

D, d

daganatgátló *tumor suppressor* a daganatok növekedését akadályozó fehérjék és gének jelölői.

daganatgátló fehérje *tumor suppressor protein* olyan fehérje, amelynek kikapcsolódása miatt a sejt ráksejtté alakulhat. Ezek a fehérjék a sejtműködés, sejtegyensúly, sejtsztódás folyamataiban vesznek részt. Ha tétlenné válnak, zavar keletkezhet ezekben a folyamatokban.

daganatgátló gén *tumor suppressor gene* (→gén)

daganatjelző *tumor marker* a daganat jelenlétére vagy a daganattal való kapcsolatra utaló molekula (leginkább fehérje) vagy DNS-szerkezeti/működési eltérés (génhiba, fokozott/csökkent génkifejeződés stb.). A daganatjelzőt a daganatsejt képezi, illetve abban alakul ki. Utalhat a daganat jelenlétére vagy tulajdonságára; a kezeléstől várható eredményre és a túlélésre, és használható szűrésre is. Lehet a szérumban, vizeletben, székletben vagy más szövetben, szervezetünk más folyadékban. Nagyon sokféle daganatjelző használatos a napi gyakorlatban; többségük egyfajta rákot jelez, de vannak sokféle rákra utalók is.

daganatoldó vírusok *oncolytic viruses* olyan vírusok, amelyek a ráksejteket fertőzik meg előszeretettel, azokban szaporodnak, majd feloldják őket. A kiszabadult virionok újabb ráksejteket fertőznek; még inkább pusztítva a daganatokat. A fertőződött ráksejtek szerkezete megváltozik, lehetővé téve, hogy az immunsejtek idegenként ismerjék fel őket; tehát így is fokozzák a daganatpusztító hatást. Különböző módon befolyásolják a daganat mikrokörnyezetét, hátrányosan a daganat számára. Talán a legelterjedtebben használt daganatoldó a Newcastle-betegség vírusa, az NBV. (→Newcastle-betegség vírusa, NBV)

daganatserkentő gén* *oncogene* (→gén)

daganatválasz *tumor response* a daganatoknak a gyógyszeres kezelés hatására bekövetkező változásai. Megítélése nemzetközileg egységesített, a RECIST (*r*esponse *e*valuation *c*riteria *i*n *s*olid *t*umors) szerinti. Alapja: kisebbedik, változatlan marad vagy növekszik a daganat. Ennek felméréséhez legalább egy, képalkotó vizsgálattal mérhető daganatnak kell jelen lennie. A daganatválasznak négy formája van:

- Teljes válasz (*complete response, CR, complete remission*) a daganat jeleinek teljes eltűnése, a daganat képalkotó vizsgálattal sem mutatható ki. Ez nem mindig jelent

gyógyulást, daganatsejt-mentességet, mivel rejtetten maradhatnak klinikailag nem felismerhető, parányi sejthalmazok.

- Részleges válasz (*partial response, PR, partial remission*) a daganat mérhető kisebbdedése vagy kiterjedtségének csökkenése.
- Előrehaladó betegség (*progressive disease, PD*) a daganat növekedése, kiterjedtségének fokozódása vagy rosszabbodó állapot.
- Változatlan betegség (*stable disease, SD*) azt jelenti, hogy a daganat sem nem növekszik, sem nem kisebbedik; nem ad áttétet, és nem is súlyosbodik. Például ráknál a daganat nagyjából azonos méretű, új növedékek nem jelennek meg.

dajkafehérje *chaperon* fehérjéket óvó fehérje. Ezek részben hőszokkfehérjéknek tekinthetők: ártmány hatására felszaporodnak, jóllehet élettani körülmények között is fontos feladatokat látnak el. A nagymolekulák működését segítik: a fehérjék feltekeredését, széttekeredését, valamint a fehérjék társulását egységekké, illetőleg azok szétválást vigyázzák. Nem módosítják a fehérjék gombolyodását, csak elősegítik.

Néha enzimeként viselkednek (foldases): ATP felhasználásával sarkallják a gombolyodást. Máskor csupán kötődnek a fehérjéhez, amíg kialakul a teljes gömbszerkezete; ezzel védik meg attól, hogy a még nem rögzült formájában kapcsolódjon más fehérjékkel, fehérjehalmazok keletkezzenek.

dalton az orvosi vegytanban, valamint a részecskefizikában használt atomi tömegegység; nagyjából azonos az atomi tömegegységgel. Nem SI-egysége, de az SI által elfogadott mértékegység; főleg a nagymolekulák tömegét fejezzük ki daltonban. Jele: Da. A hélium tömege például 4 Da (4 dalton). A nagy tömegű molekulák tömegének jelölésére a kilodalton (kDa), a megadalton (MDa) és a gigadalton GDa) mértékegységeket használjuk.

John Dalton (1766–1804) angol vegyész tiszteletére született. (→atomai tömegegység)

DC-SIGN (**d**endritic **c**ell-specific **i**ntercellular **a**dhesion **m**olecule-**3**-**g**rabbing **n**on-**i**ntegrin), más néven CD209. C-formájú lektinjelfogó a nagyfalókon (macrophages) és a nyúlványos sejteken; felismer és köt mannózmintázatokat, elindítva a sejtfalást. A nyúlványos sejtek DC-SIGN-jelfogója összeköttetést teremt az érhámsejtekkel, gerjeszti a CD4⁺ T-sejteket, és felismeri a kórokozók fél-antigénjeit.

DEAD doboz fehérjecs család *DEAD-box RNA proteins/helicases* D-E-A-D (asp-glu-ala-asp) sorrendben lévő aminosavakat is tartalmazó mintázatokat hordozó RNS-hez kötődő fehérjék. Mintázat alapján kapcsolódnak. Helikázok, az RNS-anyagcsere számos folyamatában vesznek részt, pl. a droshaegyütteshez kapcsolódva az elsődleges miRNS elő-miRNS-sé átalakításában van szerepük. Részük van az idegen aminosavak felismerésében is.

de- ■ **deamination** (deamináció) az amincsoport elvesztése/elvétele ■ **deformation** torzulás, alakátalakulás (→Hooke-törvény, rugalmasság) ■ **defoszforilezés**
dephosphorilation (→foszforilezés)

degeneracy of genetic code →génkódbőség

dektin *dectin* mintázatfelismerő jelfogó, a mikrobák ősi mintázataihoz kapcsolódva vált ki immunválaszt, sejtfalást. Hártyaátjáró fehérje, a sejt kívüli részén cukorfelismerő gomolya (extracellular carbohydrate-recognition domain, CRD) van. A C-formájú lektinek nagycsaládjába (C-type lectin/C-type lectin-like domain (CTL/CTLD) superfamily) tartozik. Erősen kifejeződik a nyúlványos sejteken, de jelen van az egymagvúakon, a nagyfalókon és a neutrofileken is. Két formája a dektin-1 és dektin-2.

dektin-1 *dectin-1, C-type lectin domain family 7 member A* a CLEC7A gén (12p13.2) kódolja. Jellegzetes a sejtbeli gomolya a részleges immunjelfogó mintázatával (immunoreceptor tyrosine-based activation motif), amely 4 aminosav törzsökösen ismétlődő sora. A gombák falában lévő β -glukánokhoz kapcsolódik, elindítja a sejtfalást, fokozza a gyulladáshoz kapcsolódó citokinek képződését, és a NADPH-oxidáz serkentésével a szabadgyökök keletkezését, vagyis immunválaszt vált ki a gombák ellen.

dektin-2 *dectin-2, C-type lectin domain containing 6A* a CLEC6A gén (12p13.31) kódolja. Tevékenységében hasonló a dektin-1 jelfogóhoz, de más szénhidrát-mintázatot azonosít, és az immunválaszt nem közvetlenül, hanem az Fc-jelfogóval váltja ki.

deletion →törlődés

Δ (**delta**) a görög ábécé negyedik betűje. Egyenletekben a mennyiség változását jelöli, például $F = k \times \Delta x$ – a k valamilyen állandó, a Δx valamilyen változó érték.

denaturation →szétalakulás*

depolarization töltésűségcsökkenés* (→elektromos töltés)

deubikvitináz *deubiquitinase, DUB* (egyéb nevei: deubiquitylating enzyme/peptidase/isopeptidase, USP14 [ubiquitin-specific protease], UCHL5 [ubiquitin C-terminal hydrolase L6], PSMD14 [26S proteasome non-ATPase regulatory subunit 14], ubiquitin protease/hydrolase/isopeptidase) fehérjebontó enzim (proteáz), amely az izopeptid kötéssel kapcsolt, kisméretű ubikvitint választja le a korábban így megjelölt (ubikvitinilált) fehérjéről – a leválasztott ubikvitin újra

hasznosul. Segíti az ubikvitin érését, bontja a több ubikvitin összekapcsolódásával létrejött ubikvitinláncokat is. ~100-féle DUB ismert, enzimes családot alkot, amelyet hat csoportra osztanak (DUB1–6). Mindegyikben megtalálható a leválasztásért felelős gomoly, amely nagyságában és aminosav-sorrendjében is eltér a különböző DUB-okban, de szerkezetében egyező: *ujj*, *tenyér* és *hüvelykujj* elnevezésű alegységei vannak. Ezek az emberi jobb kéznek megfelelően helyezkednek el.

A fehérjebontásban a DUB1 (USP14) és a DUB2 (UHL5) választja le az ubikvitint az izopeptidkötések szétbontásával. A DUB1 egyesével választja le az ubikvitint, a DUB2 egyszerre a teljes láncot. A dezubikvitinázok hatása azonban kétélű, az ubikvitin leválasztásával egyrészt előkészítik a fehérjéket a lebontásra, de ezzel a fehérjék állékonyságát is növelik, ezért azok a káros/szükségtelen fehérjék, amelyek elkerülik a fehérjebontást, felszaporodhatnak a sejt plazmában, pl. a ráksejtekben, vírusfertőzött sejtekben. Ez az alapja a dezubikvitináz gátló gyógyszeres kezeléseknek.

DGCR8 (DiGeorge syndrome critical region 8) (egyéb nevei: Microprocessor Complex Subunit DGCR8; PASHA – partner of DROSHA) kétszálú RNS-hez kötődő fehérje, DROSHA-együttes tagja. A *DGCR8* gén (22q11.21) kódolja. Az miRNS érési folyamatában és a DNS-hiba kijavításában (nukleotidkivágás) vesz részt. A *DGCR8* gén hibája a velocardiofaciális tünetcsoporttal, illetve a DiGeorge-kórral társulhat. (→DROSHA, DROSHA-együttes, miRNS)

D-glükóz *glucose* hat szénatomos egyszerű cukormolekula, amely egyetlen aldehidcsoportot (-CH=O, aldóz), négy másodlagos és egy elsődleges alkoholos OH-csoportot tartalmaz (C₆H₁₂O₆). A másodlagos OH-csoportot hordozó szénatomok a tükörképi szénatomok. A C-5 szénatomhoz kapcsolódó OH-csoportja a jobb oldalon van, ezért tartozik a D-csoportba. (→aldehid)

glükózképződés *glucogenesis* glükóz keletkezése glikogénbontásából.

glükóz-újdonképződés (endogén glükózképzés) *gluconeogenesis* glükóz képzése nem glikogénből: fehérjékből, zsírokból.

