

ситуация складывается для гаплоидных ядер с многохроматидными хромосомами. Например, гаплоидные ядра с дупло- и квадруплохромосомами могут претерпевать одно или два мейотических деления. Это можно наблюдать по частоте встречаемости диад, триад и тетрад микроспор у гаплоидов. Созревание в цветках гаплоидов некоторого количества пыльцевых зерен и зародышевых мешков открывает возможность их семенной репродукции (Юданова, Малецкая, 2008).

Литература.

1. Лутков А.Н. Полиплоидия в эволюции и селекции растений // Экспериментальная полиплоидия в селекции растений. Наука. Новосибирск, 1966. С. 7–34.
2. Малецкий С.И. Сцепленное и несцепленное наследование генов в партеногенетических потомствах растений // Генетика. 1997. Т. 33, № 10. С. 1333–1340.
3. Малецкий С.И. Полиплоидия и аналоговая форма наследственности у растений. Збірник наукових праць. Логос, Киев, 2008. Т. 4. С. 19–24.
4. Юданова С.С., Малецкая Е.И. Особенности цветения и микроспорогенеза гаплоидных растений у сахарной свёклы (*Beta vulgaris* L.). // «Факторы экспериментальной эволюции организмов» Том 5. Київ: «ЛОГОС», 2008, с. 240-244.
5. Яблонка Е., Лэмб М. Эпигеном в эволюции: за пределами современного синтеза // Вісник Україн. Товар. Генетиків і Селекціонерів. 2008. Т.6. №2. С. 337-355.
6. Haldane J. Theoretical genetics of autopolyploids // J. Genet. 1930. V.32. P.359–372.
7. Rieger R., Michaelis A., Green M.M. Glossary of Genetics. Classical and Molecular. Berlin et al.: Springer Verlag, 1991. 553 p.
8. Stebbins G.L. Variation and evolution in Plants. Columbia Univ. Press, N.Y., 1950. 480 p.

The significance of genome stress and influence of cytoskeletons toxin substance on cells and formation in polyploidy plants was observed. The variability in the polyploidy plants are of the variants of epigenetic heredity.

МИХЕЕВ А.Н.

Институт клеточной биологии и генетической инженерии НАН Украины, Украина, 03143, г. Киев, ул. акад. Заболотного, 148, E-mail: mikhalex7@yahoo.com

МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ РАДИОРЕЗИСТЕНТНОСТИ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПРОЦЕСС

Первым прямым экспериментальным доказательством генетической детерминации радиорезистентности (ГДР) стало получение мутаций *E. coli*, приводящих к изменению радиоустойчивости. Из УФ-облученной взвеси клеток была выделена мутантная форма В/г, которая по уровню радиорезистентности (РР) значительно превосходила исходный штамм. Для эукариотов в настоящее время известно несколько десятков генов, влияющих на РР, многие из них картированы. При этом показано, что по геному они расположены случайно, не образуя кластеров, т.е. для них характерна нелокализованность. Кроме этого, система ГДР обладает рядом других свойств: полигенность, рецессивность (преимущественно), неспецифичность.

Нас, прежде всего, интересует филогенетический аспект РР, поэтому крайне важно проведение исследований по сравнительной РР биологических объектов, стоящих на разных ступенях филогенетического развития и различающихся по

структурно-функциональной организации. Такого рода исследования имеют достаточно богатую историю и их результаты выразились в ряде попыток создания концепции радиотаксонов.

Диапазон варьирования РР, определяемый, например, по ЛД₅₀ достаточно широк - от нескольких Гр (млекопитающие) до нескольких тысяч Гр (бактерии, вирусы, лишайники), т.е. в пределах четырех порядков. В 1961 г. М. Терзи (по Окада, 1974) впервые попытался установить зависимость между РР и структурной организацией генома 32 видов организмов, используя эффективность инактивации генома в качестве показателя РР:

$$E = 3,7 * 10^{11} D/N,$$

где: E - эффективность инактивации;

D - доза облучения, Р;

N - молекулярная масса генома, дальтон.

