



Период жизни клетки с момента ее образования из материнской клетки до деления (включая это деление) или гибели называется клеточным циклом. Он состоит из интерфазы и деления клетки. Интерфаза (часть клеточного цикла между делениями) обычно включает три периода. В G_1 -периоде клетка растет и готовится к репликации, в S -периоде происходит репликация, в G_2 -периоде завершается подготовка к делению. Репликация ДНК происходит с участием разных ферментов, важнейшим из которых является ДНК-полимераза. Матрицами для синтеза дочерних цепей ДНК служат обе цепи материнской молекулы, т. е. репликация является реакцией матричного синтеза. В результате репликации образуются две идентичные молекулы ДНК. В состав каждой из них входит одна цепь исходной материнской молекулы и одна вновь синтезированная дочерняя цепь.



1. Что такое клеточный цикл?
2. Охарактеризуйте основные периоды клеточного цикла по плану: 1) название и сокращенное обозначение; 2) происходящие процессы; 3) содержание генетического материала в клетке.
3. Что представляет собой G_0 -период? Какие клетки в него вступают? Все ли клетки, вступающие в период покоя, навсегда утрачивают способность к делению? Ответ поясните.
4. Что такое репликация ДНК? Каким образом осуществляется этот процесс?
5. Почему репликацию ДНК относят к реакциям матричного синтеза?
- 6*. Одинаковы ли молекулы ДНК, входящие в состав гомологичных хромосом? В состав сестринских хроматид? Почему?
- 7*. В многоклеточных организмах имеются так называемые стволовые клетки. Они являются первичными клетками, из которых в начале эмбрионального развития формируются органы зародыша, и на протяжении всей жизни сохраняют способность к делению. Раньше считалось, что стволовые клетки есть только у эмбрионов, теперь же они выявлены почти во всех органах взрослых людей. В 1999 г. журнал «Science» признал открытие стволовых клеток важнейшим научным событием в биологии. Каковы перспективы использования стволовых клеток?

§ 17. Митоз. Амитоз

Как вы знаете, бактерии размножаются путем простого деления надвое. Перед этим происходит репликация единственной бактериальной хромосомы — кольцевой молекулы ДНК. В результате последующего деления в каждой из двух дочерних клеток оказывается по одной хромосоме.

Эукариотические клетки, в отличие от прокариотических, имеют более сложную организацию. Поэтому для них характерны другие способы деления: митоз, амитоз, мейоз.



Митоз — основной способ деления клеток эукариот, в результате которого из одной материнской клетки образуются *две дочерние с таким же набором хромосом, как и в материнской клетке*. Продолжительность митоза в среднем составляет 1—2 ч. Это непрерывный процесс, но для удобства его разделяют на несколько фаз. Митозом могут делиться клетки с различными наборами хромосом — гаплоидные ($1n$), диплоидные ($2n$), триплоидные ($3n$) и т. д. Рассмотрим процесс митотического деления на примере диплоидной клетки (табл. 9).

Таблица 9. Митоз

Схема	Фаза и процессы, происходящие в ней
 <p>Ядерная оболочка Центриоли Хроматин $2n4c$</p> <p>Ранняя профаза</p>  <p>Нити веретена деления $2n4c$</p> <p>Поздняя профаза</p>	<p>Профаза. В ядре клетки начинается спирализация хроматина, что постепенно приводит к формированию хромосом. Каждая из них состоит из двух сестринских хроматид, соединенных в области центромеры. По мере формирования хромосом исчезают ядрышки. Оболочка ядра распадается на мелкие фрагменты. Частично спирализованные хромосомы оказываются в гиалоплазме, располагаясь в ней беспорядочно (хаотически). Набор хромосом и хроматид в клетке можно выразить записью $2n4c$. Во время профазы два клеточных центра (удвоение этого органоида, как вы знаете, произошло в S-периоде интерфазы) инициируют образование микротрубочек. Из них начинает формироваться <i>веретено деления</i>. В процессе его образования центриоли попарно расходятся к противоположным полюсам клетки. Нити веретена деления (микротрубочки) прикрепляются к центромерам хромосом и способствуют их перемещению в экваториальную плоскость клетки. В клетках, не имеющих клеточного центра (что характерно, например, для большинства растений), веретено деления формируется без участия центриолей</p>
 <p>$2n4c$</p> <p>Метафаза</p>	<p>Метафаза. Завершается формирование веретена деления. Хромосомы достигают максимальной спирализации и располагаются в центральной части клетки, примерно на равном расстоянии от полюсов. При этом их центромеры находятся в экваториальной плоскости клетки. С помощью нитей веретена деления центромера каждой хромосомы связана с двумя противоположными полюсами клетки</p>

