

породно-линейных гибридов, полученных от сочетания крупной белой породы с мясными породами: ландрас, уэльс, эстонская беконная и пьетрен.

В мышечной ткани дикой европейской свиньи содержание миоглобина было в 2,5 раза выше, чем у домашних животных. У *Sus scrofa ferus* диаметр мышечных волокон составил 69-89 мкм; у свиней крупной белой породы – 51,35 мкм, а у гибридных животных – 33–60 мкм. Содержание эластина в мышечной ткани подсвинков крупной белой породы почти в 3 раза превышало этот показатель у диких свиней.

В процессе domestikации и породообразования у животных сформировались свои наследственные особенности развития мышечной ткани в онтогенезе.

#### **Выводы.**

1. На основании селекционно-генетического анализа популяции домашних и диких свиней сформирована парадигма генетико-популяционных процессов, происходящих при одомашнивании свиней. Для вида *Sus scrofa* суть domestikации состояла в изменении количественных и качественных взаимоотношений в росте и развитии, которые в сочетании с последующим направленным отбором способствовали формированию современных пород и гибридов свиней.
2. Сравнительное изучение домашних и диких свиней показало, что у диких особей более активные защитные функции организма, в первую очередь за счет клеточного механизма. Высокий процент миоглобина в мышечной ткани диких свиней является важным генетическим резервом при совершенствовании отечественных пород свиней по качеству мяса.

#### **Литература**

1. Банников А.Г., Флинт В.Е. Отряд парнокопытных // Жизнь животных. Т. 7. – М.: Просвещение, 1989. – С. 426-434.
2. Понд У.Дж., Хаупт К.А. Биология свиньи. – М.: Колос, 1983. – С. 8-11.
3. Трошина А.И., Тихонов В.Н. Цитогенетические особенности некоторых диких свиней Европы, Азии, Африки и Америки // Морфология и генетика кабана. – М.: Наука, 1985. – С. 17-28.
4. Хохлов А.М. Генетические механизмы domestikации в процессе эволюции свиньи // Труды по фундаментальной и прикладной генетике (К 100-летию юбилею генетики). – Х.: Штрих, 2001. – С. 241-250.

#### **Резюме**

Domestikация животных – уникальная модель формирования вида под влиянием отбора и гибридикации.

Domestikacija tварин – унікальна модель формування виду під впливом відбору та гібридикації.

Domestication of animals a unique model of species formation under the influence of selection and hybridization.

**ШИЛИНА Ю.В.<sup>1</sup>, ГУЩА Н.И.<sup>1</sup>, ДЯЧЕНКО А.И.<sup>1</sup>, МОЛОЖАВАЯ О.С.<sup>2</sup>, ОВСЯННИКОВА Л.Г.<sup>1</sup>, ДМИТРИЕВ А.П.<sup>1</sup>**

<sup>1</sup>Институт клеточной биологии и генетической инженерии НАН Украины, Украина, 003680, Киев, ул. Заболотного, 148, e-mail: j.shilina@gmail.com

<sup>2</sup>Киевский национальный университет им. Тараса Шевченко, Украина, 003022, Киев, пр. Глушкова 2

**РОЛЬ SOS-СИСТЕМЫ РЕПАРАЦИИ ДНК В АДАПТАЦИИ И ЭВОЛЮЦИИ ПАТОГЕННЫХ БАКТЕРИЙ**

В настоящее время большое внимание уделяется исследованиям как эпигенетических механизмов регуляции фенотипической пластичности организмов, позволяющих им адаптироваться к изменяющимся условиям среды, так и возможности эпигенетической регуляции генетической изменчивости, имеющей эволюционное значение. Мы полагаем, что одной из таких систем, обеспечивающих изменение как генетических, так и эпигенетических свойств организмов является SOS-система репарации.

**Индукция SOS-системы при стрессовых воздействиях.** SOS-ответ является интегральным ответом клетки на повреждение ДНК. Сигналы, вызывающие индукцию SOS-системы, могут быть внешними (фрагменты ДНК и отдельные нуклеотиды, высвобождаемые при лизисе клеток) и внутренними (повреждение ДНК с образованием протяженных 1-нитевых и 2-х нитевых разрывов ДНК, протяженных 1-нитевых участков ДНК; нарушение нормального порядка репликации хромосомы и накоплением низкомолекулярных предшественников при блоке синтеза ДНК (нуклеотидов *ade*, *cyt*, *gua*); задержка деления клеток с накоплением регуляторных белков, в частности, *RecA*, амплифицированных плазмид с ослабленным контролем репликации, замедление синтеза белка; изменение проницаемости мембран [1, 2]. Экспрессия *RecA* активируется при изменении температуры (понижении), голодании клеток, возрастании внутриклеточного содержания окислителей, проникновении в клетку одноцепочечной ДНК [2].

