

УДК 591.3

ВОЗМОЖНЫЕ ПУТИ ВОЗНИКНОВЕНИЯ ЦИТОДИФФЕРЕНЦИРОВКИ У METAZOA В ФИЛОГЕНЕЗЕ¹

© 2006 Ю.П. Фролов²

В работе представлена возможная модель возникновения в колонии одноклеточных организмов специализированных клеток, ставших основой для формирования в процессе эволюции многоклеточного организма.

Введение

Эмбриональное развитие сложного многоклеточного организма непременно связано с протеканием двух процессов – специализации клеток и их строгого пространственного размещения в границах формирующейся особи.

Эмбриогенез своими корнями уходит в далекое историческое прошлое, когда одноклеточный организм дал начало новому многоклеточному образованию – прародителю великого многообразия современных представителей подцарства многоклеточных. С усложнением строения организма в процессе эволюции одновременно происходило усложнение механизмов передачи морфогенетической информации потомкам и ее реализации при эмбриональном развитии. Разгадку этих механизмов, по нашему мнению, может облегчить использование исторического подхода, основанного на логическом анализе принципиально возможных для тех условий путей их (механизмов) формирования, и сопоставления с имеющимися в настоящее время фактическими знаниями об эмбриогенезе различных представителей Metazoa.

Настоящая работа представляет собой попытку предложить логически обоснованную разгадку механизмов специализации клеток Metazoa в филогенезе.

Одноклеточный предок Metazoa

По аналогии с симбиотической теорией происхождения эукариотической клетки Маргелис [1] можно было бы предположить, что и многоклеточный организм образовался путем объединения разнородных одноклеточных организмов, каждый из которых был способен выполнять свои специфические функции.

¹ Представлена доктором биологических наук профессором В.Г. Подковкиным.

² Фролов Юрий Павлович, кафедра биохимии Самарского государственного университета, 443011, Россия, г. Самара, ул. Акад. Павлова, 1.

Системообразующим фактором в этом случае выступает взаимодополнение, как это имело место при образовании эукариотической клетки по Маргелис. Однако такие химеры могли бы размножаться лишь вегетативным путем, поскольку генеративная клетка не в состоянии наследовать одновременно свойства всех генетически разнородных клеток, вошедших в состав многоклеточного образования. Исходя из этого следует признать, что многоклеточный организм имеет мноклональное происхождение, при котором все его клетки имеют одинаковый генотип.

Клеткой – прародительницей Metazoa, по всей видимости, не мог быть прокариотический организм в силу бедности его генома. Многоклеточный организм, вероятнее всего, произошел от эукариотического одноклеточного организма, способного выполнять множество функций. Исходная полифункциональность его явилась основой для появления специализированных клеток, из которых строились органы Metazoa.

Цитодифференцировка

В полифункциональных одноклеточных организмах существуют макромолекулярные структуры, отвечающие за различные проявления жизнедеятельности: размножение, питание, выделение, локомоцию, рецепцию, защиту от различных вредных воздействий и др. У Metazoa эти функции выполняют совокупности специализированных клеток, объединенных в органы. Все эти клетки имеют в подавляющем большинстве случаев одинаковый генотип, однако фенотипическое проявление заключенной в нем информации в различных типах клеток разное. Генотип является носителем всего объема информации, из которого каждый тип специализированных клеток использует лишь свою часть. Естественно, возникает вопрос о том, как в процессе эволюции могло произойти разделение многообразия функций, первоначально присущее одноклеточному организму, между различными типами специализированных клеток Metazoa.

