

МИНОБРНАУКИ РОССИИ



Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования
«Российский государственный гуманитарный университет»
(ФГБОУ ВО «РГГУ»)

ИНСТИТУТ ЛИНГВИСТИКИ
КАФЕДРА ЕВРОПЕЙСКИХ ЯЗЫКОВ

**«Перевод научных текстов со второго иностранного языка»
Рабочая программа дисциплины**

45.03.02 Лингвистика, профиль «Перевод и переводоведение»

Квалификация выпускника: академический бакалавр
Форма обучения – очная

РПД адаптирована для лиц
с ограниченными возможностями
здоровья и инвалидов

Москва 2020

Перевод научных текстов со второго иностранного языка Рабочая программа
дисциплины *(модуля)*

Составитель(и):

ст. преподаватель Дудко Е.Н.

УТВЕРЖДЕНО

Протокол заседания кафедры ЕЯ № 1 от 31.08.20

ОГЛАВЛЕНИЕ

1. Пояснительная записка

1.1 Цель и задачи дисциплины

1.2. Формируемые компетенции, соотнесённые с планируемыми результатами обучения по дисциплине

1.3. Место дисциплины в структуре образовательной программы

2. Структура дисциплины

3. Содержание дисциплины

4. Образовательные технологии

5. Оценка планируемых результатов обучения

5.1. Система оценивания

5.2. Критерии выставления оценок

5.3. Оценочные средства (материалы) для текущего контроля успеваемости, промежуточной аттестации обучающихся по дисциплине

6. Учебно-методическое и информационное обеспечение дисциплины

6.1. Список источников и литературы

6.2. Перечень ресурсов информационно-телекоммуникационной сети «Интернет»

7. Материально-техническое обеспечение дисциплины

8. Обеспечение образовательного процесса для лиц с ограниченными возможностями здоровья и инвалидов

9. Методические материалы

9.1. Планы практических (семинарских, лабораторных) занятий

9.2. Методические рекомендации по подготовке письменных работ

Приложения

Приложение 1. Аннотация дисциплины

Приложение 2. Лист изменений

1. Пояснительная записка

1.1. Цель и задачи дисциплины

Цель дисциплины: дать студенту знания, умения и навыки, необходимые ему для осуществления его профессиональной деятельности в области письменного перевода текстов разных регистров и стилей. Задачи:

- научить студента анализировать стиль исходного текста и находить адекватные пути его воссоздания на русском языке;
- научить его создавать эквивалентный перевод исходного текста с учетом всех требований русского языка;
- научить его ориентироваться в массиве стилистических приемов русского языка;
- научить его приемам передачи на русском языке культурно-специфичной информации, заложенной в тексте;
- дать ему инструментарий, достаточный для дальнейшего самостоятельного решения проблем, возникающих в его профессиональной деятельности.

Задачи курса:

- научить студента анализировать стиль исходного текста и находить адекватные пути его воссоздания на русском языке;
- научить его создавать эквивалентный перевод исходного текста с учетом всех требований русского языка;
- научить его ориентироваться в массиве стилистических приемов русского языка;
- научить его приемам передачи на русском языке культурно-специфичной информации, заложенной в тексте;
- дать ему инструментарий, достаточный для дальнейшего самостоятельного решения проблем, возникающих в его профессиональной деятельности.

Содержание дисциплины охватывает круг теоретических вопросов и практических проблем, связанных с переводом публицистики, а также текстов официальной и деловой направленности.

1.2. Формируемые компетенции, соотнесённые с планируемыми результатами обучения по дисциплине:

- ПК-9 (владение основными способами достижения эквивалентности в переводе и способностью применять основные приемы перевода);
- ПК-10 (способностью осуществлять письменный перевод с соблюдением норм лексической эквивалентности, соблюдением грамматических, синтаксических и стилистических норм).
- ПК-11 (способностью оформлять текст перевода в компьютерном текстовом редакторе)

В результате освоения дисциплины обучающийся должен:

- знать способы достижения эквивалентности в переводе,
- уметь применять основные приемы перевода, свободно выражать свои мысли, адекватно используя разнообразные языковые средства с целью выделения релевантной информации, умеет использовать этикетные формулы в устной и письменной коммуникации, осуществлять письменный перевод с соблюдением норм лексической эквивалентности, соблюдением грамматических, синтаксических и стилистических норм, умеет оформлять текст перевода в компьютерном текстовом редакторе, работать с электронными словарями и другими электронными ресурсами,
- владеть основными дискурсивными способами реализации коммуникативных целей высказывания применительно к особенностям текущего коммуникативного контекста, основными способами выражения семантической, коммуникативной и структурной преемственности между частями высказывания, основными особенностями официального, нейтрального и неофициального регистров общения, методикой предпереводческого анализа текста, способствующей точному восприятию исходного высказывания, методикой подготовки к выполнению перевода, включая поиск информации в справочной, специальной литературе и компьютерных сетях.

1.3. Место дисциплины в структуре образовательной программы

Дисциплина относится к вариативной части блока дисциплин учебного плана.

Для освоения дисциплины необходимы знания, умения и владения, сформированные в ходе изучения следующих дисциплин и прохождения практик: Второй иностранный язык.

В результате освоения дисциплины формируются знания, умения и владения, необходимые для изучения следующих дисциплин и прохождения практик: ГИА.

2. Структура дисциплины

Структура дисциплины для очной формы обучения

Общая трудоёмкость дисциплины составляет __ з.е., __ ч., в том числе контактная работа обучающихся с преподавателем __ ч., промежуточная аттестация __ ч., самостоятельная работа обучающихся, в т.ч. курсовая работа __ ч.

№ п/ п	Раздел дисциплины/темы	Семестр	Виды учебной работы (в часах)					Формы текущего контроля успеваемости, форма промежуточно й аттестации (по семестрам)	
			Контактная				Промежуточная аттестация		Самостоятель- ная работа
			Лекции	Семинар	Практические занятия	Лабораторные занятия			
	<i>Раздел 1. Перевод научных текстов.</i>	1			46			20	устный ответ на занятии письменный перевод фрагментов текста
	<i>зачёт с оценкой</i>	1			2			4	<i>письменный перевод текста</i>
	Итого:				48			24	

3. Содержание дисциплины

Особенности научного текста. Различия в характере и организации научного текста в русскоязычной и немецкоязычной традициях. Нейтральность научного текста.

Терминологическая насыщенность научного текста. Безэквивалентная лексика. Клише научного языка. Принципы перевода текстов, принадлежащих к различным видам научного дискурса.

Генерирование и первичное редактирование переводов.

4. Образовательные технологии

При реализации программы дисциплины используются различные *образовательные технологии* – аудиторные занятия проводятся в виде семинаров-дискуссий, коллоквиумов.

Самостоятельная работа студентов подразумевает работу под руководством преподавателя (консультации и помощь в составлении переводов, работе с литературными и справочными источниками, отборе материала) и индивидуальную работу студента в компьютерном классе или библиотеке при подготовке к зачету.

Целью практических занятий является углубление, систематизация и закрепление теоретических знаний в процессе самостоятельной работы и приобретение новых знаний.

Основные задачи занятий:

- научить студента анализировать стиль исходного текста и находить адекватные пути его воссоздания на русском языке;
- научить его создавать эквивалентный перевод исходного текста с учетом всех требований русского языка;
- научить его ориентироваться в массиве стилистических приемов русского языка;
- научить его приемам передачи на русском языке культурно-специфичной информации, заложенной в тексте;
- дать ему инструментарий, достаточный для дальнейшего самостоятельного решения проблем, возникающих в его профессиональной деятельности.

Практические занятия проходят в виде развернутой беседы.

5. Оценка планируемых результатов обучения

5.1. Система оценивания

Критерии оценки работы на практическом занятии:

- оценка «отлично» выставляется студенту, если он перевел текст адекватно и эквивалентно, показав глубокие знания и умение применять изученный материал на практике;
- оценка «хорошо» выставляется студенту, если он перевел текст в общем правильно, показал элементы применения материала в практической деятельности;
- оценка «удовлетворительно» выставляется студенту, если он перевел текст достаточно верно, но допустил многочисленные неточности;
- оценка «неудовлетворительно» выставляется студенту, если перевод выполнен с грубыми ошибками.

Форма контроля	Макс. количество баллов	
	За одну работу	Всего
Текущий контроль:		
- опрос	5 баллов	30 баллов
- участие в дискуссии на семинаре	5 баллов	10 баллов
- контрольная работа (темы 1-3)	10 баллов	10 баллов
- контрольная работа (темы 4-5)	10 баллов	10 баллов
Промежуточная аттестация (указать форму)		40 баллов
Итого за семестр (дисциплину) зачёт/зачёт с оценкой/экзамен		100 баллов

Полученный совокупный результат конвертируется в традиционную шкалу оценок и в шкалу оценок Европейской системы переноса и накопления кредитов (European Credit Transfer System; далее – ECTS) в соответствии с таблицей:

100-балльная шкала	Традиционная шкала		Шкала ECTS
95 – 100	отлично	зачтено	A
83 – 94			B
68 – 82	хорошо		C
56 – 67	удовлетворительно		D
50 – 55			E
20 – 49	неудовлетворительно	не зачтено	FX
0 – 19			F

5.2. Критерии выставления оценки по дисциплине

Баллы/ Шкала ECTS	Оценка по дисциплине	Критерии оценки результатов обучения по дисциплине
100-83/ А,В	«отлично»/ «зачтено (отлично)»/ «зачтено»	<p>Выставляется обучающемуся, если он глубоко и прочно усвоил теоретический и практический материал, может продемонстрировать это на занятиях и в ходе промежуточной аттестации. Обучающийся исчерпывающе и логически стройно излагает учебный материал, умеет увязывать теорию с практикой, справляется с решением задач профессиональной направленности высокого уровня сложности, правильно обосновывает принятые решения.</p> <p>Свободно ориентируется в учебной и профессиональной литературе.</p> <p>Оценка по дисциплине выставляется обучающемуся с учётом результатов текущей и промежуточной аттестации.</p> <p>Компетенции, закреплённые за дисциплиной, сформированы на уровне – «высокий».</p>
82-68/ С	«хорошо»/ «зачтено (хорошо)»/ «зачтено»	<p>Выставляется обучающемуся, если он знает теоретический и практический материал, грамотно и по существу излагает его на занятиях и в ходе промежуточной аттестации, не допуская существенных неточностей.</p> <p>Обучающийся правильно применяет теоретические положения при решении практических задач профессиональной направленности разного уровня сложности, владеет необходимыми для этого навыками и приёмами.</p> <p>Достаточно хорошо ориентируется в учебной и профессиональной литературе.</p> <p>Оценка по дисциплине выставляется обучающемуся с учётом результатов текущей и промежуточной аттестации.</p> <p>Компетенции, закреплённые за дисциплиной, сформированы на уровне – «хороший».</p>

Баллы/ Шкала ECTS	Оценка по дисциплине	Критерии оценки результатов обучения по дисциплине
67-50/ D,E	«удовлетворительно»/ «зачтено (удовлетворительно)»/ «зачтено»	<p>Выставляется обучающемуся, если он знает на базовом уровне теоретический и практический материал, допускает отдельные ошибки при его изложении на занятиях и в ходе промежуточной аттестации.</p> <p>Обучающийся испытывает определённые затруднения в применении теоретических положений при решении практических задач профессиональной направленности стандартного уровня сложности, владеет необходимыми для этого базовыми навыками и приёмами.</p> <p>Демонстрирует достаточный уровень знания учебной литературы по дисциплине.</p> <p>Оценка по дисциплине выставляется обучающемуся с учётом результатов текущей и промежуточной аттестации.</p> <p>Компетенции, закреплённые за дисциплиной, сформированы на уровне – «достаточный».</p>
49-0/ F,FX	«неудовлетворительно»/ не зачтено	<p>Выставляется обучающемуся, если он не знает на базовом уровне теоретический и практический материал, допускает грубые ошибки при его изложении на занятиях и в ходе промежуточной аттестации.</p> <p>Обучающийся испытывает серьёзные затруднения в применении теоретических положений при решении практических задач профессиональной направленности стандартного уровня сложности, не владеет необходимыми для этого навыками и приёмами.</p> <p>Демонстрирует фрагментарные знания учебной литературы по дисциплине.</p> <p>Оценка по дисциплине выставляется обучающемуся с учётом результатов текущей и промежуточной аттестации.</p> <p>Компетенции на уровне «достаточный», закреплённые за дисциплиной, не сформированы.</p>

5.3. Оценочные средства (материалы) для текущего контроля успеваемости, промежуточной аттестации обучающихся по дисциплине

Контрольные вопросы

1. Какие ошибки могут возникать при переводе и почему?
2. Что такое безэквивалентная лексика и каковы подходы к ее передаче в переводе?
3. Как может отражаться в переводе личность переводчика?
4. Чем отличается перевод от пересказа?
5. В чем состоят особенности построения русскоязычного научного текста в отличие от немецкого?
6. В чем проявляется эмоциональная нейтральность научного текста?
7. Какие проблемы для перевода представляет терминологическая насыщенность научного текста?
8. Какую роль в научном тексте играет безэквивалентная лексика?
9. Приведите примеры клише, свойственных научному языку, и их соответствий на русском языке.

Тексты для перевода на зачете

Denisova-Mensch

Die Denisova-Menschen[1] waren eine Population der Gattung Homo, die eng verwandt ist mit den Neandertalern und wie diese den anatomisch modernen Menschen (Homo sapiens) nahe steht, jedoch genetisch von beiden Arten unterschieden werden kann. In der englischsprachigen Fachliteratur werden sie Denisova hominins oder kurz Denisovans genannt.

Johannes Krause und Svante Pääbo vom Max-Planck-Institut für evolutionäre Anthropologie in Leipzig gelang es im Jahr 2010 zunächst, die DNA aus den Mitochondrien (die mtDNA) eines Fingerknochens mit Hilfe der DNA-Sequenzierung auszuwerten. Die Bekanntgabe der Ergebnisse dieser DNA-Analyse sorgte für weltweites Aufsehen, da das Fossil als Beleg für eine bis dahin unbekannte, den Neandertalern und den anatomisch modernen Menschen nahe stehende Population der Gattung Homo interpretiert wurde. Einige Monate später wurde auch die Analyse der DNA aus den Zellkernen des Knochens publiziert; sie bestätigte die relative Eigenständigkeit der Denisova-Population. Demnach hatte damals neben den bis dahin bekannten Populationen des Neandertalers und des Homo floresiensis noch eine dritte Gemeinschaft von entfernten (aber eindeutig zur Gattung Homo gehörigen) Verwandten des anatomisch modernen Menschen existiert. Am engsten verwandt sind die Denisova-Fossilien mit den Neandertaler-Funden aus der Vindija-Höhle und der Mesmaiskaja-Höhle. [2] Auf die Zuordnung der Funde aus der Denisova-Höhle zu einer neuen Art oder zu einer Unterart wurde 2010 ausdrücklich verzichtet; 2011 wurden die Fossilien jedoch „einer bisher unbekanntes Art“ [3] zugeschrieben.

Denisova-Menschen lebten bis vor 76.000–52.000 Jahren [4] – während der Altsteinzeit – im Altai-Gebirge im südlichen Sibirien und vor rund 160.000 Jahren in Tibet. Sicher belegt ist die Existenz dieser Population bislang nur durch wenige, kleine Fossilien aus der Denisova-Höhle: u. a. durch den Knochen eines kleinen Fingers, durch zwei hintere Backenzähne und durch einen Unterkiefer aus Tibet.

