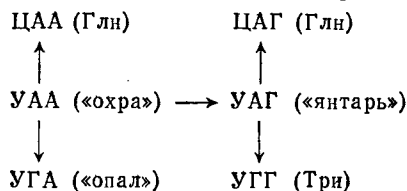


мерить в локусе *r* II фага Т4. Мутаген А II вызывает *транзиции* (т. е. замены пурина на пурин или пиримидина на пиримидин), но не *трансверсии* (т. е. замены пурина на пиримидин и наоборот) [147]. Кох идентифицировал генотипы ревертантов, возникающих в локусе *r* II фага Т4 под действием АП. Схему этих мутаций можно записать следующим образом:



Оказалось, что частоты транзиций первых двух нуклеотидов кодона зависят от природы третьего нуклеотида и резко возрастают при замене пары А — Т на Г — Ц.

Механизм этой кооперативности еще совершенно не изучен. Физика спонтанного и химического мутагенеза не развита, ее построение требует детальной расшифровки структуры ДНК-полимеразы и выяснения механизма ее действия. Богатый материал, относящийся к молекулярному механизму мутаций, приведен в обзоре [148] и в монографии [147].

Наряду с аналогами азотистых оснований сильными химическими мутагенами являются азотистая кислота (см. стр. 558), диэтилсульфат (C_2H_5)₂SO₄, вызывающий этилирование Г и его последующее удаление из ДНК, гидроксилламин NH₂OH, взаимодействующий с Ц с образованием соединения, имитирующего Т. Найдены особо сильные мутагены — NN'-нитрозонитрогуанидин, акридиновые соединения азотистого аналога иприта и т. д.

Ряд веществ, в частности антибиотиков, оказывает сильное влияние на трансляцию кода. Речь идет не о мутагенах в собственном смысле слова. Изучение их действия важно в связи с проблемами молекулярной регуляции биологических процессов.

Литература

1. М. В. Волькенштейн, Молекулы и жизнь, «Наука», 1965.
2. Д. Уотсон, Молекулярная биология гена, «Мир», 1967.
3. J. Gamow, Nature 173, 318 (1954); Kgl. Dansk. Videnskab. Selskab. Biol. Medd. 22, 1 (1954).
4. Г. Гамов, А. Рич, М. Икас, в сб. «Вопросы биофизики», ИЛ, 1957.
5. М. Икас, Генетический код, «Мир», 1971.
6. R. Wall, Nature 193, 1268 (1962).
7. C. Woese, The genetic code, Harper a. Row, 1967.
8. F. H. C. Crick, L. Barnett, S. Brenner, R. Watts-Tobin, Nature 192, 1227 (1961).
9. S. Benzer, Proc. Nat. Acad. Sci. US 45, 1607 (1959); 47, 403 (1961).
10. E. Terzaghi a. o., Proc. Nat. Acad. Sci. US 56, 500 (1966).