В борьбе за существование при распространенном в то время внутриклеточном пищеварении преимущество имели более крупные организмы, которые одноклеточным хищникам было труднее проглотить. Поэтому колонии одноклеточных организмов, которые, вероятно, вследствие мутации приобрели способность к взаимной адгезии (нерасхождению после деления), стали более защищенными и способными эффективно питаться отдельно живущими Protozoa. Однако колониальный образ жизни имел и свои недостатки. Клетки, «замурованные» внутри растущей колонии, переставали получать питание снаружи и начинали постепенно подвергаться аутолизу – самоперевариванию под действием своих внутриклеточных ферментов. По мере роста колонии полость внутри нее, образовавшаяся после аутолиза клеток, продолжала увеличиваться, и в какой-то момент произошел разрыв стенки («прободение»). В образовавшееся отверстие внутрь стали поступать одноклеточные организмы, которые в этой полости переваривались как внутриклеточно, так и путем более эффективного в

условиях ограниченного пространства внеклеточного пищеварения. Так образовалась гастральная полость, которая в последующем после второго «прободения» дала начало «проточной» пищеварительной системе. Эта система сняла с наружной поверхности колониального многоклеточного организма функцию пищеварения, оставив ей иные, не менее важные обязанности по взаимодействию с внешней средой. Оставшиеся «без дела» клетки, расположенные между гастральной полостью и поверхностными клетками, постепенно специализировались на выполнении других важных для клеточного сообщества функций.

В процессе цитодифференцировки исходная полуфункциональная клетка дает потомство генетически идентичных, но ориентированных на выполнение разных функций, клеток. Можно предположить следующий механизм реализации этого феномена. Подавляющая часть генетической информации сосредоточена в молекулах ДНК ядра. Экспрессия и репрессия отдельных участков этих молекул осуществляются, в конечном счете, с помощью сигналов, поступающих из цитоплазмы. Каждая структура, содержащая молекулы белков и РНК, имеет информационное «представительство» на молекулах ДНК, а управление реализацией этой информации осуществляется по принципу положительной (индукция) и отрицательной (репрессия) обратной связи. Чтобы могла воспроизводиться определенная структура, необходимо присутствие в клетке ее или хотя бы индукторов (их роль могут выполнять вещества, вырабатываемые этой структурой), которые запускают процесс транскрипции и последующее воспроизводство этой структуры.

В цитоплазме имеются такие структуры, как митохондрии, рибосомы, лизосомы, которые присутствуют практически в каждой клетке. Они обеспечивают протекание таких процессов, без которых клетка не может существовать. Эти структуры в цитоплазме представлены множеством копий, поэтому после деления они обязательно поступают в дочерние клетки. Однако, по-видимому, ряд макромолекулярных образований, выполняющих определенные функции, был представлен малым количеством экземпляров, к тому же распределенных в цитоплазме неравномерно, а сосредоточенных в некоторых ее областях. При делении клетки в этом случае одна из дочерних клеток могла остаться без какой-либо структуры. Если такой асимметричной клеткой окажется одноклеточное животное, то оно погибнет. Если же аналогичное событие произойдет в колонии, клетка, лишенная в результате неравномерного деления каких-либо структур (и соответствующих функций), не погибнет и в дальнейшем даст такое же потомство, потому что утраченная функция будет компенсирована соседними клетками. В свою очередь, эта клетка получит возможность дополнительно направить освободившиеся резервы на увеличение количества оставшихся структур, то есть на углубление своей специализации. При этом значительно уменьшится вероятность утери клеткой своей специализации после деления за счет увеличившегося количества структур, определяющих ее. Так вследствие неравномерного деления происходило образование специализированных клеток с раз-

личными наборами функциональных возможностей, а из них в процессе эволюции формировались органы многоклеточных животных.

Первоначально размножение просто устроенных многоклеточных организмов происходило вегетативным путем с помощью почкования, что исключало возможность эффективного обмена информацией между особями, как это происходит при половом размножении. При почковании наследовались соматические мутации и возникала генетическая гетерогенность клеток Metazoa. Как и амитоз у многохромосомных эукариотических клеток (появлению которых он, возможно, и способствовал) был заменен надежным механизмом тождественного распределения генетического материала при делении – митозом, так и после возникновения многоклеточных организмов должен был появиться механизм, обеспечивающий их при размножении гарантированным набором специализированных клеток и сохраняющий при этом достоинство полового процесса. Эти функции взяли на себя гаметы.