Fundgeschichte und Datierung

Die Ausgrabungen in der Denisova-Höhle ([russisch](#) Денисова пещера – Denisowa peschtschera, eigentlich: „Höhle von Denis“) nahe der Grenze zu [Kasachstan](#) wurden vom Naturkundemuseum von [Nowosibirsk](#) durchgeführt[5] unter der Leitung der beiden [Archäologen Michail Schunkow](#) und [Anatoli Derewjanko](#) von der [Russischen Akademie der Wissenschaften](#). [6] Die Höhle war seit den 1970er-Jahren intensiv erforscht worden, nachdem in ihr [Steinwerkzeuge](#) im [Moustérien](#)- und [Levallois](#)-Stil freigelegt worden waren, die Neandertalern zugeschrieben wurden. Mehrere unterschiedlich alte Hinweise auf eine Nutzung der Höhle durch vorzeitliche Menschen ([Fundhorizonte](#)) konnten gegeneinander abgegrenzt werden.

Im Jahr 2000 legten Mitarbeiter der russischen Forschergruppe den ersten Backenzahn frei, das Fossil Denisova 4; man konnte ihn jedoch nicht mit Gewissheit einer bestimmten Homo-Art zuordnen. Das 48.000 bis 30.000 Jahre alte [Fingerglied](#) (das Fossil Denisova 3, ein Phalanx distalis), das vermutlich von einem fünf- bis siebenjährigen Kind stammt, wurde 2008 entdeckt. 2011 gab die Forschergruppe den Fund eines äußeren [Zehngliedknochens](#) vom linken [Fuß](#) bekannt, das 130.000 bis 90.900 Jahre [7] alte Fossil Denisova 5 [8], das jedoch später als von einem Neandertaler stammend erkannt wurde. [9]

2015 schließlich erfolgte der Fund eines weiteren Backenzahns, das Fossil Denisova 8. [10]

Im März 2017 wurden in [Science](#) zusammengehörige Fragmente von zwei [Schädelkalotten](#) aus Lingjing ([灵井](#)), [Xuchang](#) ([许昌](#)), [Volksrepublik China](#), beschrieben, die 125.000 bis 105.000 Jahre alt und aufgrund ihrer Merkmale möglicherweise den Denisova-Menschen zuzuordnen sind. [11] Die Fundstelle ist seit 2008 international bekannt; [12] die ersten, 2007 entdeckten Schädelfragmente wurden bislang in China als [Xuchang-Mensch](#) bezeichnet.

Anfang 2019 wurden in der Fachzeitschrift [Nature](#) zwei Studien mit Datierungen zur Besiedelung der Höhle auf Basis der [optisch stimulierten Lumineszenz](#) und einer Variante der [Massenspektrometrie](#) (ZooMS) publiziert. [13][14] Demnach sind die ältesten Belege für Denisova-Menschen mindestens 200.000 Jahre alt. Das „Mischlingskind“ [Denisova 11](#) ist der Analyse zufolge rund 100.000 Jahre alt. Der jüngste Knochenfund (Denisova 14) ist zwar 46.300 ± 2600 Jahre alt, seine Zuschreibung zu den Denisova-Menschen gilt allerdings nicht als gesichert, [15] so dass der jüngste Beleg für die Existenz der Denisova-Menschen 76.000–52.000 Jahre alt ist. Die Höhle war den Befunden zufolge nicht kontinuierlich, sondern episodisch – insbesondere während der [Zwischeneiszeiten](#) – besiedelt.

Der 2019 vorgestellte Unterkiefer aus Tibet ist rund 160.000 Jahre alt. [16]

Analyse der mtDNA aus dem Fingerknochen

Johannes Krause, ein Experte für die Analyse von Neandertaler-DNA, hatte aus 30 Milligramm pulverisierten Materials des Fingerknochens genügend DNA aus [Mitochondrien](#) gewonnen, um deren Bauplan (die [Nukleotidsequenz](#) der mtDNA) vollständig rekonstruieren zu können. [17] Danach wurde diese mtDNA-Sequenz mit jener von 54 heute lebenden Menschen (Homo sapiens) verglichen, ferner mit der mtDNA-Sequenz eines [jungpleistozänen](#) Menschen aus [Kostjonki 14](#) am [Don](#) (Südrussland), [18] mit den vollständigen mtDNA-Sequenzen von sechs Neandertalern sowie – als sogenannte [Außengruppe](#), weil bislang keine DNA von [Homo erectus](#) / [Homo heidelbergensis](#) gewonnen werden konnte – mit der mtDNA je eines [Schimpansen](#) und eines [Bonobos](#). Während sich Neandertaler und anatomisch moderne Menschen im Durchschnitt an 202 [Nukleotid](#)-Positionen der mtDNA unterscheiden, ist die Anzahl der Abweichungen zwischen dem Fund aus der Denisova-Höhle und dem anatomisch modernen Menschen mit 385 fast doppelt so groß.

Aus dem Vergleich dieser Daten mit den Abweichungen zwischen Mensch und Schimpansen (1462 Positionen) wurde abgeschätzt, dass sich die Entwicklungslinien des Denisova-Menschen und des anatomisch modernen Menschen bereits vor 1.314.000 bis 779.000 Jahren getrennt haben, während sich die Entwicklungslinien von Homo sapiens und Neandertaler

erst vor 618.000 bis 321.000 Jahren endgültig trennten. Daraus wurde geschlossen, dass es im Altai vor rund 60.000 Jahren neben Homo sapiens und den Neandertalern noch eine dritte, unabhängig von diesen beiden Arten dorthin eingewanderte Population der Gattung Homo gegeben hat.

Wie zuverlässig die Datierung von verwandtschaftlichen Verhältnissen allein anhand der mtDNA ist, ist jedoch umstritten, da die Mitochondrien ohne [Rekombination](#) ausschließlich über die Mutter vererbt werden. Sie sind daher in besonderem Maße zum Beispiel [Gendrift](#) und [Genfluss](#) ausgesetzt, das heißt, es können in kurzer Zeit relativ viele Veränderungen vorkommen; [2] im Unterschied hierzu weist die Zellkern-DNA zehntausende [Genloci](#) auf, die „[evolutionsneutral](#)“ sind und sich daher weniger rasch (und weniger diskontinuierlich) verändern.

2019 gelang es, die mtDNA eines Knochenfragments zu gewinnen und mit der mtDNA des Fossils Denisova 3 zu vergleichen, mit dem Ergebnis, dass dieses Fragment als Denisova 3 zugehörig erkannt wurde. Eine virtuelle Rekonstruktion ergab, dass dieser Fingerknochen demjenigen eines anatomisch modernen Menschen sehr ähnlich ist, nicht aber demjenigen eines Neandertalers, sodass den Bau des Fingers ein [plesiomorphes](#) Merkmal zu sein scheint. [19]

Analyse der DNA aus Zellkernen des Fingerknochens

Die Leipziger Forscher hatten bereits im März 2010 angekündigt, im Anschluss an die mtDNA auch die vollständige DNA aus Zellkernen des Fossils zu sequenzieren. [20] Fest stand seinerzeit bereits, dass das von den Leipziger Forschern inoffiziell „X-Woman“ genannte und als „Mädchen“ beschriebene Fossil kein [Y-Chromosom](#) besaß, also ein weibliches Kind war. [21] Die gesamte [Genomsequenz](#) aus dem [Zellkern](#) der Denisova-Menschen publizierte das Leipziger Forscherteam schließlich am 8. Februar 2012 online und damit für jedermann frei zugänglich. [22] Die Zellkern-DNA des Fingerknochens erwies sich dabei als ungewöhnlich gut erhalten. Eine Verbesserung der Untersuchungstechnik hatte es möglich gemacht, jede Base innerhalb des Denisova-Genoms dreißigmal zu sequenzieren. Die dafür benötigte DNA wurde aus weniger als zehn Milligramm des Fingerknochens gewonnen. Die jetzige [Auflösung](#) zeigt sogar jene Unterschiede zwischen den Genkopien, die das Individuum von seiner Mutter beziehungsweise von seinem Vater geerbt hatte. [23][24][25]

Verwandschaft mit den Neandertalern

Schon im Dezember 2010 war berichtet worden, [2] die DNA-Unterschiede zwischen Neandertalern und Denisova-Menschen deuteten auf eine endgültige Trennung beider Populationen vor 640.000 Jahren hin sowie auf eine endgültige Trennung ihrer gemeinsamen Vorfahren von den Vorfahren des Homo sapiens vor rund 800.000 Jahren. Diesen Daten zufolge sind die Denisova-Menschen – deutlich abweichend von der Interpretation der mtDNA-Befunde – enger mit den Neandertalern verwandt als mit dem anatomisch modernen Menschen, dem Homo sapiens. Die Ergebnisse solcher Berechnungen sind in Fachkreisen jedoch umstritten, denn für die exakte Ganggeschwindigkeit der [molekularen Uhr](#), also für die Häufigkeit von [Mutationen](#) in vergangenen Epochen, gibt es nur Schätzwerte. [26]

Ein Vergleich der DNA von Neandertaler-Funden aus der [Vindija-Höhle](#) und der [Mesmaiskaja-Höhle](#) ergab eine ungewöhnlich große genetische Nähe beider Funde und einen relativ großen genetischen Abstand beider Funde zum Denisova-Fossil. Daraus wurde zum einen geschlossen, dass Neandertaler und Denisova-Menschen zwei über längere Zeit hinweg [genetisch isolierte](#) Populationen waren, dass sie jedoch miteinander enger verwandt sind als mit Homo sapiens; zum anderen, dass die Neandertaler nach der [Trennung](#) von den Vorfahren der Denisova-Population durch einen [genetischen Flaschenhals](#) gegangen sind – eine starke genetische Verarmung war zuvor bereits aus der Analyse der mtDNA von Neandertalern abgeleitet worden, da deren [genetische Variabilität](#) wesentlich geringer als die [genetische Variabilität des anatomisch modernen Menschen](#) ist. Aufgrund dieser Besonderheiten wurde erstmals eine vorzeitliche Population der Gattung Homo allein anhand molekularbiologischer Daten von verwandten Populationen – in Analogie zu Neandertalern auf Englisch als Denisovans bezeichnet – separiert. [27]

Die errechnete, langanhaltende genetische Isolation der Neandertaler-Populationen von denen der Denisova-Menschen verhinderte jedoch nicht, dass es vor mindestens 50.000 Jahren noch zur Zeugung von gemeinsamem Nachwuchs kam. Dies zumindest geht aus einer Studie hervor, die 2018 publiziert wurde.[28] Demnach gelang es, aus dem Fossil [Denisova 11](#) – einem kleinen Fragment eines [Röhrenknochens](#), das 2012 in der Denisova-Höhle entdeckt worden war[29] – DNA zu gewinnen und zu sequenzieren. Das Fossil gehörte zu einer vermutlich mindestens 13 Jahre alten Jugendlichen, deren Mutter eine Neandertalerin und deren Vater ein Denisovaner war. Weitere Analysen des Genoms ergaben, dass auch der Vater der Frau wenigstens einen Neandertaler unter seinen Vorfahren hatte. Die Forscher stellten ferner fest, dass die Mutter genetisch näher mit Neandertalern verwandt war, die in Westeuropa lebten, als mit einem Neandertaler, der zu einem früheren Zeitpunkt in der Denisova-Höhle gelebt hatte. Dies zeige, dass die Neandertaler Zehntausende von Jahren vor ihrem Verschwinden zwischen West- und Ost-Eurasien migrierten.[30] Möglicherweise kam es in Asien zudem zu einer Verpaarung von Neandertaler-Denisova-Mischlingen mit den aus Afrika zuwandernden Gruppen des Homo sapiens.[31]

Genfluss zu Homo sapiens

Bereits im Mai 2010 war eine Studie veröffentlicht worden, die einen [Genfluss von den Vindija-Neandertalern zu Homo sapiens](#) belegte.[32] Daher wurde auch die genetische Distanz des Denisova-Fossils zu heute lebenden [Ethnien](#) analysiert, wobei auf Daten von 938 Menschen aus 53 Populationen zurückgegriffen wurde. Den Befunden zufolge steht das Denisova-Fossil den heute lebenden europäischen, asiatischen und afrikanischen Menschen ferner als die Neandertaler.[33] Hingegen wurde eine signifikante Nähe zur DNA von Menschen aus [Melanesien](#) ([Papua](#) und Bewohner von [Bougainville](#)) festgestellt. Dies führte zur Aussage, dass das Genom der [Melanesier](#) – wie das aller nicht-afrikanischer Menschen – zu $2,5 \pm 0,6$ Prozent von Neandertalern stamme, dass zusätzlich aber weitere $4,8 \pm 0,5$ Prozent von Denisova-Menschen beigesteuert wurden; zusammengerechnet wären dies laut Studie $7,4 \pm 0,8$ Prozent des Genoms der Melanesier, die von einer früheren Vermischung mit archaischen [Homininen](#) stammen. Aus der rein regionalen Verbreitung der Denisova-DNA wurde abgeleitet, dass es keine häufige Vermischung gegeben haben kann.[34]

Im September 2011 wurden weitere genetische Befunde publiziert, die nunmehr auf einem Vergleich der DNA von 33 heute lebenden Populationen aus Asien und Ozeanien mit denen des Denisova-Fossils beruhten.[35] Demnach konnten DNA-Spuren der Denisova-Menschen auch bei den [Aborigines](#) in Australien, bei den [Mamanwas](#) auf den [Philippinen](#) sowie im Osten von [Indonesien](#) nachgewiesen werden, nicht aber im Westen von Indonesien und nicht bei den [Onge](#) auf den [Andamanen](#), bei den [Jehai](#) in [Malaysia](#) und bei Bevölkerungsgruppen in [Ostasien](#). Die Autoren dieser Studie interpretierten den Nachweis von Denisova-DNA in Ost-Indonesien, Australien, [Papua-Neuguinea](#), [Fidschi](#) und [Polynesien](#) als Beleg dafür, dass die genetische Vermischung in [Südostasien](#) stattgefunden habe, was bedeuten würde, dass die Denisova-Menschen ein Gebiet zwischen Sibirien und den Tropen besiedelt hätten. Diese Deutung ist jedoch umstritten, da frühe Wanderungen von Vorfahren der untersuchten Volksgruppen nicht ausgeschlossen werden und die sexuellen Kontakte daher auch weiter nördlich – im asiatischen Kernland – stattgefunden haben könnten.[36]

Eine weitergehende Analyse der Denisova-DNA ergab im Jahr 2012 unter anderem, dass [Allele](#) nachgewiesen werden konnten, „die bei heute lebenden Menschen verbunden sind mit dunkler Haut, braunem Haar und braunen Augen“. Ferner gelang es, Teile der von Vater und Mutter stammenden Erbanlagen getrennt auszuwerten. Hieraus wurde auf ein sehr geringes Ausmaß von nur 0,022 % an [Heterozygotie](#) geschlossen; dies entspricht „annähernd 20 % des Wertes von heutigen Afrikanern, rund 26 bis 33 % heutiger Eurasiern und 36 % bei den [Karitiana](#), einer in [Brasilien](#) lebenden indigenen Population mit extrem niedriger Heterozygotie“. [37][38] Eine bei den [Inuit](#) von [Grönland](#) nachgewiesene Anpassung, die es ihnen ermöglicht, Fett besser zu verwerten und leichter in Körperwärme umzuwandeln als dies

den Menschen anderer heutiger Populationen möglich ist, wurde 2016 als mögliche [Introgression](#) interpretiert.[\[39\]](#)

Die Interpretation der Befunde aus Neandertaler-DNA als Genfluss von Neandertalern zu *Homo sapiens* wurde 2012 allerdings anhand von Modellrechnungen wiederholt kritisiert: Die größere Übereinstimmung des Genoms der außer-afrikanischen Populationen von *Homo sapiens* mit dem Genom der Neandertaler könne auch dadurch erklärt werden, dass zufälligerweise eine Population des *Homo sapiens* Afrika verlassen habe, die noch eine besonders große genetische Ähnlichkeit mit dem gemeinsamen Vorfahren der anatomisch modernen Menschen und der Neandertaler hatte.[\[40\]\[41\]\[42\]](#) Diese Einwände sind auf die Denisova-Menschen übertragbar.

