

§ 28 Жизненный цикл клетки



1. Чем митоз отличается от мейоза?
2. Какие фазы митоза вы знаете?

Жизненный, или клеточный, цикл. Согласно клеточной теории, возникновение новых клеток происходит только путем деления предыдущей, материнской клетки. Естественно, что у подавляющего большинства клеток перед делением происходит удвоение генетического материала, т. е. ДНК. Иначе на каждую из двух новых клеток не хватит нормального для данного вида набора генов. Такие клетки либо вообще будут нежизнеспособны, либо вызовут возникновение тяжелых заболеваний всего организма. Жизнь клетки от момента ее появления в процессе деления материнской клетки и до ее собственного деления, включая это деление, или гибели получила название *клеточного, или жизненного, цикла*. В течение этого цикла клет-

ка растет, видоизменяется таким образом, чтобы успешно выполнять свои функции в организме (этот процесс называется *дифференцировкой* клетки), затем она выполняет свои функции в течение определенного времени, по истечении которого делится, образуя новые клетки.

Апоптоз. У простейших и бактерий деление клетки — основной способ размножения. Амеба, например, не подвергается естественной смерти, и вместо гибели она просто делится на две новые клетки. Понятно, что клетки многоклеточного организма не могут делиться бесконечно, иначе все существа, и люди в том числе, стали бы бессмертными. Этого не происходит потому, что ДНК клетки содержит особые «гены смерти», которые рано или поздно активируются. Это приводит к синтезу особых белков, которые убивают эту клетку: она сжимается, ее органеллы и мембраны разрушаются, но таким образом, чтобы их части можно было использовать вторично. Такая «запрограммированная» клеточная смерть называется *апоптозом*. Но от своего «рождения» до апоптоза клетка проходит множество нормальных клеточных циклов. У различных видов организмов клеточный цикл занимает разное время: у бактерий — около 20 мин, у инфузории-туфельки — от 10 до 20 ч. Клетки тканей многоклеточных организмов на ранних стадиях его развития делятся очень часто, а затем клеточные циклы значительно удлиняются. Например, сразу после рождения нейроны животных делятся часто: 80% головного мозга формируется именно тогда. Однако большинство из этих клеток быстро теряет способность к делению, и часть из них доживает не делясь до естественной смерти животного от старости.

Обязательным компонентом каждого клеточного цикла является *митотический цикл*, который включает в себя подготовку клетки к процессу деления и само деление. Кроме того, в жизненный цикл входят длинные или короткие периоды покоя, когда клетка выполняет свои функции в организме. После каждого из таких периодов клетка должна перейти либо к митотическому циклу, либо к апоптозу.

Интерфаза. Подготовка клетки к делению получила название *интерфазы*. Она состоит из трех периодов.

Пресинтетический период (G_1) — наиболее продолжительная часть интерфазы. Он может продолжаться у различных видов клеток от 2—3 ч до нескольких суток. Этот период следует сразу же за предшествующим делением, во время него клетка растет, накапливая энергию и вещества для последующего удвоения ДНК.

Синтетический период (S), который обычно длится 6—10 ч, включает в себя удвоение ДНК, белков, необходимых для формирования хромосом, а также увеличение количества РНК. К концу этого периода каждая хромосома уже состоит из двух идентичных *хроматид*, соединенных друг с другом в области центромеры. В этот же период удваиваются центриоли.

Постсинтетический период (G_2) наступает после удвоения хромосом. Он длится 2—5 ч; за это время накапливается энергия для предстоящего митоза и синтезируются белки микротрубочек, которые впоследствии образуют веретено деления. Теперь клетка может приступить к митозу.

Прежде чем перейти к описанию способов деления клетки, рассмотрим процесс удвоения ДНК, в результате которого в синтетическом периоде образуются сестринские хроматиды.

