

СПИНОРНАЯ СТРУКТУРА ЦЕНТРОСОМЫ

В. В. Щербик, Л. П. Бучацкий

Киевский национальный университет им. Т. Шевченко

В состав клеточного центра клеток животных и низших растений входит centrosoma парное образование из двух центриолей (цилиндров), расположенных перпендикулярно друг другу [1-3]. Центриоли это очень мелкие тельца; обычно располагаются в геометрическом центре клетки, вблизи ядра. Центриоли окружены аморфной фибриллярной массой или матриксом, от которого отходят микротрубочки.

Центриоли имеют точечную центральную симметрию 9-го порядка. Каждый из девяти кластеров центриоли имеет по три микротрубочки (обозначаются как ABC), которые наклонены к окружности цилиндра под углом 40-45 градусов. Диаметр цилиндра равен 0,2 мкм, а его длина составляет 0,3-0,5 мкм. Триплеты микротрубочек формируются из тубулина с образованием гетеродимера. Каждый триплет микротрубочек состоит из нитей (микрофиламентов), число которых обычно равно 13, 10, 10. Все микротрубочки имеют одинаковое строение и одинаково направлены к центру ядра. Каждая из центриолей характеризуется весьма стабильной структурой. Как и ДНК, centrosoma реплицируется в каждом клеточном цикле, полуконсервантно, что вызывает наибольшее удивление. В клетке centrosoma выполняет различные функции [4, 5]. Прежде всего, в нормально делящихся клетках две centrosomy организуют биполярное веретено деления, необходимое для расщепления двух сестринских хромосом и разведения их на противоположные полюса клетки. Centrosoma является организующим центром перичентриолярного материала. Centrosomальные белки обеспечивают рост микротрубочек.

В фазе G1/S клеточного цикла centrosoma реплицируется путем деления на две центриоли. Каждая дочерняя центриоль (D-центриоль) растет перпендикулярно материнской центриоли (M-

центриоли). Таким образом, centrosoma состоит из M- и D- центриолей, структурно тождественных. К M-центриоли прикреплены дополнительные структуры: перичентриолярные сателлиты и придатки, микротрубочки, имеющие центры схождения [6]. После репликации в профазе клеточного цикла centrosoma располагается на противоположных полюсах веретена деления клетки [7].

Centrosoma занимает объем около 1 мкм^3 , однако с ней связано очень много белков [8]. Строение центриолей обладает высокой степенью симметрии - эти структуры являются одними из самых изящных структур материи.

Предлагаемая нами спиновая структура centrosomy основывается на реализации представления группы SU(2) степени 9 для частицы со спином 4 [9]. Однако, в отличие от унитарных представлений мы будем рассматривать проективные представления группы SU(2) в трехмерном евклидовом пространстве.

Спиноры центриолей

Известно, что четырехмерное многообразие можно вложить (без самопересечений) в девятимерное евклидово пространство [10, 11]. Девять состояний имеет частица со спином 4. Казалось бы, это простое совпадение. Структура centrosomy подсказывает, что все девять триплетов микротрубочек полностью совпадают и в собственной системе отсчета не имеют явную ось координат, а только ось Z в спиновом пространстве оператора e_i с собственными значениями -4, -3...+3, +4.

Четырехмерное риманово пространство имеет 14 основных инвариантов [12]. Для триплета микротрубочек, состоящего из 13, 10, 10 микрофиламентов, дополнением до 14, 14, 14 является девять нулевых инварианта. Каждый нулевой инвариант определяет условие вложения параметра в координатное пространство; в частности, для электромагнитного поля можно вложить только один (калибровочный) параметр [13].

Обычно при вложении четырехмерного многообразия в девятимерное евклидово пространство внешние 4 параметра образа вложения преобразуются в 4 координаты реального псевдоевклидова пространства, от которых зависит вложенный объект, подобный своему образу [14]. Но строение вложенного объекта может не зависеть от конкретных параметров образа (аналог

калибровочной инвариантности электромагнитного поля), поэтому необходима еще одна степень свободы объемлющего евклидового пространства, которая учитывает этот произвол.

