

КАПСУЛА КАРИОСФЕРЫ В ООЦИТАХ *TRIBOLIUM CASTANEUM*

© Ф. М. Баталова, Д. С. Боголюбов¹

Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург;

¹электронный адрес: dmitr@mail.cytspb.rssi.ru

С помощью электронной микроскопии и иммуноэлектронной цитохимии исследовали строение и состав капсулы кариосферы (кариосомы) ядер ооцитов лабораторного насекомого *Tribolium castaneum*. На основании изучения динамики ядерных структур выделено 8 стадий, характеризующих период роста ооцита. На стадии диплотены хромосомы ооцита *T. castaneum* довольно рано объединяются в компактную кариосферу, однако значительной конденсации хроматина при этом не происходит. Процесс формирования кариосферы сопровождается развитием вокруг хроматина обширной экстрахромосомной капсулы, которая состоит из фибриллярного материала разных морфологических типов. Существенным молекулярным компонентом капсулы кариосферы *T. castaneum* являются белки ядерного матрикса, в том числе фибрillлярный актин и ламин B. Помимо структурных белков в капсуле кариосферы иммуноцитохимически выявляются Sm-белки малых ядерных (мя) РНП и «зрелые» мяРНК, 5'-конец молекул которых несет 2,2,7-триметилгуанозиновый (TMG) кэп. Полученные данные могут служить основой для дальнейшего расширения представлений о функциях капсулы кариосферы как специализированного экстрахромосомного ядерного домена ооцитов. Мы считаем, что капсула кариосферы *T. castaneum* играет не только структурную роль, но может быть напрямую вовлечена в процессы, связанные с экспрессией генов.

Ключевые слова: *Tribolium castaneum*, ядро ооцита, экстрахромосомные ядерные домены, кариосфера, капсула кариосферы, электронная микроскопия.

Принятые сокращения: КИГ — кластер(ы) интерхроматиновых гранул, мяРНП — малые ядерные РНП, SC35 — компонент сплайсосомы (spliceosome component) 35, TMG — 2,2,7-триметилгуанозин.

Формирование кариосферы, или кариосомы, является уникальной особенностью строения ядра ооцитов (реже сперматоцитов) многих животных по сравнению с соматическими клетками. В русско- и немецкоязычной литературе принято использовать оригинальный термин «кариосфера» (*Karyosphäre*), предложенный еще в начале XX в. (Blackmann, 1901, цит. по: Gruzova, Parfenov, 1993). Однако в современной англоязычной литературе обычно применяют термин «кариосома» (*karyosome*). По разъяснениям М. Н. Грузовой (личное сообщение), кариосфера — более широкое понятие, а кариосома — это кариосфера, лишенная экстрахромосомной капсулы. Каких-либо дополнительных сведений в литературе по данному вопросу нам обнаружить не удалось. В своих работах мы используем оригинальный термин «кариосфера», рассматривая термин «кариосома» в качестве синонима.

Кариосфера представляет собой результат концентрации всех хромосом половой клетки в ограниченном объеме ядра. В результате формируется сложная структура, в состав которой может включаться материал ядрышка и (или) разнообразных экстрахромосомных ядерных телец (Грузова и др., 1995). Кариосфера описана более чем у 120 видов, принадлежащих к 4 типам животного царства (Gruzova, Parfenov, 1993; Грузова и др., 1995). Среди беспозвоночных она достигает наиболее яркого,

типичного своего выражения в растущих ооцитах насекомых с мероистическими яичниками (о строении женских гонад насекомых, их эволюции и особенностях оогенеза см. обзоры: Büning, 1994; Biliński, 1998). При наличии активно функционирующих питающих клеток (трофоцитов) кариосфера формируется в начале диплотены и существует вплоть до конца периода роста ооцита.

Молекулярные механизмы формирования кариосферы изучены недостаточно, однако существенную роль в них, по-видимому, играют процессы фосфорилирования. Так, в ооцитах *Drosophila* для формирования кариосферы необходимо специфическое фосфорилирование Thr-119 в молекулах гистона H2A (Ivanovska et al., 2005). Фосфорилирование фактора BAF (barrier to autointegrator factor) консервативной киназой NHK-1 (Vrk-1 у *Drosophila*) тоже оказывает существенное влияние на процесс формирования кариосферы (Lancaster et al., 2007). Сигнальный путь, блокирующий мейоз в определенной контрольной точке (meiotic checkpoint), подавляет активность NHK-1, препятствуя дальнейшей реорганизации ядра ооцита, включая формирование кариосферы (Lancaster et al., 2010). Другая эволюционно консервативная киназа SRPK тоже регулирует формирование кариосферы у *Drosophila*, поскольку нормальная сборка хромосом в кариосферу нарушается у стерильных самок, мутантных по гену *srpk* (Loh et al., 2012).