D-hurok *D-loop*; *displacement loop* a biológiában a két DNS-szál átmeneti szétválása megnyúlás céljából; a szétvált szálakat egy harmadik DNS-szál tart el egymástól. Az eltartó DNS-szál bázissora kiegészítője a szétvált DNS-szálak egyikének, azzal társul, így tartja távol a másikat. Ekként a DNS-nek ebben a részében háromszálú DNS keletkezik, amelyik a *nagy D betűre* emlékeztető alakú. D-hurok keletkezik a DNS-javításkor, a végrészekben a végrész-RNS kötődésekor és az energiatermecsben is. (→energiatermecs-DNS)

di- előtag, jelentése 'kettő'. *dimer*, *dimerization* (→kettős)

diastereomers (~~diasztereomerek~~) →nem tükörképi azonmások

DICER1 (endo-ribonuclease Dicer) törzsökös emberi RNSáz-3 enzim, a hosszú kétszálú RNS-t és az elő-miRNS-t hasítja miRNS-ekre (egyszálú töredékekre), amelyek a hírvivő RNS-eket (mRNS-ek) gátolva szabályozzák a sejtműködés számos folyamatát. A DICER1 elősegíti a RISC (RNA-induced silencing complex) tevékenységét. A RISC-ben lévő endonukleáz (argonaut) hasítja az mRNS-t.

DICER1-tünetcsoport Daganatképződésre hajlamosító állapot, a DICER1 gén csírasejtes hibájának következménye. Sokféle, ritkán előforduló, gyermek- és serdülőkori daganat (mellhártya-tüdő blastoma, tömlős nephroma, agyalapi mirigy blastoma stb.) családi halmozódása jellemzi. A női nemi szervekben a méhnyak ébrényi harántcsíktolt izomszarkómája és a petefészekben ivarléc-alapszövet, főleg Sertoli-Leydig-sejt daganat fordul elő, de leírtak fiatalkori granulosa-sejtes daganatot, gynandroblastomát és nem jellegzetes ivarléc-alapszövet daganatokat is. Nem daganatos eltérések szintén előfordulnak, ilyenek: többgöbös golyva, nagyfejség stb., de a DICER1 csírasejtes hibáját hordozók lehetnek teljesen egészségesek.

A daganatok kialakulásához itt is szükséges a második hiba, de ez teljesen eltérő: nem az ép vázlat elvesztése/károsodása, hanem a DICER1 génnek a kivágó gomolyt kódoló szakaszán létrejött egybázisú hibája. Ez a gomoly vágja az elő-miRNS-t. A bázishiba miatt megváltozik egy aminosav, és működésképtelen fehérje keletkezik. Tehát nincs fehérjevesztés. (→DICER1 fehérje)

differentiation (~~differentiatio~~, differenciáció) *elkülönülés, sajátosodás**
(→sejtsajátosodás*, szövetelkülönülés)

diffusion →széttérjedés

dimension →kiterjedés

dinamikus sejtbiológiai szóhasználatunkban azt jelenti, hogy állandóan tevékeny, változtatja működését a sejt igényei szerint, vagyis a sejtigény szerint tevékeny. Nyugalmi állapota, ha van, vajmi kevés. Ha egyszer tevősödött, magát viszi tovább.

Használatos még: a ~~dinamikus egyensúly~~ (dynamic equilibrium) kifejezés. Ez az az állapot, amelyben valamely megfordítható folyamat oda- és visszaalakulási sebessége azonos. Az oda-vissza alakulás a molekulák szintjén történik, szabad szemmel semmi nem látható.

Megjegyzés a magyarításhoz. A magyar megfelelő megtaláláshoz először a szószerinti jelentésekben keresgélünk, például „folyamatosan változó”, „sejtszerinti igényű”, de ezek hosszúak. A *működik, tevékeny* azt jelenti, hogy éppen tesz valamit, de azt nem, hogy azt állandóan végzi. A *működőképes* pedig arra utal, hogy valamit el tud végezni. Más irányba kell elindulni, keresni rövid magyar szót. A biológiában használjuk a *tevősit* igét az *aktivált* helyettesítő szóként – nincs benne a szótárban.

Találó. tökéletesen megfelel (3 szótag mindkettő) és magyar. Ha valami aktivál, akkor bekapcsol, és a molekula végzi a munkáját, amíg ki nem kapcsolják. A bekapcsolt (aktivált) tehát folyvást tevékenykedik. ebből adódik, hogy a *tevősit* jelzővé alakított formája megfelelő lehet. Ezért: ~~dinamikus~~ → *tevős*.

dinein *dynein* AAA+ (ATPases associated with diversecellular activities) motorfehérje, a sejtcsövecskéken szállít a csövecskék C'- (-) vége felé, vagyis a sejtmag irányába; a sejtfolymatok sokaságában vesz részt. A dineinek az AAA+ATPázok törzsökös családját alkotják. Hasonlóan a többi motorfehérjéhez, ATP-ből származó energiával működik. Megkülönböztetünk sejtállományi dineint (dinein-1) és a sejtthártya kitüremkedéseiben lévő (dinein-2), amely a csillók és az ostorok motorfehérjeje.

Dinein-1 a sejtartozékok sokaságát (nagy-molekulákat, sejt-szervecskéket, hólyagcsákat, zárványokat stb.) szállítja; ez az egyetlen, amelyik az idegsejtek nyúlványában visszafelé, a sejtállomány felé szállít. Fontos szerepe van a sejtosztódásban: irányítja az osztódási orsót, a kromoszómákat stb.

1,4 MDa nagyságú hat polipeptid kettőse. A nehézlánc (530 kDa) a legnagyobb egysége, a C'-végi motoros gomolyból és az N'-végi farokrészből tevődik össze.



- A motoros gomoly hat AAA-részből (három A; AAA1, AAA2...) álló gyűrűs szerkezetet hoz létre, amely egyetlen polipeptiddé áll össze, és nem egyformák. Az első négy ATP-t köt, az AAA5-nek és az AAA6-nak nincs ATP-kötő zsebe. Az AAA1 a meghatározó, a mozgást létrehozó ATPáz, az AAA3 és az AAA4 szint bont ATP-t; ezek szabályozók. Az AAA1 másulása a mozgás teljes megszűnésével jár.

Az AAA4 és az AAA5 között kapcsolódik a 15 nm hosszú fonadékból álló szár (stalk) a végén lévő kötőgomollyal (MTBD, microtubule-binding domain); ezzel tapad a mikrosövecskéhez, és halad ismétlődő tapadással, elválással. A fonadék és a kötőgomoly bensőséges kapcsolatban van: a fonadék csekély elfordulás

megváltoztatja a gomoly tapadását a mikrosövecskéhez. Az AAA5 és az AAA6 szabályozza a fonat elmozdulását.

A hatos gyűrű C'-végén van még egy 32 kDa tömegű gomoly (C-terminal domain); tevékenysége homályos, szabályozónak gondolják.

A hatos gyűrű N'-végéhez kötődik a hajlékony kapcsoló (linker). Az ATP-ADP átalakulással változik a térhelyzete, ez teszi lehetővé az elmozdulást. Az ATP-vel kötött dinein tapad, az ATP bomlásával válik el.

A nehézlánc N'-végi harmada a farokrész (tail); itt kapcsolódik össze két azonos nehézlánc: együtt alkotnak egy dineinmolekulát. A farokrész állványként szolgál, közt- és könnyűláncok kötődnek hozzá. Az ábrán a narancssárga szerkezet a nehézlánc, a más színűek a könnyű és köztláncok, és ezek változatai. (Forrás: Canty JT, Tan R, Kusacki E, et al. Structure and Mechanics of Dynein Motors. Annu Rev Biophys. 2021;50:549-574. doi: 10.1146/annurev-biophys-111020-101511.)

A dinein a szállítást a dinaktinál társulva végzi; együtt („négy lábat képezve”) lépegetnek a mikrosövecskéken. (→dinaktin) Mozgása a mikrosövecskéken eltér a kinezinétől: a száruk nem kereszteződnek, hanem, miként a lábaink, lépegetnek. Különbözik abban is, hogy nemcsak egyetlen mikrosövecskén halad, hanem másikon is, és a lépéstávolságok sem egyformák; 8–32 nm közöttiek.

diploid sejtek két kromoszómakészletes sejtek. (→testi sejtek)

discontinuous, split genes közteses gének* (→gén)

discrete (diszkrét) (a tudományban) →*egyesleges*

diszulfid- (-S-S-) kötés, avagy diszulfidhíd (S-S híd) *disulfide bond* két, egymáshoz közel került cisztein SH- (szulfid-) csoportja közötti elektronkötés; kialakulhat a polipeptiden belül és a polipeptidek között is. Nem változtatja meg a fehérje szerkezetét, csak rögzít, biztosítja a fehérje állandóságát, részt vesz a fehérjék harmadlagos és a negyedleges szerkezetében is. Az SH-csoportot kapcsoló enzim hozza létre. A diszulfidkötés a sejtplazmában nem elég állékony, ezért többnyire a sejtívüli térben, valamint a sejtcsövezet, a Golgi-rendszer és az energiatermecs hártvaközi terében lévő fehérjékben található – ezek a fehérjék kerülnek a sejtívüli térbe.

diverticulum (→gurdély)

D-loop →*D-hurok*

DNA damage response (DDR) →*DNS-károsodási válasz*

DNáz (dezoxiribonukleáz) *deoxyribonuclease, DNase* a DNS foszfodiészter kötését vízzel bontó enzim. Sokféle ismert, családokat alkotnak. Támadáspontjuk szerint megkülönböztetjük az endo- és exodezoxiribonukleázokat (endoDNáz, DNS-endonukleáz; exoDNáz, DNS-exonukleáz).

DNS-endonukleáz *endoDNáz, DNA endonuclease* a DNS-gerinc belső foszfodiészter kötéseit bontja; hosszabb-rövidebb nukleotidcsoportok jönnek létre. Két nagy vegyes osztályuk a DNáz1 és DNáz2 (DNase I, DNase II). Jelentősek a sejtvégzetben és betegségek kialakulásában. (→APE1) Sajátos a *végendonukleáz* (flap endonuclease), amely szabadon áll (nem kapcsolódik hidrogénkötéssel a kiegészítő DNS-hez), és a DNS-végről távolít el nukleotidokat.

DNS-exonukleáz *DNA exonuclease* a nukleinsavak végéről hasít le egyes nukleotidokat; a végeken bontja a foszfodiészter-kötést. (→nukleáz).

DNS (dezoxiribonukleinsav) *deoxyribonucleic acid, DNA* az élőlények létezését lehetővé tevő genetikai üzenetet hordozó molekula. Két szálból (DNS-szál) áll, amelyek csavarmenetszerűen egymás köré tekerednek (kettős csavarulat). Mindegyik szálnak dezoxiribózból és foszfátból álló gerince van. Minden dezoxiribózhoz egy-egy bázis kötődik a citozin, adenin, timin vagy guanin közül. A bázisok sorrendje a genetikai kód, ez határozza meg, hogy milyen RNS (fehérje) keletkezik. A két DNS-szál bázisaival kötődik egymáshoz. Az emberi DNS hozzávetőlegesen 3 billió bázispárt tartalmaz, és 99,7%-a minden emberben egyforma. Csupán 0,3% nagyságú az a DNS-rész, amely megkülönbözteti egyik embert a másiktól a genetikai szintjén. Ezek a DNS-szakaszok az ismétletek, ezek különböznek egyénenként, anélkül, hogy hatással lennének a genetikai egészségre.

DNS-átalakulás a DNS szerkezetének élettani változása, pl. DNS-kettőződésben.

DNS-átrendeződs *DNA recombination* (homologous recombination) a kettős DNS-szál egy darabjának az eredetihez hasonló, majdnem azonos másik DNS-szállal való helyettesítése. Pontosan nem egyezik a kettő, de az eltérés nem befolyásolja a DNS működését.