В результате анализа было выделено 4 группы организмов существенно различающихся по e: 1) ($E_{cp} = 0,64$) одноцепочечные РНК- и ДНК-содержащие вирусы; 2) ($E_{cp} = 0,62 * 10^{-1}$) двуцепочечные вирусы; 3) ($E_{cp} = 1,23 * 10^{-2}$) бактерии (за исключением *Haemophilus influenzae*, попавшей во вторую группу) и гаплоидные дрожжи; 4) ($E_{cp} = 0,69 * 10^{-3}$) клетки млекопитающих, а также ди- и полиплоидные дрожжи. По мнению М. Терзи различие в эффективности инактивации выделенных групп организмов могли быть обусловлены различиями в структурной организации их генетических систем.

Дальнейшее развитие данное направление получило в работе Г. Каплана и Л. Мозеса (1964) (обративших внимание на значимую корреляцию между РР и содержанием нуклеиновых кислот, и особенно в работах А. Sparrow с соавт. (Sparrow et al., 1967). Исследуя зависимость РР (определяемую по D₀) от объема интерфазного ядра, А. Спэрроу разделил выборку из 79 организмов на восемь групп, названных им радиотаксонами, в пределах которых корреляция между D₀ и объемом интерфазного ядра составляла 0,85-0,99. Однако при этом в один и тот же радиотаксон попадали организмы, принципиально различающиеся по структурной организации генома. Например, одни вирусы, бактерии и дрожжи попали в радиотаксон 4, а другие бактерии, дрожжи и клетки млекопитающих - в радиотаксон 5. Напротив, сходные по генетической организации формы зачастую оказывались в разных радиотаксонах. Так, разные штаммы бактерии *E. coli* попали одновременно в четыре радиотаксона - с 4-го по 7-й включительно. На основании полученных результатов А. Спэрроу был вынужден прийти к заключению, что радиационная таксономия не имеет никакого отношения к биологической классификации видов и не отражает их филогенетических связей.

Разумеется, при всей очевидности связи РР с таксономическим положением организма, исследователям трудно было согласиться со столь категоричным выводом А. Спэрроу и исследования продолжались в направлении поиска более адекватных критериев оценки устойчивости организмов.

Шальнов М.И. (1977) выделил шесть радиотаксонов (по корреляции D₀ с размером генома), каждому из которых соответствовала своя регрессионная кривая с соответствующим коэффициентом K_i , имеющим размерность радиационно-химического выхода. Шальнов М.И. также обратил внимание на тот факт, что вместе с усложнением структуры генома в процессе прогрессивного филогенетического развития уменьшается радиационно-химический выход реакций, приводящих к репродуктивной гибели клетки, т.е. увеличивается надежность генетических систем. Увеличение РР при переходе от таксона к таксону вследствие усовершенствования механизмов репарации ДНК можно было охарактеризовать безразмерным множителем f_i при соответствующих каждому радиотаксону радиационно-химических выходах G_i , определяемых структурно-функциональной организацией генома. В соответствии с

этим коэффициенты K_i шести регрессионных прямых, полученные в результате произведения множителей f_i и G_i , образуют по мнению М.И. Шальнова ступени адаптивной изменчивости генома в направлении увеличения радиорезистентности. Предложенный М.И. Шальновым подход позволил ему оценить вклад, который вносят в общую резистентность генома изменение его структурно-функциональной организации совершенствование процессов ферментативной репарации. Так, по мнению М.И. Шальнова, в ходе филогенеза РР генома вследствие изменения структурно-функциональной организации выросла в 100 раз и в результате совершенствования систем ферментативной репарации - также в 100 раз (и того – в 10^4 раз).