Im Mai 2014 wurde eine Studie publiziert, in der die [DNA-Methylierung](#) von Denisova-DNA, Neandertaler-DNA und der DNA des anatomisch modernen Menschen verglichen wurde. Unterschiede wurden insbesondere für das [Hox-Gen](#) HOXD beschrieben und daraus abgeleitet, dass dieses Merkmal im Zusammenhang steht mit dem unterschiedlichen Körperbau der ehemaligen Träger der DNA.[\[43\]](#)

Morphologie und DNA der Backenzähne

Der im Jahr 2000 entdeckte, fast vollständig erhaltene Backenzahn (ein [Molar](#) M3 oder M2 aus dem linken Bereich eines [Oberkiefers](#)) wurde 2010 aufgrund seiner mtDNA ebenfalls den Denisova-Menschen zugeordnet, jedoch einem anderen Individuum als der Fingerknochen.[\[2\]](#) Der Zahn ist außergewöhnlich groß, größer als die Backenzähne der Neandertaler und des anatomisch modernen Menschen: [mesiodistal](#) (von vorn nach hinten) 13,1 mm, [bukkolingual](#) 14,7 mm (von außen nach innen; bei *Homo sapiens*: mesiodistal ca. 10–10,5 mm; bukkolingual ca. 9,5–10 mm[\[44\]](#)). Sollte es ein Molar M2 sein, wäre er ähnlich groß wie der entsprechende Backenzahn von [Homo erectus](#) und [Homo habilis](#); sollte es ein Molar M3 sein, wäre er ähnlich groß wie der entsprechende Backenzahn von *Homo habilis* oder [Homo rudolfensis](#) und vergleichbar dem Molar M3 eines [Australopithecus](#). Ähnlichkeiten mit Zahnfunden [mittelpleistozäner](#) Homininen aus China bestehen ebenfalls weder hinsichtlich der Größe noch der Form der [Zahnkrone](#), und selbst die 350.000 bis 600.000 Jahre alten Zähne aus der [Sima de los Huesos](#) in [Spanien](#) weisen „[modernere](#)“ Merkmale auf. Die [Morphologie](#) des Zahnfundes unterstützt somit die aus der Analyse der mtDNA abgeleitete, relativ große genetische Distanz der Denisova-Fossilien zu anderen ähnlich alten Populationen der Gattung *Homo*.

2015 wurde der Fund eines zweiten Backenzahns (Denisova 8) bekannt gegeben und zugleich dessen Zellkern-DNA sowie seine mt-DNA mit den jeweiligen Daten des zunächst entdeckten Zahns (Denisova 4) verglichen.[\[10\]](#) Der Oberkieferzahn Denisova 8 ist ebenfalls recht groß, stammt aber aus einer etwas tieferen Fundschicht als Denisova 4 und ist daher vermutlich älter als der zunächst entdeckte Zahn; Denisova 8 ist den Daten zufolge älter als 50.000 Jahre, Denisova 4 ist maximal 50.000 Jahre alt. Beide Zähne unterscheiden sich deutlich von allen bekannten Neandertaler-Funden und können künftig möglicherweise als Referenz für das Identifizieren von Denisova-Fossilien aus anderen Fundstellen dienen.

Die Analyse der Zellkern-DNA von beiden Zähnen ergab eine enge genetische Nähe zur DNA aus den Zellkernen des Fingerknochens und bestätigte zudem die genetische Distanz der Fossilien zu den Neandertalern. Die gleichen Befunde ergaben sich aus der Analyse der mt-DNA beider Zähne, sodass nunmehr Belege für drei Individuen der Denisova-Menschen als gesichert gelten. Zudem belegt der Altersunterschied der Zähne die Existenz der Population über eine längere Zeitspanne.

Morphologie und DNA des Zehenknochens

Der 2011 erstmals beschriebene [distale](#) Zehenknochen stammt entweder von der 4. oder von der 5. (der kleinen) Zehe eines erwachsenen Individuums. Der Knochen ist auffallend lang und hat einen sehr kräftig gebauten, sehr breiten Schaft; das Verhältnis von großer Breite zu vergleichsweise geringer Höhe gleicht eher dem Verhältnis bei älteren [pleistozänen](#) als bei modernen Vertretern der Gattung *Homo* und übertrifft die entsprechenden Maße bei

Neandertalern. Insgesamt wirken die Merkmale des Knochens daher altertümlich, einige Merkmale liegen jedoch in der Spannweite zwischen den Neandertalern und dem [frühen modernen Menschen](#), heißt es in der wissenschaftlichen Beschreibung des Knochens.[\[8\]](#) Die größte Ähnlichkeit bestehe zum Neandertaler-Fossil [Shanidar-4](#) und zum Homo-sapiens-Fossil [Tianyuan 1](#).

Bereits 2011 war darauf hingewiesen worden, dass erst eine Analyse seines Genmaterials Klarheit über die stammesgeschichtliche Einordnung des Knochens geben könne.[\[45\]](#) 2013 berichtete die Forschergruppe um Svante Pääbo, dass die DNA des Knochens zu 60 Prozent der eines Neandertalers entspreche. Ferner sei die DNA der jeweils homologen Chromosomen so weitgehend identisch, dass der ehemalige Besitzer des Knochens vermutlich das Kind von Cousin und Cousine ersten Grades war.[\[46\]\[9\]](#) Zugleich wurde aus den Daten geschlossen, dass 0,5 bis 8 % der DNA des Denisova-Menschen vor rund 300.000 Jahren[\[47\]](#) von einer bislang unbekannt Population der Gattung Homo ins Denisova-Genom eingebracht wurde; diese Population habe sich vor mehr als 1 Million Jahre von den gemeinsamen Vorfahren der Neandertaler, der Denisova-Menschen und der anatomisch modernen Menschen abgespalten.[\[48\]](#)

Verbreitung

Das Verbreitungsgebiet der Denisova-Menschen ist aufgrund der wenigen bisher bekannt gewordenen Funde ungeklärt. In der im Dezember 2010 publizierten Studie wird jedoch erwähnt, dass diese Population möglicherweise „zu jener Zeit in großen Teilen von [Ostasien](#) lebte, als die Neandertaler in Europa und im westlichen Asien anwesend waren“. Diese Mutmaßung wurde zum einen aus dem Befund abgeleitet, dass es einen Genfluss zu den Vorfahren der Melanesier gegeben habe, der sich jedoch „wahrscheinlich nicht im südlichen Sibirien“ zugetragen habe. Zum anderen spricht die – im Vergleich mit dem Neandertaler – höhere genetische Variabilität für ein relativ großes Verbreitungsgebiet.[\[49\]](#)

Spurensuche in China

Bereits seit 2008 unterhält das Team von [Svante Pääbo](#) in [Peking](#) ein Labor, in dem nach Fossilien-DNA aus chinesischen Beständen gesucht wird.[\[50\]](#) Als Ergebnis dieser deutsch-chinesischen Kooperation wurde Anfang 2013 berichtet, dass das – vergleichbar mit den Denisova-Funden – rund 40.000 Jahre alte Homo-sapiens-Fossil [Tianyuan 1](#) aus der Nähe von Peking keinen größeren Anteil an Neandertaler- oder Denisova-DNA aufweise als die heute in Nordchina lebenden Menschen.[\[51\]](#) Aus anderen Fundstücken konnte bislang (Stand: Frühjahr 2019) jedoch keine weitere [aDNA](#) nachgewiesen werden.[\[52\]](#)

Die Besiedelung Ostasiens durch diese Population reicht möglicherweise zurück bis in die Zeit vor 300.000 Jahren.[\[8\]](#) Im Juli 2011 bezeichneten es sowohl [Chris Stringer](#) als auch [Milford H. Wolpoff](#) als möglich, dass einige in China entdeckte Fossilien, die bislang weder eindeutig Homo erectus noch den anatomisch modernen Menschen zugeordnet werden konnten, den Denisova-Menschen zuzuschreiben seien; erwähnt wurden in diesem Zusammenhang der [Dali-Mensch](#) und der [Jinniushan-Mensch](#).[\[53\]\[54\]](#) 2012 wies Chris Stringer weitergehend darauf hin, dass neben den Funden aus Dali und Jinniushan möglicherweise auch Funde aus [Yunxian](#) sowie aus [Narmada](#) in [Indien](#) den Denisova-Menschen zuzurechnen seien.[\[55\]](#)

Erstbesiedelung von Tibet

Ein Vergleich der Denisova-DNA mit DNA-Proben heute lebender [Tibeter](#) und [Han-Chinesen](#) hatte 2014 Hinweise auf eine mögliche [Introgression](#) von Denisova-DNA in die DNA der Tibeter und in wesentlich geringerem Maße in die DNA der Han-Chinesen ergeben. Den Gen-Analysen zufolge wurde durch eine Variante des Gens EPAS1, die identisch mit einer sonst nur bei den Denisova-Menschen nachgewiesenen Variante sein soll, eine [Anpassung](#) der Tibeter bewirkt, die ihnen das Atmen in großen Höhen erleichtert.[\[56\]](#)

Im Mai 2019 wurde in der Fachzeitschrift Nature bekannt gegeben, dass ein bereits 1980 im [Hochland von Tibet](#) entdeckter, fossiler rechter Unterkiefer mit zwei gut erhaltenen, sehr großen [Molaren](#) M1 und M2[\[57\]](#) und mehreren vorderen Zähnen ohne [Kronen](#) den Denisova-Menschen zuzuschreiben ist.[\[16\]\[58\]\[59\]\[60\]](#) Hervorgehoben wurde, dass der [Xiahe-Unterkiefer](#) sich von Homo erectus-Unterkiefern unterscheidet, aber Ähnlichkeiten mit

den [Xujiayao](#)- und [Xuchang](#)-Fossilien sowie dem Fossil [Penghu 1](#) von den [Penghu-Inseln](#) aufweise. Die Forscher äußerten in diesem Zusammenhang die Hoffnung, dass künftig – aufgrund ihrer Ähnlichkeit zum Fund von Xiahe – weitere chinesische Urmenschen-Fossilien dem Denisova-Menschen zugeordnet werden können.[58] Zwar konnten keine DNA-Proben aus dem Fossil gewonnen werden, wohl aber gelang es, Proteine aus [Dentin](#) zu analysieren, deren Aufbau sich als ähnlich den Nachweisen aus der Denisova-Höhle erwies und eindeutig von modernen Proteinen unterscheidbar war. Das Ergebnis wurde von der Max-Planck-Gesellschaft, deren Experten den Unterkiefer gemeinsam mit chinesischen Forschern untersucht hatten, wie folgt kommentiert: „Unsere Proteinanalyse hat ergeben, dass der Xiahe-Unterkiefer zu einer Population gehörte, die eng mit den Denisova-Menschen aus der Denisova-Höhle verwandt war.“[61] Die [Uran-Thorium-Datierung](#) der Kalkkrusten auf dem Unterkiefer ergab ein Alter von annähernd 160.000 Jahren, was das Fossil zum bisher ältesten bekannten Beleg für die Anwesenheit eines Vertreters der [Hominini](#) im Hochland von Tibet macht. Es ist zugleich das erste hominine Fossil, dessen Zugehörigkeit zu einer bestimmten Population einzig anhand einer Protein-Bestimmung nachgewiesen wurde.[62] Die Forscher interpretierten den Fund als Beleg dafür, dass Denisova-Menschen das Hochland von Tibet im [Mittelpleistozän](#) besiedelt und sich dort erfolgreich an die [Sauerstoff-Mangelversorgung](#) angepasst haben, lange bevor die Region durch den anatomisch modernen Menschen besiedelt wurde.

Der Unterkiefer war 1980 von einem Mönch in der [Baishiya-Höhle](#)[63] auf 3280 Meter Höhe in [Ganjia, Xiahe \(Provinz Gansu, Volksrepublik China\)](#) entdeckt und von diesem dem [6. Gungthang Rinpoche](#) des Klosters [Labrang](#) übergeben worden, der ihn der [Lanzhou-Universität](#) in [Lanzhou](#) übergab. Forscher der Lanzhou-Universität untersuchten das Fossil seit 2016 in Kooperation mit dem Max-Planck-Institut für evolutionäre Anthropologie. Bei Ausgrabungen in der Höhle wurden zudem [Steinwerkzeuge](#) und Tierknochen mit [Schnittspuren](#) geborgen.[64]

Genetische Spuren in Ozeanien

Der Genfluss zu den Vorfahren der Melanesier und anderer Populationen in [Ozeanien](#) ereignete sich vermutlich unabhängig von jenem in Ostasien.[65][66] Aufgrund von DNA-Fragmenten wurde sogar vermutet, dass zwei Linien der Denisova-Menschen, die sich vor über 300.000 Jahren getrennt haben, Erbgut an die Vorfahren der Papua weitergaben. Eine der beiden Denisova-Linien unterscheidet sich von der anderen so sehr, dass es sich bei ihr um eine eigenständige Linie handeln könnte.[67][68] Zudem legen die genetischen Spuren nahe, dass die Denisova-Menschen erst vor etwa 30.000 Jahren ausgestorben sind.[68]

Genetische Spuren in Spanien

Als „verblüffend“[69] erwies sich Ende 2013 ein Befund aus einer Höhle (der [Sima de los Huesos](#)) im Norden von [Spanien](#): Aus einem anhand der [molekularen Uhr](#) auf ein Alter von rund 400.000 Jahre geschätzten [Oberschenkelknochen](#) (Femur XIII) eines [Homo heidelbergensis](#) war es gelungen, [mitochondriale DNA](#) (mtDNA) zu gewinnen und zu [sequenzieren](#). [70] Diese mtDNA weist ein hohes Maß an Gemeinsamkeiten mit der mtDNA der Denisova-Menschen auf, woraus geschlossen wurde, dass die Population, zu welcher der ehemalige Besitzer des Knochens gehörte, 300.000 Jahre zuvor gemeinsame Vorfahren mit den Denisova-Menschen hatte. Der Leiter der mtDNA-Studie, Matthias Meyer, vermutete daher, dass die spanische Population des [Homo heidelbergensis](#) eine Vorfahren-Population besaß, „aus der später sowohl die Neandertaler als auch die Denisova-Menschen hervorgegangen sind“.[71] [Chris Stringer](#) verwies in diesem Zusammenhang darauf, dass die von spanischen Forschern als [Homo antecessor](#) bezeichneten Fossilien als mögliche Kandidaten für diese Vorfahren-Population infrage kommen könnten.[69]

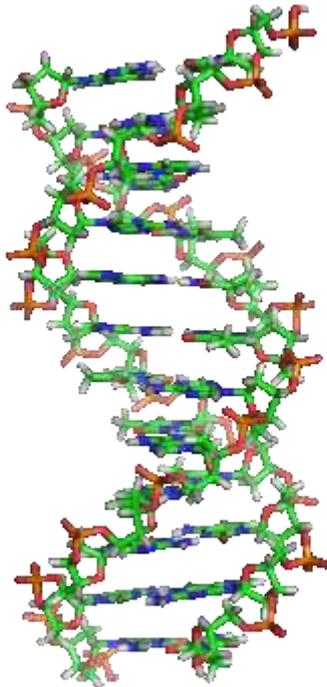
Taxonomische Einordnung der Fossilien

Die verwandtschaftliche ([taxonomische](#)) Einordnung der Fossilien ist ungeklärt. Die Funde wurden im Jahr 2010 von ihren Entdeckern zunächst neutral – nach dem Fundort – als „Denisova-[Hominine](#)“ bezeichnet.[17] In einem Begleitartikel zu dieser Veröffentlichung der mtDNA-Analyse in [Nature](#) war der Evolutionsbiologe Eske Willerslev, Direktor des Centre for

Ancient Genetics der [Universität Kopenhagen](#), zitiert worden, der gleichfalls davon abriet, aus den gewonnenen Daten die Entdeckung einer neuen biologischen Art abzuleiten.[72] Auch nach der Analyse der Zellkern-DNA im Jahr 2012 verzichteten die Forscher ausdrücklich auf eine Benennung gemäß den Vorgaben der [internationalen Regeln für die Zoologische Nomenklatur](#) und wählten stattdessen die Bezeichnung Denisovans und in deutschen Begleitveröffentlichungen Denisova-Mensch.[73] Die Forscher lehnten es zudem ausdrücklich ab, Festlegungen zum Status des Neandertalers in Bezug auf den anatomisch modernen Menschen ([Art](#) versus [Unterart](#)) zu treffen.[2] Sie beließen es stattdessen bei der Feststellung, die Denisova-Menschen seien eine „Schwestergruppe“ der Neandertaler.[74]

In seinem Buch Die Neandertaler und wir berichtete Svante Pääbo 2014, dass man zunächst die Bezeichnung „Homo altaiensis“ erwogen hatte; sie sei jedoch verworfen worden, weil es – wie im Fall von Neandertalern und anatomisch modernem Menschen – keine sicheren Kriterien für die Abgrenzung oder Zusammenführung dieser Arten gebe.[75]

Desoxyribonukleinsäure



DNA-Helix in B-Konformation (Strukturmodell): Die [Stickstoff](#) (blau) enthaltenden [Nukleinbasen](#) liegen waagrecht zwischen zwei Rückgratsträngen, welche sehr reich an [Sauerstoff](#) (rot) sind. [Kohlenstoff](#) ist grün dargestellt.