DNS-elemek a DNS működési egységei. Olyan DNS-szakaszok (bázissorok), amelyek valamilyen sajátos tulajdonságúak, sajátos tevékenységet végeznek. Ezek nem határolódnak el valamiféle elválasztóval: a bázissor folyamatos, a bázisok összeállása különíti el őket. Az egyes elemeknek lehetnek saját elemek is; ezeket nem tartjuk önálló feladatú DNS-működési egységnek. Ötféle elemet különböztetünk meg. Ezek:

- *Fehérjekódoló gének* (protein coding genes), amelyek a DNS törzselemét képezik, mégis csupán a DNS 1–2%-át foglalják el. A fehérjét kódoló géneknek lényegében négy eleme van (génelemek), a képező, a köztes, az indító és a szabályozó rész. Noha a képezők (exonic sequences) és a köztesek (intronic sequences) tevékenysége

lényegileg eltér, ezeket mégsem tekintjük különálló DNS-egységnek, mert egyféle tevékenység, a fehérjeképzés részei. (→génszerkezet, indító, képező, köztes)

- *Nem kódoló RNS-t képező gének* (non-coding (nc) RNA genes); azok a gének, amelyek nem az mRNS-t kódolják.
- *Szabályozó bázissorok* (regulatory elements, cis-acting regulatory elements, CREs) az átíródást irányításában résztvevő elemek; DNS-beli szabályozók. Ezek a *fokozók*, a *csillapítók*, *insulators*... Számukat több mint 1 millióra becsülik. (→csillapítók, fokozók).
- *Ismétletek* (repeats), a DNS 70 %-át kitevő, egymást követően vagy szétszórva a DNS különböző részein ismétlődő bázissorok. Helyük állandó, számuk jellegzetes az egyedre (→ismétletek)
- *Ugrálatok* (transposons) a helyüket változtató bázissorok. A DNS ~50%-át teszik ki. Vannak köztük egymás után ismétlődők is, ezért az ismétleteket és az ugrálatokat a nemzetközi irodalom közös nevezettel, repetitive DNA illetik. Az ismétletek és az ugrálatok alapvetően a szabályozókkal vannak kapcsolatban. (→ugrálat)

Nem önálló egységek a DNS-válaszelemek, amelyekből nagyon sokféle ismert. (→DNS-válaszelemek)

DNS-enzimek a DNS-sel (dezoxiribonukleinsavval) kapcsolatos enzimek.

- DNS-t bontó enzimek (→DNáz, DNS-glikoziláz, DNS-helikáz)
- DNS-t egyesítő enzim (→DNS-ligáz)
- DNS-t hasító, újraegyesítő enzimek (→DNS-topoizomeráz)
- DNS-t képző enzimek (→DNS-polimeráz, DNS-telomeráz)
- DNS-t metilező és demetilező enzimek (→DNS-metil-transzferáz)

DNS-fehérjeköpeny *nucleocapsid* (~~nukleokapszid~~) (→vírusszerkezet)

DNS-féleség* a különféle alapszerkezetű DNS-ek valamelyike. Pl. aDNS, bDNS stb. (→DNS)

DNS-giráz *DNA gyrase* a 2-es formájú topoizomeráz (TOP2), a DNS-lánc széttekeredését (alultekeredés) végzi az ATP-ből származó energia felhasználásával. A DNS-kettőződés, -átíródás, DNS-hibák javításában stb. van szerepe: törli a kettős DNS-t. Többek közt DNS-t törő és ATP-kötő gomolya van. (→DNS-topoizomerázok)

DNS-hiba a DNS bázisainak és vagy gerincének olyan eltérése, amely megváltoztatja a DNS működését; átíródást vagy kettőződést. Többféle ismert:

DNS-károsodás a DNS gerincének kóros (nem élettani) átalakulása változásoktól a DNS kettőstöréséig sokféle lehet.

DNS-hiány *DNA gap* egy vagy több bázis hiánya. A DNS-szál megtartott, de alakja változhat.

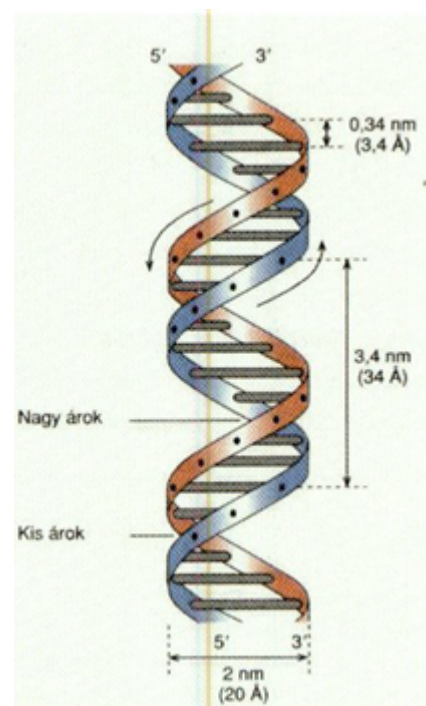
DNS-hézag *DNA nick* esetén a bázisok mind megvannak, csak a DNS-gerinc (backbone) nem egyesített.

DNS-hibaválasz fehérje* *DNA damage protein* a DNS-hibát felismerő, a javítást elindító fehérje.

DNS-ismétlet → *ismétlet*

DNS-károsodási válasz *DNA damage response (DDR)* a DNS károsodásának hatására elkezdődő molekulatörténések. Magában foglalja a DNS károsodását felismerő és javító folyamatokat.

DNS kettős csavarodás* (double helix). A két csavarmenetű DNS-szál egymás köré tekeredik ellentétes irányban (az egyik 5'→3' a másik 3'→5' helyzetű). Ezt a szerkezetet nevezzük kettős csavarodásnak*; ez a kettős DNS-szál alakja. A kettős szál átmérője 2 nm. A bázisok síkja a tengelyre merőleges, de a bázisok egymáshoz viszonyítva 36°-kal elfordulnak, a köztük lévő távolság 0,34 nm. A csavarlat egy-egy 360°-os fordulata között tehát 10 nukleotid található, a csavarulat távolsága pedig 3,4 nm. Az ettől eltérő tekeredés a túltekereedés (supercoiling), amely lehet negatív és pozitív. (→DNS-túltekereedés).



A két szálú DNS állékonyságában jelentős szerepe van a víztaszító hatásnak: A bázisoknak viszonylag nincs töltésük (víztaszítók), a foszfát pedig negatív töltésű (vízkedvelő), ezért kerül a foszfátot tartalmazó gerinc a DNS felszínére, és zárja be a bázisokat. A foszfát miatt a DNS felszíne negatív töltésű, és mert vizes közegben a töltéssel bíró (vízkedvelő) molekulák fordulnak a víz felé, a foszfát akadályozza, hogy a víz hozzáférjen az észterkötéshez, és felbontsa. A foszfátcsoport tehát védi a DNS-t a vízdékonyságtól. A DNS szerkezetének állandóságában lényeges még az is, hogy a bázisok oxoformában vannak – ez teszi lehetővé, hogy a törzsfejlődésben bekövetkezhessenek szerkezetváltozások. Az enolforma kivételesen fordul elő. A kettős szál biztonságát még az is segíti, hogy a bázisok között jelentékeny London-féle kölcsönhatások is kialakulnak.

A DNS-szálak egymás köré tekeredése végbemehet jobbra és balra is, ezért jobbmenetes (*a-*, *b-*, és *cDNS*) és balmenetes (*zDNS*) csavarulat is keletkezhet. A *bDNS*-t (B-form DNA) tekintjük a DNS élettani formájának, a szervezetben általában ez fordul elő. Az *aDNS* és a *cDNS* környezeti hatásokra (alacsony nedvesség és sótartalom) a *bDNS*-ből keletkeznek. Az *aDNS*-ben a bázispárok nem merőlegesek a kettős szál képzelte tengelyére – attól 19°-kal eltérnek –, aminek következtében a kis árok szinte eltűnik, a DNS megrövidül. Egy-egy menetnek megfelelően nem 10, hanem 11 nukleotid helyezkedik el. A *cDNS* a *bDNS*-től abban tér el, hogy benne egy-egy csavarulatot 9 nukleotid képez.

A *zDNS* nevét cikkcakkos (zig-zag) felcsavarodásáról kapta, amely a nukleozidok térbeli elhelyezkedéséből keletkezik. Szemben az *anti* helyzetű *a-* és *bDNS*-sel, a *zDNS*-ben a pirimidin-*anti*, a purinnukleozidok *szün* helyzetűek, ezért bennük csak egyféle árok található. Egy-egy csavarmenetet 12 nukleotid képez. A *zDNS* hosszabb és vékonyabb, mint a *bDNS*. Előfordul, hogy a DNS-nek csupán egy-egy rövidebb szakaszán alakul ki.

A két szálú DNS jóval állékonyabb, mint az egyszálú, mert a kettős csavarodás védi a bázisokat a károsító, másulást okozó vegyi és enzimhatásoktól. Erre utal pl. az is, hogy a citidin deaminációja, aminek következtében a citidinből uracil keletkezik, csak az egyszálú DNS-en következik be, a kétszálun nem. További előnye a kettős szerkezetnek, hogy ugyanazt a genetikai üzenetet a sejt két szálon is tárolja; a szálak egymás kiegészítői. Ha hiba keletkezik, a nukleotidsor a másik szálról teljesen helyreállítható.

A kettős szerkezet rugalmas, a DNS-folyamatokban, pl. génátíródás, DNS-másolás vagy DNS-javítás, a két szál szétválik, a folyamatokban résztvevő fehérjék csak így férhetnek a bázisokhoz. A szálak szétválasztását a DNS-helikázok végzik a hidrogénkötések felbontásával ATP-energia segítségével.

DNS-kettőződés *DNA replication* a DNS egészének lemásolása a sejt osztódása előtt, azért, hogy a számtartó sejtosztódásban mindkét utódsejtbe teljes DNS állomány kerüljön. A kettőződés csupán néhány órát vesz igénybe, melynek végeztével – átmenetileg – egy olyan sejt keletkezik, amelyben kétszer annyi DNS van, mint a megkettőződést megelőzően ($4n$, azaz négykészletes sejt). A $4n$ DNS állomány fele adódik át az osztódásban keletkező két leánysejt mindegyikébe, így a szülő- és leánysejtek – elviekben – genetikailag azonosak lesznek. A DNS-kettőződés meglehetősen pontos: 10^9 nukleotid lemásolására esik 1 hiba.

DNS-kettőződés és a kromatin átalakulása A DNS kettőződésének a kettőződési villákban szigorúan összhangban kell lennie a buborékban végbemenő kromatin átalakulásával. A DNS-szálak másolásához a DNS-láncnak el kell válnia a magtestecs hisztonmagjától, ami a magtestecs felbomlásával következik be. A magtestecsek, illetve hisztonok kikerülnek a kettőződési villából, hogy ne akadályozzák a kettőződést. A kettőződést követően, tehát a villa záródásakor azonnal helyre kell állítódnia a kromatinnak. A szabaddá vált hisztonok beépülnek az új magtestecsekbe. Ugyanakkor új hisztonok sokasága is képződik; ezek szintén

az új magtestecsek alkotói. Az új hisztonok szintén az S-szakaszban keletkeznek. Az új DNS-láncokhoz azonnal kapcsolódnak a hisztonok, létrehozva az új magtestecseket. Az újonnan képződött hisztonok a késlekedőszálat, az eredeti hisztonok a vezetőszálat tartalmazó DNS-lánchoz kötődnek.

Mint már tárgyaltuk, a magtestecseknek lényeges szerepe van a DNS-kettőződés folyamatának elindításában. A H4 hiszton 20-as lizinjének metilezése, valamint az 5-ös és 12-es lizinjének acetilezése lényeges az előkettőződési összes kialakításában. Az újonnan képződött H3 és H4 is acetilezett állapotban van az új magtestecsek kialakítása előtt.