В зависимости от дозы стресс-фактора и степени зарепрессированности оперонов происходит дифференциальная экспрессия SOS-генов. В соответствии с этим можно выделить SOS-опероны и SOS-функции I (конститутивный уровень экспрессии *RecA* без участия репрессора *LexA*), II (стимуляция экспрессии *RecA* с расщеплением *LexA* и активацией генов SOS-регулона с различными функциями) и III порядков (синтез больших количеств белка *RecA*, приводящее к значительным перестройкам генома и/или к лизису клеток).

#### **Роль SOS-системы в регуляции экспрессии факторов патогенности бактерий.**

Показано, что *RecA*-зависимой SOS-системе принадлежит важная роль в проявлении патогенности у микроорганизмов, что может быть связано как со стимуляцией процессов репарации, так и с регуляцией экспрессии факторов патогенности.

Результаты исследований указывают на то, что репарация ДНК является необходимой для экспрессии вирулентности патогенов и защиты от АФК, образующихся при развитии защитных реакций организма-хозяина и имеет даже более важное значение, чем активность в клетках патогенов антиоксидантных ферментов (каталазы) [3]. Способность к мутагенной репарации у многих патогенных для человека и животных бактерий выражена относительно слабо (дефект по *umuC*), что повышает их чувствительность к нарушению процессов репликации и обуславливает отсутствие генерализованного мутагенеза, позволяя сосредоточить изменчивость в локальных областях хромосомы, хотя индукция SOS-ответа и белка *RecA* у них достаточно эффективна [4]. У фитопатогенных бактерий мутагенная репарация может иметь существенно большее адаптивное значение, на что указывает, например, широкое распространение оперона *gul AB* (гомогичного хромосомному оперону *umu DC* и плазмидному *umc AB*) среди природных штаммов фитопатогенных бактерий *P. syringae*, повышающее их выживаемость в условиях облучения солнечной радиацией и в фазе становления инфекции [1].

SOS-регулон принимает участие в контроле экспрессии ассоциированных с вирулентностью фенотипов грамположительных и грамотрицательных бактерий. Показана связь патогенности с функционированием локуса *recA* у *Vibrio cholerae* (биотипы *classical* и *El Tor*), энтерогеморагенных *E. coli O157:H7*, *Salmonella*, *Porphyromonas gingivalis* [3, 5-7]. Так, вирулентность фитопатогенных бактерий *X.*

*campestris* pv. *campestris* штаммов NRRL и B1459 по отношению к растениям капусты значительно снижалась у *recA*-мутантов, у которых также ослаблялась способность к гомологичной рекомбинации и репарации ДНК, повышалась чувствительность к действию метилметансульфоната и УФ [8].

Установлено, что у ряда бактерий возможна *RecA*-зависимая стимуляция экспрессии факторов патогенности в ответ на ДНК-повреждающее действие различных стрессоров. Для факторов вирулентности, регулируемых таким способом, характерны неспецифическая цитотоксичность и супрессивное действие на защитные системы хозяина, независимо от его таксономического положения.

