

ЭТЮД О СИММЕТРИИ НАСЛЕДСТВЕННОГО АППАРАТА

А. Г. АРАРАТЯН

Разбирается вопрос о строении молекулярного наследственного аппарата эукариотов в аспекте биосимметрии. Описываются характерные типы симметрии и дается биологическое толкование некоторых из них.

Задолго до выяснения молекулярного строения наследственного аппарата уже было возможно высказать предположение, что оно должно быть симметричным. Основанием мог служить общеизвестный факт, что потомство любого вида, породы животных и культивара растений обычно состоит из идентичных особей. А по принципу П. Кюри, высказанному в конце XIX века, «...элементы симметрии причины должны появляться в вызванных ими следствиях» [1] и наоборот. Следовательно, если в следствиях (например, в потомстве) наблюдается симметрия, то можно быть уверенным, что их причина (наследственный аппарат) также симметрична. Но бывают случаи, когда между особями потомства даже в одинаковых условиях имеются резкие различия, указывающие, что и в наследственном аппарате возможны нарушения симметрии. В первом случае мы имеем дело с гомозиготной (генетически симметричной), а во втором—с гетерозиготной (генетически диссимметричной) линиями.

Симметричность наследственного аппарата доказывается также исходя из строения кариотипа и поведения хромосом. Обычно кариотип, т. е. число, величина и форма (расчленение) хромосом в клетках любого организма, как правило, более или менее постоянен, следовательно, симметричен, и все процессы митотического деления происходят симметрично. Симметрия в первой фазе митоза, профазе, заключается в парности по всей длине расщепленных нитей. В следующих трех фазах—метафазе, анафазе и телофазе—при взгляде со стороны, перпендикулярной оси, связывающей оба полюса, также выявляется симметрия. Весьма симметрично расположены образующиеся вследствие митоза две молодые дочерние клетки. Симметрия хорошо заметна и во многих фазах мейоза.

Оформленные хромосомы обнаруживаются в двух средних фазах митоза, но особенно ясно видны на экваториальной пластинке, в конце метафазы, при рассматривании с полюсов. Каждая хромосома состоит из двух симметричных хроматид, однако они на пластинке расположе-

ны не симметрично. Симметрия здесь не имела бы значения для точного распределения хроматид между дочерними клетками.

В соматических клетках животных и спорофитов растений присутствуют два генома, два гаплоидных набора, и хромосомы здесь обычно попарно гомологичны. Симметрия нарушается при исчезновении парности хромосом; это особенно часто происходит при скрещивании двух разных видов и родов, даже имеющих одинаковое число хромосом. Например, в известных опытах по скрещиванию редьки с капустой, несмотря на равное диплоидное число хромосом (18), два разных генома в гибридной клетке не образуют гомологичных пар. Обозначим геномы взятых для опыта растений через p_1 и p_2 . Диплоидные наборы родительских форм будут $2p_1$ и $2p_2$, а состав хромосом у гибрида— p_1+p_2 . Такой гибрид может быть назван амфигаплоидом. Из-за асимметрии комплекса хромосом межвидовые и тем более межродовые гибриды обычно оказываются стерильными. Чтобы сделать гибрид плодовитым, необходима симметризация—в данном случае восстановление парности хромосом. Это достигается удвоением амфигаплоидного состава хромосом— $(p_1+p_2) + (p_1+p_2) = 2(p_1+p_2)$. Гибрид становится амфидиплоидом, или аллотетраплоидом, и вследствие восстановления симметрии фертильным [2].

Поскольку хромосомы, являющиеся носителями молекулярного наследственного аппарата, во многих отношениях симметричны, то естественно предположить, что сам молекулярный аппарат по строению и функционированию также должен быть симметричным [3]. Кроме того, известно, что наследственность обладает консервативной природой [4]: она может сохраниться в течение многих тысяч поколений. Консервативность, или свойство сохранения, также служит основанием для подтверждения высказанного предположения [5]. Возможны и другие соображения, косвенно подтверждающие симметричность наследственного аппарата.