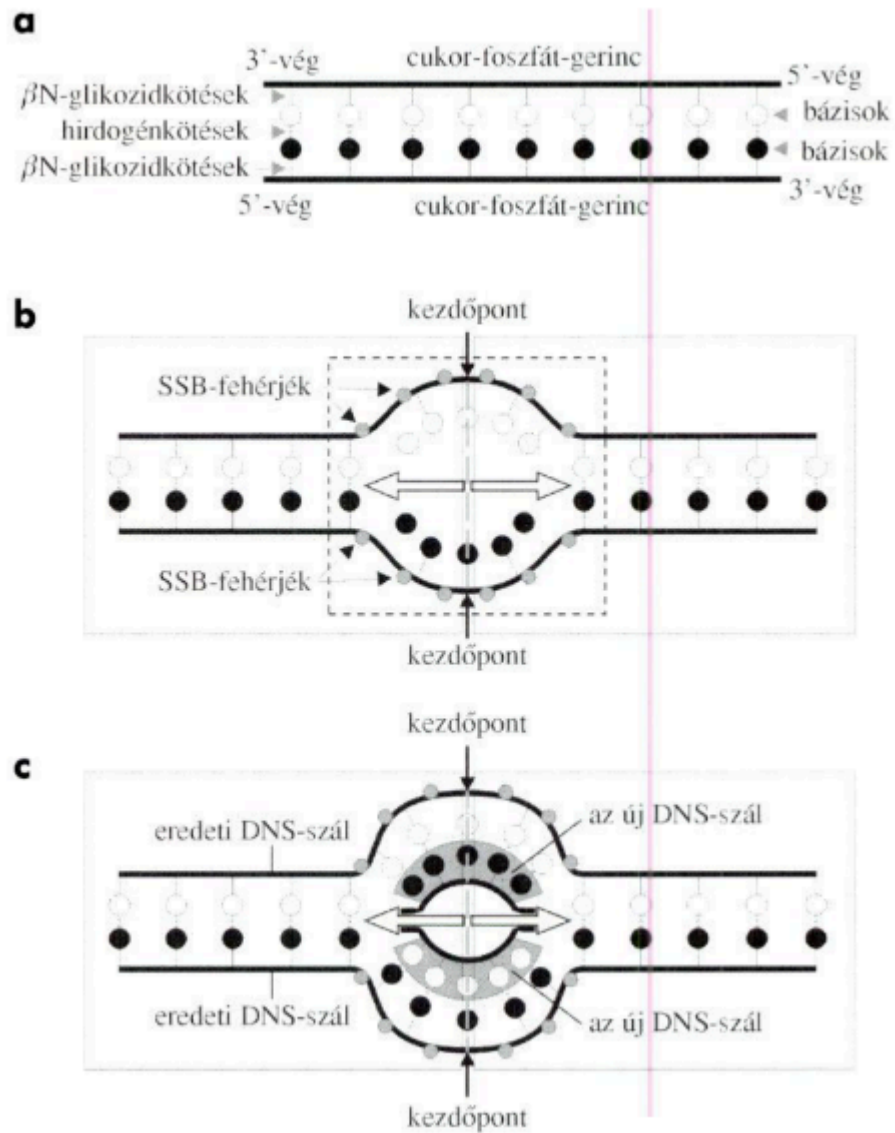
DNS-kettőződés és a sejtkör A kettőződés az S-szakaszban megy végbe, 6–8 óra alatt. Előkészítése azonban már a sejtosztódás végén az M-szakaszban és a G₁-szakaszban elkezdődik a kettőződési előösszes kialakulásával.

DNS-kettőződés folyamata Magsejtűekben, a DNS sok tízezer pontján (kezdőpont) indul egyszerre, de soha nem az egyenes szálú DNS végéről. Ha a kettőződés egy ponton indulna, nem férne bele a másolódáshoz rendelkezésre álló 6–8 órába.

A másolódás kezdőpontjai a DNS-szál pontosan meghatározott helyei, jellemzően ismétlődő, rövid bázissorok, amelyek könnyen szétválnak, és képesek bizonyos fehérjék megkötésére. Tevékenységük pontosan ellenőrzött, a *→kettőződési előösszes* (prereplicative complex) által. A folyamat négy szakaszra bontható.

DNS-kettőződés folyamatának kezdeti lépései egyetlen kettőződési buborékban
Ábra mutatja vázlatosan

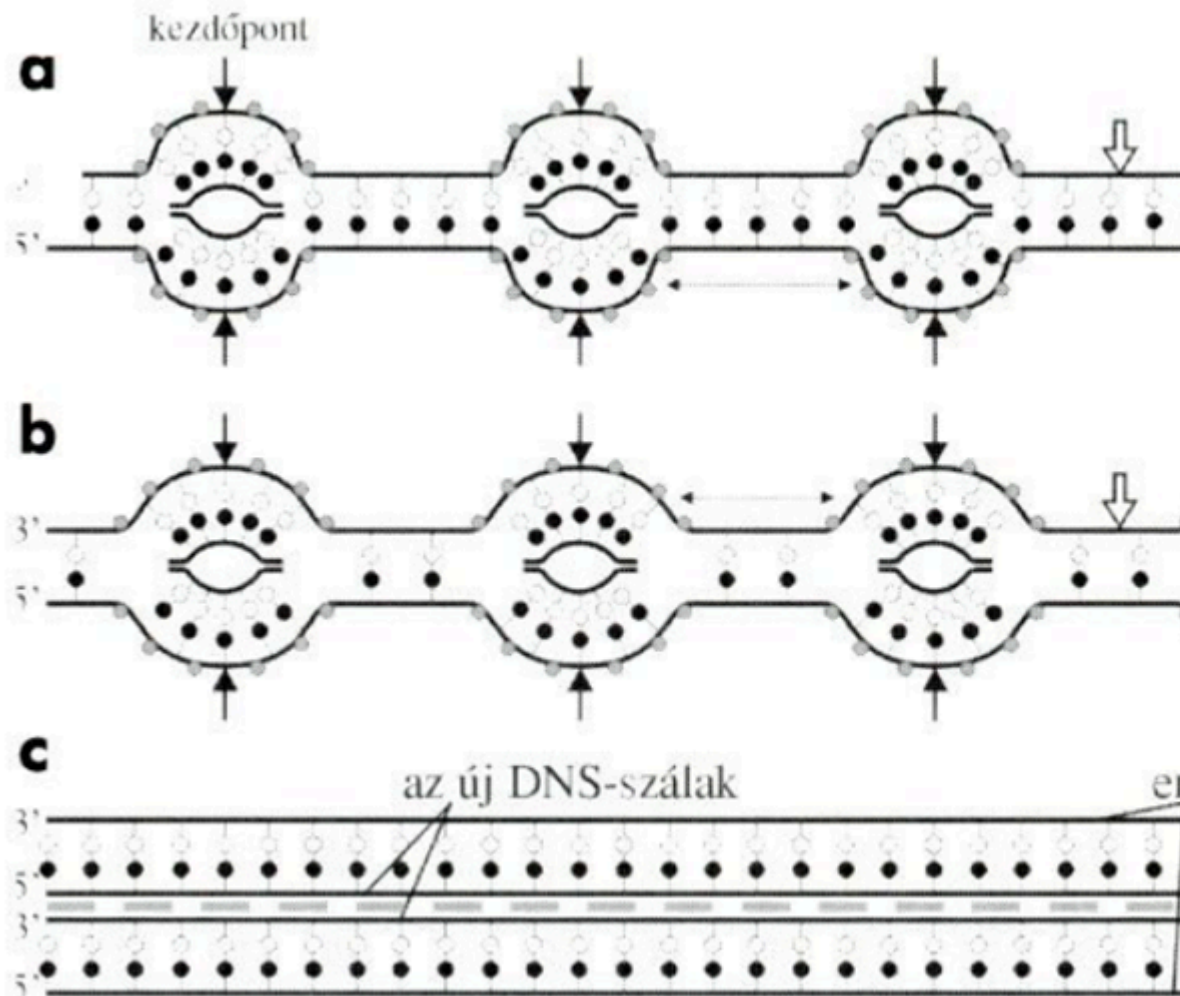
a. Az eredeti DNS-szál, az egyszerűség kedvéért kiegyenesítve. A vastag vízszintes vonalak a dezoxiribózok foszfátészterekkel összekötött láncolatát, a cukor-foszfátgerincet jelölik. A fekete és fehér karikák a bázisok jelei. A könnyebb azonosításért az egyik DNS-szálon elhelyezkedő bázisokat a ○ karikák, a másikon lévőket a ● karikák ábrázolják. A karikák tehát nem utalnak arra, hogy milyen fajta (adenin, timin, guanin vagy citozin) bázisról van szó. Látható, hogy a cukor-foszfát-gerinc ellentétes irányban – az egyik 5'–3' a másik 3'–5' helyzetben – a DNS-molekula külső felszínén helyezkedik el, a bázisok egymással hidrogénkötésekkel, a gerinchez pedig βN-glikozidkötéssel kapcsolódnak.



b. A DNS megkettőződése a kettőződési buborék (kerettel jelölve) kialakulásával kezdődik. A kezdőpontoknál (nyíllal jelölve) a két DNS-szál folyamatosan szétválik. Az átmenetileg egyesszálú DNS-szálakat az SSB fehérjék (single-strand-binding-proteins) rögzítik (vékony nyilakkal jelölve); az eredetileg kiegészült, egyesszálú DNS ugyanis, könnyen újra kettősszálú molekulává egyesülhet. A komplementer bázisok közötti hidrogénkötések felszakadásával a két minta DNS-szál eltávolodik egymástól, az így létrejövő szerkezetet nevezzük *kettőződési buboréknak*.

c. A hidrogénkötések felszakadását követően megindul az indító RNS-minta keletkezése, majd röviddel ezt követően az új DNS-szálak képződése. A folyamat az eredeti DNS-szálak mentén – azoktól védve –, a felnyílt, eredeti DNS-szálak bázissorrendének megfelelően halad. A folyamat egyszerre zajlik mindkét DNS-szálon. Ahol új DNS képződött, már nem kettő, hanem négy DNS-szál van jelen. Látható, hogy az egyik eredeti DNS-szálon képződő új DNS-szál bázissorrendje azonos a másik oldali eredeti minta DNS-szál bázissorrendjével (a \circ -val jelölt eredeti DNS-szálon képződő, \bullet -val jelölt új DNS-szál teljesen azonos az alsó \bullet -val jelölt DNS-szállal). A kezdőponttól a DNS-szál szétválása és az új DNS-szálak képződése mindkét irányba halad (\Rightarrow jelöli), aminek következtében két, egymással szemben elhelyezkedő, többé-kevésbé Y alakú képződmény, az úgynevezett kettőződési villák (replication forks) jönnek létre (vonalas téglalapokkal jelölve).

DNS-kettőződés folyamatának kezdeti lépései kiterjedten A fenti történések a DNS egészen egyszerre mennek végbe. Az ábra ezt mutatja, szintén vázlatosan.



a. A DNS-kettőződés egyszerre több kezdőpontról (nyilakkal jelölve) indul el, és – mint a vázlatos rajz mutatja – egyszerre több kettőződési buborék keletkezik, egymástól a DNS-szál eredeti szakaszaival elválasztva.

b. A DNS-másolódás folyamatosan halad előre, aminek következtében a kettőződési buborékok mindig nagyobbak lesznek, a köztük lévő eredeti DNS-szakaszok (vékony nyilakkal jelölve) hossza pedig rövidül. Az eredeti DNS-szál tehát egyszerre csak rövid DNS-szakaszok átmásolására alkalmas hosszúságon válik ketté, az új DNS-szálak pedig csak a szétnyílásoknak megfelelően képződhetnek.

c. A DNS-kettőződés befejező állapota. Az új DNS-szálak kialakultak, a kettőződési buborékok eltűntek. Az eredeti DNS-szál és a rajta képződött új DNS-szál ellentétes (5'–3', illetve 3'–5') elhelyezkedésű, és az új DNS-szál bázissorrendje azonos azzal az eredeti DNS-szállal, amelyiken a másik új DNS-szál képződött. Két újonnan képződött kettősszálú DNS molekula keletkezett (szaggatott vonallal elválasztva), mindegyikben egy eredeti és egy új DNS-szál van. Az eredeti és a róla másolódott új DNS-szálat tartalmazó DNS-szálat nevezzük kromatidának, a keletkezett két kromatidát pedig testvérkromatidáknak.