Данные ряда исследований свидетельствуют о возможности *RecA*-опосредованной регуляции экспрессии таких факторов патогенности, как пектинлиаза, липополисахарид и пиоцианин. Пектинлиаза – один из основных факторов патогенности фитопатогенных бактерий *Erwinia*, является единственным ферментом, способным гидролизовать без предварительного воздействия других ферментов высокоэтерифицированные растительные пектины и вызывать мацерацию растительных тканей. Установлено, что пектинлиаза образуется при действии на бактериальные клетки ДНК-повреждающих факторов (налидиксовой кислоты, митомицина С, УФ-излучения). Нами показана возможность стимуляции пектинолитической активности *Erwinia carotovora* subsp. *carotovora* при действии ионизирующего излучения и УФ-Б. На формирование способности к сопряженной экспрессии ферментов репарации и пектинолиза у бактерий вероятно оказало влияние присутствие в тканях растений ДНК-повреждающих агентов, которые могут выступать в качестве индукторов пектинлиаз у *Erwinia* [21]. Стимуляция синтеза пектинолитических ферментов в ответ на повреждающее воздействие при контакте с хозяином может иметь важное значение для фитопатогенных бактерий, поскольку установлено, что эти ферменты патогенов препятствуют развитию защитных реакций у растений [9]. Липополисахарид (ЛПС) относится к основным компонентам внешней мембраны клеток грамотрицательных бактерий и является одним из факторов их вирулентности (эндотоксины) с выраженной плеiotропностью действия на организм хозяина. Молекулы ЛПС состоят из трех разных компонентов: липида А, ковалентно соединенного с гетерополисахаридным компонентом, представленным олигосахаридом кора и О-специфическими полисахаридными цепями. На возможность участия SOS-системы в регуляции структуры и функции ЛПС указывают данные о влиянии ее индуктора - налидиксовой кислоты на транскрипцию (репрессию) генов, связанных с регуляцией длины цепей ЛПС у *Salmonella enterica typhimurium* ATCC14028; об участии SOS-системы в регуляции процессов диссоциации (переход от S- к R-форме) у *Pseudomonas tolaasii*; об участии *recA*-зависимых механизмов в обратимой интеграции-эксцизии большой плазмиды вирулентности pINV энтеропатогенных *E. coli* и *S. flexneri*, гены инвазивности *inv* которой у шигелл участвуют в активации ЛПС, проявляющего при этом иммуносупрессивную активность. Пиоцианин (1-гидрокси-5-метилфеназин) является пигментом из группы феназинов, синтезируемых бактериями *Pseudomonas aeruginosa* и другими флуоресцирующими видами *Pseudomonas*. Его относят к факторам вирулентности *P. aeruginosa*. Пиоцианин вызывает разные патологические эффекты у про- и эукариотических организмов (животных, растений). Об участии SOS-системы в регуляции экспрессии пиоцианина свидетельствуют данные о возможности индукции его синтеза налидиксовой кислотой.

Согласно данным J. Mellies et al. возможна SOS-опосредованная активация системы секреции факторов патогенности III типа, опосредованная расщеплением репрессора LexA у энтеропатогенных *E. coli* и ее репрессия у *P. aeruginosa* [10].

Возрастание патогенности может сопровождаться усилением антагонистических свойств микроорганизмов. Установлено участие белка *RecA* в активации синтеза бактериоцинов у *E. coli*, *P. aeruginosa*, ризосферных и клинических штаммов *P. cepacia*,

*E. carotovora* [11, 12]. Кроме того, бактериоцины могут оказывать неспецифическое повреждающее воздействие на клетки растений и животных.

Таким образом, функционирование глобальной регуляторной системы SOS-ответа обуславливает сопряженность экспрессии компонентов систем защиты (в частности, репарации ДНК) и факторов патогенности. Такое повышение агрессивности патогенных микроорганизмов может иметь значение для их выживаемости при инфицировании хозяев с высокой устойчивостью и организмов-нехозяев. Параллельно с экспрессией факторов защиты и нападения у бактерий в условиях стресса может происходить опосредованное SOS-системой включение механизмов генетического поиска, в результате которого могут появляться новые генетические варианты микроорганизмов.

**SOS-система и генетическая изменчивость.** SOS-система репарации, в частности ее RecBC-зависимое звено, характеризуется высокой степенью мутагенности. Это связано с экспрессией ДНК-полимераз III и IV, способных вести репликацию через повреждения ДНК и отличающихся от репликативных полимераз пониженной степенью точности. Частота ошибок репликации особенно возрастает в локусах, содержащих повторяющиеся последовательности. Одним из возможных механизмов приобретения вирулентности является делетирование в процессе репликации повторяющихся последовательностей, обнаруженных во внутренних областях многих авт-генов [13].

Повторяющиеся последовательности играют важную роль в различных генетических перестройках внутри бактериальных хромосом, и с участием внехромосомных генетических элементов. Как известно, неблагоприятные воздействия, которые вызывают SOS-ответ, могут стимулировать различные формы генетического обмена (горизонтального переноса генов внутри- и межвидового характера) в естественных условиях (трансформация, трансдукция, конъюгация, трансфекция) с параллельным снижением рестриктирующей активности клеток [14-16]. У бактерий в ДНК обнаружены Chi-сайты, для которых характерна повышенная частота рекомбинации, осуществляемой системой RecA-RecBC, с объединением нуклеотидных последовательностей разных генов [17].

Геномная изменчивость у микроорганизмов, как и у растений [18], может иметь адаптивное значение. В частности, генетическую нестабильность считают основным условием появления многочисленных биотипов, рас и форм патогенных микроорганизмов [19, 20].

