

# 1. ВВЕДЕНИЕ В ДИСЦИПЛИНУ. СТРОЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ И СПОСОБЫ ЕЕ ДЕЛЕНИЯ

## 1.1. Предмет, цель и задачи цитогенетики

**Цитогенетика** (от греч. *kytos* — вместилище, оболочка, здесь — клетка и от греч. *genesis* — происхождение) наука, изучающая закономерности наследственности о взаимосвязи со строением и функциями различных внутриклеточных структур.

Объектом исследования являются хромосомы, которые представляют собой длинные нити ДНК и белка, содержащие большую часть генетической информации в клетке.

Цель учебной дисциплины – получение знаний о клеточном уровне, особенностях организации организмов, воспроизведении, изменении и функционировании хромосом, их распределении в митозе, мейозе и при оплодотворении, умение применять знания по цитогенетике растений в селекции, семеноводстве и растениеводстве.

Основной задачей учебной дисциплины является изучение генетических явлений на основе цитологических особенностей организмов, которые выполняют роль материальных носителей наследственности, обеспечивая преемственность свойств клетки и организмов.

## 1.2. Основные этапы развития цитогенетики и генетической инженерии

Возникновение науки цитогенетика связана с рядом научных открытий.

**Открытие и изучение клетки.** 1665 г. Роберт обнаружил в тонком срезе пробки мелкие структуры, которые за сходство формы он назвал клетками.

1628–1694 гг. Марчелло Мальпиги и 1641–1712 гг. Неемия Грю наблюдали ячеистое строение многих растений. Марчелло Мальпиги наблюдал, капилляры в лёгких и открыл связь между артериями и венами, изучал строение растений, опубликовал труд «Анатомия растений».

Антони Левенгук (1632–1723 гг.) впервые обнаружил одноклеточные организмы. Однако в 1676 году достоверность его исследований была поставлена под сомнение. Их достоверность подтвердил в Делфт Неемией Грю с группой учёных.

В 1809 г. Лоренц Окен (Okenfuss) выдвинул гипотезу клеточного строения и развития организмов.

В России эти идеи развивал профессор Медико-хирургической академии Петербурга П. Ф. Горянинов, связал проблему возникновения жизни с происхождением клетки.

Маттиас Шлейден в 1838 г. сформулировал теорию цитогенеза (происхождения клетки).

Теодор Шванн провел сравнительное изучение тканей животных и растений.

Создание клеточной теории в 1839 г., главные положения которой справедливы до сих пор. Согласно теории, все организмы имеют клеточное строение, а клетки животных и растений имеют принципиальное сходство строения и формирования. Рудольф Вирхов внес в клеточную теорию существенное изменение, касающееся образования новых клеток. Он утверждал, что клетки возникают только путем размножения (деления). Таким образом, Вирхова можно считать одним из соавторов клеточной теории, справедливость которой подтвердило последующее развитие биологии.

**Открытие и изучение клеточного ядра.** В 1700 г. Антони ван Левенгук открыл клеточное ядро. увидел в 1700 году и изобразил их на рисунке. Уильям Хьюсон наблюдал ядро в эритроцитах лосося, многих позвоночных и беспозвоночных животных, Филиппо Каволини – в икре рыб. В 1802 г. Франц Бауэр наблюдал ядро у растений. Шарль-Франсуа Мирбель провел исследования на маршанции. Впервые обратил особое внимание на роль ядра в клетке в 1825 г. Ян Эвангелиста Пуркине.

Признание ядра в качестве обязательной части растительной клетки является заслугой Роберта Брауна. В 1831 г. он изучил и описал ядро растительной клетки дал ему название «Nucleus», или «Areola».

В 1865 г. Грегор Мендель открыл основные законы наследственности, которые вскоре были забыты.

**Открытие и изучение хромосом.** Первое упоминание о хромосомах относится к 1880 г. Вальтер Флемминг изучая клетки под микроскопом с ахроматическими линзами, смог проследить за поведением ядра в процессе клеточного деления. При этом он нашел структуру, которая хорошо окрашивалась базофильными красителями, и назвал ее хроматином. Практически в тоже время эти элементы обнаружили и описали Эдуард Страсбургер, Отто Бючли и Иван Чистяков. Генрих Вильгельм Вальдейер дал название «хромосомы» в 1888 г. Термин «хромосома» в буквальном переводе означает «окрашенное тело». Флемминг исследовал процесс клеточного деления и распределения хромосом в дочерних ядрах и назвал этот процесс митозом. Последовательности процесса митоза были описаны в 1867 г. Вильгельмом Гофмейстером, в 1871 г. – Александром Ковалевским и в 1872 г. – Эдмундом Руссовым.

В 1874 г. Отто Бючли на клетках нематод и моллюсков описал митотическое веретено и показал одновременность деления структур, позднее названных хромосомами. Он также проследил стадии мейотического деления клетки (мейоза).

В 1874 г. Иван Дорофеевич Чистяков впервые наблюдал митоз у растений (плауны, хвощи), открыл процессы равномерного распределения ядерного вещества, наблюдаемые при делении клеток у высших растений (это открытие нередко ошибочно приписывается немецким учёным Э. Страсбургеру и В. Флеммингу).

В 1875 г. Эдуард Адольф Страсбургер обратил внимание на общность картин митоза в клетках растений и животных, установил последовательность его фаз. Также в период с 1880 по 1882 годы Эдуард Страсбургер и Теодор Бовери описали постоянство числа хромосом у разных видов и индивидуальность хромосом.

В 1884 г. Мари Жозеф Эдуард ван Бенеден и в 1892 г. Фридрих Леопольд Август Вейсман описали мейоз. Основное его назначение – сохранять наследственные зачатки организма. Вейсман доказал, что в половых клетках должно происходить уменьшение числа хромосом вдвое, то есть редукция хромосом. Вейсман также указал на то, что имеется принципиальная разница между соматической частью тела и генеративной, половой частью.

В 1901 г. законы Менделя были открыты Корренсом, Чермаком и де Фризом.

**Появление цитогенетики как науки.** К концу 19-го века было уже накоплено значительное, количество данных о строении клеток, морфологии клеточных органелл, ядра и хромосом, были более или менее подробно изучены механизмы клеточного деления – митоз и мейоз. Но для появления цитогенетики как науки оставалось сделать ещё один

важный шаг – связать друг с другом механизмы клеточного деления и наследственности. Он был сделан в 1902 году. У. Сеттон (Саттон) и Т. Бовери, обнаружили связь между передачей из поколения в поколение хромосом и наследственных факторов. Теодор Бовери предположил, что наследственные факторы («факторы Менделя») расположены в хромосомах, и именно хромосомы являются носителями наследственной информации в клетке. Таким образом, были заложены основы хромосомной теории наследственности. В дальнейшем хромосомную теорию наследственности окончательно сформулировали Томас Хент Морган (1866–1945) и его ученики: К. Бриджес, Г. Мёллер и А. Стертевант. Основные положения хромосомной теории наследственности, обоснованной и развитой Т. Х. Морганом и его школой, стали теоретическим фундаментом цитогенетики: соответствие групп сцепления генов определенным парам хромосом; постоянство индивидуальной структуры хромосом и наследование ее мутационных изменений; постоянство видового кариотипа (морфологических признаков набора хромосом); обеспеченное механизмами митоза и мейоза; линейное расположение генов в хромосомах и их рекомбинация между гомологичными хромосомами в ходе мейоза, – определили главные проблемы и направления цитогенетики, которые, в углубленном виде, разрабатываются и в современной науке.

### **1.3. Связь цитогенетики с другими науками**

Цитогенетика выделилась как самостоятельное звено из двух наук цитологии и генетики и тесно связана с практически со всеми биологическими дисциплинами.

Как пограничная наука цитогенетика использует методы генетики и цитологии и тесно связана с разделами этих наук, такими как молекулярная генетика, цитохимия, кариология, кариосистематика и др.

Связь цитогенетики с генетикой определяется, еще и тем, что основным объектом исследования выступают хромосомы, которые представляют собой длинные нити ДНК и белка, содержащие большую часть генетической информации в клетке. Цитогенетические исследования направлены на изучение количества и морфологии хромосом, которые остаются постоянными в большинстве клеток организма (за исключением репродуктивных клеток и некоторых других, таких как клетки печени).

Цитогенетика тесно связана с селекцией, так как для переноса ценных признаков все чаще используется геномная гибридизация, которая позволяет четко различать родительские геномы у межвидовых гибридов. Цитогенетика подразделяется на общую, изучающую общие клеточные основы наследственности, и цитогенетику растений, животных, человека.

### **1.4. Методы исследований**

К методам цитогенетических исследований относят: световая микроскопия, электронная микроскопия, цитофотометрия, автордиография, дифференциальное окрашивание, гибридизация *in situ*, иммунохимия, автоматизированный анализ хромосом, использование статистических методов и компьютеров, методы клеточной селекции, скрещивание, отбор.

**Световая микроскопия.** Способность нашего глаза к формированию изображения близко расположенных объектов ограничена. Глаз не в состоянии обеспечить правильное формирование изображения, если объект находится к нему ближе, чем на расстоянии 25 см. Это расстояние называется расстоянием наилучшего видения. Совокупность физических и геометрических характеристик глаза, как оптической системы, в сочетании с конечным размером чувствительных элементов сетчатки, определяет предельное разрешение глаза. Предельное разрешение – физическая величина, имеющая размерность длины и характеризующая способность оптической системы разделять (то есть, разрешать) на изображении близко расположенные источники света. Для среднестатистического человеческого глаза предельное разрешение составляет 0,225 мм или 225 мкм.

Световая микроскопия позволяет изучать объекты исследования в проходящем свете. Они должны быть достаточно прозрачны, тонки и контрастны. Биологические объекты не всегда обладают этими качествами. Для изучения их в биологическом микроскопе необходимо предварительно приготовить соответствующие препараты путем фиксации, обезвоживания, изготовления тонких срезов, окрашивания. Клеточные структуры в таких фиксированных препаратах не всегда соответствуют истинным структурам живой клетки. Их изучение должно сопровождаться изучением живого объекта в темнопольном и фазово-контрастном микроскопах, где контрастность повышается за счет дополнительных устройств к оптической системе.