Desoxyribonukleinsäure (abgekürzt (veraltend)[1] DNS; englisch abgekürzt DNA für [englisch](#) deoxyribonucleic acid) ist eine [Nukleinsäure](#), die sich als [Polynukleotid](#) aus einer Kette von vielen [Nukleotiden](#) zusammensetzt. Das in den [Chromosomen](#) befindliche [Biomolekül](#) ist bei allen [Lebewesen](#) und bei vielen Viren ([DNA-Viren](#), [Pararetroviren](#)) der Träger der [Erbinformation](#), also die materielle Basis der [Gene](#). Das Wort setzt sich zusammen aus [des-](#) (englisch: de-), den ersten beiden Silben von [Oxygenium](#) (Sauerstoff), den ersten beiden Silben von [Ribose](#) (siehe [Desoxyribose](#)) und [Nukleinsäure](#).

Im Normalzustand ist DNA[1] in Form einer [Doppelhelix](#) aufgebaut. Ihre Bausteine sind vier verschiedene Nukleotide, die jeweils aus einem [Phosphatrest](#), dem Zucker [Desoxyribose](#) und einer von vier organischen [Basen](#) ([Adenin](#), [Thymin](#), [Guanin](#) und [Cytosin](#), oft abgekürzt mit A, T, G und C) bestehen.

Die Gene in der DNA enthalten die Information für die Herstellung der [Ribonukleinsäuren](#) (RNA, im Deutschen auch RNS). Bei protein-codierenden Genen ist dies eine wichtige RNA-Gruppe, die [mRNA](#) ([englisch](#) messenger RNA). Sie enthält wiederum die Information für den Bau der [Proteine](#) (Eiweiße), welche für die biologische Entwicklung eines Lebewesens und den [Stoffwechsel](#) in der [Zelle](#) notwendig sind. Die Abfolge der Basen legt hier die [Abfolge der Aminosäuren](#) des jeweiligen Proteins fest: Der [genetische Code](#) kodiert mit jeweils [drei benachbarten Basen](#) eine bestimmte [Aminosäure](#).

In den Zellen von [Eukaryoten](#), zu denen auch [Pflanzen](#), [Tiere](#) und [Pilze](#) gehören, ist der Großteil der DNA im [Zellkern](#) ([lateinisch](#) nucleus, daher [nukleäre DNA](#) oder nDNA) als [Chromosomen](#) organisiert. Ein kleiner Teil befindet sich in den [Mitochondrien](#), den „Kraftwerken“ der Zellen, und wird dementsprechend [mitochondriale DNA](#) (mtDNA) genannt. [Pflanzen](#) und [Algen](#) haben außerdem DNA in [Photosynthese](#) betreibenden [Organellen](#), den [Chloroplasten](#) bzw. [Plastiden](#) ([cpDNA](#)). Bei [Bakterien](#) und [Archaeen](#) – den [Prokaryoten](#), die keinen Zellkern besitzen – liegt die DNA im [Cytoplasma](#). Manche [Viren](#), sogenannte [RNA-Viren](#), speichern ihre genetische Information in RNA statt in DNA.

□

Inhaltsverzeichnis

[1Entdeckungsgeschichte](#)

[2Aufbau und Organisation](#)

[2.1Bausteine](#)

[2.2Die Doppelhelix](#)

[2.3Chromatin und Chromosomen](#)

[2.4Bakterielle und virale DNA](#)

[2.5Chemische und physikalische Eigenschaften der DNA-Doppelhelix](#)

[2.5.1Stapelwechselwirkungen](#)

[2.5.2Schmelzpunkt](#)

[2.6Kreuzförmige DNA an Palindromen](#)

[2.7Nicht-Standard-Basen](#)

[2.7.1Natürliche Nichtstandard-Basen](#)

[2.7.2Natürliche modifizierte Basen \(Methylierungen u. a.\)](#)

[2.7.3Synthetische Basen](#)

[2.8Enantiomere](#)

[3Genetischer Informationsgehalt und Transkription](#)

[4DNA-Replikation](#)

[5Mutationen und andere DNA-Schäden](#)

[6Denaturierung](#)

[7DNA-Reinigung und Nachweis](#)

[8„Alte“ DNA](#)

[9Siehe auch](#)

[10Literatur](#)

[11Weblinks](#)

[12Anmerkungen und Einzelnachweise](#)

Entdeckungsgeschichte

1869 entdeckte der Schweizer Arzt [Friedrich Miescher](#) in einem [Extrakt](#) aus [Eiter](#) eine durch milde Säurebehandlung aus den [Zellkernen](#) der [Leukozyten](#)[2] gewonnene Substanz, die er Nuklein nannte. Miescher arbeitete damals im Labor von [Felix Hoppe-Seyler](#) im [Tübinger Schloss](#). [3] 1889 isoliert der Deutsche [Richard Altmann](#) aus dem Nuklein Proteine und die Nukleinsäure. [4] Weitere Erkenntnisse zur Nukleinsäure gehen auf die Arbeiten von [Albrecht](#)

[Kossel](#) (siehe „[Die Entdeckung der Nukleinbasen](#)“) zurück, für die er 1910 mit dem [Nobelpreis für Physiologie oder Medizin](#) ausgezeichnet wurde. Im Jahr 1885 teilte er mit, dass aus einer größeren Menge Rinder-Bauchspeicheldrüse eine stickstoffreiche Base mit der Summenformel $C_5H_5N_5$ isoliert wurde, für die er, abgeleitet von dem griechischen Wort „aden“ für Drüse, den Namen [Adenin](#) vorschlug. 1891 konnte Kossel (nach Altmanns Verfahren) Hefe-Nukleinsäure herstellen und Adenin und [Guanin](#) als Spaltprodukte nachweisen. Es stellte sich heraus, dass auch ein Kohlenhydrat Bestandteil der Nukleinsäure sein musste. Kossel wählte für die basischen Substanzen Guanin und Adenin sowie seine Derivate den Namen [Nucleinbasen](#). 1893 berichtete Kossel, dass er aus den Thymusdrüsen des Kalbes Nukleinsäure gewonnen und ein gut kristallisiertes Spaltprodukt erhalten hatte, für das er den Namen [Thymin](#) vorschlug. 1894 isolierte er aus den Thymusdrüsen eine weitere (basische) Substanz. Kossel gab ihr den Namen [Cytosin](#).

Nachdem am Ende des 19. Jahrhunderts – im Wesentlichen durch die Synthesen Emil Fischers – die Strukturformeln des Guanins und Adenins als Purinkörper und des Thymins als Pyrimidinkörper endgültig aufgeklärt worden waren, konnte Kossel mit Hermann Steudel (1871-1967) auch die Strukturformel der Nukleinbase Cytosin als Pyrimidinkörper zweifelsfrei ermitteln. Es hatte sich inzwischen erwiesen, dass Guanin, Adenin sowie Thymin und Cytosin in allen entwicklungsfähigen Zellen zu finden sind.

Die Erkenntnisse über diese vier Nukleinbasen sollten für die spätere Strukturaufklärung der DNA von wesentlicher Bedeutung sein. Es war Albrecht Kossel, der sie – zusammen mit einem Kohlenhydrat und der Phosphorsäure – eindeutig als Bausteine der Nukleinsäure charakterisierte:

„Es gelang mir, eine Reihe von Bruchstücken zu erhalten ... welche durch eine ganz eigentümliche Ansammlung von Stickstoffatomen gekennzeichnet sind. Es sind hier nebeneinander ... das Cytosin, das Thymin, das Adenin und das Guanin.“ (Nobelvortrag am 12. Dezember 1910).

Der aus Litauen stammende Biochemiker [Phoebus Levene](#) schlug eine kettenartige Struktur der Nukleinsäure vor, in welcher die Nukleotide durch die Phosphatreste zusammengefügt sind und sich wiederholen.[5] 1929 konnte er in Zusammenarbeit mit dem russischen Physiologen Efim London (1869-1932) den Zuckeranteil der "tierische Nukleinsäure" als [Desoxyribose](#) identifizieren (J. Biol. Chem. 1929, 83. Seiten 793-802). [5a] Erst nachfolgend wurde sie als Desoxyribonukleinsäure bezeichnet. Es wurde erkannt, dass sie auch in pflanzlichen Zellkernen vorkommt.

Als wirksamer Bestandteil der Chromosomen bzw. des Kern[chromatins](#) wurde die DNA bereits 1932 von K. Voit und Hartwig Kühlenbeck (1897–1984) angesehen.[6] 1937 publizierte William Astbury erstmals [Röntgenbeugungsmuster](#), die auf eine repetitive Struktur der DNA hinwiesen.[7]

1943 wies [Oswald Avery](#) nach, dass die [Transformation](#) von Bakterien, das heißt die Weitergabe erblicher Information von einem Bakterien-Stamm auf einen anderen (heute [horizontaler Gentransfer](#) genannt), auf der Übertragung von DNA beruht.[8] Dies widersprach der damals noch allgemein favorisierten Annahme, dass nicht die DNA, sondern Proteine die Träger der Erbinformation seien. Unterstützung in seiner Interpretation erhielt Avery 1952, als [Alfred Hershey](#) und [Martha Chase](#) nachwiesen, dass DNA die Erbinformation des [T2-Phagen](#) enthält.[9] Den strukturellen Aufbau der DNA zu entschlüsseln und im Modell nachzubilden gelang dem US-Amerikaner [James Watson](#) und dem Briten [Francis Crick](#) am 28. Februar 1953.[10][11] Ihre Entdeckung publizierten sie in der April-Ausgabe 1953 des Magazins [Nature](#) in ihrem berühmten Artikel [Molecular Structure of Nucleic Acids: A Structure for Deoxyribose Nucleic Acid](#). [12] Watson kam 1951 nach England, nachdem er ein Jahr zuvor an der [Indiana University Bloomington](#) in den USA promoviert hatte. Er hatte zwar ein [Stipendium](#) für [Molekularbiologie](#) bekommen, beschäftigte sich aber vermehrt mit der Frage des menschlichen Erbguts. Crick widmete sich in Cambridge gerade erfolglos seiner Promotion über die Kristallstruktur des [Hämoglobinmoleküls](#), als er 1951 Watson traf.

Zu dieser Zeit war bereits ein erbitterter Wettlauf um die Struktur der DNA entbrannt, an dem sich neben anderen auch [Linus Pauling](#) am [California Institute of Technology](#) (Caltech) beteiligte. Watson und Crick waren eigentlich anderen Projekten zugeteilt worden und besaßen kein bedeutendes Fachwissen in [Chemie](#). Sie bauten ihre Überlegungen auf den Forschungsergebnissen der anderen Wissenschaftler auf.

Watson sagte, er wolle das Erbgut entschlüsseln, ohne Chemie lernen zu müssen. In einem Gespräch mit dem renommierten Chemiker und Ersteller der [Chargaff-Regeln](#), [Erwin Chargaff](#), vergaß Crick wichtige Molekülstrukturen, und Watson machte im selben Gespräch unpassende Anmerkungen, die seine Unkenntnis auf dem Gebiet der Chemie verrieten. Chargaff nannte die jungen Kollegen im Anschluss „wissenschaftliche Clowns“.

Watson besuchte Ende 1952 am [King's College](#) in London [Maurice Wilkins](#), der ihm [DNA-Röntgenaufnahmen](#) von [Rosalind Franklin](#) zeigte (was gegen den Willen von Franklin geschah). Watson sah sofort, dass es sich bei dem Molekül um eine Doppel-[Helix](#) handeln musste; Franklin selbst hatte aufgrund der Daten auch das Vorhandensein einer Helix vermutet, jedoch hatte sie kein überzeugendes Modell für die Struktur vorzuweisen. Da bekannt war, dass die [Purin-](#) und [Pyrimidin-](#)Basen Paare bilden, gelang es Watson und Crick, die ganze Molekularstruktur herzuleiten. So entwickelten sie am [Cavendish-Laboratorium](#) der [Universität Cambridge](#) das [Doppelhelix](#)-Modell der DNA mit den Basenpaaren in der Mitte, das am 25. April 1953 in der Zeitschrift Nature publiziert wurde.[13]

Diese denkwürdige Veröffentlichung enthält gegen Ende den Satz „It has not escaped our notice that the specific pairing we have postulated immediately suggests a possible copying mechanism for the genetic material“. (Es ist unserer Aufmerksamkeit nicht entgangen, dass die spezifische Paarung, die wir als gegeben voraussetzen, unmittelbar auf einen möglichen Vervielfältigungsmechanismus für das Erbgut schließen lässt.)

„Für ihre Entdeckungen über die Molekularstruktur der Nucleinsäuren und ihre Bedeutung für die Informationsübertragung in lebender Substanz“ erhielten Watson und Crick zusammen mit Maurice Wilkins 1962 den [Nobelpreis für Medizin](#). [14]

[Rosalind Franklin](#), deren [Röntgenbeugungsdiagramme](#) wesentlich zur Entschlüsselung der DNA-Struktur beigetragen hatten, war zu diesem Zeitpunkt bereits verstorben und konnte daher nicht mehr nominiert werden.

Für weitere geschichtliche Informationen zur Entschlüsselung der [Vererbungsvorgänge](#) siehe „[Forschungsgeschichte des Zellkerns](#)“ sowie „[Forschungsgeschichte der Chromosomen](#)“ und „[Chromosomentheorie der Vererbung](#)“.

Aufbau und Organisation

Bausteine

Die Desoxyribonucleinsäure ist ein langes Kettenmolekül ([Polymer](#)) aus vielen Bausteinen, die man [Desoxyribonucleotide](#) oder kurz Nucleotide nennt. Jedes Nucleotid hat drei Bestandteile: [Phosphorsäure](#) bzw. Phosphat, den [Zucker Desoxyribose](#) sowie eine [heterozyklische Nucleobase](#) oder kurz Base. Die Desoxyribose- und Phosphorsäure-Untereinheiten sind bei jedem Nucleotid gleich. Sie bilden das Rückgrat des Moleküls. Einheiten aus Base und Zucker (ohne Phosphat) werden als [Nucleoside](#) bezeichnet.

Die Phosphatreste sind aufgrund ihrer negativen Ladung [hydrophil](#), sie geben DNA in wässriger Lösung insgesamt eine negative Ladung. Da diese negativ geladene, in Wasser gelöste DNA keine weiteren [Protonen](#) abgeben kann, handelt es sich streng genommen nicht (mehr) um eine [Säure](#). Der Begriff Desoxyribonucleinsäure bezieht sich auf einen ungeladenen Zustand, in dem Protonen an die Phosphatreste angelagert sind.