Впервые симметричное строение молекулярного наследственного аппарата экспериментально было показано после открытия в 1912 г. явления дифракции рентгеновских лучей. При фотографировании ДНК в условиях облучения рентгеновскими лучами получаются симметричные рентгенограммы—лауеграммы и дебаеграммы [6]. Гораздо позже симметрия наследственного аппарата была подтверждена после выяснения в пятидесятых годах нашего столетия молекулярного строения ДНК [7]. В ряде статей приводятся данные о симметрии вирусов, мембран, различных белков, клеточных органелл и др. [8—10]. Некоторые факты симметрии ДНК можно встретить в известных трактатах о симметрии [11—14].

Ниже приводится разбор строения и редупликации молекулярного наследственного аппарата эукариотов в аспекте биосимметрии. В общих чертах разбираются типы симметрии дезоксирибонуклеиновой (ДНК) и отчасти рибонуклеиновой (РНК) кислот.

За последние три-четыре десятилетия стало известно, что основным

молекулярным наследственным аппаратом является ДНК—полимерная, двуниточная, винтообразная молекула, состоящая из громадного количества бинуклеотидов. Мономер—нуклеотид, состоящий из трех частей—остатка фосфорной кислоты, пентозы, азотистого основания. Остатки фосфорной кислоты и пентозы связаны друг с другом попеременно и составляют как бы единый ряд. Пентоза имеет еще одну связь, через которую с ней ковалентно соединено азотистое основание.

Нуклеотид имеет полярное строение. Две крайние части представляют кислоту и основание, разобщенные нейтральной пентозой, являющейся как бы барьером между ними. Некоторыми учеными полярность признается за тип симметрии [15]. Ближе всего этот тип подходит к симметрии противоположностей. Таким образом, уже мономер молекулярного аппарата имеет симметричное строение. Одновременно мы думаем, что полярность бывает двоякого рода—мономерной и полимерной. Нуклеотид построен по типу мономерной полярности. Примером полимерной полярности может служить облиственный побег любого высшего растения. В ДНК, как и в РНК, полярность нуклеотида направлена поперек их нитей.

Рассматривая бинуклеотид ДНК в аспекте биосимметрии, *фосф. кисл.—пент.—азот. осн. ...азот. осн.—пент.—фосф. кисл.*, на первый взгляд может показаться, что два нуклеотида как бы расположены в порядке зеркальной симметрии. Но, как увидим из дальнейшего описания, здесь нет зеркальности.

Остатки фосфорной кислоты всегда являются одинаковыми. Идентичны также все пентозы, в ДНК—дезоксирибозы. Ясно, что не они несут в себе наследственную информацию. В некотором смысле они представляют основной фон ДНК, ее «скелет». И те и другие по всей длине двойной спирали расположены по типу трансляции, но в двух нитях—в противоположном направлении. Это видно по положению их различных частей, например, отдельного кислородного атома на дезоксирибозе. Такое расположение нуклеотидов на нитях ДНК принято называть «антипараллельным» [16]. Однако это не совсем точно. При соединении друг с другом одинаковых точек в пределах бинуклеотида—3 с 3 и 5 с 5—получаются два пересекающихся отрезка прямой с равными плечами. Место их пересечения представляет особую точку, центр инверсии, и, следовательно, равновеликие отрезки 3—5 и 5—3, отражающиеся в этой точке, расположены по типу инверсий. Таким образом, исходя из принципов биосимметрии, эти параллельно расположенные две ломаные линии по сути составляют серию инверсий [6, см. рис. 20—4].

Если мы попробуем (мысленно) загнуть и соединить нити на обоих концах двойной спирали, то окажется, что все остатки фосфорной кислоты, а также дезоксирибозы расположены в одном и том же направлении. При таком соединении концов и разъединении нитей по всей длине между конечными соединениями получится односторонний «круг».