11. *H. Wittmann*, *Z. Vererbungslehre* **93**, 491 (1962).
12. *R. Eck*, *J. Theor. Biol.* **2**, 139 (1962).
13. *Н. В. Лучник*, Труды Инст. биол. АН СССР, Уральский филиал, вып. 37, 1963.
14. *Л. Л. Киселев, В. Г. Никифоров, О. Б. Астаурова, Б. П. Готтих, А. А. Краевский*, Молекулярные основы биосинтеза белков, «Наука», 1971.
15. *А. А. Спирич, А. Н. Белозерский, Н. В. Шугаева, В. Ф. Ванюшин*, Биохимия **22**, 744 (1957).
16. *А. Н. Белозерский, А. С. Спирич*, *Nature* **182**, 111 (1958); *Progr. Nucleic Acids Res. a. Mol. Biol.* **3**, 147 (1960).
17. *H. Fraenkel-Conrat*, *J. Amer. Chem. Soc.* **78**, 147 (1960).
18. *A. Gierer, G. Schramm*, *Nature* **177**, 702 (1956).
19. *Г. Френкель-Конрат, В. Сингер, Р. Вильямс*, в сб. «Химические основы наследственности», ИЛ, 1960.
20. *E. Volkin, L. Astrachan*, *Virology* **2**, 149, 433 (1956).
21. *Э. Волкин*, в сб. «Молекулярная генетика», «Мир», 1964.
22. *F. Gross* a. o., *Cold Spring Harbor Symposia* **26**, 111 (1961).
23. *J. Hurwitz, J. August*, *Progr. Nucleic Acids Res. a. Mol. Biol.* **1**, 59 (1963).
24. *B. Hall, S. Spiegelman*, *Proc. Nat. Acad. Sci. US* **47**, 137 (1961).
25. *S. Spiegelman*, *Sci. Amer.* **210**, № 5, 48 (1964).
26. *М. Hoagland, E. Keller, P. Zamečnik*, *J. Biol. Chem.* **218**, 345 (1956).
27. *А. Майстер*, в сб. «Современные проблемы биофизики», т. 2, ИЛ, 1962.
28. *М. Хогленд*, в сб. «Современные проблемы биохимии», ИЛ, 1961.
29. *H. Temin, S. Mizutani*, *Nature* **226**, 1211 (1970).
30. *S. Mizutani, D. Boettiger, H. Temin*, *Nature* **228**, 424 (1970).
31. *S. Spiegelman* a. o., *Nature* **228**, 430 (1970).
32. *E. Skolnik, E. Rands, S. Aaronson, G. Todaro*, *Proc. Nat. Acad. Sci. US* **67**, 1789 (1970).
33. *E. Skolnik, S. Aaronson, G. Todaro, W. Parks*, *Nature* **229**, 318 (1971).
34. *С. М. Гершензон* и др., Исследование возможности передачи генетической информации от РНК к ДНК при репродукции вирусов ядерного поли-эдроза, «Наукова думка», Киев, 1971.
35. *D. Anthony, D. Goldthwait*, *Biochim. Biophys. Acta* **205**, 156 (1970).
36. *A. Travers, R. Burgess*, *Nature* **222**, 537 (1969).
37. *J. Roberts*, *Proc. First Intern. Repetit. Colloq. Florence Nov. 1969*, p. 208.
38. *Ю. Н. Косаганов* и др., *Nature, New Biology* **231**, 212 (1971).
39. *W. Szybalski* a. o., *J. Cell Physiol.* **74**, Suppl. 1 (1969), p. 33.
40. *R. Langridge*, *J. Cell Physiol.* **74**, Suppl. 1 (1969), p. 3.
41. *W. Rüger*, *Biochim. Biophys. Acta* **238**, 202 (1971).
42. *В. Л. Флорентьев, В. И. Иванов*, *Nature* **228**, 519 (1970).
43. *E. Geiduschek, E. Brody, D. Wilson*, in «Molecular Associations in Biology», Acad. Press, 1968.
44. *P. Riley*, *Nature* **228**, 522 (1970).
45. *М. Hoagland, P. Zamečnik, M. Stephenson*, *Biochim. Biophys. Acta* **23**, 215 (1957).
46. *К. Ogata, H. Nohara*, *Biochim. Biophys. Acta* **25**, 659 (1957).
47. *R. Holley, G. Everett, J. Madison, A. Zamir*, *J. Biol. Chem.* **240**, 2122 (1965).
48. *Р. Холли*, в сб. «Молекулы и клетка», вып. 3, «Мир», 1968.
49. *А. А. Баев* и др., *Мол. биол.* **1**, 754 (1967).
50. *Г. Б. Завильгельский, Т. В. Венкстерн, А. А. Баев*, ДАН СССР **166**, 978 (1966).
51. *Г. Б. Завильгельский, Л. Ли*, *Мол. биол.* **1**, 323 (1967).
52. *Т. В. Венкстерн*, Первичная структура транспортных нуклеиновых кислот, «Наука», 1970.