Предельное разрешение, которое может дать биологический микроскоп при масляной иммерсии, –  $1700 \text{ \AA}$  (0,17 мкм) в монохроматическом свете и  $2500 \text{ \AA}$  (0,25 мкм) в белом свете. Дальнейшее увеличение разрешения может идти лишь за счет уменьшения длины волны света.

**Электронная микроскопия.** Электронный микроскоп отличается от светового микроскопа тем, что в нем вместо света используется быстрый поток электронов, а стеклянные линзы заменены электромагнитными полями. Изображение дают электроны, прошедшие через объект и не отклоненные им. В современных электронных микроскопах достигнуто разрешение в 0,1 нм. Под электронным микроскопом просматриваются неживые объекты – препараты. Живые объекты изучать пока не удастся, т. к. объекты помещаются в вакуум, губительный для живых организмов. В вакууме электроны, не рассеиваясь, попадают на объект. Объекты, изучаемые под электронным микроскопом, должны иметь очень малую толщину, не больше  $400\text{--}500 \text{ \AA}$  (0,04-0,05 мкм), иначе они оказываются непроницаемыми для электронов. Для этих целей применяют ультрамикротомы. Биологические объекты, особенно вирусы, фаги, нуклеиновые кислоты, тонкие мембраны, обладают слабой способностью рассеивать электроны, т.е. низкой контрастностью. Контрастность их увеличивают путем напыления на объект тяжелых металлов (золото, платина, хром), углеродного напыления, с помощью обработки препаратов осмиевой или вольфрамовой кислотами и некоторыми солями тяжелых металлов.

**Специальные методы электронной микроскопии биологических объектов.** В настоящее время методы электронной микроскопии развиваются и совершенствуются. *Метод замораживания* – травления – заключается в том, что объект сначала быстро замораживают жидким азотом, а затем при той же температуре переносят в специальную вакуумную установку, где объект механическим способом скалывается охлажденным

ножом. При этом обнажаются внутренние зоны замороженных клеток. В вакууме часть воды, перешедшей в стекловидную форму, возгоняется (травление), а поверхность скола последовательно покрывается тонким слоем испаренного углерода, а затем металла. Таким образом получается пленка-слепок, повторяющая прижизненную структуру материала, которую изучают в электронном микроскопе.

*Методы высоковольтной микроскопии* – сконструированы электронные микроскопы с ускоряющим напряжением 1–3 млн. В. При высокой энергии электронов, которые меньше поглощаются объектом, можно рассматривать образцы большей толщины (1–10 мкм). Этот метод перспективен в том, что если при сверхвысокой энергии электронов уменьшается их воздействие с объектом, то в принципе это можно использовать при изучении ультраструктуры живых объектов. Сейчас ведутся работы в этом направлении.

*Метод сканирующей (растровой) электронной микроскопии* позволяет изучить трехмерную картину поверхности клетки. При этом методе фиксированный и специальным образом высушенный объект покрывается тонким слоем испаренного металла (чаще всего золота), тонкий пучок электронов пробегает по поверхности объекта, отражается от него и попадает в приемное устройство, передающее сигнал на электронно-лучевую трубку. Благодаря огромной глубине фокуса сканирующего микроскопа, которая значительно больше, чем у просвечивающего, получается почти трехмерное изображение исследуемой поверхности.

**Цитофотометрия** позволяет определить химический состав клеток в гистологическом препарате по поглощению света клетками. Через препарат пропускают монохроматическое излучение (свет) в виде пучка, диаметр которого соизмерим с диаметром клетки или внутриклеточной структуры. Концентрацию (С) исследуемого вещества в клетке находят по [Бугера-Ламберта-Вера закону](#):

$$\Phi = \Phi_0 \times e^{-kch},$$

где  $\Phi$  – интенсивность света после его прохождения через клетку;

$\Phi_0$  – интенсивность падающего на клетку света;

$k$  – удельный монохроматического [поглощения показатель](#) исследуемого вещества (рассчитанный на единицу его концентрации) при данной длине волны света;

$h$  – длина пути, проходимого светом в клетке (практически – толщина гистологического препарата). Найдя концентрацию вещества внутри клетки и измерив её объём, можно рассчитать общее количество этого вещества в клетке. Метод разработан шведским гистологом Т. Касперсоном в 1936 г. Чувствительность метода порядка  $10^{-12}$  г. Точность метода снижается из-за ошибки измерения вследствие неравномерности распределения вещества внутри клетки. Для предотвращения этой ошибки используют сканирующую, т. е. используют две разных длины волн излучения. Ультрафиолетовая (УФ) цитофотометрия позволяет определять в неокрашенных препаратах количество нуклеотидов, нуклеиновых кислот, белков по естественному поглощению ими УФ-лучей. Шире распространена цитофотометрия в видимой области спектра. При этом используют естественную окраску отдельных веществ или чаще искусственное окрашивание препаратов специфическими гистохимическими красителями, связывающимися с химическими компонентами клетки в определённых количествах. С помощью большинства красителей выявляют в клетке нуклеиновые кислоты, белки и их отдельные реактивные группы, а также определяют активность ряда ферментов.

**Автордиография.** Метод основан на том, что радиоактивные изотопы, будучи введенными в организм, вступают в общий клеточный обмен и включаются в молекулы соответствующих веществ. Места их локализации определяют по излучению, которое дается изотопами и обнаруживается по засвечиванию фотопластинки при наложении ее на препарат. Препарат изготавливается спустя некоторое время после введения изотопа с учетом времени прохождения определенных стадий метаболизма. Этот метод широко применяется для выяснения локализации мест синтеза биополимеров, для определения путей переноса веществ в клетке, для наблюдения за миграцией или свойствами отдельных клеток.

**Дифференциальное окрашивание хромосом.** Методы дифференциальной окраски хромосом позволяют выявлять их структурную организацию, которая выражается в появлении разной поперечной исчерченности в разных хромосомах, а также некоторых других деталей.

Существует несколько методов окрашивания (бэндинга), позволяющих выявить комплекс поперечных меток (полос, бэндов) на хромосоме. Гомологичные хромосомы окрашиваются идентично, за исключением полиморфных районов, где локализуются разные аллельные варианты генов. Аллельный полиморфизм характерен для многих генов и встречается в большинстве популяций. Выявление полиморфизмов на цитогенетическом уровне не имеет диагностического значения.

1. *Q-окрашивание* разработано шведским цитологом Касперссоном, использовавшим с этой целью флюоресцентный краситель акрихин-иприт. Под люминесцентным микроскопом на хромосомах видны участки с неодинаковой интенсивностью флюоресценции – Q-сегменты. Метод лучше всего подходит для исследования Y-хромосом и потому используется для быстрого определения генетического пола, выявления транслокаций (обменов участками) между X- и Y-хромосомами или между Y-хромосомой и аутосомами, а также для просмотра большого числа клеток, когда необходимо выяснить, имеется ли у больного с мозаицизмом по половым хромосомам клон клеток, несущих Y-хромосому.

2. *G-окрашивание.* После интенсивной предварительной обработки, часто с применением трипсина, хромосомы окрашивают красителем Гимзы. Под световым микроскопом на хромосомах видны светлые и темные полосы – G-сегменты. Хотя расположение Q-сегментов соответствует расположению G-сегментов, G-окрашивание оказалось более чувствительным и заняло место Q-окрашивания в качестве стандартного метода цитогенетического анализа. G-окрашивание дает наилучшие результаты при выявлении небольших aberrаций и маркерных хромосом (сегментированных иначе, чем нормальные гомологичные хромосомы).

3. *R-окрашивание* дает картину, противоположную G-окрашиванию. Обычно используют краситель Гимзы или флюоресцентный краситель акридиновый оранжевый. Этим методом выявляют различия в окрашивании гомологичных G- или Q-негативных участков сестринских хроматид или гомологичных хромосом.

4. *C-окрашивание* используют для анализа центромерных районов хромосом (эти районы содержат конститутивный гетерохроматин) и переменной, ярко флюоресцирующей дистальной части Y-хромосомы.

5. *T-окрашивание* применяют для анализа теломерных районов хромосом. Эту методику, а также окрашивание районов ядрышковых организаторов азотнокислым

серебром (AgNOR-окрашивание) используют для уточнения результатов, полученных путем стандартного окрашивания хромосом.

**Гибридизация *in situ* (FISH)** – это метод, позволяющий определить расположение генетического материала в клетке вплоть до отдельных генов и хромосом и выявить генетические отклонения, способные вызвать рак.

При проведении FISH-теста на образце ткани пациента используются специальные ДНК-зонды, которые связываются только с теми участками хромосом, которым они комплементарны. Затем образец ткани исследуется под флуоресцентным микроскопом, где по особому свечению определяются участки хромосом, имеющие отклонения, которые могут спровоцировать рак.

В качестве отклонения может быть обнаружена утрата части (делеция) либо удвоение участка хромосомы (дупликация), а также перенос участка хромосомы (транслокация) или разворот участка хромосомы на 180° без разрыва соединения с самой хромосомой (инверсия).

Несомненным преимуществом FISH-теста является возможность обнаружения мельчайших генетических изменений, недоступных для нахождения иными способами, а также его высокая экспрессивность по сравнению с аналогичными методами.

**Иммуноцитохимия.** Метод выявления точной локализации того или иного клеточного компонента (антигена), благодаря связыванию его с мечеными антителами. Авторами этого метода считается группа исследователей под руководством Альберта Кунса, которые впервые в 1941 г. получили меченые флуоресцеином антитела и применили их в диагностических целях. Этот метод впоследствии получил название «прямой метод Кунса», поскольку флуорохром или фермент были связаны непосредственно с антиген-специфичным антителом. Однако этот метод не получил распространения из-за большой сложности получения меченых специфических антител. Широкое применение иммуноцитохимических методов стало возможным после того, как для выявления антигенов стали использовать комбинацию из нескольких последовательно наносимых на клетки антител. Современные иммуноцитохимические методы позволяют локализовать и идентифицировать антигены белков различных клеточных структур: рецепторов на поверхности клетки, цитоскелета, онкогенов и генов-регуляторов апоптоза, клеточного ядра и т. д. Кроме того получены антитела, которые взаимодействуют с модифицированными нуклеотидами, например с бромдезоксигуанидином, что позволяет выявлять сайты включения этого нуклеотида в ядра клеток для картирования паттернов репликации ДНК

**Автоматизированный анализ хромосом.** Использование автоматизированных компьютерных систем позволяет повысить эффективность проведения хромосомного анализа с информативным документированием результатов. Подобная система позволяет выделять на изображениях метафаз отдельные хромосомы и формировать по результатам классификации кариограмму.

