

Таблица 1. Основные белки известных путей репарации двойных разрывов ДНК у человека, дрожжей и резушки Таля

Путь репарации ДР ДНК	<i>Saccharom yces cerevisiae</i>	<i>Homo sapiens</i>	<i>Arabidopsis thaliana</i>	Функция
Белки активации путей репарации и клеточного ответа на повреждения ДНК	TEL1	ATM	AtATM	Серин/треонин протеинкиназа. Активация путей клеточного ответа на двойные разрывы ДНК
	Mec1	ATR	AtATR	PI3K протеинкиназа; серин/треонин протеинкиназа. Участвует в детекции односторонних разрывов ДНК и в клеточном ответе на образование свободной одноцепочечной ДНК, промежуточного субстрата репарации двойных разрывов. Возможно, принимает участие в инициации A-NHEJ пути репарации в области теломер
	–	p53	–	Транскрипционный фактор, регулятор клеточного цикла, у млекопитающих – важнейший опухолевый супрессор
	RAD9	53BP1	AtRad9 (RAD9 cell cycle checkpoint control-like protein of <i>Arabidopsis thaliana</i>)	Ингибирует нуклеазное расщепление свободных концов ДНК. Белок-медиатор выбора пути репарации
Гомологическая рекомбинация (HR)	RAD50**	Rad50**	AtRad50**	Связывание с ДНК; чекпоинт ДР ДНК. ДНК-зависимая АТФаза; входит в комплекс MRX (MRN) вместе с Mre11 и XRS2/Nbs1
	Mre11**	Mre11**	AtMre11**	3'-5' экзонуклеаза; процессинг концов ДНК в сайте ДР; чекпоинт ДР ДНК. Входит в комплекс MRX (MRN) вместе с RAD50 и XRS2/Nbs1
	XRS2**	Nbs1**	AtNbs1**	Связывание с ДНК; чекпоинт ДР ДНК. Входит в комплекс MRX (MRN) вместе с Mre11 и RAD50
	SAE2**	CtIP**	AtCom1/AtGr1**	Эндонуклеаза; перемещение цепей ДНК

	RAD51	RAD51 (hRad51)	AtRad51	Гомолог RecA, образование одноцепочечной петли ДНК
	Dmc1	Dmc1	AtDmc1	Гомолог RAD51.
	RAD52*	Rad52*	AtRad52*	Связывание с одноцепочечной ДНК и отжиг комплементарной цепи; медиатор рекомбинации. Взаимодействует с RAD51 и RPA
	RAD54	Rad54	AtRad54	Связывание с АТФ; связывание с ДНК; хеликазная активность. Медиатор рекомбинации
	RAD55- RAD57	–	–	Связывание с одноцепочечной ДНК. Медиатор рекомбинации.
	RAD59	–	–	Однонитевой отжиг
	–	Rad51B	AtRad51B	Связывание с одноцепочечной ДНК. Медиатор рекомбинации
	–	Rad51C	AtRad51C	
	–	Rad51D	AtRad51D	
	–	Xrcc2	AtXrcc2	
	–	Xrcc3	AtXrcc3	
	–	Brcal	AtBrcal	
	–	Brca2	AtBrca2-1, AtBrca2-2	Медиатор рекомбинации
	Exo1*	Exo1*	AtIG18090*	Экзонуклеаза.
	Sgs1	BLM	AtRecQ4A	Связывание с АТФ. RecQ хеликаза.
	Pol4**	Pol X family*	Pol X family*	Процессинг концов ДНК в сайте ДР, заполнение гэпов (пробелов) в ДНК
	Slx1-Slx4	SLX1- SLX4	endo/excinucl ease amino terminal domain- containing protein (NP_199135.1 , Q9FHS4), AtMUS81	Структуроспецифические эндонуклеазы. Резольвазы структур Холлидея
	RNR1 RNR2	RRM1 RRM2	AtRnr1 (RNR1) AtRnr2 (RNR2A)	Рибонуклеотид редуктаза. Катализирует синтез de novo деоксирибонуклеотидов (dNTPs), необходимых для синтеза ДНК
	Rfa1 Rfa2	RPA1 RPA2	AT4G19130, RPA70C; AtRPA2, RPA32B	Репликативный протеин А. Связывается с одноцепочечной ДНК, что сохраняет концы одноцепочечной ДНК от образования неканонических структур
	Dna2*	DNA2*	emb2411*	5'-3' флэп эндонуклеаза
	Top3	DNA topoisomer ase III	AtTop3a	Топоизомераза Релаксирует суперскрученную ДНК,