Таким образом, SOS-систему можно отнести к эпигенетическим системам регуляции, которые, кроме непосредственной регуляции защитных и адаптационных процессов (репарация ДНК, экспрессия факторов защиты и нападения у патогенов), оказывают влияние на уровень изменчивости ДНК путем ее мутагенной репарации или активизации процессов рекомбинации, что обеспечивает адаптацию клеток бактерий к изменяющимся условиям среды.

## Литература

1. Kim J.J., Sundin G.W. Regulation of the *rulAB* mutagenic DNA repair operon of *Pseudomonas syringae* by UV-B (290 to 320 nanometers) radiation and analysis of *rulAB*-mediated mutability in vitro and in planta // J. Bacteriol. – 2000. - 182, № 21. - P. 6137-6144.
2. Беляков В.Д., Голубев Д.Б., Каминский Г.Д., Тец В.В. Саморегуляция паразитарных систем. Молекулярно-генетические механизмы. Л.: Медицина, 1987. - 240 с.
3. Buchmeier N.A., Libby S.J., Xu Y., Loewen P.C., Switala J., Guiney D.G., Fang F.C. DNA repair is more important than catalase for *Salmonella virulence* in mice // J. Clin. Invest. – 1995. - 95, № 3. – P. 1047-1053.

4. Домарадский И.В. Вирулентность бактерий как функция адаптации // Журн. микробиол.- 1997.- № 4. - С. 16-20.
5. Kumar K.K., Srivastava R., Sinha V.B., Michalski J., Kaper J.B., Srivastava B.S. RecA mutations reduce adherence and colonization by classical and El Tor strains of *Vibrio cholerae* // Microbiol. – 1994. - 140, Pt 5. – P. 1217-1222.
6. Fuchs S., Muhldorfer I., Donohue-Rolfe A., Kerenyi M., Emody L., Alexiev R., Nenkov P., Hacker J. Influence of RecA on in vivo virulence and Shiga toxin 2 production in *Escherichia coli* pathogens // Microb. Pathog. – 1999. - 27, № 1. – P. 13-23.
7. Liu Y., Fletcher H.M. The recA gene in *Porphyromonas gingivalis* is expressed during infection of the murine host // Oral Microbiol. Immunol. – 2001. - 16, № 4. – P. 218-223.
8. Martinez S., Martinez-Salazar J., Camas A. Evaluation of the role of recA protein in plant virulence with recA mutants of *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* // Mol. Plant-Microbe Interact. – 1997. – 10, № 7. – P. 911-916.
9. Baker C.J., Atkinson M.M., Roy M.A. Inhibition of the hypersensitive response in tobacco by pectate lyase // Physiol. Mol. Plant Pathol. – 1986. – 29. – P. 217-225.
10. Wu W., Jin Sh. PtrB of *Pseudomonas aeruginosa* suppresses the type III secretion system under the stress of DNA damage // J. Bact. – 2005. - 187, N 17. - P. 6058-6068.
11. Matsui H., Sano Y., Ishihara H., Shinomiya T. Regulation of pyocin genes in *Pseudomonas aeruginosa* by positive (prtN) and negative (prtR) regulatory genes // J. Bacteriol. – 1993. - 175, № 5. – P. 1257-1263.
12. McEvoy J.L., Murata H., Chatterjee A.K. Genetic evidence for an activator required for induction of pectin lyase in *Erwinia carotovora* subsp. *carotovora* by DNA-damaging agents // J. Bacteriol. – 1992. – 174, 16. – P. 5471-5474.
13. Дьяков Ю.Т., Озерецковская О.Л., Двавадия В.Г., Багирова С.Ф. Общая и молекулярная фитопатология. – М.: Изд-во общества фитопатологов, 2001. – 302 с.
14. Кордюм В.А. Эволюция вирусов – попытка нелинейного прогноза // Биополимеры і клітина. – 2001. – 17, № 6. – С. 467-486.
15. Прозоров А.А. Рекомбиногенные перестройки генома бактерий и адаптация бактерий к среде обитания // Микробиология. -2001.- 70, № 5. - С. 581-594.
16. Завильгельский Г.Б., Манухов И.В., Расторгуев С.М. Ослабление рестрикции I типа у *Escherichia coli*: действие гена *ard* в УФ-облученных клетках // Генетика. - 1996. - Т. 32, № 7. - С. 1013-1016.
17. Kido N., Sugiyama T., Yokochi T., Kobayashi H., Okawa Y. Synthesis of *Escherichia coli* O9a polysaccharide requires the participation of two domains of WbdA, a mannosyltransferase encoded within the *wb\** gene cluster // Mol. Microbiol. – 1998. – 27, № 6. - P. 1213-1221.
18. Кунах В.А. Геномная изменчивость соматических клеток растений. 6. Изменчивость и отбор в процессе адаптации к условиям выращивания in vitro // Биополимеры и клетка. – 2000. – 16, № 3. – С. 159-185.
19. Дьяков Ю.Т. Популяционная биология фитопатогенных грибов. - М.: ИД «Муравей», 1998. - 384 с.
20. Хесин Р.Б. Непостоянство генома. - М.: Наука, 1985. - 472 с.
21. Tsuyumu S., Funakubo T., Hori K. et al. Presence of DNA damaging agents in plants as the possible inducers of pectin lyases of soft-rot *Erwinia* // Ann. Phytopathol. Soc. Jap. - Vol. 51, N 3. - P. 294-302.