Инварианты четырехмерного риманового пространства можно построить с помощью двух спиноров [15]. В пространстве с нулевой скалярной кривизной, заполненном электромагнитным полем, число ненулевых инвариантов кривизны равно 13, причем все они зависят от девяти независимых параметров. Пустое риманово пространство может иметь только 4 ненулевых инварианта. Риманово пространство постоянной кривизны может иметь 10 инвариантов кривизны по числу компонент метрического тензора. В два таких пространства можно вложить четырехмерное многообразие, причем образ вложения и вложенный объект пересекаются в римановом пространстве с нулевой скалярной кривизной, то есть в пространстве, заполненном электромагнитным полем.

Итак, триплеты микротрубочек являются представлением количества инвариантов риманового пространства, заполненного электромагнитным полем (13 микрофиламентов) и количества инвариантов двух римановых пространств постоянной кривизны (2x10 микрофиламентов).

Спиноры M- и D- центриолей будем строить на основе двух римановых пространств: конформно-евклидового и проективно-евклидового [14], которые в римановом пространстве (но не в пространстве аффинной связности) изоморфны пространству постоянной кривизны. Спиноры M- и D- центриолей состоят из двух различных функций и отличаются между собой подобно столбцам матрицы группы SU(2):

$$\{SU(2)\} = \begin{vmatrix} \alpha & \beta \\ -\beta^* & \alpha^* \end{vmatrix}.$$

Функции α , β и их сопряженные α^* , β^* - это компоненты α -, β - тензоров кривизны, конформно-евклидового ${}^{\alpha}R_{ij,kl}$ и проективно-евклидового ${}^{\beta}R_{ij,kl}$ пространств:

$${}^{\alpha}R_{ij,kl} = g_{jl}S_{ik} - g_{il}S_{jk} + g_{ik}S_{jl} - g_{jk}S_{il};$$

$${}^{\beta}R_{ij,kl} = g_{jl}P_{ik} - g_{il}P_{jk} + g_{kl}(P_{ij} - P_{ji}).$$

Тензор ${}^{\beta}R_{ij,kl}$ содержит антисимметричную часть $g_{kl}(P_{ij} - P_{ji})$, которую будем ассоциировать с перичентриолярными сател-

литами M-центриоли. Дальнейшее построение спиноров ψ_M -центриоли и ψ_D -центриоли становится почти очевидным - частице (центриоли) со спином, равным 4 соответствует 1/4 часть α - и β - тензоров кривизны:

$$\psi_M = \begin{vmatrix} \alpha \\ -\beta^* \end{vmatrix} = \begin{vmatrix} g_{jl}S_{ik} \\ g_{kl}P_{ij} \end{vmatrix}; \quad \psi_D = \begin{vmatrix} \beta \\ -\alpha^* \end{vmatrix} = \begin{vmatrix} g_{jl}P_{ik} \\ g_{kl}S_{ij} \end{vmatrix}.$$

Из внешнего вида спиноров ψ_M и ψ_D следует, что сопряжением для компоненты α является перестановка индексов $i \leftrightarrow j$, $k \leftrightarrow l$. Сопряжением для компоненты β имеет вид $k \leftrightarrow j$. Разные формы сопряжения для компонент α и β учитывают четность подстановок изменением знака компонент.

Репликация центриолей - это многоступенчатый процесс. Вначале по отношению к M- и D- центриолям растут перпендикулярно новые дочерние d-центриоли. Этот рост описывается антисимметризацией спиноров ψ_M и ψ_D и инволюцией $i \leftrightarrow j$. Для пар центриолей спиноры ψ_{Md} и ψ_{Dd} имеют вид:

$$\psi_{Md} = \begin{vmatrix} g_{jl}S_{ik} - g_{il}S_{jk} \\ g_{kl}(P_{ij} - P_{ji}) \end{vmatrix}; \quad \psi_{Dd} = \begin{vmatrix} g_{jl}P_{ik} - g_{il}P_{jk} \\ g_{kl}S_{ij} - g_{jk}S_{il} \end{vmatrix}.$$

При повороте спинора со спином 4 на угол $\pi/2$ вектор состояния спинора не изменяется. Каждая из пар центриолей Md и Dd образуют бивектор, поэтому функции α и β параллельно антисимметризируются с инволюцией. Каждый спинор ψ_{Md} и ψ_{Dd} составляет 1/2 часть α и β тензоров кривизны и имеет спин 2.

