условиях клеточного стресса, когда образуется много неправильно свёрнутых белков, BiP связывается с этими аберрантными белками, и это открывает путь к активации киназных доменов Ire1p и его аутофосфорилированию. Аутофосфорилирование Ire1p, в свою очередь, активирует второй домен, катализирующий удаление интрона из иРНК, транскрибированной с гена *Hac1*. После удаления интрона лигаза тРНК соединяет экзоны с образованием новой иРНК, которая транслируется в белок HAC1P.

*Старый английский морской термин, обозначающий сращивание концов канатов или верёвок. Сплайсинг впервые был выявлен в молекулах поздних мРНК у аденовирусов животных (Berget S.M., Moore C., Sharp P.A., 1977).

Белок BiP (аббревиатура от англ. binding protein – *связывающий белок*) из группы hsp70 содержится в высокой концентрации в люмене ЭПР, а также в цитозоле и представляет собой шаперон, с которым встречаются большинство вновь синтезированных белков при формировании их нативной структуры (см. **Шапероны в разделе **«Клеточная биология»**).

СПЛАЙСИНГ АЛЬТЕРНАТИВНЫЙ*. Процесс образования больше одного конечного РНК-продукта (нескольких альтернативных мРНК) из одного первичного транскрипта, путём состыковки (сплайсинга) разных экзонов. В результате одному и тому же гену может соответствовать несколько мРНК. Протекает не только в ядре, но и вне ядра**. Пока идентифицировано только несколько белковых факторов, регулирующих альтернативный сплайсинг транскриптов ряда генов. Возможно, что они образуют различные ансамбли (комбинации), работающие в разных клетках в разные периоды онтогенеза. Но более вероятно, что регуляцию альтернативного сплайсинга осуществляют многочисленные «микроРНК»***, маркирующие определённые последовательности в первичных транскриптах и дающие сигналы сплайсосомам. Считается, что у млекопитающих альтернативному сплайсингу подвергается значительная часть гетерогенной ядерной РНК (гяРНК).

Альтернативный сплайсинг во многом определяет многообразие синтезируемых в организме белков, превышающих число структурных генов, т.е определяет несоответствие протеома общему количеству генов в геноме. У человека транскрипты около 40 % генов претерпевают альтернативный сплайсинг.

*Явление альтернативного сплайсинга впервые было открыто на *аденовирусах*.

**В экспериментах на мышах обнаружено, что альтернативный сплайсинг может протекать в дендритах нейронов. Высказана гипотеза, согласно которой нейроны запасают первичные РНК-транскрипты и сплайсируют их только тогда, когда появляется необходимость в соответствующих белках.

***Или другие виды РНК, закодированные в высококонсервативных повторяющихся последовательностях «хламовой ДНК», которые отвечает за формирование прямых регуляторных сетей, состоящих из РНКовых молекул-регуляторов (см. также **Alu-повторы**).

СПЛАЙСОСОМА (сплайсеосома). От англ. splicing – *соединение внакрой*, *сращивание* и греч. soma – *тело*. Комплекс, состоящий из гяРНК и мяРНП, который осуществляет вырезание интронов и проводит сплачивание (сшивание) концов экзонов в процессируемой РНК. Предполагается, что мяРНК образуют в сплайсосоме между собой и с пре-мРНК канонические пары, ориентирующие реакционные группы и точно сводящие сплайсируемые концы экзонов. Катализ в сплайсосоме имеет рибозимную природу (см. **Рибозимы** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**). В состав *сплайсосом* входит 5–7 малых ядерных рибонуклеопротеидов (snRNP – *small nuclear ribonucleoprotein**) – РНП-частиц (U1, U2, U4, U5 и U6 snRNP). В каждой такой частице содержится одна мяРНК (малая ядерная РНК, длиной 90–400 нуклеотидов) и 6–7 молекул белка (см. **Сплайсинг**).

*Иногда их называют «*снурпсами*» (от англ. акронима snurps – *small nuclear ribonucleoproteins*).

СПОНТАННЫЕ ГЕНЕТИЧЕСКИЕ МУТАЦИИ. От лат. spontaneus – *самопроизвольный*. В отличие от рецессивных или доминантных наследственных мутаций, спонтанные мутации возникают как результат неблагоприятного воздействия окружающей среды и составляют немалую долю в общем пуле генетических мутаций. Считается, что в процессе эмбрионального развития у каждого современного человека накапливается не менее 10 новых, как правило, рецессивных и потому не проявляющихся мутаций.

СПРЕДИНГ. От англ. spreading – *распространение*. Термин касается способности гетерохроматина инактивировать перемещённые к нему эухроматиновые гены. При этом инактивация резко заканчивается в разных местах хромосомы в разных клетках. Однако при суммировании частоты инактивации одного и того же района в разных клетках оказывается, что чем дальше ген будет расположен от точки соединения гетерохроматина с эухроматином, тем меньше вероятность того, что он будет «выключен».

СТРУКТУРА ТИПА ЛАССО. От фр. lasso < исп. lazo – *петля* (*скользящая петля из жёсткой верёвки или ремня для ловли животных*, аркан). Промежуточная структура, возникающая в процессе сплайсинга пре-мРНК, в которой формируется «петля», замкнутая 2′–5′ связью, и «хвост».

СУБМЕТАЦЕНТРИК (субметацентрическая хромосома). От лат. sub – *под*, греч. meta – *сверх* и kentron – *центр* (англ. a center). Хромосома с плечами неодинаковой длины.

СУПРЕССИЯ. От англ. suppression – *подавление* < лат. suppressus – *тихий*, *пониженный*. В общем смысле супрессия – компенсаторный эффект одной мутации на проявление другой мутации. Различают *внутригенную* и *межгенную* супрессию. При межгенной супрессии мутации, возникающие в других генах, устраняют проявление мутации в исходном гене, но не приводят к восстановлению первоначального нарушения в мутантном гене (см. **Мутации обратные**). Под супрессией также понимают подавление фенотипического проявления доминантного гена геном-супрессором.

СУПРЕССИЯ ВНУТРИГЕННАЯ. Термин, использующийся для обозначения восстановления какой-либо утраченной в результате мутации функции с помощью второй мутации, локализованной в том же гене, что и первая. Другими словами, внутригенная супрессия обеспечивается компенсирующей мутацией, восстанавливающей первоначальную рамку считывания.

СУПРЕССИЯ МЕЖГЕННАЯ. Феномен восстановления утраченной в результате мутации функции с помощью мутации, локализованной в другом гене.

СУПРЕССОР. От англ. suppressor – *подавитель* < suppress – *сдерживать*, *подавлять*. Ген (или локус), мутация в котором подавляет или компенсирует мутацию в другом гене.

СУПРЕССОР ВНЕГЕННЫЙ. Термин для обозначения мутантного гена, кодирующего тРНК, узнающую мутантный кодон согласно значению кодона дикого типа.

СУПРЕССОР ТЕРМИНИРУЮЩЕГО КОДОНА. Мутантный ген, кодирующий тРНК, способную узнавать стоп-кодон (*терминирующий* или *нонсенс-кодон*). В результате чего процесс трансляции продолжается.

СЦЕПЛЕНИЕ ГЕНОВ (linkage). Совместная в преобладающем большинстве случаев передача от родителя генов, расположенных в одной хромосоме. Поэтому хромосомы составляют одну *группу сцепления*. Мерой выраженности сцепления, если оно не полное, является процент кроссоверных гамет. Явление сцепления генов в 30-х гг. **XX в. по-**

зволило сопоставить между собой наследственные факторы и наследственные структуры клетки, т.е. гены и хромосомы.

СЦЕПЛЕННОЕ С ПОЛОМ НАСЛЕДОВАНИЕ*. Термин применяется для тех групп сцепления, поведение которых при расщеплении соответствует расхождению половых хромосом. Различают две формы сцепленного с полом наследования: 1. X-сцепленное наследование, когда любой ген, расположенный в X-хромосоме, у мужчины проявляется фенотипически, поскольку мужчина является гемизиготой (X^AY или X^aY) и получает X-хромосому только от матери. Женщина может быть гомозиготной (X^AX^A и X^aX^a) или гетерозиготной (X^AX^a). Пример, сцепленного с полом рецессивного заболевания – гемофилия, которая проявляется только у мальчиков. Наследование сцепленных с полом доминантных генов проявляется сходным образом с аутосомно-доминантным наследованием (достаточно наличия одного доминантного аллеля как у мужчин, так и у женщин). 2. Y-сцепленное наследование, при котором признак передаётся от отца сыну, поскольку ген, детерминирующий признак, находится в Y-хромосоме. Классический пример Y-сцепленного наследования – гипертрихоз ушной раковины («волосатость ушей»), описанный для некоторых индивидов в Индии, Шри-Ланке и Израиле (см. также **X-хромосома** и **Y-хромосома** в разделе **«Клеточная биология»**).

*Термин принадлежит Т.Х. Моргану (T.H. Morgan, 1914).

СЦЕПЛЕННОСТЬ. Способность генов, принадлежащих одной хромосоме, наследоваться совместно. В классической генетике сцепленность измеряют в процентах рекомбинации, протекающей между локусами. Чем гены больше удалены друг от друга, тем выше вероятность рекомбинации (см. **Кроссинговер**).

ТАНДЕМНЫЕ ПОВТОРЫ ДНК. От англ. tandem – *последовательное расположение чего-либо друг за другом*, *расположение цугом*, *гуськом*, *вереницей* < лат. tandem (tam-dem) – *наконец*. Повторяющиеся друг за другом одинаковые мотивы последовательностей, образующие протяжённый участок молекулы ДНК. Тандемные повторы расположены в теломерных и центромерных областях хромосом. У всех позвоночных структура теломер одинаковая – (TTAGGG)n.

ТАРГЕТНЫЙ. От англ. target – *цель*, *мишень*. Целевой, направленный в конкретную цель. Например, *таргетная терапия* опухолей – использование препаратов, избирательно влияющих на метаболизм конкретной опухоли.

ТАТА-БОКС. Короткий (обычно шестичленный), слегка варьирующий у разных генов участок (регуляторный элемент) промотора, обогащённый T и A, обеспечивающий связывание РНК-полимеразы II. Каноническая (или консенсусная) последовательность этого участка – TATAAA. Присутствует в большинстве генов и располагается на расстоянии около 25 п.н. перед стартовой точкой транскрипционной единицы. Для процесса связывания РНК-полимеразы II необходим специальный фактор – ТАТА-связывающий белок (ТСБ) (ТАТА-*Box binding protein*, TBP). Синонимы: ТАТА-*последовательность*, ТАТА-*домен*, *блок Хогнесса* (Hogness box*), или *домен Голдберга – Хогнесса*.

*Первоначальное название элемента.

ТЕЛОМЕРНАЯ ИНАКТИВАЦИЯ. Феномен репрессии гена, находящегося вблизи теломеры (см. **Теломеры** в разделе **«Клеточная биология»**).

«ТЁМНЫЙ ГЕНОМ». Понятие, отражающее присутствие в геномах эукариотических организмов особых некодирующих последовательностей, предназначение которых изначально было неясным (тёмным), откуда и произошло название (по аналогии с «темной материей»). Первоначально эти последовательности получили множество эпитетов: избыточная ДНК, бессмысленная ДНК, балластная ДНК, молчащая ДНК, спящая ДНК, эгоистичная ДНК*, паразитическая ДНК и, наконец, мусорная или хламовая ДНК (англ. *junk DNA*). Постепенно становится ясно, что эта избыточная ДНК принимает участие в регуляции активности генов и может быть ассоциирована со многими патологическими процессами. Результаты проекта под названием «ENCODE»** показали, что почти 50 % генома человека составляют регуляторные последовательности («выключатели» и «включатели» генов), а также различные сигнальные системы. К ним относятся последовательности ДНК, играющие роль «дорожных знаков» и «указателей», с которыми *специфически связываются* различные сигнальные белки и, прежде всего, транскрипционные факторы. Отсюда следует, что процесс эволюции высших эукариот идёт путём усложнения в первую очередь регуляторных областей генома, не слишком (или совсем не) затрагивая структурные гены, кодирующие белки*** (см. также **Эволюция** в разделе **«Общая биология и экология»**). Синоним – *темновой геном*****

*Эгоистичной эту ДНК назвал Френсис Крик, за то, что она не вносит никакого вклада в фенотип, но для своего воспроизведения требует значительных ресурсов клетки.

**Аббревиатура от англ. *Encyclopedia of DNA Elements* – «Энциклопедия элементов ДНК».

***Логично предположить, что по этой же причине в самых разных сферах человеческой деятельности неуклонно нарастает численность управленческого аппарата. Вспомните замечание Дейла Карнеги по поводу увеличения численности аппарата Адмиралтейства после Второй мировой войны при одновременном снижении числа кораблей английского флота в 3 раза.

****Термин впервые появился в журнале Science в статье E. Pennisi, 2010, *Shining a light on the genome's «dark matter»*.

ТЕРМИНАЛЬНАЯ ИЗБЫТОЧНОСТЬ. От лат. terminus – *пограничный знак* (terminatum – *определять границы*, *ограничивать*). Термин для обозначения одних и тех же повторяющихся последовательностей, расположенных на концах хромосом, например, «хромосомы» фага.

ТЕРМИНАЛЬНАЯ ТРАНСФЕРАЗА. Фермент, присоединяющий однотипные нуклеотиды к 3′-концам молекул ДНК. Синоним – *концевая трансфераза*.

ТЕРМИНАТОРЫ. От лат. terminator – *ограничитель*. Регуляторные последовательности в ДНК (элементы), отвечающие за прекращение транскрипции. Другими словами, участки ДНК, на которых останавливается транскрипция (синтез РНК) и цепь РНК освобождается от ДНК, а РНК-полимераза соскакивает с ДНК. У прокариот различают терминаторы двух типов: 1. Терминаторы I-типа, в которых коровая РНК-полимераза самостоятельно осуществляет терминацию. Они состоят из инвертированных повторов, расположенных за 16–20 п.н. до точки терминации, в результате чего транскрипт может образовывать терминирующую шпильку. Инвертированные повторы замыкаются последовательностью из 4–8 АТ-пар, на которой синтезируется 3′-ОН концевой U-повтор. Обычно терминаторы типа-I называются ρ-*независимыми*. 2. Терминаторы типа-II нуждаются в специальном белковом ρ-факторе, имеющем домены связывания с РНК и АТР. Эти терминаторы называются ρ-*зависимыми*.

ТЕРМИНИРУЮЩИЕ ФАКТОРЫ. Факторы, способствующие узнаванию стоп-кодонов и освобождению синтезированной полипептидной цепи. Синоним – *освобождающие факторы*.

ТЕРМИНИРУЮЩИЕ КОДОНЫ. Один из трёх кодонов (триплетов) UAA, UAG и UGA, вызывающих обрыв (терминацию) трансляции. Эти кодоны носят также образные названия, связанные с историей их открытия. Кодон UAA называется *охра*, кодон UAG – *амбер*, или «янтарный кодон» и кодон UGA – *опал**. Опал-кодон у некоторых низших организмов является кодирующим кодоном. Синонимы: *стоп-кодоны*, *нонсенс-кодоны* и *бессмысленные кодоны*.

*От англ. ochre – *охра*, amber – *янтарь* и opal – *опал* (минерал). У небольшого числа низших организмов *опал-кодон* является кодирующим.

ТЕРМИНУС. От лат. terminus – *пограничный камень*, *межевой знак*. Участок ДНК, на котором заканчивается репликация.

ТЕРМИНАЦИЯ. От лат. terminatio – *установление границ*, *завершение*, *окончание*. Процесс окончания биосинтеза макромолекулы (завершение полимеризации мономеров). В частности, процесс окончания репликации, транскрипции или трансляции. Обычно заканчивается разборкой синтезирующих макромолекулярных комплексов.

ТЕТРАДА. От греч. tetrados (tetras) – *четыре*. Комплекс из двух гомологичных хромосом диплоидного организма, из которого при мейозе образуются четыре хромосомы.

ТЕТРАПЛОИД. От греч. tetrados (tetras) – *четыре*, ploos – *кратность* и eidos – *сходство*. Форма полиплоидии, при которой число хромосом соответствует двум диплоидным наборам.

ТЕТРАСОМИЯ. От греч. tetrados (tetras) – *четыре* и soma – *тело*. Изменения в кариотипе клетки, при котором одна из хромосом учетверена, в то время как все остальные соответствуют нормальному диплоидному набору.

ТИМОФЕЕВ–РЕСОВСКИЙ НИКОЛАЙ ВЛАДИМИРОВИЧ* (1900–1981). Великий русский учёный (генетик и эволюционист, основоположник радиобиологии и радиоэкологии), генератор идей и учитель. В довоенные годы работал в Институте Кайзера Вильгельма в Берлине, где руководил отделом генетики. Этот период его жизни известен через знаменитую «Зелёную тетрадь», имевшую подзаголовок «Работа трёх мужчин», коими были ученик Нильса Бора Макс Дельбрюк**, Циммер и Тимофеев-Ресовский. Содержимое тетради подвигло австрийского физика-теоретика Эрвина Шрёдингера*** (1887–1961) к написанию широко известной в своё время книги «Что такое жизнь с точки зрения физика», 1944 г.

*См. также книгу Д. Гранина «Зубр».

**Нобелевская премия 1969 г. за открытие явления рекомбинации у бактериофагов (совместно с Альфредом Херши и Сальвадором Лурия). М. Дельбрюк и С. Лурия были учителями Джеймса Уотсона.

***Нобелевская премия 1933 г. совместно с П.А.М. Дираком.

ТОПОЛОГИЧЕСКИЕ ИЗОМЕРЫ. От греч. topologia – *месторасположение*, isos – *одинаковый* и meros – *часть*. Одинаковые молекулы ДНК, различающиеся только числом зацеплений.

ТОЧКА НАЧАЛА РЕПЛИКАЦИИ. Последовательность в ДНК, в которой происходит начало репликации. У бактерий эту точку называют origin – *начало* или сокращённо ori (см. **Репликон** и **Ориджин**).

ТОЧКА НАЧАЛА ТРАНСКРИПЦИИ. Позиция нуклеотида в ДНК, соответствующего первому нуклеотиду в транскрибируемой РНК.

ТРАНЗИЦИЯ. От лат. transitio – *переход на чью-либо сторону*. Точковая мутация, в результате которой пиримидин замещается на другой пиримидин, а пурин – на другой пурин. Другими словами, *транзиции* – мутации замены родственных оснований, например, A→G, G→A, C→T и T→C. В результате происходит замена АТ-пары на GC-пару или наоборот, GC-пары на АТ-пару.

ТРАНСВЕКЦИЯ. От лат. transvexi – *перевозить*, *переплавлять*. Свойство локуса влиять на активность аллельного локуса, расположенного в

другом гомологе. Трансвекция реализуется только при синапсисе хромосом (см. **Синапсис**). Трансвекция может быть причиной межаллельной комплементации.

ТРАНСВЕРСИЯ. От лат. trans – *сквозь*, *через* и versus – *по направлению.* Мутация, при которой происходит замена неродственных оснований, например, пурина на пиримидин или, наоборот, пиримидина на пурин, например, А→Т или Т→А. Таких замен может быть 8 типов.

ТРАНСГЕНЫ. От лат. trans – *сквозь*, *через* и гены. Гены, искусственно вводимые в клетку или организм, с помощью различных векторов* с лечебной или иной целью. Процедура введения генов называется *трансгенезом* и опирается на методы, использующие рестрикцию и сплайсинг полинуклеотидных последовательностей.

*В большинстве случаев генной терапии в качестве векторов для доставки *трансгенов* используются модифицированные вирусы, способные к эффективному инфицированию клеток-мишеней пациента, но не способные образовывать полноценные инфекционные вирусные частицы. Наиболее часто используют ретровирусы (см. **Ретровирусы**).

ТРАНСГЕННЫЕ ОРГАНИЗМЫ*. От лат. trans – *сквозь*, *через* и «гены». Организмы, полученные путём переноса в их геном (с помощью методов *генной инженерии*) экспрессирующихся чужеродных генов. Другими словами, трансгенные организмы – все виды организмов (прежде всего растений и микроорганизмов), в которых успешно функционирует ген (гены), полученные из других организмов, позволяющие приобретать дополнительные свойства. Например, трансгенные сорта растений** имеют ряд агрономических преимуществ, таких как: устойчивость к полеганию, засухе***, к гербицидам, насекомым-вредителям, грибковым или вирусным заболеваниям и т.д. У трансгенных сортов могут быть и потребительские преимущества – они могут содержать новые полезные организму человека вещества (витамины, аминокислоты, белки). Синоним – *генетически модифицированные организмы* (ГМО).

*Первое трансгенное растение *табак* было получено в 1982 г. в США. В 2009 г. получен трансгенный табак, производитель человеческого коллагена I типа. Этот коллаген необходим для изготовления имплантов, а также при заживлении массированных ран в восстановительной медицине. Ранее для этих целей использовали коллаген, полученный от свиней, коров и трупного материала, что таит угрозу вирусного или другого заражения, не считая серьёзных этических проблем. Получен также табак, синтезирующий лактоферрин человека (Китай).

Абсолютно надёжных данных о нанесении организму человека хоть какого-то вреда при употреблении в пищу трансгенных растений нет, несмотря на многочисленные проверки. Сейчас следует говорить только о биобезопасности в отношении дикорастущих родственных видов (предотвращение переноса трансгенов от культурных видов растений к диким видам), поскольку такой перенос существует (см. **Гены-маркёры). И всё же ген бразильского ореха, введённый в некоторые сорта сои, может приводить к тяжелейшей (и даже смертельной) аллергии. Картофель, содержащий ген, полученный из подснежников и работающий под промотором вируса капустной мозаики, вызывает заболевание молочных желёз у крыс (см. **Минорные компоненты**).

***Устойчивые к засухе растения содержат в геноме ген скорпиона.

ТРАНСДУКЦИЯ*. От лат. transductio – *перемещение* (где trans – *сквозь*, *через* и ductus – *проводник*). В общем смысле, *трансдукция* – это перенос веществ, например, макромолекул через биологическую мембрану. Термин также используется для обозначения процесса передачи сигнала от лиганда через трансмембранный и цитоплазматический домены рецептора в цитоплазму клетки. В специальном значении, *трансдукция* – перенос при участии бактериофага генетического материала из одной бактериальной клетки (донор) в другую клетку (реципиент), приводящий к трансформации бактерии. Это так называемый *асексуальный процесс переноса* генетического материала. Фаг, осуществляющий перенос, носит название *трансдуцирующего* и играет роль вектора**. Его геном содержит как собственные гены, так и гены клетки-хозяина. В основе трансдукции лежит процесс рекомбинации генетического материала между вирусным и клеточным геномами, в результате которого происходит включение определённого клеточного гена(ов) в геном вируса. В более узком смысле *трансдукция* – третья система рекомбинации у бактерий (наряду с *трансформацией* и *конъюгацией*). Различают несколько типов трансдукции: 1. *Генерализованную* (неспецифическую) *трансдукцию*, при которой происходит перенос практически любого гена или нескольких несцепленных между собой генов. 2. *Специализированную трансдукцию*, когда фаговые частицы переносят только определённые локусы (гены), примыкающие к месту включения фага. Например, фаг λ трансдуцирует только локусы gal или bio на *E. coli*. 3. *Абортивную трансдукцию*, при которой наблюдается автономное поведение фрагмента донорского генома. При этом трансдуцируемый локус не включается в геном клетки-реципиента, а существует в виде так называемого «экстра-гена».

*Открыта в 1952 г. Зиндером и Ледербергом (Zinder N, Lederberg J., 1952) в экспериментах на ауксотрофных штаммах сальмонеллы (*Salmonella typhimurium*), не сбраживающих арабинозу и мальтозу, которые приобретали способность усваивать эти углеводы после обработки бесклеточными

экстрактами (содержащими фаг P22), полученными из сальмонелл, сбраживающих эти сахара.

**В 1946 г. Дельбрюк и Бэйлей (Delbrück M., Bayley W., 1946) выявили рекомбинацию генов у бактериальных вирусов (фагов).

ТРАНС-КОНФИГУРАЦИЯ. От лат. trans – *через, сквозь* и configuratio – *взаимное расположение*. Термин, использующийся для описания местонахождения (взаимного положения) двух сайтов или генов и означающий, что они находятся в двух разных молекулах ДНК (или хромосомах). Синоним – *транс-сочетания*.

ТРАНСКРИБИРУЕМЫЙ СПЕЙСЕР. Часть транскрипционной единицы, входящая в состав транскрипта. Отсутствует в зрелой мРНК. Транскрипционные единицы содержат и нетранскрибируемые спейсеры.

ТРАНСКРИПТ. От лат. transcriptio – *переписывание*. Продукт копирования матричной цепи ДНК в виде комплементарной ей РНК, соответствующей кодирующей цепи. В эукариотических клетках первичный транскрипт (гяРНК) претерпевает *процессинг* (созревание) и превращается в зрелую мРНК, которая покидает ядро (см. **Процессинг** и **Сплайсинг**).

ТРАНСКРИПТОМ. Название образовано по аналогии с термином «геном» от лат. transcriptio – *переписывание* и om – *совокупность*. Полный набор РНК, существующий в данный момент в отдельной клетке, в ткани или в целом организме. В состав транскриптома входят как кодирующие мРНК, так и некодирующие РНК. Анализ транскриптома (пока ещё не полный) уже сейчас позволяет идентифицировать новые маркёры болезней и новые лекарственные мишени, объединять гены в функциональные семейства, а анализ экспрессионных профилей устанавливать особенности функционирования генов. Со временем всеобъемлющий анализ транскриптома поможет идентифицировать все гены, участвующие в любом физиологическом или патологическом процессе. Для анализа транскриптома в настоящее время используются два основных технологических подхода: отбор проб для сиквенса (см. **Сиквенсый сэмплинг**) и ДНК-микрочипы (см. **ДНК-микрочипы**).

ТРАНСКРИПТОМИКА. От лат. transcriptio – *переписывание* по аналогии с термином «геномика». Раздел геномики, занимающийся широкомасштабным (глобальным) анализом экспрессии генов (анализом паттернов мРНК, или экспрессионных профилей генов), а в перспективе и анализом всего транскриптома (см. **Геномика**, **Протеомика** и **Транскриптом**). Другими словами, объектом транскриптомики служат активные (транскрибирующиеся) гены, с которых считывается информация для биосинтеза белков.

ТРАНСКРИПЦИОННАЯ ЕДИНИЦА. Участок ДНК, расположенный между сайтами инициации и терминации транскрипции. Может содержать несколько генов (см. **Транскрипция**).

ТРАНСКРИПЦИОННЫЕ ТЕРРИТОРИИ. Участки на хромосомах, в которых собраны группы генов, транскрибирующихся преимущественно одновременно в определённых тканях и в определённые моменты онтогенеза (явление *коэкспрессии*). В других тканях эти гены инактивированы, а участки их локализации находятся в состоянии гетерохроматинизации (*интеркалярный* ГХ) (см. **Гетерохроматин интеркалярный**).

ТРАНСКРИПЦИЯ. От лат. transcriptio – буквально: *переписывание*, где trans – *сквозь*, *через* и scribo – *писать*. Начальный этап реализации генетической информации – процесс копирования матрицы ДНК в последовательности РНК, не нуждающийся в праймерах. Транскрипция осуществляется в соответствии с принципом комплементарности (первое азотистое основание принадлежит ДНК, второе – РНК). В принципе, генетическая информация сначала приходит через транскрипцию, а затем передаётся на белки через трансляцию. Транскрипция осуществляется тремя типами ДНК-зависимых РНК-полимераз. РНК-полимераза I катализирует синтез РНК45S (предшественник трёх рибосомальных РНК), РНК-полимераза II синтезирует гяРНК – предшественники мРНК и мяРНК, а РНК-полимераза III копирует гены, кодирующие тРНК, рРНК5S, некоторые мяРНК и короткие рассеянные элементы, такие как Alu-повторы. По данным проекта «ENCODE» в клетках человека наблюдается массовая непрерывная транскрипция, в которую вовлечено около 80 % генома (см. **«Тёмный геном»**) Последний факт представляется пока не объяснимым, но наводит на мысль о значимости таких транскриптов. Синоним – *считывание*.

У бактерий транскрипция подавляется антибиотиками из группы *рифамицинов*, а антибиотики из группы *стрептолидигинов* подавляют элонгацию транскрипции.

ТРАНСКРИПЦИЯ ОБРАТНАЯ. Синтез ДНК на матрице РНК, осуществляемый специальным ферментом *ревертазой* или *обратной транскриптазой*.

ТРАНСКРИПЦИЯ РАСХОДЯЩАЯСЯ. Транскрипция, идущая с двух промоторов в противоположных направлениях.

ТРАНСМУТАТОРЫ. От лат. trans – *по ту сторону* и «мутаторы». В общем смысле гены, модифицирующие действие других генов (см. **Гены-мутаторы**).

ТРАНСПОЗИЦИОННЫЙ ИММУНИТЕТ. Явление, свойственное некоторым транспозонам, способным подавлять встраивание родственных транспозонов в ту же молекулу ДНК.

ТРАНСПОЗИЦИЯ*.От позднелат. transpositio– *перестановка*, *смещение*. Феномен перемещения локусов или генов из одного участка хромосомы в другой, или по-другому, перестановка генов в геноме.

*Термин принадлежит американской исследовательнице Барбаре МакКлинток (B. McClintock, 1902–1992) открывшей у кукурузы в начале 40-х гг. XX в. феномен перемещения локуса, который приводил к резкому повышению частоты хромосомных перестроек. За открытие мобильных генетических элементов МакКлинток получила Нобелевскую премию в 1983 г.

ТРАНСПОЗОНЫ. От позднелат. transpositio – *перестановка*. Повторяющиеся подвижные элементы генома, которые долго относили к так называемому «генетическому хламу» и считали молекулярными паразитами. Считается, что ретровирусы происходят от транспозонов. В группу транспозонов также входят *ретропозоны* (*ретротранспозоны*). У человека обычные транспозоны занимают 3 % генома, в то время как геном кукурузы на 60 %. состоит из транспозонов*, которые кодируют *транспозазу*, обеспечивающую их подвижность в геноме за счёт механизма «вырезания-встраивания». Получены многочисленные данные, свидетельствующие о том, что транспозоны участвуют в регуляции функционирования генома и играют ключевую роль в эпигенетическом наследовании признаков. Примером активного транспозона у дрозофилы является так называемый Р-элемент, который способен встраиваться в гены и инактивировать их. Подобным образом ведёт себя и транспозон, обнаруженный у лосося и названный «спящей красавицей». Геномы эукариот «умеют» контролировать подвижность этих автономных последовательностей ДНК с помощью процесса их метилирования по остаткам цитозина, в результате чего они теряют способность к перемещениям. Возможно также метилирование гистонов, связанных с подвижными элементами.

Транспозоны считаются перспективными инструментами для доставки в соматические клетки генов, обеспечивающих их перепрограммирование в индуцированные плюрипотентные стволовые клетки (iPS). Применение после процедуры перепрограммирования транспозазы, удаляющей транспозон, позволяет избавляться от потенциально опасных канцерогенных элементов. Синонимы: *обычные транспозоны*, *прыгающие гены*, *подвижные генетические элементы*, *мобильные диспергированные гены* (МДГ), *мобильные диспергированные элементы* и *транспозирующие элементы*. Американские исследователи использовали для обозначения отдельных транспозонов более поэтические названия: gypsy – *цыган*, copia – *копия*, beagle – в честь корабля «Бигль», на котором путешествовал Ч. Дарвин, roo – крошка Ру из «Вини-Пуха».

*Были обнаружены в начале 40-х гг. XX века Барбарой МакКлинток как «мобильные генетические элементы» у кукурузы. Ещё более интересен тот факт, что кукуруза не может самостоятельно размножаться. Тогда возникает вопрос о её происхождении.

ТРАНСПОЗОНЫ ПРОКАРИОТ. От позднелат. transpositio – *перестановка*. Мобильные элементы (Tn) бактерий двух типов: сложные (composite) и несложные. Первые имеют центральный район, содержащий гены*, в том числе гены устойчивости к антибиотикам (например, к тетрациклину – *tet'*), и на концах IS-элементы одного типа – «правый» и «левый», которые кодируют *транспозазу* и фланкированы собственными инвертированными повторами (*IR***). Несложные транспозоны не терминируются IS-элементами, а имеют инвертированные правый и левый повторы, необходимые для транспозиции (см. **Транспозаза**, **Плазмиды** и **IS-элементы**).

*Гены, вовлечённые в процесс транспозиции, кодируют *резолвазу* и *транспозазу*, которая опознаёт *IR*-последовательности для инициации транспозиции.

***IR* – аббревиатура от англ. inverted repeats.

ТРАНС-ПОЛОЖЕНИЕ. От лат. trans – *по ту сторону*. Термин для обозначения фазы сцепления генов. Расположение двух тесно сцепленных генов (двух сайтов) – доминантного и рецессивного в одной хромосоме и соответствующих им рецессивного и доминантного аллелей в другой хромосоме гомологичной пары. Синоним – *транс-конфигурация*.

ТРАНС-РЕГУЛЯТОРНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ. Элементы регуляции, с которыми связываются факторы транскрипции, кодирующие гены которых находятся далеко по отношению к гену-мишени.

ТРАНСФЕКЦИЯ*. От лат. trans – *по ту сторону* и инфекция. Метод «переноса генов», применяемый в генной инженерии. Эффективная *трансфекция* приводит к *трансформации* (см. **Трансформация**).

*Явление трансфекции впервые было описано у *Bacillus subtilis* (Földes, Trautner, 1964) и заключалось в продуктивной инфекции бактерий с помощью ДНК, выделенной из лизирующих их фагов.

ТРАНСФЕКЦИЯ КЛЕТОК. Приобретение нового генетического маркёра клетками в результате включения чужеродной (экзогенной) ДНК.

ТРАНСФЕРТНЫЕ РНК. От лат. transferre – *переносить*, *переводить*. Одно из названий транспортных РНК. Синоним – *адапторные* РНК.

ТРАНСФОРМАЦИЯ*. От лат. transformatio – *преобразование*, *превращение* < transformo – *преобразовывать* (буквально: возникновение другой формы). В общем смысле – передача ДНК через внеклеточную среду или другими словами, изменение свойств одних бактериальных клеток под влиянием ДНК, выделенной из других бактериальных клеток. В её основе лежит включение фрагментов ДНК клеток-доноров в «хромосому» бактерий-реципиентов (для трансформации донорская ДНК должна быть двухцепочечной, а в клетках реципиента она становится одноцепочечной и рекомбинирует с геномной ДНК). Трансформация – одна из систем *рекомбинации* у бактерий.

Наряду с трансдукцией, плазмидами и эписомами, *трансформация* – это однонаправленный перенос генетического материала (обычно небольшой части генома) (см. **Рекомбинация**).