## Резюме

В статье рассматривается значение системы SOS-ответа бактерий как эпигенетической системы, обеспечивающей фенотипическую и генетическую изменчивость клеток, ее роль в процессах адаптации и эволюции бактерий.

У статті розглядається значення системи SOS-відповіді бактерій як епігенетичної системи, яка забезпечує фенотипічну і генетичну мінливість кліток, її роль в процесах адаптації та еволюції бактерій.

In the article the role of the SOS-repair system of bacteria is considered as epigenetic system, which provides phenotypical and genetic changeability of cells. The contribution of this system to adaptation and evolution of bacteria is analysed.

**ЮДАНОВА С.С.<sup>1</sup>, ПОЗНЯК С.И.<sup>1,2</sup>, МАЛЕЦКАЯ Е.И.<sup>1</sup>**

<sup>1</sup>*Институт цитологии и генетики СО РАН,*

*Россия, 630090, Новосибирск, пр. Лаврентьева, 10, e-mail: [sonia@bionet.nsc.ru](mailto:sonia@bionet.nsc.ru)*

<sup>2</sup>*Новосибирский государственный аграрный институт,*

*Россия, 630039, Новосибирск, ул. Добролюбова, 160*

### **СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ У ДИПЛОИДНОЙ ЛИНИИ СОАН-5 ПРИ АПОЗИГОТИЧЕСКОМ СПОСОБЕ РЕПРОДУКЦИИ**

Растения свеклы, формируют на цветоносных побегах гермафродитные цветки, что позволяет им репродуцировать семена как путем перекрестного оплодотворения, так и путем самооплодотворения. Самооплодотворение (однородительская репродукция) в обоеполых цветках свеклы предотвращается системой генов самонесовместимости, поэтому свекла считается типичным перекрестником. Перекрестное оплодотворение внутри популяций относится к двуродительскому (зиготическому) способу семенной репродукции. Мутирование аллелей самонесовместимости (мутация самофертильности) ведет к появлению в популяции самосовместимых растений, которые формируют семена преимущественно за счет самооплодотворения (клетки зигот получают оба генома от одного родителя) [i]. Ряд исследователей показали, что в популяциях свеклы встречаются растения, способные завязывать семена без участия пыльцевого родителя [ii-5]. Такой тип семенной репродукции называют однородительским (агамоспермным или апозиготическим).

В совокупности, перекрестное оплодотворение, самооплодотворение и агамоспермия образуют единую систему репродукции у сахарной свеклы, и не всегда бывает очевидным, каким путем получены семена в ходе репродукции. Склонность растений свеклы к различным способам семенной репродукции может рассматриваться в качестве одного из вариантов внутривидового полиморфизма. В системе воспроизводства семян все три типа репродукции могут быть представлены в популяциях в различных пропорциях. В популяциях у растений достаточно высока частота перекрестного опыления, тогда как частота встречаемости самофертильных растений, напротив, очень низка. Но при изменении температурных условий произрастания (понижение температуры воздуха до 10-13 °С) самостерильные растения становятся самофертильными [iii-7]. Частота же встречаемости агамоспермии в свободно размножаемых популяциях свеклы до сих пор фактически не исследована. Однако чаще всего это явление наблюдается в инбредных материалах. Было показано, что часть семян у изолированных растений возникает апозиготически (без участия пыльцы), что стало возможным после изменения методики репродукции семян. Эту методику можно обозначить как беспыльцевой метод семенной репродукции (саморепродукция пыльцестерильных растений на изолированных участках и под изоляторами). Работы по получению семян в беспыльцевом режиме были выполнены на достаточно обширном материале и в течении многих поколений. Кроме того, было показано также, что для мелкоклеточных материалов (низкий уровень миксоплоидии) завязываемость апозиготических семян повышается с увеличением уровня миксоплоидии