После разделения, пары центриолей располагаются на противоположных полюсах веретена деления клетки. Спиноры ψ_{Md} и ψ_{Dd} перегруппируются в положительную и отрицательную части:

$$\psi_{MD}^+ = \begin{vmatrix} g_{jl}S_{ik} + g_{il}P_{jk} \\ g_{kl}P_{ij} + g_{jk}S_{il} \end{vmatrix}; \quad \psi_{MD}^- = \begin{vmatrix} -g_{il}S_{jk} - g_{il}P_{jk} \\ -g_{kl}P_{ji} - g_{jk}S_{il} \end{vmatrix}.$$

Пара центриолей ψ_{MD}^- со спином 2 испытывает антисимметричный поворот на угол π с инволюцией $i \leftrightarrow j$ и переходит в ψ_{MD}^+ . После деления клетки спинор ψ_{MD}^+ расслаивается на спиноры ψ_M и ψ_D , завершая процесс репликации центросомы.

Микрофиламенты в центриолях формируются из белковых глобулярных субъединиц - гетеродимера $\alpha\beta$ - тубулина [16]. Аминокислотные последовательности мономеров α - и β - тубулина совпадают на 40%, но их третичные структуры почти совпадают и состоят из двух β - листов с распределенными α -

спиралями. Гетеродимер подвергается многочисленным посттрансляционным модификациям.

Простой димер нами уже рассмотрен на примере ψ_{MD}^+ и ψ_{MD}^- спиноров. Гетеродимер можно образовать из и компонент этих спиноров. Совпадение третичной структуры мономеров α - и β - тубулина будем представлять как инволюцию $S \Leftrightarrow P$, то есть $\alpha \Leftrightarrow \beta$. Различие аминокислотных последовательностей мономеров α - и β - тубулина выражается соответствием $g_{kl}P_{ij} \Leftrightarrow g_{ik}S_{jl}$, которое требует инволюции $S \Leftrightarrow P$ и циклической нечетной подстановки $\sigma_4 = (k, i, j, l)$ для изменения знака сопряженных компонент димера $\{-1\}_{\beta^*} = \{+1\}_{\alpha^*}$.

Расположим мономеры α - и β - тубулина поочередно, как в микрофиламентах. Это значит, что к паре $\alpha\beta$ -тубулина применяется подстановка $\sigma_4^2 = (i, l)_\beta(j, k)_\alpha: g_{kl}P_{ij} \oplus g_{ik}S_{jl} \Leftrightarrow g_{kl}S_{ij} \oplus g_{ij}P_{kr}$. Пары $\alpha\beta$ - и $\beta\alpha$ - тубулина на стыке образуют тетрамер с инволюцией пар $[ij] \Leftrightarrow [kl]$.

Отметим, что в проективно-евклидовом пространстве, локально, геодезические, то есть кратчайшие линии, которые связывают две точки пространства, являются прямыми линиями. Именно поэтому все микрофиламенты параллельны оси цилиндра центриоли. Но триплет микротрубочек образует некоторую поверхность, касательная к которой связывает центры микротрубочек и имеет постоянный угол наклона к радиусу цилиндра. Этот угол можно вычислить на основе экспериментальных данных [17].

Его числовое значение $41,2^\circ$ весьма близко к теоретическому значению 40° , которое можно получить исходя из следующих соображений. Для центриоли со спином 4, угол наклона касательной к окружности цилиндра в центре микротрубочки В такой же, как и в центре микротрубочки А и делит угол 90° в отношении 4:9. Это отношение является подтверждением вложения четырехмерного многообразия (центриоли) в девятимерное евклидово пространство.

Выводы

1. Центросома является спинорной структурой со спином 4.
2. Строение центросомы, ее геометрия и топология, полностью определяется при вложении четырехмерного многообра-

зия в девятимерное евклидово пространство в пределах периферической области клеточного пространства.