Автоматизация цитогенетического анализа вызвана тем, что это позволяет расширить возможности использования хромосомных исследований в клинической диагностике, упростит получение и хранение объективной графической информации о результатах анализа, сделает возможным проведение крупномасштабных профилактических популяционных исследований с тем, чтобы оценить патологическое влияние ряда небольших вариаций хромосомного портрета, воздействие которых в настоящее время неизвестно. Ряд отечественных и зарубежных компьютерных систем, рассчитаны на различные методики проведения хромосомного анализа.

При описании компьютерных систем хромосомного анализа использовавшихся ранее и используемых в настоящее время основное внимание уделяется перечню функций, выполняемых системой, а также вопросам аппаратного и программного обеспечения рассматриваемых систем.

Выделяют этапы обработки изображений в компьютерных системах: ввод изображения, предварительная обработка, сегментация, описание, классификация, представление и сохранение результатов.

Осуществляется формирование общего облика аппаратного обеспечения компьютерной системы хромосомного анализа из стандартных компонентов.

Кроме этого, широко используются статистические методы и компьютерные программы.

**Методы клеточной селекции.** Культивирование клеток и тканей вне организма (*in vitro*) связано с соблюдением определенных условий (соответствующая питательная среда, определенная температура, определенное количество клеток, стерильность, регулярные пересевы культуры на свежую питательную среду). Сейчас метод культивирования клеток вне организма широко используется не только для цитологических, но и для селекционных, генетических, вирусологических и биохимических и др. исследований.

### **1.5. Отличительные особенности строения растительной клетки от других организмов**

На Земле обитает огромное количество различных видов организмов, которые имеют отличия по внешним признакам и особенностям жизнедеятельности. Сходство их строения заключается в химическом составе, каждая клетка имеет свой наследственный материал, цитоплазму с органоидами и плазматическую мембрану. У всех клеток является сходным механизм обмена веществ, размножения и др. Но имеется и ряд отличий, связанный с особенностями жизнедеятельности организмов разных царств.

В растительных клетках имеются пластиды (хромoplastы, лейкопласты, хромопласты) (рис. 1). В растительных клетках оболочка состоит из плазматической мембраны и клеточной стенки. В клетках растений имеется хорошо развитая вакуоль, заполненная клеточным соком. Запасное вещество представлено в виде крахмала.

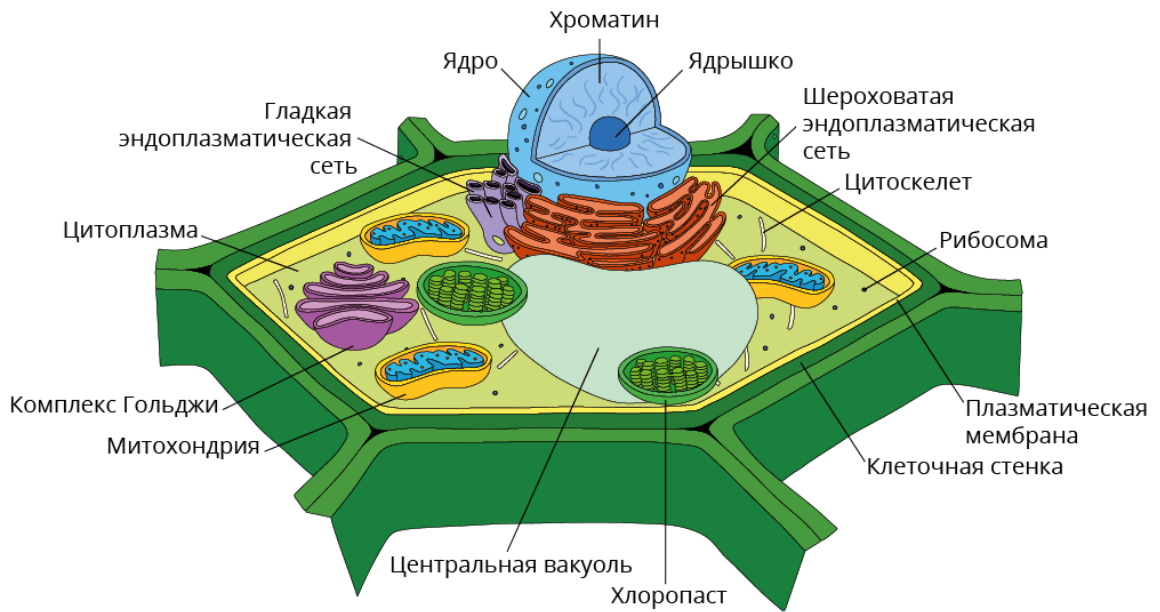


Рисунок 1. Строение растительной клетки

В отличие от растительной клетки в животных клетках отсутствует клеточная стенка (рис. 2), имеется клеточный центр, образованный двумя центриолями, который участвует в процессе деления клетки.

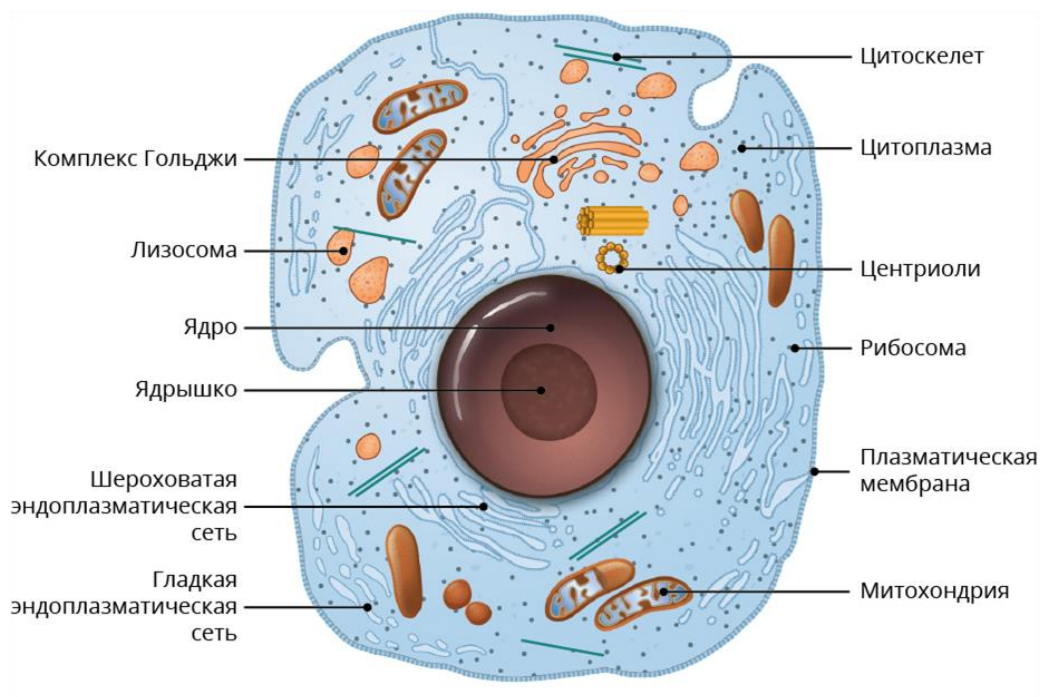


Рисунок 2. Строение животной клетки

В начале процесса центриоли передвигаются к полюсам клетки и между ними формируются нити веретена деления. Клеточный центр участвует также в образовании цитоскелета, придающего клетке форму и направляющего движения органоидов по цитоплазме. В клетках животных имеются лизосомы, участвующие в процессе переваривания поступивших в клетку веществ, расщепление сложных органических соединений до простых. В качестве запасного вещества выступает гликоген, а также могут быть органоиды движения.

В клетках грибов имеется клеточная стенка, но в отличие от растительной она состоит в основном из хитина, а запасным веществом является гликоген (рис. 3).

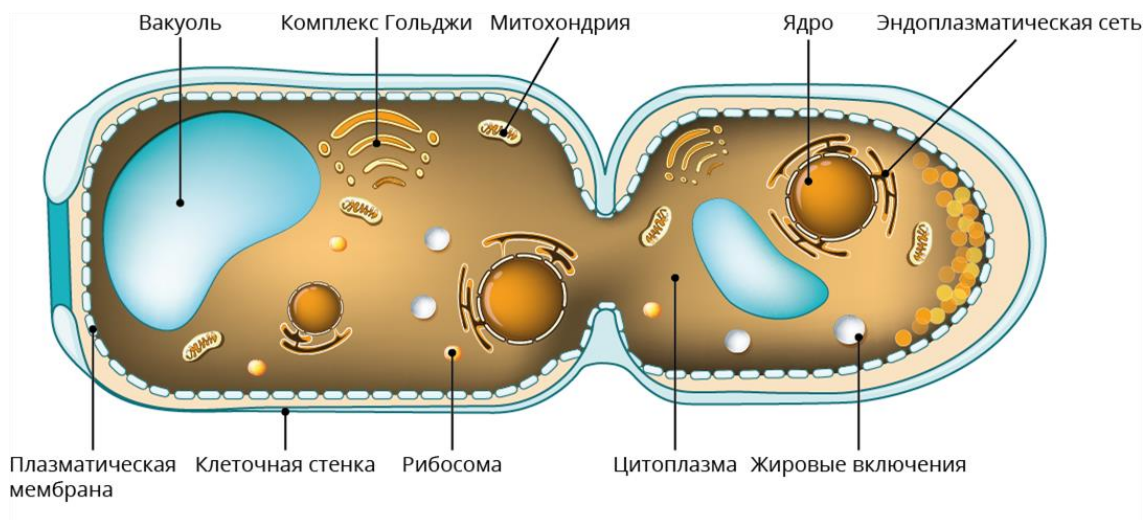


Рисунок 3. Строение грибной клетки

Пластид и хлорофиллу клетки грибов не содержат, а крупные вакуоли в них формируются по мере старения клеток.