Удвоение молекулы ДНК называют также **репликацией** или **редупликацией**. Во время репликации часть молекулы «материнской» ДНК расплетается на две нити с помощью специального фермента (рис. 46), причем это достигается разрывом водородных связей между комплементарными азотистыми основаниями: аденином — тиминном и гуанином — цитозином. Далее к каждому нуклеотиду разошедшихся нитей ДНК фермент ДНК-полимераза подстраивает комплементарный ему нуклеотид. Таким образом, образуются две двуцепочечные молекулы ДНК, в состав каждой из которых входят одна цепочка «материнской» молекулы и одна новосинтезированная («дочерняя») цепочка. Эти две молекулы ДНК абсолютно идентичны.

«Расплести» для репликации сразу всю длинную молекулу ДНК невозможно. Поэтому репликация начинается сразу в нескольких местах молекулы ДНК; при этом синтезируются несколько коротких фрагментов «дочерней» нити, которые при помощи ферментов сшиваются в единую длинную молекулу.

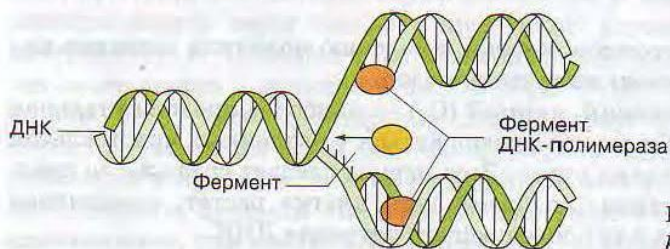


Рис. 46. Схема редупликации ДНК

Хромосомы были открыты в конце XIX в. ученым-самоучкой Вильгельмом Фридрихом Гофмейстером. Гофмейстер занимался книжной торговлей, но все свободное время проводил у микроскопа, изучая клетки. Он опубликовал такие замечательные работы по цитологии, что в 1863 г. ему предложили стать профессором ботаники Гейдельбергского университета. Гофмейстер обнаружил, что в начале процесса деления ядро клетки распадается на мелкие частички, которые можно окрасить специальными красителями. Он назвал их хромосомами (от греч. *chroma* — цвет, *soma* — тело).

§ 29 Митоз. Амитоз



1. Клетки какой ткани — нервной или эпителиальной — делятся чаще?
2. В каких частях растения чаще всего делятся клетки?

Митоз — это процесс непрямого деления соматических клеток эукариот, в результате которого наследственный материал сначала удваивается, а затем равномерно распределяется между дочерними клетками. Он является основным способом деления клеток эукариот. Продолжительность митоза у животных клеток составляет 30—60 мин, а у растительных — 2—3 ч. Митоз включает в себя два процесса — деление ядра (**кариокинез**) и деление цитоплазмы (**цитоккинез**).

Фазы митоза. Митоз подразделяют на четыре последовательные фазы: профазу, метафазу, анафазу и телофазу (рис. 47).

Профаза. В ядре происходит спирализация ДНК; в микроскоп хорошо видны туго скрученные хромосомы. Заметно, что каждая хромосома состоит из двух хроматид, объединенных в области центромеры. Ядрышки исчезают. Пары центриолей расходятся к полюсам клетки. Отходящие от них микротрубочки начинают образовывать **веретено деления**. Ядерная оболочка разрушается (см. рис. 47).