Продолжение

 <p style="text-align: center;">Анафаза</p>	<p>Анафаза. Центромера каждой хромосомы разделяется надвое, и сестринские хроматиды отделяются друг от друга. С этого момента их называют дочерними хромосомами. Нити веретена деления, прикрепленные к центромерам, укорачиваются, и дочерние хромосомы расходятся к противоположным полюсам клетки. В конце анафазы у каждого полюса клетки оказывается идентичный набор дочерних хромосом (молекул ДНК) — $2n2c$</p>
 <p style="text-align: center;">Телофаза</p>	<p>Телофаза. Нити веретена деления постепенно разрушаются. Вблизи каждого полюса клетки происходит деспирализация (раскручивание) дочерних хромосом с образованием хроматина. Одновременно с этим вокруг деспирализующихся хромосом формируются оболочки двух новых ядер. Далее в образовавшихся ядрах возникают ядрышки, и начинается разделение клетки на две дочерние. В экваториальной плоскости клеток животных компоненты цитоскелета формируют <i>кольцевую перетяжку</i>. Она углубляется, пока не произойдет полное разделение двух дочерних клеток. Клетки растений в связи с наличием жесткой клеточной стенки делятся иначе. В экваториальной плоскости растительной клетки из содержимого пузырьков комплекса Гольджи образуется так называемая <i>срединная пластинка</i>, которая и отделяет дочерние клетки друг от друга</p>



Запомнить последовательность фаз митотического деления клетки поможет фраза «ПРОфессор МЕТнул АНАнас в ТЕЛефон» или слово «ПриМАТ».

Как уже отмечалось, при митозе образуются две дочерние клетки с одинаковым набором хромосом — таким же, как в исходной материнской клетке, вступавшей в митоз. Отличие заключается лишь в том, что каждая хромосома дочерней клетки, вступающей в интерфазу нового клеточного цикла, до репликации представлена не двумя идентичными хроматидами, а одной.

Биологическое значение митоза. В ходе митоза молекулы ДНК, которые содержались в ядре материнской клетки, точно и равномерно распределяются между дочерними. Следовательно, две новые клетки получают одинаковую наследственную информацию и оказываются генетически

идентичными друг другу и материнской клетке. Таким образом, митотическое деление обеспечивает точную передачу генетической информации в ряду поколений клеток и обуславливает поддержание постоянного числа хромосом.

Благодаря митозу в многоклеточном организме происходит увеличение количества клеток. Это лежит в основе роста и развития всех многоклеточных организмов, а также обеспечивает процессы регенерации — восстановления поврежденных тканей и органов. Бесполое размножение многих организмов (деление одноклеточных протистов, почкование кишечнорастворимых, вегетативное размножение растений и т. д.) также обусловлено митотическим делением клеток.

Амитоз. При амитозе в клетке не формируется веретено деления, в ее ядре не происходит спирализация хроматина, сохраняются ядрышки и ядерная оболочка. Оставаясь в состоянии, характерном для интерфазы, ядро делится надвое перетяжкой. При этом молекулы ДНК (хромосомы) распределяются между дочерними ядрами неравномерно, случайным образом. В ряде случаев амитотическое деление ядра не сопровождается последующим разделением клетки на две дочерние. Это приводит к появлению двуядерных и даже многоядерных клеток. Если же дочерние клетки все-таки образуются, то клеточные компоненты, как и ДНК, распределяются между ними случайно и неравномерно.

Амитоз — сравнительно редкое явление. Этим способом делится, например, большое ядро инфузорий. У многоклеточных организмов амитоз наблюдается при различных патологических процессах (рост опухолей, воспаление и др.), а также в стареющих, обреченных на гибель клетках. Как правило, клетки, возникшие в результате амитоза, теряют способность вступать в нормальный клеточный цикл и в дальнейшем делиться митозом.



Митоз — основной способ деления клеток эукариот, в результате которого из одной материнской клетки образуются две дочерние с таким же набором хромосом. У многоклеточных организмов митотическое деление клеток обеспечивает процессы роста, развития и регенерации. В основе бесполого размножения многих организмов также лежит митоз. При амитозе ядро клетки делится перетяжкой, молекулы ДНК распределяются между дочерними ядрами неравномерно и часто не происходит деления клетки на две дочерние.