Развивая идеи М.И. Шальнова, В.И. Корогодина (1982) ввел понятие “надежность генома” и проанализировал с точки зрения надежности геномов распределение организмов по радиотаксонам. В качестве меры надежности генома В.И. Корогодина предложил использовать величину, равную количеству энергии излучения, поглощение которой в ДНК необходимо и достаточно для появления одного элементарного повреждения. В качестве оценки надежности генома было использовано произведение D_0C , где D_0 - доза облучения при которой в каждой клетке в среднем возникает по одному летальному повреждению, а C - количество ДНК в геноме. Если D_0 выразить в Грехах, а C - в нуклеотидах, то надежность генома (K) равняется:

$$K = 3,31 \cdot 10^{-6} D_0C \text{ (эВ)}.$$

Введение этого соотношения позволило В.И. Корогодину ответить на вопрос о связи надежности генома и его размера. Если бы K оставалась постоянной в течение всего времени филогенетических процессов, то за увеличение размера генома, который колеблется в пределах 8 порядков (от $1,3 \cdot 10^3$ пар нуклеотидов у вируса сателлита некроза табака до $2,3 \cdot 10^{11}$ п.н. у *Tradescantia virginiana*) живые организмы должны были бы “расплачиваться” пропорциональным увеличением радиочувствительности (РЧ). Однако данные радиобиологических экспериментов свидетельствуют о том, что различия в РЧ биообъектов значительно меньше, чем это можно было бы ожидать, и составляют меньше пяти порядков.

В.И. Корогодина выделил не шесть, а четыре радиотаксона, объединив 4-й и 5-й в один и отбросил 6-й из-за нерепрезентативности информации. Распределение биологических объектов по радиотаксонам хорошо соответствовало их распределению по уровням структурной организации генетических систем. Совокупность организмов, имеющих одинаковый уровень структурной организации генома В.И. Корогодина предложил назвать кариотаксоном. По мнению В.И. Корогодина надежность генома организмов первых трех кариотаксонов обусловлена в основном физико-химическими факторами - переходом от одонитового строения нуклеиновых кислот (кариотаксон 1) к двунитовому (кариотаксон 2), а затем к ДНК-белковому комплексу гаплоидного генома (кариотаксон 3). Резкое повышение надежности генома организмов 4-го кариотаксона обусловлено появлением механизма “диплоид-специфической” репарации. Однако, как считают Б.И. Сарапульцев и С.А. Гераськин (1993) данные о надежности полихромосомных геномов эукариот не требуют для своей интерпретации привлечения дополнительных гипотез о существовании у эукариот каких-либо особых способов повышения надежности элементарного генома. В частности, число репарируемых двойных разрывов на хромосому эукариотической клетки не превышает их количества, успешно репарируемого прокариотическими геномами. Упомянутые авторы считают, что филогенетическое развитие систем надежности элементарного генома, вероятно, полностью завершилось в рамках прокариотического генома, а высокая надежность генома эукариотических клеток обусловлена главным образом переходом к полихромосомной организации хранения генетической информации и эффектом полиплоидной защиты.

Иерархия радиотаксонов непосредственно отражает основные этапы структурной реорганизации генома в ходе прогрессивного филогенетического процесса от “голых” одно- и двуцепочечных молекул нуклеиновых кислот вирусного типа до организованных в нуклеоид и истинное ядро геномных молекул про- и эукариот. Последнее обстоятельство однозначно свидетельствует об общебиологической значимости радиотаксономии и позволяет поставить вопрос о биологическом смысле феномена радиационной устойчивости организмов.

Таким образом, радиотаксономические исследования, оставаясь в рамках радиобиологических, были достаточно плодотворными и привели к установлению связи между либо таксономическим положением и радиорезистентностью (РР), либо между физическим размером интерфазного ядра и РР (кариотаксоны). Некоторое время казалось, что эти исследования и соответствующие результаты имеют значение лишь для радиобиологии. Однако, определенная парадоксальность этих результатов, а именно факт низкой РР эукариотических организмов по сравнению с РР прокариотических организмов вынуждал радиобиологов искать решения этой проблемы, применяя молекулярно-генетические и филогенетические и методы подходы.

Фактически, радиобиологи столкнулись со вторым по степени важности радиобиологическим парадоксом, разрешение которого может иметь не только общерадиобиологическое, но и общебиологическое значение.