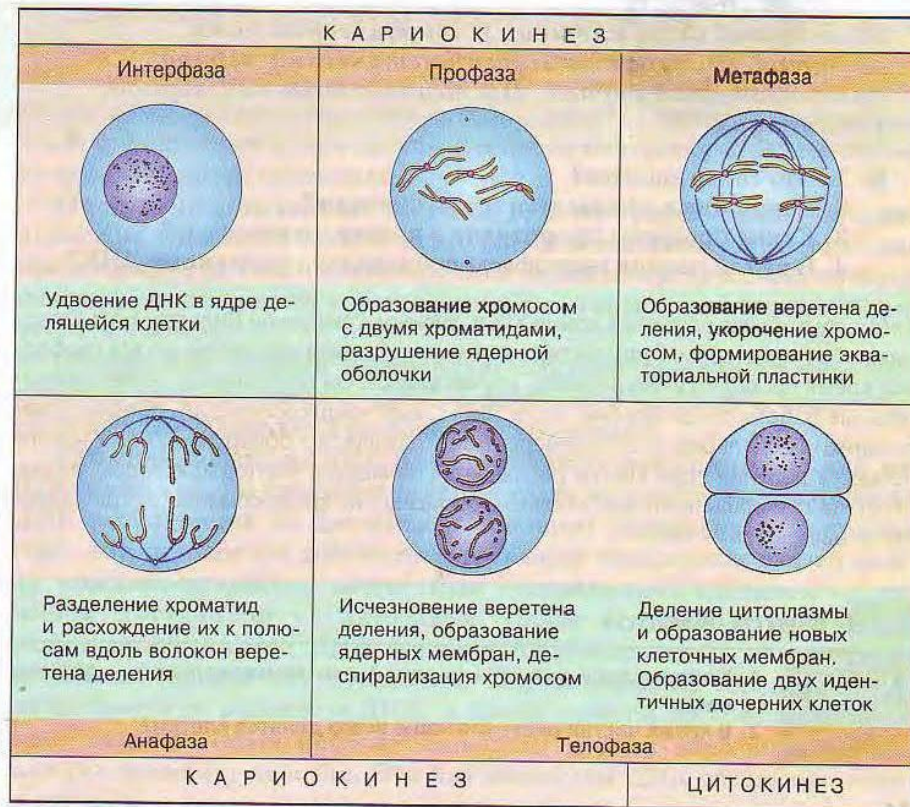


Рис. 47. Фазы митоза

Метафаза. Хромосомы располагаются таким образом, что их центромеры находятся в плоскости экватора клетки. Образуется так называемая *метафазная пластинка*, состоящая из хромосом. Нити веретена деления от centrosом прикрепляются к центромере каждой хромосомы (см. рис. 47).

Анафаза. Каждая хромосома продольно расщепляется на две идентичные хроматиды, которые расходятся к противоположным полюсам клетки (см. рис. 47). Таким образом, за счет идентичности дочерних хроматид у двух полюсов клетки оказывается одинаковый генетический материал: такой же, какой был в клетке до начала митоза.

Телофаза. Дочерние хромосомы деспирализуются у полюсов клетки и становятся доступными для транскрипции. Начинается синтез бел-

ков. Формируются ядерные оболочки и ядрышки. Нити веретена деления распадаются (см. рис. 47).

На этом кариокинез заканчивается, и начинается цитокинез. При этом у животных клеток в экваториальной плоскости возникает перетяжка. Она углубляется до тех пор, пока не происходит разделения двух дочерних клеток (см. рис. 47). В образовании перетяжки важную роль играют структуры цитоскелета. Растительные клетки не могут делиться таким образом, так как имеют жесткую клеточную стенку. В них образуется внутриклеточная перегородка.

С момента разделения дочерних клеток каждая из них вступает в интерфазу нового клеточного цикла.

Биологическое значение митоза заключается в воспроизводстве клеток с количественно и качественно одинаковой генетической информацией. Это обеспечивается тем, что при репликации ДНК возникают два одинаковых набора хромосом, которые в процессе митоза равномерно распределяются по дочерним клеткам. Митоз необходим для нормального развития и роста многоклеточного организма. Он же лежит в основе процессов заживления повреждений и бесполого размножения.

Амитоз. Прямое деление клеток, или *амитоз*, встречается относительно редко. При амитозе ядро начинает делиться без видимых предварительных изменений. При этом не обеспечивается равномерное распределение ДНК между двумя дочерними клетками, так как при амитозе хромосомы не образуются. Иногда при амитозе не происходит цитокинеза. В этом случае образуется двуядерная клетка. Если же деление цитоплазмы все-таки произошло, то велика вероятность, что обе дочерние клетки будут неполноценными. Амитоз часто встречается в отмирающих тканях, а также в клетках опухолей.

Кариокинез. Цитокинез. Веретено деления. Амитоз.

1. Чем митоз отличается от амитоза?
2. Какие фазы выделяют в процессе митоза?
3. В какую фазу митоза образуется веретено деления?
4. Каково биологическое значение митоза?

Продолжительность митоза в клетках различных видов живых существ различается очень сильно. Например, клетки зародыша плодовой мушки дрозофилы делятся за 6 мин, а клетки эндосперма семени гороха — за 180 мин!