53. В. Г. Туманян, Л. Е. Сотникова, А. В. Холопов, ДАН СССР **166**, 1465 (1966).
54. В. Г. Туманян, в сб. «Нуклеиновые кислоты», «Медицина», 1966.
55. В. Г. Туманян, Л. Е. Сотникова, Биофизика **12**, 5 (1967).
56. I. Tinoco, O. Uhlenbeck, M. Levine, Nature **230**, 362 (1971).
57. М. Эйген, Самоорганизация материи и эволюция биологических макромолекул, «Мир», 1973.
58. J. Fresco, A. Adams, R. Ascione, D. Henley, T. Lindahl, Cold Spring Harbor Symposia **31**, 527 (1966).
59. J. Fresco, T. Lindahl, D. Henley, Federation Proc. **27**, 796 (1968).
60. S. Kim, A. Rich, Science **162**, 1381 (1968); **166**, 1621 (1969).
61. A. Hampel a. o., Science **162**, 1384 (1968).
62. J. Fresco, R. Blake, R. Langridge, Nature **220**, 1285 (1968).
63. S. Kim, G. Quigley, F. Suddath, A. Rich, Proc. Nat. Acad. Sci. US **68**, 841 (1971).
64. A. Rosenfeld, C. Stevens, M. Priatz, Biochemistry **9**, 4971 (1970).
65. M. Lanborg, P. Zamečnik, T. Li, J. Kagi, B. Vallee, Biochemistry **4**, 63 (1965).
66. T. Samejima, J. Yang, J. Biol. Chem. **240**, 2094 (1965).
67. P. Sarin, P. Zamečnik, P. Bergquist, J. Scott, Proc. Nat. Acad. Sci. US **55**, 579 (1966).
68. F. Wolfe, K. Oikawa, C. Kay, Biochemistry **7**, 3361 (1968).
69. Г. Б. Завильгельский, А. Д. Мирзабеков, А. И. Поletaев, А. А. Баев, Мол. биол. **6**, 231 (1972).
70. А. И. Поletaев, Мол. биол. **7**, 84 (1973).
71. H. Hashizume, K. Imahory, J. Biochem. (Tokyo) **61**, 738 (1967).
72. А. И. Поletaев и др., в сб. «Конформационные изменения биополимеров в растворах», «Наука», 1973.
73. G. Melcher, D. Paulin, W. Guschelbauer, Biochemie **53**, 43 (1971).
74. S. Englander, J. Englander, Proc. Nat. Acad. Sci. US **53**, 370 (1965).
75. S. Nishimura, G. Novelli, Biochim. Biophys. Acta **80**, 574 (1964).
76. S. Nishimura, F. Harada, V. Narushima, T. Seno, Biochim. Biophys. Acta **142**, 133 (1967).
77. N. Kalenbach, J. Mol. Biol. **37**, 445 (1968).
78. D. Henley, T. Lindahl, J. Fresco, Proc. Nat. Acad. Sci. US **55**, 191 (1966).
79. А. Н. Суrowая, О. Ф. Борисова, Т. Юлаева, В. Шейнкер, Л. Л. Киселев, FEBS, Letters **8**, 201 (1970).
80. R. Beardsley, C. Kantor, Proc. Nat. Acad. Sci. US **65**, 39 (1970).
81. С. Н. Трубицын, А. Н. Суrowая, О. Ф. Борисова, Мол. биол. **5**, 419 (1971).
82. D. Abraham, J. Theor. Biol. **30**, 83 (1971).
83. А. А. Баев, И. Фодор, А. Д. Мирзабеков, В. Д. Аксельрод, Л. Я. Казаринова, Мол. биол. **1**, 859 (1967).
84. А. Д. Мирзабеков, Д. Грюнбергер, А. А. Баев, Biochim. Biophys. Acta **166**, 68 (1968).
85. А. Д. Мирзабеков, Л. Я. Казаринова, А. А. Баев, Мол. биол. **3**, 879 (1969).
86. А. Д. Мирзабеков, Л. Я. Казаринова, Д. Ластить, А. А. Баев, Мол. биол. **3**, 909 (1969).
87. А. С. Спирип, Л. П. Гаврилова, Рибосома, «Наука», 1971.
88. A. Tissières, J. Watson, Nature **182**, 778 (1958).
89. M. Hamiltop, M. Petermann, J. Biol. Chem. **234**, 1441 (1959).
90. А. С. Спирип, J. Mol. Biol. **2**, 436 (1960); Биохимия **26**, 511 (1961).
91. А. С. Спирип, Некоторые проблемы макромолекулярной структуры нуклеиновых кислот, Изд-во АН СССР, 1963.