В связи с необходимостью разрешения указанного парадокса трудно переоценить исследования М.И.Шальнова, установившего, что параллельно филогенетически обусловленному структурно-функциональному усложнению генома шло уменьшение радиационно-химического выхода повреждений молекул нуклеиновых кислот, приводящих к инактивации облучаемого объекта. Не вдаваясь в суть механизмов, обеспечивающих уменьшение выхода повреждений (рекомбинация, ферментативная репарация, “шуба” из гистоновых белков), следует констатировать повышение надежности генетических систем в процессе прогрессивного филогенетического развития биологических систем.

От мысли об адаптивном значении высокого уровня надежности генома эукариотических организмов по отношению к действию фактора ионизирующей радиации пришлось отказаться, т.к. с момента зарождения жизни радиационный фактор варьировал максимум в пределах трех порядков и не мог обусловить разницу в РР некоторых представителей прокариотических и эукариотических организмов на четыре порядка. Не могла быть РР и следствием выработанной неспецифической устойчивости, поскольку существует также обратная зависимость между филогенетической “продвинутостью” видов и их устойчивостью к действию других экстремальных факторов. Объясняется такая закономерность тем, что прогрессивная направленность развития жизни на Земле, которая до сих пор была преобладающим направлением, приводила, преимущественно, к возникновению приспособлений, способствующих изоляции биологических объектов от действия экстремальных факторов среды (включая биотические факторы) или выработке средств, позволяющих избегать опасных средовых факторов. Иначе говоря, выработка приспособлений шла не по пути приобретения “дубовой” резистентности, а по пути приобретения высокоорганизованных поведенческих реакций (у растений, в частности, - разделение онтогенеза на активно функционирующие и пассивно переживающие неблагоприятные периоды фазы).

Таким образом, остается предположить, что надежность генома, вычисляемая, в общем виде, как произведение D_0 на объем генома (см. выше), выраженный числом нуклеотидов, характеризует, прежде всего, его способность надежно функционировать в нормальных условиях, а не радиорезистентность. Фактор спонтанной дегградации молекул нуклеиновых кислот (следствие термодинамической неустойчивости

молекулы ДНК, а также следствие ошибочности процессов репарации и репликации ДНК), сам по себе, является достаточно значимым, чтобы выступить в роли фактора филогенетической адаптации. Действительно, по надежности генома большинство эукариотических организмов намного превосходит таковую организмов прокариотических. Такое превосходство обеспечивается целой иерархической системой средств обеспечения надежности генома.

Как в процессе прогрессивного филогенетического процесса могла возникнуть целая иерархическая система, обеспечивающая надежность генома (которая, в свою очередь, как раз и обеспечила возможность прогрессивного развития)? И, вообще, что такое прогрессивный филогенетический процесс? И почему в настоящее время в биосфере сосуществуют организмы, столь сильно различающиеся между собой сложностью генетического аппарата и, соответственно, надежностью его функционирования?

Здесь, фактически, имеет место обращение (трансформация) 2-го радиобиологического парадокса. Так, если вначале казалось непонятным существование эукариотических организмов с их сравнительно низкой радиорезистентностью, то теперь неясным становится существование прокариотических организмов с их сравнительно невысоким уровнем надежности генома и его низкой информационной емкостью.

В большинстве случаев прокариотические организмы обладают высокой РР, которая в гораздо большей степени, чем у эукариотических организмов, коррелирует с высокой устойчивостью к действию других внешних экстремальных факторов физической и (или) химической природы. Минимальная способность прокариотических организмов поддерживать постоянство внутренней (внутриклеточной) среды обусловлена сравнительной примитивностью их генетического аппарата, которая, в свою очередь, обуславливает высокую устойчивость к разрушающему действию факторов внешней среды. Своеобразной "платой" за высокую и неспецифическую (универсальную) устойчивость прокариотических организмов является их неспособность поддерживать свою генетическую индивидуальность, свидетельством чего может служить высокий уровень их генетической изменчивости.