*Явление трансформации было открыто английским микробиологом Фридериком Гриффитом (Griffith F., 1928) при исследовании *Diplococcus pneumoniae* двух типов – вирулентной капсульной формы (S-форма**) и авирулентной бескапсульной формы (R-форма***). В своих экспериментах Гриффит обнаружил, что при смешивании перед заражением мышей убитой капсульной формы с живой бескапсульной формой у погибших животных выявляются активные капсульные бактерии. В 1944 г. сотрудники Рокфеллеровского института в Нью-Йорке Освальд Эвери (канадец), Колин МакЛеод и Маклин МакКарти (Avery O.T., McLeod C.M., Mc Carty M., 1944) дали объяснение результатам, полученным Гриффитом. Они показали, что одной из систем рекомбинации у бактерий является трансформация. Одновременно (и это самое главное!) их исследования показали, что у бактерий генетическим материалом служит ДНК. В 1952 г. американские микробиологи Альфред Хёрши и Марта Чейз (Hershey A., Chase M., 1952) в экспериментах по заражению бактерий вирусами (Т2-фагами), меченными радиоактивными серой и фосфором (у одного штамма вируса белки капсида были мечены серой, а у другого – мечена фосфором ДНК), окончательно убедили научное сообщество, что нуклеиновые кислоты являются генетическими макромолекулами.

**От англ. smooth – *гладкий* (гладкая форма колоний). Бактерии штамма S окружены гладкой и блестящей полисахаридной капсулой. Именно капсульные бактерии вызывают пневмонию у животных.

***От англ. rugose (rough) – *шероховатый, грубый* (шероховатая форма поверхности колоний; бактерии, образующие её, отличается от других типов клеток высокой трансформируемостью).

ТРАНСФОРМАЦИЯ ЭУКАРИОТИЧЕСКИХ КЛЕТОК. Переход клеток в состояние неконтролируемого роста. В конечном счёте, трансформация обеспечивает опухолевый рост (см. **Опухолевая трансформация** в разделе **«Клеточная биология»**).

ТРИПЛЕКС. От лат. triplex – *тройной*. Тройная спираль ДНК – структура, состоящая из трёх цепей ДНК.

ТРИПЛЕТ. От фр. tripler – *утраивать*. Три последовательно расположенных нуклеотида в цепи ДНК. Каждый нуклеотид входит только в свой кодон. Это означает, что код не перекрывается и за последним нуклеотидом одного триплета следует первый нуклеотид следующего кодона. Синоним – *кодон*.

ТРИСОМИЯ. От греч. tri – *три* и soma – *тело*. Аномальный набор хромосом (*анеуплоидия*), появление в кариотипе добавочной хромосомы. Например, при синдроме Дауна в кариотипе больного имеет место *трисомия* по 21-й хромосоме (см. **Синдром Дауна**). Напротив, при *моносомии* в кариотипе присутствует только одна хромосома из пары.

ТРЭЙЛЕР (ТРЕЙЛЕР). От англ. trailer – *прицеп* < trail – *тащить*. Нетранслируемая 3′-область (последовательность) в эукариотическом гене, замыкающая кодирующую последовательность (концевая последовательность). В мРНК располагается перед областью полиаденилирования (поли A^+-«хвостом» на 3′-конце). Содержит сигналы внутриклеточной локализации и сигналы ядерного и цитоплазматического полиаденилирования. Синоним – *трэйлерная область*.

УНИВЕРСАЛЬНОСТЬ ГЕНЕТИЧЕСКОГО КОДА. Описательное свойство генетического кода. Оно означает, что определённому кодону (триплету нуклеотидов) соответствует определённая аминокислота. Например, у любого организма кодон AUG кодирует метионин. Однако Природа не может существовать без исключений (это касается также и генетического кода, в котором обнаружены отклонения от универсальности). Так в митохондриальных геномах, а также в «ядерных» геномах микоплазм, цилиат* (ресничных инфузорий) и грибов кандидов (например, *Candida cilindrica*) некоторые кодоны обладают иными смыслами, в результате чего генетический код следует называть «квазиуниверсальным»**.

*От англ. cilia < лат. cilium – *ресничка*, *жгутик* (класс простейших *Ciliata*).

**От лат. qua-si – *якобы*, *как будто*, *вроде*, *наподобие*.

ФАЗЫ СЦЕПЛЕНИЯ ГЕНОВ. Сцепленные гены могут быть в двух фазах: 1) цис-положение, когда два гена, сцепление которых определяют, находятся в одном гомологе; 2) транс-положение, когда два гена находятся в разных гомологах (см. **Цис-положение** и **Транс-положение**).

ФАРМАКОГЕНЕТИКА. От греч. pharmakon – *лекарство* и генетика. Раздел генетики, изучающий генетически предопределённые реакции организма на введение лекарственных препаратов. Другими словами, исследует ассоциации между «снипами» и ответами организма на лекарственные препараты (см. **Снипы**). Со временем фармакогенетика позволит подбирать лекарства индивидуально, основываясь на генотипе пациента, что и откроет дорогу к персонифицированной медицине.

ФАТАЛЬНАЯ СЕМЕЙНАЯ ИНСОМНИЯ (ФСИ). От лат. fatalis – *роковой* и insomnia – *бессонница*, где in – частица отрицания «*не*» и somnus – *сон*. Редкая форма наследственного генетического заболевания. Самая мучительная из всех известных прионных болезней. Больной умирает после нескольких месяцев бессонницы. Как и классическая форма БКЯ вызывается мутацией в прионовом гене PRP, приводящей к замене в молекуле

белка приона остатка аспартата на аспарагин в 178-*й* позиции с дополнением ещё одной мутации в 129-*й* позиции, замещающей валин метионином (см. **Прионы** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**, а также **Болезнь куру** и **Скрепи** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**). Анатомически у больных, умерших от ФСИ, отмечается разрушение зрительного бугра (таламуса).

ФЕНИЛКЕТОНУРИЯ (PKU). От «фенил» (одновалентный радикал фенола), «кетон» и греч. uron – *моча*. Буквально: выделение фенилкетонов с мочой. Тяжёлое наследственное заболевание (аутосомно-рецессивное), связанное с нарушением обмена аминокислоты *фенилаланина*, приводящее к повышению её содержания в сыворотке и моче, а также накоплению в организме метаболитов* (в частности, фенилпировиноградной кислоты). В результате поражается ЦНС (головной и спинной мозг). Предполагается, что механизм аномалии связан с увеличением содержания фенилаланина и его метаболитов в нейронах головного и спинного мозга, что приводит к тяжёлой форме слабоумия. Фенилкетонурия – одно из немногих заболеваний, фенотипическое проявление которого можно сгладить диетой со сниженным содержанием фенилаланина. Синоним – *болезнь Фелинга*.

*У здоровых людей фенилаланин превращается в тирозин при участии фермента *фенилаланингидроксилазы*, а при участии других ферментов расщепляется до воды и углекислого газа. У больных фенилкетонурией повреждается ген, кодирующий фенилаланингидроксилазу, в результате фенилаланин накапливается в организме и направляется на побочные пути обменных процессов.

ФЕНОГЕНЕТИКА. От греч. phaino – *являю* и «генетика». Устаревший термин, обозначающий раздел генетики, изучающий генетические основы онтогенеза. Становление феногенетики было инициировано великим русским биологом Николаем Константиновичем Кольцовым (1872–1940). Его не менее выдающийся ученик Николай Владимирович Тимофеев-Ресовский (1900–1981) был первым, кто начал заниматься мутагенезом и феногенетикой дрозофилы, и разработал представления о *пенетрантности* и *экспрессивности* генов, а также *системной регуляции формирования фенотипических признаков*. Синоним – *генетика онтогенеза*.

ФЕНОДЕВИАНТ. От греч. phaino – *являю* и лат. deviatio – отклонение (где via – *дорога*). Особь (индивид), значительно отличающаяся по фенотипу от фенотипа той популяции, к которой принадлежит.

ФЕНОКОПИЯ. От греч. phaino – *являю* и лат. copia – *обилие, множество* (точное воспроизведение чего-либо). 1. Появление у особи под влиянием внешних факторов среды, изменяющих процесс индивидуального развития, признаков, характерных для другого генотипа. 2. Термин также обозначает пороки развития, возникающие под воздействием тератогенных факторов внешней среды на развивающийся эмбрион и не отличающиеся от генетически обусловленных пороков (ненаследственные пороки). К фенокопиям относятся ненаследственные признаки, *имитирующие* генетические нарушения (мутации). Так краснуха беременной женщины может вызвать врождённую глухоту у генетически нормального ребёнка (такой ребёнок является *фенокопией*).

3. Существует экспериментальный подход, заключающийся в имитации генетически обусловленных аномалий, путём нарушения нормального хода развития организма. Такие экспериментально вызванные дефекты (фенокопии) часто неотличимы от генетически обусловленных дефектов. Так, например, у кур конечный эффект гена *rumplessness* («бесхвостость«) можно имитировать, если инъецировать инсулин в желточный мешок на ранней стадии развития зародыша (30 ч). При этом цыплята становятся бесхвостыми. Если же инсулин вводится на более поздних сроках (5-й день), то у цыплёнка образуется короткое надклювье (верхняя часть клюва).

ФЕНОМЕН «МОДЫ НА МУТАЦИИ». Феномен вспышек мутаций в диких поселениях дрозофил, открытый в 1937 г. советским генетиком Раисой Львовной Берг (р. 1913). Заключается в том, что в разобщённых популяциях дрозофил вдруг становилось «модным» жёлтое тело (yellow), сменяясь затем на искривлённое брюшко (abnormal abdomen) или на опалённые щетинки. Это открытие подтвердило положение классика генетики Гуго де Фриза о неравномерности темпа мутаций во времени.

ФЕНОМЕН «ОНКОГЕННОГО ПРИВЫКАНИЯ» (oncogene addiction). Состояние клетки, при котором, несмотря на наличие множества мутаций в генах, ассоциированных с раком, один из онкогенов продолжает оставаться в выключенном состоянии; при этом такие клетки вступают на путь апоптоза.

ФЕНОМЕН «ОЖИДАЕМОЙ РЕПЛИКАЦИИ». Генетический феномен, заключающийся в том, что чем больше в каком-либо гене повторов CAG (или, в общем виде, повторов C*G), как, например, в гене *хантингтина*, тем с большей вероятностью число повторов увеличится в следующем поколении, усиливая проявления так называемых полиглутаминовых нейродегенеративных заболеваний (см. **Атаксия церебральная** и **Хорея Хантингтона**). Считается, что это обусловлено способностью мотива C*G образовывать в процессе репликации маленькие петли – «булавочные ушки» на одноцепочечной ДНК. На этих петлях ДНК-полимераза даёт сбои и может реплицировать мотив повторно. Отсюда следует, что, чем больше повторов C*G в гене, тем выше вероятность ошибки копирования при новых раундах репликации.

ФЕНОПТОЗ. От греч. phaino – *являю* и ptos – *падение, опущение*. Процесс запрограммированной

гибели организмов в определённом возрасте. Существует множество примеров, говорящих о том, что смерть организмов генетически запрограммирована (гибель лосося после нереста, бамбука после цветения, «трагическая любовь кальмаров», короткая жизнь бабочки-подёнки). Биологический смысл *феноптоза* очевиден – смена поколений, очищение популяции от особей, утративших репродуктивные функции. Старение следует рассматривать как составную часть механизма феноптоза, или по-другому, старение – это медленный феноптоз.

Термин *феноптоз* предложен академиком В.П. Скулачёвым, а слово придумано лингвистом М.Л. Гаспаровым.

ФЕНОТИП. От греч. phaino – *являю* и typos – *отпечатка*, *форма*, *образец*. 1. Категория или группа, в которую могут быть объединены особи (индивидуумы) на основании одного или большего числа признаков. 2. Совокупность всех признаков и свойств организма, сформировавшихся в процессе онтогенеза как результат взаимодействия генотипа и среды. Другими словами, фенотип – это внешнее проявление генотипа, зависящее от имеющихся генов и от взаимодействия их аллелей, которое, в свою очередь, зависит от внутренней и внешней среды*, влияющей на активность генов и обусловливающей регуляторные процессы и их модификации. Известно, что при разных генотипах часто наблюдается одинаковое проявление фенотипов, т.е. фенотип может включать в себя несколько генотипов. Например, гомозиготный генотип Rh/Rh и гетерозиготный генотип Rh/rh одинаково проявляются у человека резус-положительной группой крови. Два вида мышей *Mus musculus* и *Mus spretus* различаются по генотипу между собой примерно в той же степени, как человек и шимпанзе. Однако внешне они более сходны между собой. Бывает и противоположная ситуация. Так, геномы домашних собак сходны на 99,8 %, тогда как их внешние различия колоссальны. К сожалению, до сих пор отсутствует глубокое понимание механизмов зависимости фенотипа от генотипа, т.е вклада генетики в фенотип, особенно это касается человека.

*Имеющиеся гены обусловливают только потенциальные возможности, реализация которых зависит от внутренней и внешней среды организма.

ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ НЕОДНОРОДНОСТЬ (гетерогенность). Обусловлена различными аллелями данного локуса, имеющими различные эффекты, другими словами, различными мутациями в одном и том же гене. В качестве примера можно привести два типа мышечной дистрофии, обусловленной мутациями в гене гигантского белка *дистрофина*, расположенном в Х-хромосоме, – дистрофию Беккера и дистрофию Дюшена. Первое заболевание более умеренное и проявляется позже, чем второе (см. соответствующие статьи).

ФИЛАДЕЛЬФИЙСКАЯ ХРОМОСОМА* (обозначают как **Ph).** Генетический дефект, впервые обнаруженный в 1960 году в клетках больных хроническим миелоидным лейкозом (одна из форм лейкоза, которую называют также *миелолейкозом*, *миелогенным* и *гранулоцитарным лейкозом*). В образовании атипичной *филадельфийской хромосомы* участвуют 9-я и 22-я хромосомы, между которыми происходит взаимная транслокация**, в результате чего сливаются два гена *bcr* и *abl****, что и приводит к возникновению заболевания. В настоящее время это заболевание успешно лечится с помощью нового препарата *глевека*, который направлен на подавление одного из ферментов, кодируемых двумя слившимися генами (см. **Хромосомные перестройки** в разделе **«Клеточная биология»**, а также **Гливек** в разделе **Анатомия, физиология и патология человека и животных**).

*Название дано по месту обнаружения носителя дефекта – Филадельфии (США).

**Делетированный фрагмент 22-й хромосомы транслоцируется на конец длинного плеча (q-плеча) 9-хромосомы.

****Abl*-ген – трансформирующий ген, обнаруженный у онкогенного ретровируса Абельсона, вызывающего миелолейкоз грызунов (мышей), и кодирующий тирозиновую протеинкиназу с локализацией в плазматической мембране.

ФИНГЕРПРИНТ. От англ. finger-print – в буквальном смысле, *отпечатки пальцев*. 1. Метод анализа, позволяющий улавливать тонкие различия сходных веществ. 2. Обзорная хроматограмма. 3. Пептидная карта. 4. Папиллярный рисунок подушечек пальцев. Уникальность его у каждого человека позволяет идентифицировать личность (см. также **Фингерпринтинг (ДНК-фингерпринтинг)**).

ФИНГЕРПРИНТИНГ (ДНК-фингерпринтинг). От англ. finger – *палец* (руки) и printing – *печатание*. Буквально: генетический «отпечаток пальца». Метод, позволяющий выявлять различия в геномной ДНК. Основывается на выявлении распределения длин фрагментов – продуктов расщепления ДНК эндонуклеазой-рестриктазой или длин продуктов ПЦР. Точные размеры коротких повторяющихся последовательностей (микросателлитов), присутствующих в различных геномах, являются их индивидуальными характеристиками. Наличие у двух индивидуумов идентичных паттернов последовательностей говорит об их генетическом родстве (напротив, если идентичность не наблюдается, то это говорит об отсутствии родства). Синоним – *фингерпринт*.

ФЛАНКИРУЮЩИЙ. От нем. Flanke – *бок*. Расположенный по краям, по соседству (по бокам), на фланге резидентной последовательности. Например, фланкирующие последовательности гена.

ФРАГИЛЬНОСТЬ. От англ. fragile – *хрупкий*, *ломкий*. Ломкость, хрупкость. Например, *фрагильность* капилляров. В цитогенетике термин чаще

используется для обозначения ломких хромосом (*фрагильность* хромосом) (см. **Синдром фрагильной Х-хромосомы**).

ФРАГМЕНТЫ ОКАЗАКИ (OF). Поскольку репликация ДНК всегда идёт в направлении 5′→3′, в клетках эукариот она прерывистая и происходит по частям. Реплицированные участки ДНК, длиной 1 000–2 000 оснований, образующиеся в результате прерывистой репликации *отстающей цепи**, идущей в направлении 3′→5′, получили название «фрагменты Оказаки» (по имени японского учёного, открывшего их). Впоследствии эти фрагменты, разделённые «затравками»**, после удаления последних ДНК-полимеразой I и заполнения бреши, соединяются ковалентно в непрерывную цепь лигазами (см. **Лигаза (ДНК-лигаза)** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

*На самом деле никакого отставания нет и такое название условно.

**ДНК-полимеразы могут присоединять нуклеотиды только к 3′-ОН концу нуклеотида, уже связанного со старой цепью ДНК. Поэтому для начала репликации ДНК-полимеразы всегда нуждаются в «РНК-затравках» (праймерах), синтезируемых специальной РНК-полимеразой или праймазой (примазой).

ФЬЮЖН-ГЕНЫ. От англ. fusion – *слияние*. Продукты неравного кроссинговера.

ХИМЕРНАЯ ДНК. От греч. Chimaira – *мифологическое чудовище* (см. **Химеры**). ДНК, состоящая из последовательностей различного происхождения (см. **Гибридная ДНК** и **Рекомбинантная ДНК**).

ХИМЕРЫ*. В генетике *химерами* называют организмы, полученные в результате соединения эмбриональных клеток генетически неоднородных организмов (см. **Микрохимеризм**). Скорее всего найдётся немало людей, которые в действительности являются генетическими «химерами». Поскольку, если в природе нередко происходит процесс разъединения бластомеров, приводящий к появлению однояйцевых близнецов, то вполне вероятен и процесс, при котором на самых ранних стадиях эмбрионального развития происходит объединение (менее точный термин *слияние*) бластомеров двух эмбрионов, с последующим развитием их как одного организма. В этом случае возникает организм-химера, состоящий из клеток, содержащих различные геномы.

*От греч. Chimaira – имя мифологического огнедышащего чудовища, обитавшего в преддверии подземного мира (Орка), с львиной головой и пастью, туловищем козы и хвостом с головой змеи на конце. В переносном смысле *химера* – несбыточная фантазия, нереальный вымысел.

Х-ИНАКТИВАЦИЯ. Механизм, позволяющий выравнивать разницу в количестве сцепленных с половыми хромосомами генов у женщин по сравнению с мужчинами. Обнаружен участок в Х-хромосоме, выключающий её и названный *Х-инактивационным центром* (Х-и.ц.)*. В результате инактивации возникает структура хроматина, называемая *тельцем Барра* (см. **Тельце Бара** в разделе **«Клеточная биология»**). Клетка с определённой инактивированной хромосомой производит дочерние клетки с той же самой инактивированной хромосомой, хотя первоначальный процесс инактивации, по-видимому, происходит случайным образом. Поэтому носительство Х-сцепленных рецессивных генов (гетерозиготность) у женщины, если и проявляется клинически, то, как правило, в сглаженной форме. Синоним – *лайонизация* (см. **Лайонизация**).

*С локуса *Xist*, расположенного внутри Х-инактивационного центра, транскрибируется особая инактивирующая *Xist*-РНК, которая тут же связывается с Х-хромосомой (со многими её сайтами), осуществляя, по-видимому, транскрипционное глушение. В инициации инактивации принимает участие ещё один ген, обозначенный как перевёртыш гена *Xist – Tsix,* который транскрибируется до начала транскрипции гена *Xist* и его РНК имеет антисмысловую последовательность *Xist*-РНК. Предполагается, что прекращение транскрипции гена *Tsix* на одной хромосоме запускает процесс инактивации её посредством *Xist*-РНК.

ХИ-САЙТ (CHI-Site). От греч. chiasmus – *хиазм* (крестообразный порядок расположения), *перекрёст*. Октамерная последовательность ДНК (GCTGGTGG), встречающаяся в «горячих точках» рекомбинации у *Escherichia coli*.

ХОРДИН (Chordin). От лат. chorda < греч. chordë – *струна*. Название гена, управляющего у хордовых организмов развитием дорзальной (спинной) части тела. Соответствует «*короткому гаструлярному* гену» дрозофилы, «подсказывающему» клеткам, что надо развиваться в органы брюшной части тела. Вспомните, что центральный нервный ствол у хордовых располагается на спинной стороне тела, а у артропод (членистоногих) – на брюшной. Так что инверсия дорзо-вентральной оси имеет генетическую основу и общность происхождения.

ХОРЕЯ ХАНТИНГТОНА (болезнь Хантингтона*). Смертельное наследственное нейродегенеративное заболевание** со 100 % генетической обусловленностью и доминантным характером проявления в некоторых семьях, при котором поражаются нейроны базальных ганглиев, прежде всего, нейроны полосатого тела (*corpus striatum*), расположенного в глубине каждого полушария. Гибель этих нейронов, ответственных за координацию движений, приводит к дрожанию конечностей (отсюда, возникло и название заболевания – *хорея*), а затем к параличу и психической деградации. Возникновение болезни обусловлено нестабильностью по длине повторов, построенных на основе триплета CAG (кодон CAG кодирует аминокислоту глютамин). Ген с нестабильным по длине мотивом, повторяющихся триплетов CAG, получил назва-

ние гена *Вольфа-Хиршхорна* (ген huntingtin***), и если он полностью отсутствует в геноме индивида, то развивается синдром Вольфа-Хиршхорна – редкое и очень тяжёлое заболевание, приводящее к гибели в раннем возрасте. А вот возрастание в этом гене числа повторов триплета $(CAG)_n$, где n больше 39 приводит к развитию болезни Хантингтона. Показано, что чем больше в гене повторов CAG, тем раньше разовьётся болезнь. Например, если 40 повторов, то болезнь полностью разрушит человека к 60 годам, если 42 повтора, то к 40, а если около 50 повторов, то человек сойдёт с ума и разрушится физически в возрасте до 30 лет. Белок, кодируемый геном, получил название *хантингтин* (гентингтин). Поскольку триплет CAG кодирует глютамин, отсюда следует, что чем длиннее в хантингтине цепочка из глютамина, тем быстрее развивается болезнь. Считается, что избыточность глютамина приводит к преципитации белка (образованию белковых кластеров), их накоплению в клетке и последующей её гибели через незапланированный апоптоз**** (см. также **Динамические мутации**, **Атаксия церебральная** и **Экспансия тринуклеотидных повторов** и **Хорея** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**).

Обычно для изучения этого недуга используют макак, подверженных этому заболеванию, но в 2006 г. была получена линия овец – носителей болезни Хантингтона, у которых присутствуют лишние повторы CAG внутри гена *IT15*, ответственного за развитие болезни. На животных испытывают новый тип лекарства – вирус, подавляющий мутацию в *IT15* гене.

Заболевание с ужасающей предопределённостью! Впервые было описано в 1872 г. американским врачом Джорджем Хантингтоном (George Sumner Huntington, 1850–1916). В литературе часто встречается написание: хорея *Гентингтона***.**

**Болезнь Хантингтона – это первый пример доминантной генетической патологии, описанной у человека. Если ген унаследован от отца, то болезнь развивается быстрее, с более выраженными клиническими расстройствами.

***Ген находится в хромосоме 4 (4p16.3.), содержит 67 экзонов и кодирует большой белок, состоящий из 3 114 аминокислотных остатков. С гена считываются два транскрипта; один размером 13,7 тыс. п.н. экспрессируется в клетках мозга (как эмбриона, так и взрослого организма), а другой, размером 10,3 тыс. п.н. в некоторых других клетках. Хантингтин в норме является цитоплазматическим белком, а его мутантная форма накапливается в ядре чувствительных нейронов, приводя их к гибели.

****На самом деле ёще неясно, способствует или препятствует отложение мутантного белка гибели клеток, поскольку вполне возможно, что отложения хантингтина могут быть частью механизма защиты нейронов.

ЦЕНТРАЛЬНАЯ ДОГМА МОЛЕКУЛЯРНОЙ БИОЛОГИИ (основной постулат молекулярной биологии). Представление, господствовавшее в науке более полувека, согласно которому нуклеиновые кислоты служат матрицами для синтеза белков, но не наоборот. Другими словами, согласно основному постулату молекулярной биологии генетическая информация, заключённая в ДНК, сначала копируется на молекулу РНК (транскрибируется), а затем транслируется в последовательность аминокислот в белке. Догма была кратко сформулирована в выражении: «*Один ген – один белок*», что накладывает ограничение на определение понятия *гены*, как сегменты ДНК, кодирующие только белки. В течение долгого времени признавалась абсолютная универсальность «центральной догмы», что выражало известное высказывание нобелевского лауреата, французского биохимика Жака Моно: «*То, что верно для E. coli, верно и для слона*». Следует признать, что центральная догма молекулярной биологии – это молекулярный двойник вейсмановской доктрины о непрерывности зародышевой (половой) плазмы. В более широком смысле, это представление, согласно которому гены оказывают влияние на формирование организма, но особенности строения организма никогда не переводятся в генетический код, т.е приобретённые признаки не наследуются (см. также **Барьер Вейсмана** в разделе **«Общая биология и экология»**).

ЦИС-АКТИВНЫЙ ЛОКУС. От лат. cys – *по эту сторону*. Некодирующий белок локус, влияющий на функционирование последовательностей ДНК, расположенных с ним в одной и той же молекуле.

ЦИС-ПОЛОЖЕНИЕ. От лат. cys – *по эту сторону*. Термин для обозначения фазы сцепления генов. *Цис-положение* генов, при котором два сцепленных гена находятся в одной гомологичной хромосоме (в одном гомологе).

ЦИС-РЕГУЛЯТОРНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ (Cis-элементы). Регуляторные элементы, расположенные рядом, примыкающие к кодирующей области.

ЦИСТРОН*. От англ. cistron. Функциональная генетическая единица, соответствующая специальным эмпирическим критериям. Другими словами, цистрон – активная единица генома, кодирующая отдельный полипептид. Цистрон представляет собой ген, определяемый с помощью *цис-транс*-теста** (комплементационного теста, который позволяет определять ген, независимо от биохимической информации). Другими словами, *цистрон* – неделимая генетическая единица (фрагмент, участок, отрезок хромосомы или хромосомной ДНК) на генетической карте, кодирующий определённую биохимическую функцию или точнее, участок, отвечающий за синтез одной полипептидной цепи (см. **Группа комплементации** и **Ген**).

*Устаревший термин, эквивалент термина *ген*.

**Откуда и произведено название.

ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ. Признаки, которые находятся под контролем митохондриальных генов.

ЧИСТОКРОВКА. ПОЛУКРОВКА. Расхожие термины, сохранившиеся в бытовых представлениях о передаче наследственных признаков ещё со времён господства *теории слитной наследственности* («доменделевских» представлений), согласно которой наследственный материал представлялся чем-то вроде передававшейся в поколениях гипотетической жидкости. А наиболее известной всем жидкостью тела была кровь. В рамках теории слитной наследственности кровь при скрещивании может смешиваться в любых пропорциях с другой кровью, что и приводит к появлению чистокровных особей или не очень. Однако с помощью этих представлений не удавалось объяснять факты появления у чистопородных животных признаков, отсутствовавших у родителей. Со временем такие животные или растения стали называться *мутантами*.

ЧИСТЫЕ ЛИНИИ. Организмы, гомозиготные по изучаемым признакам.

«ШОТГАН СЕКВЕНИРОВАНИЕ». От англ. shotgun – *дробовик* (ружьё). Сленговый термин, обозначающий стратегию секвенирования ДНК (метод), с помощью которой большие вставки ДНК (до 200 тыс. п.н.) в BAC- или PAC-векторах разбивают на более короткие перекрывающиеся фрагменты длиной 1–2 тыс. п.н., которые и секвенируют, а затем «собирают» с помощью компьютера в полную последовательность. Следует отметить, *шотган метод* даёт случайный набор последовательностей и не совсем годится для тонких геномных исследований. Синоним – *метод* «*дробовика*» (см. **Метод «дробовика»**).

«ЭГОИСТИЧНАЯ ДНК»*. Образное название очень большой группы геномных последовательностей, включающих псевдогены, ретропсевдогены, транспозоны и ретротранспозоны, эндогенные ретровирусы, сателлитные (мини- и микросателлитные) ДНК, которые относятся к группе так называемой «мусорной ДНК», или не кодирующей ДНК, не транслирующейся в какие-либо белки. Их «эгоизм» заключается в длительной сохранности в геноме, способности к самокопированию и распространению по геному за счёт ресурсов клетки, без внесения какой-либо лепты в её фенотип и фенотип организма.

*Считается, что такое название было дано Френсисом Криком.

ЭКЗОМ. От греч. exo – *вне*, *снаружи* и om –*совокупность*. Полная совокупность всех кодирующих участков генома. Иногда экзомы секвенируют с целью диагностирования редких или, так называемых, недиагностируемых, при обычных подходах, заболеваний для того, чтобы выявить ген, ассоциированный с редкой патологией.

ЭКЗОНЫ. От англ. ex(pressi)on – *выражение*, *выразительность* (экспрессия). Кодирующие последовательности ДНК в гене (фрагменты гена, несущие информацию* и сохраняющиеся в молекуле иРНК после сплайсинга), разделённые некодирующими участками (интронами). Первичный транскрипт содержит полную копию гена, включающую *экзоны* и *интроны*. В результате созревания (процессинга и сплайсинга) интроны удаляются, а экзоны ковалентно сшиваются, что приводит к образованию укороченной информационной РНК (иРНК). Считается, что экзоны соответствуют отдельным доменам** в кодируемых белках и являются первичными генетическими единицами, перекомбинация которых и лежит в основе возникновения новых белков. Разные гены сильно различаются по числу *экзонов*; типичный ген человека содержит 6–8 экзонов, но есть и гены, содержащие многие десятки экзонов.

*На самом деле может содержать и нетранслируемые последовательности.

**Домены – структурно автономные области в молекулах белков.

ЭКЛИПС-ПЕРИОД. От англ. eclipse < греч. ekleipsis – *затмение*, *потускнение* и фр. periode < лат. periodus < греч. periodos – *обход*. Промежуток времени, наступающий после восприятия клетками ДНК (попадания в клетку-реципиент ДНК клетки-донора) и длящийся до её интеграции в геном клетки-реципиента. В этот период активность донорских маркёров ещё не проявляется (см. **Трансформация**).

ЭКСПАНСИЯ ТРИНУКЛЕОТИДНЫХ ПОВТОРОВ. От лат. expansio – *расширение*, *распространение*. Последовательное (тандемное) умножение тринуклеотидных участков молекулы ДНК, при котором какой-то тип тринуклеотида многократно повторяется. Эти участки склонны к проскальзыванию репликации («пробуксовке» ДНК-полимеразы) при образовании половых клеток и потомок получает хромосому с большим числом повторов, чем имел родитель. В результате заболевание у потомков начинается в более раннем возрасте и протекает более тяжело (см. **Антиципация**, **Динамические мутации**, **Ожидаемая репликация** и **Хорея Хантингтона**).

ЭКСПРЕССИВНОСТЬ. От лат. expressi (expressum) – *выжимать*, *выражать*, *изображать*. Выразительность. Термин, введённый в генетику Н.В. Тимофеевым – Ресовским и обозначающий *степень выраженности признака*, поскольку один и тот же ген может по-разному проявляться у разных особей. Синоним – *степень проявления гена*.

ЭКСПРЕССИЯ ГЕНА. От лат. expressi – *выжимать*, *выражать*, *изображать*. Термин, обозначает процесс перевода последовательности нуклеотидов ДНК в последовательность аминокислотных остатков в полипептиде (белке). Экспрессию обеспечивают три *фундаментальных*

молекулярно-биологических процесса: 1. Транскрипция гена в пре-мРНК (первичный транскрипт). 2. Процессинг и сплайсинг пре-мРНК в матричную РНК (мРНК). 3. Трансляция (перевод) мРНК на рибосомах в полипептид. Экспрессия генов чаще всего регулируется на транскрипционном уровне и многие гены экспрессируются только в определённых типах клеток. В каких клетках и на каком этапе онтогенеза экспрессируется тот или иной ген, зависит от так называемых «*генетических переключателей*» – регуляторов, определяющих при участии транскрипционных факторов* «нужное место и нужное время». Следует отметить, что экспрессия многих генов, а, следовательно, и биохимическое состояние организма, зависит также от событий, происходящих в окружающем мире (см. **«Генетические переключатели»**).

*Собственно транскрипционные факторы являются компонентами «генетических переключателей», которые представлены *энхансерами* и *сайленсерами* генов.

ЭКСЦИЗИЯ ТОЧНАЯ. От лат. excisio – *разрушение*, *вырезывание*, *вырез*. Выход полной последовательности *транспозона* из геномной ДНК (точное вырезывание вставки). Может приводить к восстановлению функции гена, в котором находился транспозон.

ЭЛАЙНМЕНТ. От англ. alinement – *выравнивание*, *выстраивание в одну линию*. Буквально: *выравнивание нуклеотидных последовательностей* на основе анализа вторичной структуры молекул рРНК у разных видов организмов. Процедура, увеличивающая достоверность филогенетических схем, построенных на основе анализа последовательностей (выявления идентичных и различающихся последовательностей).

ЭЛЕМЕНТЫ ГОРМОНАЛЬНОГО ОТВЕТА. Специфические регуляторные последовательности генов, представляющие собой короткие симметричные (палиндромные) участки ДНК*, обладающие свойствами *энхансеров*, усиливающих транскрипцию соответствующих генов**. С этими участками связываются рецепторы липофильных гормонов, образующие после связывания с лигандами активные *димерные* комплексы. Каждый гормон-рецепторный комплекс узнаёт свой собственный участок связывания (элемент гормонального ответа), в результате чего и достигается специфичность гормонального действия (см. также **Рецепторы** в разделе **«Клеточная биология»**). Синоним – *гормон респонсивные элементы* (HRE)***.

*Например, элементы гормонального ответа на глюкокортикоиды содержат 15 пар нуклеотидов (AGAACAnnnTGTTCT), где n – любой нуклеотид.

**Иногда связывание лиганд-рецепторного комплекса с ДНК приводит и к ингибированию транскрипции. Мишенями стероидных гормонов чаще всего являются гены, кодирующие факторы транскрипции, т.е. ДНК-связывающиеся белки. Эффекты стероидных гормонов проявляются с задержкой, длящейся часы, и часто сохраняются в течение многих часов и даже дней.

***«Калька» с английского responsive – *ответный*.

ЭЛЕМЕНТЫ-LINE. LINE – аббревиатура от англ. *long interspersed nuclear elements* – длинные рассеянные элементы. Класс длинных, умеренно повторяющихся последовательностей в геноме млекопитающих (имеющих длину 5–8 тыс. пар нуклеотидов), содержащих промотор для РНК-полимеразы 2-го типа и несущих гены обратной транскриптазы и эндонуклеазы. Чередуются с уникальными последовательностями длиной до 35 тыс. пар. Представлены семействами, состоящими из одинаковых элементов, располагающихся преимущественно в G-полосах хромосом. Синонимы: *транспозоны* млекопитающих, *подвижные генетические элементы*.

У элементов, способных к автономной транспозиции обширная и довольно запутанная терминология (см. **Эндогенные ретровирусы** и **«Эгоистичная ДНК»**).