Достоинства полового размножения, связанные с возможностью комбинирования набора хромосом в зиготе, обеспечивает мейоз, который появился уже у одноклеточных эукариот. У просто устроенных Metazoa (губки, кишечнополостные) мужские и женские половые клетки практически не отличаются от соматических клеток и друг от друга. У высших животных наблюдается четкое различие между мужскими и женскими гаметами, обусловленное появлением дополнительной функции – формирования из одной клетки сложно устроенного многоклеточного организма. Решающая роль в этом процессе принадлежит женской гамете, мужская гамета является носителем лишь генетической информации одного из родителей и дополнительно выполняет функцию запуска эмбриогенеза. Можно предположить, что индукторы, запускающие процессы формирования структур, определяющих специфические функции клеток после дробления яйцеклетки, располагаются в строго определенных участках ее цитоплазмы, прежде всего в ее тонком поверхностном – кортикальном слое. В соответствии с геометрией распределения индукторов в этом слое, в строго определенных плоскостях и определенной последовательности происходит дробление (радиальное, спиральное, билатеральное или др.), следствием чего является образование бластулы с предсказуемым расположением эпигеномно детерминированных в отношении последующей специализации бластомеров. После завершения дробления, благодаря взаимодействию попавших в каждый бластомер структур и индукторов с геномом, произойдет цитодифференцировка, которая сформирует специфическую архитектуру клетки, способной выполнять свои специальные функции. В отношении же кортикального слоя есть предположение, что он является носителем кортикального поля, “системы морфогенетических факторов, определяющих полярность и симметрию яйца и контролирующих начальные этапы формирования структуры эмбриона” [2].

Предлагаемая модель возникновения специализированных клеток Metazoa метафорически напоминает гипотезы Аверинцева, Делажа, Иеринга, Серджвика,

Хаджи. Действительно, в процессе эволюции Metazoa специализированные клетки «растасили» разные структуры (и выполняемые ими функции), первоначально принадлежащие одному полифункциональному Protozoa. Однако это произошло не одновременно, как полагают указанные авторы, а в процессе длительной эволюции. В эмбриогенезе при дроблении такое распределение структур и функций между специализированными клетками происходит в течение короткого времени путем избирательной передачи бластомерам различных участков цитоплазмы (преимущественно кортикального слоя).

Как и в случае с такими целесообразно организованными процессами, как митоз, мейоз, трансляция белка на рибосомах, формирование в филогенезе и онтогенезе яйцеклетки как носительницы морфогенетической информации является величайшей загадкой, скрытой плотной завесой времени. Возможно, очень малая доля положительных исходов при клонировании многоклеточных организмов в большой мере связана с нарушением кортикального слоя яйцеклетки при пересадке в нее ядра соматической клетки. Не исключено, что свое слово при решении названных проблем скажет нанонаука (нанология), для которой молекулярная биология представляет самое благодатное поле деятельности. Это связано с тем, что на нижнем уровне живое представлено наноструктурами, а жизненные процессы являются естественным образом возникшими нанотехнологиями.

Литература

- [1] Маргелис, Л. Роль симбиоза в эволюции клетки / Л. Маргелис. – М.: Мир, 1983. – 352 с.
[2] Равен, Х. Оогенез / Х. Равен. – М.: Мир, 1964. – 306 с.

Поступила в редакцию 25/IX/2006;
в окончательном варианте – 2/XI/2006.

POSSIBLE WAYS OF CELLULAR DIFFERENTIATION APPEARANCE OF METAZOA IN PHYLOGENESIS³

© 2006 Yu.P. Frolov⁴

In the paper a possible model of specialized cells appearance in unicellular organism's colony that made a basis for an evolution process of multicellular organism's generation is presented.

Paper received 25/IX/2006.
Paper accepted 2/XI/2006.

³ Communicated by Dr. Sci. (Biology) Prof. V.G. Podkovkin.

⁴ Frolov Yuriy Pavlovich, Dept. of Biochemistry, Samara State University, Samara, 443011, Russia.