В ДНК имеется четыре вида азотистых оснований—два пурина и два пиримидина. Пурин является сложным соединением и состоит из пиримидина и имидозола. Все четыре пиримидина, как связанные с имидозолом, так и не связанные с ним, являются производными его основной формы. Двумя пиримидинами являются тимин (Т) и цитозин (Ц), двумя пуринами—аденин (А) и гуанин (Г). В обоих пуринах имидозол тот же. Между азотистыми основаниями имеется водородная связь, гораздо слабее ковалентной. Азотистые основания пар нуклеотидов соединены двумя (А и Т) и тремя (Г и Ц) водородными связями.

Пиримидины всех четырех азотистых оснований имеют общее строение: это бензольное ядро, в котором два атома углерода заменены двумя же атомами азота. Однако они отличаются друг от друга количеством двойных связей, наличием или отсутствием радикалов и т. д. В этих различиях можно усмотреть постоянное присутствие элементов диссимметрии, характерное для сложных систем, какими обычно являются все живые организмы, их части, наследственный аппарат.

Два пурина или два пиримидина в норме не соединяются друг с другом, а только пурин с пиримидином, вследствие чего диссимметрия углубляется. Кроме того, каждый пурин связывается с определенным пиримидином: аргинин всегда с тимином, а гуанин—с цитозином. Поскольку связь нуклеотидов возможна в обоих направлениях, получают четыре комбинации: А...Т, Т...А, Г...Ц, Ц...Г. Связи между азотистыми основаниями принято называть комплементарными (дополняющими). Ясно, что здесь имеется симметричность, поэтому целесообразно отношения между ними называть комплементарной симметрией. Этот тип симметрии можно отчасти идентифицировать с антисимметрией [17], или с симметрией противоположностей [13].

При сопоставлении пар азотистых оснований А...Т с Т...А и Г...Ц с Ц...Г заметно, что пиримидин всегда соединяется с пиримидином пурина, но не с его имидозолом. Кроме того, если идентичные пары расположить по обе стороны «вертикальных плоскостей», то получится как бы зеркальная симметрия: А...Т | Т...А, Г...Ц | Ц...Г.

Вновь обратимся к ДНК, мысленно преобразованную в односторонний «круг». Азотистые основания на половинах круга, полученных из разных нитей ДНК, расположены в противоположных направлениях. На основании двоякого расположения азотистых оснований можно из «круга» восстановить двуниточную структуру ДНК, чего невозможно сделать на основании расположения остатков фосфорной кислоты и дезоксирибоз.

Таким образом, бинуклеотиды построены по комбинационной симметрии: крайние части, т. е. остатки фосфорной кислоты и дезоксирибозы, расположены по симметрии инверсий, а центральные части, азотистые основания, по типу симметрии противоположностей, конкретнее— по комплементарной симметрии.

Что касается продольного расположения азотистых оснований, то на первый взгляд здесь вообще нет порядка. При сравнении двойных

нитей ДНК из гомологической пары хромосом какого-нибудь вида обычно оказывается, что они идентичны. Следовательно, строение ДНК строго сохраняется не только в поперечном, но и в продольном направлении азотистых оснований, часто в течение очень многих поколений.

Выяснено, что нуклеотиды по три группируются в определенные единицы—триплеты, являющиеся кодами аминокислот. Эти так называемые кодоны находятся на одной из нитей ДНК. Параллельно с кодогенной нитью и комплементарно к ней находится антикодонная нить. Антикодоны также несут в себе способность к определению той же аминокислоты, но лишь через образование кодонов на основе комплементарной симметрии. Более крупными единицами на кодогенной нити являются цистроны, состоящие из многих триплетов и выполняющие кодирующую роль при построении белка из аминокислот. Еще более крупными являются опероны—упорядоченные совокупности цистронов, входящих в адаптивные ферментные системы и т. д. Отношения между кодоном и антикодомом, а также между кодоном (триплетом) и его расщипкой (аминокислотой) целесообразно назвать кодовой симметрией. В отличие от комплементарной симметрии, кодовая касается не только горизонтального расположения частей, но она здесь выражает и некоторые соотношения в продольном направлении.