ЭЛЕМЕНТЫ-SINE. SINE – аббревиатура от англ. *short interspersed nuclear elements* – короткие рассеянные элементы. Класс коротких умеренно повторяющихся последовательностей в геноме млекопитающих, длиной 100–300 пар нуклеотидов, чередующиеся уникальными последовательностями длиной до 2 000 пар. Располагаются в полосах, выявляемых при Т-окраске (вариант R-окраски), преимущественно на концах плеч хромосом. В геноме у человека к этому классу относятся *Alu*-повторы (см. ***Alu*-повторы**).

ЭНДОГАМИЯ. От греч. endon – *внутри* и gamos – *брак* (англ. sexual union). 1. Слияние половых клеток (гамет) близкородственных особей. 2. Половой союз между близкими родственниками. Синоним – *инбридинг*.

ЭНДОГЕННЫЕ РЕТРОВИРУСЫ. От греч. endon – *внутри*, genan – *порождать*, лат. retro – *назад* и «вирусы». Инертные вирусные частицы*, несущие гены обратной транскриптазы (ревертазы), встроившиеся в геном человека в процессе эволюции (или недавно). Обнаруживаются во всех хромосомах и составляют до 1,3 % генома человека. Синонимы: *Hervs* (аббревиатура от англ. human endogenous retroviruses), *ретротранспозоны,* или *ретропозоны*. К эндогенным ретровирусам относят и самокопируемые (несущие ревертазу) последовательности ДНК, называемые элементы LINE.

*Вирусы, потерявшие большую или меньшую часть своего генома, способные или неспособные к автономной ретропозиции.

ЭНХАНСЕРЫ. От англ. enhanser – *усилитель* < enchance – *увеличивать*, *усиливать*. Специфические регуляторные элементы (*цис*-действующие последовательности нуклеотидов), многократно увеличивающие, иногда в сотни

раз, интенсивность экспрессии генов. Другими словами, регуляторные элементы генома, увеличивающие интенсивность использования РНК-полимеразой II эукариотических промоторов. Эти усилительные элементы оказывают своё действие независимо от того, с какой стороны промотора и на каком удалении от него они находятся: *up stream* (5′-области выше старта транскрипции, расположенные иногда на очень большом расстоянии от точки инициации транскрипции), *down stream* (3′-области ниже старта транскрипции) или в некодирующей области внутри гена)**. Так, энхансер β-глобина находится позади транскрибируемого гена, а энхансеры генов тяжёлых цепей иммуноглобулинов расположены в интронах (см. также **Цис-, Транс-регуляторные элементы**). Многие энхансеры – это высококонсервативные элементы, особенно энхансеры генов, отвечающих за морфогенез и те его особенности, которые присущи всем позвоночным животным. Энхансеры являются элементами «*генетических переключателей*», дополнительными компонентами которых служат факторы транскрипции, специфически соединяющиеся с «*сайтами связывания*» в энхансерах. Каждый ген имеет, по крайней мере, один энхансер, но многие гены имеют и по нескольку *независимых* энхансеров. К таким генам относятся прежде всего гены, кодирующие консервативные белки, отвечающие за морфологические признаки (участвующие в морфогенезе). Каждый независимый энхансер самостоятельно контролирует экспрессию такого многофункционального (плейотропного) гена в разных типах клеток, в разных частях тела и на разных этапах онтогенеза организма. В результате ген может использоваться многократно, включаясь в разные генные сети (контексты, модули, паттерны), в которых изменяются его функции. В многофункциональных генах мутации в одном из энхансеров изменяют только одну какую-либо его функцию, и такие мутации служат инструментами эволюции. Тем самым при кажущейся одинаковости генов, возникает великое разнообразие организмов и их особенностей (см. **Развитие** в разделе **«Общая биология и экология»**, а также **«Генетические переключатели»** и **Энхансосома**).

Существует точка зрения на энхансеры как на одну из форм мобильных генетических элементов. Синоним – *усилители транскрипции*.

*Энхансеры были обнаружены в 1981 г. у вируса SV40 Дж. Банерджи (J. Banerji), С. Раскони (S. Rusconi) и С. Шеффнером (S. Shaffner).

**Обусловлено это способностью ДНК к формированию сложных петель, сближающих в пространстве регулируемые и регуляторные элементы генома.

ЭНХАНСОСОМА. От англ. enhanser – *усилитель* и греч. soma – *тело*. Кооперативный комплекс специфических факторов транскрипции, собранный на энхансере.

ЭПИГЕНЕТИКА*. От греч. epi – *на*, *над* и «генетика». Новое направление генетики, изучающее наследуемые изменения генной активности, реализуемые в процессе онтогенеза и клеточного деления и не затрагивающие структуру ДНК. Термин «эпигенетический» подразумевает, что кроме генетического уровня существует ещё один уровень наследственной информации (надгенетический), который оказывает решающее влияние на фенотип и здоровье организма**. Информация на эпигенетическом уровне обусловлена не генами (она не затрагивает структурную основу ДНК генов), а касается только механизмов регуляции их активности. Уже хорошо известно, что модификации ДНК, гистонов и других белковых структур хроматина представляют собой молекулярную основу *эпигенетики*. Незначительные изменения в этих структурах, вызванные метилированием ДНК, ацетилированием и другими химическими модификациями гистонов приводят к изменениям в характере экспрессии генов (подавлению одних и усилению других). Проще говоря, *метилирование* – это сигналы к выключению генов, а *ацетилирование* – к их включению***. Например, в раковой клетке эпигенетические структуры могут выключить гены-супрессоры (гены-подавители) деления клетки и включить гены, побуждающие клетку к делению, что может привести к её бесконтрольному делению и образованию клональной опухоли. Для некоторых типов рака уже известны такие аномалии и, к сожалению, иногда они могут носить наследственный характер, т.е передаваться от одного поколения к другому. В то же время в большинстве случаев эпигенетические изменения обратимы и передаются только от клетки к клетке в пределах жизни одного организма, поскольку могут быть активированы или подавлены соответствующие ферменты. Связано это с тем, что эпигенетические изменения происходят под действием индуцирующих их стимулов, при отмене которых они со временем исчезают (см. **Метилирование ДНК, Ацетилирование** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**, а также **«Гистоновый код»** и **Эпигенетические факторы**).

*Термин ввёл в 1939–1940 гг. английский биолог К. Уоддингтон (C.H. Waddington) для обозначения процесса взаимодействия генов и среды при формировании фенотипа, произведя его от слова «эпигенезис», под которым понималось постепенное и последовательное новообразование органов и частей тела зародыша в процессе развития (согласно представлениям У. Гарвея, Ж. Бюффона и К.Ф. Вольфа, боровшихся с *преформизмом*). Под словом «эпигенетика» Уоддингтон понимал механизмы, в результате действия которых в различных клетках работают разные гены. Согласно принятому в настоящее время определению А. Риггса и соавторов (A.D. Riggs [et al.], 1996), «эпигенетика» изучает митотически и/или мейотически на-

следуемые изменения функции генов, которые не могут быть объяснены изменениями в последовательности ДНК. Следует отметить, что до сих пор термин «эпигенетика» разные авторы наполняют различным содержанием.

**Эпигенетическими факторами объясняется появление через поколение определённых наследственных заболеваний в некоторых родословных. Предполагают, что многие заболевания от онкологических до шизофрении и депрессивных синдромов обусловлены нарушениями на эпигенетическом уровне. Скорее всего, и механизмы старения реализуются на эпигенетическом уровне регуляции.

***В большинстве случаев метилирование препятствует включению генов, хотя бывают и обратные процессы.

Наш геном – это сценарий нашей судьбы, написанный для подмостков нашей жизни и поставленный капризным режиссером по имени Эпигенетика.

ЭПИГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПРОФИЛЬ. От греч. epi – *на*, *над* и «генетика». Совокупность эпигенетических черт отдельного организма. Актуальной проблемой становится получение эпигенетических профилей тех или иных заболеваний и установления тех профилей, которые являются предвестниками заболеваний. Так, например, показано, что у заядлых курильщиков возникает масса эпигенетических изменений. Эпигенетическая часть генома может поддаваться различным воздействиям (индуцирующим стимулам). Уже появились лекарства, действующие на эпигенетическом уровне, например, подавляющие метилирование Vidasa и Dacogen; для обоих препаратов уже доказана эффективность в лечении миелодиспластического синдрома – предшественника лейкоза. Показано также, что препарат Zolinza, ускоряющий ацетилирование, помогает при кожной Т-клеточной лимфоме.

Эпигенетический анализ в недалёком будущем станет важнейшим элементом новой, персонифицированной медицины.

ЭПИГЕНЕТИЧЕСКИЙ САЙЛЕНСИНГ. От греч. epi – *на*, *над* и «генетика», англ. silencing – *молчание*, *тишина*. Буквально: эпигенетическое глушение. Механизмы избирательного подавления активности генов. К ним относятся хромосомный сайленсинг и РНК-интерференция, которые используется для подавления активности генов, вовлечённых в развитие какой-либо патологии, например, для лечения СПИДа.

ЭПИГЕНЕТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ. Факторы, которые модифицируют проявление гена (характер его экспрессии), не меняя последовательности нуклеотидов и оставаясь стабильными на протяжении ряда делений клеток. Эти факторы изменяют пространственную структуру хроматина (главным образом, вокруг гистонов), что может «выключать надолго» гены, лежащие в локусах с такой изменённой структурой. К эпигенетическим факторам относятся процессы метилирования ДНК, ацетилирования, АДФ-рибозилирования, биотинилирования, убиквитинирования и сумоилирования гистонов, а также некодирующие РНК и процессы ремоделирования хроматина (см. соответствующие статьи в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**, а также **Гистоновый код**).

ЭПИГЕНЕТИЧЕСКИЙ ФЕНОМЕН. Обратимое изменение активности гена за счёт модификации хроматина, например, метилирования ДНК по цитозину.

ЭПИГЕНОМ. От греч. epi – *на*, *над* и «геном». Вся совокупность эпигенетических характеристик клетки.

ЭПИСОМЫ. От греч. epi – *на*, *над* и soma – *тело*. Плазмиды, способные интегрироваться в бактериальную ДНК. Другим словами, внехромосомные (автономные) генетические факторы.

ЭПИСТАЗ. От греч. epistatos – *остановка*. Взаимодействие двух неаллельных генов, при котором аллель одного гена, как правило, подавляет аллели другого гена, другими словами, тип взаимодействия в паре генов, проявляющийся фенотипическими эффектами. Явление, очень похожее на взаимодействие доминантного и рецессивного генов, но не на уровне аллелей, а на уровне разных генов, локализованных в разных локусах. Эти взаимодействия проявляются некумулятивно, т.е совместный эффект двух генов представляет собой нечто иное, чем сумма эффектов каждого из них. Если термин используется для обозначения взаимодействия между генами одного и того же локуса, то в этом случае доминантность и рецессивность рассматриваются как разновидность эпистаза. Примеры рецессивного эпистаза – «*бомбейская*» группа крови и *альбинизм* (см. соответствующие статьи).

ЭТНОГЕНОМИКА. От греч. ethnos – *народ* и геномика. Генетика этнических групп.

ЭУПЛОИДИЯ (эуплоидный набор). От греч. приставки eu – *хороший* (истинный, настоящий), ploos – *кратность* и eidos – *сходство*. Нормальный набор хромосом в кариотипе (у человека 44 аутосомы и две половые хромосомы).

ЭУПЛОИДЫ. От греч. приставки eu – *хороший* (истинный, настоящий), ploos – *кратность* и eidos – *сходство*. Организмы с нормальным или кратно изменённым числом (набором) хромосом. К эуплоидам относятся *гаплоиды*, *диплоиды* и *полиплоиды*.

ЭУХРОМАТИН. От греч. приставки eu – *хороший* (истинный, настоящий) и «хроматин». Деконденсированный хроматин интерфазного ядра, имеющий диффузную структуру. Собственно хроматин ядра, который может менять степень своей компактности в зависимости от функциональной

активности. Эухроматические участки могут временно переходить в неактивное состояние и тогда они называются *факультативным гетерохроматином* (см. **Тельце Барра** в разделе **«Клеточная биология»**).

ЭФФЕКТ БУТЫЛОЧНОГО ГОРЛЫШКА. Потеря редких аллелей генов из-за гибели их носителей при быстром уменьшении размеров популяции (в результате эпидемии, природной катастрофы). Поэтому следующее поколение получает меньшее число аллелей, что приводит к снижению аллельного разнообразия и уменьшению гетерозиготности в популяции.

ЭФФЕКТ ДУБИНИНА – СИДОРОВА. Этим термином в классической генетике обозначали новый тип положения гена и возможность его дробления, что, в своё время, способствовало опровержению представлений о неделимости гена.

ЭФФЕКТ ОСНОВАТЕЛЯ. Появление уникального соотношения генов в новой популяции. Возникает как следствие дрейфа генов в результате отделения от родительской популяции небольшой обособленной на новом месте популяции. В такой популяции одни аллели могут быть утрачены, а другие, напротив, представлены у значительного числа особей (индивидов). При этом могут сохраняться и с большей скоростью распространяться мутантные гены. Примером *эффекта основателя* является высокая частота распространения (в 50 раз выше, чем в среднем в мире) среди населения вулканических островов *Тристан да Кунья* (4 острова, Южная часть Атлантического океана) наследственной формы рака глаза – *пигментного ретинита*. Кроме того, половина жителей островов страдают астмой.

ЭФФЕКТ ПОЛОЖЕНИЯ ГЕНА*. Явление, при котором степень проявления гена зависит от его локализации (положения) относительно соседних генов (ген проявляется в зависимости от того, в соседстве с какими генами, или в каком участке хромосомы, он находится). Другими словами, положение гена влияет на его работу. В соответствии с эффектом положения экспрессия гена изменяется в результате его перемещения в новый участок генома (хромосомы). Например, рецессивный ген начинает проявляться даже при наличии доминантного партнёра**, или, напротив, ранее активный ген при транслокации в гетерохроматиновый район хромосомы будет, скорее всего, неактивным. Эффект положения гена является следствием структурных перестроек генома (инверсий, транслокаций). Существуют разные варианты эффекта положения гена: *эффект Дубинина*, *мозаичный* (классический, ЭПМ), *стабильный* и *доминантный*.

*Феномен был открыт в 1925 г. американским генетиком Альфредом Генри Стёртевантом (A.H. Sturtevant, 1891–1970) при изучении мутации *Bar* (от англ. bar – *полоса*, в генетике – «узкий глаз») у дрозофилы. В 1920 г. Стёртевант открыл также явление *супрессии генов*. Эффект положения гена был изучен Германом Мёллером (1930 г.), который предположил, что степень проявления гена зависит от частично совпадающих между собой участков соседних генов. Отсюда точные границы гена, в свою очередь, зависят от соседних генов и, соответственно, могут изменяться после мейотической рекомбинации.

**Хрестоматийный пример рецессивного гена «хэйри» (от англ. hairy – *волосатый*), локализованного в третьей хромосоме у дрозофилы, и вызывающего образование дополнительных щетинок в присутствии кусочка четвёртой хромосомы.

ЭФФЕКТ СВИДЕТЕЛЯ. Явление, наблюдаемое при радиационном мутагенезе, когда генетические повреждения возникают в необлучённых клетках, находящихся поблизости с клетками-мишенями. В англоязычной литературе используется термин «abscopal», означающий, что при облучении ткани наблюдается отдалённый эффект на необлучённую ткань.

ЭФФЕКТ СЦЕПЛЕННОГО НАСЛЕДОВАНИЯ. Эффект, вызванный процессом совместного распространения в популяции генов, сцепленных с мутантным геном, дающим селективные преимущества. В итоге этот эффект приводит к сопряжённой элиминации (см. **Сопряжённая элиминация** и **Снипы**).

ЯДРО ПРОМОТОРА. Небольшая по протяжённости и различающаяся у разных генов последовательность в промоторе РНК-полимеразы, с которой может быть инициирована транскрипция. Ядро промотора достаточно для сборки основного аппарата транскрипции и включает в себя два основных элемента (стартовую точку транскрипции, или, иначе, инициаторный район INR и ТАТА-бокс), занимающих участок в промоторе, например, для РНК-полимеразы II длиной в 40 пар нуклеотидов. Транскрипция с ядра промотора обычно протекает с минимальной эффективностью. Для более интенсивной транскрипции промотор должен быть снабжён дополнительными элементами (см. **Промотор (промоутер)** и **ТАТА-бокс**).

Научитесь воспринимать жизнь не только как феномен, достойный удивления, но и как явление, достойное постоянного стремления постигать его сущности.

Я хочу знать своё незнание, я хочу знать, чего я ещё хочу знать. Я хочу научиться осознавать своё невежество, и я постоянно стремлюсь к его ликвидации. Я также очень хорошо понимаю, что конца дороги познания не было, и не будет, поскольку Природа умеет хранить свои секреты!

ЭМБРИОЛОГИЯ И ГИСТОЛОГИЯ

Природа избегает сложных решений простых проблем



АВТОФЕРТИЛЬНЫЙ. От греч. autos – *сам* и лат. fertilis – *плодородный*. Способный к самооплодотворению (самоопылению).

АГЕНЕЗИЯ. От греч. a – начальная часть слова со значением отрицания, genesis – *начало*, *происхождение*, *продукция* и -ia – *условия*. Порок развития, характеризующийся отсутствием или недоразвитостью какого-либо органа, а также какой-либо анатомической структуры. Синоним – *аплазия*.

АГЕНЕЗИЯ ЩИТОВИДНОЙ ЖЕЛЕЗЫ. От греч. a – начальная часть слова со значением отрицания, genesis – *начало*, *происхождение* и -ia – *условия*. Порок развития, характеризующийся недоразвитостью или полным отсутствием щитовидной железы (тиреоидная железа закладывается на четвёртой неделе эмбрионального развития человека). Эта аномалия раньше приводила к кретинизму, развивающемуся на фоне врождённого гипо- или атиреоза*. Раньше при врождённом кретинизме степень умственной отсталости была такой, что у кретинов не формировалась даже вторая сигнальная система, и они не научались говорить (см. **Кретинизм** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**).

Швейцарский хирург Теодор Кохер (Kocher, 1841–1917) первым предположил, что щитовидная железа вырабатывает какое-то гуморальное вещество, исчезающее при её хирургическом удалении, и предложил высушивать щитовидную железу животных, а полученный из неё порошок давать нуждающимся пациентам. За эту идею он получил в 1909 г. Нобелевскую премию по физиологии и медицине.

*В настоящее время все новорождённые дети проходят тотальный скрининг на врожденный гипотиреоз.

АКРОЗИН. От греч. akron – *вершина* (akros – *конечность*) и «энзим». 1. Сериновая протеаза сперматозоидов. Способствует проникновению сперматозоида в яйцеклетку при оплодотворении. 2. Вещество, определяющее положительный хемотаксис миксамёб плесневых грибов миксомицетов. Показано, что акрозином для одиночных клеток *Dictyostelium discoideum* служит циклический 3′,5′-АМФ.

АКРОСОМА. От греч. akron – *вершина* (akrofes – *край*, *крайность*, *верх*) и soma – *тело*. Мембранный органоид, активирующий оплодотворение, расположенный в передней части головки сперматозоида и имеющий обычно копьевидную или чашевидную форму. Образуется в последней фазе сперматогенеза из диктиосом (элементов аппарата Гольджи). Акросомная жидкость содержит так называемые *лизины* – гидролитические ферменты – гиалуронидазу и протеазы, разрушающие защитные (полисахаридные и белковые) оболочки яйца (ооцита). Мембранные структуры акросомы, проникающие в виде трубчатых впячиваний в кортикальный слой ооплазмы*, активируют остановленный в метафазе второго деления зрелый ооцит. Синонимы: *акросомный колпачок* («акросомная шапочка») (*acrosomal cap*), *апикальное тельце* и *перфораторий* (см. также **Акросомный колпачок**).

*При оплодотворении мембрана акросомы сперматозоида сливается с плазматической мембраной сперматозоида, а затем такая комбинированная мембрана сперматозоида сливается с мембраной яйцеклетки.

АКРОСОМНАЯ НИТЬ (нити). От греч. akron – *вершина* и soma – *тело*. Обычно жёсткая специальная структура головки сперматозоида, имеющаяся у некоторых морских беспозвоночных, которая пробуравливает оболочки яйца. Способствует проникновению сперматозоида в яйцеклетку (сперматозоид проникает через оболочки по пути, проложенному нитью).

АКРОСОМНЫЙ КОЛПАЧОК. От греч. akron – *вершина* и soma – *тело*. Чехольчик в виде тонкого покрытия в передней части сперматозоида, возникающий из акросомной гранулы (диктиосомы). Синонимы: *акросома*, *перфораторий*, *акросомальная шапочка*, *апикальное тельце* сперматозоида (см. **Акросома**).

АКСЕЛЕРАЦИЯ. От дат. acceleratio – *ускорение*. 1. Ускорение развития отдельных частей зародыша. 2. Ускорение роста тела, физического и полового созревания детей и подростков по сравнению с предыдущими поколениями (акселерация снижает возраст *менархе** и *пубертата***). Опережает также становление социальной и психической зрелости индивидов.

*От лат. menarche – *возраст наступления первых менструаций*.

**От лат. pubertas – *возраст достижения половой зрелости* (*переходный возраст*, *юность*).

АКСОНЕМА. От греч. axis (axon) – *ось* и nema – *нить*. Хвостовая часть сперматозоида. В аксонемах спермиев встречаются самые длинные микротрубочки. Синоним (англ.) – *end-piece*.

АЛЕЦИТАЛЬНЫЕ ЯЙЦА. От греч. a – начальная часть слова со значением отрицания и lekithos – *желток*. Яйца, не содержащие обособленных желточных включений (безжелтковые), например, у некоторых паразитических перепончатокрылых.

АЛИМЕНТАРНЫЙ ОВОГЕНЕЗ (оогенез). От лат. alimentaris < alimentatio – *кормление*. Овогенез, при котором основная масса желтка (белков вителлогенинов) синтезируется экзогенно, т.е. вне яичника, и транспортируется в ооцит с кровью или гемолимфой. При этом желточные гранулы образуются в пиноцитозных пузырьках при участии углеводных компонентов гранул, формирующихся также в аппарате Гольджи (см. **Вителлогенез** и **Вителлогенины**).

АЛЛАНТОИС. От позднелат. allantois < греч. allantoeides – *колбасовидный*. Зародышевая

оболочка животных группы *амниот* (высших позвоночных – пресмыкающихся, птиц и млекопитающих). Выполняет функции дыхания, питания и выделения. В жидкости аллантоиса содержится продукт распада пуриновых оснований – *аллантоин* (см. **Аллантоин** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

АЛЛОХОРИЯ. От греч. allos – *другой* и chore – *место*. Перемещение органа в другое место в процессе онтогенеза.

АМЕЛИФИКАЦИЯ. От англ. amel ((en)amel) – *эмаль* и лат. facio – *делать*, *совершать*, *изготовлять*. Процесс образования зубной эмали. Синоним – *амелогенез*.

АМИКТИЧЕСКИЕ САМКИ. От греч. a – начальная часть слова со значением отрицания и фр. mixte – *смешанный*. Поколение самок при гетерогонии, например, у коловраток, размножающихся только путём диплоидного партеногенеза. Развиваются из оплодотворённых покоящихся яиц. Напротив, *миктические* самки откладывают редуцированные гаплоидные яйца, из которых партеногенетически развиваются карликовые самцы*, или же после оплодотворения такие яйца становятся покоящимися (см. **Гетерогония** и **Яйца покоящиеся**).

*Самцы двуполого поколения при гетерогонии часто бывают значительно мельче самок и живут меньше.

АМНИОН. От греч. amnion – *защитная зародышевая оболочка* (лат. amnis – *жидкость*, *влага*). Одна из зародышевых оболочек, образованная многослойным плоским эпителием и содержащая амниотическую жидкость. В процессе эволюции амнион возник как приспособление для защиты эмбрионов от высыхания при развитии организмов вне водной среды, т.е. при переходе животных к жизни на суше (пресмыкающихся, птиц и млекопитающих). Синонимы: *амниотический мешок*, *амниотическая оболочка, водная оболочка*.

АМНИОТЫ. От греч. amnion – *защитная зародышевая оболочка*. Высшие организмы (пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие), приспособленные к развитию на суше. Их зародыш в отличие от зародышей *анамний* имеет оболочку *амнион* и особый орган *аллантоис* (см. **Анамнии**).

АМНИОЦЕНТЕЗ. От греч. amnion – *одна из зародышевых оболочек* млекопитающих (*защитная зародышевая оболочка*) и kentesis – *прокол*, *пункция* (puncture). Инвазивный (проводимый с помощью пункции) пренатальный тест, основанный на взятии амниотической (околоплодной) жидкости* и кариотипическом анализе содержащихся в ней клеток для определения наследственных заболеваний, обусловленных хромосомными, генными и другими отклонениями, а также для выяснения степени кислородного голодания плода. Содержащиеся в жидкости клетки можно выращивать *in vitro* и подсчитывать в них хромосомы. Исследуют также биохимические маркёры, связанные с теми или иными дефектами, с целью прогнозирования целесообразности дальнейшей беременности (если есть подозрения на аномальное развитие плода). Амниоцентез проводится на ранних сроках беременности (обычно на 14-й–18-й неделе) путём трансабдоминальной (через брюшину) аспирации жидкости из амниотического мешка. Наследственные заболевания на стадии эмбрионального развития можно определять также отбором ворсинок хориона (см. также **Пренатальная диагностика**).

*Несмотря на высокий уровень безопасности, *амниоцентез* иногда может спровоцировать выкидыш. В настоящее время разрабатываются альтернативные безопасные методы диагностики, основанные на обнаружении и анализе в материнской крови ДНК плода (техника «молекулярного счёта») с целью выявления моногенных заболеваний, например таких, как муковисцидоз и серповидноклеточная анемия.

АМФИГОНИЯ. От греч. amphi – *оба*, *около*, *с обеих сторон*, gonia – *рождение*. Способ размножения путём соединения мужской и женской гамет, т.е. с *сингамией* или *кариогамией* (см. соответствующие статьи). Синоним – *амфимиксис*.

АМФИТОКИЯ. От греч. amphi – *оба*, *с обеих сторон*, tokos – *роды* и -ia – *условия*. Форма партеногенеза, при которой из неоплодотворённых яиц развиваются и самки, и самцы. Характерна для однодомных тлей осеннего поколения (поколения полоносок). Синоним – *дейтеротокия*.

АНАМНИИ. От греч. an – приставка со значением отрицания и amnion – *защитная зародышевая оболочка*. Первичноводные позвоночные животные (круглоротые, рыбы, земноводные), зародыши которых лишены *амниона* (зародышевой оболочки) и *аллантоиса* (см. **Амниоты**). Синоним – *анамниоты*.

АНАМОРФОЗ. От греч. anamorphosis – *преобразование* (ana – *вновь*, morphe – *форма* и -osis – *состояние*). Постэмбриональное развитие, в процессе которого к телу личинки добавляются новые сегменты.

АНДРОГАМОНЫ. От греч. andros – *мужчина* и gamos – *брак*. Особые вещества, выделяемые мужскими гаметами (сперматозоидами), тормозящие движение спермиев. Считается, что андрогамоны предотвращают преждевременную растрату энергии спермиями.

АНИЗОГАМИЯ. От греч. anisos – *неравный*, gamos – *брак* и -ia – *состояние*, *условия*. Вариант полового процесса, при котором происходит слияние неравных по размеру и морфологии гамет (см. **Изогамия**). Крайняя форма анизогамии – *оогамия* (овогамия), при которой женская гамета – яйцо – неподвижна и сильно превосходит по размерам подвижную мужскую гамету, снабжённую жгутиком, – сперматозоид.

АНИМАЛЬНЫЙ. От лат. animal – *животное*. В общей биологии *анимальный* – относящийся к понятию «животное». В эмбриологии термин используется в сочетании *анимальный полюс* яйца.

АНИМАЛЬНЫЙ ПОЛЮС. Область яйцеклетки животных, содержащая свободную от желточной массы цитоплазму, из которой развивается зародыш (полюс, где развивается зародыш). К анимальному полюсу обычно смещены ядро и полярные тельца.

АНТЕРОЗОИДЫ. От греч. antheros – *цветущий*, zoon – *животное* и eidos – *сходство*. Спермации, снабжённые жгутиками (см. **Спермации**). Синоним – *сперматозоиды*.

АНТРУМ. От лат. antrum – *полость* (a cave). В анатомии *антрум* – любая частично изолированная полость. В эмбриологии – полость растущего фолликула.

АРРЕНОТОКИЯ. От греч. arrhenikos – *мужской* и tokos – *роды*. Форма партеногенеза, при которой развиваются только самцы, как, например, трутни у пчёл.

АРХЕЭНТЕРОН. От греч. archaios – *древний* и enteron – *кишки*. Полость первичной кишки, формирующейся у зародыша на стадии гаструлы.

АФЕТАЛЬНЫЙ. От греч. a – начальная часть слова со значением отрицания и лат. fetus – *плод*, *приплод*. 1. Бесплодный. 2. Не относящийся к плоду.

АФФИНИТЕТ. От лат. affinitas (affinitatis) – *родство*, *тесная связь* (affinis – *смежный*, *соседний*). Свойство однотипных клеток узнавать друг друга и сохранять способность к адгезии с себе подобными клетками (так называемый *аффинитет в отношении адгезии*). В процессе эмбрионального развития нормальные *аффинитеты* между клетками обеспечивают нормальное перемещение тканей, нормальные взаимодействия клеток и нормальную их дифференцировку.

АЭРОПИЛЯРНАЯ СИСТЕМА. От греч. aër – *воздух* и pyle – *ворота*, *вход*. Сложная сеть балок и перекладин, развивающаяся внутри хориона яйца у некоторых насекомых с *гидропилярным* аппаратом яйца) (см. **Микропиле**).

БЕСПОЛОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ (БР). Тип размножения, в котором участвует только одна родительская особь, делящаяся или почкующаяся с образованием двух или большего числа особей, идентичных родительской особи по генотипу. Виды БР – почкование, фрагментация, шизогония, спорогония, партеногенез* (см. соответствующие статьи). БР обычно для плоских червей и морских звёзд. Закономерен вопрос о негативных последствиях БР, когда отсутствует механизм перемешивания генов из-за процесса конъюгации и рекомбинации родительских хромосом. Известен факт, когда Вудреф поддерживал линию парамеций без конъюгации в течение 25 лет и не наблюдал у них признаков потери жизнеспособности. Однако в природе и у инфузорий имеются «половые типы» (их насчитывают до 8 типов), и особи одного типа конъюгируют лишь с особями другого типа, хотя внешне и те, и другие выглядят одинаково. При таком типе конъюгации осуществляется передача цитоплазматических факторов наследственности, таких, как, например, каппа-частицы.

*Бесполое размножение из неоплодотворённых яиц обнаружено у самок-королев в колониях муравьёв *Wasmannia auropunctata*, обитающих во Французской Гвинее и Новой Каледонии. Следовательно, у самок из поколения в поколение геномы передаются только по женской линии. У самцов стратегия иная. В яйцах, из которых они разовьются, после оплодотворения полностью элиминируются материнские геномы. В результате самцы являются копиями своих отцов. Напротив, стерильные рабочие особи несут геномы обоих родителей. Отсюда следует, что два пола представляют собой две независимые генетические линии.

БИОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ. Раздел биологии, основной задачей которого является изучение процессов индивидуального развития организмов (онтогенеза) от первой клетки – зиготы – до формирования взрослой особи. Отслеживает формирование и движение клеточных пластов, образование органов и систем органов, их эволюцию и инволюцию.

БИПОТЕНТНЫЙ. От лат. bi – два и potentia – *сила*. Способный развиваться в двух направлениях.

БЛАСТЕМА. От греч. blastos – *росток*. 1. Группа клеток, из которых развивается новая особь при бесполом размножении некоторых беспозвоночных. 2. Малодифференцированные клетки (ткань), участвующие в процессах регенерации повреждённых или утраченных тканей.

БЛАСТЕМА РЕГЕНЕРАЦИОННАЯ. От греч. blastos – *росток* и лат. regeneratio – *возрождение*. При ампутации конечности у взрослого тритона сначала поверхность раны затягивается эпидермисом, а затем из клеток оставшейся культи образуется *регенерационная бластема* (прежде всего из мышечных клеток культи, которые утрачивают дифференцированное состояние – утрачивают миофибриллы), они начинают активно пролиферировать (процесс метаплазии). На следующем этапе регенерации клетки образовавшейся бластемы дифференцируются в мышечные, хрящевые и соединительнотканные клетки регенерирующей конечности. Эпидермис, кровеносные сосуды и нервы образуются из неповреждённых тканей, оставшихся в культе (см. **Регенерация** в разделе **«Общая биология и экология»**).

БЛАСТОДЕРМА. От греч. blastos – *росток* и derma – *кожа*. Совокупность клеток зародыша, находящегося на стадии *бластулы*. В типичном случае бластула представляет собой наполненный жидкостью шарик (*целобластулу*), окружённый эпителиоподобной стенкой из бластомеров. В ходе гаструляции *бластодерма* даёт начало первичным

зародышевым листкам: *эктодерме*, *мезодерме* и *энтодерме*. Синоним – *герминальная мембрана* (germ membrane).

БЛАСТОКИНЕЗ. От греч. blastos – *росток* и kinesis – *движение*». Перемещение зародышевой полоски в яйце.

БЛАСТОМЕРЫ. От греч. blastos – *росток* и meros – *часть*. Клетки зародыша, образующиеся на ранних стадиях развития (возникают за счёт процесса дробления зиготы)*. Другими словами, *бластомеры* – это клетки бластулы (бластоцисты). Интересно отметить, что бластомеры для пролиферации не нуждаются в экзогенных факторах роста.

*Деления-дробления зиготы – деления без предварительного роста.

БЛАСТОПОР. От греч. blastos – *росток* и poros – *отверстие*, *проход*. Отверстие, возникающее при инвагинации зародыша на стадии гаструляции. Структура, ведущая в полость гаструлы (гастроцель). У человека – первичная бороздка.

БЛАСТОЦЕЛЬ. От греч. blastos – *росток* и koilos – *полость*. Полость бластулы развивающегося эмбриона (первичная полость тела зародыша). Достигает наибольшего объёма к концу периода дробления и исчезает при гаструляции. Синонимы: *сегментационная полость*, *полость дробления* (см. также **Миксоцель, Стерробластула**, **Схизоцель** и **Целом**).

БЛАСТОЦИСТА. От греч. blastos – *росток* и kystis – *пузырь*. Стадия развития зародыша млекопитающих, на которой уже обособились клетки, формирующие *внутреннюю клеточную массу* (*зародышевый узелок*, из которого в норме развивается эмбрион), и слой клеток трофобласта (см. **Трофобласт**). Другими словами, ранняя стадия развития зародыша, предшествующая гаструле. Бластоциста имеет форму полого пузырька, поэтому её часто называют *зародышевым пузырьком*. Внутренняя клеточная масса зародышевого пузырька содержит *плюрипотентные* стволовые клетки*, способные производить все без исключения дифференцированные клетки взрослого организма (см. также **Внутренняя клеточная масса (ВКМ)**). Синонимы: *зародышевый пузырёк*, *бластодермический пузырёк*.