92. *D. Schlessinger, G. Mangisrotti, D. Apirion*, Proc. Nat. Acad. Sci. US **58**, 1782 (1967).
93. *А. С. Спирин, Н. А. Киселев, Р. С. Шакулов, А. А. Богданов*, Биохимия **28**, 920 (1963).
94. *Л. П. Гаврилова, М. И. Лерман, А. С. Спирин*, Изв. АН СССР, сер. биол. **7**, 826 (1966).
95. *Л. П. Гаврилова, Д. А. Иванов, А. С. Спирин*, J. Mol. Biol. **16**, 473 (1966).
96. *А. С. Спирин, Н. В. Белицина*, J. Mol. Biol. **15**, 282 (1966).
97. *А. С. Спирин, М. И. Лерман, Л. П. Гаврилова, Н. В. Белицина*, Биохимия **31**, 424 (1966).
98. *K. Nosokawa, R. Fujimura, M. Nomura*, Proc. Nat. Acad. Sci. US **55**, 198 (1966).
99. *P. Traub, M. Nomura*, Proc. Nat. Acad. Sci. US **59**, 777 (1968); J. Mol. Biol. **40**, 391 (1969).
100. *М. Номура*, в сб. «Молекулы и клетка», вып. 5, «Мир», 1970.
101. *M. Bretscher, K. Marcker*, Nature **211**, 380 (1966).
102. *J. Watson*, Bull. Soc. Chim. Biol. **46**, 1399 (1964).
103. *М. Ниренберге, Г. Мартеи*, Труды 5-го Международного биохим. конгресса, Симпозиум I, Изд-во АН СССР, 1962, стр. 211.
104. *H. Khorana*, Federation Proc. **24**, 1473 (1965).
105. *M. Nirenberg a. o.*, Proc. Nat. Acad. Sci. US **53**, 1161 (1965).
106. *D. Jones, S. Nishimura, H. Khorana*, J. Mol. Biol. **16**, 454 (1966).
107. The Genetic Code, Cold Spring Harbor Symposia **31** (1966).
108. *N. Sueoka*, Cold Spring Harbor Symposia **26**, 35 (1961); Proc. Nat. Acad. Sci. US **48**, 582 (1963).
109. *М. В. Волькенштейн*, Биофизика **8**, 394 (1963).
110. *R. Marshall, T. Caskey, M. Nirenberg*, Science **155**, 180 (1967).
111. *N. Gupta a. o.*, Proc. Nat. Acad. Sci. US **60**, 1338 (1968).
112. *М. В. Волькенштейн*, Генетика, № 2, 54 (1965); № 4, 119 (1966); Biochim. Biophys. Acta **119**, 421 (1966).
113. *C. Woese, D. Dugre, W. Saxinger, S. Dugre*, Proc. Nat. Acad. Sci. US **55**, 966 (1966).
114. *E. Margoliash*, Canad. J. Biochem. **42**, 745 (1964).
115. *М. В. Волькенштейн*, Физика ферментов, «Наука», 1967.
116. *C. Yanofsky, C. Ito, K. Horn*, Cold Spring Harbor Symposia **31**, 151 (1966).
117. *M. Dayhoff, R. Eck*, Atlas of Protein Sequence and Structure 1967—1968. Nat. Biomed. Res. Found, Silver Spring, 1968.
118. *Ю. Б. Румер*, ДАН СССР **167**, 1394 (1966); **183**, 225 (1968).
119. *М. В. Волькенштейн, Ю. Б. Румер*, Биофизика **12**, 10 (1967).
120. *F. Crick*, J. Mol. Biol. **19**, 548 (1966).
121. *C. Woese*, Proc. Nat. Acad. Sci. US **54**, 1546 (1965).
122. *F. Crick*, Cold Spring Harbor Symposia **31**, 3 (1966).
123. *W. Szer, S. Ochoa*, J. Mol. Biol. **8**, 323 (1964).
124. *J. Ninio*, J. Mol. Biol. **56**, 63 (1971).
125. *S. Woese*, J. Theor. Biol. **26**, 83 (1970); Nature **226**, 817 (1970).
126. *R. Rosset, L. Gorini*, J. Mol. Biol. **39**, 95 (1969).
127. *H. Fukami, K. Imahori*, Proc. Nat. Acad. Sci. US **68**, 570 (1971).
128. *А. С. Спирин*, ДАН СССР **179**, 1467 (1968).
129. *M. Schreier, H. Noll*, Nature **227**, 128 (1970); Proc. Nat. Acad. Sci. US **68**, 805 (1971).
130. *Л. П. Гаврилова, А. С. Спирин*, Мол. биол. **6**, 311 (1972).
131. *Л. П. Гаврилова, В. В. Смолянинов*, Мол. биол. **5**, 883 (1971).
132. *H. Noll, T. Staehelin, F. Wettstein*, Nature **198**, 632 (1963).
133. *М. В. Волькенштейн, С. Н. Фишман*, ДАН СССР **160**, 1407 (1965).
134. *R. Parker, T. Lincoln*, J. Theor. Biol. **15**, 218 (1967).
135. *U. Singh*, J. Theor. Biol. **25**, 444 (1969).
136. *U. Singh, R. Gupta*, J. Theor. Biol. **30**, 603 (1971).