§ 30 Мейоз



1. В каких случаях происходит мейоз?
2. Какой набор хромосом называется диплоидным?

Мейоз — это особый вид деления клетки, при котором число хромосом в дочерних клетках становится гаплоидным. Это необходимо для сохранения постоянства числа хромосом при половом размножении. Для примера рассмотрим созревание половых клеток у человека. В каждой клетке человеческого тела диплоидный набор хромосом ($2n$) составляет 46: 23 от отца и 23 от матери. Новый человеческий ор-

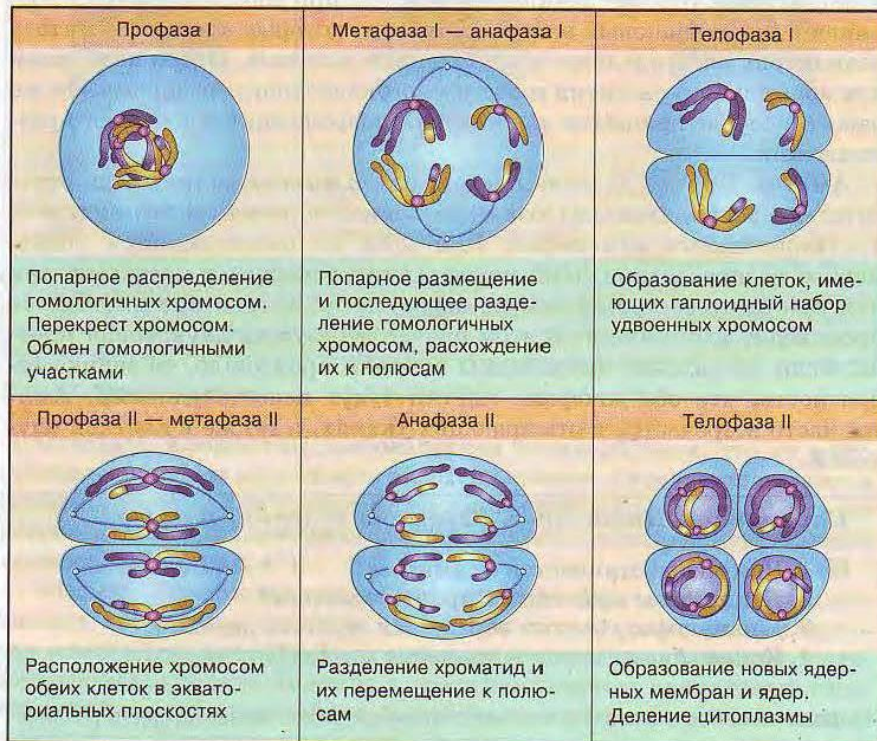


Рис. 48. Фазы мейоза

ганизм возникает в момент оплодотворения, т. е. слияния яйцеклетки матери, содержащей 23 хромосомы, и сперматозоида отца, также содержащего 23 хромосомы. В момент оплодотворения в зиготе — первой клетке будущего человека — восстанавливается свойственный клеткам человеческого тела диплоидный набор хромосом: $23 + 23 = 46$. Следовательно, при «производстве» яйцеклеток и сперматозоидов необходим особый тип деления клеток, при котором в дочерних клетках будет гаплоидный набор хромосом. Такой тип деления, во время которого из одной диплоидной ($2n$) клетки образуются четыре гаплоидные ($1n$), и получил название мейоза.

Механизм мейоза. Мейоз представляет собой два следующих одно за другим деления генетического материала и цитоплазмы, перед которыми репликация происходит только один раз (рис. 48). Энергия и вещества, необходимые для обоих делений мейоза, накапливаются во время интерфазы I, при этом интерфаза II практически отсутствует.

Во время первого деления мейоза к полюсам клетки расходятся гомологичные хромосомы, каждая из которых состоит из двух хроматид (рис. 48): у человека — 23 к одному полюсу и 23 к другому. В профазу I происходит **конъюгация** хромосом, т. е. каждая хромосома «находит» гомологичную себе и сближается с ней. Во время этого контакта между отцовской и материнской хромосомами может происходить обмен идентичными участками. Это явление получило название **кроссинговера** (рис. 49).