A DNS-szálak másolódásával egyidejűleg új magtestecsek formálódnak, amelyekre az új DNS-szálak rögvest rátekereslődnék.

DNS-kettőződési ártmány (kettőződési ártmány)* *DNA replication stress* a DNS kettőződését nehezítő külső vagy belső károsító hatás. Ilyen ártóhatás a szabálytalan nukleotidbeépülés, a rendellenes DNS-szerkezet, a törékenyhely, a kromatineltérés, a daganatgéntúlzás, a kettőződési fehérjék zavara, valamint külső károsító hatások. A kettőződési ártmány kialakulásának egyik kulcsszereplője a FHIT gén, amelyik a FRA3b gyakori törékenyhelyen (CFS FRA3B) van. Működéskiesése önmagában megzavarja a kettőződési szálágazást.

A kettőződési ártmány olyan sejtállapotot hoz létre, amelyet a kettőződési szálágazás lassulása jellemez, aminek következtében megtorpanhat a DNS-szál kettéválása (fork pausing), egyenlőtlené válhatnak a testvérágak (sister fork asymmetry), vagy ingataggá válhat a folyamat (increased fork instability). Ha a kettőződési ártmány kifejezett, avagy a DNS törékeny (törékenyhelyek), megállhat a szálágazás (fork stalling), és ha az ATM és ATR nem állítja helyre, a szálágazat összeesik (fork collapse), DNS-hiba keletkezik. A DNS-kettőződési ártmány egyik legsúlyosabb következménye a DNS-ingatagság.

DNS-kettőződési hibák és javításuk A DNS-kettőződésbe hiba csúszhat: előfordulhat például, hogy nem kiegészítő bázis épül be, vagy kevesebb, avagy éppen több, aminek következtében hibás DNS keletkezik. Messze a leggyakoribb a nem megfelelő pár kapcsolódása.

A polimeráz rendkívül pontosan másol, nagyjából 100 000 másolásra esik 1 hiba, ami sejtosztódásonként 120 000.

A kettőződésben keletkező hibák egy részét a *kettőződési DNS-polimerázok* (replicative DNA polymerases) észlelik, az exonukleáz tevékenységgel azonnal kivágják, új nukleotid beépítésével javítják. A javításnak ezt a formáját hibaelenőrzésnek (proofreading) nevezik. A kettőződési hibák 99%-a így kijavítódik. A DNS-kettőződés tehát nagyon pontos. A még maradt 1–2%-nyi hibát, a sejt a párhibajavító enzimrendszer segítségével hozza helyre a kettőződést követően.

Ha a hibát a párhibajavító rendszer sem állítja helyre, másulásként marad meg és adódik tovább a következő sejtnevezédeknek. Például az eredeti DNS-ben C társul G-vel, amely kettőződési hiba következtében C–A társulássá alakul. A következő kettőződésnél a C–A-t tartalmazó DNS lesz a mintaszál. A C bázis G-vel fog társulni, az eredeti DNS-szál keletkezik. Az A bázis viszont T-vel, egészen más bázispár kerül az eredeti (C–G) helyére.

DNS-kivágás az egyik DNS-szál (általában az 5'-végű) exonukleáz általi eltávolítása a DNS végéről.

DNS-kötő fehérjék *DNA binding proteins* a DNS-hez elektronkötéssel kapcsolódó fehérjék; ezek alakítják ki a kromoszómák térszerkezetét, formálják, szabályozzák a DNS-t. Sajátos gomolyokkal (DNS-kötő gomolyok) fűződnek a DNS-hez. Legtöbbjük →cinkujj gomolyokkal kapcsolódik, pl. TF3A-ban 37 ilyen gomoly

kapcsolódik egymáshoz hajlékony szálakkal; ezek 37, 4–12 nukleotidnyi helyen fűződnek a DNS-hez. Sokféle DNS-kötő fehérje ismert: →CTCF, →TF3A, →ZiF268

DNS-kötő gomolyok *DNA binding domains, DBDs* a DNS 4–12 bázispárnyi szakaszával fajlagosan kötődő gomolyok. A DNS-kötő fehérjéket ezek alapján csoportosítjuk. Többféle mintázatúak, pl. előfordul bennük:

- *cinkujj* mintázat* (zinc finger motif) 25 aminosavnyi ujjszerű hurokmintázat, amelyben négy állandó aminosav (két cisztein, két hisztidin) két cinkiont köt; ezek ismétlődnek egymás után.
- *α-csavarodás–hurok–α-csavarodás* mintázat* (helix-loop-helix motif) hurokelemmel lazán összekötött, egymást fedő α-csavarodások; ez a leggyengébb kapcsolásmintázat.
- *leucinos zármintázat** (leucine zipper motif) kétfordulatú csavarmenetszerű aminosavsor, amelyben minden hetedik aminosav leucin; ez ismétlődik mindkét fordulatban.
- *α-csavarodás–fordulás–α-csavarodás* mintázat* (helix-turn-helix motif) rövid kapcsolóval összekötött, DNS-fajlagosan összekapaszkodott két α-csavarodás. Stb.

bZIP gomoly (*basic leucine zipper domain*) víztaszító leucinben és lizin–argininben gazdag felismerő részeket tartalmaz – az előző a kettőződést, az utóbbi a DNS-hez kapcsolódást hozza létre.

cinkujj gomoly* zinc-finger domain több, ujjszerű alakulatot (cinkujj mintázat) tartalmaz; képes az RNS-sel is társulni.

MYB (vírusfehérje [avian *myeloblastomatosis virus*] nevéből származik) a kromoszómák végrészének kétszálú DNS-éhez fajlagosan kapcsolódó gomoly; a GGTTAG/CCAATC mintázatot ismeri fel.

DNS-ligáz *DNA ligase* a dezoxiribonukleotidokból felépülő töredékszakaszokat (DNS-kettőződésben az Okazaki-töredékeket) – a bázishiányok kitöltése nélkül –, energia (ATP) felhasználásával kapcsolja össze egyetlen foszfodiészter-kötéssel. Ezzel az új DNS-szál folyamattá válik, a hiányosságok megszűnnek. Az enzim az 5'-foszfát (5'-P) és a 3'-OH között alakítja ki a kötést; az 5'-dRP-vel (5'-dezoxiribóz-foszfát) nem hoz létre kötést. (→Okazaki-töredékek)

DNS-ligáz-1 (LIG1) A báziskivágó javításban és a DNS-kettőződésben vesz részt.

DNS-ligáz-3α (LIG3α) A báziskivágó javításban vesz részt a sejtmagban és az energiatestecsben is (mitokondrion)

DNS-másulás *DNA mutation (mutáció)* az emberi örökítőanyagban bekövetkező vegyi módosulás. Ezek a módosulások érinthetik az örökítőanyag kódoló és nem kódoló szakaszait egyaránt, jellemzően, de nem kizárólag (irányított másulás), véletlenszerűek, és lehetnek maradandóak, avagy időlegesek. A másulás járhatnak az örökítőanyag bázissorrendjének megváltoztatásával, de létrejöhetnek olyan vegyi

változásokkal is, amelyek a bázissorrendet alapvetően nem befolyásolják (átírási irányító változások).

(Az egyetlen bázisra vonatkozó változást *pontmásulásnak** [point mutation], *egynukleotidos változásnak* [single nucleotide variation; SNV] és *egybázisú sokalakúságnak** [single nucleotide polymorphism, SNP] is nevezik.)

A DNS változásának több formája ismert:

- *nukleotidcsere/báziscsere* (single nucleotide variation, SNV). (→ bázispárcsere)
- *nukleotid többlet, nukleotidvesztés* (insertion, deletion). (→ bázis többlet és bázisvesztés)
- *részkettoződés*, amely valamely DNS-szakasz kétszereződése, többszöröződése. (→ részkettoződés)
- *részhiány*, amely valamely nagyobb DNS-szakasz törlődése.
- *ismétletbővülés*, amely az ismétletek, legtöbbször a mikroismétletek rendellenes többszöröződése. (→ ismétletbővülés)

A DNS-másulás hatása szerint beszélünk:

- *DNS-eltérésről**, amely betegséget, fejlődési rendellenességet nem okozó DNS-másulás. Lehet:
 - *néma DNS-eltérés**, amelyben megváltozott RNS és/vagy fehérje nem keletkezik;
 - *változtató DNS-eltérés**, amelyben keletkezik megváltozott RNS és/vagy fehérje.
- *DNS-csorbáról**, amely betegséget, fejlődési rendellenességet okozó DNS-másulás.

A DNS-másulás keletkezése szerint megkülönböztetünk:

- *Örökletes (csírasejtes) DNS-másulást** (germline [hereditary] mutation), ami a csírasejtben lévő báziseltérés. A szülők valamelyikétől (a pete- vagy az ondósejtből) öröklődik, és jelen van az utód mindegyik sejtjében.
- *Szerzett (testi) DNS-másulást** (acquired [somatic] mutation), ami a személy életében keletkező génelterés; csak néhány sejtben – amelyekben kialakult, és amelyek azokból származnak – van jelen, nem adódik tovább az utódokba.

A DNS-beli helye szerint lehet → *génmásulás, ismétletmásulás*.

DNS-metilezés *DNA methylation* metilcsoport (CH₃) elektronkötése a DNS citozinjának 5-ös szénatomához – 5-metil-citozin keletkezik. A metilcsoportot a DNS-metil-transzferáz csatolja az S-adenozil-metioninról. A metilcsoport majdnem mindig ahhoz a citozinhoz kapcsolódik, amelyet guanin követ; ezt nevezzük CpG-helynek (→ CpG-sziget) – írják mCG (methylation of cytosine followed by guanin) formában is. A CpG nukleotidkettősök az emberi nukleotidlánc 1%-át teszik ki; 70–80%-uk metilezett.

A citozin metilezése a génműködés szabályozásának törzsökös formája, meghatározóan befolyásolja a génátíródást. Mivel a génen kívülről szabályozódik, epigenetikai szabályozásnak nevezzük. Jelentősen változik az egyedfejlődés idején, majd állandósul. Fontos szerepe van a sejtnövekedés, a sejtelkülönülés, az

éreképződés, a DNS-hiba javításának irányításában, az X-kromoszóma némításában (X chromosome inactivation), a genomlenyomatban (genomic imprinting), az embrionális szövetek kialakulásában stb.

Az indító (promoter) környéki metilezés gátolja a génátíródást, a gén némává válik – ez a terület gazdag CpG-szigetekben és más átíráshelyek-kötőhelyekben. A génen belüli metilezés (gene body methylation) serkenti az átíródást, és gátolja az átíródás meghibásodását. A fokozó (enhancer) metilezésének jelentősége bonyolultabb, valószínűleg nemcsak az átíráshely kapcsolódásával függ össze.

Az olyan citozin metilezését, amelyet adenin (A), citozin (C) vagy timin (T) követ (tehát nem guanin), nem CpG-metilezésnek nevezzük, szokásosan CpH vagy mCH formában írjuk (H = A, C vagy T). Ez az őssejtekben (ébrényi sejtekben) és az idegsejtekben (neuronokban) fordul elő.