Сравнительная характеристика клеток представителей различных царств <https://www.yaklass.ru/p> Дата доступа: 01.08.2024.

### 1.6. Органоиды растительной клетки и их функции

Клетка – это элементарная единица строения любого организма, в том числе растительного. Клетка способна к самостоятельному обмену веществ, росту, развитию и воспроизведению. Таким образом, клетка представляет собой сложную систему, все части которой работают согласованно.

#### **Клеточная стенка**

Снаружи от цитоплазматической мембраны в клетках растений всегда располагается клеточная стенка. У многих клеток она имеет значительную толщину.

Клеточная стенка растений состоит из углевода **целлюлозы**. Молекулы целлюлозы длинные и достаточно прочные.

**Клеточная (цитоплазматическая) мембрана** (от лат. *membrana* – кожа) – молекулярная структура, состоящая из двойного слоя молекул липидов (от греч. *lipos* – жир). В бислой липидов частично или полностью погружены молекулы белков (рис. 4).

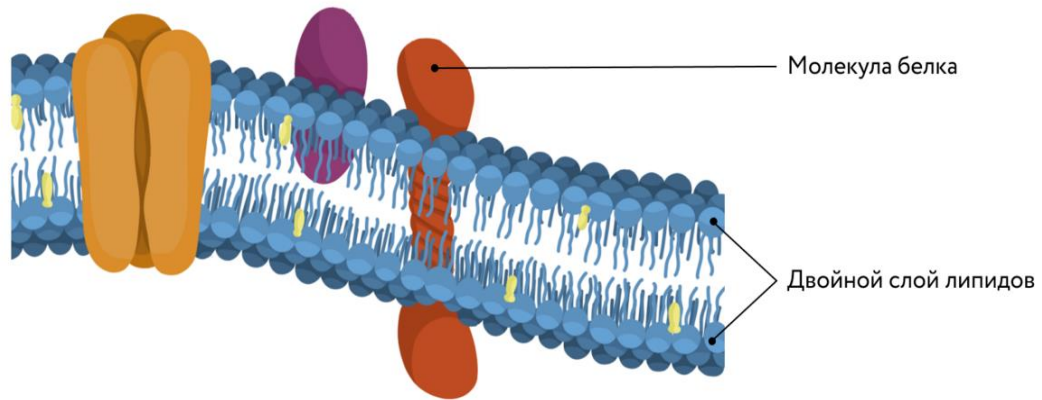


Рисунок 4. Схема строения цитоплазматической мембраны

Наружная мембрана окружает клетку, отделяя её внутреннее содержимое от внешней среды. Оболочки растительных клеток выполняют следующие функции:

1. Механическую – служат прочной опорой растениям, создавая как бы их скелет;
2. Защитную – предохраняют растения от излишнего испарения воды, от проникновения инфекции;
3. Противостоят тургорному давлению клетки;
4. Ориентация целлюлозных микрофибрилл ограничивает и в известной мере регулирует как рост, так и форму клеток, поскольку от их расположения зависит способность клеток к растяжению.

Видоизменения клеточной оболочки:

1. Одревеснение – пропитывание клеточной стенки лигнином, что повышает ее твердость, плотность и снижает пластичность и способность к росту.
2. Опробковение – наслаивание на клеточную стенку суберина. Опробковевшие клетки непроницаемы для воды и растворенных в ней веществ, они отмирают и превращаются в защитный слой.
3. Кутинизация – процесс откладывания на наружную поверхность клеточной стенки – кутина. Кутинизация характерна для покровных и защитных тканей.
4. Ослизнение – превращение клетчатки или крахмала в более высокомолекулярные углеводы – слизи, камеди. Характерно для покровных тканей семян, некоторых водных растений.
5. Минерализация – отложение кремнезема, солей в толще стенок, на поверхности или в особых выростах оболочки. Богаты кремнезёмом клетки кожицы стеблей и листьев хвощей, злаков, осок. Окремнению подвергаются жгучие волоски у крапивы двудольной.

**Ядро** – округлое образование, содержащее наследственный (генетический) материал – хромосомы (от др.-греч. *chroma* – краска и *soma* – тело) (рис. 5).

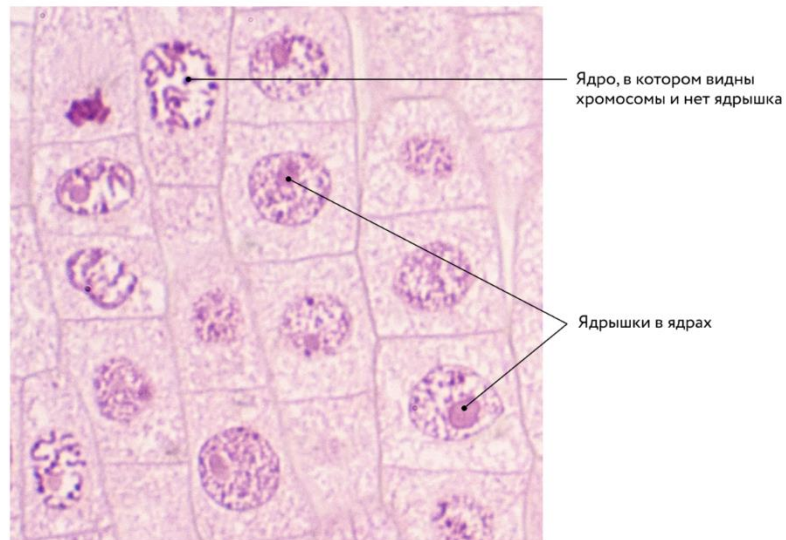


Рисунок 5. Клетки корешка лука: в некоторых клетках видны хромосомы, а в некоторых – ядра с ядрышками

Ядро окружено двухслойной мембраной с порами, которая отграничивает его от цитоплазмы (рис. 6).

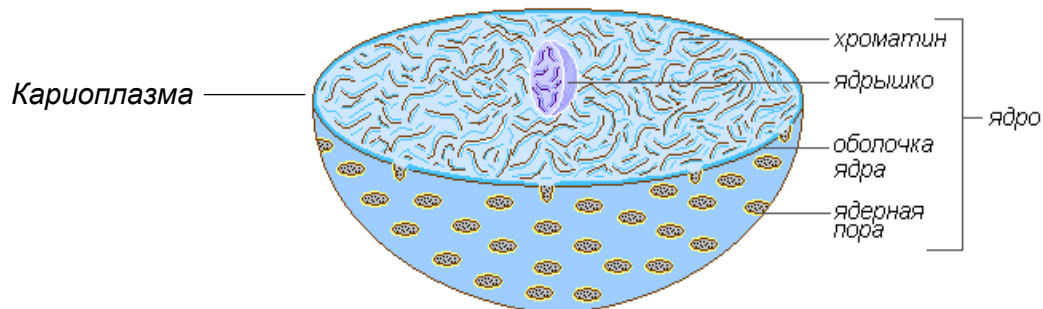


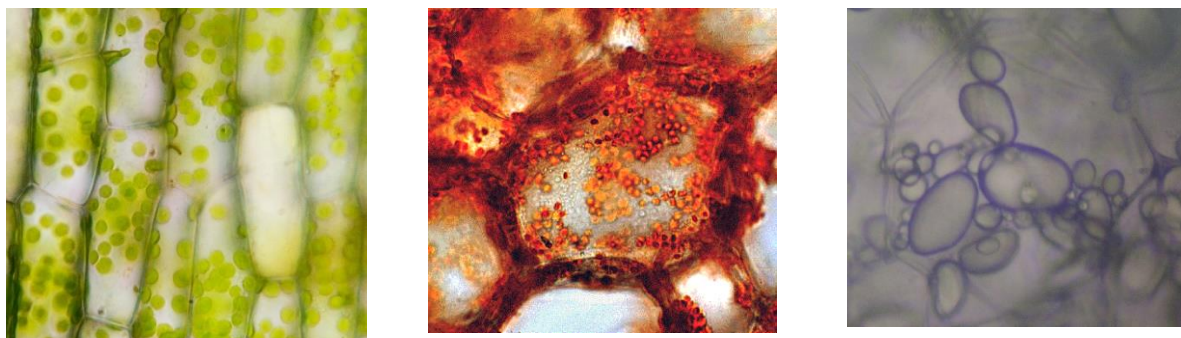
Рисунок 6. Строение ядра клетки

Внутреннее содержимое ядра составляет кариоплазма (ядерный сок), заполняющая пространство между структурами ядра. В нём находится одно или несколько ядрышек сферической или неправильной формы. Ядрышко содержит преимущественно РНК и специфические белки. Важнейшая его функция заключается в том, что в нём происходит формирование рибосом, которые осуществляют синтез белков в клетке. А также хромосомы – плотные удлинённые или нитевидные образования, видимые только при делении клетки. Они содержат ДНК, соединённых со специфическими белками – гистонами, в которых заключена наследственная информация, передающаяся из поколения в поколение.

**Цитоплазма** (от др.-греч. *kytos* – клетка и *plasma* – содержимое) – это внутренняя среда клетки, состоящая из полужидкого содержимого – цитозоля (от нем. *Sol* – раствор), или гиалоплазмы (от др.-греч. *hyalos* – стекло, прозрачное вещество), в котором расположены органоиды и включения.

Гиалоплазма является средой для химических реакций и транспорта веществ.

Только клеткам растений присущи особые органоиды – **пластиды** (от греч. *plastides* – создающие, образующие) (рис.6).