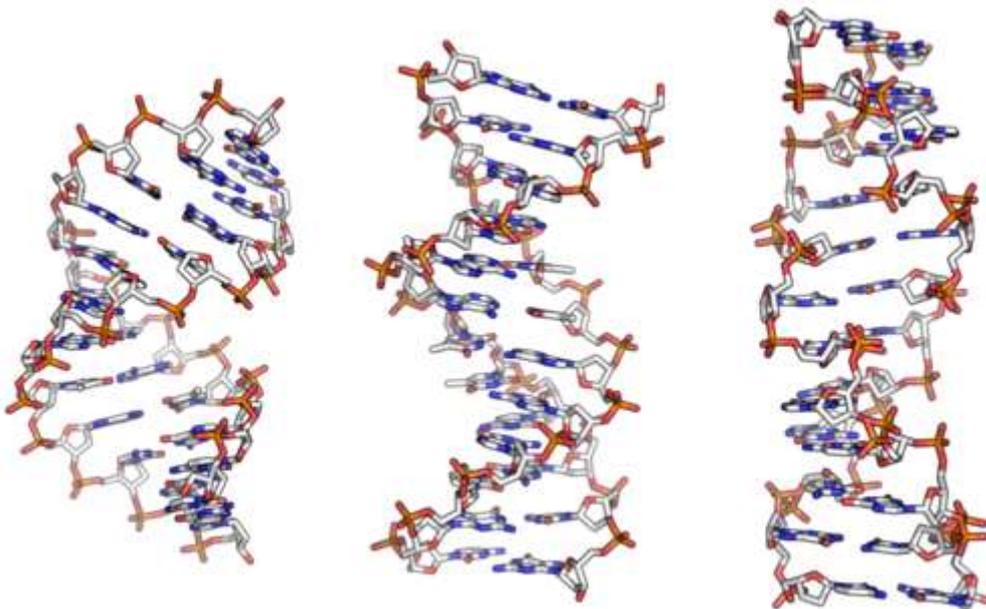
Bei der Base kann es sich um ein [Purin](#), nämlich [Adenin](#) (A) oder [Guanin](#) (G), oder um ein [Pyrimidin](#), nämlich [Thymin](#) (T) oder [Cytosin](#) (C), handeln. Da sich die vier verschiedenen Nucleotide nur durch ihre Base unterscheiden, werden die Abkürzungen A, G, T und C auch für die entsprechenden Nucleotide verwendet.

Die fünf [Kohlenstoffatome](#) einer Desoxyribose sind von 1' (sprich Eins Strich) bis 5' nummeriert. Am 1'-Ende dieses Zuckers ist die Base gebunden. Am 5'-Ende hängt der Phosphatrest. Genau

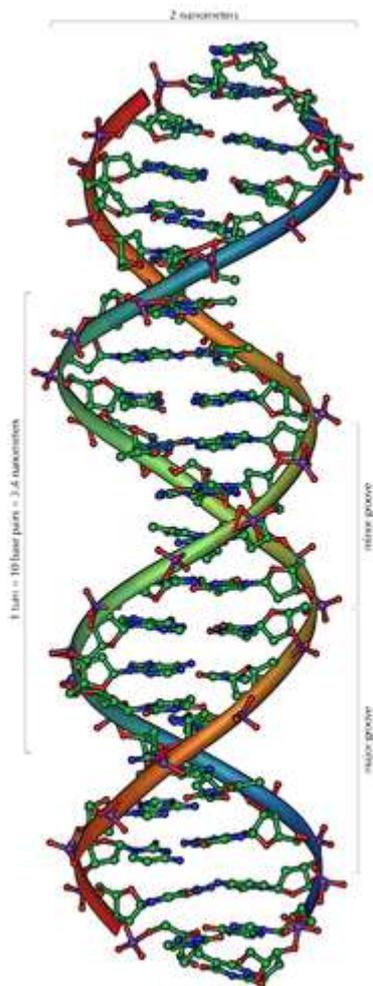
genommen handelt es sich bei der Desoxyribose um die 2-Desoxyribose; der Name kommt daher, dass im Vergleich zu einem [Ribose](#)-Molekül eine alkoholische [Hydroxygruppe](#) (OH-Gruppe) an der 2'-Position fehlt (d. h. durch ein [Wasserstoffatom](#) ersetzt wurde).

An der 3'-Position ist eine OH-Gruppe vorhanden, welche die Desoxyribose über eine sogenannte Phosphodiester-Bindung mit dem 5'-Kohlenstoffatom des Zuckers des nächsten Nukleotids verknüpft (siehe Abbildung). Dadurch besitzt jeder sogenannte Einzelstrang zwei verschiedene Enden: ein 5'- und ein 3'-Ende. [DNA-Polymerasen](#), die in der belebten Welt die Synthese von DNA-Strängen durchführen, können neue Nukleotide nur an die OH-Gruppe am 3'-Ende anfügen, nicht aber am 5'-Ende. Der Einzelstrang wächst also immer von 5' nach 3' (siehe auch DNA-Replikation weiter unten). Dabei wird ein [Nukleosidtriphosphat](#) (mit drei Phosphatresten) als neuer Baustein angeliefert, von dem zwei Phosphate in Form von [Pyrophosphat](#) abgespalten werden. Der verbleibende Phosphatrest des jeweils neu hinzukommenden Nukleotids wird mit der OH-Gruppe am 3'-Ende des letzten im Strang vorhandenen Nukleotids unter Wasserabspaltung verbunden. Die Abfolge der Basen im Strang codiert die genetische Information.

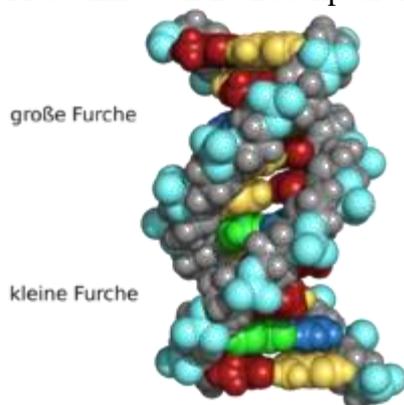
Die Doppelhelix



A-, B- und Z-DNA: Strukturmodelle mit jeweils 12 Basenpaaren (v. l. n. r.)



Ausschnitt von 20 Basenpaaren aus der DNA-Doppelhelix (B-Form; Strukturmodell)



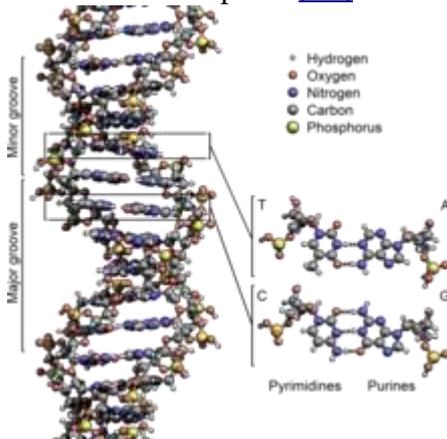
Ausschnitt eines DNA-Moleküls: Das hier verwendete [Kalottenmodell](#) stellt besser die Belegung des Raumvolumens dar und vermeidet den Eindruck, dass zwischen den Atomen noch viel Platz sei. Allerdings werden Bindungen zwischen den Atomen schlechter dargestellt.

DNA kommt normalerweise als schraubenförmige Doppelhelix in einer [Konformation](#) vor, die [B-DNA](#) genannt wird. Zwei der oben beschriebenen Einzelstränge sind dabei aneinandergelagert, und zwar in entgegengesetzter Richtung: An jedem Ende der Doppelhelix hat einer der beiden Einzelstränge sein 3'-Ende, der andere sein 5'-Ende. Durch die Aneinanderlagerung stehen sich in der Mitte der Doppelhelix immer zwei bestimmte Basen gegenüber, sie sind „gepaart“. Die Doppelhelix wird hauptsächlich durch Stapelwechselwirkungen zwischen aufeinanderfolgenden Basen desselben Stranges stabilisiert (und nicht, wie oft behauptet, durch [Wasserstoffbrücken](#) zwischen den Strängen). Es paaren sich immer Adenin und Thymin, die dabei zwei [Wasserstoffbrücken](#) ausbilden, oder Cytosin mit Guanin, die über drei Wasserstoffbrücken miteinander verbunden sind. Eine

Brückenbildung erfolgt zwischen den Molekülpositionen 1=1 sowie 6=6, bei Guanin-Cytosin-Paarungen zusätzlich zwischen 2=2. Da sich immer die gleichen Basen paaren, lässt sich aus der Sequenz der Basen in einem Strang die des anderen Strangs ableiten, die Sequenzen sind komplementär (siehe auch: [Basenpaar](#)). Dabei sind die Wasserstoffbrücken fast ausschließlich für die Spezifität der Paarung verantwortlich, nicht aber für die Stabilität der Doppelhelix.

Da stets ein Purin mit einem Pyrimidin kombiniert wird, ist der Abstand zwischen den Strängen überall gleich, es entsteht eine regelmäßige Struktur. Die ganze Helix hat einen Durchmesser von ungefähr 2 nm und windet sich mit jedem Zuckermolekül um 0,34 nm weiter.

Die Ebenen der Zuckermoleküle stehen in einem Winkel von 36° zueinander, und eine vollständige Drehung wird folglich nach 10 Basen (360°) und 3,4 nm erreicht. DNA-Moleküle können sehr groß werden. Beispielsweise enthält das größte menschliche Chromosom 247 Millionen Basenpaare. [\[15\]](#)



DNA Structure Key Labelled NoBB

Beim Umeinanderwinden der beiden Einzelstränge verbleiben seitliche Lücken, sodass hier die Basen direkt an der Oberfläche liegen. Von diesen Furchen gibt es zwei, die sich um die Doppelhelix herumwinden (siehe Abbildungen und Animation am Artikelanfang). Die „große Furche“ ist 2,2 nm breit, die „kleine Furche“ nur 1,2 nm. [\[16\]](#)

Entsprechend sind die Basen in der großen Furche besser zugänglich. Proteine, die sequenzspezifisch an die DNA binden, wie zum Beispiel [Transkriptionsfaktoren](#), binden daher meist an der großen Furche. [\[17\]](#)

Auch manche DNA-Farbstoffe, wie zum Beispiel [DAPI](#), lagern sich an einer Furche an.

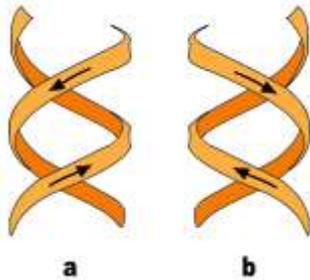
Die kumulierte Bindungsenergie zwischen den beiden Einzelsträngen hält diese zusammen. [Kovalente Bindungen](#) sind hier nicht vorhanden, die DNA-Doppelhelix besteht also nicht aus einem Molekül, sondern aus zweien. Dadurch können die beiden Stränge in biologischen Prozessen zeitweise getrennt werden.

Neben der eben beschriebenen B-DNA existieren auch [A-DNA](#) sowie eine 1979 von Alexander Rich und seinen Kollegen am [MIT](#) erstmals auch untersuchte, linkshändige, sogenannte [Z-DNA](#). Diese tritt besonders in G-C-reichen Abschnitten auf. Erst 2005 wurde über eine Kristallstruktur berichtet, welche Z-DNA direkt in einer Verbindung mit B-DNA zeigt und so Hinweise auf eine biologische Aktivität von Z-DNA liefert. [\[18\]](#) Die folgende Tabelle und die daneben stehende Abbildung zeigen die Unterschiede der drei Formen im direkten Vergleich.

Strukturinformationen der drei DNA-Formen, die biologisch relevant sein könnten (B-DNA ist die in der belebten Natur häufigste Form)

Strukturmerkmal	A-DNA	B-DNA	Z-DNA
Aufbau aus	Monomeren	Monomeren	Dimeren
Drehsinn der Helix	rechts	rechts	links
Durchmesser (ca.)	2,6 nm	2,0 nm	1,8 nm

Helikale Windung pro Basenpaar (twist)	31°	36°	30°
Basenpaare pro helikale Windung	ca. 11,6	10	12
Anstieg pro Base	0,29 nm	0,34 nm	0,37 nm
Anstieg pro Windung (Ganghöhe)	3,4 nm	3,4 nm	4,4 nm
Neigungswinkel der Basenpaare zur Achse	20°	6°	7°
Große Furche	eng und tief	breit und tief Tiefe: 0,85 nm	flach
Kleine Furche	breit und flach	eng und tief Tiefe: 0,75 nm	eng und tief
<u>Pyrimidinbasen</u> (Cytosin/Thymin/Uracil) Zuckerkonformation Glykosidische Bindung	C3'-endo anti	C2'-endo anti	C2'-endo anti
<u>Purinbasen</u> (Adenin/Guanin) Zuckerkonformation Glykosidische Bindung	C3'-endo anti	C2'-endo anti	C3'-endo syn



- a) rechtsgängige Doppelhelix
b) linksgängige Doppelhelix

Die Stapel der Basenpaare (base stackings) liegen nicht wie Bücher exakt parallel aufeinander, sondern bilden Keile, die die [Helix](#) in die eine oder andere Richtung neigen. Den größten Keil bilden Adenosine, die mit Thyminen des anderen Stranges gepaart sind. Folglich bildet eine Serie von AT-Paaren einen Bogen in der Helix. Wenn solche Serien in kurzen Abständen aufeinander folgen, nimmt das DNA-Molekül eine gebogene bzw. eine gekrümmte Struktur an, welche stabil ist. Dies wird auch Sequenz-induzierte Beugung genannt, da die Beugung auch von Proteinen hervorgerufen werden kann (die sogenannte Protein-induzierte Beugung). Sequenzinduzierte Beugung findet man häufig an wichtigen Stellen im Genom.

Chromatin und Chromosomen

Organisiert ist die DNA in der [eukaryotischen Zelle](#) in Form von Chromatinfäden, genannt Chromosomen, die im [Zellkern](#) liegen. Ein einzelnes Chromosom enthält von der [Anaphase](#) bis zum Beginn der [S-Phase](#) einen langen, durchgehenden DNA-Doppelstrang (in einem [Chromatid](#)). Am Ende der [S-Phase](#) besteht das Chromosom aus zwei identischen DNA-Fäden (in zwei Chromatiden).

Da ein solcher DNA-Faden mehrere Zentimeter lang sein kann, ein Zellkern aber nur wenige [Mikrometer](#) Durchmesser hat, muss die DNA zusätzlich komprimiert bzw. „gepackt“ werden. Dies geschieht bei Eukaryoten mit sogenannten Chromatinproteinen, von denen besonders die basischen [Histone](#) zu erwähnen sind. Sie bilden die [Nukleosomen](#), um die die DNA auf der niedrigsten Verpackungsebene herumgewickelt wird. Während der [Kernteilung](#) ([Mitose](#)) wird jedes Chromosom zu seiner maximal kompakten Form kondensiert. Dadurch können sie mit dem [Lichtmikroskop](#) besonders gut in der [Metaphase](#) identifiziert werden.

Bakterielle und virale DNA

In prokaryotischen Zellen liegt die doppelsträngige DNA in den bisher dokumentierten Fällen mehrheitlich nicht als lineare Stränge mit jeweils einem Anfang und einem Ende vor, sondern als zirkuläre Moleküle – jedes Molekül (d. h. jeder DNA-Strang) schließt sich mit seinem 3'- und seinem 5'-Ende zum Kreis. Diese zwei ringförmigen, geschlossenen DNA-Moleküle werden je nach Länge der Sequenz als Bakterienchromosom oder Plasmid bezeichnet. Sie befinden sich bei Bakterien auch nicht in einem Zellkern, sondern liegen frei im Plasma vor. Die Prokaryoten-DNA wird mit Hilfe von Enzymen (zum Beispiel Topoisomerasen und Gyrasen) zu einfachen „Supercoils“ aufgewickelt, die einer geringelten Telefonschnur ähneln. Indem die Helices noch um sich selbst gedreht werden, sinkt der Platzbedarf für die Erbinformation. In den Bakterien sorgen Topoisomerasen dafür, dass durch ständiges Schneiden und Wiederverknüpfen der DNA der verdrehte Doppelstrang an einer gewünschten Stelle entwunden wird (Voraussetzung für Transkription und Replikation). Viren enthalten je nach Typ als Erbinformation entweder DNA oder RNA. Sowohl bei den DNA- wie den RNA-Viren wird die Nukleinsäure durch eine Protein-Hülle geschützt.