1. Какие способы деления характерны для клеток прокариот? Для эукариотических клеток?

Амитоз, митоз, мейоз, простое деление надвое.

2. Что такое митоз? Охарактеризуйте фазы митоза.

3. В связи с чем дочерние клетки, образовавшиеся в результате митоза, получают одинаковую наследственную информацию? В чем заключается биологическое значение митоза?

4. Установите соответствие между соматическими клетками человека, находящимися в различных периодах интерфазы и митоза, и количеством хромосом и хроматид в этих клетках.

1) G_1 -период

2) G_2 -период

3) Профаза

4) Метафаза

5) У каждого полюса клетки в конце анафазы

6) В каждой дочерней клетке в конце телофазы

а) 23 хромосомы, 23 хроматиды

б) 23 хромосомы, 46 хроматид

в) 46 хромосом, 46 хроматид

г) 46 хромосом, 92 хроматиды

5*. В чем заключаются различия между митозом и амитозом? Как вы думаете, почему митоз называют непрямым делением клетки, а амитоз — прямым?

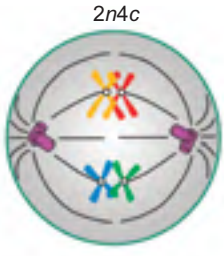
6*. В ядре неделящейся клетки наследственный материал (ДНК) находится в виде аморфного рассредоточенного вещества — хроматина. Перед делением хроматин спирализуется и образует компактные структуры — хромосомы, а после деления возвращается в исходное состояние. Для чего клетки совершают такие сложные видоизменения своего наследственного материала?

§ 18. Мейоз

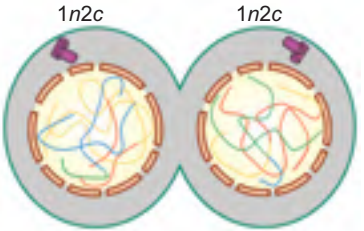
Мейоз — особый способ деления эукариотических клеток, в результате которого из одной материнской клетки образуются *четыре дочерние с уменьшенным в 2 раза набором хромосом*. Если в мейоз вступает диплоидная клетка ($2n4c$), то образуются четыре гаплоидные клетки ($1n1c$). Клетки с гаплоидным набором хромосом не способны делиться мейозом.

Мейоз представляет собой два последовательных деления — мейоз I и мейоз II. Важно отметить, что репликация ДНК предшествует только первому мейотическому делению. Между мейозом I и мейозом II удвоения ДНК не происходит. Каждое из двух делений обычно включает профазу, метафазу, анафазу и телофазу. Рассмотрим процесс мейотического деления диплоидной клетки. Первое деление мейоза осуществляется следующим образом (табл. 10, с. 96).

Таблица 10. Первое деление мейоза (мейоз I)

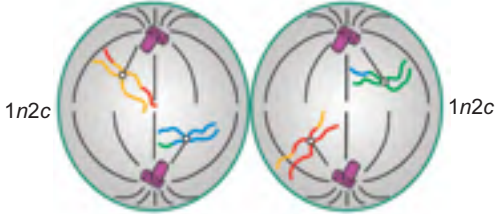
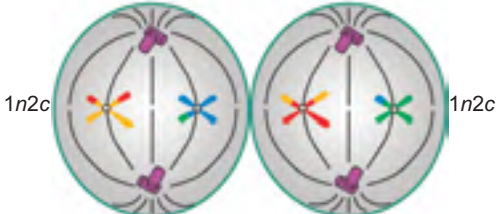
Схема	Фаза и процессы, происходящие в ней
 <p>2n4c Центриоли Ядерная оболочка Хромосомы</p> <p>Профаза I</p>	<p>Профаза I. В ядре начинается спирализация хроматина. Постепенно формируются двухроматидные хромосомы. Набор хромосом и хроматид в клетке выражается записью $2n4c$. Гомологичные хромосомы попарно сближаются и соединяются друг с другом. Этот процесс называется <i>конъюгацией</i> гомологичных хромосом. Между хроматидами гомологичных хромосом может происходить обмен соответствующими участками — <i>кроссинговер</i>. Одновременно с этим в клетке начинается образование веретена деления. К концу профазы I исчезают ядрышки и распадается ядерная оболочка</p>
 <p>2n4c</p> <p>Метафаза I</p>	<p>Метафаза I. Завершается формирование веретена деления. Спирализация хромосом достигает максимума. Пары гомологичных хромосом, соединенных друг с другом, располагаются в центральной части клетки. При этом нити веретена деления, идущие от противоположных полюсов клетки, прикреплены к центромерам разных гомологичных хромосом. Таким образом, в каждой паре одна из хромосом оказывается связанной с одним полюсом клетки, а другая — с противоположным</p>
 <p>1n2c 1n2c</p> <p>Анафаза I</p>	<p>Анафаза I. В отличие от митоза центромеры хромосом не разделяются надвое. Поэтому нити веретена деления растягивают к противоположным полюсам клетки не сестринские хроматиды, как при митозе, а гомологичные хромосомы. Следовательно, диплоидный набор $2n4c$ разделяется на два гаплоидных набора, которые впоследствии попадут в разные дочерние клетки. Каждая хромосома состоит из двух хроматид, которые в результате кроссинговера уже не идентичны друг другу. Таким образом, в конце анафазы I набор хромосом и хроматид у каждого полюса делящейся клетки составляет $1n2c$</p>