A DNS metilezését a TET1, TET2, TET3 (ten-eleven translocation) enzim ellensúlyozza: ezek az enzimek oxidálják az 5-metil-citozint. A metilezés szabályozáshoz tartoznak még az „olvasó” fehérjék (reader proteins), amelyek a metilezett DNS-hez kapcsolódnak, és kromatint alakító fehérjéket és fehérjeösszleteket toboroznak. Ilyenek a methyl-CpG binding domain fehérjék (MBD fehérjék) és bizonyos átíráshelyek.

A DNS metilezés kétféleképpen befolyásolhatja a gén működését: meggátolja, hogy az átíráshely kapcsolódjék hozzá, de talán még fontosabb az MBD-fehérjék kötése: az MBD-fehérjék ugyanis további fehérjéket, mint hiszton-deacetiláz és más kromatinformáló fehérjéket kapcsolnak, amelyek befolyásolják a hisztonokat, és tespedt kromatinok (heterokromatinok) keletkeznek.

A CpG kettősök csökkent metilezettsége (hypomethylation) a folyamatos génátíródáshoz vezet (géntúlműködés), fokozott metilezettsége (hypermethylation) pedig alulműködéssel jár.

A DNS metilezési zavarai összefüggnek sokféle betegséggel, reumás és idegbetegségekkel, valamint a rákokkal is. A rákoknál összességében csökken a metilezés a genomban (általános alulmetilezés), egyes szabályozó gének területén viszont fokozott (túlmethylation).

Mivel a ráksejtek és az ép sejtek metilezése eltér, a metilezés formája lehet daganatjelző, pl. a SEPT9 gén fokozott metilezése jellemző a vastagbélrákokra. Az emberi sejtekben jóformán csak a citozin metileződik, nagyrítván azonban az adenin is: N6-metil-adenin keletkezik. Ez is gátolja a génkifejeződést, főleg az X kromoszómához kapcsolt géneknél. Fontos szerepet tulajdonítanak neki az ébrényi és a magzati fejlődésben.

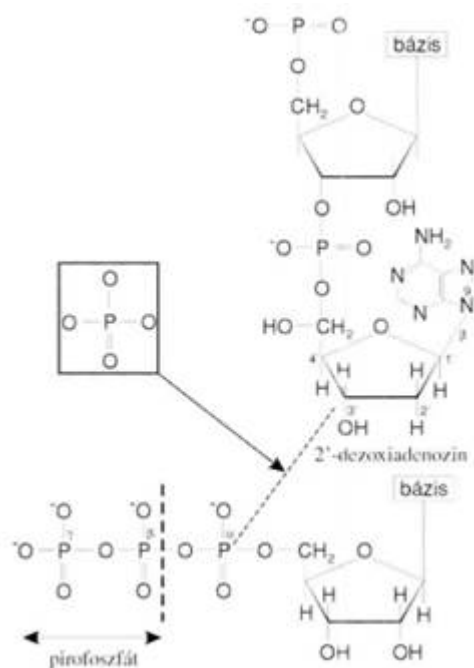
DNS-metil-transzferáz (DNA methyltransferase, DNMT) fehérjecsald, amelynek három tagja, a DNMT3A, DNMT3B és a DNMT1 metilezi a DNS-t. A DNMT3A és 3B főleg a korai fejlődés szakaszában működik, a sejtosztódások S-szakaszában leginkább az DNMT1 tevékenykedik. DNS-metil-transzferáz a metilcsoportot DNS citozinjának 5-ös szénatomjához csatolja az S-adenozil-metioninról, és 5-metil-citozin keletkezik. (→DNS-metilezés)

A metilcsoportot a ten-eleven translocation (TET) enzimcsalád három tagja, TET1, TET2 és TET3 távolítja el: elektront von el az 5-metil-citozinból. A TET és a DNMT fehérjék szerkezete nagyon hasonló, ezért nevezik őket DNS-metilező íróknak és törlőknek (DNA methylation writers, erasers).

DNS-mintázatok *DNA motifs* másodlagos DNS-szerkezetek (non-B-DNA structures). A DNS elsődleges, kettős csavarodású szerkezetétől (B-DNA) eltérő DNS-alakzatok (észleletek); az átírásefehérjék ezek alapján ismerik fel kapcsolódási helyüket. Szerepük meghatározó számos sejtfolyamatban: génkifejeződés, DNS-kettőződés, DNS-átrendeződés, immunválasz, végrészek megtartása. Gyakran keletkezik bennük hiba; másulásuk betegséghez vezethet. Sok és sokféle DNS-mintázat fordul elő: E-doboz, G-négyes, i-mintázat, DNS-hármas (DNA-triplex), zDNS és a DNS-kereszt (DNA-cruciform).

DNS-polimeráz (POL) *DNA polymerase* DNS-t képező enzim. Megkülönböztetünk DNS-függő és RNS-függő DNS-polimerázt. Az előbbi a DNS-t, az utóbbi az RNS-t használja mintafelületként.

DNS-függő DNS-polimeráz *DNA dependent DNA polymerase* kettős hatású: a nukleozid 5'-trifoszfát α -helyzetű foszfátját köti a nukleotidlánc végét képező 3'-OH csoporthoz diészterkötéssel, másrészt 3' \rightarrow 5' exonukleáz hatású. Minden új nukleotid beépítése előtt ellenőrzi a legutolsót, és ha nem megfelelő, kivágja, majd beépíti helyette a megfelelőt. A polimeráz csak a 3'-OH-csoporthoz képes kapcsolódni, egyébként nem tevékeny. A kapcsolódás tehát 5' \rightarrow 3' irányú, fordítva (3' \rightarrow 5' irányban) nem jön létre. Eközben a nukleozid 5-trifoszfát α és β jelzésű foszfátja közötti kötés vízelvonás mellett felszakad, a β és γ jelzésű foszfátot tartalmazó pirofoszfát szabaddá válik. Az emberi DNS-polimerázok



mindig csak a már meglévő nukleotidlánchoz kapcsolnak újabb nukleotidot, két szabad nukleotidot nem képesek összekötni. A báziskivágó javításban a POL β , POL δ/ϵ és a POL λ , a párhijajavításban a POL β , POL ϵ vesz részt

DNS-polimeráz- α (POL α) *DNA polymerase alfa (DNA Pol α)* a primáz enzimmel együttesen a késlekedő DNS-szál darabjait építi.

DNS-polimeráz- β (POL β) *DNA polymerase beta (DNA Pol β)* a legkisebb polimeráz (39 kDa, 335 aminosav). Két gomolya van: a DNS-t képző *polimeráz gomoly* és a dezoxiribóz-foszfátot hasító *liáz gomoly*. Nincs benne a 3' \rightarrow 5' keretolvasó exonukleáz. A polimeráz-X családba tartozik. Részt vesz a DNS-hiba báziskivágó javításában. (\rightarrow DNS-hibák)

DNS-polimeráz- γ (POL γ) *DNA polymerase gamma (DNA Pol γ)* az energiatestecs (mitochondrion) DNS-ének képzésében vesz részt.

DNS-polimeráz- δ (POL δ) *DNA polymerase delta (DNA Pol δ)* negytagú enzimösszetes: a DNS kettőződésében a vezetőszálat és a késlekedőszálat képezi. A négy alegysége a POL1, POL2, POL3 és a POL4, amelyeket a *POL1, POL2, POL3*, illetve a *POL4* kódol.

DNS-polimeráz- ϵ (POL ϵ) *DNA polymerase epsilon (DNA Pol ϵ)* törzsökös, négyegységes enzim, képezi a vezetőszálat, részt vesz a DNS-hiba báziskivágó javításában. (\rightarrow DNS-hibák)

DNS-polimeráz- λ (POL λ) *DNA polymerase lambda (DNA Pol λ)* a DNS-hiba báziskivágó javításában vesz részt. (\rightarrow DNS-hibák)

RNS-függő DNS-polimeráz *RNA dependent DNA polymerase* az RNS-ről képez DNS-t. Szokványos néven fordított transzkriptáz.

DNA recombination \rightarrow DNS-átrendeződés

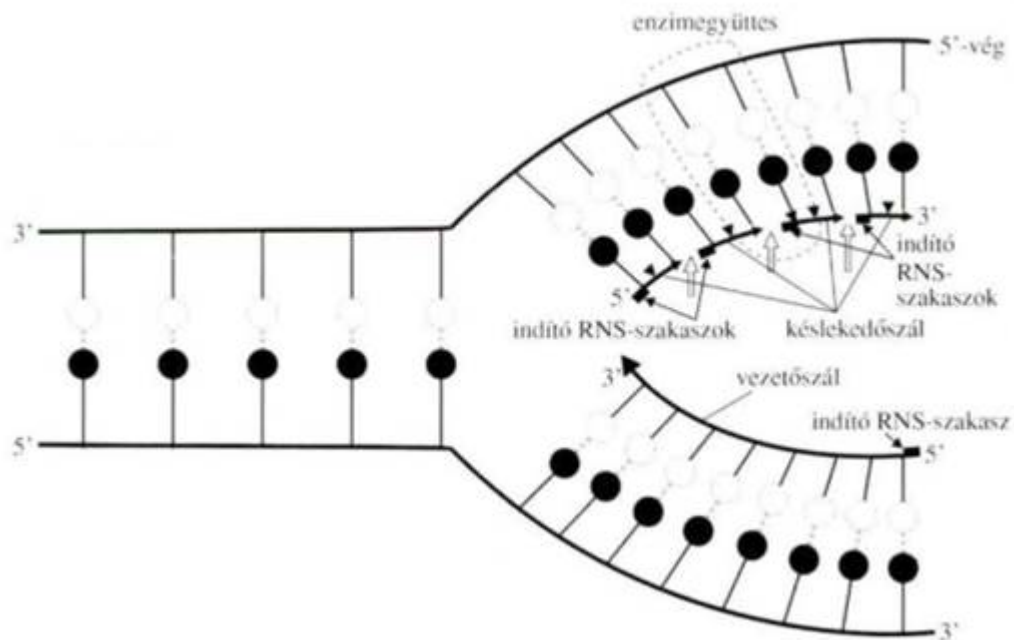
DNS-sokalakúság* *DNA polymorphism* valamely népesség legalább 1%-ában előforduló DNS-változat. (\rightarrow sokalakúság)

DNS-szabályozók a DNS működését irányító molekulák. Két csoportot, a DNS-ben lévő és a DNS-en kívüli szabályozókat különböztetjük meg. Az előbbieket a DNS-beli szabályozók (cis-acting regulatory elements, CREs), a *szabályozó bázissorok*. (\rightarrow DNS-elemek) Az utóbbiak a *bázissor-szabályozók* (trans-acting regulatory elements, TREs, epigenetic regulators) a bázissorok tevékenységét irányító molekulák; nem változtatnak a bázissorokon. (\rightarrow bázissor-szabályozás)

DNS-szál *DNA strand* a DNS egyik fele: nukleotidok (dezoxiribózok, foszfát és bázis) foszfodiészter-kötéssel kapcsolódott hosszú sora. Két DNS-szál gyenge kötésekkel egymás köré tekeredve alkotja a DNS-t. A DNS-folyamatokban a két szál átmenetileg elválík; feladatuk szerinti megkülönböztetésükre más az elnevezésük. A génátírásban azt a DNS-szálat, amelynek bázissorrendje megegyezik az RNS bázissorrendjével, kódoló vagy pozitív (sense, értelmes) szálnak nevezzük, a mintául szolgáló pedig a negatív (antisense, értelmetlen) szál. Ez utóbbi másolódik, ezért mintaszálnak is mondjuk. A kódoló DNS-szál a másolódott szál, vagyis az RNS. A DNS-kettőződésben a másolódó, vagyis a minta DNS-szálat szülői, a másolódott szálat pedig leány DNS-szálnak nevezzük.