Литература

1. Bornens M. Centrosome composition and microtubule anchoring mechanisms / M. Bornens // *Curr. Opin. in Cell Biol.* - 2002. - V. 14. - P. 25-34.
2. Azimzadeh J. Structure and duplication of centrosome / J. Azimzadeh, M. Bornens // *J. Cell Science.* - 2007. - V. 120. - P. 2139-2142.
3. Lodish H. *Molecular Cell Biology* / H. Lodish. - New York: Freeman, 2003. - [5nd ed.]. - 973 p.
4. From centriole biogenesis to cellular function. Centrioles are essential for cell division at critical developmental stages / A. Rodrigues-Martins, M. Riparbelli, G. Callaini [e.a.] // *Cell Cycle.* - 2008. - V. 7 (1). - P. 11-16.
5. Rusan N. M. Centrosome function: sometimes less is more / N. M. Rusan, G. C. Rogers // *Traffic.* - 2009. - V. 10. - P. 472-491.
6. Узбеков Р. Э. Центросома - загадка "клеточного процесса" / Р. Э. Узбеков, И. Б. Алиева // *Цитология.* - 2008. - Т. 50, № 2. - С. 91-112.
7. Marshall W. F. Cell division: the renaissance of the centriole / W. F. Marshall, J. L. Rosenbaum // *Curr. Biology.* - 1999. - V. 9. - P. 218-220.
8. Алиева И. Б. Центросома - полифункциональный мультисубъединичный клеточный комплекс / И. Б. Алиева, Р. Э. Узбеков // *Биохимия.* - 2008. - Т. 73, Вып. 6. - С. 782-803.
9. Румер Ю. Б. Теория унитарной симметрии / Ю. Б. Румер, А. И. Фет. Москва: Наука, 1970. 400 с.
10. Whitney H. Differentiable manifolds / H. Whitney // *Ann. Math.* - 1936. - № 3. - P. 645-680.
11. Прасолов В. В. Элементы комбинаторной и дифференциальной топологии / В. В. Прасолов. М.: МЦНМО, 2004. 352 с.
12. Bicak J. Curvature invariants in type N spacetimes / J. Bicak, V. Pravda // *Preprint.* - 1998. - P. 1-17.
13. Боголюбов Н. Н. Введение в теорию квантованных полей / Н. Н. Боголюбов, Д. В. Ширков. М.: Наука, 1973. 416 с.
14. Рашевский П. К. Риманова геометрия и тензорный анализ / П. К. Рашевский. - М.: УРСС, 2002. - 664 с.

15. Witten L. *Invariants of general relativity and the classification of spaces* / L. Witten // *Phys. Rev.* - 1959. - V. 113, № 1. - P. 357-362.

16. Nogales E. *Structure of the tubulin dimer by electron crystallography* / E. Nogales, S. G. Wolf, K. H. Downing // *Nature.* - 1998. - V. 391. - P. 199-203.

17. Uzbekov R. *Clockwise or anticlockwise? Turning the centriole triplets in the right direction* / R. Uzbekov, C. Prigent // *FEBS Microbiol. Lett.* - 2007. - V. 581, № 1. - P. 199-203.

Резюме

Щербик В. В., Бучацький Л. П. *Спінорна структура центросоми.*

Доказано, що центросома являється спінором со спіном 4. Спінорні функції центросоми побудовані на основі конформно-евклідового і проєктивно-евклідового просторів. Строектура центросоми являється підтвердженням вкладення чотирьохмірного многообразия в дев'ятимірне евклідове просторство.

Ключевые слова: центросома, спінор, риманово просторство, вкладення многообразия.

Резюме

Щербік В. В., Бучацький Л. П. *Спінорна структура центросоми.*

Доведено, що центросома є спінором із спіном 4. Спінорні функції центросоми побудовані на основі конформно-евклідового і проєктивно-евклідового просторів. Будова центросоми є підтвердженням вкладення чотиривимірного різноманіття в дев'ятимірний евклідовий простір.

Ключові слова: центросома, спінор, римановий простір, вкладення різноманіття.

Summary

Stcherbic V. V., Buchatsky L. P. *Spinor structure of centrosome.*

It is proved, that centrosome is spinor with the spin 4. The spinory functions of centrosome are built on the basis of conform-euklidy and proectiv-euklidy spaces. The structure of centrosome is confirmation of investment of fourmeasured variety in the ninemeasured evklidy space.

Key words: centrosome, spinor, rimany space, investment of variety.

Рецензент: д.біол.н., проф.Б.П.Романюк

ЕКОЛОГІЧНА І КЛІНІЧНА ІМУНОЛОГІЯ ТА ІМУНО- РЕАБІЛІТАЦІЯ