*Из клеток внутренней клеточной массы бластоцисты после удаления трофобласта получают культуры эмбриональных стволовых клеток (ЭСК).

БЛАСТОЦИТ. От греч. blastos – *росток* и kytos – *клетка*. Бластомер на стадии морулы или бластулы. На стадии бластоцитов в клетках происходит деметилирование ДНК (в буквальном смысле «стирание» паттернов метилирования отцовских и материнских генов). Однако деметилирование происходит не полностью. Его избегают некоторые диверсифицированные гены (гены, принадлежащие различным по происхождению одноаллельным хромосомам – отцовской или материнской). Затем в процессе гаструляции определённые гены вновь метилируются (см. **Гены диверсифицированные** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**).

БЛАСТУЛА*. От греч. blastos – *росток*. Зародыш, представляющий собой шар, состоящий из мелких клеток бластомеров. Другими словами, стадия развития зародыша, следующая после морулы, т.е. завершающая дробление зиготы. У разных видов животных на стадии бластулы зародыш может состоять от нескольких сотен до нескольких тысяч бластомеров. Синонимы: *бластоциста*, *бластодермический пузырёк*.

*Стадию бластулы описал К.М. Берг.

БЛАСТУЛЯЦИЯ. От греч. blastos – *росток*. Формирование *бластулы* (у человека – *бластоцисты*).

«БРОДЯЖКА». Название нимфы первого возраста у белокрылок, единственно способной к передвижению формы нимф. У нимф последующего возраста наблюдается значительная редукция органов, связанных с активным образом жизни, и они неподвижны (см. **Нимфа** и **Пупарий**).

ВЕГЕТАТИВНЫЙ ПОЛЮС. От лат. vegetatio – *возбуждение* < vegetare – *оживлять*, *одушевлять*. Область яйцеклетки животных, содержащая наибольшее количество желтка (см. **Анимальный полюс**).

ВЕЛУМ. От лат. velum (val, veil) – *оболочка* (англ. caul). Водная оболочка. 1. Амниотическая оболочка плода. 2. Передние воды при родах (часть амниона, окружающая голову плода в родах).

ВИТЕЛЛИН. От лат. vitellus – *желток* (англ. yolk). Белок (фосфолипопротеин), содержащийся в желтке яиц (в желточных гранулах)*.

Желток служит запасом пищи для зародыша и представляет собой гетерогенную смесь жировых капель, гранул и телец (обычно пигментированных), окружённых мембраной. Желток занимает определённые районы внутри яйца и имеет свою внутреннюю организацию.

ВИТЕЛЛОГЕНЕЗ. От лат. vitellus – *желток* и genan – *порождать*. Процесс желткообразования в ооцитах, происходящий в фазе их быстрого роста (процесс синтеза гранул, содержащих вителлогенины) (см. **Алиментарный овогенез** и **Солитарный овогенез**).

ВИТЕЛЛОГЕНИНЫ. От лат. vitellus – *желток*, genan – *порождать* и protein – *белок*. Белки желточных гранул (фосфолипопротеины), синтезирующиеся в различных органах и тканях* организма птиц и амфибий и попадающие с током крови в яичники, где захватываются специальными мембранными рецепторами ооцитов (специфический эндоцитоз). У насекомых *вителлогенины* синтезируются в *жировом теле* и поступают через гемолимфу в яичники (овариолы). Эти белки часто называют «сывороточными фосфолипопротеидами» (см. **Алиментарный овогенез** и **Овариолы**).

*У птиц и амфибий *вителлогенины* синтезируются в печени в ответ на воздействие гипофизарного гонадотропина.

ВИТЕЛЛОФАГИ. От лат. vitellus – *желток* и греч. phagos – *пожирать*. Особый тип клеток, возникающих из ядер дробления у насекомых (так называемые *первичные вителлофаги**) и представляющих собой своеобразные пособники, помогающие в усвоении зародышем желточных запасов (желтка). Однако эти функции вителлофагов не ограничивается. В ряде случаев выделение вителлофагов связано с сокращением чрезмерного количества ядер дробления, поскольку первичные вителлофаги дегенерируют, например, у *Calliphora*.

*Популяция первичных вителлофагов может пополняться вторичными вителлофагами, возникающими при возвращении обратно в желток ядер, достигших периферии яйца. В некоторых случаях формируются и третичные вителлофаги, например, у пчёл.

ВИТЕЛЛЯРИЙ. От лат. vitellus – *желток*. Анатомическая структура гонад (овариол) у многих насекомых, в которой происходит синтез яичного желтка и созревание яиц. Вителлярий представляет собой полость, отделённую от гермария оболочкой (туникой), в которой располагаются фолликулы, содержащие ооциты, находящиеся на разных стадиях созревания (оогенеза). У некоторых паразитических и живородящих представителей *Oligoneoptera* вителлярий овариол редуцирован или вообще отсутствует и их яйца не содержат желтка.

ВИТРИФИКАЦИЯ. От англ. vitrification – *превращение в стекло* (стекловидное вещество, тело). Процесс гиалинизации хряща (превращение в гиалин) (см. **Гиалин**).

ВНУТРЕННЯЯ КЛЕТОЧНАЯ МАССА (ВКМ). Термин используется для обозначения скопления клеток у одного из полюсов бластоцисты (внутри *бластоцеля* под трофобластом, т.е. в полости бластодермического пузырька) у млекопитающих. Формирование ВКМ начинается ещё до имплантации зародыша в подготовленный эндометрий матки с последующим разделением на *эпибласт* (примитивная эмбриональная эктодерма) и *гипобласт* (примитивная экстраэмбриональная эктодерма). Клетки ВКМ в процессе эмбриогенеза образуют сам зародыш, а также *провизорные** органы – амнион, аллантоис, желточный мешок. В области клеточных технологий ВКМ – основной источник *эмбриональных стволовых клеток* (ES-клеток, ESCs), обладающих свойством *тотипотентности*. Синонимы: *зародышевый узелок*, *эмбриобласт* (эмбриональный росток) (см. **Стволовые эмбриональные клетки** в разделе **«Клеточная биология»**).

*От лат. provisor – *заботящийся* (в данном контексте *вспомогательные органы*).

ВОЛОСЯНЫЕ ФОЛЛИКУЛЫ. От лат. folliculus – *небольшой мешочек* < follis – *мошна*, *кожаный мешок*. Образования, лежащие в глубине кожи, из которых растут волосы. Фолликулы проходят определённый цикл развития, состоящий из трёх стадий: *анагена* (роста), *катагена* (упадка) и *телогена* (покоя). Анаген связан с размножением эпителиальных клеток, находящихся в луковице фолликула (его *базе*), что приводит к выработке волосяного материала (роста волоса). Поскольку стадия анагена для разных фолликулов длится различное время, постольку и волосы вырастают разной длины. На стадии катагена клетки, формирующие волос, отмирают, и фолликул переходит в стадию покоя, в которой может находиться в течение нескольких недель или месяцев. В течение этого времени в норме из его стволовых клеток формируется новый фолликул, старый волос выпадает и начинает расти новый.

ВОСПРИНИМАЮЩИЙ БУГОРОК. Небольшая псевдоподия, которую часто выпускает навстречу сперматозоиду яйцеклетка и на поверхности которой под действием гиногамона II происходит прочное закрепление сперматозоида.

ГАМАРТИИ (хамартии). От греч. hamartia – *ошибка*, *неправильность* (англ. fault – *дефект*). Пороки развития, ведущие к неправильному соотношению тканей в органе, например, развитию островков фиброзной (соединительной) ткани, лишённых эпителиальных структур, в почке. Очаговые аномалии развития.

ГАМАРТОМА. От греч. hamartia – *ошибка*, *неправильность* и oma – *вздутие*, *опухоль*. Очаговый дефект развития, возникающий при нарушении процесса морфогенеза и напоминающий опухоль (содержит необычное или непропорциональное сочетание тканевых элементов). Синоним – *прогонобластома*.

ГЕККЕЛЬ ЭРНСТ (1834–1919). Немецкий биолог, зоолог, основоположник биологии индивидуального развития организмов.

ГЕКСЛИ ТОМАС ГЕНРИ (T.H. Haxley, 1825–1895). Выдающийся английский биолог, зоолог и врач, соратник Чарльза Дарвина и пропагандист дарвинизма. Сформулировал представления о зародышевых листках в развитии всех животных.

ГАМЕТОЦИТЫ. От греч. gametes – *супруг* и kytos – *клетка*. Мейотически делящиеся гаметогенетические клетки (*сперматоциты* и *овоциты*).

ГАМЕТЫ. От греч. gametes – *супруг* (муж) и gamete – *супруга* (жена). Буквально: *запряжённые в одну упряжку*. Любые половые (репродуктивные) клетки – сперматозоиды (спермии) и яйцеклетки (яйца) – ооциты, а также клетки пыльцы, образующиеся в родительском организме и содержащие гаплоидный набор хромосом, слияние которых даёт *зиготу* – первую клетку будущего организма, содержащую восстановленный диплоидный набор хромосом. Мелкие и часто подвижные по-

ловые клетки или *микрогаметы* (сперматозоиды, пыльца) образуются в мужских половых органах, таких как семенники, антеридии, пыльцевые трубки. Крупные половые клетки или *макрогаметы* (яйцеклетки, яйца) образуются в женских половых органах – яичниках, архегониях и эмбриональных мешках. Синоним – *зрелые половые клетки* (см. также **Половые клетки**).

ГАМОГОНИЯ. От греч. gamos – *брак*, gone – *семя* и -ia – *состояние*. Половое размножение, протекающее с объединением (слиянием) в диплоидную зиготу половых гаплоидных клеток – гамет. Из зиготы в последующем развивается новая особь. Цикл полового размножения включает чередование *гаплофазы* и *диплофазы*, т.е. смену ядерных фаз половых и соматических клеток, и приводит к образованию новых комбинаций родительских генов и тем самым к наследственной изменчивости у потомства.

ГАМОНЫ. От греч. gamos – *брак*. Вещества, выделяемые половыми клетками (гаметами) некоторых растений и многих животных. Способствуют оплодотворению, оказывая специфическое действие на гаметы своего или противоположного пола. Женские гаметы выделяют *гиногамоны*, мужские – *андрогамоны* (см. **Андрогамоны** и **Гиногамоны**, а также **Антеридиол** в разделе **«Ботаника»**).

ГАМОФИОНЫ. От греч. gamos – *брак* и phyon – *творить*. Гомотелергоны, влияющие на созревание половых желёз и вызывающие наступление периода полового размножения. Относятся к половым феромонам, стимулирующим половое (брачное) поведение.

ГАСТРОЦЕЛЬ. От греч. gaster – *желудок* и koilos – *полость*. Полость гаструлы, образованная впячиванием стенки бластулы (см. **Гаструляция**). Синоним – *архиэнтерон* (полость первичной кишки).

ГАСТРУЛА. От греч. gaster – *живот* («надуваться»), «желудок» и уменьшительного суффикса «la». Стадия развития зародыша, следующая за бластулой, при которой за счёт деления клеток и впячивания участка стенки бластулы формируется двуслойный «мешок», состоящий из двух зародышевых листков, наружный слой клеток которого называется *эктодермой*, а внутренний – *энтодермой*. Такое строение имеют зародыши губок и кишечнополостных животных. У зародышей более сложных многоклеточных животных формируется ещё и третий зародышевый листок – *мезодерма*. Гаструла у одного из кольчатых червей состоит всего из 30 клеток, тогда как гаструла у лягушки содержит более 30 тыс. клеток.

ГАСТРУЛЯЦИЯ. От греч. gaster – *желудок* и -ia – *условия*. Сложный процесс трансформации бластулы в гаструлу. На этом этапе зародышевого развития клетки, образовавшиеся в результате дробления, перемещаются и взаимодействуют друг с другом таким образом, что возникают три зародышевых листка: *эктодерма*, *мезодерма* и *энтодерма*, представляющие собой внутренние клеточные слои, в которых затем обособляются *зачатки*, дающие, в свою очередь, начало различным тканям и органам. Из эктодермы развиваются покровные ткани и нервная система, а также связанные с ними производные структуры. Мезодерма даёт начало мышцам, скелетным костям, соединительнотканным структурам, выделительной системе и системе крови. Из энтодермы формируется выстилка кишечной трубки и первичные половые клетки, из которых в дальнейшем образуются сперматогонии и оогонии и последующие поколения гамет. В процессе гаструляции возникают условия для клеточных взаимодействий между разными зародышевыми листками, что обеспечивает процессы нейруляции и органогенеза. Важнейший процесс – это влияние дорсальной мезодермы на лежащую над ней эктодерму, которая формирует нервную пластинку – зачаток нервной системы. Таким образом, гаструляция обеспечивает формирование основного плана строения многоклеточного организма (см. также **Нейруляция** и **Органогенез**). По определению Дж. Тринкауса, *гаструляция – это процесс раннего зародышевого развития, во время которого происходит коренное перераспределение частей многоклеточной бластулы и в конце клетки, образующие в дальнейшем ту или иную систему органов, занимают дефинитивное положение.*

ГЕМОЦИТЫ. От греч. haima – *кровь* и kytos – *клетка*. Клетки гемолимфы у насекомых, способные к образованию псевдоподий и фагоцитозу. Они способствуют лизоцитозу (внеклеточному перевариванию тканей личинки) при метаморфозе и переносят продукты распада к клеткам имагинальных дисков (см. **Гистолитический метаморфоз**).

ГЕРМАРИЙ. От лат. germen – *зародыш*, *росток*, *побег*. Характерная для многих насекомых форма гонад, неразделённых на овариолы (или гонад, в которых присутствует только апикальная камера овариолы), в которых сосредоточено большое количество оогониев, заполняющих верхнюю половину гермария (см. также **Овариолы**). В нижней части гермария происходит дифференциация ооцитов и трофоцитов. Первичные ооциты, покидающие гермарий, спускаются в полость формирующегося фолликула и постепенно смещаются к основанию вителлярия (см. **Вителлярий**). Их место занимает следующий фолликул, с вышедшим из гермария ооцитом. Так возникает цепочка фолликулов с ооцитами, находящимися на разных стадиях оогенеза.

ГЕРМИНАЛЬНЫЕ КЛЕТКИ. От лат. germinis (germen) – *зародыш*, *росток*, *побег*. Термин обозначает непрерывный ряд клеток от первичных половых клеток зародыша до зрелых половых клеток – гамет.

ГЕРМИНАТИВНЫЙ. От лат. germinare – *прорастать*, *пускать ростки* < germinis (germen) –

зародыш, *росток*, *побег*. Зародышевый. Относящийся к зародышу. Синоним – *герминальный*.

ГЕСТАЦИОННЫЙ ПЕРИОД. От греч. gesto (gero) – *носить*, *нести*. Период вынашивания ребёнка до рождения (продолжительность беременности). Обнаружены межрасовые различия в продолжительности беременности и последующего онтогенеза ребёнка. У негроидов короче гестационный период и более быстрый онтогенез (дети начинают раньше держать голову и ходить, раньше появляются постоянные зубы), чем у европеоидов, а тем более монголоидов.

ГЕТЕРОГАМЕТНЫЙ ПОЛ. От греч. heteros – *другой* и gamete – *супруга*, *жена* (половая клетка – гамета). Пол, характеризующийся хромосомным набором 2A+XY или (ZW) и образующий разные по хромосомному составу гаметы. У млекопитающих гетерогаметным полом является мужской, производящий X- и Y-содержащие сперматозоиды, а у птиц или лягушек – женский пол, производящий Z- и W-яйцеклетки. Интересно, что у птиц инактивируется единственная Z-хромосома самок (см. **Импринтинг генов (половой)** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**, и **Половая детерминация** в разделе **«Общая биология»**).

ГЕТЕРОГАМИЯ. От греч. heteros – *другой* и gamos – *брак*. Половой процесс, при котором происходит слияние различающихся между собой гамет. Синоним – *анизогамия*.

ГЕТЕРОГОНИЯ. От греч. heteros – *другой* и gonia – *рождение*. Одна из форм размножения у беспозвоночных животных, основанная на чередовании поколений: поколения, развивающиеся из оплодотворённых яиц, сменяются поколениями, развивающимися из неоплодотворённых яиц. Другими словами, *гетерогония* – смена полового и партеногенетического размножения (см. также **Метагенез** и **Партеногенез**). Гетерогония встречается у трематод (сосальщиков), некоторых нематод, коловраток, ветвистоусых рачков и насекомых (галлиц, орехотворок, тлей).

ГИАЛИН. От греч. hyalos – *стекло*. Стеклоподобное белковое образование, характерное для хрящевой ткани (*гиалиновый хрящ*).

ГИАЛИНОВЫЙ. От греч. hyalos – *стекло*. Различают гиалиновый хрящ, гиалиновый внеклеточный прозрачный слой яйцеклетки. Гиалиновый слой – основной фактор, объединяющий бластомеры и обеспечивающий образование правильной сферической массы дробящихся клеток.

ГИНОГАМОНЫ. От греч. gyne – *женщина* и gamos – *брак*. Комплексные соединения из группы гамонов, выделяемые яйцеклетками. Одни из них (гиногамон I) вызывают стимуляцию хемотаксиса (привлечение) сперматозоидов и активируют их подвижность, другие – вызывают их агглютинацию. Гиногамон II обеспечивает прочное закрепление сперматозоида своего вида на поверхности яйца (см. **Гамоны** и **Андрогамоны**).

ГИНОГЕНЕЗ. От греч. gyne – *женщина* и genesis – *рождение*, *происхождение*. Развитие оплодотворённого яйца без участия ядра сперматозоида.

ГИПЕРМЕТАМОРФОЗ. От греч. hyper – *сверх*, *через* и metamorphosis – *превращение*. Способ развития у некоторых насекомых, проходящих в онтогенезе несколько (5 и более) стадий морфологических превращений.

ГИПОБЛАСТ. От греч. hypo – *под*, *ниже* и blast – *росток*. Часть внутренней клеточной массы (ВКМ) бластоцисты, прилежащая к полости бластоцели, из которой развиваются экстраэмбриональные (вспомогательные) ткани (париетальная и висцеральная энтодерма желточного мешка) (см. **Внутренняя клеточная масса (ВКМ)**). Синоним – *экстраэмбриональная эктодерма*.

ГИСТИОЦИТЫ. От греч. hystos – *ткань* и kytos – *клетка*. Тканевые макрофаги – конечная стадия созревания (дифференцировки) *моноцитов*, перешедших из циркулирующей крови в ткани. Отличаются выраженной способностью к фагоцитозу. Продуцируют ряд биологически активных соединений: лейкотриены, цитотоксины, интерфероны, факторы, стимулирующие рост клеток эндотелия и гладкомышечных клеток, а также лимфокин – интерлейкин 1 (IL-1). Гистиоциты способны к пролиферации в очагах воспаления.

ГИСТОЛИЗ. От греч. hystos (hystion) – *ткань* и lysis – *растворение*. Ферментативное растворение тканей живого организма.

ГИСТОЛОГИЯ. От греч. hystos (histion) – *ткань* и logos – *учение*. Наука (раздел биологии), изучающая микроскопическое строение тканей многоклеточных организмов. Возникла в 30-х годах XIX века параллельно с развитием учения о клетке и развитием техники окрашивания и микроскопирования препаратов.

ГИСТОПАТОЛОГИЯ. От греч. hystos – *ткань*, pathos – *страдание*, *болезнь* и logos – *учение*. Раздел гистологии, изучающий болезнетворные процессы в тканях (тканевый уровень исследований).

ГЛИЯ. От греч. glia – *клей* (glue, glio, gloios – *клейкое вещество*, англ. mucilage). Клетки головного и спинного мозга, образующие строму органа, а также стромальные клетки шишковидной железы (*corpus pineale*), нейрогипофиза и сетчатки глаза, заполняющие пространство между нейронами и капиллярами. Отличительным продуктом дифференцировки клеток глии является белок S-100. К глие относятся *астроциты*, *олигодендроциты* и *шванновские клетки*. В головном мозге глиальных клеток в 10–15 раз больше, чем нейронов. Для клеток глии характерны следующие функции: 1. Играют роль опорных и трофических элементов для нейронов. 2. Разделяют и изолируют нейроны друг от друга. 3. Играют роль «уборщиков» мозга (см. **Микроглия**). 4. Формируют гематоэнцефалический барьер между капиллярами и мозгом*.

5. Образуют миелин мякотных волокон. 6. Участвуют в формировании нейрональных синапсов и контролируют их активность. С повышением уровня развития организмов относительное количество глиальных клеток по сравнению с нейронами возрастает и становится максимальным у человека**. Синоним – *нейроглия*.

*Гематоэнцефалический барьер ограждает головной мозг от проникновения возможных нежелательных агентов (патогенов, токсических субстанций), циркулирующих в крови.

**Показано, что мозг А. Эйнштейна отличался особенно развитой глией в теменной доле по сравнению с мозгом среднестатистического человека.

ГОЛОБЛАСТИЧНОСТЬ. От греч. holos – *целый* и blastos (βλαστοσ) – *росток*, *зародыш*. В общей эмбриологии этот термин используется для описания формы дробления яйца, при которой наблюдается меньшее участие яйца в развитии внезародышевых образований (см. **Меробластичность**).

ГОЛОГАМИЯ. От греч. holos – *целый*, gamos – брак и -ia – *условия*. Половой процесс, при котором сливаются целиком две особи, не отличающиеся морфологически от своих бесполых собратьев. *Гологамия* встречается у некоторых жгутиковых, например хламидомонад (*Chlamydomonas*), и одноклеточных водорослей.

ГОМОГАМЕТНЫЙ ПОЛ. От греч. homos – *равный* и gamete – *супруга*, *жена* (половая клетка – гамета). Пол, производящий половые клетки, одинаковые по содержанию хромосом. У млекопитающих и многих других организмов гомогаметным является женский пол, производящий яйцеклетки, содержащие только Х-хромосомы. У птиц гомогаметный пол – мужской (см. **Гетерогаметный пол** и **Импринтинг генов (половой)** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**).

ГОНАДЫ. От греч. gonados – *половые железы*, где gone – *семя*. Внутренние половые органы (половые железы) у многоклеточных животных, включая человека*, в которых образуются (делятся и дифференцируются) половые клетки: сперматозоиды и яйцеклетки, а также половые гормоны (андрогены, эстрогены и прогестерон). У человека и млекопитающих гонады представлены семенниками (яичками, тестикулами) у мужчин и яичниками у женщин.

*Исключение составляют только губки.

ГОНАНГИЙ. От греч. gone – *семя* и angeion – *сосуд*. Образование у гидроидного полипа (тека), в которое заключена яйцеклетка. При оплодотворении сперматозоиды должны проникать в отверстие гонангия.

ГОНОТРОФИЯ. От греч. gone – *семя*, trophe – *питание* и -ia – *условия*. Влияние питания на формирование яиц. Например, у комаров существует чёткая зависимость чередования питания и откладки яиц – *гонотрофическая гармония*. Только после заполнения кишечника самки кровью развиваются яичники. Если по тем или иным причинам самке не удаётся насосаться крови, развитие яиц не происходит.

ГОНОФОРЫ. От греч. gone – *семя* и phoros – *несущий*. Любые анатомические структуры, служащие для сохранения и переноса половых клеток (см. **Сперматофоры**).

ГОНОХОРИЯ. От греч. gone – *семя*, chore – *место* и -ia – *условия*. Половой процесс, при котором половые клетки производятся разными особями (мужской и женской), отличающимися по размерам и строению. Другими словами, раздельнополость, связанная с половым диморфизмом.

ГУБЕРНАКУЛУМ. От лат. gubernaculum – *руль*, *кормило*, *руководство*. 1. Фиброзный (соединительнотканый) тяж, соединяющий две анатомические структуры, например, зубной мешочек с десной. 2. Мезенхимный тяж, связывающий яичко с мошонкой (*scrotum*) у новорождённых мальчиков и участвующий в прохождении (опущении) яичка через паховый канал.

ГУБЧАТОЕ ВЕЩЕСТВО КОСТИ. Рыхлые, неструктурированные образования костной ткани у птиц (а также в прошлом у динозавров), представляющие собой депо кальция для формирования скорлупы яиц.

ДЕАДГЕЗИЯ. От лат. de (des) – *отмена*, *отсутствие* и adhaesio – *прилипание*, *слипание*. Неспособность клеток поддерживать адгезию (контакт), возникающая в тех случаях, когда вступившие в контакт клетки зародыша не принадлежат к одному и тому же зародышевому листку. Явления агрегации, адгезии и деадгезии клеток определяют положение зародышевых листков относительно друг друга и создают возможности взаимодействия между ними (см. также **Адгезия клеток** в разделе **«Клеточная биология»**).

ДЕЙТЕРОТОКИЯ. От греч. deuteros – *второй*, tokos – *роды* и -ia – *условия* (см. **Амфитокия**.

ДЕКАПАЦИТАЦИЯ. От лат. de – *удаление* и capacitas (capacitatis) – *способность*. Отсутствие *капацитации*, приводящее к неспособности сперматозоидов оплодотворять яйцеклетку (см. **Капацитация**).

ДЕКСИОТРОПНОСТЬ. От греч. dexia – *вправо*, *направо* и tropos – *поворот*. Смещение бластомеров в процессе эмбриогенеза по ходу часовой стрелки.

ДЕЛАМИНАЦИЯ. От позднелат. delaminare – *подразделять на слои* < предлог de – *с*, *из*, *от* и lamina – *пластинка*. Процесс гаструляции, при котором зародышевые клетки делятся параллельно поверхности зародыша.

ДЕЛЕНИЯ СОЗРЕВАНИЯ. Происходящие друг за другом два клеточных деления, которым подвергаются *ооциты* и *сперматоциты* 1-го порядка. Первое деление называется *мейотическим* или *редукционным*, а второе – *митотическим* или *эквационным*. Их также называют *прередукцией*

(*прередукционным* делением) и *постредукцией* (*постредукционным* делением). В результате этих делений образуются четыре гаплоидные клетки – одинаковые по размерам *сперматиды* у особей мужского пола и неравноценные продукты деления созревания у особей женского пола. Ооцит 1-го порядка (незрелый ооцит) под действием прогестерона отделяет маленькое *направительное*, или *полярное*, тельце, превращаясь в ооцит 2-го порядка, который, в свою очередь, отделяет ещё одно полярное тельце, становясь зрелой яйцеклеткой (яйцом). После делений созревания яйцо уже готово к оплодотворению, в то время как сперматиды должны пройти стадии *морфогенеза* в процессе *спермиогенеза*, чтобы превратиться в подвижные сперматозоиды.

ДЕНТИН. От лат. dentis (dens) – *зуб*. Твёрдая ткань, составляющая главную массу зуба. Содержит около 70 % минеральных веществ (см. **Одонтобласты** в разделе **«Клеточная биология»**).

ДЕТЕРМИНАЦИЯ. От англ. determination < лат. determinatio – *определение*, *установление* (границ). В буквальном смысле, определение пути дифференцировки той или иной клетки, приводящее к образование органов и их систем в процессе развития зародыша. Другими словами, выбор из большого числа возможных потенций. Детерминация клеток обусловлена дифференциальной экспрессией генов и может быть генетически запрограммированной или определяться окружением (влиянием других клеток), гормонами или другими факторами среды. Она может быть *дефинитивной* (окончательной) или *лабильной*, поддающейся перестройке.

ДЕТЕРМИНАЦИЯ ПОЛА. От англ. determination – *определение*. В течение долгого времени предполагалось, что формирование мужского пола идёт по «активному» пути, т.е. была принята концепция активной детерминации мужского пола. В противоположность этому развитие женского пола идёт по пассивному пути (отсутствие мужской детерминации автоматически предполагает развитие женского пола (по умолчанию)). Эти представления подтверждались опытами на кроликах, проведёнными ещё в 1940-х гг. французским физиологом Альфредом Жостом, который показал, что кастрированные мужские эмбрионы кроликов превращаются в самок. Пятьдесят лет позднее на Y-хромосоме был открыт ген SRY*, управляющий развитием мужского организма и названный «главным переключателем пола», в котором всего одна нуклеотидная замена приводит к тому, что мужская линия развития сменяется на женскую. Поэтому у всех мужчин в последовательности нуклеотидов в гене SRY нет никаких отличий. Это ген абсолютного внутривидового консерватизма. В то же время межвидовые различия гена в 10 раз выше, чем отличия по всему геному, даже у близких видов, например, в паре шимпанзе – человек. Если на 6–7-й неделе эмбрионального развития человека не происходит включение гена SRY, развитие плода идёт по женскому пути. Встраивание гена SRY в геном плода мыши с генотипом XX приводило к развитию мужской особи. Для гена SRY характерен своеобразный антагонизм с геном DAXI, локализованным в X-хромосоме. При удвоении этого гена у млекопитающих организм с генотипом XY всё равно развивается по женскому типу. Опыты in vitro показали, что ген SRY может подавлять транскрипцию по механизму интерференции. Обнаружены 50 генов, разбросанных по всему геному (по разным хромосомам), которые, скорее всего, могут участвовать в детерминации пола (см. **Y-хромосома**).

У австралийского утконоса детерминация пола обусловлена 10 хромосомами.

*От англ. аббревиатуры SRY – *sex-determining region of the Y*. Этот ген образно называют также «половым террористом».

ДЕЦИДУАЛЬНЫЙ. От лат. deciduus – *спадающий*, *временный* < de caedo – *отрубать*, *отсекать* (англ. falling down). Временно существующая структура, например, децидуальная ткань матки при беременности (децидуальная часть плаценты) (см. **Плацента**), или молочные зубы (dens deciduus).

ДЕЦИДУАЛЬНЫЕ КЛЕТКИ. От лат. eciduus – *спадающий вниз*. Клетки децидуальной оболочки матки, представляющие собой разросшийся (трансформированный) в результате беременности функциональный слой эндометрия.

ДИЗИГОТНЫЕ БЛИЗНЕЦЫ. От греч. di – *двойной* и «зигота». Близнецы, каждый из которых развивается из своей яйцеклетки. Их количество зависит от того, сколько одновременно яйцеклеток созревает у женщины и сколько будет образовано зигот. Такие близнецы генетически различаются как обычные сибсы. Вероятность рождения дизиготных близнецов в значительной степени зависит от повышенного уровня фолликулостимулирующего гормона (ФСГ) в крови у женщины, что, в свою очередь, приводит к одновременному созреванию нескольких яйцеклеток. Ген, отвечающий за повышенную репродуктивность у человека, располагается в 4-й хромосоме.

ДИСГЕНЕЗИЯ. От греч. dys (лат. dis) – приставка, сообщающая понятию отрицательный смысл и genesis – *происхождение*, *генерация*. Общее название нарушений (неправильной внутриутробной закладки тканей), возникающих в процессе эмбриогенеза организма. В результате эмбриональные структуры могут оказаться в несвойственном им месте; при этом персистирующие эмбриональные клетки во взрослом организме могут находиться годами в «дремлющем» состоянии. Например, известно, что закладка аденогипофиза связана с формированием выроста первичной ротовой полости, так называемого *кармана Ратке*. В процессе эмбриогенеза вырост перемещается в

область турецкого седла, в результате эмбриональные клетки нередко остаются на пути продвижения и во взрослом состоянии организма могут дать начало опухоли. Хирурги и патологоанатомы иногда обнаруживают в надпочечниках коллоидную ткань щитовидной железы, а на месте яичников – сальные железы, закладки зубов и волосы. Результатом неправильной внутриутробной закладки нервной ткани являются и родинки (см. **Невус** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»** и **Стволовые опухолевые (раковые) клетки** в разделе **«Клеточная биология»**). Синоним – *дисэмбриогенез* (дизэмбриогенез).

ДИХОРИОННЫЕ БЛИЗНЕЦЫ. От греч. di– *двойной* и chorion – *наружная оболочка зародышей, послед* (формирует плаценту). Монозиготные близнецы, имеющие каждый свой хорион. Примерно 30 % монозиготных близнецов относятся к дихорионным.

ДРОБЛЕНИЕ. Процесс деления зиготы с образованием всё большего числа клеток *бластомеров*, последовательно уменьшающихся в размерах. Бластомеры могут обладать характерными различиями формы, размеров и по содержанию цитоплазмы, зависящими от исходного распределения цитоплазмы в яйце и количества в нём желтка. У млекопитающих разделившиеся бластомеры прилегают друг к другу не очень плотно. При дроблении яиц, богатых желтком (например, у амфибий), клетки на ранних стадиях развития разделяются не до конца (сохраняются цитоплазматические мостики, позволяющие синхронизировать дробление), а у насекомых клеточные мембраны вообще образуются только после того, как ядро зиготы разделится несколько раз и по периферии зародыша расположится слой ядер (см. **Синтициальная бластодерма**). Интересно отметить, что клетки дробящихся яиц *на ранних этапах эмбриогенеза* не содержат ядрышек. Для них также характерен редуцированный клеточный цикл (цикл, в котором *почти* отсутствуют G_1- и G_2-периоды). Наконец, процесс дробления не нуждается в экзогенных факторах роста.

ЖЁЛТОЕ ТЕЛО (corpus luteum)*. Образование в яичнике, возникающее у млекопитающих под воздействием *лютеинизирующего гормона*** на месте опустевшего фолликула (после овуляции – выхода зрелого яйца) и представляющее собой эндокринный орган (временную железу внутренней секреции), синтезирующий *прогестерон*. Различают *менструальное жёлтое тело*, быстро регрессирующее с образованием *белого тела*, а также *жёлтое тело беременности*, существующее у человека в течение 5–6 месяцев беременности и, только затем подвергающееся инволюции.

**Corpora lutea* – жёлтые тела.

***Лютеинизирующие гормоны позвоночных имеют сходную структуру и вызывают выделение гамет.

ЖИВОРОЖДЕНИЕ. Рождение живых детёнышей, развитие которых проходит в теле самки. Встречается не только у млекопитающих, но также у некоторых змей, рыб и беспозвоночных. Среди последних особенно известно примитивное червеобразное животное, близкое к членистоногим *Peripatus edwardsii*. Синоним – *вивипария* (англ. viviparity).

ЗАКОН ГЕТЕРОТОПНОГО РОСТА. От греч. heteros – *другой* и topos – *место*. Независимость темпа роста одних частей эмбриона по отношению к другим частям. Открыт в 1938 г. И.И. Шмальгаузеном (1884–1963) одновременно и независимо от английского биолога Джулиана Гексли.

ЗАРОДЫШЕВЫЕ ЛИСТКИ. Слои тела зародыша (пласты клеток) у многоклеточных животных, образующиеся в процессе гаструляции. Для большинства организмов характерны три зародышевых листка – *эктодерма*, *мезодерма* и *энтодерма* (см. соответствующие статьи).

«ЗАРОДЫШЕВАЯ ПЛАЗМА». Условно – цитоплазма особого рода, составляющая часть цитоплазмы яйцеклеток у некоторых видов животных (переходит ещё от первичных половых клеток), которая в процессе дробления снова попадает в первичные половые клетки, но уже другого поколения. Синоним – *оосома* (см. **Оосома**).