а

б

в

Рисунок 6. Пластиды под микроскопом: а – хлоропласты в клетках листа водного растения элодеи канадской; б – хромопласты в клетках плодов чёрного перца; в – лейкопласты в клетках клубня картофеля

Они бывают трёх видов: зелёные хлоропласты (от др.-греч. *hloros* – светло-зелёный), бесцветные лейкопласты (от др.-греч. *leukos* – белый), а также жёлтые, оранжевые и красные хромопласты (от др.-греч. *hroma* – краска) (рис. 7).

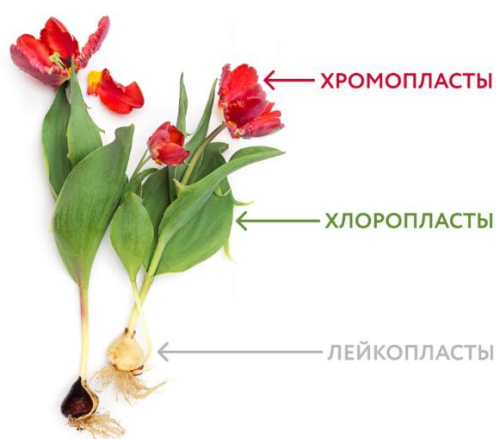


Рисунок 7. Пластиды в клетках разных органов растения тюльпана

**Хлоропласты** содержат пигмент (от лат. *pigmentum* – краска) зелёного цвета – хлорофилл (от др.-греч. *chloros* – светло-зелёный и *phyllon* – лист), который образуется только на свету. Если света мало, то побеги становятся бледными. Хлоропластов много в листьях и других зелёных частях растений, они осуществляют фотосинтетические процессы, приводящие в конечном итоге к образованию органических веществ и выделению свободного кислорода. Хлоропласты высших растений имеют сложное внутреннее строение (рис. 8).

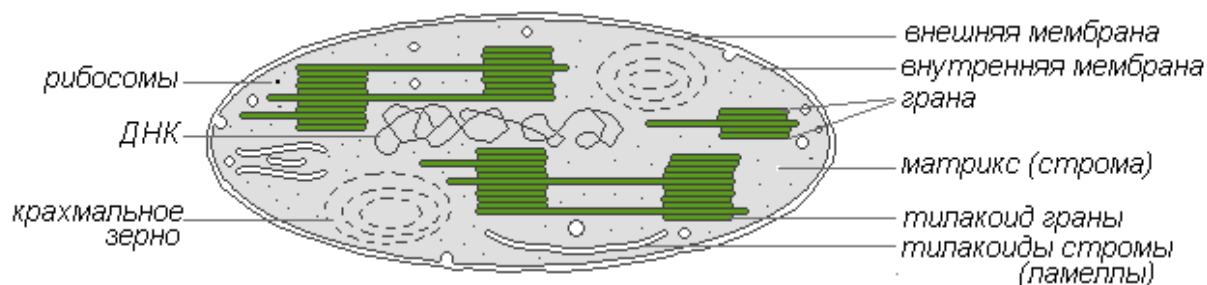


Рисунок 8. Схема строения хлоропласта

Хлоропласты способны передвигаться в соответствии с движением цитоплазмы, а также под воздействием освещения наблюдается активное передвижение хлоропластов к источнику света.

Хлоропласты имеют различную форму: сферическую, яйцевидную, гантелевидную и др. Окраску хлоропластов придают зеленые пигменты – хлорофилл, благодаря которому зелёные растения способны использовать световую энергию.

**Лейкопласты** – бесцветные пластиды, содержатся в клетках неокрашенных частей растений – корнях, клубнях, в клетках эмбриональных тканей и др. Отличаются от хлоропластов тем, что у них отсутствуют развитые тилакоидной системы (рис. 9), но способны к ее образованию и к приобретению зеленой окраски под влиянием света. Форма однообразна близкая к сферической. Типы лейкопластов:

- 1) амилопласты (накапливающие крахмал),
- 2) олеопласты (накапливающие масла),
- 3) протеинопласты (накапливающие белок).

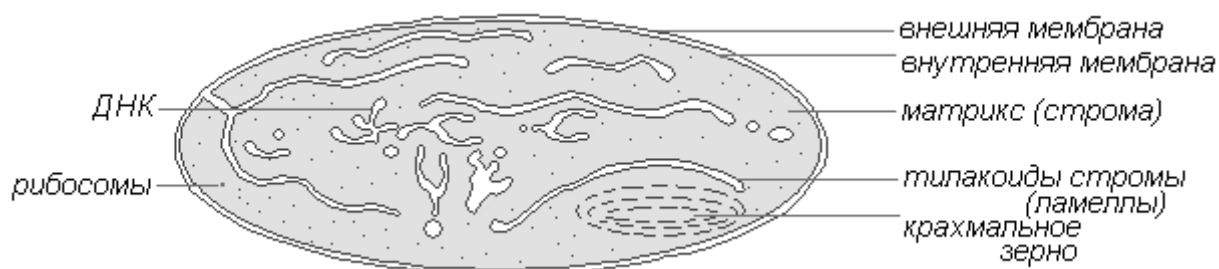


Рисунок 9. Схема строения лейкопласта

**Хромопласты** возникают в результате накопления различных пигментов каротиноидов. Образуются из хлоропластов и значительно реже из лейкопластов (например, в корне моркови). В процессе роста и развития отдельные органы растений (лепестки, листья, плоды) меняют свой цвет, что связано с уменьшением числа мембран в пластиде, исчезновением хлорофилла и крахмала. Строение хромопласта схожее с остальными пластидами (рис. 10).

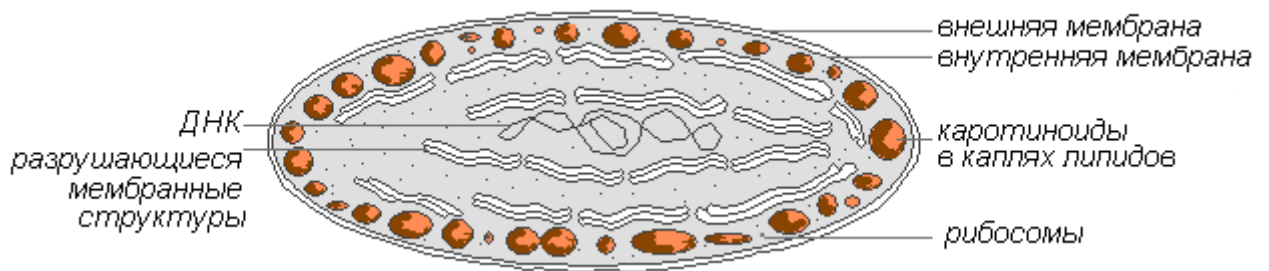


Рисунок 10. Схема строения хромопласта

Главная функция хромопластов заключается в том, что яркая окраска привлекает насекомых, для опыления растений, и животных которые, поедая плоды, распространяют семена.

**Митохондрии** впервые описали В. Флемминг в 1882 г. и в 1894 г. Р. Альтман на животных клетках и в 1904 г. Мевесоном на растительных клетках. Имеют различную форму: палочковидную, округлую, овальную, нитевидную, в виде зёрнышек, нитей. Внутреннее строение митохондрий было изучено с помощью электронного микроскопа (рис. 11).



Рисунок 11. Схема строение митохондрий

Митохондрии имеют две мембраны. Внешняя мембрана гладкая, внутренняя образует различной формы выросты – трубочки в растительных клетках. Пространство внутри митохондрии заполнено полужидким содержимым (матриксом), куда входят ферменты, белки, липиды, соли кальция и магния, витамины, а также РНК, ДНК и рибосомы. Ферментативный комплекс митохондрий ускоряет работу сложного и взаимосвязанного механизма биохимических реакций, в результате которых образуется АТФ. В этих органеллах осуществляется обеспечение клеток энергией – преобразование энергии химических связей питательных веществ в макроэргические связи АТФ в процессе клеточного дыхания. Именно в митохондриях происходит ферментативное расщепление углеводов, жирных кислот, аминокислот с освобождением энергии и последующим превращением её в энергию АТФ. Накопленная энергия расходуется на ростовые процессы,

на новые синтезы и т. д. Митохондрии размножаются делением и живут около 10 дней, после чего подвергаются разрушению.

В растительных клетках обязательно есть одна или несколько крупных вакуолей. **Вакуоль** (от лат. *vacuus* – пустой) – это ограниченная мембраной полость с клеточным соком. Клеточный сок состоит из воды и растворённых в ней сахаров, минеральных солей, кислот и пигментов. Клеточный сок определяет вкус многих плодов.

Функции вакуоли – накопление и хранение запаса воды и других веществ, а также поддержание клеток в состоянии упругости.

**Лизосомы** (от др.-греч. *lysis* – растворение и *soma* – тело) – это мелкие пузырьки, окружённые мембраной. Лизосом много в только что образовавшихся мелких клетках. По мере роста клетки лизосомы сливаются и образуют крупную вакуоль.

**Рибосомы** (от названия сахара – рибоза, остатки молекул которого входят в состав этого органоида, и др.-греч. *soma* – тело) – самые мелкие органоиды, они видны только в электронный микроскоп. Некоторые рибосомы свободно плавают в гиалоплазме, некоторые – закреплены на мембранах эндоплазматической сети.

Рибосомы принимают участие в синтезе белка.