Продолжение

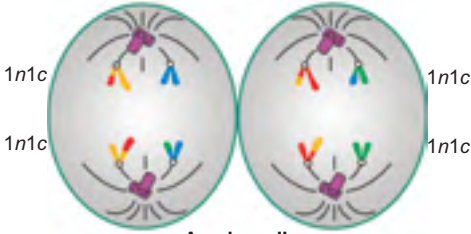
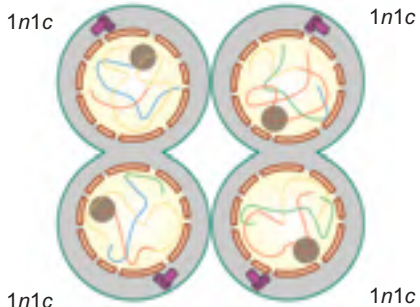
Схема	Фаза и процессы, происходящие в ней
 <p style="text-align: center;">Телофаза I</p>	<p>Телофаза I. Веретено деления разрушается. Происходит деспирализация хромосом и формирование двух ядер. Далее клетка разделяется на две дочерние. Они имеют гаплоидный набор хромосом, каждая хромосома состоит из двух хроматид ($1n2c$)</p>

Промежуток времени между первым и вторым делениями мейоза обычно очень короткий. В этот период, как уже отмечалось, не осуществляется репликация ДНК. Каждая из двух клеток, образовавшихся в результате мейоза I, вступает в мейоз II. Это деление протекает аналогично митозу (табл. 11).

Таблица 11. Второе деление мейоза (мейоз II)

Схема	Фаза и процессы, происходящие в ней
 <p style="text-align: center;">Профаза II</p>	<p>Профаза II. В результате спирализации хроматина формируются двуххроматидные хромосомы (набор $1n2c$). В это же время начинается образование веретена деления. После распада ядерной оболочки отдельные хромосомы беспорядочно располагаются в гиалоплазме</p>
 <p style="text-align: center;">Метафаза II</p>	<p>Метафаза II. Завершается формирование веретена деления. Хромосомы, достигшие максимальной спирализации, выстраиваются в центральной части клетки. Нити веретена деления связывают центромеру каждой хромосомы с двумя противоположными полюсами</p>

Продолжение

Схема	Фаза и процессы, происходящие в ней
 <p style="text-align: center;">Анафаза II</p>	<p>Анафаза II. Происходит разделение центромер. Сестринские хроматиды (теперь уже дочерние хромосомы) растягиваются к разным полюсам клетки. В конце анафазы II набор хромосом и хроматид у каждого полюса составляет $1n1c$</p>
 <p style="text-align: center;">Телофаза II</p>	<p>Телофаза II. Хромосомы деспирализуются, формируются ядра, и происходит разделение клеток. При этом образуются четыре дочерние клетки, имеющие набор $1n1c$</p>

Таким образом, в результате первого деления мейоза исходная материнская клетка ($2n4c$) разделилась на две дочерние. Набор хромосом в этих клетках уже уменьшился вдвое, однако каждая хромосома все еще представлена двумя хроматидами ($1n2c$). Второе деление, протекающее по типу митоза, сопровождается расхождением сестринских хроматид. Поэтому итогом второго деления является образование четырех гаплоидных клеток с однохроматидными хромосомами ($1n1c$).



Мейоз — более длительный процесс, чем митоз. Например, у ржи он протекает более 2 сут, у репчатого лука — около 4 сут. Мейотическое деление клеток мыши занимает примерно неделю. Мейоз, протекающий при образовании сперматозоидов человека, длится приблизительно 25 дней. Самой продолжительной стадией мейоза является профазы I.