ЗИГОТА. От греч. zygote (zeugos) – *запряжённые вместе* (zygon – *соединённые в пару*, *двойная упряжка*), т.е. *супруги*. Оплодотворённое яйцо (яйцеклетка), в котором восстанавливается диплоидный набор хромосом. Первая клетка организма, возникшая в результате слияния сперматозоида и яйцеклетки (двух генеративных клеток, или гамет), в результате чего два гаплоидных ядра сливаются в одно диплоидное ядро.

ЗИГОТИЧЕСКАЯ РЕДУКЦИЯ. От «зигота» и лат. reductio – *возвращение назад*, *упрощение*. Уменьшение числа хромосом (до гаплоидного набора), обусловленное первыми двумя мейотическими делениями зиготы. Явление, характерное для жгутиковых простейших, размножающихся половым путём*. Отсюда следует, что у жгутиковых диплоидный набор хромосом имеет только зигота, а всё остальные особи гаплоидные.

*Половой процесс известен лишь у немногих жгутиковых (в основном фотосинтезирующих колониальных форм и редко одиночных) и протекает в виде изогамии.

ЗОИДИОГАМИЯ. От греч. zoon – *животное*, idiosos – *своеобразный*, gamos – *брак* и -ia – *условия*. Общий термин, обозначающий процесс оплодотворения подвижными мужскими гаметами (сперматозоидами).

ЗООГОНИЯ. От греч. zoon – *животное*, gone – *семя* и -ia – *условия*. Живорождение.

ЗОНА ПЕЛЛЮЦИДА (Zona pellucida). От лат. pellucidus – *прозрачный*, *светлый*. Защитная мембрана вокруг ооцита, представляющая собой

желеобразный слой. Синтезируется фолликулярными клетками, остающимися прикреплёнными к нему и образующими структуру под названием «лучистый венец»* (*corona radiata*).

*Клеткам «лучистого венца» приписывают функцию уничтожения лишних сперматозоидов (предотвращения полиспермии).

ИЗОГАМИЯ. От греч. isos – *равный*, *одинаковый*, gamos – *брак* и -ia – *условия*. Тип полового размножения у простейших и низших растений, при котором обе гаметы (мужская и женская) одинаковы по форме и размерам. У некоторых изогамных организмов половое размножение протекает без разделения на два пола (см. **Анизогамия**).

ИМПЛАНТАЦИЯ. От лат. in – *в* и plantatio – *сажание*, *подсадка*. Прикрепление зародыша к стенке матки (эндометрию) у плацентарных животных.

ИНВАГИНАЦИЯ. От лат. in – *в* и vagina – *ножны*, перен. *шелуха*, *кожица* и «влагалище». Одна из форм образования гаструлы путём впячивания («вталкивания» внутрь) стенки бластулы за счёт высокой интенсивности деления клеток анимальной области яйца (например, у амфибий).

ИНДУЗИУМ. От лат. indusium – *верхняя туника*. Скопление клеток серозной оболочки вблизи переднего полюса яйца, из которых формируются дополнительные зародышевые оболочки (кроме амниона и самой серозы) у насекомых.

ИНТЕРДИГИТАЦИЯ. От лат. inter – *между* и digitus – *палец*. Пальцевидные структуры, образованные мембранами соседних клеток путём заходящих друг в друга складок (выпячивания). Такие структуры обеспечивают повышенную адгезию клеток.

ИНТЕРСТИЦИУМ. От лат. interstitio – *промежуток*, *пространство* (а также inter – *между* и kytos – *клетка*). Межклеточная среда.

ИНТЕРСТИЦИАЛЬНЫЕ КЛЕТКИ. От лат. interstitio – *промежуток, пространство.* Общее название клеток, занимающих промежуточное положение и выполняющих дополнительные функции в органе или ткани. 1. В яичниках млекопитающих – клетки мезенхимного происхождения, выполняющие трофические функции и синтезирующие эстрогены. 2. Клетки Лейдига, располагающиеся между канальцами семенников и синтезирующие андрогены (тестостерон). 3. Стволовые клетки у низших многоклеточных животных, располагающиеся в различных участках тела (см. **Регенерация** в разделе **«Общая биология и экология»**).

ИНФЕКУНДАЦИЯ* (infecundidy). От лат. in – *в*, *внутрь* (направление) и fecunditas – *оплодотворение* < fecundatum – *оплодотворять*. Процесс оплодотворения (см. **Оплодотворение**). Синоним – *инфертильность* (англ. infertility).

*Изначально слово infecunditas в латинском языке означало *бесплодие*.

КАЛЛЮС (каллус). От лат. callositas (callus) – *мозоль* (англ. callosisty). 1. Участок костной ткани на месте перелома, образующий костную мозоль. 2. Недифференцированная растительная ткань.

КАПАЦИТАЦИЯ. От лат. capacitas (capacitatis) – *способность* (англ. capacity – *вместимость*, *способность*). Физиологический процесс приобретения сперматозоидом способности к оплодотворению под действием секретов, вырабатываемых яйцеводами*. Капацитация приводит к разрушению мембраны и освобождению ферментов, находящихся в области акросомной шапочки (cap). Этот процесс называют также акросомной реакцией (см. **Акросома**).

*У млекопитающих сперма, не прошедшая через половые пути самки, не способна оплодотворять яйца *in vitro*. Для этого необходимо подействовать на неё определёнными капацитирующими факторами.

КАРУНКУЛЫ. От лат. caruncula – *кусочек мяса*. Возвышения поверхности слизистой оболочки матки у жвачных животных, обусловленные утолщениями собственного слоя матки. В этих местах проходит густая сеть кровеносных сосудов, а из мышечной оболочки матки в слизистую проникают гладкие мышечные волокна. Карункулы служат для соединения с котиледонами хориона (см. **Котиледоны** и **Хорион**).

КЛЕЙДОИЧНОСТЬ. От лат. claudo – *запирать*, *затворять*, *прятать*. Термин, описывающий степень зависимости развивающегося потомка от предыдущего поколения (или, соответственно, степени свободы от внешней среды). Увеличение клейдоичности обусловлено снабжением яиц всё большим набором веществ (желтком), необходимых для развития будущего поколения. Другими словами, развитие клейдоичности приводит к совершенствованию среды яйца, в которой протекают процессы формообразования (см. **Голобластичность** и **Меробластичность**).

КОКОН. От нем. Kokon < фр. cocon – *скорлупа*. 1. Образование из паутинных нитей в виде мешочка, которое плетут вокруг себя личинки некоторых насекомых перед превращением (метаморфозом) в куколку. 2. Оболочка кладок у некоторых видов червей (например, у олигохет). Коконы, заполнены белковым секретом, в который откладываются яйца при несвободном личиночном типе развития. Вылупившиеся из яйца личинки питаются этим секретом, растут и проходят определённые стадии развития. Обитание в коконе требует от личинки наличия адаптивных эмбриональных приспособлений, например, развитой глотки и систем регуляции осмотического давления, которые резорбируются ещё до выхода особи из кокона. 3. Некоторые пиявки и олигохеты образуют коконы, из которых выходят маленькие, но уже сформированные черви.

КОЛЛОФОРА. От лат. collum – *горлышко бутылки* и греч. phoresis – *перенесение*. Зачаток вентральной трубки (зачаток средней кишки), возникающий в процессе эмбриогенеза у ногохвосток (*Isotoma*).

КОМПЕТЕНЦИЯ. От лат. conpetentia – *согласованность частей*, *соразмерность* < competo – *добиваюсь*, *подхожу*, *соответствую*. Способность ткани отвечать на *индукционное раздражение* в процессе эмбрионального развития. Компетенция проявляется только в определённый чувствительный период (см. **Эмбриональная индукция**).

КОНКУРЕНЦИЯ СПЕРМЫ. Необычное явление, первоначально описанное у *адалий* («божьих коровок»). Самки могут спариваться последовательно с несколькими самцами, при этом сперма последнего самца инактивирует сперму предыдущего. Обычно акт копуляции у адалий затягивается до 2 часов, поскольку чем дольше самец сидит на самке, тем меньше вероятность спаривания её с другим самцом.

КОНЪЮГАЦИЯ. От лат. conjugatio – *соединение*. Половой процесс у некоторых простейших, при котором не образуется гамет, а вместо этого тесно сблизившиеся половые партнёры формируют цитоплазматический мостик, по которому взаимно передаётся (происходит обмен) генетический материал. Так, у инфузорий макронуклеус подвергается распаду, а микронуклеус делится мейотически, образуя четыре гаплоидных ядра, три из которых разрушаются, а четвёртое делится митотически. Эти два ядра называются *пронуклеусами*. Затем половые партнёры передают по цитоплазматическому мостику каждый другому по одному гаплоидному пронуклеусу, и чужой пронуклеус сливается с пронуклеусом хозяина, формируя диплоидное генеративное ядро (микронуклеус).

При конъюгации у зелёных водорослей сливаются две вегетативные клетки, не имеющие жгутиков (см. **Хологамия**).

КОРИУМ. От лат. corium – *кожа* (дерма, кутис). Внешний покров тела у хордовых, формирующийся из мезодермы. Кориум снаружи покрыт эпидермисом.

КОРТИКАЛЬНЫЕ ТЕЛЬЦА. От лат. cortex – *кора*. Приповерхностные образования (в виде гранул, или альвеол, содержащих полисахариды и белки) в яйцах у некоторых животных*, выделяющие своё содержимое при активации яйца сперматозоидом (или, в случае искусственной активации, после укола иглой), которое обводняется (набухает) и приводит к отделению яйцевой оболочки от цитоплазмы и образованию *перивителлинового* пространства.

*Обнаружены у разных таксономических групп животных от кольчецов до млекопитающих.

КОТИЛЕДОН. От греч. kotyledon (kotyledonos) – *полая структура в виде колпачка* (чашеобразный). Структурно-функциональная единица плаценты, содержащая сосуды плода и образованная стволовой ворсинкой хориона (см. также **Карункулы**).

КУМУЛЮСНЫЕ КЛЕТКИ. От лат. cumulus – *куча*, *груда*. Клетки, окружающие ооцит; выполняют трофическую функцию.

ЛАБРУМ. От англ. labrum < лат. labrum – *губа* (край). Верхняя губа.

ЛАГЕНА. От греч. lagoena – *узкогорлая пузатая бутылка с ручками*. Особый вырост со слуховым сосочком в саккулюсе у рыб, представляющий зачаток собственно слухового аппарата (см. **Саккулюс**).

ЛАНГЕРГАНСА ОСТРОВКИ*. Гистологические структуры, расположенные в основном в каудальной (от лат. cauda – *хвост*, caudalis – *хвостовой*) или селезёночной части поджелудочной железы. Образованы группами клеток, продуцирующих гормоны. Это округлые или неправильной формы скопления клеток, не имеющие выводных протоков и лежащие среди *ацинозной* ткани, подобно островам в море. Островки содержат несколько типов клеток, отличающихся наличием специфических гранул. В центре островка расположены ß-клетки** (инсулоциты), продуцирующие *инсулин****, по периферии – А-клетки (альфа-клетки), синтезирующие *глюкагон*, и на стыках слоёв расположены D-клетки (дельта-клетки, мелкие гранулы в которых окрашиваются анилиновым синим), образующие *соматостатин*.

*Названы по фамилии гистолога, впервые описавшего эти образования в 1869 г.

**Клетки обозначены буквой «бета», так как имеют выраженную базофилию. Альфа-клетки – ацидофильные клетки.

***От этой *островковой* ткани гормон инсулин и получил своё название. Латинское название острова – insula – заимствовано английским (isle), французским (ilet) и немецким (Insel) языками. В свою очередь происхождение слова insula также имеет интересную историю. Одно из древних латинских названий моря – salsus, что буквально означает *солёный*. В связи с этим об островах, расположенных в море и окружённых со всех сторон солёной морской водой, древние говорили «in salo» – «в соли». Впоследствии это определение и превратилось в латинское понятие «остров» – *инсула* («инсуля», в латинском языке после буквы «L» гласные произносятся смягчённо!).

В греческом языке для обозначения соли (а поскольку море солёное, то заодно и моря) использовалось слово halos (галос). Тем самым подчёркивалось происхождение соли из моря. В древности главная дорога Рима называлась Виа Солярия – *соляная дорога* (не путать с *солярием*, у этого слова другой латинский корень «sol» – *солнце*).

ЛАНУГО. От лат. lanugo (lana) – *пух*. Зародышевый, первородный пушок, первичный волосяной покров, образованный безоболочечными, с

тонким стержнем волосами у эмбриона или плода. Синоним – *веллус* (англ. vellus, wool).

ЛЕММОБЛАСТЫ. От греч. lemma – *кожица* и blast – *росток*. Клетки нервного гребня эмбриона, способные дифференцироваться в клетки, формирующие оболочки периферических нервных волокон.

ЛЕЦИТОБЛАСТЫ. От греч. lekithos – *яичный желток* и blast – *росток*. Клетки, образующие желточную энтодерму.

ЛИМФАТИЧЕСКИЕ ТКАНИ. Ткани, производящие и содержащие лимфоциты. К ним относятся лимфатические узлы и сосуды, тимус (зобная железа), селезёнка, нёбные миндалины, аппендикс, пейеровы бляшки, а у птиц фабрициевая сумка.

ЛЮТЕИН. От лат. luteus – *жёлто-оранжевый, жёлтый*. Пигмент липохромов, желтка яиц и жёлтого тела яичников (*corpus luteum*).

МАЛЬПИГИЕВ СЛОЙ*. Внутренний слой кожи, подстилающий эпидермис.

*От имени итальянского биолога и врача Марчелло Мальпиги (Malpighi, 1628–1694 гг.).

МАТРИКС. От греч. matrix – *основа*. Основное вещество различных типов соединительной ткани, в котором преобладают мукополисахариды и глюкозоаминогликаны – гиалуроновая и хондроитинсерная кислоты. Межклеточный матрикс (межклеточное вещество) продуцируется фибробластами. Матрикс хрящевой ткани продуцируется хондроцитами (хондробластами) и матрикс костной ткани – остеоцитами (остеобластами). Синоним – *экстраклеточный матрикс* (extracellular matrix, ECM)

МЕДУЛЛЯРНАЯ ПЛАСТИНКА. От лат. medulla – *мозговой слой*. Закладка нервной эмбриональной ткани, которая на 2–3-й неделе внутриутробной жизни сворачивается в нервную трубку.

МЕЖКЛЕТОЧНОЕ ВЕЩЕСТВО. Составная часть различных типов соединительной ткани. В его состав входят волокна (коллагеновые, ретикулярные, эластические), межклеточная жидкость, представленная плазмой крови и лимфой, и матрикс. Межклеточное вещество обеспечивает трофические и опорные функции, интеграцию и миграцию клеток в тканях и органах (см. **Матрикс** и **Интегрины** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

МЕЗЕНТЕРИЙ. От греч. mesos – *средний* и enteron – *внутренности*, *кишка*. Брыжеечная ткань (брыжейка) – складка брюшины, поддерживающая внутренности в брюшной полости. Впервые формируется у кольчатых червей из перегородок (септ), разделяющих целомические мешки отдельных сегментов тела.

МЕЗЕНХИМА. От греч. mesos – *средний* и enchyma – *налитое, ткань*. Зародышевая соединительная ткань у большинства многоклеточных животных (кроме губок и кишечнополостных). Формируется за счёт клеток, выселяющихся из разных зародышевых листков. Не обладает способностью к образованию клеточных пластов.

МЕЗОГЛЕЯ. От греч. mesos – *средний* и gloios – *клейкий*. Промежуточный студнеобразный слой, расположенный между эктодермой и энтодермой в стенке тела у губок и кишечнополостных.

МЕЗОДЕРМА. От греч. mesos – *средний* и derma – *кожа*. Средний слой (листок) зародыша, расположенный между первым и вторым зародышевыми листками (эктодермой и энтодермой) у многоклеточных животных, кроме губок и кишечнополостных. Синоним – *мезобласт*.

МЕЗОНЕФРОС. От греч. mesos – *средний* и nephros – *почка*. Первичная почка – парный орган выделения, развивающийся у зародыша.

МЕЗОТЕЛИЙ. От греч. mesos – *средний* и thele – *сосок*. Плоский однослойный эпителий, выстилающий серозные оболочки полостей тела животных от кольчатых червей* до млекопитающих и человека.

*У кольчатых червей мезотелий выстилает внутренний продольный слой мышц кожно-мускульного мешка.

МЕЗОФРАГМА. От греч. mesos – *средний* и fragma – *перегородка*. Ультраструктура мышечного волокна на электронных снимках. Обозначается как **М**-полоска (**М**-band).

МЕРОБЛАСТИЧНОСТЬ. От греч. meros – *часть* и blastos (βλαστοσ) – *росток*, *зародыш*. В общей эмбриологии этот термин используется для описания формы дробления яйца, при которой наблюдается большее участие яйца в развитии внезародышевых образований (см. **Голобластичность**).

МЕРОГАМИЯ. От греч. meros – *часть*, gamos – *брак* и -ia – *состояние*. Половой процесс, при котором сливаются две различные, образованные разными по полу особями, гаметы. Они могут быть одинаковыми по размеру и морфологии – *изогамия*, или различаться (*анизогамия*) (см. соответствующие статьи). Синоним – *гаметогамия*.

МЕТАГАМНЫЙ ПЕРИОД. От греч. meta – *пере*, *вне*, *за* и gamos – *брак*. Период индивидуального развития многоклеточных животных, наступающий вслед за формированием зиготы. Подразделяется на *метагамный палинтомический* и *метагамный монотомический* периоды. В палинтомический период развития размеры бластомеров уменьшаются вдвое при каждом последующем делении (деления дробления). В монотомический период клетки после каждого деления (митоза) восстанавливают свои размеры (объём) (см. **Прогамный период** и **Сингамный период**).

МЕТАГЕНЕЗ. От греч. meta – *пере*, *вне*, *за* и genesis – *рождение*. Одна из форм вторичного чередования поколений у животных, при которой происходит смена поколений, размножающихся половым или бесполым (вегетативным) путём. Метагенез характерен для кишечнополостных (*Coelenterata*) или колониальных организмов (напри-

мер, оболочников – *сальп*). Колониальная форма размножается вегетативно, а одиночное поколение размножается половым путём. У кишечнополостных сидячий полип может давать вегетативным путём свободноплавающих медуз, которые образуют половые клетки и после оплодотворения новые полипы. Метагенез может быть *облигатным* (у кольчецов) или факультативным (см. также **Гетерогония**).

МЕТАМЕРИЯ. От греч. meta – *после*, *за*, *между* и meros – *часть*. Продольное разделение тела на сегменты (сегментация). Считается (одна из точек зрения), что метамерия возникла впервые как приспособление к червеобразному движению у некоторых турбеллярий и от них перешла к кольчецам (*Annelida*)*. У современной морской турбеллярии (*Procerodus lobata*) при отсутствии видимой наружной сегментации внутренние органы расположены метамерно.

*Метамерия у пелагических предковых форм кольчецов возникла в результате дифференциации сплошного ресничного покрова на отдельные ресничные кольца (трохи).

МИЕЛИН. От греч. myelos – *костный мозг*. Липидные плазматические мембраны в виде слоёного закрученного рулета – продукт жизнедеятельности щванновских клеток, образующий оболочку мякотных нервных волокон. Другими словами, жироподобное (фосфолипидное) образование мякотных нервных волокон, изолирующих волокна друг от друга. Разрушается при рассеянном склерозе (см. **Миелиновая оболочка (чехол)**) и **Мембраны биологические** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**.

МИЕЛИНОВАЯ ОБОЛОЧКА (ЧЕХОЛ). От греч. myelos – *костный мозг*. Оболочка миелинизированных, или мякотных проводящих нервных волокон, образованная плазматической мембраной *миелоцита* (*шванновской клеткой*), многократно обёртывающей осевой цилиндр волокна (аксон) в процессе спирального псевдоподиального роста. Имеет ламеллярное строение. Слои её сливаются, образуя плотный фосфолипидный футляр, прерывающийся через промежутки равной длины открытыми участками мембраны шириной 1 мкм, получившими название *перехватов Ранвье*. Миелиновая оболочка содержит в 4–16 раз меньше белка, чем различные физиологически активные мембраны.

МИЕЛОИДНЫЙ. От греч. myelos – *костнй мозг* и eidos – *сходство*. Относящийся к костному мозгу. Например, миелоидная ткань.

МИКРОГЛИЯ. От греч. mikros – *малый* и glia – *клей*, *клейкое вещество*. Иммунные клетки глии, способные к перемещению и обладающие фагоцитарными функциями (иначе, макрофаги центральной нервной системы). Защищают нервную систему от инфекционных агентов, попадающих в кровоток. Способны также уничтожать нервные клетки, генерируя активные формы кислорода. В экспериментах на мышах показано, что при физическом повреждении капилляров клетки микроглии окружают повреждённую область и буквально «зачехливают» её за считанные минуты, тем самым, временно восстанавливая функционирование гематоэнцефалического барьера, пока не восстановится повреждённый эндотелий. Возможно, что ненормальная активность клеток микроглии лежит в основе развития нейродегенеративных заболеваний.

МИКРООКРУЖЕНИЕ. 1. Пространственно ограниченные участки ткани (так называемые *ниши*), в которых обеспечивается самоподдержание, рост и дифференцировка стволовых клеток (СК). В кроветворном костном мозге микроокружение создаётся стромальными клетками и внеклеточным матриксом, обеспечивающими межклеточные взаимодействия и поставляющими локально действующие факторы роста и дифференцировки. Другими словами, способствующие поступлению к СК различных регуляторных сигналов и индукторов (см. **Ниши стволовых клеток** и **Стромальные клетки**).

2. Термин также можно использовать для характеристики клеточного состава и типа межклеточного вещества в определённой ткани.

МИКРОПИЛЕ. От греч. mikros – *малый* и pyle – *ворота*, *вход*. У яиц насекомых, одетых плотным хорионом, непроницаемым для сперматозоидов, имеется отверстие (канал) – микропиле, через который и проходят сперматозоиды.

МИКСОЦЕЛЬ. От греч. mix – *смешанный* и koilos – *полость* («целом»). Смешанная полость тела у членистоногих, возникающая как результат слияния в процессе эмбрионального развития редуцированного целома с первичной полостью тела (схизоцелем) (см. **Целом**, **Схизоцель** и **Бластоцель**).

МИЦЕТОМ. От греч. mykes (mykëtos) – *гриб* и temnein – *резать*, *рассекать*. Вместилище симбионтов у насекомых, формируемое *мицетоцитами* на ранних стадиях эмбриогенеза

МИЦЕТОЦИТЫ. От греч. mykes (mykëtos) – *гриб* и kytos – *клетка*. Грибы-симбионты внутренних органов у некоторых насекомых (например, овариол у самок пухоеда *Lypeurus*).

МОНОЗИГОТНЫЕ БЛИЗНЕЦЫ (МЗ). От греч. monos – *один* и «зигота». Близнецы, которые происходят из одной оплодотворённой яйцеклетки – *зиготы*. В результате они являются генетическими копиями, имеющими идентичные геномы (100 % общих генов), и всегда одного пола. МЗ двойня образуется на стадии двух бластомеров, в результате их расхождения; на стадии 4 бластомеров возможно формирование тройни и даже большего числа эмбрионов. Существует два типа МЗ-близнецов – *монохорионные* и *дихорионные* (см. соответствующие статьи). Следует отметить,

что со временем ДНК монозиготных близнецов дивергируют, и каждый из членов пары с возрастом приобретает всё больше генетических особенностей. Например, у одного может увеличиться число копий какого-нибудь гена*. Поэтому генетическая идентичность монозиготных близнецов далеко не абсолютная. Особенно это касается клеток мозга, в которых *транспозоны* («прыгающие гены») приводят к активации или репрессии различных паттернов генов, что вызывает значительные различия между отдельными нейронами и, соответственно, различия в активности мозга у разных индивидуумов, влияющие на формирование психики, когнитивных способностей и даже возникновение психических заболеваний (например, аутизма и шизофрении).

*Известно, что примерно 12 % генома человека состоит из повторяющихся последовательностей и у отдельных индивидуумов число копий какого-либо гена может быть меньше или больше, чем в среднем в популяции. Точно так же и отдельные популяции могут отличаться от других числом копий определённых генов. Так, показано, что у представителей народов, в структуре питания которых преобладают продукты, содержащие крахмал, в геноме содержится больше копий гена, кодирующего амилазу.

МОНОЗИГОТНЫЙ. От греч. monos – *один* и «зигота». Буквально: однояйцевый (англ. one-egg).

МОНОХОРИОННЫЕ БЛИЗНЕЦЫ. От греч. monos – *один* и chorion – *наружная оболочка зародышей* (формирует плаценту), *послед.* Монозиготные близнецы – близнецы, у которых имеется общая зародышевая оболочка (хорион). Около 70 % монозиготных близнецов относятся к монохорионным.

МОРУЛА. От лат. morula, уменьшительное от morum – *тутовая ягода, шелковица*. Стадия развития зародыша многоклеточных организмов, представляющая собой скопление клеток бластомеров, по внешнему виду напоминающее ягоду с плодом *зернянки* (без полости). За этой стадией следует *бластула*, а затем *гаструла*.

МОРФОГЕНЕЗ. От греч. morphe – *форма* и genesis – *рождение*. Процесс возникновения и развития частей тела и органов в индивидуальном или эволюционном развитии организма. В биологии развития наиболее важным и хорошо изученным модельным организмом является плодовая мушка *Drosophila melanogaster*. У насекомых эмбриональное развитие регулируется иерархической системой, состоящей из трёх классов генов: 1. *Генов полярности яйца* с так называемым «*материнским эффектом*». 2. *Генов сегментации*. 3. *Гомеозисных генов*. Координированное взаимодействие этих генов во времени и пространстве создаёт *генетическую программу развития*, которая определяет положение и предназначение, а также время дифференцировки и активации каждой индивидуальной клетки эмбриона (см. **Гены эмбрионального развития и морфогенеза** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**).

МУРАЛЬНАЯ ТРОФОЭКТОДЕРМА. От лат. murus – *стена*. Трофическая эктодерма бластоцисты, не контактирующая непосредственно с внутренней клеточной массой (ВКМ).

НЕВРИЛЕММА. От греч. neuron – *нерв* и lemma – *кожица*, *оболочка*. Тонкий чехол, не имеющий структуры и покрывающий миелиновую обкладку мякотного нервного волокна. Синоним – *шванновская оболочка*.

НЕЙРУЛА. От греч. neuron – *нерв.* Стадия развития зародыша у хордовых животных, в течение которой закладывается *нервная пластинка*, замыкающаяся затем в нервную трубку.

НЕЙРУЛЯЦИЯ. От греч. neuron – *нерв.* Процесс замыкания *нервной пластинки** в нервную трубку, которая в последующем даёт начало формированию головного и спинного мозга в процессе развития зародыша у хордовых животных. Образование нервной трубки в процессе *нейруляции* происходит в результате влияния дорзальной мезодермы на лежащую над ней эктодерму.

*Зачаток нервной системы.

НЕОТЕНИН. От греч. neos – *незрелый*, *новый*, teino – *удлиняю*, *растягиваю* и prote(in) – *белок*. Ювенильный гормон гемолимфы у насекомых, секретируемый в процессе линьки и метаморфоза *прилежащими телами*. Неотенин задерживает метаморфоз нимфы в имаго и увеличивает число линек, происходящих под действием экдизона* (см. **Экдизоны**).

*Обнаружено, что в процессе миграции через Северную Америку в горные леса Бразилии у бабочек монархов *Donaus plexippus* выработалась приспособительная реакция, заключающаяся в том, что мигрируют не все бабочки, а только те, у которых сохраняется недостаток ювенильного гормона, делающий их неполовозрелыми. Следовательно, вся энергия бабочек затрачивается только на перелёт.

НЕОТЕНИЯ. От греч. neos – *незрелый*, *новый* и teino – *удлиняю*, *растягиваю.* В эволюционной биологии *неотения* – явление сохранения ювенильных черт в процессе онтогенеза некоторых видов организмов или, другими словами, задержка онтогенеза, в результате которой ещё юношеские фазы развития быстро сменяются дефинитивной (окончательной) фазой, характеризующейся способностью к половому размножению. Например, травянистые растения – это неотенические формы древесных растений с генетически обусловленной задержкой развития. Неотенией можно объяснить происхождение женского гаметофита у покрытосеменных. У животных при неотении уже на личиночной стадии онтогенеза половая система достигает конечного уровня развития, позволяя личинкам приступить к размножению. Неотения

известна у некоторых червей, ракообразных, паукообразных, насекомых и земноводных.

Неотения позволяет объяснить, почему люди столь сильно отличаются от шимпанзе при почти полном совпадении геномов. Анализ экспрессии около 8 тыс. генов из дорсолатеральной префронтальной коры* у людей, шимпанзе и макак показал, что у шимпанзе и людей активность одной и той же доли генов менялась со временем. Однако около половины генов у людей включались в иное время. При этом оказалось, что около 40 % «поздних» генов у человека начинают работать с задержкой, вплоть до подросткового периода. Отсюда можно сделать вывод, что удлинение периода детства даёт больше возможностей для развития мозга (см. также **Аббревиация** в разделе **Общая биология**).

*Область, в которой у приматов выявляется связь с памятью.

НЕОТЕНИЯ НЕПОЛНАЯ. От греч. neos – *незрелый*, *новый* и teino – *удлиняю*, *растягиваю*. Отсутствие метаморфоза в надлежащий срок у личинок, например, у головастиков некоторых бесхвостых амфибий (лягушек, жаб, чесночниц, жерлянок) и некоторых видов тритонов. Обычно они остаются личинками на следующий год жизни и продолжают свой рост до необычно больших размеров. Такой вид неотении имеет приспособительное значение для видов, меняющих среду обитания на разных стадиях онтогенеза. Позволяет переживать личиночным формам неблагоприятные для взрослой формы условия жизни и сохранять численность популяции.

НЕОТЕНИЯ ПОЛНАЯ. От греч. neos – *незрелый*, *новый* и teino – *удлиняю*, *растягиваю*. Уклонение в развитии (задержка онтогенеза) у некоторых видов организмов с приобретением способности к половому размножению на незрелой, в частности, личиночной стадии. При этом у личинок половая система достигает стадии развития, характерной для взрослых животных, а все остальные органы сохраняют ювенильные (личиночные) черты. У некоторых видов хвостатых амфибий, обитающих в глубоких и холодных водоёмах*, например у американской *амбистомы*, личинки часто достигают размеров взрослого животного (а иногда и бóльших) и называются *аксолотлем*; у них созревают половые продукты и они начинают размножаться, сохраняя все личиночные признаки. *Неотения* характерна также для тритонов, некоторых червей, членистоногих (некоторых видов ракообразных и паукообразных) и многих растений (мохообразных, папоротникообразных, голо- и покрытосеменных). Механизм задержки онтогенеза связан с пониженной функцией щитовидной железы.

*Популяции амбистом, обитающих в мелких тёплых водоёмах, проходят онтогенез с полным метаморфозом.

НИДАЦИЯ. От англ. nidation < nidus – *гнездо*. Укрепление оплодотворённого яйца на стенке матки.

НИШИ СТВОЛОВЫХ КЛЕТОК. От нем. Nische < фр. niche – *углубление в стене* < итал. nicchia < лат. nidus – *гнездо*, *жилище*, *помещение*. Отдельные небольшие участки костного мозга, образованные стромальными клетками, в которых локализуются стволовые клетки (СК). Ниша создаёт микроокружение, обеспечивающие процессы самообновления (самоподдержания) популяции СК и их дифференцировку при участии локальных механизмов паракринной регуляции. Возможно, что и в любой другой ткани, способной к регенерации, имеются свои СК, локализованные в нишах, создающих для них специфическое микроокружение (см. **Микроокружение** и **Стромальные клетки**).

НИШИ ЭПИДЕРМАЛЬНЫХ СТВОЛОВЫХ КЛЕТОК. От фр. niche – *углубление в стене*. Участки скопления унипотентных стволовых клеток кожи, формирующиеся на ранних стадиях внутриутробного развития, в которых осуществляется их взаимодействие с клетками нижележащих слоёв дермы. В нишах происходит дифференцировка стволовых клеток в направлении образования волосяных фолликулов, мерокриновых, апокриновых потовых или сальных желёз и слоёв эпидермиса.

Сравнение геномов человека и неандертальца показало, в частности, отличие генов, регулирующих формирование и работу потовых желёз, а сравнение геномов человека и шимпанзе выявило существенные различия генов, отвечающих за свойства кожи. В нашей коже присутствуют особые разновидности *кератина* и *инволюкрина*, обеспечивающие ей повышенную прочность и водостойкость.

ОБОЛОЧКА ОПЛОДОТВОРЕНИЯ. Структура поверхности яйцеклетки, появляющаяся после проникновения в яйцеклетку головки и шейки сперматозоида и препятствующая проникновению других спермиев.

ОВАРИАЛЬНЫЙ. От англ. ovary – *яичник* (лат. ovarium – *яичник* < ovum – *яйцо*). 1. Относящийся к яичнику. 2. В ботанике – относящийся к завязи.

ОВАРИОЛЫ. От англ. (лат.) ovariole* – *яйцевая трубка*. У насекомых длинные ветви яичников (яйцевые трубочки), в которых развиваются ооциты. Обычно каждая овариола начинается в области грудных сегментов тела терминальным филаментом и продолжается в эллиптический по форме гермарий (см. **Гермарий**). Число овариол сильно варьирует – от четырёх* (у чешуекрылых, точнее у высших бабочек) до 160–180 у пчёл и даже нескольких тысяч у термитов. Овариолы насекомых бывают нескольких типов: *паноистические* (наиболее примитивные), в которых отсутствуют *трофоциты* (см. **Овариолы паноистические** и **Трофоциты**), и *телотрофические* – в них трофоциты об-

разуют скопления возле каждого развивающегося ооцита, а также *политрофические* – в них каждый ооцит окружён 15 интактными трофоцитами, которые по мере созревания ооцита сморщиваются.

*У жуков семейства *Coprinae* яичник образован только одной овариолой, а у мухи *цеце* и других живородящих – двумя (одной парой). У колорадского жука в течение жизни число овариол у одной особи может увеличиваться или уменьшаться.

*От англ. ovary – *яичник* (в ботанике – *завязь*). Овариолы – буквально: «маленькие яичники».

ОВАРИОЛЫ ПАНОИСТИЧЕСКИЕ. От лат. ovarium – *яичник* и греч. panoistic*, где pano – *вверх*, *наверх*, *свыше*. Наиболее примитивные овариолы (яйцевые трубочки), характерным признаком которых является отсутствие специализированных трофоцитов и сильное развитие (гипертрофия) фолликулярных клеток, что является основой для формирования вителлярия и самой овариолы (см. **Вителлярий**). Такие овариолы присутствуют у низших первично бескрылых (*Pterigota*), а также у типичных насекомых – щетинкохвосток (*Thysanuga*).

ОВОБЛАСТЕМА (ообластема). От лат. ovum (греч. oon) – *яйцо* и blastos – *росток*. Оплодотворённое яйцо. Синонимы: *оосперм*, *ооспора**.

*Ооспорой также называют спору, окружающую зиготу у споровиков.

ОВОГАМИЯ (оогамия). От лат. ovum (греч. oon) – *яйцо* и gamos – *брак*. Наиболее высокоорганизованный половой процесс, при котором в результате оплодотворения сливаются две различающиеся по размеру, морфологии и подвижности половые клетки (соответственно, *яйцеклетка* и *сперматозоид*, или *антерозоид*).