		alpha (ТОРОIIa)		что делает возможным разрешение двойной структурой Холлидея белком BLM
	CDC9*	DNA ligase I (LIG1)*	AtLig1*; AT1G49250*	АТФ-зависимая ДНК-лигаза.
Негомологическое соединение концов (NHEJ)	Ku70	Ku70	AtKu70	Связывание с концами однонитевой ДНК, их защита от экзонуклеаз и удержание вместе
	Ku80	Ku80	AtKu80	Протеинкиназа (каталитическая субъединица)
	–	DNA-PKcs	–	
	Snm1/Pso2	Artemis	SNM1/PSO1	Процессинг концов ДНК в сайте ДР. Эндонуклеаза, 5'-3' экзонуклеаза
	Pol4**	Pol X family*	Pol X family*	Процессинг концов ДНК в сайте ДР, заполнение гэпов (пробелов) в ДНК.
	Trp1*	PNK*	–	Процессинг концов ДНК в сайте ДР. 3'-ДНК фосфатаза, 5'-ДНК киназа
	Tdp1	Tdp1	At5G15170	Участие в отщеплении модифицированных нуклеотидов в сайте ДР ДНК. 3'-ДНК фосфатаза
	DNL4***	DNA ligase IV (LIG4)***	AtLig4***	АТФ-зависимая ДНК-лигаза
	Lif1	XRCC4	AtXRCC4	Связывание с ДНК. Образует комплекс с Lig4
	NEJ1	XLF	–	Связывается с комплексом Lig4/XRCC4
	–	PARP1***	AtPARP1 (ZAP)***	Связывание с ДНК. НАД+АТФ-рибозилтрансферазная активность
	–	PARP2	AtPARP2 (APP)	Связывание с ДНК. НАД+АТФ-рибозилтрансферазная активность
	–	DNA ligase III (LIG3)***	–	АТФ-зависимая ДНК-лигаза
	–	XRCC1**	AtXRCC1**	Образует комплекс с Lig3
–		AtLig6	АТФ-зависимая ДНК-лигаза	
–	Srs2**	AtSrs2**	Хеликаза/транслоказа. Подавляет HR путем удаления RAD51 филаментов с концов одноцепочечной ДНК	
Однонитевой отжиг (SSA)	RAD52*	Rad52*	AtRad52*	Связывание с одноцепочечной ДНК и отжиг комплементарной цепи; медиатор рекомбинации. Взаимодействует с RAD51 и RPA
	RAD27*	FEN1*	AT5G26680*	5'-флэп эндонуклеаза