Затем пары гомологичных хромосом выстраиваются в цитоплазме, образуя метафазную пластинку. В анафазе, следующей за метафазой, к противоположным полюсам клетки расходятся гомологичные хро-

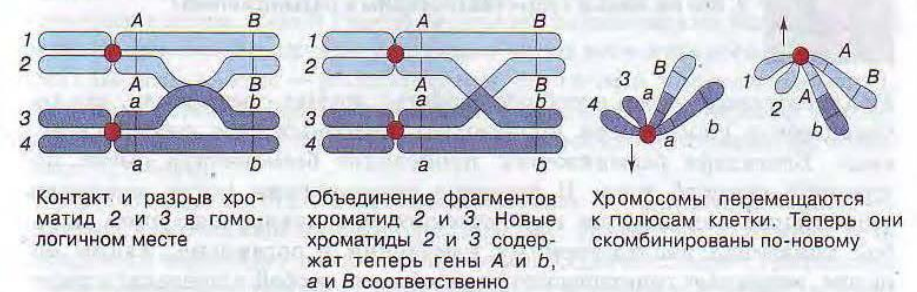


Рис. 49. Схема кроссинговера: A и a, B и b — пары активных генов; 1, 2, 3, 4 — хроматиды гомологичных хромосом

мосомы, каждая из которых состоит из двух хроматид. После телофазы I, в результате первого деления мейоза образуются две гаплоидные клетки, каждая из которых продолжает деление. Второе деление представляет собой обычный митоз и включает в себя соответствующие стадии: интерфазу II (без процесса удвоения ДНК), профазу II, метафазу II, анафазу II и телофазу II.

В результате мейоза из одной диплоидной клетки ($2n$) образуется четыре гаплоидных ($1n$).

Очень важное значение имеет кроссинговер. Он увеличивает генетическое разнообразие половых клеток, так как в результате этого процесса образуются хромосомы, несущие гены и отца, и матери. Таким образом, мейоз лежит в основе комбинативной изменчивости.

Формы размножения организмов.

§ 31 Бесполое размножение



1. Какой вид размножения является древнейшим?
2. Все ли живые существа способны к размножению?

Размножение — это всеобщее свойство живых организмов, заключающееся в способности производить подобных себе особей своего вида. Благодаря размножению происходит бесконечная смена поколений каждого вида. В процессе размножения могут возникать уникальные комбинации генетического материала, влекущие за собой появление наследственных изменений в организме. Таким образом, возникает генетическое разнообразие особей в пределах одного вида и закладываются основы изменчивости и дальнейшей эволюции вида.

Размножение — необходимое условие существования жизни на Земле.

Бесполое размножение. Древнейшей формой размножения на нашей планете является бесполое размножение. Оно заключается в делении одноклеточного организма (или одной или нескольких клеток многоклеточного организма) и образовании дочерних особей. Чаще эта форма размножения встречается у прокариот, растений, грибов и простейших, наблюдается она и у некоторых видов животных.

Виды бесполого размножения. Рассмотрим основные виды бесполого размножения.

Размножение делением. У прокариот перед делением единственная кольцевая хромосома удваивается, между двумя дочерними хромосомами возникает перегородка и клетка делится надвое.

Многие одноклеточные водоросли (например, хламидомонада, эвглена зеленая) и простейшие (амеба) делятся митозом, образуя две клетки.

Размножение спорами. *Споры* — это специализированные гаплоидные клетки грибов и растений (не путать со спорами бактерий!), служащие для размножения и расселения. У грибов и низших растений споры образуются путем митоза, у высших растений — в результате мейоза.

У семенных растений споры потеряли функцию расселения, но являются необходимым этапом цикла воспроизведения.