DNS-szálok képződési folyamata a kettőződési villákban megy végbe. Az új DNS-szál 5' \rightarrow 3' irányban képeződik, ezért legelőször az 5'-végen lévő nukleotid párja épül be; a továbbiak a 3'-vég felé haladva társulnak. Ebből következik, hogy a minta-DNS leolvasása 3' \rightarrow 5' irányú, mert csak akkor jöhet létre a megfelelő

összépár
osodás.
Például a
minta
DNS-szál
első
bázisa
adenin, a
másoló
szál első
bázisána
k timin
kell. A
kezdőpo
nttól
kiindulv



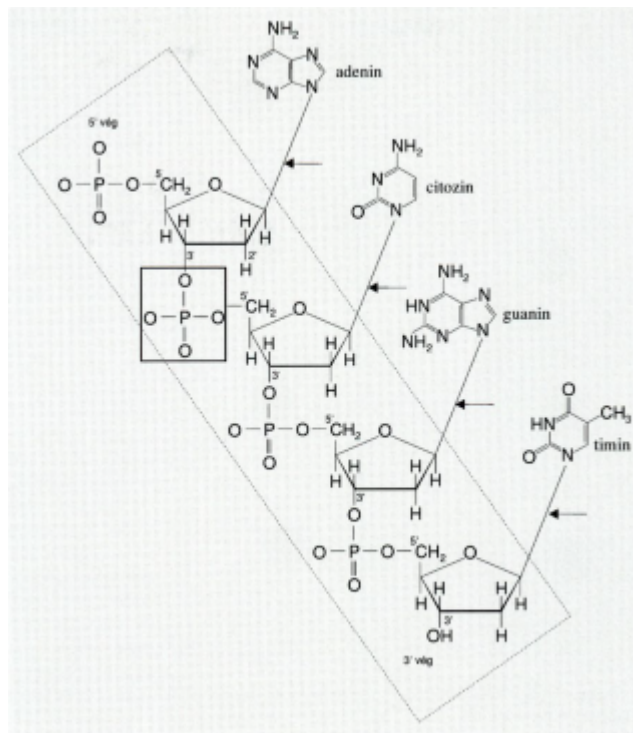
a, az egyik minta DNS szálon az egyik, míg a másik minta-DNS szálon az előbbivel ellentétes irányba indul meg az új DNS-szálak felépítése. Ezek az új DNS-szálak a kettőződési buborék növekedésével azonos ütemben, folyamatosan jönnek létre (vezetőszálak, leading strands). A vezető DNS-szál képződése a villa keletkezési irányával – az eredeti DNS-lánc szétválásával – megegyező irányba halad. A kezdőponttól $3' \rightarrow 5'$ irányban ugyanakkor nem indulhat képződés a kettőződési villa növekedésének irányában. Ezeken a kezdőpont mögötti területeken a mintaszálak hurkot formálnak, és az új DNS-szál csak ennek a huroknak egy darabján jöhet létre. Emiatt a kezdőpont mögötti területeken az új DNS-szál csak szakaszokból (Okazaki-fragmentumok) jön létre, amely folyamat több időt vesz igénybe, mint az új DNS-szálak keletkezése a kezdőpont előtti területeken, ezért az új DNS-szálak Okazaki-darabokból felépülő részeit késlekedő szálaknak nevezzük.

A DNS-szakaszokat piciny – egyetlen foszfodiészterkötésnyi – hiányok (nick) (vastag nyilakkal jelölve) választják el. A töredékszakaszok tehát rövid RNS- és rövid (1000–1500 nukleotid) DNS-szakaszból állnak. Az ábrán az is látható, hogy a kettőződési villákban a mintaszálak leolvasási (a vezető- és a késlekedőszálon is) egyezik $3' \rightarrow 5'$ irányú.

- *A DNS-szálak összekapcsolása.* A töredékszakaszok hossza tehát nem változik; az egyik végükön az RNS-darab lebomlik, a másikon ugyanilyen hosszú DNS-szakasz képződik. A folyamat eredményeképpen két, hiánnyal elválasztott töredékszakasz van egymás mellett, de ezeket már csak DNS alkotja. A végek foszfodiészterkötéssel kapcsolódnak a DNS-ligáz közreműködésével, energia felhasználásával. A kötésekkel a késlekedőszál is folyamattossá válik, de rövidebb a hiányok összhosszával, ezért további nukleotidok kapcsolódnak hozzá. Ha a rövidülést nem sikerül kiegyenlíteni, a DNS minden sejtosztódással rövidebbé válik, a génműködés is zavart szenved, az osztódás megáll.

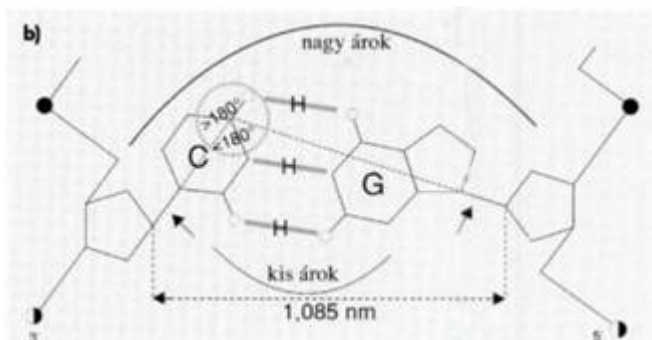
DNS-szerkezet

▪ A DNS-szál szerkezete. A szaggatott vonallal körülzárt területen a dezoxiribóz molekulák foszfodiészter-kötésekkel kapcsolt sorozata látható – ez a DNS gerince (dezoxiribózlánc, backbone). A vastag vonallal körberajzolt rész az egyik foszfodiészter-kötést jelöli; látható, hogy a kötés két dezoxiribóz egy-egy, a 3', illetőleg az 5'-szénatomjához kapcsolódik, ezért beszélünk 3', 5'-foszfodiészter-kötésről (a 3'-szénatom OH-ja egyesül az 5'-szénatom foszfátjával). (→foszfodiészter-kötés) Az 5'-szénatomon kapcsolt dezoxiribóz a 3'-szénatomjával kötődik a



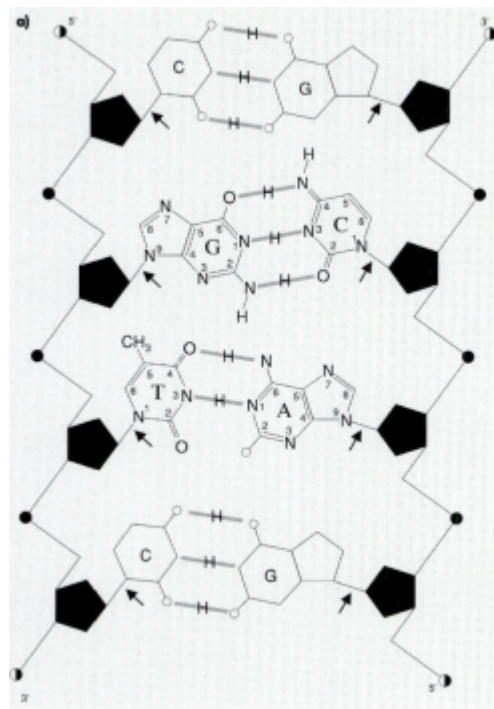
következő dezoxiribóz 5'-szénatomjához stb. Értelmszerűen a sorozat két végén a dezoxiribóz csak egy-egy kötéssel kapcsolódik. A sorozat legfelső (upstream) tagjának 5'-szénatomján foszfát van – ezt nevezzük 5'-végnek –, a legalsó tagjának (downstream) 3'-szénatomján pedig OH – 3'-vég. (Nagyon ritkán előfordulhat, hogy az 5'-szénatomon OH csoport van – a foszforsavval észteresített foszfátcsoport nem alakul ki.) A foszfátnak és az OH-csoportnak is van töltése, ezért a nukleinsav töltéssel bíró molekula. A bázisok nem vesznek részt a gerinc kialakításában, kilógnak belőle; a dezoxiribózokhoz N-glikozidos kötésekkel kapcsolódnak (nyilakkal jelölve). A gerinc minden eleme egyforma, a hozzájuk kötődő bázisok sorrendje azonban változó. A DNS leírását 5'→3' irányban adjuk meg a bázisok egybetűs betűszóival. Az ábrán látható szakasz: 5' ACGT 3' (adenin, citozin, guanin, timin). A DNS egészében a bázisok (a nukleotidok) milliói egymás mellett vannak semmi nem választja el őket. A DNS egyes elemeinek (gének, ismétlete stb.) tisztán tevékenységük szerinti. Az egységek szerkezeti alapon nem különülnek el.

▪ A kettős DNS-szál szerkezete. A két DNS-szálat a bázisok kapcsolják össze hidrogénkötésekkel. A gerinc a DNS külső, a bázisok a belső részét alkotják. A szemben lévő bázisok egymás kiegészítői (complementary bases), az egyik



purinbázis, a másik pirimidinbázis, vagyis egy egygyűrűs és egy kétgyűrűs bázis kötődik össze. Kizárólag a kiegészítő bázispárok kapcsolódhatnak: az egyik DNS-szál adeninje (A) a másik timinjével (T) – A–T párosodás –, illetve az egyik guaninja (G) a másik citozinjával (C), G–C párosodás. A kiegészítő bázispárok szigorúan meghatározott társulása egyszerű térbeli elhelyezkedésükből adódik: csak az egymással szemben lévő adenin és timin, illetve guanin és citozin kerülnek olyan helyzetbe, hogy köztük hidrogénkötés alakuljon ki. Az adenin (A) és a timin (T) között két, a guanin (G) és a citozin (C) között három hidrogénkötés jön létre (H-val

jelölve), ezért az utóbbi erősebb. Kétféle hidrogénkötés (N-H...O, N-H...N) fordul elő; ezek kötéstávolsága különböző. A hidrogénkötés térben irányított, akkor a legerősebb, ha egyenes vonalú. Egyenes vonalúságának megtartása fontos a csavarulat kialakításában. A DNS-szálak végein egy-egy kötetlen 5'- és 3'-szénatom van. Kinagyított részlet, amelyen jól látható, hogy a szemközti nukleotidok egymástól pontosan meghatározott távolságra (1,085 nm) vannak, de nem pontosan szemben, aminek következtében az egymással bezárt szögük az egyik oldalon nagyobb, a másikon kisebb, mint 180° (szaggatott vonallal jelölve). A DNS feltekeredett állapotában a nagyobb szögnél nagyobb, a kisebb szögnél kisebb behúzóadás keletkezik. Az előbbit nagy ároknak, az utóbbit kis ároknak nevezzük.



DNS-topoizomeráz (TOP) DNS-t hasító, újraegyesítő enzim. Háromfélé (topoizomeráz-1 [TOP1], topoizomeráz-2 [TOP2], topoizomeráz-3 [TOP3]) ismerünk. Átmenetileg meghasítják a DNS-t, majd, a DNS megfelelő átalakulása után, egyesítik. A törések a kettőslánc egyik (TOP1, 3) vagy mindkét (TOP2) DNS-szálát érinthetik. Ahol törés keletkezik, a DNS alakja és elhelyezkedése megváltozik. Egy DNS-szál megszakadása DNS ernyedést, mindkét szál megszakadása DNS-alultekeredést okoz. A topoizomerázok ezeket a szerkezeti módosulásokat gátolják.