Фактически, прокариотические организмы использовали один из двух возможных путей обеспечения приспособленности к внешней среде - путь повышения устойчивости генома за счет уменьшения его физических размеров и, следовательно, уровня организованности (сложности). В противоположность этому, эукариотические организмы в процессе прогрессивного филогенетического развития использовали другую возможность - автономизацию (или избегание) от факторов внешней среды посредством приобретения сложно организованного генетического аппарата (с участием белков, которые не обладали высокой термоустойчивостью), обеспечивающего сложное поведение в разнообразных средах. Поскольку для сложного поведения необходим большой объем памяти, то необходимым условием функционирования геномов эукариотов является их высокая надежность, что достигается благодаря дублированию генетической информации и мозаичности ее расположения по негомологичным хромосомам, а также благодаря существованию систем рекомбинации и репарации. Последние два из перечисленных механизмов "унаследованы" от прокариотических организмов и составляют репарационный "фундамент" всей системы, обеспечивающей надежность функционирования генома (хранение, переработка и передача генетической информации) и на этой основе - фенома.

В конечном итоге, высокая информационная емкость генома эукариот обеспечивает широкую возможность для эпигенетической изменчивости (дифференцировки) клеток, которые, специализируясь, составили, вероятно, основу

для возникновения многоклеточных организмов, а впоследствии - многотканевых организмов. Направление же филогенетического процесса изменения генома обусловлено не только и не столько адаптивной изменчивостью и отбором форм, обладающих неспецифической РР, сколько тенденцией к увеличению информационной емкости генома и связанной с этим процессом необходимостью совершенствования генетических систем надежности для обеспечения устойчивой (точной) работы увеличивающегося в размерах генетического аппарата.

Литература

1. Корогодин В.И. Радиотаксоны и надежность генома // Радиобиология, 1982, Т. 22, в. 2, с. 147-154.
2. Окада Ш. Радиационная биохимия клетки. – М.: Мир, 1974. – 408 с.
3. Саранульцев Б.И., Гераськин С.И. Генетические основы радиорезистентности и эволюция - М.: Энергоатомиздат, 1993. - 209 с.
4. Шальнов М.И. Ферментативная репарация ДНК и эволюция генома // Радиобиология, 1977, Т. 17, в. 5, с. 652-651.
5. Sparrow A., Underbrink A., Sparrow R. Chromosomes and cellular radiosensitivity. The relationship of D0 to chromosome volume and complexity in 79 different organisms // Rad. Res., 1967, v. 32, № 2, p. 101-132.

Резюме

Показана связь информационной емкости генома эукариот с потенциалом эпигенетической изменчивости. Прогрессивная эволюция генома обусловлена необходимостью увеличения информационной емкости генома и совершенствования генетических систем надежности для обеспечения устойчивой работы увеличивающегося в размерах генетического аппарата прокариотических организмов.

Показаний зв'язок інформаційної ємності генома еукаріотичних організмів з потенціалом епігенетичної мінливості. Прогресивна еволюція геному обумовлена, насамперед, необхідністю збільшення інформаційної ємності генома та вдосконалення генетичних систем надійності для забезпечення стійкої роботи генетичного апарату прокариотичних організмів, що збільшується у розмірах.

The connection of informative capacity of genome of eucaryots with potential of epigenetic changeability was shown. The progressive evolution of genome is conditioned the necessity of increase of informative capacity of genome and perfection of the genetic systems of reliability for providing of proof work of genetic apparatus of procaryotic organisms, which is increased in sizes.

РАУТИАН М.С., ТИМОФЕЕВА А.С., ВАККЕРОВ-КОУЗОВА Н.Д.

Россия, 198504, С-Петербург, Ораниенбаумское ш., 2. e-mail: mrautian@mail.ru

ВНУТРИЯДЕРНЫЕ БАКТЕРИИ *Holospora*: ОРГАНИЗАЦИЯ ГЕНОМА, МОЛЕКУЛЯРНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ И КОЭВОЛЮЦИЯ С ХОЗЯЕВАМИ.

Инфузории являются хозяевами для многочисленных и разнообразных внутриклеточных бактерий. Эндобионты могут аккупировать различные компартменты клетки – поверхность, субкортикальный слой, цитоплазму, перинуклеарное пространство ядер и сами ядра. Наиболее изучены внутриядерные бактерии парамеций (gen. *Paramecium*,