Chemische und physikalische Eigenschaften der DNA-Doppelhelix

Die DNA ist bei neutralem pH-Wert ein negativ geladenes Molekül, wobei die negativen Ladungen auf den Phosphaten im Rückgrat der Stränge sitzen. Zwar sind zwei der drei sauren OH-Gruppen der Phosphate mit den jeweils benachbarten Desoxyribosen verestert, die dritte ist jedoch noch vorhanden und gibt bei neutralem pH-Wert ein Proton ab, was die negative Ladung bewirkt. Diese Eigenschaft macht man sich bei der Agarose-Gelelektrophorese zu Nutze, um verschiedene DNA-Stränge nach ihrer Länge aufzutrennen. Einige physikalische Eigenschaften wie die freie Energie und der Schmelzpunkt der DNA hängen direkt mit dem GC-Gehalt zusammen, sind also sequenzabhängig.

Stapelwechselwirkungen

Für die Stabilität der Doppelhelix sind hauptsächlich zwei Faktoren verantwortlich: die Basenpaarung zwischen komplementären Basen sowie Stapelwechselwirkungen (stacking interactions) zwischen aufeinanderfolgenden Basen.

Anders als zunächst angenommen, [12] ist der Energiegewinn durch Wasserstoffbrückenbindungen vernachlässigbar, da die Basen mit dem umgebenden Wasser ähnlich gute Wasserstoffbrückenbindungen eingehen können. Die Wasserstoffbrücken eines GC-Basenpaares tragen nur minimal zur Stabilität der Doppelhelix bei, während diejenigen eines AT-Basenpaares sogar destabilisierend wirken. [19] Stapelwechselwirkungen hingegen wirken nur in der Doppelhelix zwischen aufeinanderfolgenden Basenpaaren: Zwischen den aromatischen Ringsystemen der heterozyklischen Basen entsteht eine dipol-induzierte Dipol-Wechselwirkung, welche energetisch günstig ist. Somit ist die Bildung des ersten Basenpaares aufgrund des geringen Energiegewinnes und des -verlustes recht ungünstig, jedoch die Elongation (Verlängerung) der Helix ist energetisch günstig, da die Basenpaarstapelung unter Energiegewinn verläuft. [20]

Die Stapelwechselwirkungen sind jedoch sequenzabhängig und energetisch am günstigsten für gestapelte GC-GC, weniger günstig für gestapelte AT-AT. Die Unterschiede in den Stapelwechselwirkungen erklären hauptsächlich, warum GC-reiche DNA-Abschnitte thermodynamisch stabiler sind als AT-reiche, während Wasserstoffbrückenbildung eine untergeordnete Rolle spielt. [19]

Schmelzpunkt

Der Schmelzpunkt der DNA ist die Temperatur, bei der die Bindungskräfte zwischen den beiden Einzelsträngen überwunden werden und diese sich voneinander trennen. Dies wird auch als Denaturierung bezeichnet.

Solange die DNA in einem kooperativen Übergang denaturiert (der sich in einem engefassten Temperaturbereich vollzieht), bezeichnet der Schmelzpunkt die Temperatur, bei der die Hälfte der Doppelstränge in Einzelstränge denaturiert ist. Von dieser Definition sind die korrekten Bezeichnungen „midpoint of transition temperature“ bzw. Mittelpunktstemperatur T_m abgeleitet.

Der Schmelzpunkt hängt von der jeweiligen Basensequenz in der Helix ab. Er steigt, wenn in ihr mehr GC-Basenpaare liegen, da diese entropisch günstiger sind als AT-Basenpaare. Das liegt nicht so sehr an der unterschiedlichen Zahl der Wasserstoffbrücken, welche die beiden Paare ausbilden, sondern viel mehr an den unterschiedlichen Stapelwechselwirkungen (stacking interactions). Die stacking-Energie zweier Basenpaare ist viel kleiner, wenn eines der beiden Paare ein AT-Basenpaar ist. GC-Stapel dagegen sind energetisch günstiger und stabilisieren die Doppelhelix stärker. Das Verhältnis der GC-Basenpaare zur Gesamtzahl aller Basenpaare wird durch den [GC-Gehalt](#) angegeben.

Da einzelsträngige DNA UV-Licht etwa 40 Prozent stärker absorbiert als doppelsträngige, lässt sich die Übergangstemperatur in einem [Photometer](#) gut bestimmen.

Wenn die Temperatur der Lösung unter T_m zurückfällt, können sich die Einzelstränge wieder aneinanderlagern. Dieser Vorgang heißt Renaturierung oder Hybridisierung. Das Wechselspiel von De- und Renaturierung wird bei vielen biotechnologischen Verfahren ausgenutzt, zum Beispiel bei der [Polymerase-Kettenreaktion](#) (PCR), bei [Southern Blots](#) und der [In-situ-Hybridisierung](#).

Kreuzförmige DNA an Palindromen

Ein [Palindrom](#) ist eine Folge von Nukleotiden, bei denen sich die beiden komplementären Stränge jeweils von rechts genauso lesen lassen wie von links.

Unter natürlichen Bedingungen (bei hoher Drehspannung der DNA) oder künstlich im Reagenzglas kann sich diese lineare Helix als Kreuzform (cruciform) herausbilden, indem zwei Zweige entstehen, die aus dem linearen Doppelstrang herausragen. Die Zweige stellen jeweils für sich eine Helix dar, allerdings bleiben am Ende eines Zweiges mindestens drei Nukleotide ungepaart. Beim Übergang von der Kreuzform in die lineare Helix bleibt die Basenpaarung wegen der Biegungsfähigkeit des Phosphodiester-Zucker-Rückgrates erhalten.

Die spontane Zusammenlagerung von komplementären Basen zu sog. Stamm-Schleifen-Strukturen wird häufig auch bei Einzelstrang-DNA oder -RNA beobachtet.

Nicht-Standard-Basen

Gelegentlich werden in Viren und zellulären Organismen Abweichungen von den oben genannten vier kanonischen Basen (Standard-Basen) Adenin (A), Guanin (G), Thymin (T) und Cytosin (C) beobachtet; weitere Abweichungen können künstlich erzeugt werden.

Natürliche Nichtstandard-Basen

[Uracil](#) (U) wird normalerweise nicht in der DNA gefunden, es tritt lediglich als Abbauprodukt von Cytosin auf. In mehreren [Bakteriophagen](#) (bakteriellen [Viren](#)) wird Thymin jedoch durch Uracil ersetzt:[21][22]

[Bacillus subtilis](#)-Bakteriophage PBS1 (ICTV: Spezies Bacillus virus PBS1) und ‚PBS2‘ (vorgeschlagene Spezies ‚Bacillus phage PBS2‘ alias ‚Bacteriophage PBS2‘)[23] – beide Spezies sind Myophagen, d. h. Phagen aus der Familie [Myoviridae](#) (ohne zugewiesene Gattung).

Bacillus virus PBS1 (ICTV: Spezies Yersinia virus R1RT in der Gattung [Tg1virus](#), Familie Myoviridae)[24]

[Staphylococcus](#)-Phage S6 (alias Staphylococcus aureus Bacteriophage 15, ebenfalls aus der Familie Myoviridae)

Uracil wird auch in der DNA von [Eukaryoten](#) wie [Plasmodium falciparum](#) ([Apicomplexa](#)) gefunden. Es ist dort in relativ geringen Mengen vorhanden (7–10 Uracileinheiten pro Million Basen).[25]

[5-Hydroxymethyldesoxyuridin](#) (hm5dU) ersetzt Thymin im Genom verschiedener [Bacillus](#)-Phagen der Spezies Bacillus virus SPO1, Gattung [Spo1virus](#) (früher Spounalikevirus oder SPO1-like viruses), ebenfalls Familie Myoviridae.[26][27] Es sind dies die Phagen SPO1, SP8, SP82, ‚Phi-E‘ alias ‚ ϕ_e ‘ und ‚2C‘)[28][29]

[5-Dihydroxypentauracil](#) (DHPU, mit [Nukleotid](#) 5-dihydroxypentyl-dUMP, DHPdUMP) wurde als Ersatz für Thymin im ‚Bacillus Phagen SP15‘ (auch ‚SP-15‘, Familie Myoviridae)[27][30] beschrieben.[28][31][32][33]

[Beta-d-glucopyranosyloxymethyluracil](#) (Base J), ebenfalls eine modifizierte Form von Uracil, wurde in verschiedenen Organismen gefunden:

Den [Flagellaten Diplonema](#) und [Euglena](#) (beide [Excavata: Euglenozoa](#)) sowie allen Gattungen der [Kinetoplastiden](#).[\[34\]](#) Die [Biosynthese](#) von J erfolgt in zwei Schritten: Im ersten Schritt wird ein spezifisches Thymidin in DNA in Hydroxymethyldeoxyuridin (HOMedU) umgewandelt, im zweiten wird HOMedU zu J [glykosyliert](#).[\[35\]](#) Es gibt einige Proteine, die spezifisch an diese Base binden.[\[36\]\[37\]\[38\]](#) Diese Proteine scheinen entfernte Verwandte des Tet1-[Onkogens](#) zu sein, das an der Pathogenese der [akuten myeloischen Leukämie](#) beteiligt ist.[\[39\]](#) J scheint als Terminationssignal für [RNA-Polymerase II](#) zu wirken.[\[40\]\[41\]](#)

1976 wurde festgestellt, dass der ‚Cyanophage S-2L‘ (Spezies ‚Cyanobacteria phage S-2L‘, Gattung ‚Cyanostylovirus‘, Familie [Siphoviridae](#),

früher Cyanostyloviridae oder Styloviridae),[\[42\]\[43\]\[44\]\[45\]\[46\]](#) dessen Wirte Spezies der Gattung [Synechocystis](#) sind, alle Adenosinbasen in seinem Genom durch [2,6-](#)

[Diaminopurin](#) (alias 2-Aminoadenin, Base D, DAP) ersetzt.[\[47\]\[33\]](#)

Wie 2016 herausgefunden wurde, ist 2'-[Desoxyarchaeosin](#) (dG+) im Genom mehrerer Bakterien und im [Escherichia](#)-Phagen 9g (ICTV: Escherichia virus 9g, Gattung [Nonagvirus](#), Familie Siphoviridae) vorhanden.[\[48\]](#)

[6-Methylisoxanthopterin](#)

[5-Hydroxyuracil](#)

Natürliche modifizierte Basen (Methylierungen u. a.)

In natürlicher DNA kommen auch modifizierte Basen vor. Insbesondere

werden [Methylierungen](#) der kanonischen Basen im Rahmen der [Epigenetik](#) untersucht:

Zunächst wurde im Jahr 1925 [5-Methylcytosin](#) (m5C) im Genom von [Mycobacterium](#)

[tuberculosis](#) gefunden.[\[49\]](#) Im Genom des [Xanthomonas](#) oryzae-Bakteriophagen Xp12

([Xanthomonas](#) phage XP-12, Fam Siphoviridae)[\[50\]](#) und des Halovirus ΦH (Halobacterium

virus phiH, Gattung [Myohalovirus](#), Myoviridae) ist das gesamte Cytosin-Kontingent durch 5-Methylcytosin ersetzt.[\[51\]\[52\]](#)

Einen kompletten Ersatz von Cytosin durch 5-[Glycosylhydroxymethylcytosin](#) (syn. Glycosyl-5-hydroxymethylcytosin) in den Phagen T2, T4 und T6 der Spezies [Escherichia virus](#)

[T4](#) (Gattung T4virus, Unterfamilie [Tevenvirinae](#) der Familie Myoviridae) wurde 1953

beobachtet.[\[53\]](#)

Wie 1955 entdeckt wurde, ist [N6-Methyladenin](#) (6mA, m6A) in der DNA

von [Colibakterien](#) vorhanden.[\[54\]](#)

[N6-Carbamoylmethyladenin](#) wurde 1975 in den Bakteriophagen Mu (ICTV: Spezies [Escherichia](#) virus Mu, früher [Enterobacteria](#) phage Mu; Gattung [Muvirus](#), averaltet [Mulikevirus](#) in der

Familie Myoviridae) und [Lambda-Mu](#)[\[55\]\[56\]](#) beschrieben.[\[57\]](#)

[7-Methylguanin](#) (m7G) wurde 1976 im Phagen DDVI (‚[Enterobacteria](#) phage DdVI‘ alias

‚DdVI‘, Gattung T4virus) von [Shigella](#) dysenteriae beschrieben.[\[58\]](#)

[N4-Methylcytosin](#) (m4C) in DNA wurde 1983 beschrieben (in [Bacillus](#) centrosporus).[\[59\]](#)

1985 wurde [5-Hydroxycytosin](#) im Genom des [Rhizobium](#)-Phagen RL38JI gefunden.[\[60\]](#)

α-Putrescinythymidin (Alpha-Putrescinythymidin, putT) und α-Glutamylthymidin (Alpha-

Glutamylthymidin) kommt im Genom sowohl des [Delftia](#)-Phagen ΦW-14 (Phi W-14, Spezies

‚[Delftia](#) virus PhiW14‘, Gattung ‚[Ionavirus](#)‘, Familie Myoviridae)[\[61\]](#) als auch des [Bacillus](#)-

Phagen SP10 (ebenfalls Familie Myoviridae) vor.[\[62\]\[63\]](#)

[5-Dihydroxypentyluracil](#) wurde im [Bacillus](#)-Phagen SP15 (auch SP-15,

Familie Myoviridae)[\[27\]\[33\]](#) gefunden.[\[64\]](#)

Der Grund für das Vorhandensein dieser nicht-kanonischen Basen in der DNA ist nicht bekannt.

Wahrscheinlich ist dies wenigstens zum Teil darin begründet, dass die Phagen so vor den in den

Bakterien vorhandenen [Restriktionsenzymen](#) haben. Diese wirken zumindest teilweise als

molekulares Immunsystem und helfen, die Bakterien vor einer Infektion durch Viren zu

schützen.

Nicht-Standard und modifizierte Basen bei Mikroben sind aber noch nicht alles:

Es wurde auch über vier Modifikationen der Cytosinreste in humaner DNA berichtet. [65] Diese Modifikationen bestehen aus dem Zusatz folgender Gruppen:

Methyl (–CH₃)

Hydroxymethyl (–CH₂OH)

Formyl (–CHO)

Carboxyl (–COOH)

Es wird angenommen, dass diese Modifikationen regulatorische Funktionen haben,

Stichwort Epigenetik.

Uracil ist in den Zentromer-Regionen von mindestens zwei menschlichen Chromosomen (6 und 11) zu finden. [66]

Synthetische Basen

Im Labor wurde DNA (und auch RNA) mit weiteren künstlichen Basen versehen. Ziel ist es meist, damit unnatürliche Basenpaarungen (englisch unnatural base pairs, UBP) zu erzeugen: [67]

Im Jahr 2004 wurde DNA erzeugt, die statt der vier Standardnukleobasen (A, T, G und C) ein erweitertes Alphabet mit sechs Nukleobasen (A, T, G, C, dP und dZ) enthielt. Dabei steht bei diesen zwei neuen Basen dP für 2-Amino-8-(1'-β-D-2'-desoxyribofuranosyl)-imidazo[1,2-a]-1,3,5-triazin-4(8H)-on und dZ für 6-Amino-5-nitro-3-(1'-β-D-2'-desoxyribofuranosyl)-2(1H)-pyridon. [68][69][70]

Im Jahr 2006 wurden erstmals eine DNA mit um eine Benzolgruppe bzw. eine Naphthylgruppe erweiterten Basen untersucht (je nach Stellung der Erweiterungsgruppen entweder xDNA bzw. xxDNA oder yDNA bzw. yyDNA genannt). [71]

Yorke Zhang et al. berichteten zur Jahreswende 2016/2017 über halbsynthetische Organismen mit einer DNA, die um die Basen X (alias NaM) und Y' (alias TPT3) bzw. die (Desoxyribo-)Nukleotide dX (dNaM) und dY' (dTPT3) erweitert wurde, die miteinander paaren.