Генетическая информация при двухниточном комплементарном строении ДНК сохраняется надежно, так как в этих условиях наследственный аппарат как бы «заперт». По аналогии можно привести пример симметрии между фотографическими равновеликими негативом и позитивом. Соединение их прикладыванием друг к другу в определенных условиях ведет к своеобразной «аннигиляции»—к «исчезновению» информации, которая вновь появляется при их разъединении. По всей вероятности, без воздействия определенных агентов, например ферментов, ДНК не в состоянии участвовать в процессах передачи заложенных в ней кодовых единиц.

Симметричной фигурой является также взятая в целом винтообразная двойная нить ДНК. Она всегда хирально правая. Логически мыслимый энантиоморфный левый винт в наследственных аппаратах не обнаружен. В этом также проявляется диссимметрия.

Репликация или редупликация двойной нити ДНК—важнейшее общебиологическое явление, в котором симметрия играет первостепенную роль. Редупликация ДНК начинается с закручивания и расхождения комплементарных нитей с нарушением водородных связей. Части этих нитей ненадолго становятся одинарными, диссимметричными. Вскоре как к кодогенной, так и к антикодогенной нитям примыкают новые комплементарные нуклеотиды, соединяющиеся с ними ковалентными и водородными связями. Обе одинарные нити удваиваются, и начинается образование двух дочерних двойных нитей, обычно в точности похожих на материнскую ДНК (конечно, также друг на друга) и расположенных в пространстве по симметрии трансляции.

Редупликация происходит полуконсервативным способом: каждая

из дочерних двойных нитей состоит из одной старой—родительской, де-довской, прадедовской и т. д. и второй—вновь образующейся по комплементарной симметрии. Следовательно, в двойной нити ДНК постоянно имеется некоторая временная диссимметрия.

Появление одинарных нитей на участке их расхождения можно толковать как рекапитуляцию, т. е. повторение в онтогенезе ДНК эукариотов некоторой фазы, как правило, являющейся постоянным состоянием у некоторых прокариотов. Процесс расхождения можно толковать и физиологически. Ведь только при помощи предварительного расхождения (диссимметризации) и последующего комплементарного восстановления (симметризации) возможно размножение молекулы ДНК. На этом примере сталкиваемся с принципом единства исторического и логического, филогенетического и физиологического.

Из вышеприведенного разбора можно прийти к заключению, что для превращения закрепленной в ДНК информации в наследственные признаки необходимо наличие особых диссимметрических передатчиков. В роли таких передатчиков выступают информационные рибонуклеиновые кислоты—иРНК. Они отличаются не только тем, что представляют однониточную полимерную молекулу, но и химическим строением. Вместо дезоксирибозы в ней присутствует близкая к ней рибоза и одно из четырех азотистых оснований—тимин заменен по строению очень похожим на него урацилом. Здесь диссимметрию можно усмотреть не только в однониточности, но и в двух химических различиях.

Имеются три вида РНК, выполняющих разные функции: кроме упомянутой информационной РНК (иРНК, или мРНК), есть еще транспортная (тРНК) и рибосомная (рибРНК). Информационная РНК копируется (транскрибируется) с определенной части антикодонной нити ДНК по принципу комплементарной симметрии. Она является копией цистрона, способствующей сбору белка из аминокислот. Транспортная РНК комплементарна кодону и, понятно, является антикодоном: она выполняет роль отбора и переноса определенной аминокислоты к рибосоме (или полисоме), где и происходит процесс сборки белка. Связь между различными видами РНК комплементарная, как и между кодонной и антикодонной нитями ДНК. Следовательно, видам РНК также присущи типы комплементарной и кодовой симметрии.

