

ЗАРОДЫШЕВЫЕ ГРАНУЛЫ В ООГЕНЕЗЕ ЖИВОТНЫХ

© 2020 г. М. А. Добрынин¹, *, Н. И. Енукашвили¹

¹Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург, 194064 Россия

*E-mail: dobrmak1555@mail.ru

Поступила в редакцию 23.08.2020 г.

После доработки 01.09.2020 г.

Принята к публикации 11.09.2020 г.

В эукариотических клетках часть макромолекул организована в виде безмембранных биомолекулярных конденсатов, в образовании которых ведущую роль играют процессы фазовых переходов типа “жидкость—жидкость” и “жидкость—твердое тело”. К подобным конденсатам относят также уникальные РНП-гранулы, характерные для клеток зародышевой линии и объединяемые под общим термином зародышевые гранулы (ЗГ). Цель данного обзора — обобщить последние данные о составе ЗГ и их предполагаемых функциях. Показано, что ЗГ принимают участие в определении клеток зародышевого пути у некоторых животных, а также вовлечены в процессы инактивации транспозонов и секвестрации мРНК и белков для временного снижения их активности.

Ключевые слова: оогенез, эмбриогенез, nuage, безмембранные биомолекулярные конденсаты, зародышевые гранулы

DOI: 10.31857/S0041377120120020

Известно, что в эукариотических клетках существует несколько форм компартиментализации макромолекул. Одной из форм является организация макромолекул в виде бимолекулярных конденсатов. Конденсаты — это безмембранные компартменты, которые образуются при высокой концентрации белков и нуклеиновых кислот. Решающую роль в образовании конденсатов играют процессы фазового перехода (Han et al., 2012; Weber, Brangwynne, 2012; Hondele et al., 2019). Среди таких бимолекулярных конденсатов в клетках зародышевой линии выделяют уникальные РНП-гранулы, часто обозначаемые общим термином зародышевые гранулы (ЗГ) или germ (germinal) granules (germ cell granules), первое описание которых было сделано И.И. Мечниковым (Anderson, Kedersha, 2006). Под действием обратимых поливалентных взаимодействий диффузно распределенные компоненты ЗГ могут агрегировать в

жидкие капли или образовывать так называемые “твердые” тела. Реализация подобных переходов возможна благодаря наличию в ЗГ белков, содержащих большие внутренне неупорядоченные области (intrinsically disordered region, IDR). Благодаря этому при определенных физико-химических условиях становится возможным разделение фаз “жидкость—жидкость” или “жидкость—твердое тело”, где “твердое тело” это вязкоупругий макромолекулярный преципитат, который состоит из белка, выпавшего в осадок (Han et al., 2012). Несмотря на большое количество данных, пока еще не сформировано единого представления о номенклатуре, составе и функциях ЗГ. Это создает значительные затруднения как при описании и интерпретации результатов исследований, так и при коммуникации между различными исследовательскими группами. Цель данного обзора — обобщить последние данные о составе ЗГ и их предполагаемых функциях.

ИНДУКТИВНАЯ И НАСЛЕДСТВЕННАЯ СПЕЦИФИКАЦИЯ ПОЛОВЫХ КЛЕТОК

Клетки, формирующие зародышевую линию, отличаются от соматических рядом специфических функциональных особенностей (Aguero et al., 2017). В них блокированы процессы дифференцировки в соматические клетки, но сохраняется потенциал к формированию тотипотентной зиготы после оплодотворения. Их основной функцией является формирование пула первичных половых клеток (ППК) в

Принятые сокращения: ЗГ — зародышевые гранулы; ЗП — зародышевая плазма; МI — метафаза I; U-мяРНК — богатые уридином малые ядерные РНК; ППК — первичные половые клетки; ТБ—тело Бальбиани; endo-siРНК — эндогенные малые интерферирующие РНК; IDR — внутренне неупорядоченные области; GFP — зеленый флуоресцентный белок; GNL — хеликаза зародышевой линии; grPB — grP-тельца; GV — зародышевый пузырек; lncРНК — длинная некодирующая РНК; LINE — длинные диспергированные повторы; METRO — центр транспорта сигнальных молекул; MHV — мышинный гомолог Vasa; miRNA — микроРНК; piRNA — взаимодействующая с белками семейства PIWI РНК; PLD — прионоподобный домен; SCMC — материнский субкортикальный комплекс ооцита; SMN — белок выживания мотонейронов.