ОВОГЕНЕЗ (оогенез). От лат. ovum – *яйцо* и genesis – *развитие*. Процесс развития яйцеклетки*. Включает две стадии мейотического деления: мейоз I и мейоз II. Развитие яйцеклетки начинается с клеток *оогоний*, локализованных в яичнике, которые после репликации ДНК и роста цитоплазмы превращаются в *первичные ооциты*. Далее в процессе мейоза I первичный ооцит делится, образуя *вторичный ооцит* и *полярное тельце*. В мейозе II вторичный ооцит снова делится на две неравные части – зрелую яйцеклетку (ооцит) и маленькое полярное тельце. В норме полярные тельца обычно разрушаются, хотя в небольшом проценте случаев беременность возникает при оплодотворении полярного тельца и заканчивается спонтанным абортом.

*У человека яйцеклетки закладываются на 4-й неделе внутриутробного развития девочек, и полное их созревание наступает обычно только к 18 годам.

ОВОТЕКА (оотека). От лат. ovum (греч. oon) – *яйцо* и theka – *хранилище*, *вместилище*, *кладовая*. 1. Спорангий. 2. Яйцевой кокон. 3. Яйцевая капсула (англ. ovisac), например, капсула с яйцами у некоторых насекомых (таракана).

ОВОТИДА. От лат. ovum (греч. oon) – *яйцо* и греч. eidos – *сходство*. Крупная клетка, содержащая гаплоидный набор хромосом, возникающая при делении овоцита второго порядка на две неравные клетки – овотиду и полоцит. После отделения второго полоцита овотида вырастает, превращаясь в зрелую яйцеклетку (см. **Полоциты** и **Яйца (яйцеклетки)**).

ОВОЦЕНТР. От лат. ovum (греч. oon) – *яйцо* и centrum – *центр* < греч. kentron – *остриё*. Центросома яйцеклетки (клеточный центр).

ОВУЛЯЦИЯ. От англ. ovulation < лат. ovum (греч. oon) – *яйцо* и -ia – *условия*. Процесс выхода яйцеклетки из зрелого фолликула яичника. Регулируется гонадотропным гормоном гипофиза. У крольчихи овуляция начинается только после спаривания. У голубки яйцекладка (овуляция) возможна и при созерцании изолированного самца, а экспериментально даже при зрительном раздражении самки своим собственным отражением в зеркале, что говорит о нервно-рефлекторном характере овуляции у голубей. У многих птиц с укорочением светового дня в осенне-зимний период прекращаются овуляция и сперматогенез, а дополнительное освещение активирует половую систему.

ОЛИГОМОРФОЗ. От греч. oligos – *малый*, *незначительный* и morphosis – *изменение формы* < morphe – *форма* и -osis – *состояние*. Постэмбриогенез, при котором не происходит наращивания сегментов тела, например, брюшных сегментов у первичнобескрылых насекомых (*Apterigota*).

ОМНИПОТЕНТНОСТЬ. От лат. omnis – *весь*, *целый* и potentia – *сила*. Обладание всеми возможными потенциями. Омнипотентна оплодотворённая яйцеклетка (зигота). В результате процесса дробления зиготы и последующих процессов дробления бластомеров, деления зародышевых клеток и, наконец, дифференцировки образуются все клетки тела, которые обычно не теряют свой генетический материал и, соответственно, свои потенции. Синоним – *тотипотентность*.

ООГАМИЯ. От греч. oon – *яйцо* и gamos – *брак*. См. **Овогамия**.

ООГЕНЕЗ. От греч. oon – *яйцо* и genesis – *происхождение*. Процесс гипертрофического роста яйцеклетки, не прерываемый делениями. Синоним – *гипертрофическая дистомия* (см. **Палинтомия**).

ООГОНИИ. От греч. oon – *яйцо* и gonia – *рождение*. Первичные половые диплоидные клетки, из которых развиваются женские гаметы (яйцеклетки). У человека к концу третьего года жизни, когда заканчивается фаза размножения оогониев, и до периода полового созревания остаётся свыше 400 тыс. ооцитов, большинство из которых в последующем сливаются (см. также **Первичные половые клетки** и **Ооциты**).

ООПЛАЗМАТИЧЕСКАЯ СЕГРЕГАЦИЯ. От лат. segregatio – *отделение*. Перераспределение в ооплазме (цитоплазме яйцеклетки) в процессе её

активации регуляторных молекул с образованием так называемых *презумптивных** зон.

*От лат. presumptivus – *предполагаемый*.

ООСОМА. От греч. oon – *яйцо* и soma – *тело*. Особая цитоплазма (иначе, «зародышевая плазма»). У насекомых различима в не начавшем дробиться яйце (ещё до образования полярных клеток) (см. «**Зародышевая плазма**» и **Первичные половые клетки**).

ООСПОРА. От греч. oon – *яйцо* и spora – *семя*. У некоторых водорослей и грибов спора, развивающаяся из оплодотворённой яйцеклетки.

ООЦИСТА. От греч. oon – *яйцо* и kystis (cystis) – *пузырь*. Одна из стадий развития простейших (например, споровиков).

ООЦИТЫ. От греч. oon (лат. ovum, англ. egg) – *яйцо* и kytos – *клетка*. Яйцеклетки*. Женские половые клетки, находящиеся в процессе созревания. Ооциты образуются из *первичных половых клеток* (*оогоний*) и по мере своего развития сильно увеличиваются в размерах (фаза роста ооцитов 1-го порядка), а в их цитоплазме откладываются запасы питательных веществ (у некоторых видов очень большие, например, птиц и пресмыкающихся) (см. **Деления созревания**, **Овогенез, Оогонии** и **Первичные половые клетки**). У беспозвоночных эти запасы создаются специальными клетками-кормильцами – *трофоцитами* (см. **Трофоциты**). У млекопитающих в питании ооцита участвуют фолликулярные клетки. Зрелый ооцит млекопитающих после выхода из яичника окружён снаружи защитными клетками «лучистого венца» (*corona radiata*), а кнутри от них – желеобразным слоем (*zona pellucida*), который выделяется фолликулярными клетками и содержит первое полярное тельце, а также зародышевый пузырёк. Яйца насекомых покрывает жёсткий непроницаемый хорион. У птиц скорлупа и подскорлуповые оболочки яйца синтезируются последовательно секреторными участками яйцевода. Эволюционная специализация яйцеклеток протекала в направлении увеличения всё большего и большего объёма формообразовательных процессов. Яйцеклетку можно сравнить с отдельной особью *прогамного* поколения простейших.

Уже в 3-месячном возрасте женский плод содержит около 2 млн первичных ооцитов, однако к периоду полового созревания у женщины остаётся не более 400 тыс. В то же время в течение репродуктивного периода (от первых месячных до менопаузы) овуляция у женщины происходит около 400 раз. Яйцеклетку также называют *вторичным ооцитом* (устаревшее название – *оотида*) (см. также **Яйца (яйцеклетки)**).

*Яйцеклетка впервые была описана голландским анатомом Ренье де Граафом (R. de Graaf, 1641–1673) при исследовании яичников у млекопитающих. Считается также, что яйцеклетку у млекопитающих открыл К.М. Берг.

ОПЛОДОТВОРЕНИЕ. Сложная последовательность взаимодействий родительских организмов, обеспечивающих встречу сперматозоида и яйцеклетки, сохранение между ними контакта и проникновение сперматозоида в яйцо. У млекопитающих при оплодотворении сперматозоид должен проникнуть через несколько рядов клеток зернистого слоя, образующих так называемый *яйценосный бугорок*, а также через *zona pellucida* и желточную оболочку, что обеспечивается активностью акросомы (см. **Акросома**). После проникновения сперматозоида в яйцеклетку процесс слияния гамет (слияние гаплоидных гамет с образованием диплоидной зиготы*) включает слияние цитоплазмы – *плазмогамию* и слияние ядер – *кариогамию*, или *амфимиксис*. Условно процесс оплодотворения подразделяют на три этапа: проникновение сперматозоида в яйцо, активацию яйца и слияние ядер (пронуклеусов) яйца и сперматозоида. Перед слиянием мужское ядро увеличивается в объёме, а мужская центриоль, содержащаяся в шейке сперматозоида, делится на две дочерние, которые и участвуют в организации митотического веретена при дроблении яйца. Центросома яйцеклетки обычно остаётся неактивной или дегенерирует. Немаловажен также механизм защиты яйца от проникновения дополнительных сперматозоидов (подавление *полиспермии*), поскольку почти у всех видов животных проникновение первого спермия тут же делает яйцо непроницаемым для других спермиев (см. **Оболочка оплодотворения** и **Полиспермия**). Различают наружное и внутреннее оплодотворение. Синоним – *фекундация*. Интересно отметить, что самцы богомола не могут отделять сперму, пока у них есть голова. В процессе копуляции самка откусывает голову у самца. Та же самая картина наблюдается и у некоторых видов пауков (самцы раздражают самок, запуская процесс полового каннибализма).

*Ещё в 1875 г. немецкий эмбриолог Оскар Гертвиг (Hertwig, 1849–1922), изучая процесс оплодотворения у морского ежа, показал, что в результате слияния ядер сперматозоида и яйцеклетки происходит удвоение числа хромосом в ядре зиготы. Швейцарский зоолог и эмбриолог Герман Фоль (Fol, 1845–1890) также описал слияние ядер двух гамет в процессе оплодотворения.

ОРГАНОГЕНЕЗ. От биол. понятия «орган» и греч. genesis – *происхождение*. Стадия закладки и формирования в эмбриогенезе эмбриональных органов. В процессе органогенеза каждый зачаток становится полуавтономной системой, в которой клетки делятся и дифференцируются, образуя ткани и, в конце концов, целостный орган (сердце, почки, селезёнку и т.д.) (см. **Гаструляция**).

ОРГАНОПТОЗ. От биол. понятия «орган» и греч. ptosis – *падение*. Исчезновение эмбриональных органов в процессе индивидуального разви-

тия (онтогенеза). Например, резорбция хвоста у головастиков бесхвостых амфибий.

ОРТОДЕНТИНОВЫЕ ЗУБЫ. От греч. orthos – *прямой* и лат. dentis – *зуб.* Зубы, имеющие полости и лакуны. Обнаружены у акул (см. **Остеодентиновые зубы**).

ОСТЕОДЕНТИНОВЫЕ ЗУБЫ. От греч. osteon – *кость* и лат. dentis – *зуб.* Зубы, в строении которых отсутствуют полости. Обнаружены у акул (см. **Ортодентиновые зубы**).

ОСТЕОН. От греч. osteon – *кость*. Структурная единица компактного вещества кости у высших позвоночных животных – *гаверсова система**, создающая её архитектонику и обеспечивающая высокую механическую прочность. Представляет собой систему вставленных один в другой цилиндров (от 5 до 20), образованных костными пластинками с центральным или гаверсовым, каналом внутри. Между пластинами располагаются лакуны, содержащие *остеоциты*, а вещество пластин пронизывают канальцы, в которых проходят отростки контактирующих друг с другом остеоцитов. В гаверсовых каналах, покрытых соединительнотканной оболочкой – *эндоостом***, проходят кровеносные сосуды, анастомозирующие с сосудами соседних каналов, иннервирующие кость нервы и располагаются клетки *остеокласты* (см. **Остеоциты** и **Остеокласты** в разделе **«Клеточная биология»**).

*Названы по имени английского анатома Клоптона Гаверса (C. Havers, 1650–1702).

**От греч. endon – внутри и osteon – *кость*.

ПАЛИНТОМИЯ. От греч. palin – *снова* и tome – *разрезаю.* Процесс дробления-деления яйца, при котором потомки прогрессивно мельчают, пока не достигают размеров исходной не гипертрофированной клетки (см. **Оогенез**).

ПАЛЛИУМ. От лат. pallium – *плащ*, *мантия*, *покров.* Кора большого мозга, включая подлежащий слой белого вещества. Синоним (англ.) – brain mantle – *мантия мозга*.

ПАНГАМИЯ. От греч. pangamy – *беспорядочное спаривание.* Свободное формирование пар (свободное скрещивание в популяции или группе) (см. **Панмиксия**).

ПАНМИКСИЯ. От греч. pan – *весь*, *всеобщий* и mixis – *смешивать*. Свободное скрещивание особей в пределах группы или популяции. В природе никогда не бывает абсолютной (см. **Пангамия**).

ПАНОИСТИЧЕСКИЕ ЯИЧНИКИ. От греч. pan – *всё* и лат. oidium – уменьшительное от греч. oon – *яйцо*. Яичники наиболее примитивных групп насекомых, в которых отсутствуют классические трофоциты. В качестве питающих клеток в таких яичниках имеются лишь клетки фолликулярного эпителия.

ПАРЕНХИМА. От греч. para – *около*, *возле* и enchyma – *влитое*, *налитое*. Специфическая ткань какого-либо внутреннего органа (например, паренхима печени, железы), поддерживаемая соединительнотканной стромой и выполняющая его основную функцию. Паренхима противопоставляется опорному (соединительнотканному) остову органа.

ПАРЕНХИМАТОЗНЫЙ. От греч. para – *около*, *возле*, enchyma – *влитое*, *налитое* и -osis – *состояние.* Паренхиматозный – состоящий из паренхимы – массивный внутренний орган, не имеющий внутренних полостей (например, селезёнка или печень). Селезёнка не имеет эндотелиальной выстилки, что ставит под вопрос пресловутую «замкнутость» системы кровообращения (это давно растиражировано в учебниках). Вся система кровообращения ограничена только кожей. Наше тело – сосуд, наполненный до краёв.

ПАРТЕНОГЕНЕЗ. От греч. parthenos – *девственница* и genesis – *рождение.* Форма размножения, при которой яйцеклетка развивается в эмбрион без оплодотворения. Другими словами, девственное однополое размножение (образно – «непорочное зачатие»). Различают партеногенез *облигатный* (константный), при котором яйца способны только к партеногенетическому развитию, и *факультативный*, когда яйца могут развиваться также и в результате оплодотворения. Различают также *диплоидный партеногенез*, при котором отсутствует мейоз и развитие начинается с диплоидных ооцитов 1-го или 2-го порядка (например, у одуванчика или манжетки), и *гаплоидный партеногенез*, когда развитие начинается с нормальной гаплоидной яйцеклетки, как у табака или дурмана. Партеногенез свойственен не только растениям, но и некоторым беспозвоночным организмам, например, дафниям (в благоприятных условиях летом в непересыхающих мелких водоёмах присутствуют только партеногенетические самки), тлям, коловраткам, тутовому шелкопряду, равнокрылым стрекозам и насекомым, обеспечивающим воспроизводство рабочих особей (пчёлам и муравьям)*. Наконец, партеногенез обнаружен и у позвоночных (например, у скальных ящериц, обитающих у озера Севан); полное исключение составляют только млекопитающие. Партеногенез – норма для вида змеи под названием *браминский слепун* (*Ramphotyplops braminus*), представленного только самками (*константный* партеногенез, характерный для бессамцовых форм). Наконец, он характерен также и для комодских варанов, у которых половинный набор материнских хромосом удваивается путём механизма *дополнения* за счёт ДНК полярного тельца – *полоцита*, который и выступает в роли сперматозоида. У некоторых животных возможен также искусственный партеногенез, когда нормальную яйцеклетку стимулируют к делению с помощью химических соединений, повышением температуры, уколом или механическим раздражением (например, встряхиванием). При этом образуется псевдоэмбрион – *партенот*. Пар-

теногенез как «непорочное зачатие», по-видимому, возможно проводить экспериментально и у человека с целью получения ранних эмбрионов – альтернативного источника стволовых клеток, генетически идентичных клеткам женщины – донора яйцеклетки (см. **Партенот**, **Амфитокия**, **Арренотокия**, **Педогенез**, **Гиногенез**, **Андрогенез** и **Апогамия** в разделе **«Ботаника»**). Синоним (англ.) – *virginal reproduction*.

*У равнокрылых (*Zygoptera*) и некоторых других представителей *Paraneoptera* (например, у сеноедов) партеногенез происходит в диплоидном состоянии, поскольку у них выпадает второе деление созревания, т.е. выделяется только одно полярное тельце, что сохраняет диплоидность (см. **Мейоз** в разделе **«Клеточная биология»**), например, у *Brachyrchynus*. Для восстановления диплоидности гаплоидное яйцо сливается с одним из полярных телец, как, например, у рачка *артемии*, или хромосомы удваиваются без последующего деления ядра, или же после первого деления оба ядра снова сливаются. Единственное и редчайшее исключение в животном мире, когда зрелый организм развивается из неоплодотворённого яйца, содержащего *гаплоидный набор* хромосом, например, самцов трутней и пчёл, у некоторых перепончатокрылых.

ПАРТЕНОТ. От греч. parthenos – *девственница*. Псевдоэмбрион, получаемый при искусственной химической стимуляции развития неоплодотворённой яйцеклетки. В опытах на животных из *партенот* получают эмбриональные стволовые клетки (ES-клетки), способные к нормальной дифференцировке в культуре. В отличие от обычных клеток, в которых присутствуют хромосомы обоих родителей, партеноты содержат удвоенный набор хромосом исходной яйцеклетки. Имея только одного родителя, партенот несёт половину возможных антигенов, и потому стволовые клетки, полученные из партенота, вызывают меньшую реакцию со стороны иммунной системы при имплантации реципиенту.

ПЕДОГЕНЕЗ*. От греч. paedogenesis – *партеногенетическое размножение личинок*, где paidos (pais) – *дитя* и genesis – *происхождение*, *рождение*. Форма партеногенеза, при которой личинки приобретают способность к размножению. При этом в теле личинки развиваются неоплодотворённые яйцеклетки, дающие начало новому поколению. Педогенез встречается у некоторых беспозвоночных (у ряда насекомых – равнокрылых, двукрылых из семейства галлиц, веерокрылых, тлей, жуков** и клопов, а также у морских рачков). Например, у тлей (*Macrosiphum*) яичник нимфы последнего возраста содержит несколько десятков овулирующих яиц.

*Педогенез был открыт у двукрылых насекомых (галлиц) в 1862 г. русским зоологом и писателем Н.П. Вагнером (1829–1907), а термин «педогенез» был предложен в 1865 г. русским эмбриологом – основателем эмбриогенеза К.М. Бэром (1792–1876).

**Например, у жука *Micromalthus* размножаются только личинки.

ПЕДОМОРФИЗМ. От греч. paedomorphism < pais (paidos) – *дитя* и morphe – *форма*. Сохранение у взрослого организма личиночных признаков.

ПЕДОМОРФОЗ. От греч. pais (paidos) – *дитя*, morphe – *форма* и -osis – *состояние*. Полная утрата взрослой стадии в укороченном онтогенезе организма, в результате чего дифинитивной стадией в развитии становится последняя личиночная стадия. Педоморфоз характерен только для тех видов организмов, личинки которых способны к размножению на основе неотении или педогенеза. Примерами педоморфных организмов могут служить хвостатые амфибии – протеи и сирены, а из других групп – аппендикулярии.

ПЕРВИЧНЫЕ ПОЛОВЫЕ КЛЕТКИ*. Диплоидные клетки, из которых образуются гаплоидные *гаметы* (собственно половые клетки – *сперматозоиды* и *яйцеклетки*). У многих животных *первичные половые клетки* образуются в «родительских организмах», когда сами они ещё находятся в зародышевом состоянии (иногда даже тогда, когда зародыш состоит всего из нескольких слабо дифференцированных клеток). У позвоночных животных изначально первичные половые клетки образуются вне половых желёз, и для того, чтобы попасть в развивающиеся *гонады*, мигрируют на большие расстояния, путешествуя, например, у птиц и по кровяному руслу. У млекопитающих первичные половые клетки происходят из *энтодермы* в задней области желточного мешка, откуда они мигрируют в дорсальном направлении к половым складкам. У насекомых *первичные половые клетки* называют *полярными клетками*, поскольку они часто лежат на самом заднем конце зародыша (см. также **Оогонии**, **Сперматогонии**, «**Зародышевая плазма»** и **Оосома**). Синонимы: *оогонии* и *сперматогонии*.

*Отличаются от других зародышевых клеток, которые превращаются в *соматические клетки*. Нагляднее всего это различие демонстрирует явление утраты части генетического материала в соматических клетках, характерное для некоторых видов (см. **Диминуция** в разделе **«Клеточная биология»**).

ПЕРЕХВАТ РАНВЬЕ. Ограниченные открытые участки мембраны нервного волокна шириной около 1 мкм в миелиновой оболочке периферических мякотных волокон (см. **Миелиновая оболочка**). Благодаря наличию миелиновой оболочки возбуждение в таких волокнах возможно не на всём протяжении осевого цилиндра, а только в областях *перехвата Ранвье*.

ПЕРИБЛАСТ. От греч. peri – *вокруг*, *около* и blast – *росток*. Желточный синцитий мезобластических яиц, образующихся не путём слияния

клеток (см. **Синцитий**), а в результате проникновения в недробящуюся цитоплазму ядер из ещё не полностью отделившихся от неё бластомеров. Благодаря своей локализации *перибласт* служит посредником между бластодермой и питательными запасами желтка.

ПЕРИНАТАЛЬНЫЙ. От греч. peri – *вокруг*, *около* и лат. natalis – *относящийся к родам*. Период внутриутробного развития в последние три лунных месяца беременности. Англ. natalitis – *рождаемость* (см. **Пренатальный**).

ПЕРИОДОМОРФОЗ. От греч. periodos – *обход*, morphe – *форма* и -osis – *состояние*. Особая форма *анаморфоза*, характерная, например, для кивсяко′в – *двупарноногих* (из многоножек*), при которой взрослый самец в результате линьки превращается в личинку, которая после линьки либо остаётся личинкой, либо снова превращается в половозрелую особь (см. **Анаморфоз** и **Метаморфоз**).

*Многоножки (*Myriapoda*) – общее название 4 классов подтипа трахейнодыщащих, включая *двупарноногих*, *губоногих*, *пауропод* и *симфил*.

ПЕРИПЛАЗМА. От греч. peri – *вокруг*, *около* и «плазма». Периферический слой ооплазмы – свободная от желточных включений (желтка) ооплазма яйца. Обладает особенной сложностью организации и имеет особое морфогенетическое значение для эмбриогенеза.

ПЕРФОРАТОРИЙ. От англ. perforate – *продырявливать*, *перфорировать*. Передний отдел сперматозоида, несущий *акросому* (см. **Акросома**).

ПЛАГИАКСОНИЯ. От греч. plagios – *боковой*, *косой*, *наклонный* и asix – *ось*. Перекрёстноосность. Термин, описывающий соотношение морфологических осей при эмбриогенезе, например, при метаморфозе трохофоры во взрослого червя полихету. При плагиаксонии сагиттальная плоскость формирующегося тела червя перпендикулярна главной оси трохофоры (или анимально-вегетативной оси полярности яйца) (см. **Протаксония**).

ПЛАКОДЫ. От греч. plakos – *плоский* и eidos – *сходство*. 1. Локальные утолщения эмбрионального эпителиального слоя, формирующие примордиальные клеточные скопления, из которых в процессе эмбрионального развития в дальнейшем развиваются какие-либо органы или анатомические структуры (см. **Примордиум**). 2. Зачатки органов чувств, закладывающиеся в онтогенезе позвоночных животных.

ПЛАЦЕНТА. От лат. placenta – *лепешка* (*детское место*). 1. *Непостоянный* орган, в короткий период своего существования осуществляющий метаболический обмен между плодом и матерью*. Основная функция *плаценты* – передача питательных веществ и кислорода развивающемуся плоду и вывод продуктов обмена веществ от плода – матери. Плацента также выполняет защитные функции (так называемый «гематоплацентарный барьер», который, к сожалению, преодолевают некоторые вирусы и токсические вещества) и синтезирует ряд гормонов (прогестагены, хорионический гонадотропин, релаксин). Наконец, плацента влияет на нейрологическое развитие плода (формирование мозга плода), продуцируя *серотонин*, который необходим для раннего развития переднего мозга плода.

Плацента состоит из эмбриональной (*chorion frondosum*)** и материнской части (изменённая слизистая оболочка матки – *deciduas basalis*)***, в которую имплантируется (точнее, *инвазируется*) плодный пузырь. Сформировавшаяся *плацента* имеет форму диска диаметром 18–20 см и массу 500–600 г. Экспериментально доказано, что за развитие плаценты отвечают отцовские гены плода, а материнские гены – за развитие самого эмбриона****. Такое распределение обязанностей геномов лежит в основе возникновения явления, называемого *импринтинг генов* (см. **Импринтинг генов (половой)** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**, а также **Проядра)**. Возникновение плаценты позволило быстрее и эффективнее передавать питательные вещества от матери плоду, что привело к увеличению скорости обмена веществ и лучшему развитию мозга у млекопитающих по сравнению с другими группами животных (см. также **Эутерии** в разделе **«Общая биология и экология»**). Интересно отметить, что многие ассоциированные с раком гены кодируют белки, которые образуются и в быстро пролиферирующих тканях, участвующих в репродуктивном процессе. К таким тканям как раз и относится плацента (недаром для плаценты характерен агрессивный инвазивный рост). Описаны патологические случаи, при которых плацента прорастает в более глубокие слои матки и далее в кишечник, мочевой пузырь и другие органы брюшной полости, что убивает беременную женщину. Синоним – «*детское место*».

**Романтический антропоморфный взгляд на плаценту позволяет увидеть в ней орган, отвечающий за насильственную экспроприацию плодом ресурсов из крови матери* (орудие паразитизма согласно представлениям Дэвида Хейга (David Haig, 1991) из Оксфорда). *Действительно, в определённом смысле развитие плода у млекопитающих внутри материнского организма – это своеобразная форма паразитизма, часто заканчивающаяся разнородными конфликтами. Бесконфликтность не даёт плоду возможности полноценно развиваться. Именно поэтому отцовская часть генома плода, как чуждая геному матери, и отвечает за отъём питательных веществ от организма матери, детерминируя выделение гормонов, повышающих давление, усиливающих кровоток и поднимающих уровень сахара в крови матери. При диабете уровень сахара в крови матери, наоборот, падает до нормального из-за повышенной его утилизации*

плодом и активности плодного инсулина. Поэтому из-за избытка доступного плоду сахара у матери-диабетички рождаются очень крупные дети.

Вполне возможно, что одно из направлений эволюции – возникновение сумчатости и раннее рождение у тасманийско-австралийских животных – есть способ, при котором удаётся избежать иммунологического конфликта между организмами плода и матери.

**От греч. chorion – *укрепление* (в данном случае *оболочка*) и лат. frondosum – *богатый листьями*, *одевающий листвой*.

***См. **Децидуальный** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»**.

****Интересно отметь, что при трисомии по 2-й хромосоме нарушение кариотипа приводит к тому, что клетки раннего эмбриона формируют внешне нормальную плаценту и некоторые оболочки зародыша, но не могут образовать тело зародыша.

2. В ботанике – *плацента* – место прикрепления семяножки к стенке завязи.

ПЛАЦЕНТАЦИЯ. От лат. placenta – *лепешка* (*детское место*) и греч. -ia – *условия*. Критический период в развитии плода (3–6-я недели).

ПЛАЦЕНТОЦЕНТЕЗ. От греч. placenta – *лепешка* (*детское место*) и kentesis – *прокол*, *пункция* (puncture). Взятие путём прокола ткани плаценты с диагностическими целями.

ПЛЕЙРОПОДИИ. От греч. pleios – *более многочисленный* и podos – *нога*. Эмбриональные структуры у насекомых, формирующиеся из придатков первого брюшного сегмента. Обычно обеспечивают секреторную функцию или преобразуются в псевдоплаценту, обеспечивающую питание эмбриона за счёт материнского организма.

ПЛОД. У живородящих животных ещё не рождённый организм. У человека плодом считается эмбрион в возрасте восьми недель после зачатия и до момента рождения. До восьми недель – *зародыш*. Синоним – *фетус* (от лат. fetus – *потомство*, *дитя*, *приплод,* а также *ветвь*, *побег*, *плод растения*).

ПЛЮРИПОТЕНТНЫЙ. От лат. pluralis – *множественный* и potentia – *сила*. Буквально: обладающий множественными потенциями. 1. Потенциально неограниченный в своём развитии, как, например, плюрипотентные стволовые клетки. 2. В физиологии – способный действовать на несколько органов и тканей.

ПОЗИЦИОННАЯ ИНФОРМАЦИЯ. От лат. positio – *положение*, *расположение*. Специфическое пространственное распределение макромолекул в зрелой яйцеклетке, переходящее в клетки раннего эмбриона. Представляет собой форму передачи наследственной информации.

ПОЛИСПЕРМИЯ. От греч. poly – *много*, sperme – *семя* и -ia – *условия*. Проникновение в яйцеклетку в процессе оплодотворения нескольких сперматозоидов. Наблюдается у некоторых пресмыкающихся и насекомых, а у хвостатых амфибий и птиц происходит постоянно. При этом, как только пронуклеус одного сперматозоида соединяется с пронуклеусом ядра, все остальные сперматозоиды, находящиеся в цитоплазме яйца, разрушаются (дегенерируют). Кроме того, полиспермия может протекать как аномальный процесс.

ПОЛИТРОФИЧЕСКИЕ ЯИЧНИКИ. От греч. poly – *много* и trophe – *питание*. Яичники у насекомых, в которых каждый ооцит окружён пятнадцатью интактными трофоцитами, сморщивающимися по мере роста ооцита.

ПОЛИЭМБРИОНИЯ. От греч. poly – *много*, embryon – *зародыш* и -ia – *условия*. Бесполое размножение, характерное для некоторых видов паразитических перепончатокрылых (около 30 видов), когда в одном яйце одновременно образуется множество эмбрионов. Полиэмбриония обеспечивается неограниченным обилием питательных веществ, извлекаемых из организма хозяина *трофамнионом* развивающегося паразита, и закладывается на стадии морулоподобного зародыша, в котором формируется большое количество отдельных клеточных групп, каждая из которых и развивается в отдельную личинку паразита. Иногда в результате полиэмбрионии исходная продуктивность паразитов увеличивается в тысячи раз.

ПОЛНОЕ ПРЕВРАЩЕНИЕ. Тип постэмбрионального развития, при котором вылупившаяся из яйца личинка не похожа на взрослое насекомое и преобразуется в него не постепенно от возраста к возрасту, а в результате гистолитического метаморфоза на стадии куколки (см. **Куколка** в разделе **«Общая биология»**).

ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ. От греч. di – *два* и morphe – *форма*. Термин для обозначения морфологических отличий между самцами и самками. Половой диморфизм «делает» самок и самцов более приспособленными к выполнению специфических половых функций и может затрагивать многие морфологические признаки, адаптивные для одного и бесполезные или даже вредные для другого пола*. Считается, что гены, управляющие половым диморфизмом**, появились раньше, чем сформировались половые хромосомы (см. **Хромосомы половые** в разделе **«Клеточная биология»**).

*Представьте себе самок, отращивающих ветвистые рога за счёт кальция, которого будет не хватать для продукции молока, или тратящих силы в турнирных схватках вместо того, чтобы заботиться о потомстве.

**Эти гены называют *антагонистическими половыми генами*.

ПОЛОВЫЕ КЛЕТКИ. Гаплоидные клетки – сперматозоиды и яйцеклетки, продуцируемые первичными половыми органами. Синонимы: *зародышевые клетки*, *гамоциты*, *гоноциты* и *гаметы* (общепринятое название) (см. также **Гаметы**).

ПОЛОЦИТЫ*. От греч. polus – *полюс* и kytos – *клетка* (ооцит). Неспособные к оплодотворению побочные продукты мейоза гаметоцитов – небольшие клетки (состоящие почти исключительно из одного ядра), содержащие гаплоидный набор хромосом. Овогенез как редукционный процесс, уменьшающий диплоидный набор хромосом в ооцитах до гаплоидного, сопровождается образованием *полоцитов*, которые в норме усыхают (отмирают). Различают: 1. Первый полоцит, возникающий при образовании овоцита второго порядка и 2. Второй полоцит, возникающий при втором мейотическом делении, когда яйцо обычно уже находится в яйцеводе. При этом образуется большая клетка овотида и второй полоцит (см. **Овотида**). Синонимы: *полярные тельца* (англ. polar bodies), *направительные тельца*.

*Термин был предложен Вальдейером (W. Waldeyer, 1898), который охарактеризовал также и хромосомы.

ПОСЛЕД (Secundinis*). Плацента и оболочки плода, выходящие из матки после родов (отсюда и возникло название). Синоним – *детское место*.

*От лат. secundus – *следующий*, *второй*.

ПРАВИЛО АЛЛЕ. Устаревшее правило конца XIX века, согласно которому продольная ось эллиптического яйца у насекомых совпадает с главной осью тела формирующегося в нём существа и направлением главной оси тела материнского организма. Из правила следует, что эмбриогенезы насекомых относятся исключительно к протаксонным, хотя это не совсем так (см. **Протаксония** и **Плагиаксония**).

ПРАВИЛО ГЕЙДВИГА. *В яйцеклетках ядро располагается всегда там, где нет желтка*. В *алецитальных* и *изолецитальных* яйцах ядро находится в геометрическом центре, а в телолецитальных яйцах – ближе к анимальному полюсу. Ось митотического веретена первого деления-дробления обычно направлена вдоль наибольшей протяжённости «чистой» цитоплазмы.

ПРЕЗУМПТИВНЫЙ. От лат. presumptivus – *предполагаемый*. Например, *презумптивные* клетки эпидермиса, *презумптивные* зачатки органов в яйце.

ПРЕКОСИТИ. От англ. precocity – *раннее*, *преждевременное развитие*. Термин используется для обозначения необычно раннего, преждевременного физического и психического развития ребёнка.

ПРЕКОЦЕНЫ. От лат. recox – *скороспелый*. Растительные вещества-антагонисты ювенильного гормона насекомых, вызывающие преждевременный метаморфоз личинок и нарушение диапаузы.

ПРЕИМПЛАНТАЦИОННАЯ ГЕНОДИАГНОСТИКА (ПИГД). Диагностика, при которой устанавливается генотип (выявляются мутантные гены) эмбриона, полученного путём *экстракорпорального оплодотворения** (ЭКО, или IVF – in vitro fertilization – «оплодотворение в пробирке»). ПИГД предпочтительнее пренатальной диагностики. Синоним – *доимплантационная генетическая диагностика*.

*С этой целью извлекается одна из клеток эмбриона, выделяется и с помощью ПЦР амплифицируется её ДНК, после чего проводятся тесты на наличие мутантных аллелей.

ПРЕНАТАЛЬНАЯ ДИАГНОСТИКА. От лат. prae – *перед*, *до* и natalis – *родовой*, *относящийся к родам*. Дородовая диагностика, проводимая с целью выявления наличия у плода генетических отклонений. Другими словами, определение наследственных заболеваний на стадии эмбрионального развития. Показана, прежде всего, диагностика так называемой «группе риска» – беременные женщины, старше 35 лет, женщины, уже родившие неполноценных детей, женщины, отягощённые предрасположенностью к каким-либо наследственным заболеваниям (а равно и их мужья). Диагностика включает в себя неинвазивные и инвазивные методы. К инвазивным методам относятся *амниоцентез, плацентоцентез, кордоцентез* (см. соответствующие статьи), предполагающие исследование околоплодных вод, плаценты, хориона (можно проводить отбор ворсинок хориона) и тканей эмбриона.