Ténykedésük átmeneti köztes terméke az elektronszálalással kapcsolódó tirozil-DNS-foszfodiészter (tyrosyl-DNA complex). Ha a topoizomeráz működése gátolt vagy nem megfelelő, a tirozil-DNS-foszfodiészter tirozinja a tört véghez rögzül, és gátolja a DNS működését, másolódását; a sejt elpusztul. A topoizomeráz-1 köztes termékeként keletkező tirozil-DNS-foszfodiészter a 3'-véghez, a topoizomeráz-2 folyamatában keletkező a 5'-P-véghez kapcsolódik (felszaporodva a kettős töréseken rendkívül mérgező). A folyamatot *TOP1, TOP2 tyrosyl-DNA cross linkage/link*-nek nevezik. Egyéb elnevezés: *single strand brake with tyrosyl-DNA covalent linkage*; magyarul: *TOP1/2 tirozil-DNS-keresztkötés**. Ezeket a keresztkötéseket a tirozil-DNS-foszfodiészterázok (TDP) bontják. A TDP1 a 3'-végen, és alakítja 3'-P végződésűvé, melyet a PNKP (polynucleotide kinase 3'-phosphatase) alakít 3'-OH-vá. Ez azért fontos, mert a DNS-polimeráz csak az OH-csoporthoz képes kapcsolódni. A TDP1 a 3'-foszfoglitolát végződést is bontja, hasonlóan az APE1-hez. A TDP2 az 5'-végen bont, helyreállítja az 5'-P-t.

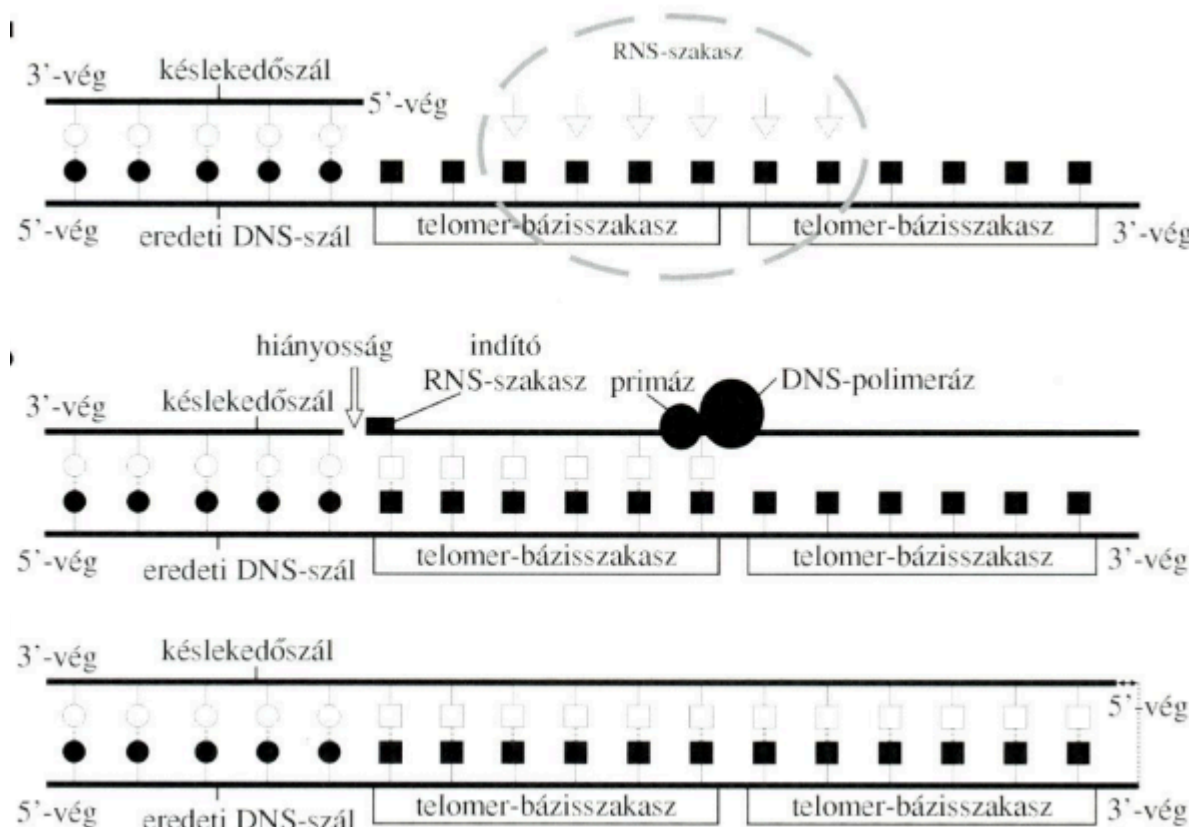
A topoizomerázok baktériumok létezésében meghatározók, mivel a baktériumok DNS-ét alakítják a létezésüknek megfelelően. Gátlásuk a baktériumok pusztulásához vezet, ezért a topoizomeráz-gátlók hatásosak a bakteriális fertőzések leküzdésében; antibiotikumok.

DNS-válaszelemek* *response elements* rövid bázissorok egyes gének indítóiban vagy a fokozóiban; fajlagosan kötik a gént serkentő átírásfehérjéket. Gyakran olyan rövid egyenes vagy ellentett ismétletekből állnak, amelyeket változó számú bázispárok választanak el. Jelen kell lenniük ahhoz, hogy a sejt válaszoljon valamilyen ingerre, pl. hormonokra (hormonválaszelemek).

Nagyon sokféle válaszelem ismert:

[cAMP response element \(CRE\)](#); [B recognition element](#); [AhR-, dioxin- or xenobiotic-responsive element](#); [hypoxia-responsive elements](#); [hormone response element](#); [estrogen response elements \(EREs\)](#), [androgen response elements \(AREs\)](#); [serum response element \(SRE\)](#); [retinoic acid response elements \(RAREs\)](#); [peroxisome proliferator hormone response elements \(PPREs\)](#); [metal-responsive element \(MRE\)](#); DNA damage response element (DRE); hormone E-doboz; [IFN-stimulated response elements \(ISREs\)](#); [ROR-response element](#); [glucocorticoid response element \(GRE\)](#); [calcium-response element CaRE1](#); [antioxidant response element \(ARE\)](#); [p53 response element](#); thyroid hormone response element; growth hormone response element (GHRE); sterol response element; polycomb response elements (PREs); [vitamin D response element \(VDRE\)](#); [rev response element \(RRE\)](#) stb.

DNS-változat* a DNS bázissorának csekély mértékben eltérő egyénsajátos formája. A DNS mindenkinben némileg más; jószérivel nincs két teljesen azonos DNS-sű egyed. Ezeket a némileg eltérő DNS-formákat nevezzük DNS-változatoknak. A DNS >99%-ka minden egyedben egyforma.



DNS-végrészek másolása A kromoszómavégek, a végrészek (telomers), hat-nyolc nukleotidos ismétletekből állnak.

a. Az újonnan képződött DNS-lánc 5'-vége a késlekedő-, a 3'-vége az eredeti DNS-szál; a szálak egyforma hosszúak. Az utóbbihoz a telomeráz hozzákapcsolt két hatnukleotidos ismétlődő bázissort (végrész-bázisszakaszt) (■ négyzetekkel jelölve). A bázissor a telomerázban lévő RNS bázissorrendje szerinti.

b. A végrész-bázisszakaszok mintafelszínül szolgálnak. A primáz és DNS-polimeráz ennek alapján képezik a késlekedő DNS-szál 5'-végénél az utolsó töredékszakaszt. Ez a töredékszakasz szintén két, hat-hat nukleotidot tartalmazó végrész-bázisszakaszból áll.

c. A töredékszakasz összekapcsolásakor az RNS-nukleáz eltávolítja az indító RNS-szakaszt; a késlekedő DNS-szál – az 5'-végénél – ennyivel rövidebb marad.

A végrészek csak azokban a sejtekben kettőződnek, amelyekben tevékeny telomeráz enzim van jelen. A telomeráz – vagy a telomeráz-működés – szöveteink nagy részében idővel csökken, de néhány sejtformában, mint például a szöveti őssejtekben, az ivarsejtekben vagy a daganatsejtekben folyamatos.

dominant (domináns) → *uralkodó*

dosage compensation → *mennyiségegyenlítés*

DP (**dimerization partner**) **fehérjék** *transcription factor* DP fehérjecsalád, átíráshéjék. Az E2F fehérjékhez kötődnek, kettőst képezve (innen kapták a nevüket) tevékenyek. Az emberi sejtekben háromféle fordul elő: a DP1, a DP2 és a nem régen felfedezett DP3. A DP1 és DP2 serkentő: az E2F–DP1/2 kettősként kapcsolódnak a célgének indítójához, és fokozzák a gének átíródását. A DP3 gátló hatású. A sejtör és a sejtvégzet szabályozásában vesznek részt.

DPE (downstream promoter element) (→indító)

DREAM **össztes** DP, RB-szerű (p107/p130), E2F (E2F4/5) és MUVb fehérjékből tevődik össze; az elnevezés a kezdőbetűk betűszója. A MUVb (*multi-vulval class B*) fehérjének számos alegysége (LIN9, LIN37, LIN52, LIN54 és RBBP4) ismert. A DREAM össztes fő feladata a sejtör megállítása, a sejt nyugalmi állapotba (G₀-szakasz) helyezése. A p53-mal társulva szabályozza a G₁–S és a G₂–M átmenetet.

DROSHA a ribonukleáz-3 enzim (RNáz-3), amely kétszálú RNS-fajlagos fehérje, a kétszálú RNS-t hasítja, az egyszálúhoz nem tud kapcsolódni. Az elsődleges miRNS-nek az elő-miRNS-sé alakítását végzi a sejtmagban. A ribonukleáz-nagycsalád második osztályának (ribonukleáz-3) tagja: két ribonukleáz-3 és a 3'-végen egy dsRBD (double strand ribonuclease binding) gomolya van. A DROSHA gén kódolja, amely az 5-ös kromoszóma rövid karján található (5p13.3).

A DROSHA a DGCR8 (PASHA) fehérjével társulva kettőst hoz létre (DROSHA-együttes); ennek tagjaként hasítja a pri-miRNS szárhurkos szerkezetét, kialakítva a pre-miRNS-t, amely aztán a sejt plazmába szállítódik. A DROSHA rendellenessége miRNS-zavart okoz, amelynek számos rákfolyamatban jelentős szerepe van. (→DGCR8, DICER1, ribonukleáz nagycsalád)

DROSHA-együttes (DROSHA microprocessor complex) a DROSHA és a DGCR8 fehérje által kialakított, ~600 kDa nagyságú együttes a sejt magban. A DGCR8 kapcsolódik a kétszálú RNS-hez, a DROSHA pedig kivágja azt. A pri-miRNS-nek pre-miRNS-sé alakítása a feladata. Az együttes az elsődleges, vagyis a pri-miRNS-t rögtön kapcsolja, és kivágja a szárhurkokat (~25 nukleotid) átlagosan 10 nukleotid hosszú véggel. Így keletkezik a pre-miRNS. Egyes sejtekben más fehérjék, pl. DEAD box RNA helicases, heterogeneous nuclear ribonucleoproteins is kapcsolódnak hozzá.

duplication (duplikáció) → kétszereződés

dura mater → agyburok

durranógáz két rész hidrogénből (H_2) és egy rész oxigénből (O_2) álló gázelegy, amely robbanásveszélyes. A durranógáz vízzé alakulásával (durranógáz-vegyülés) energia szabadul fel. A vegyülésben két hidrogénmolekula és egy oxigénmolekula vegyül egymással és két vízmolekula keletkezik ($2 H_2 + O_2 \rightarrow 2 H_2O + \text{energia}$). A durranógáz hajtóereje nagy (1,23 V); a hidrogén és oxigén 2:1 arányú elegye meggyújtva robban.

dyad position → hisztonkötött DNS