Вегетативное размножение. Представленные выше способы бесполого размножения объединяются тем, что новый организм во всех этих случаях развивается из одной клетки одноклеточного или многоклеточного родителя. Однако очень часто при бесполом размножении многоклеточных организмов потомство развивается из группы родительских клеток. Такой способ бесполого размножения называют **вегетативным**. Различают несколько видов вегетативного размножения. Первый из них — **размножение растений частями вегетативных органов** (часть слоевища, черенок стебля, черенок корня) или **специальными видоизменениями побегов** (корневище, луковича, клубень).

Другой вид вегетативного размножения — **фрагментация**, — процесс, основанный на регенерации. Так, например, фрагмент тела дождевого червя дает начало целой особи. Однако следует учитывать, что в природных условиях фрагментация встречается редко, в частности у многощетинковых червей, плесневых грибов, некоторых водорослей (спирогира).

Третий вид вегетативного размножения — *почкование*. В этом случае группа клеток родительской особи начинает согласованно делиться, давая начало дочерней особи, которая некоторое время развивается как часть материнского организма, а затем отделяется от него (пресноводная гидра) или формирует колонии из многих особей (коралловые полипы).

Значение бесполого размножения. Бесполое размножение позволяет быстро увеличивать численность особей данного вида в благоприятных условиях. Но при таком способе размножения все потомки имеют генотип, идентичный родительскому. Следовательно, при бесполом размножении практически не происходит увеличения генетического разнообразия, которое могло бы оказаться очень полезным при необходимости приспособиться к изменившимся условиям обитания. По этой причине подавляющее большинство живых организмов периодически или постоянно размножаются половым путем.

Бесполое размножение. Вегетативное размножение.

1. Какое размножение называется бесполом?
2. Какие виды бесполого размножения различают?
3. Каково биологическое значение бесполого размножения?

§ 32 Формы размножения организмов. Половое размножение



1. В чем преимущество полового размножения перед бесполом?
2. Приведите примеры организмов, которые размножаются в основном бесполом путем.

Способы полового размножения. При половом размножении особи каждого следующего поколения возникают в результате слияния двух специализированных гаплоидных клеток — *гамет*. Чаще всего гаметы формируются в специальных органах мужских и женских особей. Биологический смысл полового размножения заключается в объединении генетической информации родительских особей, благодаря чему увеличивается генетическое разнообразие потомства и его жизнестойкость.

По-видимому, исторически более древние обоеполые животные — *гермафродиты*, такие как кишечнорастные, плоские и кольчатые черви, некоторые моллюски. Но в ходе эволюции стали преобладать *раздельнополые виды*.

Почему же некоторые гермафродитные виды сохранились до сих пор? Преимущество обоеполости в возможности самооплодотворения. Это очень важно, например, для крупных паразитических червей — цепней, которые обычно встречаются в организме хозяина по одному. Вероятность встретить полового партнера для них мала. Однако, если есть такая возможность, у гермафродитов наблюдается и перекрестное оплодотворение, т. е. сливаются гаметы двух различных особей.

Половой процесс возник очень давно. Его простейшие формы наблюдаются у бактерий и простейших. Например, у инфузории-туфельки половой процесс получил название *конъюгации*. В ходе ее две инфузории сближаются и обмениваются друг с другом частями генетического материала. При этом обе инфузории приобретают новые свойства, полезные для выживания в меняющихся условиях окружающей среды. Однако число особей при этом не увеличивается, поэтому-то конъюгацию у инфузорий называют половым процессом, а не размножением.

У некоторых одноклеточных организмов наблюдается разновидность полового процесса, которую называют *копуляцией*. При копуляции целые клетки-организмы превращаются в неотличимые друг от друга гаметы и сливаются, образуя зиготу. У наиболее древних организмов формируется только один вид гамет; нельзя сказать, жен-

скими они являются или мужскими. Такой тип полового размножения называется *изогамией*. Однако в процессе эволюции появились значительные отличия женских гамет (яйцеклеток) от мужских (сперматозоидов). В настоящее время яйцеклетки подавляющего большинства животных — крупные и неподвижные, а сперматозоиды очень малы и способны передвигаться. Такой тип полового размножения (при котором формируется два вида гамет) называется *гетерогамией*.