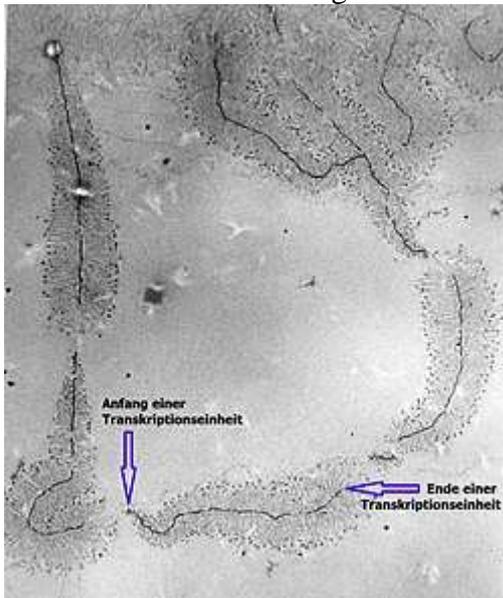
Vorausgegangen waren Versuche mit Paarungen auf Basis der Basen X und Y (alias 5SICS), d. h. der Nukleotiden dX und dY (alias d5SICS). [72][73] Weitere Basen, die mit 5SICS paaren können, sind FEMO und MMO2. [74]

Anfangs 2019 wurde über DNA und RNA mit jeweils acht Basen (vier natürliche und vier synthetische) berichtet, die sich alle paarweise einander zuordnen (Hachimoji-DNA). [75][76]

Enantiomere

DNA tritt in Lebewesen als D-DNA auf – L-DNA kann allerdings synthetisiert werden (gleiches gilt analog für RNA). L-DNA wird langsamer von Enzymen abgebaut als die natürliche Form, was sie für die Pharmaforschung interessant macht. [77][78]

Genetischer Informationsgehalt und Transkription



Ribosomale DNA in Transkription: Die Länge neu synthetisierter rRNA-Moleküle wächst vom Anfang zum Ende einer Transkriptionseinheit (Elektronenmikroskopische Aufnahme, 40.000-fache Vergrößerung)

→ Hauptartikel: [Gen](#), [Genetischer Code](#) und [Transkription \(Biologie\)](#)

DNA-Moleküle spielen als Informationsträger und „Andockstelle“ eine wichtige Rolle für Enzyme, die für die [Transkription](#) zuständig sind. Weiterhin ist die Information bestimmter DNA-Abschnitte, wie sie etwa in operativen Einheiten wie dem [Operon](#) vorliegt, wichtig für Regulationsprozesse innerhalb der Zelle.

Bestimmte Abschnitte der DNA, die sogenannten [Gene](#), codieren genetische Informationen, die Aufbau und Organisation des Organismus beeinflussen. Gene enthalten „Baupläne“ für Proteine oder Moleküle, die bei der Proteinsynthese oder der [Regulation](#) des Stoffwechsels einer Zelle beteiligt sind. Die Reihenfolge der Basen bestimmt dabei die genetische Information.

Diese [Basensequenz](#) kann mittels [Sequenzierung](#) zum Beispiel über die [Sanger](#)-Methode ermittelt werden.

Die Basenabfolge (Basensequenz) eines Genabschnitts der DNA wird zunächst durch die [Transkription](#) in die komplementäre Basensequenz eines sogenannten [Ribonukleinsäure](#)-Moleküls überschrieben (abgekürzt RNA). RNA enthält im Unterschied zu DNA den Zucker [Ribose](#) anstelle von Desoxyribose und die Base [Uracil](#) anstelle von Thymin, der Informationsgehalt ist aber derselbe. Für die Proteinsynthese werden sogenannte [mRNAs](#) verwendet, einsträngige RNA-Moleküle, die aus dem Zellkern ins [Zytoplasma](#) hinaus transportiert werden, wo die Proteinsynthese stattfindet (siehe [Proteinbiosynthese](#)).

Nach der sog. „Ein-Gen-Ein-Protein-Hypothese“ wird von einem codierenden Abschnitt auf der DNA die Sequenz jeweils eines Proteinmoleküls abgelesen. Es gibt aber Regionen der DNA, die durch Verwendung unterschiedlicher Leseraster bei der Transkription jeweils mehrere Proteine codieren. Außerdem können durch [alternatives Spleißen](#) (nachträgliches Schneiden der mRNA) verschiedene Isoformen eines Proteins hergestellt werden.

Neben der codierenden DNA (den Genen) gibt es [nichtcodierende DNA](#), die etwa beim Menschen über 90 Prozent der gesamten DNA einer Zelle ausmacht.

Die [Speicherkapazität](#) der DNA konnte bisher nicht technisch nachgebildet werden. Mit der Informationsdichte in einem [Teelöffel](#) getrockneter DNA könnte die aktuelle [Weltbevölkerung](#) etwa 350 Mal nachgebaut werden. [79]

DNA-Replikation



Die Doppelhelix wird durch die [Helikase](#) und die [Topoisomerase](#) geöffnet. Danach setzt die [Primase](#) einen Primer und die [DNA-Polymerase](#) beginnt, den Leitstrang zu kopieren. Eine zweite DNA-Polymerase bindet den Folgestrang, kann aber nicht kontinuierlich synthetisieren, sondern produziert einzelne [Okazaki-Fragmente](#), die von der [DNA-Ligase](#) zusammengefügt werden.

→ Hauptartikel: [Replikation](#)

Die DNA kann sich nach dem sog. [semikonservativen Prinzip](#) mit Hilfe von [Enzymen](#) selbst verdoppeln (replizieren). Die doppelsträngige Helix wird durch das Enzym [Helikase](#) aufgetrennt, nachdem sie von der [Topoisomerase](#) entspiralisiert wurde. Die entstehenden Einzelstränge

dienen als Matrize (Vorlage) für den jeweils zu synthetisierenden komplementären Gegenstrang, der sich an sie anlagert.

Die DNA-Synthese, d. h. die Bindung der zu verknüpfenden Nukleotide, wird durch Enzyme aus der Gruppe der DNA-Polymerasen vollzogen. Ein zu verknüpfendes Nukleotid muss in der Triphosphat-Verbindung – also als Desoxyribonukleosidtriphosphat – vorliegen. Durch Abspaltung zweier Phosphatteile wird die für den Bindungsvorgang benötigte Energie frei. Das Enzym Helikase bildet eine Replikationsgabel, zwei auseinander laufende DNA-Einzelstränge. In ihrem Bereich markiert ein RNA-Primer, der durch das Enzym Primase synthetisiert wird, den Startpunkt der DNA-Neusynthese. An dieses RNA-Molekül hängt die DNA-Polymerase nacheinander Nukleotide, die denen der DNA-Einzelstränge komplementär sind.

Die Verknüpfung der neuen Nukleotide zu einem komplementären DNA-Einzelstrang kann an den beiden alten Strängen nur in 5'→3'-Richtung verlaufen und tut das demzufolge ohne Unterbrechung den alten 3'→5'-Strang entlang in Richtung der sich immer weiter öffnenden Replikationsgabel.

Die Synthese des neuen Stranges am alten 5'→3'-Strang dagegen kann nicht kontinuierlich auf die Replikationsgabel zu, sondern nur von dieser weg ebenfalls in 5'→3'-Richtung erfolgen. Der alte Doppelstrang ist aber zu Beginn der Replikation nur ein Stück weit geöffnet, so dass an dem zweiten Strang – in „unpassender“ Gegenrichtung – immer nur ein kurzes Stück neuer komplementärer DNA entstehen kann.

Da dabei eine DNA-Polymerase jeweils nur etwa 1000 Nukleotide verknüpft, ist es nötig, den gesamten komplementären Strang in einzelnen Stücken zu synthetisieren. Wenn sich die Replikationsgabel etwas weiter geöffnet hat, lagert sich daher ein neuer RNA-Primer wieder direkt an der Gabelungsstelle an den zweiten Einzelstrang an und initiiert die nächste DNA-Polymerase.

Bei der Synthese des 3'→5'-Stranges wird deshalb pro DNA-Syntheseinheit jeweils ein neuer RNA-Primer benötigt. Primer und zugehörige Syntheseinheit bezeichnet man als Okazaki-Fragment. Die für den Replikations-Start benötigten RNA-Primer werden anschließend enzymatisch abgebaut. Dadurch entstehen Lücken im neuen DNA-Strang, die durch spezielle DNA-Polymerasen mit DNA-Nukleotiden aufgefüllt werden.

Zum Abschluss verknüpft das Enzym Ligase die noch nicht miteinander verbundenen neuen DNA-Abschnitte zu einem einzigen Strang.

Mutationen und andere DNA-Schäden

→ Hauptartikel: Mutation, DNA-Schaden und DNA-Reparatur

Mutationen von DNA-Abschnitten – zum Beispiel Austausch von Basen gegen andere oder Änderungen in der Basensequenz – führen zu Veränderungen des Erbgutes, die zum Teil tödlich (letal) für den betroffenen Organismus sein können.

In seltenen Fällen sind solche Mutationen aber auch von Vorteil; sie bilden dann den Ausgangspunkt für die Veränderung von Lebewesen im Rahmen der Evolution. Mittels der Rekombination bei der geschlechtlichen Fortpflanzung wird diese Veränderung der DNA sogar zu einem entscheidenden Faktor bei der Evolution: Die eukaryotische Zelle besitzt in der Regel mehrere Chromosomensätze, d. h., ein DNA-Doppelstrang liegt mindestens zweimal vor. Durch wechselseitigen Austausch von Teilen dieser DNA-Stränge, das Crossing-over bei der Meiose, können so neue Eigenschaften entstehen.

DNA-Moleküle können durch verschiedene Einflüsse beschädigt werden. Ionisierende Strahlung, wie zum Beispiel UV- oder γ-Strahlung, Alkylierung sowie Oxidation können die DNA-Basen chemisch verändern oder zum Strangbruch führen. Diese chemischen Änderungen beeinträchtigen unter Umständen die Paarungseigenschaften der betroffenen Basen. Viele der Mutationen während der Replikation kommen so zustande.

Einige häufige DNA-Schäden sind:

die Bildung von Uracil aus Cytosin unter spontanem Verlust einer Aminogruppe durch Hydrolyse: Uracil ist wie Thymin komplementär zu Adenin.

Thymin-Thymin-Dimerschäden verursacht durch photochemische Reaktion zweier aufeinander folgender Thyminbasen im DNA-Strang durch [UV-Strahlung](#), zum Beispiel aus [Sonnenlicht](#). Diese Schäden sind wahrscheinlich eine wesentliche Ursache für die Entstehung von [Hautkrebs](#), die Entstehung von [8-Oxoguanin](#) durch [Oxidation](#) von Guanin: 8-Oxoguanin ist sowohl zu Cytosin als auch zu Adenin komplementär. Während der [Replikation](#) können beide Basen gegenüber 8-Oxoguanin eingebaut werden.

Aufgrund ihrer mutagenen Eigenschaften und ihres häufigen Auftretens (Schätzungen belaufen sich auf 104 bis 106 neue Schäden pro Zelle und Tag) müssen DNA-Schäden rechtzeitig aus dem [Genom](#) entfernt werden. Zellen verfügen dafür über ein effizientes DNA-Reparatursystem. Es beseitigt Schäden mit Hilfe folgender Strategien:

Direkte Schadensreversion: Ein Enzym macht die chemische Änderung an der DNA-Base rückgängig.

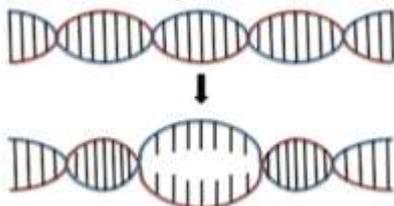
Basenexcisionsreparatur: Die fehlerhafte Base, zum Beispiel 8-Oxoguanin, wird aus dem Genom ausgeschnitten. Die entstandene freie Stelle wird anhand der Information im Gegenstrang neu synthetisiert.

Nukleotidexcisionsreparatur: Ein größerer Teilstrang, der den Schaden enthält, wird aus dem Genom ausgeschnitten. Dieser wird anhand der Information im Gegenstrang neu synthetisiert.

Homologe Rekombination: Sind beide DNA-Stränge beschädigt, wird die genetische Information aus dem zweiten Chromosom des homologen Chromosomenpaares für die Reparatur verwendet.

Replikation mit speziellen Polymerasen: DNA-Polymerase η kann zum Beispiel fehlerfrei über einen TT-Dimerschaden replizieren. Menschen, bei denen Polymerase η nicht oder nur eingeschränkt funktioniert, leiden häufig an [Xeroderma pigmentosum](#), einer [Erbkrankheit](#), die zu extremer Sonnenlichtempfindlichkeit führt.

Denaturierung



Beginnende DNA-Denaturierung

Die Basenpaarung von DNA wird bei verschiedenen zellulären Vorgängen [denaturiert](#). Die Basenpaarung wird dabei durch verschiedene [DNA-bindende Proteine](#) abschnittsweise aufgehoben, z. B. bei der [Replikation](#) oder der [Transkription](#). Der Ort des Denaturierungsbeginns wird als Denaturierungsblase bezeichnet[80] und im [Poland-Scheraga-Modell](#) beschrieben.[81] Jedoch wird die [DNA-Sequenz](#), die [Steifigkeit](#) und die [Torsion](#) nicht miteinbezogen.[82] Die Lebensdauer einer Denaturierungsblase beträgt zwischen einer Mikrosekunde und einer Millisekunde.[83]

Im Labor kann DNA durch physikalische und chemische Methoden denaturiert werden. DNA wird

durch [Formamid](#),[84] [Dimethylformamid](#),[85] Guanidiniumsalze,[86] [Natriumsalicylat](#),[85] [Sulfoxid](#),[85] [Dimethylsulfoxid](#) (DMSO),

verschiedene [Alkohole](#),[85] [Propylenglykol](#) und [Harnstoff](#)[86] denaturiert, meist in Kombination mit Wärme. Auch konzentrierte Lösungen von [Natriumhydroxid](#) denaturieren DNA. Bei den chemischen Methoden erfolgt eine Absenkung der Schmelztemperatur der doppelsträngigen DNA.

DNA-Reinigung und Nachweis

DNA kann durch eine [DNA-Reinigung](#), z. B. per [DNA-Extraktion](#), von anderen [Biomolekülen](#) getrennt werden. Der qualitative Nachweis von DNA (welche DNA vorliegt) erfolgt meistens durch eine [Polymerasekettenreaktion](#), eine [isothermale DNA-Amplifikation](#), eine [DNA-Sequenzierung](#), einen [Southern Blot](#) oder durch eine [In-situ-](#)

Hybridisierung. Der quantitative Nachweis (wie viel DNA vorliegt) erfolgt meistens durch eine **qPCR**, bei gereinigten Proben mit nur einer DNA-Sequenz kann eine **Konzentration** auch durch **Photometrie** bei einer **Wellenlänge** von 260 nm gemessen werden. Eine **Extinktion** von 1 einer gereinigten DNA-Lösung entspricht bei doppelsträngiger DNA einer **Konzentration** von 50 µg/mL, bei einzelsträngiger DNA entspricht dies 33 µg/mL [87] und bei einzelsträngigen **Oligonukleotiden** liegt die Konzentration darunter, abhängig von der Zusammensetzung an Nukleinbasen (siehe **DNA-Extraktion#Quantifizierung**).

