

БЕЗМЕМБРАННЫЕ ОРГАНЕЛЛЫ ЭУКАРИОТИЧЕСКОЙ КЛЕТКИ: ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ И ПРИНЦИПЫ ФОРМИРОВАНИЯ

© 2019 г. Д. С. Боголюбов*

Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург, 194064 Россия

*E-mail: dbogol@mail.ru

Поступила в редакцию 30.04.2019 г.

После доработки 14.06.2019 г.

Принята к публикации 18.06.2019 г.

Наряду с “классическими” органеллами, имеющими мембрану, безмембранные органеллы, или биомакромолекулярные конденсаты, играют важную роль в системе компартментализации клетки. В обзоре кратко обсуждаются биологическое значение двух типов компартментализации клетки, выражающейся в существовании мембранных и безмембранных компартментов (органелл), базовые принципы формирования безмембранных органелл и расшифровываются основные термины и понятия. Безмембранные органеллы, многие из которых содержат не только белки, но и специфические РНК, формируются в результате разделения биомакромолекул на фазы в условиях макромолекулярного краудинга и повышают эффективность множества специфических клеточных функций. По современным представлениям общим принципом формирования безмембранных органелл, независимо от их молекулярного состава и функций, является фазовый переход “жидкость–жидкость”. В ядре некоторые органеллы формируются в местах транскрипции специфических генов, а РНК, например рРНК, малые ядерные и длинные некодирующие РНК, могут служить “затравкой” при формировании таких безмембранных органелл или выполнять структурную роль. Основной вклад в образование безмембранных органелл вносят белки, содержащие внутренне неупорядоченные участки или домены низкой сложности. В заключительной части обзора приведены некоторые примеры безмембранных органелл со сложной внутренней структурой, возникающей, по-видимому, в результате вторичного разделения фаз.

Ключевые слова: безмембранные органеллы, биомакромолекулярные конденсаты, компартментализация клетки, фазовый переход “жидкость–жидкость”

DOI: 10.1134/S0041377119090049

Каждая клетка содержит огромное количество разнообразных молекул, концентрация которых весьма высока и составляет в среднем 30 мг/мл в отношении белков, а в отношении РНК – от 20 до 100 мг/мл (Drino, Schaefer, 2018). При этом молекулы с разными физико-химическими свойствами способны весьма упорядоченно и слаженно взаимодействовать между собой в ходе специфических молекулярно-биохимических реакций. Долгое время для биологов и химиков оставалось загадкой, как именно достигается эффективная организация и регуляция ошеломляющего разнообразия молекулярных ансамблей, функционирующих в ядре и цитоплазме. Данная проблема решается путем создания в

клетке особой внутренней структуры в виде сложной системы разнообразных компартментов, или органелл, и особое место в этой системе занимают ядерные и цитоплазматические безмембранные органеллы (membrane-less organelles, MLOs) (рис. 1).

За последние 20 лет накоплено множество фактов, свидетельствующих о том, что, несмотря на разнообразие безмембранных органелл по молекулярному составу и функциям, их формирование и свойства определяются общим физико-химическим принципом – способностью макромолекул, в первую очередь внутренне неупорядоченных белков, разделяться на фазы в условиях макромолекулярного краудинга.

Представленный краткий обзор не претендует на исчерпывающую сводку информации о безмембранных органеллах. Его цель в общих чертах познакомить русскоязычного читателя с современной базовой терминологией, общими принципами формирования, организации и динамики безмембранных органелл. Более подробную дополнительную информацию по данной теме можно найти в многочисленных специальных обзорах, увидевших свет в по-

Принятые сокращения: BioMC – биомакромолекулярный конденсат (biomolecular condensate); LLPS – фазовый переход “жидкость–жидкость” (liquid-liquid phase separation); lncРНК – длинные некодирующие РНК (long non-coding RNAs); MLO – безмембранная органелла (membrane-less organelle); scaРНК – специфичные для телец Cajal малые РНК (small Cajal-body specific RNAs); snРНК – малые ядерные РНК (small nuclear RNAs).