137. *O. Maaloe, N. Kjeldgaard*, in «Control of Macromolecular Synthesis», W. Benjamin Inc., 1966.
138. *G. Stent*, in «Mendel Centennial Symposium», Royal Soc., 1965.
139. *М. В. Волькенштейн, А. М. Ельяшевич*, ДАН СССР **136**, 1216 (1961).
140. *Э. Фриз*, Труды 5-го Международного биохим. конгресса, Симпозиум I, Изд-во АН СССР, 1962, стр. 231.
141. *S. Benzer, E. Freese*, Proc. Nat. Acad. Sci. US **44**, 112 (1958).
142. *S. Benzer*, Proc. Nat. Acad. Sci. US **47**, 403 (1961).
143. *A. Stretton, S. Kaplan, S. Brenner*, Cold Spring Harbor Symposia **31**, 173 (1966).
144. *S. Brenner, A. Stretton, S. Kaplan*, Nature **206**, 994 (1965).
145. *F. Sherman, J. Stewart, M. Cravens, F. Thomas, N. Shipman*, Genetics **61**, 55 (1969).
146. *P. Koch*, Proc. Nat. Acad. Sci. US **68**, 773 (1971).
147. *J. Drake*, The Molecular Basis of Mutation. Holden Day Inc., 1970.
148. *Э. Фриз*, в сб. «Молекулярная генетика», «Мнр», 1964.
149. *Р. Ш. Библашвили, В. И. Иванов, Л. Е. Минченкова, Л. П. Савочкина*, Biochim. Biophys. Acta **259**, 35 (1972).
150. *I. Tinoco a. o.*, Nature, New Biology **246**, 40 (1973).
151. *S. Kim a. o.*, Proc. Nat. Acad. Sci. US **69**, 3746 (1972); Science **281**, 3322 (1973).
152. *В. Г. Туманян*, в сб. «Итоги науки и техники. Молекулярная биология», т. 2, ВИНТИ, 1973.
153. *T. Sekiya, H. Khorana*, Proc. Nat. Acad. Sci. US **71**, 2978 (1974).