Durch **interkalierende** Farbstoffe wie **Ethidiumbromid**, **Propidiumiodid** oder **SYBR Green I** sowie durch furchenbindende Farbstoffe wie **DAPI**, **Pentamidine**, **Lexitropsine**, **Netropsin**, **Distamycin**, **Hoechst 33342** oder Hoechst 33258 kann DNA angefärbt werden. Weniger spezifisch gebundene DNA-Farbstoffe und Färbemethoden sind z. B. **Methylenblau**, der Carbocyanin-Farbstoff **Stains-All** oder die **Silberfärbung**. Durch **Molecular Combing** kann die DNA gestreckt und ausgerichtet werden. „Alte“ DNA

Als **aDNA** („ancient DNA“; alte DNA) werden Reste von Erbgutmolekülen in toten Organismen bezeichnet, wenn keine direkten Verwandten des beprobten Organismus mehr leben. Auch wird die DNA des Menschen dann als aDNA bezeichnet, wenn das Individuum mindestens 75 Jahre vor der Probenuntersuchung verstorben ist.

6. Учебно-методическое и информационное обеспечение дисциплины

6.1. Список источников и литературы

Литература

Основная:

Латышев, Л. К. Технология перевода : учебник и практикум для академического бакалавриата / Л. К. Латышев, Н. Ю. Северова. — 4-е изд., перераб. и доп. — Москва : Издательство Юрайт, 2019. — 263 с. — (Бакалавр. Академический курс). — ISBN 978-5-534-00493-9. — Текст : электронный // ЭБС Юрайт [сайт]. — URL: <https://biblio-online.ru/bcode/432097> (дата обращения: 29.12.2019). *Дополнительная:*

Дополнительная:

Гильченко, Н.Л. Практикум по переводу с немецкого языка на русский : учебное пособие / Н. Л. Гильченко. — Санкт-Петербург : КАРО, 2009. - 368 с. - ISBN 978-5-9925-0163-6. - Текст : электронный. - URL: <https://znanium.com/catalog/product/1048216>

6.2. Перечень ресурсов информационно-телекоммуникационной сети «Интернет».

The Free Dictionary by Farlex. [Электронный ресурс]. URL: <https://de.thefreedictionary.com/> (дата обращения: 26.11.2019).

Langenscheidt Online Wörterbücher. [Электронный ресурс]. URL: <https://de.langenscheidt.com/> (дата обращения: 26.11.2019).

PONS Online-Wörterbuch. [Электронный ресурс]. URL: https://www.duden.de/rechtschreibung/deutsch_deutsch (дата обращения: 26.11.2019).

Der deutsche Wortschatz von 1600 bis heute.. [Электронный ресурс]. URL: <https://www.dwds.de/> (дата обращения: 26.11.2019).

7. Материально-техническое обеспечение дисциплины

Занятия по курсу можно проводить с максимальной эффективностью в компьютерном классе или аудитории с доступом в Интернет, проектором и экраном для презентаций. Необходимо также наличие доски или флипчарта, чтобы преподаватель мог разбирать примеры по ходу объяснения и записывать задания. Для самостоятельной работы студентам необходимо рабочее место, оборудованное персональным компьютером с доступом в Интернет, аудио- и видеоплеером (Windows Media Player, MPC, WinAmp, VLC и т.п.) а также офисными программами (Microsoft Office, OpenOffice, LibreOffice, Zoho Office и т.п.).

8. Обеспечение образовательного процесса для лиц с ограниченными возможностями здоровья и инвалидов

В ходе реализации дисциплины используются следующие дополнительные методы обучения, текущего контроля успеваемости и промежуточной аттестации обучающихся в зависимости от их индивидуальных особенностей:

- для слепых и слабовидящих:
 - лекции оформляются в виде электронного документа, доступного с помощью компьютера со специализированным программным обеспечением;
 - письменные задания выполняются на компьютере со специализированным программным обеспечением, или могут быть заменены устным ответом;
 - обеспечивается индивидуальное равномерное освещение не менее 300 люкс;
 - для выполнения задания при необходимости предоставляется увеличивающее устройство; возможно также использование собственных увеличивающих устройств;
 - письменные задания оформляются увеличенным шрифтом;
 - экзамен и зачёт проводятся в устной форме или выполняются в письменной форме на компьютере.
- для глухих и слабослышащих:

- лекции оформляются в виде электронного документа, либо предоставляется звукоусиливающая аппаратура индивидуального пользования;

- письменные задания выполняются на компьютере в письменной форме;

- экзамен и зачёт проводятся в письменной форме на компьютере; возможно проведение в форме тестирования.

- для лиц с нарушениями опорно-двигательного аппарата:

- лекции оформляются в виде электронного документа, доступного с помощью компьютера со специализированным программным обеспечением;

- письменные задания выполняются на компьютере со специализированным программным обеспечением;

- экзамен и зачёт проводятся в устной форме или выполняются в письменной форме на компьютере.

При необходимости предусматривается увеличение времени для подготовки ответа.

Процедура проведения промежуточной аттестации для обучающихся устанавливается с учётом их индивидуальных психофизических особенностей. Промежуточная аттестация может проводиться в несколько этапов.

При проведении процедуры оценивания результатов обучения предусматривается использование технических средств, необходимых в связи с индивидуальными особенностями обучающихся. Эти средства могут быть предоставлены университетом, или могут использоваться собственные технические средства.

Проведение процедуры оценивания результатов обучения допускается с использованием дистанционных образовательных технологий.

Обеспечивается доступ к информационным и библиографическим ресурсам в сети Интернет для каждого обучающегося в формах, адаптированных к ограничениям их здоровья и восприятия информации:

- для слепых и слабовидящих:

- в печатной форме увеличенным шрифтом;

- в форме электронного документа;

- в форме аудиофайла.

- для глухих и слабослышащих:

- в печатной форме;

- в форме электронного документа.

- для обучающихся с нарушениями опорно-двигательного аппарата:

- в печатной форме;

- в форме электронного документа;

- в форме аудиофайла.

Учебные аудитории для всех видов контактной и самостоятельной работы, научная библиотека и иные помещения для обучения оснащены специальным оборудованием и учебными местами с техническими средствами обучения:

- для слепых и слабовидящих:
 - устройством для сканирования и чтения с камерой SARA CE;
 - дисплеем Брайля PAC Mate 20;
 - принтером Брайля EmBraille ViewPlus;
- для глухих и слабослышащих:
 - автоматизированным рабочим местом для людей с нарушением слуха и слабослышащих;
 - акустический усилитель и колонки;
- для обучающихся с нарушениями опорно-двигательного аппарата:
 - передвижными, регулируемые эргономическими партами СИ-1;
 - компьютерной техникой со специальным программным обеспечением.

9. Методические материалы

9.1. Планы практических занятий

Тема 1. Перевод научных текстов

Задания:

1 Определите особенности текста, Каков его потенциальный потребитель? Где он может быть размещен?

2 Выполните перевод текста.

Список литературы:

Основная:

Латышев, Л. К. Технология перевода : учебник и практикум для академического бакалавриата / Л. К. Латышев, Н. Ю. Северова. — 4-е изд., перераб. и доп. — Москва : Издательство Юрайт, 2019. — 263 с. — (Бакалавр. Академический курс). — ISBN 978-5-534-00493-9. — Текст : электронный // ЭБС Юрайт [сайт]. — URL: <https://bibli-online.ru/bcode/432097> (дата обращения: 29.12.2019). Дополнительная:

Дополнительная:

Гильченко, Н.Л. Практикум по переводу с немецкого языка на русский : учебное пособие / Н. Л. Гильченко. — Санкт-Петербург : КАРО, 2009. - 368 с. - ISBN 978-5-9925-0163-6. - Текст : электронный. - URL:

<https://znanium.com/catalog/product/1048216>

6.2. Перечень ресурсов информационно-телекоммуникационной сети «Интернет».

The Free Dictionary by Farlex. [Электронный ресурс]. URL:

<https://de.thefreedictionary.com/> (дата обращения: 26.11.2019).

Langenscheidt Online Wörterbücher. [Электронный ресурс]. URL: <https://de.langenscheidt.com/> (дата обращения: 26.11.2019).

PONS Online-Wörterbuch. [Электронный ресурс]. URL: https://www.duden.de/rechtschreibung/deutsch_deutsch (дата обращения: 26.11.2019).

Der deutsche Wortschatz von 1600 bis heute.. [Электронный ресурс]. URL: <https://www.dwds.de/> (дата обращения: 26.11.2019).

Материально-техническое обеспечение занятия:

Доска или флипчарт

Столы

Стулья

Мел/маркер

Письменные принадлежности

9.2. Методические рекомендации по подготовке письменных работ

Письменные работы по дисциплине не предусмотрены.

АННОТАЦИЯ ДИСЦИПЛИНЫ

Дисциплина реализуется в Институте лингвистики кафедрой европейских языков.

Цель дисциплины: дать студенту знания, умения и навыки, необходимые ему для осуществления его профессиональной деятельности в области письменного перевода текстов разных регистров и стилей. Задачи:

- научить студента анализировать стиль исходного текста и находить адекватные пути его воссоздания на русском языке;
- научить его создавать эквивалентный перевод исходного текста с учетом всех требований русского языка;
- научить его ориентироваться в массиве стилистических приемов русского языка;
- научить его приемам передачи на русском языке культурно-специфичной информации, заложенной в тексте;
- дать ему инструментарий, достаточный для дальнейшего самостоятельного решения проблем, возникающих в его профессиональной деятельности.

Задачи курса:

- научить студента анализировать стиль исходного текста и находить адекватные пути его воссоздания на русском языке;
- научить его создавать эквивалентный перевод исходного текста с учетом всех требований русского языка;
- научить его ориентироваться в массиве стилистических приемов русского языка;
- научить его приемам передачи на русском языке культурно-специфичной информации, заложенной в тексте;
- дать ему инструментарий, достаточный для дальнейшего самостоятельного решения проблем, возникающих в его профессиональной деятельности.

Дисциплина направлена на формирование следующих компетенций:

- ПК-9 (владение основными способами достижения эквивалентности в переводе и способностью применять основные приемы перевода);
- ПК-10 (способностью осуществлять письменный перевод с соблюдением норм лексической эквивалентности, соблюдением грамматических, синтаксических и стилистических норм).
- ПК-11 (способностью оформлять текст перевода в компьютерном текстовом редакторе)

В результате освоения дисциплины обучающийся должен:

- знать способы достижения эквивалентности в переводе,
- уметь применять основные приемы перевода, свободно выражать свои мысли, адекватно используя разнообразные языковые средства с целью выделения релевантной информации, умеет использовать этикетные формулы в устной и письменной коммуникации, осуществлять письменный перевод с соблюдением норм лексической эквивалентности, соблюдением грамматических, синтаксических и стилистических норм, умеет оформлять текст перевода в компьютерном текстовом редакторе, работать с электронными словарями и другими электронными ресурсами,

владеть основными дискурсивными способами реализации коммуникативных целей высказывания применительно к особенностям текущего коммуникативного контекста, основными способами выражения семантической, коммуникативной и структурной преемственности между частями высказывания, основными особенностями официального, нейтрального и неофициального регистров общения, методикой предпереводческого анализа текста, способствующей точному восприятию исходного высказывания, методикой подготовки к выполнению перевода, включая поиск информации в справочной, специальной литературе и компьютерных сетях.

По дисциплине предусмотрена промежуточная аттестация в форме *зачета с оценкой*.

Общая трудоемкость освоения дисциплины составляет 2 зачетных единиц.

ЛИСТ ИЗМЕНЕНИЙ

№	Текст актуализации или прилагаемый к РПД документ, содержащий изменения	Дата	№ протокола
1	Приложение №2	26.06.2017 г.	9
2	Приложение №3	25.06.2018 г.	8
3	Приложение №4	26.06.2020	8

Состав программного обеспечения (ПО), современных профессиональных баз данных (БД) и информационно-справочные систем (ИСС) (2017 г.)

1. Перечень ПО

Таблица 1

№п /п	Наименование ПО	Производитель	Способ распространения (лицензионное или свободно распространяемое)
2	Microsoft Office 2010	Microsoft	лицензионное
3	Windows 7 Pro	Microsoft	лицензионное
9	Microsoft Office 2013	Microsoft	лицензионное
11	Kaspersky Endpoint Security	Kaspersky	лицензионное

** Оставить используемое ПО в рамках учебной дисциплины*

2. Перечень БД и ИСС

Таблица 2

№п/п	Наименование
	Международные реферативные наукометрические БД, доступные в рамках национальной подписки в 2017 г. Web of Science Scopus
	Профессиональные полнотекстовые БД, доступные в рамках национальной подписки в 2017 г. Журналы Oxford University Press ProQuest Dissertation & Theses Global SAGE Journals Журналы Taylor and Francis
	Профессиональные полнотекстовые БД JSTOR Издания по общественным и гуманитарным наукам
	Компьютерные справочные правовые системы Консультант Плюс, Гарант

Состав программного обеспечения (ПО), современных профессиональных баз данных (БД) и информационно-справочные систем (ИСС) (2018 г.)

1. Перечень ПО

Таблица 1

№п/п	Наименование ПО	Производитель	Способ распространения (лицензионное или свободно распространяемое)
2	Microsoft Office 2010	Microsoft	лицензионное
3	Windows 7 Pro	Microsoft	лицензионное
9	Microsoft Office 2013	Microsoft	лицензионное
11	Kaspersky Endpoint Security	Kaspersky	лицензионное

** Оставить используемое ПО в рамках учебной дисциплины*

2. Перечень БД и ИСС

Таблица 2

№п/п	Наименование
	Международные реферативные наукометрические БД, доступные в рамках национальной подписки в 2018 г. Web of Science Scopus
	Профессиональные полнотекстовые БД, доступные в рамках национальной подписки в 2018 г. Журналы Cambridge University Press ProQuest Dissertation & Theses Global SAGE Journals Журналы Taylor and Francis Электронные издания издательства Springer
	Профессиональные полнотекстовые БД JSTOR Издания по общественным и гуманитарным наукам
	Компьютерные справочные правовые системы Консультант Плюс, Гарант

2. Образовательные технологии (к п.4 на 2020 г.)

В период временного приостановления посещения обучающимися помещений и территории РГГУ. для организации учебного процесса с применением электронного обучения и дистанционных образовательных технологий могут быть использованы следующие образовательные технологии:

- видео-лекции;
- онлайн-лекции в режиме реального времени;
- электронные учебники, учебные пособия, научные издания в электронном виде и доступ к иным электронным образовательным ресурсам;

- системы для электронного тестирования;
- консультации с использованием телекоммуникационных средств.

3. Перечень БД и ИСС (к п. 6.2 на 2020 г.)

№п /п	Наименование
1	Международные реферативные наукометрические БД, доступные в рамках национальной подписки в 2020 г. Web of Science Scopus
2	Профессиональные полнотекстовые БД, доступные в рамках национальной подписки в 2020 г. Журналы Cambridge University Press ProQuest Dissertation & Theses Global SAGE Journals Журналы Taylor and Francis
3	Профессиональные полнотекстовые БД JSTOR Издания по общественным и гуманитарным наукам Электронная библиотека Grebennikon.ru
4	Компьютерные справочные правовые системы Консультант Плюс, Гарант

4. Состав программного обеспечения (ПО) (к п. 7 на 2020 г.)

№п /п	Наименование ПО	Производитель	Способ распространения (лицензионное или свободно распространяемое)
2	Microsoft Office 2010	Microsoft	лицензионное
3	Windows 7 Pro	Microsoft	лицензионное
9	Microsoft Office 2013	Microsoft	лицензионное
11	Kaspersky Endpoint Security	Kaspersky	лицензионное
12	Zoom	Zoom	лицензионное