Биологическое значение мейоза. У животных и человека путем мейоза образуются гаметы — гаплоидные половые клетки. В результате последующего оплодотворения формируется зигота с двойным набором хромосом, из которой развивается новый организм. Он является диплоидным, как и его родители, а значит, сохраняет свойственный данному виду организмов

кариотип. Без мейоза, приводящего к уменьшению набора хромосом в 2 раза, половое размножение сопровождалось бы удвоением числа хромосом в каждом новом поколении. У растений, многих водорослей и грибов мейоз приводит к формированию спор, с помощью которых осуществляется бесполое размножение.

Кроссинговер, происходящий в профазе I, приводит к рекомбинации наследственного материала между гомологичными хромосомами. В анафазе I гомологичные хромосомы каждой пары случайным образом, независимо от других пар, расходятся к разным полюсам клетки. В анафазе II то же самое происходит с сестринскими хроматидами. Все эти процессы являются важными источниками *комбинативной изменчивости* (будет рассмотрена подробно в главе 6), обеспечивающей появление разнообразного потомства как при половом размножении, так и при размножении спорами.

Место мейоза и оплодотворения в жизненном цикле организмов. Большинству видов эукариотических организмов свойственно половое размножение. При этом в жизненном цикле происходит чередование гаплоидных ($1n$) и диплоидных ($2n$) стадий развития — *смена ядерных фаз*.

Ключевую роль в смене ядерных фаз играют такие процессы, как *мейоз* и *оплодотворение*. Благодаря мейозу осуществляется переход из диплоидной фазы в гаплоидную. Восстановление диплоидного набора хромосом происходит в результате оплодотворения. В циклах развития длительность гаплоидной и диплоидной фаз у разных групп организмов может существенно различаться.

Например, у некоторых водорослей (хламидомонада и др.) и многих грибов все стадии жизненного цикла гаплоидны, за исключением зиготы (рис. 51, а). Первое деление диплоидной

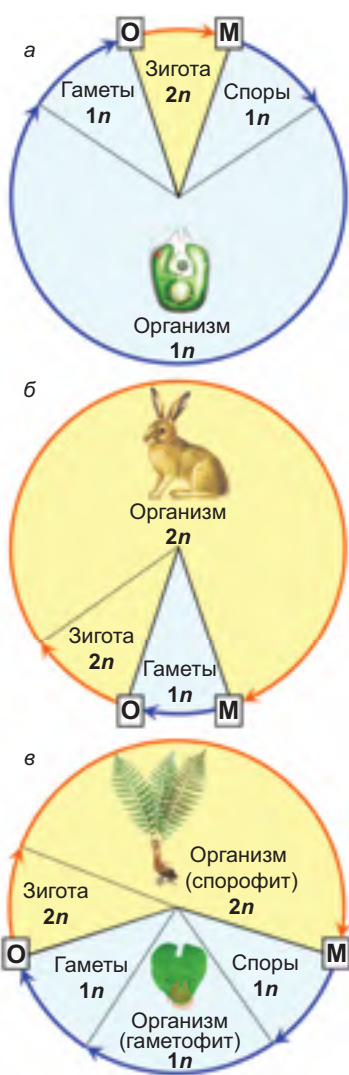


Рис. 51. Схемы жизненных циклов с различной продолжительностью гаплоидной и диплоидной фаз: а — цикл развития хламидомонады; б — млекопитающего; в — папоротника. М — мейоз, О — оплодотворение

зиготы, возникшей в результате оплодотворения, осуществляется путем мейоза. Из образовавшихся гаплоидных клеток — спор — развиваются организмы, имеющие набор хромосом $1n$. Образование гамет у таких организмов происходит за счет митоза. Далее гаметы попарно сливаются, в зиготе восстанавливается диплоидный набор хромосом, и цикл замыкается.

Для животных, наоборот, характерен жизненный цикл, в котором все стадии развития диплоидны, и лишь половые клетки имеют гаплоидный набор хромосом (рис. 51, б). Мейоз у животных непосредственно предшествует образованию гамет. Гаметы вскоре сливаются, и из зиготы развивается особь с диплоидным набором хромосом.