Информационная РНК резко отличается от ДНК и по длине: она во много тысяч раз короче двойной нити. Симметрию, соответствующую не всей матрице, а только ее части, можно назвать частичной симметрией—меросимметрией. Слово составлено по аналогии с существующими терминами: меромиксис, мероплоидия, мерозигота. Исходя из понятия меросимметрии, можно использовать также понятие полная симметрия—голосимметрия. Голосимметричны, например, материнские и дочерние ДНК.

Информационная РНК обладает еще одной особенностью. В отличие от ДНК, обычно находящейся в ядре, в хромосомах, иРНК весьма подвижна: она способна переходить с места возникновения к мес-

ту функционирования — из ядра в цитоплазму. ДНК не обладает такой транспортабельностью и, по всей вероятности, не нуждается в ней, так как выполняет роль кладовой генов и эталона для транскрипции иРНК.

Обобщая сказанное выше о молекулярном наследственном аппарате, можно прийти к заключению, что ДНК построена комбинационно-симметрично. В ней присутствуют также элементы диссимметрии. Диссимметризация и симметризация являются важнейшими процессами при редупликации ДНК. Информационная РНК является меросимметричной копией с определенных участков ДНК, обладает большой подвижностью и способна выполнять кодовые функции. В молекулярном наследственном аппарате наблюдаются несколько типов симметрии: полярный, зеркальный, трансляционный, осевой, инверсионный, временной, комплементарный, кодовый. Два последних типа симметрии наиболее характерны для молекулярного наследственного аппарата.

Поступило 28.VII 1978 г.

ԷՏՅՈՒԴ ԺԱՌԱՆԳԱԿԱՆ ԱՊԱՐԱՏԻ ՍԻՄԵՏՐԻԱՅԻ ՄԱՍԻՆ

Ա. Գ. ԱՐԱՐԱՏԻԱՆ

Հողվածում քննվում է ժառանգական մոլեկուլային ապարատի կառուցվածքը՝ բիոսիմետրիկայի տեսանկյունից: Յույց է տրվում, որ այդտեղ հանդես են գալիս սիմետրիայի մի շարք տիպեր՝ բևեռական, հայելիային, տրանսլյացիոն, առանցքային, ինվերսիոն, կոմպլեմենտային, կոդային: Վերջին երկուսը հատկանշական են ժառանգական ապարատի և նրա հետ կապված պրոցեսների համար: Դնթ-ի կառուցվածքում ներկա են նաև դիսիմետրիայի տարրեր: Դիսիմետրիկ կառուցվածք ունի ՈՆԹ-ն:

ON THE SYMMETRY OF HEREDITARY APPARATUS

A. G. ARARATIAN

The structure of molecular eucaryot hereditary apparatus in the aspect of biosymmetry has been studied. Characteristic types of symmetry have been described and their biological interpretation has been given.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Кюри Мария. Пьер Кюри. М., 1968.
2. Карпеченко Г. Д. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 17, 3, 1927.
3. Левитский Г. А. Цитогенетика растений. М., 1978.
4. Энгельс Ф. Диалектика природы. М., 1952.
5. Овчинников Н. Ф. Принципы сохранения. М., 1975.
6. Гершкович И. Генетика. М., 1968.
7. Watson J. D., Crick F. H. C. Nature, 171, 964, 1953.
8. Crick F. H. C. and Watson J. D. Nature, 177, 473—475, 1956.
9. Engström A. and Strandberg B. Nobel. symp., 11, New York, 1968.

10. *Sobel H. M* *Advances in genetics*, 17, New York and London, 1973.
11. Шубников А. В., Копчик В. А. Симметрия в науке и искусстве. М., 1972.
12. Шафрановский И. И. Симметрия в природе. Л., 1958.
13. Урманцев Ю. А. Симметрия природы и природа симметрии. М., 1974.
14. Волхонский А. Г. Симметрия в природе. (Тез. докл. к совещанию). Л., 1971.
15. Депенчук Н. П. Симметрия и асимметрия в живой природе. Киев, 1963.
16. Браун В. Генетика бактерий. М., 1968.
17. Шубников А. В. Симметрия и антисимметрия конечных фигур. М., 1951.