	RAD1*	ERCC4 (XPF)*	AtRAD1*	Входит в состав флэп эндонуклеазного комплекса RAD1/ RAD10.
	RAD10*	ERCC1*	AtRAD10 (AtERCC1)*	Входит в состав флэп эндонуклеазного комплекса RAD1/ RAD10.
	Dna2*	DNA2*	emb2411*	5'-3'-флэп эндонуклеаза.
	CDC9*	DNA ligase I (LIG1)*	AtLig1*; AT1G49250*	АТФ-зависимая ДНК-лигаза
«Запасной» путь негомологического соединения концов (В-NHEJ)	–	PARP1***	AtPARP1 (ZAP)***	Связывание с ДНК. НАД+АТФ-рибозилтрансферазная активность.
	–	XRCC1**	AtXRCC1**	Образует комплекс с Lig3
	Srs2**	–	AtSrs2**	Хеликаза/транслоказа. Подавляет HR путем удаления Rad51 филаментов с концов одноцепочечной ДНК
	–	DNA ligase III (LIG3)***	–	АТФ-зависимая ДНК-лигаза
	DNL4***	DNA ligase IV (LIG4)***	AtLig4***	АТФ-зависимая ДНК-лигаза
Альтернативный (DNA-РК независимый) путь негомологического соединения концов (А-NHEJ)	RAD50**	Rad50**	AtRad50**	Связывание с ДНК; чекпоинт ДР ДНК. ДНК-зависимая АТФаза; входит в MRX (MRN) комплекс вместе с Mre11 и XRS2/Nbs1
	Mre11**	Mre11**	AtMre11**	3'-5' экзонуклеаза; процессинг концов ДНК в сайте ДР; чекпоинт ДР ДНК. Входит в комплекс MRX (MRN) вместе с RAD50 и XRS2/Nbs1
	XRS2**	Nbs1**	AtNbs1**	Связывание с ДНК; чекпоинт ДР ДНК. Входит в комплекс MRX (MRN) вместе с Mre11 и RAD50
	SAE2**	CtIP**	AtCom1/ AtGr1**	Эндонуклеаза; перемещение цепей ДНК
	–	PARP1***	AtPARP1 (ZAP)***	Связывание с ДНК. НАД+АТФ-рибозилтрансферазная активность
	–	XRCC1**	AtXRCC1**	Образует комплекс с Lig3
	RAD27*	FEN1*	AT5G26680*	5'-флэп эндонуклеаза
	Tpp1*	PNK*	–	Процессинг концов ДНК в сайте ДР. 3'-ДНК фосфатаза, 5'- ДНК киназа
	–	DNA ligase III (LIG3)***	–	АТФ-зависимая ДНК-лигаза
	DNL4***	DNA ligase IV (LIG4)***	AtLig4***	АТФ-зависимая ДНК-лигаза
Микрогомологически опосредованно	RAD50**	Rad50**	AtRad50**	Связывание с ДНК; чекпоинт ДР ДНК. ДНК-зависимая АТФаза; входит

е соединение концов (ММЕJ)				в комплекс MRX (MRN) вместе с Mre11 и XRS2/Nbs1
	Mre11**	Mre11**	AtMre11**	3'-5' экзонуклеаза; процессинг концов ДНК в сайте ДР; чекпоинт ДР ДНК. Входит в комплекс MRX (MRN) вместе с RAD50 и XRS2/Nbs1
	XRS2**	Nbs1**	AtNbs1**	Связывание с ДНК; чекпоинт ДР ДНК. Входит в комплекс MRX (MRN) вместе с Mre11 и RAD50
	SAE2**	CtIP**	AtCom1/ AtGr1**	Эндонуклеаза; перемещение цепей ДНК
	Exo1*	Exo1*	AtIG18090*	Экзонуклеаза
	Srs2**	—	AtSrs2**	Хеликаза/транслоказа. Подавляет HR путем удаления RAD51 филаментов с концов одноцепочечной ДНК
	RAD1*	ERCC4 (XPF)*	AtRAD1*	Входит в состав флэп эндонуклеазного комплекса RAD1/ RAD10
	RAD10*	ERCC1*	AtRAD10 (AtERCC1)*	Входит в состав флэп эндонуклеазного комплекса RAD1/ RAD10
	Pol4**	Pol X family*	Pol X Family*	Процессинг концов ДНК в сайте ДР, заполнение гэпов (пробелов) в ДНК
	Pol η, Pol ζ, Pol θ	Pol η, Pol ζ, Pol θ (Pol Y, Pol B, Pol A families)	AtPol η, AtPol ζ, AtPol θ (Pol Y, Pol B, Pol A families)	ДНК-полимеразы. Заполнение образующихся в ходе резекции гэпов (пробелов) в ДНК. Полимеразы низкой точности (потенциально мутагенные)
	—	PARP1***	AtPARP1 (ZAP)***	Связывание с ДНК. НАД+АТФ-рибозилтрансферазная активность
	—	DNA ligase III (LIG3)***	—	АТФ-зависимая ДНК-лигаза
	DNL4***	DNA ligase IV (LIG4)***	AtLig4***	АТФ-зависимая ДНК-лигаза

Примечание. Звездочками обозначены те белки, относительно которых есть сведения об их участии в нескольких путях репарации ДР. Количество звездочек – число дополнительных репаративных путей, в которые вовлечен белок (если звездочки нет, то протеин специфичен для данного пути репарации). Источники: [12, 16, 18, 19, 45, 59, 64, 67, 68, 90, 116], а также on-line инструменты UniProt и p-blast на портале www.ncbi.com.