ПРЕНАТАЛЬНЫЙ. От греч. pre – *перед* и лат. natalis – *относящийся к родам*. (англ. natalitis – *рождаемость*). Предродовой (дородовой) период развития, или пренатальная диагностика наследственных заболеваний и хромосомных нарушений путём цитогенетического и биохимического анализа клеток околоплодной жидкости (см. также **Перинатальный**).

ПРИМИТИВНЫЙ. От лат. primitivus – *первобытный*. 1. Имеющий несложный тип организации. 2. Относящийся к ранним стадиям развития.

ПРИМОРДИУМ. От лат. «primordium» – *зачаточный орган*. Зачаток органа.

ПРИМОРДИАЛЬНЫЙ ФОЛЛИКУЛ. От лат. primordium – *зачаточный орган* и folliculus – *мешочек*. Первичный фолликул, в котором обособленные ооциты окружены фолликулярными клетками.

ПРОВИЗОРНЫЕ ОРГАНЫ. От нем. provisorisch – *предварительный*, *временный* < лат. provisor – *предвидящий*, *заранее заботящийся*. Органы приспособления, которые появляются и используются только в процессе эмбриогенеза или на личиночной стадии, а затем резорбируются к моменту его завершения. Другими словами, временные, предварительные органы. Развитие этих органов приводит к тому, что не всё яйцо участвует в формировании эмбриона, поскольку некоторая его часть используется для образования этих временных приспособлений (см. **Голобластичность** и **Меробластичность**). Примеры провизорных органов – жабры личинок насекомых, хвост головасти-

ков, сосуды желточного мешка у зародышей рыб, пресмыкающихся и птиц и др.

ПРОГАМНЫЙ ПЕРИОД. От греч. pro – *перед* и gamos – *брак*. Период гаметогенеза, завершающий формирование спермиев и яйца (см. **Метагамный период** и **Сингамный период**).

ПРОКТОДЕУМ. От греч. proktos – *задний проход* и лат. deum – *божество*. Зачаток задней кишки.

ПРОНУКЛЕУСЫ. От греч. pro – *перед* и лат. nucleus – *ядро клетки*. 1. Ядра двух слившихся в результате оплодотворения гамет* (яйцеклетки и сперматозоида), ещё не объединённые в *синкарион*. 2. Гаплоидные ядра, возникающие в результате последовательно протекающих процессов мейоза и митоза у инфузорий при конъюгации. Затем половые партнёры взаимно обмениваются пронуклеусами (см. **Конъюгация**, а также **Проядра** и **Синкарион** в разделе **«Клеточная биология»**).

*Явление оплодотворения яйца у животных было описано в 1879 г. Г. Фолем (H. Fol), а у растений Страсбургером (E. Strasburger, 1882). Термин *пронуклеус* предложил в 1875 г. австрийский цитолог О. Гертвиг (O. Hertwig) (по другим данным – голландский ботаник E. Van Beneden, 1875).

ПРОТАКСОНИЯ. От греч. protos – *первый* и asix – *ось*. Первичноосность. Формирование оси личинки в соответствии с осью полярности яйца, протаксонный эмбриогенез (см. **Плагиаксония**).

ПРОЯДРА. От греч. pro – *перед* и «ядро». Иначе, *пронуклеусы* или *прокарионы*. После проникновения сперматозоида в яйцеклетку его ядро не сразу сливается с ядром яйцеклетки, образуя *синкарион* (см. соответствующие статьи). Такие ядра, временно существующие внутри яйцеклетки, и называются проядрами. На этой стадии проядра можно извлечь и трансплантировать их в другую яйцеклетку, которая будет содержать либо два женских, либо два мужских проядра, т.е. превратится в яйцеклетку, содержащую диплоидный набор хромосом, или зиготу. Такая зигота при имплантации в матку начинает развиваться, но только до определённого уровня. Зигота, содержащая только материнские хромосомы, не образует хорион, а зигота с отцовскими хромосомами не образует сам эмбрион, формируя только его покровы и огромную плаценту. Эти результаты были получены при попытках получить мышь только от одного родителя (см. **Плацента,** а также **Импринтинг генов (половой)** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**). Заметим: мышь с двумя женскими геномами уже получена.

ПСЕВДОГАМИЯ. От греч. pseudos – *ложь*, gamos – *брак* и -ia – *состояние*. Псевдополовой процесс, при котором после слияния гамет и активации яйцеклетки мужской пронуклеус (мужское ядро) растворяется.

ПСЕВДОЦЕЛЬ. От греч. pseudos – *ложь* и kelia – *полость*. Первичная полость тела, заполненная жидкостью, у круглых червей*, происходящая из *бластоцеля* и представляющая собой пространство между эктодермой (покровами тела) и энтодермой кишки.

*У плоских червей пространство между стенкой тела и внутренними органами заполнено мезенхимой (паренхимой) мезодермального происхождения.

ПУЛЬПА. От лат. pulpa – *мякоть*, *мясистая часть* (мясо). 1. Рыхлая (мягкая) соединительная ткань, заполняющая полость зуба. 2. Основная ткань селезёнки. Подразделяется на красно-коричневую пульпу селезёнки – паренхиму селезёнки, содержащую синусы, и белую пульпу селезёнки – совокупность лимфоидных фолликулов селезёнки.

РЕКОНСТИТУЦИЯ. От лат. re – *ещё раз* и constitutio – *установление*. Ещё в начале XX в. было обнаружено явление самосборки губок и гидроидных полипов из суспензии клеток, полученной диспергированием взрослых особей, получившее название *реконституция* (реагрегаты диссоциированных клеток образовывали маленькие губки). Позднее стало ясно, что *реконституция* имеет общебиологическое значение, поскольку она характерна также и для диссоциированных зародышей позвоночных (например, 4-дневных куриных эмбрионов, диссоциированных трипсином) (см. **Адгезия клеток**).

РЕТИНОХОРОИД. От лат. retina – *сетка* (сетчатая оболочка глаза), греч. chorion – *укрепление* и eidos – *сходство*. Сосудистая оболочка глаза и сетчатки. *Хориоретинальный* слой оболочки глаза (сетчатка и сосудистая оболочка вместе).

РЕТРОМОРФОЗ. От лат. retro – *назад* и morphosis – *изменение формы* < morphe – *форма* и -osis – *состояние*. Развитие, сопровождающееся дегенерацией. Синонимы: *ретрогрессия*, *снижение уровня*.

РИЛИН. От англ. reelin < reel – *шатание*, *колебание* и греч. prote(in) – *белок*. Гликопротеин, отвечающий за множество функций, в том числе за формирование неокортекса (шестислойной коры) и других структур головного мозга в период фетального и раннего постнатального периодов развития. Во взрослом мозге регулирует позиционирование нейронов в процессе нейрогенеза. Стимулирует также развитие дендритов и дендритных шипиков, модулируя синаптическую пластичность. С геном, кодирующим этот белок, ассоциирована последовательность HAR1, называемая «горячей областью генома», скорость эволюционирования которой у человека во много раз выше, чем у шимпанзе (см. **«Зоны ускоренного развития у человека»** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**).

САККУЛЮС. От лат. sacculus – *мешочек* < saccus – *мешок*, *сак*, *сумка*. Мешочек преддверия,

из которого формируется часть внутреннего уха – улитка (cohlea) (см. также **Лагена**).

«СВЕРХЧИСЛЕННЫЕ СПЕРМАТОЗОИДЫ». Так называются все сперматозоиды, проникшие в яйцеклетку, кроме оплодотворяющего сперматозоида.

СЕПТА. От лат. septum – *перегородка*, *забор*. Первичная перетяжка, возникающая при делении (цитотомии) бактериальной клетки. В формировании септ принимают участие несколько белков семейства Fts (фибриллярные термочувствительные белки). Среди них наиболее хорошо изучен глобулярный белок FtsZ, сходный у большинства бактерий, архебактерий, микоплазм и хлоропластов. Во время деления клетки этот белок* в присутствии ГТФ образует длинные нитчатые протофиламенты, собирающиеся в сократимое (сжимающее) кольцо в районе септы. Параллельно формированию септы идёт наращивание муреинового слоя бактериальной стенки за счёт работы полиферментного комплекса PBP-3.

*Мутации по FtsZ белку приводят к образованию длинных (вытянутых) клеток, содержащих множество нуклеоидов, что демострирует прямую зависимость деления бактериальной клетки от этого белка.

СЕМИНАЦИЯ. От англ. semination – *обсеменение*, *оплодотворение*. 1. Оплодотворение (осеменение, обсеменение). 2. Распространение (рассеивание) семян, спор.

СЕРОЗА. От англ. serose < лат. serum – *сыворотка*. Серозная оболочка.

СЕРТОЛИ КЛЕТКИ*. Удлинённые (пирамидальные) клетки, расположенные в стенках извитых семенных канальцев, обладающие рядом важнейших функций. Поддерживают и питают *сперматиды* в процессе сперматогенеза, т.е. обладают трофическими функциями, а также функциями контроля за процессом созревания сперматозоидов. При обнаружении активности транспозонов в сперматоцитах индуцируют в них самоубийство через апоптоз. Синоним – *тестикулярные клетки*, *сустентоциты* (см. **Сустентоциты** в разделе **«Клеточная биология»**).

*Названы по имени итальянского гистолога Е. Сертоли (Sertoli E., 1842–1910), описавшего клетки.

СИАМСКИЕ БЛИЗНЕЦЫ*. Патология внутриутробного развития, приводящая к сращению тел близнецов и обусловленная расщеплением дробящейся зиготы спустя около двух недель после оплодотворения, что и приводит к частичному объединению тел. Более раннее расщепление приводит к многоплодию.

*Название произведено от старого названия Таиланда – Сиам, где впервые были описаны сросшиеся близнецы.

СИМФИОГЕНЕЗ. От греч. syn – *совместно*, *вместе*, phyle – *фила* (родоплеменное объединение) и genesis – *происхождение*. Возникновение органа за счёт соединения двух других органов.

СИНГАМНЫЙ ПЕРИОД. От греч. syn – *совместно*, *вместе* и gamos – *брак*. Период жизненного цикла многоклеточных (*Metazoa*), включающий переход от состояния гаплоидных гамет к диплоидной зиготе (период оплодотворения и связанных с ним преобразований в зиготе). Онтогенез начинается с оплодотворения, поэтому оплодотворённое яйцо – это уже развивающийся индивидуум (особь), а не отдельная клетка многоклеточного организма. Важнейший момент сингамного периода – это стимуляция яйцеклетки (яйца) к развитию, что является специфической функцией сперматозоида*. В процессе стимуляции яйцеклетки у некоторых животных происходит перераспределение как компонентов яйца, так и ооплазматических факторов морфогенеза (см. **Метагамный период** и **Прогамный период**).

*Можно заставить начать развиваться неоплодотворённое яйцо и с помощью неспецифических агентов (например, повышением концентрации ионов кальция или механическим проколом).

СИНКАРИОН. От греч. syn – *совместно*, *вместе* и karyon – *ядро*. Ядро зиготы после слияния ядер яйцеклетки и сперматозоида в процессе оплодотворения. Гаплоидное состояние в онтогенезе у подавляющего большинства организмов весьма кратковременно. Исключение составляют лишь самцы некоторых перепончатокрылых, сохраняющих гаплоидность в течение всей жизни.

СИНЦИТИАЛЬНАЯ БЛАСТОДЕРМА. Первая стадия развития яйца у насекомых (например, у дрозофилы), на которой происходит многократное деление ядер, при котором ядра не разделяются клеточными мембранами. После образования 2–4 тыс. ядер они мигрируют к поверхности яйцеклетки и формируют настоящие клетки (разделяются клеточными мембранами) – стадия *клеточной бластодермы* (*целлюлярная стадия*) (см. **Синцитий** и **Бластодерма**).

СИНЦИТИЙ. От греч. syn – *совместно*, *вместе* и kytos – *вместилище*, *клетка*. *Синцитий* – это результат полного слияния клеток, структура, в которой в массе цитоплазмы находится множество ядер, не разделённых клеточными границами. Пример синцития – волокно скелетной мышцы, в котором могут быть сотни ядер и которое образуется путём слияния множества *миобластов*.

СИНЦИТИЙ ПЛАЦЕНТАРНЫЙ. Анатомическая структура плаценты, возникающая из синцитиального трофобласта и устанавливающая функциональную связь, обеспечивающую обмен веществ между сосудистой системой плода и матери. Площадь поверхности, образуемая плацентарным синцитием за счёт наличия на его поверхности синцитиальных микроворсинок, составляет около 5 м^2, а общая длина ворсинок, несущих внутри капилляры плода, около 50 км.

СИНЦИТИОТРОФОБЛАСТ. От греч. syn – *совместно*, *вместе*, kytos – *вместилище*, *клетка*, trophe – *питание* и blastos – *росток*. Внешний слой трофобласта зародыша человека, обеспечивающий уже к концу 2-й недели внутриутробного развития поступление питательных веществ в зародыш из крови матери, циркулирующей в межворсиночных пространствах развивающейся плаценты. Представляет собой *синцитий* (симпласт), содержащий гигантские и фрагментированные ядра. Другими словами, синцитиотрофобласт – «агрессивная» ткань, способствующая внедрению ворсинок хориона в ткани матки, вырабатывающая гистолитические ферменты. Обеспечивает трофические функции (всасывание питательных веществ из крови матери) (см. **Трофобласт**). Синоним – *синцитиальный трофобласт*.

СОЛИТАРНЫЙ ОВОГЕНЕЗ (оогенез). От фр. solitaire – буквально: *одинокий*. Овогенез, при котором желточные белки (вителлогенины) синтезируются на мембранах гранулярного эндоплазматического ретикулюма ооцита (в ЭПР), т.е. эндогенно, желточные гранулы формируются в пузырьках аппарата Гольджи, где к белкам добавляются углеводные компоненты (см. также **Вителлогенез** и **Вителлогенины)**.

СОМИТЫ. От греч. soma – *тело*. Сегменты тела зародыша. Синоним – *мезомеры*.

СПЕРМА. От греч. sperme – *семя* (англ. semen). Семенная жидкость мужских половых желёз (семенных придатков (пузырьков) и простаты), содержащая сперматозоиды*. Жидкая часть спермы активирует сперматозоиды, делая их подвижными и жизнеспособными, и содержит большое количество белков, назначение которых не вполне ясно. Эксперименты, проведённые на плодовых мушках**, показали, что эти белки попадают в гемолимфу самки и действуют на её нервные центры, изменяя поведение (угнетают половую активность и стимулируют овуляцию, подобно гормонам). В настоящее время это свойство белков спермы объясняют в рамках теории «сексуального антагонизма генов».

Интересно отметить, что с биологической точки зрения соревнование самцов часто идёт через сперму. Дикая природа не приветлива к самцам, поэтому, чтобы гарантированно оставить потомство, самцами иногда используется так называемая стратегия затопления спермой. К примеру, у китов образуется несколько литров спермы, но самое большое количество спермы, приходящееся на массу тела самца, образуется у опоссумов. У некоторых видов насекомых (например, у стрекоз) у самцов есть специальные сложные орудия уборки чужой спермы. Пока самец не очистит самку от чужой спермы, свою не вводит.

*В норме в эйякуляте мужчины, объёмом 3–5 мл, содержится в среднем около 350 млн. сперматозоидов. Если общее их количество составляет менее 100–150 млн, то оплодотворяющая способность спермы резко падает. У человека полный цикл образования спермы занимает не менее 76 суток.

**W.R. Rice, 1992.

СПЕРМАТЕКА. От греч. sperme – *семя* и thëkë – *склад*, *хранилище*. Долговременное хранилище спермы у самок некоторых видов организмов, например, у маток пчёл. Сперма, находясь в половых путях самки, может оставаться жизнеспособной даже в течение нескольких лет, например, у летучих мышей.

СПЕРМАТИДЫ. От греч. sperme – *семя* и eidos – *сходство*. Незрелые мужские половые клетки, образующиеся из сперматоцитов второго порядка после второго мейотического деления. Другими словами, половые клетки, образующиеся в процессе *сперматогенеза* в результате *деления созревания* и дающие после периода морфогенеза (спермиогенеза) зрелые сперматозоиды (или спермии) (см. **Деления созревания**).

СПЕРМАТОГЕНЕЗ. От греч. sperme – *семя* и genesis – *рождение*. Процесс образования и созревания мужских половых клеток сперматозоидов (мужской гаметогенез). Проходит в определённой регулируемой последовательности событий. У позвоночных находится под контролем гипоталамо-гипофизарной системы. В процессе сперматогенеза коммитированная диплоидная *стволовая клетка* делится, давая начало двум *сперматогониям*. Несколько сперматогониев объединяются с помощью цитоплазматических мостиков и сообща проходят митоз, превращаясь в *первичные сперматоциты*. Каждый первичный сперматоцит, проходя редукционное деление (деление мейоза I), образует две гаплоидные клетки – *вторичные сперматоциты*. На стадии мейоза II из вторичных сперматоцитов образуются *сперматиды*, которые претерпевают дифференцировку и формируют жгутик (хвостик). На стадии сперматид цитоплазматические мостики разрушаются и образуются зрелые сперматозоиды, несущие гаплоидное ядро (см. также **Сперматоциты**). Получены данные, показывающие, что сперматогенез у человека может находиться под контролем так называемой HAR1-последовательности, принимающей участие в нейрогенезе коры головного мозга (см. **«Зоны ускоренного развития у человека»** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»**).

Поскольку продукция сперматозоидов у мужчины продолжается в принципе на протяжении всего постпубертатного периода жизни, со всё возрастающим числом предшествующих клеточных циклов в генеративных клетках, то в результате чем старше мужчина, тем больше мутаций накапливается в его зрелых половых клетках. По этому поводу английский генетик Джеймс Кроу сказал так: «Наибольшая мутационная угроза здоровью человеческих популяций исходит от плодовитых стариков».

Самцы дрозофил с кариотипом XO, у которых нет Y-хромосомы, жизнеспособны, но полностью стерильны (в соматических клетках нормальных мух Y-хромосома гетерохроматинизирована и, по-видимому, полностью неактивна). В то же время мухи, имеющие две Y-хромосомы, производят сперматозоиды, длина которых больше в два раза, чем у нормальных сперматозоидов.

СПЕРМАТОГОНИИ. От греч. sperme – *семя* и gonia – *рождение*. Диплоидные мужские половые клетки, находящиеся на первом этапе сперматогенеза – предшественники сперматоцитов.

СПЕРМАТОЗОИДЫ. От греч. sperme – *семя*, zoon – *животное* и eidos – *сходство*. Мужские половые клетки (гаметы). Сперматозоиды* – это высокодифференцированные клетки, специализация которых направлена на поиск и осеменение яйца**. Типичный сперматозоид состоит из головки, шейки и хвоста. Головка содержит ядро и очень небольшое количество цитоплазмы. Передняя часть головки прикрыта *акросомой* – видоизменённым аппаратом Гольджи, содержит литические ферменты, обеспечивающие проникновение сперматозоида в яйцеклетку при оплодотворении. В средней части (между головкой и шейкой) лежат центриоли. В шейке сосредоточены митохондрии, которые окружают проходящие по центральной оси 20 микротрубочек, формирующих хвост. Образно можно сказать, что сперматозоид – это плотно упакованный генетический материал (ДНК), снабжённый мощным, но кратковременно действующим двигательным аппаратом и эффективной энергетической установкой***. У человека сперматозоиды образуются в мужской половой железе – семенниках, или тестикулах. Синонимы: *спермии*, *андроциты* и *антерозоиды* (у цветковых растений).

*Сперматозоиды были открыты в 1677 г. Антони ван Левенгуком.

**В то же время у многих видов членистоногих, например, у некоторых ракообразных, спермии неподвижны. Так, у речного рака спермий имеет дисковидную форму и оснащён многочисленными лучевидными отростками. У некоторых раков спермии имеют очень крупные размеры. Так, спермий ракушковых раков самый длинный из всех известных у животных. Его длина достигает 6 мм, что в 10 раз больше длины самого рака. У десятиногих раков вместо хвостовой нити присутствует хвостовая капсула, а шейка снабжена тремя отростками. Отличительной особенностью нематод является отсутствие клеток, снабжённых жгутиками или ресничками, поэтому спермии у них лишены хвостовой нити («хвостика»).

***Митохондрии сперматозоидов помечены убиквитином, и зигота их «разбирает»: тем самым исключается двойной набор митохондрионных генов в зиготе, которым можно объяснить высокий процент летальности эмбрионов, полученных в результате процедуры клонирования.

СПЕРМАТОФОРЫ. От греч. sperme – *семя* и phoros – *несущий*. Капсулы (футляры), несущие сперматозоиды; свойственны некоторым животным с внутренним и наружновнутренним осеменением, таким как моллюски, погонофоры, пиявки, а также многим членистоногим и некоторым земноводным. Имеет различную форму, строение и размеры. Передача сперматофора от самца самке может осуществляться в процессе сложных половых поведенческих актов, в результате которых сперматофор вводится в тело самки. Сперматозоиды высвобождаются из сперматофоров по выносящему каналу или благодаря разрушению их стенки (см. также **Гонофоры** и **Гектокотиль**).

СПЕРМАТОЦИТЫ. От греч. sperme – *семя* и kytos – *клетка*. Генеративные диплоидные клетки, из которых образуются *сперматозоиды*. Сами сперматоциты возникают в результате нескольких делений из *сперматогониев*, перешедших в период роста, а затем проходят два деления созревания (два мейотических деления). Первое деление приводит к образованию из одного сперматоцита, носящего название сперматоцит 1-го порядка, двух гаплоидных сперматоцитов 2-го порядка (их называют ещё *сперматодами*), в результате деления которых в ходе второго мейотического деления возникают четыре *сперматиды*, содержащие по гаплоидному набору хромосом.

СПЕРМОЦЕЙГМА. От греч. sperme – *семя* и zeugma – *связь*, *соединение*. Объединение двух и более сперматозоидов в единое образование у некоторых насекомых и костистых рыб с внутренним оплодотворением. Отличается от *сперматофора* отсутствием общей оболочки (капсулы).

СПОРОГОНИЯ. От греч. spora – *семя*, *сев* и gonia – *рождение*. Процесс бесполого размножения в жизненном цикле споровиков, представляющий собой серию митотических делений гаплоидных клеток *спорозоитов* (см. **Спорозоиты** и **Шизогония**).

СПОРОЗОИТЫ. От греч. spora – *семя*, *сев* и zoon – *животное*. Гаплоидные клетки, возникающие в жизненном цикле споровиков (см. **Спорогония** и **Шизогония**).

СТЕЙРОНОТИЯ. От греч. stero – *лишать*, *отнимать* (steroimai – *лишаться*), лат. nota – *знак* и -ia – *условия*. Безусловная стерильность. Обычно ей соответствует гонадная стерильность (см. также **Токонотия**).

СТЕРЕОМ. От греч. sterros – *твёрдый*, *плотный* и окончания «ом» (om), обозначающего *совокупность*. Совокупная система механических тканей организма.

СТЕРРОБЛАСТУЛА. От греч. sterros – *твёрдый*, *плотный* и blastos – *росток*. Бластула, в которой полностью отсутствует *бластоцель* (первичная полость). Образуется в результате спирального дробления и характерна для зародышевого разви-

тия некоторых губок, кишечнополостных, червей, моллюсков и членистоногих.

СТОМОДЕУМ. От греч. stoma – *рот* и лат. deum – *божество*. Эмбриональная структура, дающая будущую переднюю кишку.

СТРАТИФИЦИРОВАННЫЙ ЭПИТЕЛИЙ. От лат. stratum – *слой*, *настил* и facere – *делать*. Многослойный эпителий.

СТРОМА. От греч. stroma – *подстилка*. Соединительнотканная основа органов животных (неоформленная соединительная ткань), состоящая из фибриллярных белков (коллагенов, фибронектина), хондроитинсульфата и гепарансульфата (гепарина). В строме располагаются кровеносные сосуды и нервы, принадлежащие органу.

СТРОМАЛЬНЫЕ КЛЕТКИ. От греч. stroma – *подстилка*. 1. Термин, объединяющий всю совокупность клеток соединительнотканной природы, таких как фибробласты*, адипоциты, ретикулярные клетки, формирующая *строму* (основу, поддерживающий каркас) кроветворных органов и создающая микроокружение для стволовых клеток. 2. Собственно соединительнотканные клетки в любых паренхиматозных и трубчатых (имеющих полости) органах, образующие их механический (опорный) каркас.

*В тимусе стромальные клетки имеют эпителиальное происхождение.

СУБИТАННЫЕ ЯЙЦА. От лат. (итал.) subito – *внезапно*, *неожиданно* (subitus) – *внезапный*, *неожиданный*). 1. Партеногенетические яйца, быстро (иногда ещё в теле самки) дающие опять партеногенетических самок. 2. Летние яйца.

СХИЗОЦЕЛЬ. От греч. schizo – *расщеплять* и koilos – *полость* («целом»). Первичная полость тела у некоторых многоклеточных животных – пространство между стенкой тела и кишечником. Схизоцель – дефинитивная (конечная) полость тела у многоножек, в которой лежат внутренние органы. У моллюсков *схизоцель* остаётся в виде системы лакун и синусов, а у кольчецов и хордовых животных вытесняется вторичной полостью – *целомом* (см. также **Миксоцель** и **Целом**).

ТАХИГЕНЕЗ. От греч. tacheos – *быстрый*, *скорый* и genesis – *происхождение*. Ускоренное (укороченное) эмбриональное, или личиночное, развитие с выпадением одной или нескольких стадий.

ТЕЛЕГИНИЯ. От греч. têlos – *конец*, *хвост* и gyne – *женщина*. Исключительное (или преимущественное) появление потомства женского пола, обусловленное существованием сцепленных с полом летальных мутаций.

ТЕЛЕГОНИЯ. От греч. têlos – *конец*, *хвост* и gonia – *рождение* < gone – *семя*. Термин для обозначения необъяснимого с биологической точки зрения явления, при котором наблюдается влияние первого самца на фенотип потомства, произведённого от последующего самца. Считается, что этот феномен может проявляться и у человека.

ТЕЛИТОКИЯ. От греч. têlos – *конец*, *хвост* и tokos – *роды*, *потомство*. Форма партеногенеза, в процессе которой из неоплодотворённых яиц развиваются только самки (см. **Партеногенез**).

ТЕЛОГЕН. От греч. têlos – *конец*, *хвост* и gen – *производить* (англ. producing). Фаза покоя волосяной луковицы в цикле роста (развития) волоса.

ТЕЛОЛЕЦИТАЛЬНЫЙ. От греч. têlos – *конец*, *хвост* и lekithos – *желток* (англ. a yolk). Относится к яйцеклетке, содержащей значительные количества желтка. Телолецитальные яйца.

ТЕЛОТРОФИЧЕСКИЕ ЯИЧНИКИ. От греч. têlos – *конец*, *хвост* и trophe – *питание*. Яичники, характерные для насекомых, в которых трофоциты образуют скопления возле каждого развивающегося ооцита и окружают область цитоплазмы ооцита, от которой отходят выросты, проникающие в фолликул.

ТЕЛОФРАГМА. От греч. têlos – *конец*, *хвост* и fragma – *перегородка*. Ультраструктура мышечного волокна на электронных снимках. Полоска Краузе. Обозначается как Т-полоска (T-band).

ТЕРАТОГЕНЫ. От греч. teratos (teras) – *урод*, *уродство*, *чудовище* и genan – *порождать*. Агенты (факторы) химической, физической и биологической природы, вызывающие отклонения в развитии зародыша, приводящие к ненаследственным уродствам (см. **Фокомелия** в разделе **«Анатомия, физиология и патология человека и животных»** и **Талидомид** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**).

ТЕРАТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПЕРИОД. Период наибольшей чувствительности в развитии зародыша, в течение которого тератоген может вызвать уродство. В раннем эмбриогенезе тератогены чаще вызывают гибель зародыша и реже уродства. Как правило, формирование уродств (тератоморфов) под действием тератогенов с наибольшей вероятностью происходит в период органогенеза, а также в плодном периоде развития.

ТЕРАТОЛОГИЯ. От греч. teratos (teras) – *урод*, *уродство*, *чудовище*. Наука, изучающая *пороки развития* (аномалии развития или *тератоморфы*). Ход развития организма подразделяется на два периода: э*мбриональный* (от начала дробления зиготы до конца 8-й недели) и *фетальный* (до рождения) периоды. Генетический ход развития плода чаще нарушается в эмбриональный период (так называемые, э*мбриопатии*) и реже в более поздний (плодный) период (*фетопатии*). Аномалии развития обычно обусловлены нарушениями *морфогенетических движений*, а также отсутствием или искажением *индуцирующих стимулов* (эмбриональной индукции*) в процессе эмбриогенеза (см. **Тератогенетический период** и **Организм** в разделе **«Общая биология и экология»**).

Все изменения в строении организма (в том числе уродующие, например, *слоновость* или *лим-*

фодема и *акромегалия*), возникающие после рождения (т.е. постнатально), к порокам развития не относятся.

*Так, у мутантных короткохвостых мышей линии *Danforth short tail* могут полностью отсутствовать почки, как результат отсутствия индуцирующего стимула в процессе эмбриогенеза.

ТКАНЬ*. Форма «социальной» и функциональной организации клеток в организме, её архитектоника или структура. Ткани возникают в процессе эмбрионального развития организма** (гистогенеза) и рассматриваются как системы клеток и их производных, характеризующиеся общими морфофизиологическими свойствами. Ткань – это всегда взаимодействие клеток друг с другом, без которого нельзя понять поведение клеток и характер их дифференцировки. Классификация тканей была предложена в 1857 г. немецким гистологом Францем Лейдигом (F. Leydig, 1821–1908), в соответствии с которой все ткани подразделяются на четыре типа: 1. Эпителии; 2. Опорно-трофические (соединительные) ткани; 3. Мышечные ткани. 4. Нервная ткань. Внутри каждого типа тканей обнаружены различные подтипы, отличающиеся морфологическими и функциональными свойствами.

*Термин «ткань» (texture – *строение*, от лат. texere – *ткать*) был введён французским хирургом Bichat при описании концепции различных текстур человеческого организма.

**Многие ткани и органы как позвоночных, так и беспозвоночных животных образуются из клеточных клонов, однако образование тканей отличается от образования клеточных колоний. Интересно отметить, что самая быстрорастущая ткань – это кожа рогов благородных оленей.

ТОКОНОТИЯ. От греч. tokos – *роды*, *потомство*, лат. nota – *знак* и -ia – *условия*. Относительная стерильность, которая возникает в силу вторичных факторов (см. **Стейронотия**). Синоним – *конъюгационная стерильность*.

TOLL-БЕЛОК. Белок, участвующий в регуляции развития эмбриона у дрозофилы (в процессах дифференцировки сегментов тела в направлении от задней части к передней). Кроме того, этот полифункциональный белок участвует также в работе иммунной системы и защищает мушку от грибковых инфекций. Показано, что один участок молекулы toll-белка совпадает с внутренним сегментом молекулы рецептора IL-1 человека.

ТРАНСДЕТЕРМИНАЦИЯ. От лат. trans – *сквозь*, *через* и англ. determination < лат. determinatio – *определение*, *установление* (границ). Приобретение нового вида детерминации некоторыми клетками какого-либо иммагинального диска в результате мутации или хирургического вмешательства (в эксперименте) (см. **Детерминация**).

ТРОФАМНИОН. От греч. trophe – *питание* и amnion – *защитная зародышевая оболочка*. Трофическая оболочка зародыша у паразитических перепончатокрылых, которая играет роль не только защитной оболочки, но и как специальный орган обеспечивает поступление питательных веществ из гемолимфы хозяина развивающемуся зародышу паразита. Формируется из так называемого «парануклеарного тела», представляющего собой разросшиеся полярные тельца, окружённые ооплазмой.

ТРОФОБЛАСТ. От греч. trophe – *питание* и blastos – *росток*. Внешний слой клеток бластоцисты (первичный трофобласт), участвующий в имплантации эмбриона в стенку матки, из которого формируется плацента и внешние эмбрионные оболочки (мембраны). Внезародышевая оболочка, обеспечивающая связь эмбриона с материнским организмом. Подразделяется на муральную* трофоэктодерму (ТЭ) и полярную ТЭ**. Синоним – *трофоэктодерма*.

*От лат. murus – *стена*, *край*, *защита* (замуровать – поместить в стену). Муральная ТЭ возникает из экстраэмбриональной трофоэктодермы; не имеет контакта с ВКМ. Участвует в образовании плаценты.

**Полярная ТЭ контактирует с ВКМ и дифференцируется в экстраэмбриональную эктодерму и диплоидный эктоплацентарный конус, которые впоследствии образуют плаценту.

Как муральная, так и полярная трофоэктодерма образуют гигантские трофобластные клетки (ТГ-клетки) плаценты, возникающие за счёт процесса э*ндоредупликации* ДНК.

ТРОФОЦИТЫ. От греч. trophe – *питание* и kystos – *клетка*. Специализированные клетки-кормильцы у некоторых беспозвоночных (кольчатых червей, моллюсков, некоторых насекомых) с *нутриментарным** типом оогенеза. Представляют собой составную часть метаболического аппарата ооцита. Обеспечивают рост развивающихся ооцитов (см. **Ооцит**). Размеры трофоцитов постепенно уменьшаются по мере роста ооцитов. Синоним – *питающие клетки*.

*От англ. nutriment – *питание*, *пища*.

ТРОФОЭКТОДЕРМА (ТЭ). От греч. trophe – *питание*, ektos – *снаружи* и derma – *кожа*. Внешний слой клеток бластоцисты. Синоним – *трофобласт*.

ТУНИКА. От лат. tunica – *оболочка*, *кожица*, *кора*. Например, *tunica serosa* – серозная оболочка, *tunica mucosa* – слизистая оболочка, *tunica intima* – внутренняя оболочка кровеносных сосудов.

ФЕКУНДАЦИЯ. От лат. fecundum – *плодородный*, *плодоносный*, *плодовитый* <fecundatum – *оплодотворять* и -ia – *условия*. Оплодотворение. Синонимы: *инфекундация*, *инфертильность*.

ФЕНОКОПИЯ. От греч. phaino – *являю* и «копия». Экспериментальный подход, заключающийся в имитации генетически обусловленных аномалий через нарушение нормального хода развития организма. Такие экспериментально вы-

званные дефекты (фенокопии) часто неотличимы от генетически обусловленных дефектов. Так, например, у кур конечный эффект гена *rumplessness* («бесхвостость») можно имитировать, если инъецировать инсулин в желточный мешок на ранней стадии развития зародыша (около 30 ч).

ФЕНОКРИТИЧЕСКИЕ СТАДИИ. От греч. phaino – *являю* и лат. criticus – *переломный*. Эмбриональные стадии развития организма, обусловленные временной специфичностью действия генов, чувствительные к действию агентов, вызывающих формирование *фенокопий*. Хорошо известно, что зачатки различных органов развивающихся организмов на определённых стадиях развития чувствительны к различным агентам, нарушающим развитие, а на других стадиях нечувствительны (см. **Фенокопия**).