У растений в цикле развития закономерно сменяют друг друга два поколения организмов: гаплоидное — *гаметофит* и диплоидное — *спорофит* (рис. 51, в). Гаметофит — это половое поколение, образующее гаметы путем митоза. После оплодотворения из зиготы, имеющей двойной набор хромосом, развивается диплоидный спорофит — бесполое поколение. Спорофит путем мейоза формирует споры, имеющие набор $1n$. Из этих спор далее развиваются гаплоидные гаметофиты.

Диплоидный набор хромосом в сравнении с гаплоидным обеспечивает более надежное сохранение наследственной информации. Из курса биологии 10-го класса вы знаете, что организмы, имеющие двойной набор хромосом, способны лучше адаптироваться к меняющимся условиям среды, чем гаплоидные. Поэтому в процессе эволюции, при переходе от примитивных форм жизни к более совершенным, степень развития гаплоидной фазы и ее продолжительность в жизненном цикле организмов уменьшалась, а диплоидной, наоборот, возрастала.



Мейоз — особый способ деления клеток эукариот, в результате которого из одной материнской клетки образуются четыре дочерние с уменьшенным в 2 раза набором хромосом. Мейоз препятствует удвоению числа хромосом при половом размножении. Кроссинговер, протекающий в профазе I, независимое расхождение гомологичных хромосом в анафазе I и сестринских хроматид в анафазе II служат важными источниками комбинативной изменчивости организмов. Мейоз и оплодотворение обеспечивают смену ядерных фаз в жизненном цикле организмов, которым свойственно половое размножение.



1. Сколько дочерних клеток и с каким набором хромосом образуется из одной диплоидной клетки в результате: а) митоза; б) мейоза?

Две гаплоидные, две диплоидные, четыре гаплоидные, четыре диплоидные.

2. Что представляет собой конъюгация хромосом? В какой фазе мейоза происходит кроссинговер? Какое значение имеет этот процесс?

3. Какие события, протекающие в мейозе, обеспечивают уменьшение вдвое набора хромосом в дочерних клетках?

4. В чем заключается биологическое значение мейоза?

5*. Сравните митоз и мейоз, выявите черты сходства и различия. В чем заключается главное отличие мейоза от митоза?

6*. Как вы считаете, почему мейоз характерен только для тех видов живых организмов, которым свойственно половое размножение? Какую роль в жизненном цикле этих организмов играет процесс оплодотворения?

§ 19. Строение и образование половых клеток

Как уже отмечалось, большая часть видов эукариот обладает способностью к половому размножению. Вам также известно, что специализированные клетки, обеспечивающие половое размножение организмов, называются **половыми клетками** или **гаметами**. Их слияние (за исключением случаев партеногенеза) приводит к образованию зиготы, из которой в дальнейшем развивается новая особь.

Для большинства организмов, кроме некоторых протистов и грибов, характерно образование гамет двух типов — мужских и женских. Они существенно отличаются по размерам, строению и физиологическим свойствам. Мужские половые клетки обычно значительно меньше женских и обладают подвижностью — это *сперматозоиды*. У семенных растений мужские гаметы — *спермии* — неподвижны. Женские половые клетки называются *яйцеклетками*.

Гаметогенез — процесс образования половых клеток — у многоклеточных организмов, как правило, протекает в специальных органах. Например, у животных, за исключением самых примитивных (например, кишечнополостных), гаметогенез осуществляется в половых железах. Мужские половые железы называются *семенниками*, женские — *яичниками*.

Строение половых клеток. Рассмотрим особенности строения гамет на примере типичных половых клеток животных — сперматозоида и яйцеклетки.

Сперматозоиды животных обычно состоят из головки, шейки, средней части и жгутика (хвоста), обеспечивающего активное передвижение (рис. 52). В головке

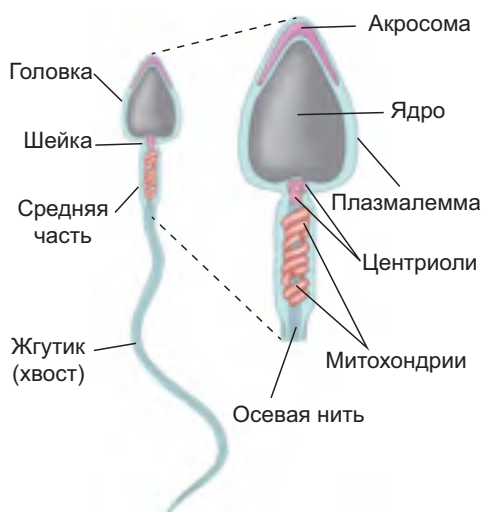


Рис. 52. Схема строения сперматозоида