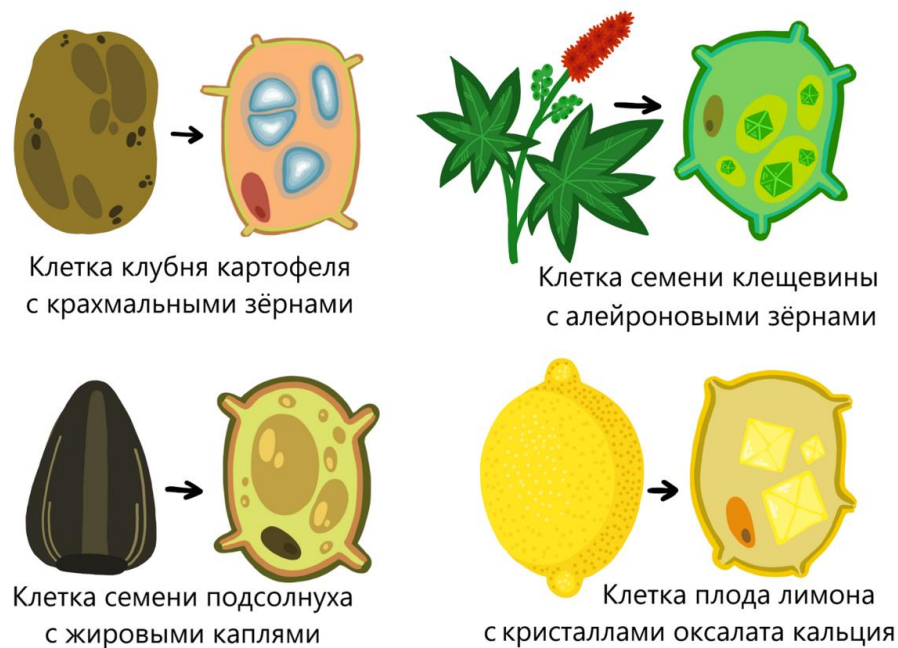
**Эндоплазматическая сеть (ЭПС)** (от др.-греч. *endon* – внутри и *plasma* – содержимое) – система окружённых мембраной полостей и канальцев. Расположена рядом с ядром.

В ЭПС синтезируются молекулы белков, жиров и углеводов. Некоторые из этих веществ потом попадают в комплекс Гольджи.

**Комплекс (аппарат) Гольджи** представляет собой стопку уплощённых окружённых мембраной цистерн и связанных с ними пузырьков. Назван так по имени итальянского учёного Камилло Гольджи, впервые обнаружившего и описавшего эту структуру. Обычно располагается около ядра и ЭПС.

В комплексе Гольджи некоторые вещества, синтезированные в ЭПС, дополнительно преобразуются. Пузырьки с такими модифицированными веществами отщуровываются от основных цистерн комплекса и транспортируются в те части клетки, где они нужны или выделяются наружу. В комплексе Гольджи образуются также мембранные пузырьки – лизосомы, которые, сливаясь, формируют вакуоль.

Временные образования в цитоплазме называют включениями (рис. 12). Это могут быть запасы питательных или других необходимых клетке веществ, например зёрна крахмала, капельки жира, глыбки белка (алеироновые зёрна), кристаллы солей, скопления пигмента (красящего вещества). Включения могут появляться и исчезать в зависимости от условий существования клетки, интенсивности её обмена веществ.



*Рисунок 12. Включения в клетках разных органов растений*

### 1.7. Роль ядра в хранении наследственной информации

Ядро осуществляет функций, которые связаны, собственно, с хранением генетической информации и ее реализацией.

В первую группу входят процессы, связанные с поддержанием информации в виде неизменной структуры ДНК. Чтобы молекулы ДНК передавались из поколения в поколение стабильными, а это бывает невозможно в силу мутагенеза, существуют репарационные механизмы на молекулярном уровне, т. е. самовосстановление первичной структуры. Существует световая репарация: при облучении видимым светом (УФ) активируется фермент, восстанавливающий первичную структуру ДНК за счет расщепления образовавшихся в мутированной молекуле димеров пиримидиновых оснований.

При темновой репарации происходит вырезание димеров пиримидинов с помощью эндонуклеазы, далее к интактной цепи ДНК присоединяются комплементарные нуклеотиды и цепь сливается лигазами с получением исходной структуры.

Чтобы дочерние клетки при делении (митозе) получили совершенно одинаковые в количественном и качественном отношении объемы генетической информации, в ядре должна пройти редупликация молекул ДНК, что и наблюдается в S-периоде интерфазы.

Во время образования половых клеток происходят рекомбинации генетической информации, что обеспечивает их генетическую разнородность при одинаковом количественном объеме (кроссинговер при редукционном делении).

Далее, в функции ядра входит распределение генетической информации между дочерними клетками, для чего в ядре происходит предварительная компактизация хромосом.

Для реализации генетической информации требуется создание собственно аппарата белкового синтеза. Это включает синтез на молекулах ДНК разных информационных РНК,

т-РНК и р-РНК. Кроме того, в ядре эукариотических клеток происходит образование субъединиц рибосом путем образования комплексов рибосомных белков и рибосомных РНК, которые затем переходят в цитоплазму и на мембраны ЭПС, где и функционируют. Коллинеарногенетическому коду, через транскрипцию и трансляцию, конечным результатом реализации генетической информации является синтез полипептидных цепей в рибосоме. Такая однонаправленность и универсальность может быть представлена в виде схемы, известной как «центральная догма молекулярной биологии» ДНК:

**ДНК → репликация → ДНК → транскрипция → РНК → трансляция → полипептид → эпигенез → белок → признак.**

Таким образом, ядро представляет собой не только вместилище генетической информации (хорошо защищенной ядерной мембраной), но и место, где этот материал воспроизводится и функционирует. Поэтому выпадение или нарушение любой из перечисленных функций губительно для клетки в целом. Так, нарушение репарационных процессов будет приводить к изменению первичной структуры белков до несвойственных данной клетке, что проявится в виде патологии или гибели.

На организменном уровне, ведущая роль ядра проявляется и в поддержании гомеостаза. Живой организм, будучи открытой системой, на любом этапе индивидуального развития существует в единстве со средой обитания, при этом, адекватно реагируя на изменяющиеся условия, сохраняет себя как отдельную биологическую систему. Свойство живых форм поддерживать генетическую конструкцию, структурные показатели, постоянство внутренней среды закреплено генетически и сложилось в процессе эволюции. Эффективность механизмов гомеостаза определяется генотипами особей, т. е. характером генов, молекул ДНК, нормой реакции на изменение окружающей среды. Появление в клетках чужеродной информации, как результат мутаций под влиянием биологических (вирусы, бактерии), химических (пестициды, гербициды и т.д.), физических (радиация УФ и т.д.) воздействий, оказывает отрицательное действие и изменение показателей гомеостаза. Регуляция гомеостаза на клеточном уровне идет при участии ядра, цитоплазматической мембраны, рибосом, АТФ. Клетка содержит цитоплазму, состав которой модулируется избирательной проницаемостью клеточной мембраны и активностью ферментов, они в свою очередь образуются в результате считывания информации с ДНК (с участков ДНК-генов). «Включение» и «выключение» генов контролируется системами индукции и репрессии. В основе регуляции работы генов лежит репрессивно-депрессивный механизм. У многоклеточных эукариотических организмов роль регуляторов могут выполнять гормоны, которые диффундируют через клеточные мембраны (из межклеточной жидкости) и связываются с белками рецепторами в цитоплазме. Образующиеся комплексы транспортируются в ядро к начальному звену оперона – оператору, после чего со структурных генов транскрибируется про-и-РНК и запускается механизм синтеза белка, включающегося в обмен веществ и, в конечном итоге происходит коррекция в метаболизме и развитие адаптации в изменившихся условиях. В условиях патологии в ядрах могут появляться вакуоли. Вакуоли обнаруживаются в гепатоцитах при различных метаболических нарушениях и опухолевых клетках. Различают три типа необратимых морфологических изменений ядра: пикноз, кариорексис и кариолизис.

1. **Пикноз.** Неблагоприятным исходом конденсации и маргинации хроматина под ядерной оболочкой может быть необратимая тотальная его конденсация по всей площади ядра. Тогда ядро становится гомогенным и сморщенным. Очевидно, что, когда ядро пикнотично, оно мертвое. Нити хроматина конденсируются в результате действия ДНК – азы и их деструкция наступает более или менее быстро.

2. **Кариорексис** (hexis-разрыв). Это раскалывание конденсированного хроматина обычно на небольшие по объему, неправильной формы фрагменты, которые могут находиться внутри ядерной мембраны, если она сохранена или располагается в цитоплазме при ее деструкции.

3. **Кариолизис** (lysis –растворение, расплавление). Это вид смерти ядра, при котором хроматин более или менее тотально дезинтегрирован и не окрашивается. Создается впечатление, что ядро лишено хроматина, исчезающего вследствие абсорбции окружающей цитоплазмой.

## 1.8. Митоз

Митоз – не прямое деление клетки (кариокинез). Впервые на растительных клетках был описан в 1874 г. И. Д. Чистяковым изучавшим стадий (фазы) митоза в спорах плаунов и на животных клетках А. Ковалевским в 1871 г. Более подробные описания митотического цикла были даны в 1873 г. Шлейхер (описал деление ядра – кариокинез), в 1882 г. Флеммингом (подробно описал деление ядра, приводящее к образованию двух ядер), в 1884 г. Страсбургером (обратил внимание на единство процессов клеточного деления в растительных и животных клетках) и др. Митотическое деление в норме заканчивается появлением двух дочерних клеток, каждая из которых содержит набор хромосом и генов, идентичных родительской клетке. В течение жизни соматических клеток возможны десятки и даже сотни последовательных митозов.

Митотический цикл – это совокупность последовательных и взаимосвязанных процессов в период подготовки клетки к делению (в период интерфазы), а также на протяжении самого митоза (рис. 13). По времени длится от конца одного до начала другого деления клетки.

Митотический цикл состоит из интерфазы (85 % или 10–30 часов) и собственно митоза (15 % или 1–2 часа):

Интерфаза состоит из трех периодов:

1. Пресинтетический ( $G_1$   $2n2c$ , где  $n$  – число хромосом,  $c$  – число молекул ДНК), когда осуществляется синтез специфических белков и др. процессы подготавливающие клетку к синтезу ДНК. В этот период накапливаются богатые энергией вещества, нуклеотиды, аминокислоты, ферменты, необходимые для удвоения генетического материала. Стадия  $G_1$  может продолжаться от 2 ч до нескольких недель или даже месяцев.

2. Синтетический ( $S$   $2n4c$ ), когда синтезируется ДНК, т.е. в клетке происходит удвоение генетического материала путем репликации (самоудвоение) молекулы ДНК. Продолжительность стадии  $S$  6–12 ч.

3. Постсинтетический, или премитотический ( $G_2$   $2n4c$ ). В этот период начинается спирализация молекул ДНК, синтез белков, входящих в состав хромосом, ферментов и

энергетических веществ, необходимых для нормального течения митоза, а также синтез белков, идущих на построение митотического аппарата клетки (митотического веретена).