ФЕРНИНГ. От англ. fern – *папоротник* (мужской). Феномен *арборизации** цервикальной (шеечной) слизи, образующейся в середине менструального цикла. Такая слизь на препаратах кристаллизуется, образуя структуру, напоминающую по внешнему виду папоротник.

*Арборизация – кристаллизация ветвлением (от лат. arbor – *дерево*).

ФЕРТИЛИЗАЦИЯ. От лат. fertilis – *плодоносный*, *плодородный*. Процесс оплодотворения. Начинается с проникновения сперматозоида в ооцит второго порядка (не до конца созревшую яйцеклетку) и завершается слиянием мужского и женского пронуклеусов с образованием синкариона и первой клетки будущего организма – зиготы. Синоним – *инфекундация* (см. **Фекундация**).

ФЕРТИЛИЗИНЫ. От лат. fertilis – *плодоносный*, *плодородный* и prote(in) – *белок*. Гиногамоны – видоспецифичные гликопротеиды, выделяемые поверхностными структурами яиц, например, яйцами иглокожих и моллюсков, способствующие активации сперматозоидов. Усиливают их подвижность, приводят к увеличению клейкости сперматозоидов*, что повышает вероятность их контакта с поверхностью яйца и оплодотворяющую способность сперматозоидов. Другими словами, это вещества, увеличивающие эффективность и продолжительность контакта между яйцом и спермием (см. **Гамоны**).

*При этом сами спермии также агглютинируют (слипаются).

ФЕРТИЛЬНОСТЬ. От лат. fertilis – *плодоносный*, *плодородный* (fertilitatis, fertilitas – *плодородие*, *плодовитость*). Плодовитость. Способность и готовность приносить потомство.

У пчёл фертильность самки (матки) определяется способом кормления личинки в период её развития. Пчелиная матка развивается только в том случае, если личинка, находящаяся в маточнике, постоянно питается «маточным молочком».

ФЕРТИЛЬНЫЙ. От лат. fertilis – *плодоносный*, *плодородный* < fero – *носить*, *нести*. Способный к оплодотворению, к зачатию (англ. fruitfull – *плодородный*), например, фертильные самки.

ФЕТАЛЬНЫЙ. От лат. fetus – *зародыш*, *плод*, *оплодотворённый*. То же, что и эмбриональный. Относящийся к плоду. Например, фетальная сыворотка (эмбриональная сыворотка).

ФЕТУС. От лат. fetus – *зародыш*, *плод*. Малоподвижная и неспособная к активной жизни личинка многоножек. Относительная недоразвитость трахей, полового аппарата, органов чувств и т.д., как пишет Ю.А. Захваткин, позволяет считать фетус многоножек «*преждевременно вылупившимся эмбрионом*».

ФОЛЛИКУЛ КЛАРКА. От лат. folliculus – *мешочек*, *пузырёк* (англ. a small sac) < follis – *кожаный мешок*. Элементарная структура коркового слоя зобной железы (тимуса). Представляет собой плотное скопление тимоцитов, отграниченное эпителиальными клетками.

ФОЛЛИКУЛ ПЕРВИЧНЫЙ. От лат. folliculus – *мешочек, пузырёк*. Элементарная гистологическая структура периферической лимфоидной ткани, представляющая собой скопления покоящихся В-лимфоцитов, окружённых дендритными клетками. При антигенной стимуляции из первичных фолликулов возникают вторичные фолликулы, или *центры размножения*, в которых из *центробластов* созревают плазматические клетки и В-клетки-памяти (см. **Фолликулярные дендритные клетки** в разделе **«Клеточная биология»**).

ФОЛЛИКУЛЯРНЫЕ КЛЕТКИ ЯИЧНИКОВ. От лат. folliculus – *мешочек*. Клетки яичников, обладающие контрольными функциями над созревающими яйцеклетками, индуцируют в них самоубийство через *апоптоз* при обнаружении активности транспозонов. Известно, что в яичниках пятимесячного эмбриона содержится до 7 млн первичных яйцеклеток, а к моменту рождения остаётся только 2 млн. В то же время в течение репродуктивной жизни женщины созревает приблизительно 400 яйцеклеток.

ЦЕЛОБЛАСТУЛА. От греч. koiloma (koilos) – *полость* и blastos – *росток*. Стадия зародышевого развития, характерная для некоторых беспозвоночных животных. В типичной форме – наполненный жидкостью полый шарик с эпителиоподобной стенкой (*бластодермой*) и центральной полостью (*бластоцелем*).

ЦЕЛОМ. От греч. koiloma (koilos) – *полость*. Вторичная полость тела у животных, представляющая собой пространство между стенками тела и внутренними органами. Впервые появляется у билатеральных беспозвоночных, живших 600–580 млн лет назад, а из современных форм имеется у кольчатых червей*, т.е. у организмов, для зародышевого развития которых характерны три зародышевых листка (см. **Билатеральная симметрия** в разделе **«Общая биология и экология»**). У ранне-

го эмбриона животных целом формируется внутри мезодермы и выстилается мезодермальной тканью (мезотелием). У позвоночных животных из целома возникают околосердечная и брюшная полости. С целомом связывают и появление кровеносных сосудов (при этом остатки первичной полости трансформируются в сосуды) (см. **Псевдоцель**).

*Целом у кольчатых червей (*Annelida*) разделён на множество парных целомических мешков, соответствующих числу сегментов тела.

ЦЕЛОМОДУКТЫ. От греч. koiloma (kelia) – *полость* («целом») и лат. ductus – *проток*, *проход*. Протоки (каналы), которыми внутренняя полость тела (целом) сообщается с внешней средой. К таким каналам относятся, например, *метанефридии* кольчатых червей (см. **Метанефридии** в разделе **«Зоология»**).

ЦЕЛЛЯЛЮРИЗАЦИЯ. От лат. cella – *клетка* и -ia – *условия*. Процесс формирования клеточных мембран вокруг ранее образовавшихся в яйце множественных ядер в ходе раннего эмбриогенеза (например, у насекомых). Обычно после образования ядра выходят на периферию яйца, а затем подвергаются процессу целлюляризации, который обычно начинается в области расположения зародышевой полоски.

ЦИКЛОМЕРИЯ. От греч. kyklos – *круг* и meros – *часть*. Радиальная сегментация тела у кишечнополостных животных.

ЦЕНТРОЛЕЦИТАЛЬНЫЕ ЯЙЦА. От лат. centrum < греч. kentron – *остриё* и lekithos – *яичный желток*. Яйца, в которых желток располагается в самом центре, например, у насекомых.

ЦЕНТРЫ РАЗМНОЖЕНИЯ (ЦР). Особые и недолговечные, специализированные образования (участки), появляющиеся в лимфоидных органах – лимфатических узлах и селезёнке после стимуляции иммунной системы чужеродным антигеном (т.е. ЦР – это *постантигенные* образования). В ЦР происходит интенсивная пролиферация, созревание и гибель лимфоидных клеток (главным образом, В-лимфоцитов), обусловленные процессами *соматического гипермутирования* и *созревания аффинности* (см. **Соматическое гипермутирование** и **Созревание аффинности** в разделе **«Клеточная биология»**). Следует подчеркнуть, что у мышей и человека эти процессы индуцируются антигенами и связаны с *антигензависимым отбором*. Наличие ЦР говорит о том, что соматическое гипермутирование затрагивает *неподвижные*, взаимодействующие с другими клетками иммунной системы В-лимфоциты, а не клетки, находящиеся в крови и лимфе*. Синоним – *вторичные фолликулы*.

*В ЦР формируются первичные фолликулы, содержащие *фолликулярные дендритные клетки* (ФДК), которые на своей поверхности образуют комплексы антиген-антитело и являются антиген-презентирующими клетками. Исходные В-клетки (клетки-основатели, или В-*центробласты*, у которых на поверхности нет антител) заселяют фолликулы и при участии хелперных Т-клеток начинают быстро делиться (фаза пролиферации, продолжающаяся примерно 5 дней), образуя популяцию *центроцитов*. На определённом этапе образования популяции центроцитов происходят соматическое гипермутирование перестроенных V(D)J-генов и процесс созревания аффинности – конкурентный антигенсвязанный отбор клеток, при котором выживают только клетки, продуцирующие высокоаффинные антитела. Клетки, образующие антитела с низкой аффинностью, элиминируются через апоптоз. Таким образом, в ЦР происходит клональная селекция В-клеток, направляемая антигеном, в результате которой выживают, делятся и продуцируют антитела высокой аффинности только немногие В-лимфоциты. Некоторые из них становятся долгоживущими клетками памяти (см. **Центробласты** и **Центроциты** в разделе **«Клеточная биология»**).

ЦИТОГОНИЯ. От греч. kytos – *клетка* и gone – *семя*. Основной процесс размножения путём простого деления клеток, или размножение одиночными клетками.

ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКИЕ МОСТИКИ. Редкий тип контактов между клетками, например, между делящимися бластомерами на ранних стадиях эмбрионального развития, при помощи которых обеспечивается синхронность дробления (работа «осцилляторного механизма»). Характерны также для сперматоцитов.

ЦИТОТРОФОБЛАСТ. От греч. kytos – *клетка*, trophe – *питание* и blastos – *росток*. Внутренний слой трофобласта. Включает базальный слой клеток и так называемые *клеточные колонки*, из которых образуются новые ворсинки хориона.

ЦИТОФОР. От греч. kytos – *клетка* и phoros – *несущий*. Центральная часть специальной гистологической структуры, на которой происходит созревание мужских половых клеток у олигохет (у дождевого червя). Гистологические стадии развития сперматозоидов у олигохет-фолликул, содержащих сперматогонии → деление сперматогоний → сперматосфера, содержащая 64 сперматоцита первого порядка → сперматосфера из 128 сперматид → сперматосфера, содержащая зрелые спермии.

ШИЗОГОНИЯ (схизогония). От греч. schizo – *раскалываю*, *дроблю* и gonia (goneia) – *рождение*. Разновидность бесполого размножения у некоторых одноклеточных организмов (споровиков, корненожек, одноклеточных водорослей) в форме многократного митотического деления ядер, находящихся в общей цитоплазме, которая при этом увеличивает свой объём. Затем вокруг множественных ядер формируются новые одноклеточные особи (*зооиды*). Шизогония предшествует половому процессу, поэтому на следующей стадии

происходит образование гамет, которые копулируют с образованием зиготы. Образовавшаяся зигота формирует плотную оболочку, образуя *ооцисту*. Первое деление ооцисты у споровиков – мейоз, приводящий к *зиготической редукции* числа хромосом. Затем следует одно деление или целая серия митотических делений гаплоидных клеток, получивших название *спорозоитов*. Такой тип бесполого размножения называется *спорогонией*. Таким образом, жизненный цикл споровиков состоит из *шизогонии*, полового процесса (копуляции) и *спорогонии*. (см. **Шизонт**, **Зиготическая редукция**)

ШИЗОНТ. От греч. schizo – *расщеплять*. Многоядерное образование в общей цитоплазме у споровиков, возникающее в процессе *шизогонии* (см. **Шизогония**).

ХОНДРОГЕНЕЗ. От греч. chondros – *хрящ*, *зернышко* и genesis – *образование*, *происхождение*. Процесс образования хряща. Синоним – *хондрификация*.

ХОНДРИФИКАЦИЯ. От англ. chondrificatio < греч. chondros – *хрящ*, *зернышко*, лат. ficio – *делаю* и -ia – *условия*. Процесс образования хряща. Синоним – *хондрогенез*.

ХОНДРОИДНЫЙ. От греч. chondros – *хрящ*, *зернышко* и eidos – *сходство*. Хрящеподобный.

ХОРИОН. От греч. chorion – *укрепление* (в данном случае *оболочка*). Наружная зародышевая оболочка (мембрана, покрывающая плод). Развивается из трофобласта и внеэмбриональной мезенхимы. У плацентарных животных хорион формирует плаценту (послед); при этом ворсинки хориона, входящие в состав плаценты, располагаются таким образом, что омываются материнской кровью. Синоним – *ворсинчатая оболочка* (см. **Плацента**).

ХОРИСТИИ. От греч. choristos – *отделимый*, *отделяющийся* (англ. separable). Пороки внутриутробного развития, возникающие в результате отщепления и расположения клеток той или иной ткани в другом месте, несвойственном для нормального состояния. Другими словами, участок ткани с нормальной гистологической структурой, встречающийся не на своём обычном месте в организме (эктопический участок ткани). Хористии могут образовывать хористомы (см. **Хористома** в разделе «**Анатомия, физиология и патология человека и животных**»).

ЭКДИЗОНЫ. От греч. ekdysis – *линька*. Стероидные гормоны линьки и метаморфоза у насекомых, ракообразных и других членистоногих. У насекомых *экдизон* вырабатывается проторакальными железами. Попадая в гемолимфу, определяет наступление очередной линьки, например, превращение нимфы первого возраста в нимфу второго возраста и т.д. Однако такое его действие опосредуется только в присутствии ещё одного гормонального регулятора – ювенильного гормона *неотенина* (см. **Неотенин**). Если неотенин инактивировать на стадии более раннего возраста, нимфа превращается в имаго меньшего размера и, напротив, введение неотенина на поздних стадиях приведёт к увеличению размеров нимфы и задержке превращения её в имаго. Действие экдизона у двукрылых (дрозофилы) начинается с активации специфических пуфов на политенных хромосомах личинок (см. **Пуфы** в разделе **«Общая генетика, медицинская генетика и геномика»** и **Фитоэкдизоны** в разделе «**Ботаника**»).

ЭКЗОЛЕЦИТАЛЬНЫЕ ЯЙЦА. От греч. exo – *вне* и lekithos – *яичный желток* (англ. egg yolk). Яйца со сложным многоклеточным строением, в которых питательные вещества аккумулируются в желточных клетках, т.е. за пределами яйцеклетки. Такие яйца характерны для большинства плоских червей, например, для печёночного сосальщика (см. **Эндолецитальные яйца**). Синоним – *яйцевые капсулы*.

ЭКСТРАКОРПОРАЛЬНОЕ ОПЛОДОТВОРЕНИЕ (ЭКО). От лат. extra – *сверх*, *вне* и corpus – *тело*. Буквально: находящееся *вне тела* (организма). Методика зачатия, основанная на оплодотворении яйцеклетки вне женского тела (in vitro). Первый «ребёнок из пробирки» появился в 1978 г. в Кембридже, и звали его Луис Браун. В настоящее время во всём мире уже живут более 3 млн людей, зачатых в пробирке. Синоним – *оплодотворение в пробирке* (*in vitro*).

ЭКО при использовании суррогатных матерей позволяет решить некоторые генетические проблемы наследования различных поведенческих признаков, поскольку далеко не всегда ясно, какие черты поведения передаются через гены, а какие приобретаются в процессе развития организма. На животных (лошадях) показано, что по экстерьеру жеребёнок похож на своих биологических родителей, а поведенческие признаки и характер может взять от суррогатной матери.

ЭКСТРАЭМБРИОНАЛЬНЫЕ ТКАНИ. От лат. extra – *сверх* и греч. embryon – *зародыш*. Ткани, возникающие в процессе эмбриогенеза и обеспечивающие рост и развитие эмбриона. У позвоночных животных представлены зародышевыми оболочками – амнионом, аллантоисом и хорионом, а также желточным мешком. Синонимы: *внезародышевые*, *провизорные* органы (ткани).

ЭКТОДЕРМА. От греч. ektos – *наружный* и derma – *кожа*. 1. Наружный слой клеток зародыша у многоклеточных животных после формирования зародышевых листков – наружный зародышевый листок. Синонимы: *эктодерма первичная*, *эктобласт*, *эпибласт*. Эктодермальное происхождение имеет нервная система. 2. Наружный слой стенки тела у кишечнополостных животных.

ЭМБРИОГЕНЕЗ. От греч. embryon – *зародыш* и genesis – *происхождение*. Процесс эмбрионального развития организма от момента оплодотворения до вылупления из яйца (у яйцекладущих

животных), окончания метаморфоза (у животных с личиночной стадией) или рождения (у живородящих животных). Эмбриогенез представляет собой *чёткую последовательность* регуляторных генетических событий, начинающихся с градиента определённых химических веществ в яйцеклетке, играющих роль пусковых сигналов. В результате активируются первые регуляторные гены, определяющие, где у эмбриона будет перед (голова), и где зад (хвост). Затем от головы к хвосту друг за другом включаются гены, придающие каждому сегменту тела свою особенность. Включение следующей волны генов определяет передне-заднюю (фронтально-дорсальную) полярность сегментов тела. И, наконец, локальные регуляторные гены диктуют клеткам правила сборки органов и тканей. Таким образом, процессу эмбриогенеза свойственна простая механическая линейность и чёткая последовательность. В процессе эмбриогенеза различные части тела и органы растут с неодинаковой скоростью и не в одно и то же время, что определяет процесс *морфогенеза* (см. **Морфогенез** и **Метаморфоз**). Эмбриональное развитие – это постепенное ограничение *потенций* (см. также **Омнипотентность**). Синонимы: *зародышевое развитие*, *эмбриональное развитие*.

ЭМБРИОЛОГИЯ. От греч. embryon – *зародыш* и logos – *понятие*, *учение*. Наука, изучающая процессы индивидуального развития организма. В задачи эмбриологии входит изучение механизмов, ответственных за упорядоченное развитие организма, протекающее от яйца до взрослой особи и называемое *онтогенезом*. Кроме того, эмбриология охватывает также задачи, связанные с изучением процессов *гаметогенеза*, *оплодотворения* (инфекундации) и *тератогенеза*.

ЭМБРИОН. От греч. embryon – *зародыш*. Развивающийся организм на стадии от зиготы до рождения или вылупления из яйца. У человека эмбрионом считается зародыш на стадии развития от зиготы до 8-й недели внутриутробного развития. Позднее эмбрион становится *плодом*. Следует отметить, что существует единый механизм формирования эмбрионов у всех животных, поскольку эволюция «имеет дело» с пакетами информации и ничего не «изобретает» заново. Отсюда следует, что различия в строении разных организмов – это только вариации некой единой схемы развития*.

Существуют очень интересные загадки внутриутробного развития, заключающиеся в том, что у многих видов организмов левая сторона эмбриона развивается раньше правой, а у людей 92 % плодов сосут палец правой руки.

В процессе развития человека от яйца до новорождённого вес увеличивается почти в миллиард раз! (от 3×10^{-6} г до среднего веса новорождённого в 3 200 г). эмбрион, содержащий 1016 клеток (10 циклов деления или 2^{10}), имеет поперечный размер 1 мм.

*В процессе эволюции преобразуются не тела, а механизмы, управляющие строительством тел.

ЭМБРИОНАЛЬНАЯ ДИАПАУЗА. От греч. dia – *через* и pausa – *перерыв*, *остановка*. Эмбриональный период покоя (остановка в развитии). Явление, обнаруженное у сумчатых животных, в частности, у кустарникового кенгуру *валлаби*, и заключающееся в том, что в процессе 12-месячного цикла беременности в течение 11 месяцев зародыш не имплантирован в стенку матки, а находится как бы в подвешенном состоянии. Новорождённый весит всего 0,5 г и последующие 9 месяцев после рождения проводит в сумке матери, где питается молоком, в котором присутствуют очень активные антибиотики.

ЭМБРИОНАЛЬНАЯ ИНДУКЦИЯ. От лат. inductio – *наведение*. Влияние уже детерминированной ткани на недетерминированную ткань, происходящее в процессе эмбрионального развития. Для такого влияния, как правило, необходим непосредственный контакт между тканями. Обычно влияющую ткань называют *организатором* или *организационным центром*. Индуктор* (организатор) диктует только «что делать», а «как делать» – зависит от реагирующей ткани.

*От лат. inductor – *возбудитель*.

ЭМБРИОНАЛЬНЫЕ ТЕЛЬЦА. Структуры, возникающие в результате агрегации эмбриональных стволовых клеток (ЭСК) в суспензионной культуре и имитирующие предимплантационную стадию развития эмбриона в условиях *in vitro*.

ЭМБРИОНАЛЬНЫЙ КЛЕТОЧНЫЙ ЦИКЛ. Митотический цикл, в структуре которого отсутствуют G_1- и G_2-периоды, а S-период укорочен. У млекопитающих, в том числе человека, на самых ранних стадиях эмбриогенеза уже появляется незначительный по продолжительности G_1-период (см. **Соматический клеточный цикл** в разделе **«Клеточная биология»**).

ЭНДОДЕРМА. От греч. endon – *внутри* и derma – *кожа*. См. **Энтодерма**.

ЭНДОЛЕЦИТАЛЬНЫЕ ЯЙЦА. От греч. endon – *внутри* и lekithos – *яичный желток* (англ. *egg yolk*). Яйца, запасающие питательные вещества непосредственно в цитоплазме яйцеклетки. Такие яйца характерны, например, для примитивных форм паразитических червей, у которых отсутствуют желточники. Многие плоские черви, особенно паразитические формы, способны образовывать огромное количество яиц (см. также **Экзолецитальные яйца**).

ЭНДОМЕТРИЙ. От греч. endon – *внутри*, metra – *матка*. Внутренняя выстилка матки, её слизистая оболочка, образованная призматическим эпителием. В состав эндометрия входит как мерцательный эпителий, так и клетки мерокринового типа секреции, выделяющие серозно-слизистый секрет. Эндотелий отличается очень высокой пластичностью и периодически обновляется. При бе-

ременности играет барьерную роль, не пропуская к тканям плода лимфоциты и тем самым предотвращая его отторжение.

ЭНДОМИЗИЙ. От греч. endon – *внутри* и mys – *мышца* (мускул). Рыхлая соединительнотканная оболочка, окружающая мышечное волокно произвольной (скелетной) мускулатуры.

ЭНДОТЕЛИЙ. От греч. endon – *внутри* и thele – *сосок*. Разновидность эпителиальной ткани, покрывающей изнутри кровеносные сосуды, а также образующей стенки капилляров. Эндотелий представлен гладкими эндотелиальными клетками, по форме напоминающими неполную трубку. Будучи интактной, гладкая поверхность эндотелия препятствует свёртыванию крови и, напротив, при повреждении эндотелий инициирует образование тромбов. Эндотелий обычно построен из одного слоя клеток (эндотелиоцитов). Однако в области артериовенозных анастомозов и около прекапиллярных сфинктеров эндотелий имеет многослойное строение.

ЭНТЕРОЦИТЫ. От греч. enteron – *кишки* и kytos – *клетка*. Эпителиальные клетки, выстилающие тонкий кишечник, или, другими словами, клетки всасывающего эпителия тонкого кишечника, покрытые с апикальной стороны, смотрящей в просвет кишечника, микроворсинками (до нескольких тысяч на каждой клетке). Внутри каждой микроворсинки располагается пучок актиновых микрофиламентов в комплексе с миозином I типа, обусловливающий движение микроворсинок энтероцитов. В норме энтероциты прочно соединены друг с другом (бок о бок) с помощью межклеточных белковых структур, называемых «плотными контактами», которые в норме проницаемы только для низкомолекулярных соединений. Энтероциты отвечают не только за процессы всасывания, но и обеспечивают феномен «пристеночного пищеварения», создавая очень большую поверхность за счёт наличия микроворсинок.

ЭНТОДЕРМА. От греч. entos – *внутри* и derma – *кожа*. Внутренний первичный зародышевый листок раннего эмбриона, из которого в дальнейшем формируется первичная кишка. Синонимы: *эндодерма*, *гипобласт*.

ЭПЕНДИУМ. От греч. ependyma – *верхний покров*, где epi – *над*. Однослойный эпителий оболочки *эпендимы*. Клетки этого эпителия (эпендимоциты) соединены друг с другом плотными контактами с участием белка *окклюдина* (см. **Окклюдин** в разделе **«Клеточная биология»**), получившими название «замыкающих пластинок», области которых плохо проницаемы для ионов и макромолекул.

ЭПЕНДИМА. От греч. ependyma – *верхний покров*. Оболочка, выстилающая желудочки головного мозга и спинномозговой канал. Состоит из слоя клеток *эпендимоцитов*, находящихся на границе с центральным каналом спинного мозга и полостей желудочков мозга, содержащих ликвор. Синоним – *эпителий эпендимальный*.

ЭПИБЛАСТ. От греч. epi – *над* (сверху) и blast – *росток*. Часть внутренней клеточной массы (ВКМ), прилежащая к трофобласту, из которой развиваются зародышевые листки эмбриона, первичные половые клетки (ППК) и экстраэмбриональная мезодерма (см. **Внутренняя клеточная масса (ВКМ)**). Синоним – *эктобласт*.

ЭПИБОЛИЯ. От epibole – *покрытие*. Способ гаструляции, при котором клетки анимальной области зародыша распространяются по его вегетативной области.

ЭПИДЕРМАЛЬНЫЕ НИШИ. От нем. Nische < итал. nicchia < лат. nidus – *гнездо*. Особые участки дермы, образованные на ранних стадиях внутриутробного развития и содержащие группы *неспециализированных эпидермальных стволовых клеток*. В этих участках кожи сигнальные белки направляют дифференцировку стволовых клеток в направлении развития эпидермальных клеток, клеток волосяных фолликулов, а также мерокриновых, апокриновых или сальных желёз. Ниши обладают способностью к самоподдержанию. Синоним – *ниши эпидермальных стволовых клеток*.

ЭПИДЕРМИС. От греч. epi – *на*, *над* и derma – *кожа*. Верхний слой кожи, состоящий из мёртвых ороговевших плоских клеток эпителия – *кератиноцитов*, сцементированных межклеточными липидами и образующих роговые чешуйки. Белки эпидермиса человека по сравнению с кожей шимпанзе придают нашей коже особую прочность и водостойкость, что имеет первостепенное значение при отсутствии защитного слоя шерсти. Большинство генов, определяющих развитие рогового слоя кожи, довольно древние, и их последовательности у разных видов позвоночных сходны, а вот у человека они отличаются: наши *кератиноциты* содержат уникальные разновидности роговых белков *кератинов* и *инволюкринов**. Слущенные пластинки (чешуйки) кератиноцитов представляют собой перхоть (см. **Кератиноциты** в разделе **«Клеточная биология»**).

*Сравнение геномов человека и шимпанзе показало, что одно из наиболее сильных отличий связано именно с генами, отвечающими за свойства кожи.

ЭПИМОРФОЗ. От греч. epi – *на*, *над* и morphosis – *изменение формы* (morphe – *форма* и -osis – *состояние*). Послезародышевое развитие организма.

ЭПИТЕЛИЙ. От греч. epi – *на*, *над* и thele – *сосок*. Ткань, покрывающая в виде пласта наружные поверхности (покровная ткань) или выстилающая внутренние полости тела многоклеточных животных, а также образующая паренхиматозные и железистые органы (составляющая их основной функциональный элемент). Эпителии отличаются плотными межклеточными контактами и состоят

из клеток, соединённых небольшим количеством цементирующих веществ, непроницаемых для жидкости (т.е. образуют стабильные популяции). Эпителиальные клетки имеют широкий спектр специализации, а с морфологической точки зрения относятся к полярным клеткам; у них различают апикальную и базолатеральную поверхности. Многие виды способны к секреции различных веществ на поверхность клетки или в окружающие их капилляры, а также формируют протоки, или каналы, с помощью которых секреты выводятся из ткани. В процессе эмбриогенеза эпителии образуются раньше других тканей.

ЭПИТОКИЯ. От греч. epi – *на*, *над*, *сверх* и tokos – *роды*. Резкое изменение строения части тела, содержащей половые продукты. Например, у некоторых многощетинковых тихоокеанских червей из семейства эуницид* (*Eunicidae*) *эпитокия* приводит к отрыву и всплытию на поверхность океана задней части тела**, содержащей сперму и яйца.

*Носят общее название «*палоло*».

**Местные жители вылавливают и используют в пищу.

ЭПОНИХИЙ. От греч. epi – *на*, *над*, *сверх* и onyx (onychos) – *ноготь* (англ. *fingernail*). 1. Зачаток ногтя у плода. 2. Уплотнённые участки эпидермиса, ограничивающие ноготь по бокам и сзади (кожица ногтевая). Содержат, кроме кератина, также белок *элеидин* (см. **Элеидин** в разделе **«Биохимия и молекулярная биология»**). Синоним – *перионихий*.

ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ. Последовательные стадии цикла развития организма на примере амфибий: оплодотворение → зигота → дробление → морула → бластула (бластуляция) → гаструла (гаструляция) → нейрула (нейруляция) → образование осевых структур → органогенез → формирование системы взаимодействия между органами → рост (формирование взрослого организма) → созревание половых клеток (яйцеклеток и сперматозоидов) → оплодотворение (размножение).

ЭФИППИЙ. От лат. ephippium – *чепрак*, *попона*. 1. В анатомии – *турецкое седло* (углубление в основании черепа, которое занимает гипофиз). 2. У ветвистоусых рачков (например, у «водяных блох» – дафний) – *сёдлышко* – представляет собой специальную хитиновую выводковую камеру с утолщёнными защитными стенками, в которой собираются покоящиеся, или *эфиппиальные* яйца после их оплодотворения. В эфиппии развитие яиц протекает до стадии гаструлы, а затем останавливается (своеобразная стадия анабиоза). При откладке эфиппия самки некоторых видов (например, *Daphnia pulex*) погибают. Эфиппии дафний могут разноситься ветром, распространяться на ланах млекопитающих, лапах и перьях птиц, проходят также через кишечник птиц и рыб без повреждения.

ЭЯКУЛЯТ. От лат. e-jaculatio – *извержение* < e-jaculor – *выбрасывать*, *извергать*. Изверженное семя (сперма). У человека объём нормального эякулята составляет в среднем 3 мл, и он содержит от 120 до 150 млн сперматозоидов. У быка объём не намного больше – 4,5 мл сенной жидкости, но получать её можно до 10 раз в сутки. А вот у свиньи (хряка) объём эякулята доходит до 500 мл (пол-литра!), и в нём содержится $5x10^{10}$ сперматозоидов.

ЯЙЦА* (яйцеклетки). Образно, «лотерейные билеты в будущее». Обычно неспособные к передвижению зрелые женские гаметы**. В зависимости от количества и распределения желтка имеют разную величину (от тысячных или десятых долей мм, например, у морского ежа – 0,085 мм, а у человека 0,2 мм, до 1–10 см у птиц) и форму. Различают *изолецитальные*, *телолецитальные*, *центролецитальные*, *экзолецитальные* и *эндолецитальные* яйца, у которых ход дробления в значительной степени зависит от характера распределения желтка. Яйца всегда окружены одной или несколькими оболочками, среди которых различают первичные, образованные самой яйцеклеткой (желточная мембрана, или *membrane vitellina*), вторичные (например, *zona pellucida*) и третичные (например, известковая скорлупа яиц у птиц и студенистая оболочка яиц у лягушки) (см. также **Ооциты**). Начальные этапы развития зиготы у животных обеспечиваются материнскими мРНК, запасёнными в яйцеклетках в специальных гранулах (Р-тельцах, служащих депо мРНК) впрок. Основным компонентом этих гранул служит белок *Dhh1p*, участвующий в расщеплении «отработанных» мРНК (см. **Р-тельца** в разделе **«Клеточная биология»**). Кроме того, растущие ооциты у многих животных и растений могут накапливать экстрахромосомные амплифицированные ядрышки (дополнительные ядрышки, не связанные с ядрышкообразующими хромосомами), содержащие активные копии генов, кодирующих рибосомные РНК (рРНК). Это явление хорошо изучено в ооцитах амфибий. Синонимы: *женская зародышевая клетка* (лат. ovum – *яйцеклетка зрелая*, ovulum – *яйцеклетка незрелая*, находящаяся в фолликуле). В английском языке an egg, ovicell – *яйцо*, roe – *яйца*, *икра* (а также молоки), *яичники* у ракообразных.

*Слово *яйцо* в латинском языке означает «птичий зародыш».

**Отличительной особенностью яйцеклеток является то, что они никогда «не бегают» за сперматозоидами.

В 2012 г. японские учёные вырастили из стволовых клеток мыши функциональные яйцеклетки, которые после оплодотворения *in vitro* и подсадки зародышей суррогатным самкам-матерям развились в нормальных мышат.

Интересно добавить, что, например, у оболочников яйцеклетки разноцветные.

ЯЙЦЕЖИВОРОДЯЩИЕ. Животные, у которых зародыш развивается в яйце, а яйцо проклёвывается, ещё находясь в материнском теле.

ЯЙЦА ПОКОЯЩИЕСЯ. Яйца, снабжённые прочной оболочкой и откладывающиеся в неблагоприятных условиях. Такие яйца характерны, например, для дафний. При благоприятных условиях из этих яиц выходят партеногенетические самки, откладывающие *субитанные* яйца, дающие часто ещё в теле самки партеногенетических самок, что обеспечивает очень быстрое размножение, пока условия снова станут неподходящими и не появится половое поколение (см. **Гетерогония**).

Наш мир – средоточие тайн и пристанище парадоксов, а люди становятся учёными только от непреодолимого желания всё знать, и потому, кто ими стал, всю жизнь, как золотоискатели, занимаются поиском и добычей мельчайших крупиц нового знания. А знание, уже «выданное на-гора», увы, никого не делает учёным, а делает лишь знатоком. Только люди, осознающие и понимающие всю глубину собственного незнания, могут задавать правильные и ставящие в тупик вопросы. Потому и необходимо долго учиться, чтобы научиться чувствовать невидимые нервы окружающего нас мира и осознавать всю глубину его Величества Незнания, но главное, понимать трагическую важность неочевидного и скрытого от наших глаз. Конечно, как сказал русский, незаслуженно забытый поэт Сергей Клычков: «Сокровенное может не открыться, но, открывшись, не может сгинуть».

Молодым людям, выбирающим жизненный путь, для начала нужно просто поверить, что только наука сможет подарить им прикосновение к восхитительным тайнам Природы, коих на любое новое поколение остаётся много больше, чем казалось ещё вчера. Вот так, учась всю жизнь, я вдруг понял, что человечеству ещё не удалось прочитать даже вступительную главу в огромной книге Природы.

Прощай, обитель мудрых слов,
Источник знаний и печали.
Чуть приоткрыл я твой покров,
А жизнь влечёт в другие дали.

Справочное издание

Сетков Николай Александрович

АНАТОМИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ ТЕРМИНОВ.
ТЕЗАУРУС БИОЛОГА
(лексический максимум для студентов)

Сектор печатных изданий
Издательского центра
Библиотечно-издательского комплекса
Сибирского федерального университета

Компьютерная верстка Е.В. Достоваловой

Подписано в печать 08.09.2014. Печать плоская.
Бумага офсетная. Формат 60x84x8.
Уч.-изд. л. 80,0. Усл. печ. л. 84,3. Тираж 100 экз. Заказ 2257.

Издательский центр
Библиотечно-издательского комплекса
Сибирского федерального университета
660041, г. Красноярск, пр. Свободный, 79
Тел./факс (391) 206-21-49,
e-mail: rio@lan.kras.ru

Отпечатано Полиграфическим центром
Библиотечно-издательского комплекса
Сибирского федерального университета
660041, г. Красноярск, пр. Свободный, 82а
Тел./факс (391) 206-26-67, 206-26-49
E-mail: print_sfu@mail.ru; http//lib.sfu-kras.ru