Это сердцевинные гистоны. Молекула гистона H1 является мономером и расположена снаружи нуклеосомы, т.к. ее удаление не влияет на структуру частицы.

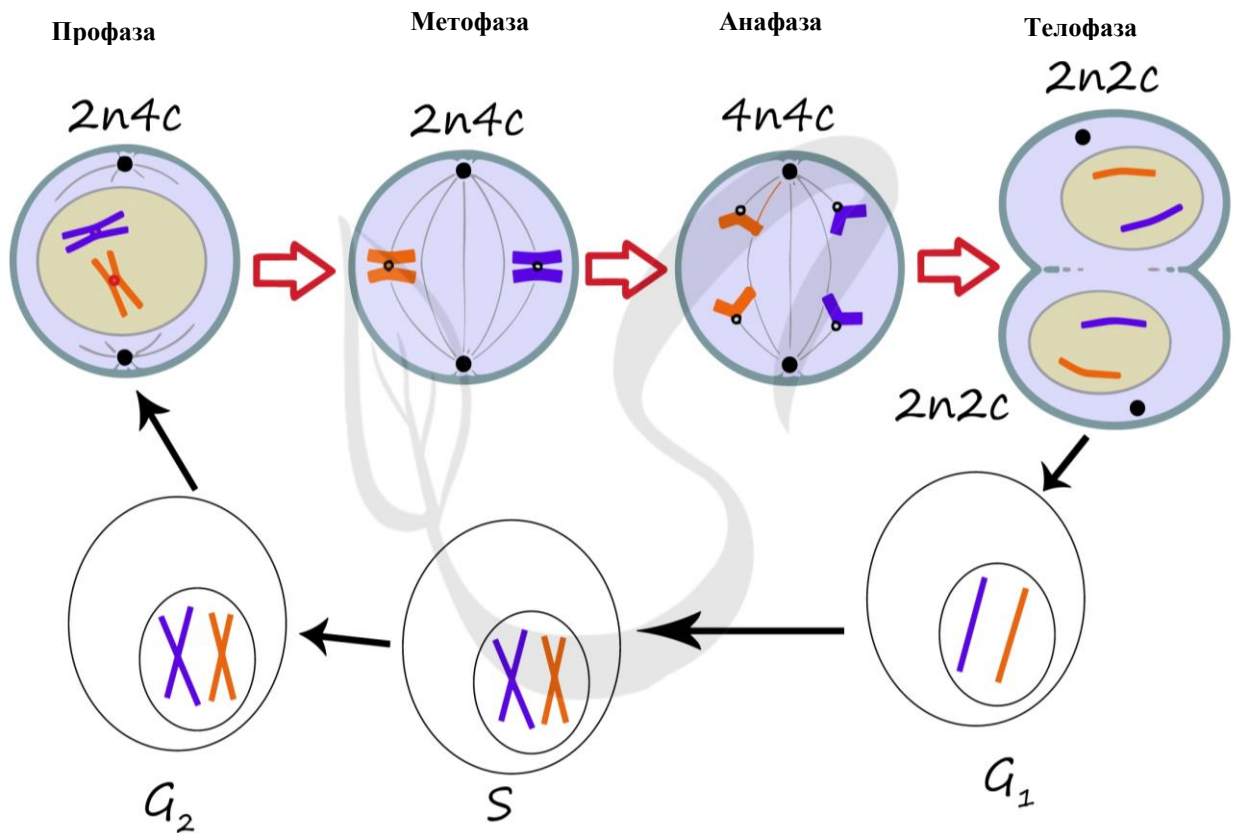


Рисунок 13. Схема митотического цикла

Стадии  $G_2$  длится от получаса до нескольких часов. Далее начинается собственно митоз – деление клетки.

Митоз состоит из 4 последовательных фаз.

**Профаза** ( $2n\ 4c$ ) – исчезновение ядерных мембран, расхождение центриолей к разным полюсам клетки, формирование нитей веретена деления, исчезновение ядрышек, конденсация двуххроматидных хромосом.

Длится фаза около 30 мин – 1 ч.

**Метфаза** ( $2n\ 4c$ ) – выстраивание максимально конденсированных двуххроматидных хромосом в экваториальной плоскости клетки (метафазная пластинка), прикрепление нитей веретена деления одним концом к центриолям, другим – к центромерам хромосом.

**Анафаза** ( $4n\ 4c$ ) – деление двуххроматидных хромосом на хроматиды и расхождение этих сестринских хроматид к противоположным полюсам клетки (при этом хроматиды становятся самостоятельными однохроматидными хромосомами).

**Телофаза** ( $2n\ 2c$  в каждой дочерней клетке) – деконденсация хромосом, образование вокруг каждой группы хромосом ядерных мембран, распад нитей веретена деления, появление ядрышка, деление цитоплазмы (цитотомия). Цитотомия в животных клетках

происходит за счет борозды деления, в растительных клетках – за счет клеточной пластинки.

Митоз включает не только деление ядра (кариокинез), но и деление цитоплазмы – цитокинез (цитокиния, плазмотомия).

Механизмы цитокинеза у растений начинается в центре клетки и продвигается к периферии, координируется биполярной цитоскелетной структурой – [фрагмопластом](#), на котором происходит биосинтез [клеточной пластинки](#) – [пектиновой](#) перегородки, разделяющей материнскую клетку на две дочерние клетки (рис. 15 ).

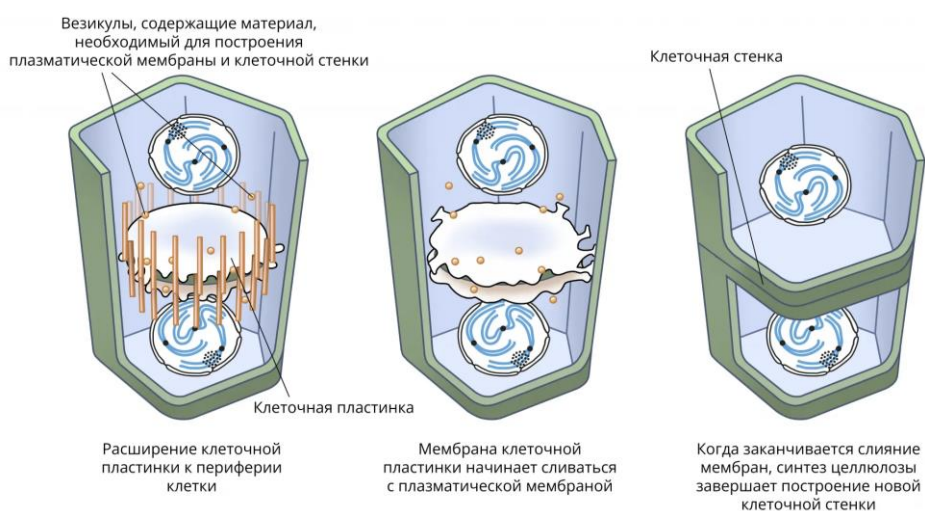


Рисунок 15. Формирование клеточной пластинки при цитокинезе у растений

Структура клеточной пластинки зависит от препрофазной полосы и фрагмопласта. Препрофазная полоса образуется при переходе клетки из G2-фазы в митоз, состоит из кортикальных микротрубочек, формирующих кольцо под плазматической мембраной, и определяет плоскость клеточного деления. От точного позиционирования клеточной пластинки между делящимися клетками во время цитокинеза зависит [морфогенез](#) растений.

Сборка фрагмопласта происходит в поздней анафазе/ранней телофазе из производных митотического (центрального) веретена или, как у некоторых специализированных клеток, из новообразованных микротрубочек, отходящих от поверхности ядер. В структуру фрагмопласта входят: система биполярных микротрубочек, актиновые филаменты, мембранные компоненты и белки, которые связываются с вышеперечисленными структурами и регулируют их формирование. Например, белковый комплекс катанин необходим для правильного расширения фрагмопласта и контроля длины, поскольку способен разрезать микротрубочки.

Микротрубочки во фрагмопласте соединены плюс-концами в области экватора и обращены минус-концами к дочерним ядрам. Фибриллы фрагмопласта при помощи моторных (кинезинподобных) белков непрерывно транспортируют к плюс-концам микротрубочек секреторные [везикулы](#) (мембранные пузырьки) и укладывают их в виде ровного монослоя в центре клетки в месте митотического веретена.

Везикулы отпочковываются в основном от диктиосом аппарата Гольджи и содержат соединения, необходимые для построения клеточной пластинки дочерних

клеток. При слиянии везикул друг с другом формируется клеточная пластинка, сначала в форме диска между двумя ядрами, перпендикулярно плоскости веретена. Координируя [биогенез](#) клеточной пластинки, фрагмопласт центробежно расширяется за счёт добавления новых микротрубочек на периферии (в т. н. ведущей зоне) и их деполимеризации в центре (в т. н. отстающей зоне), где вновь синтезированная клеточная пластинка достигла определённой степени зрелости.

Центробежное расширение фрагмопласта не является универсальным процессом. По мере формирования клеточной пластинки изменяется форма фрагмопласта – с цилиндрической на кольцеобразную. Последующее слияние везикул между собой по периферии окончательно формирует разделительную перегородку – клеточную пластинку, при этом в ней остаются промежутки – [плазмодесмы](#).

Фрагмопласт расширяется до тех пор, пока клеточная пластинка не достигнет плазматической мембраны материнской клетки. Цитокинез завершается, когда клеточная пластинка сливается с плазматической мембраной материнской клетки в месте, которое ранее было определено препрофазной полосой, формируя дочерние [клеточные мембраны](#), после чего микротрубочки фрагмопласта полностью разбираются. Сначала разделительная перегородка дочерних клеток состоит из полимера каллозы. В результате отложения с обеих сторон [целлюлозы](#), связующих гликанов и гликопротеинов клеточная пластинка укрепляется и превращается в [клеточную стенку](#).

## 1.9. Мейоз

**Мейоз** (от греч. meiosis – уменьшение) – особый тип деления клетки, при котором происходит кратное уменьшение (редукция) набора хромосом и переход клеток из диплоидного состояния в гаплоидное. Мейотическое деление впервые было открыто в 1884 г. В 1885–1898 гг. то же явление было описано В. И. Беляевым, Э. Страсбургером (1888 г.), В. Флемингом (1889 г.).

Мейоз состоит из двух циклов (редукционного и эквационного) клеточного деления, в которых можно выделить четыре стадии: профазы, метафазы, анафазы и телофазы. Предшествующая мейозу интерфаза полностью аналогична митотической интерфазе; дупликация хромосом проходит в течение S-периода.

При первом делении **Мейоз-I** происходит уменьшение исходного числа хромосом в два раза и рекомбинация генетического материала между двумя материнской и отцовской хромосомами (рис. 14).

**Профаза-I** подразделяется на пять подстадий: лептонема – стадия тонких нитей; зигонема – стадия спаривания; пахинема – стадия толстых нитей; диплонема – стадия двойных нитей; диакинез – стадия обособления.

**Лептонема** морфологически напоминает раннюю профазу митоза по следующим позициям: 1) хромосомы удвоены, но сестринские хроматиды не удаётся различить; 2) хромосомы имеют вид тонких, слабо извилистых нитей, заполняющих всё ядро.

Отличие лептонемы от ранней профазы митоза заключается в следующем: ядро обычно крупнее и на тонких хромосомах видны сгустки хроматина – хромомеров, которые как бы нанизаны в виде бусинок и располагаются по всей длине хромосомы. Число, размер

и расположение хромомеров строго специфично для каждой хромосомы. Это позволяет составлять морфологические карты и использовать их для цитогенетического анализа.

**Зигонема.** Стадия прохождения конъюгации гомологичных хромосом (синапсис). При этом гомологичные хромосомы (уже двойные после S-периода) сближаются и образуют новый хромосомный ансамбль – бивалент. Бивалент – это парные соединения удвоенных гомологичных хромосом, то есть каждый бивалент состоит из 4-х хроматид.

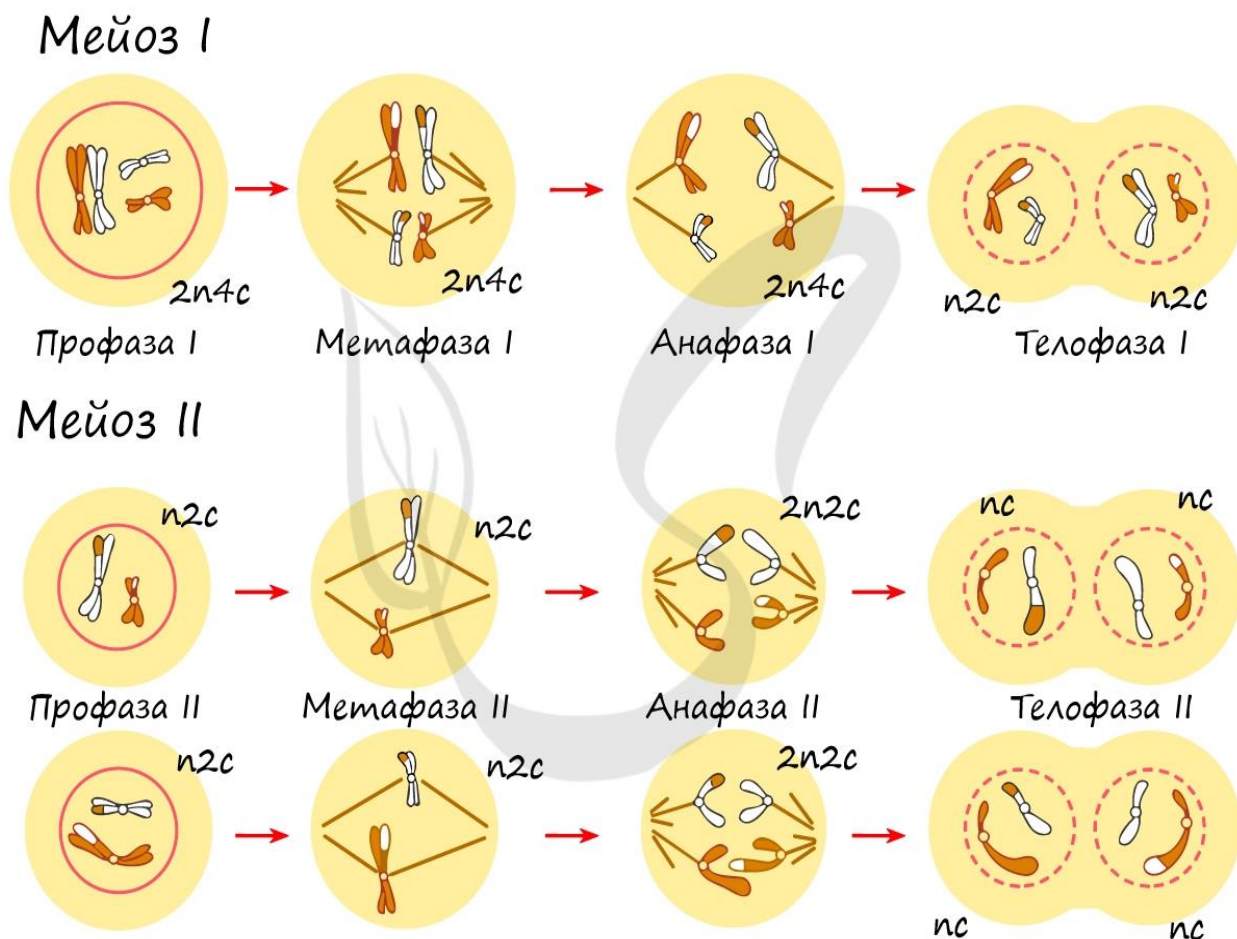


Рисунок 14. Схема мейоза

Объединение гомологов начинается в теломерах и центромерах, сближение осевых тяжей, между ними образуются связки и так происходит формирование структуры синаптонемального комплекса (СК).

СК встречается у всех эукариот, которые обладают половым процессом. У прокариот СК обнаружен у водорослей.

**Пахинема** – стадия толстых нитей, называется так потому, что благодаря полной конъюгации гомологов профазные хромосомы как бы увеличились в толщине (диаметре). На этой стадии происходит чрезвычайно важное событие, характерное для мейоза – **кроссинговер**, взаимный обмен идентичными участками по длине гомологичных хромосом. Цитологическим следствием кроссинговера является образование хиазм (х-образных конфигураций гомологичных хромосом).

Весь процесс объединения и обмена между ДНК не сестринских хроматид гомологов можно представить следующим образом:

Молекула ДНК, состоящая из повторяющихся последовательностей нуклеотидов имеет разрывы, которые легко сшиваются и восстанавливаются за счёт включения совершенно новых последовательностей молекулы ДНК, не сестринской хроматиды, пришедшей от гомолога.

В конечном итоге в конце мейоза после второго деления произойдёт не только образование гамет с  $N$  числом хромосом, но и в каждой гамете может быть хромосома иных свойств, чем в исходной клетке.

**Диплонема** – начало отталкивания гомологичных хромосом друг от друга в составе каждого бивалента, которое начинается в зоне центромер. По мере отталкивания хромосом в бивалентах хорошо видны хиазмы – места перекрёста и сцепления хромосом. Только в этих местах сохраняется СК. В разошедшихся местах он исчезает.

**Диакинез** характеризуется очень большим укорачиванием бивалентов, уменьшением числа хиазм и исчезновением ядрышек. Хромосомы теряют связь с ядерной мембраной. Ядерная оболочка растворяется.

**Метафаза-I.** Биваленты прикрепляются центромерами к нитям веретена и собираются в метафазной пластине, причём центромеры гомологичных хромосом располагаются на противоположных сторонах пластинки. В  $M_1$  гомологичные хромосомы связываются друг с другом переместившимися к концам хромосом хиазмами в отличие от метафазы митоза, когда гомологичные хромосомы не образуют пары.

**Анафаза-I.** Центромеры каждой пары гомологичных хромосом расходятся к полюсам веретена, увлекая за собой по паре хроматид каждой хромосомы. Соединённые ранее концы гомологичных хромосом расходятся, и хромосомы всё более удаляются друг от друга. Важное отличие от митотической анафазы состоит в том, что в  $A_1$  мейоза центромеры не делятся.

**Телофаза-I.** После того как перемещение хромосом к полюсам веретена в анафазе завершено, вокруг каждого набора гомологичных хромосом образуется ядерная оболочка и клетка делится на две дочерние.

**Интеркнез** происходит между первым и вторым делением или отсутствует вовсе. В отличие от интерфазы мейоза-I и митоза на этой стадии не происходит синтез ДНК.

**Второе деление Мейоз-II** происходит по типу митоза.

**Профаза-II** – происходит зачастую очень быстро. Хромосомы компактизируются, ядрышки и ядерная оболочка разрушается, формируется веретено деления.

**Метафаза II** – хромосомы (состоящие из двух хроматид) выстраиваются в плоскости экватора. Нити веретена прикрепляются к центромерам (кинетохору). Образуется метафазная пластинка.

**Анафаза II.** Центромера каждой хромосомы продольно делится и сестринские хроматиды (став теперь самостоятельными однохроматидными хромосомами, содержащими по одной молекуле ДНК) расходятся к противоположным полюсам. Хроматиды могут быть неидентичными в результате произошедшего в первом делении кроссинговера. Число же хромосом у каждого полюса остается прежним – гаплоидным.

**Телофаза II** – однохроматидные хромосомы деконденсируются, появляются ядрышки и ядерная оболочка, формируются четыре гаплоидных ядра, которые могут различаться генотипически. В клетке происходит цитокинез.

Заканчивается мейоз образованием четырех дочерних гаплоидных клеток (из каждой диплоидной материнской) с различным сочетанием отцовских и материнских хромосом. Это обеспечивает формирование у одного организма половых клеток (гамет) с равным по числу, но различным по составу набором хромосом, что приводит к генетическому разнообразию в потомстве.