Яйцеклетки. У животных яйцеклетки формируются в женских половых железах — *яичниках*. Обычно яйцеклетки — это округлые, относительно крупные клетки, содержащие в цитоплазме запас питательных веществ в виде желтка. В ядрах яйцеклеток, помимо ДНК, находятся также запасные иРНК, в которых записана структура ряда важнейших белков будущего зародыша. Яйцеклетки животных подразделяют на несколько видов, в зависимости от количества и характера распределения желтка в клетке. Например, у моллюсков и ланцетника желток распределен по клетке равномерно, ядро находится в центре, а сама яйцеклетка мала. У некоторых рыб, птиц, рептилий и яйцекладущих млекопитающих желтка в клетке очень много, и цитоплазма с ядром сдвинуты на один из полюсов клетки. Сама же яйцеклетка у этих животных может быть очень крупной. У плацентарных млекопитающих яйцеклетки малы, их диаметр составляет 0,1—0,2 мм. Желтка они практически не содержат, и будущий зародыш сможет питаться только за счет материнского организма.

Сперматозоиды. У животных сперматозоиды формируются в мужских половых железах — *семенниках*. У большинства млекопитающих, в том числе и у человека, семенники расположены в особом выпячивании брюшной стенки — мошонке. Мошонка выполняет роль «физиологического холодильника», так как благодаря ей в семенниках поддерживается более низкая, чем во всем теле, температура — 33—34 °С. Такая температура является обязательным условием для созревания нормальных сперматозоидов.

Обычно сперматозоиды — очень мелкие клетки. Например, длина головки сперматозоида человека всего 4,5—5,5 мкм. Он состоит из головки, которая почти полностью занята ядром с гаплоидным набором хромосом; шейки, в которой находится структура, сходная по строению с центриолями, и митохондрии; хвоста, образованного микротрубочками и обеспечивающего подвижность всего сперматозоида. В передней части головки сперматозоида находится видоизмененный

комплекс Гольджи, называемый *акросомой*. В ней запасается особый фермент, который необходим для растворения оболочки яйцеклетки, без чего невозможно оплодотворение.

Гаметы. Гермафродиты. Конъюгация. Копуляция. Яичники. Семенники.

1. В чем отличие конъюгации от копуляции?
2. Где формируются яйцеклетки?
3. Для чего нужна акросома сперматозоида?

Яйцеклетка кистеперой рыбы латимерии имеет диаметр около 10 см, а хрящевой рыбы сельдевой акулы — до 23 см.

§ 33 Развитие половых клеток



1. В каких железах развиваются гаметы?
2. Каков набор хромосом в гаметах?

Гаметогенез. Процесс формирования половых клеток — гамет — получил название *гаметогенеза*. Формирование яйцеклеток называют *оогенезом*, а сперматозоидов — *сперматогенезом*. Между этими двумя процессами много общего (рис. 51), и в них выделяют несколько фаз.

Первая фаза гаметогенеза называется *фазой размножения*. Во время этой фазы первичные половые клетки многократно делятся митозом, сохраняя диплоидный набор хромосом в ядрах. Таким образом, увеличивается количество будущих гамет. У самцов млекопитающих (в том числе и у человека) этот процесс идет с момента наступления половой зрелости до глубокой старости. А вот у самок млекопитающих первичные половые клетки делятся только в период внутриутробного развития плода и до наступления полового созревания сохраняются в покое.

Вторая фаза гаметогенеза — *фаза роста*. В этот период будущие сперматозоиды и яйцеклетки увеличиваются в размерах, происходит репликация ДНК, запасаются вещества, необходимые для последующих делений.

Третью фазу гаметогенеза называют *фазой созревания*. Во время этой фазы будущие гаметы делятся мейозом, в результате которого из каждой диплоидной клетки получается 4 гаплоидных.

Особенности сперматогенеза и оогенеза. При образовании сперматозоидов каждая из четырех дочерних клеток полноценна и способна оплодотворить яйцеклетку. А вот при созревании яйцеклеток мейотическое деление протекает иначе: цитоплазма распределяется между дочерними клетками неравномерно. При этом только одна из образовавшихся четырех клеток становится жизнеспособной яйцеклеткой, а три остальные дочерние клетки превращаются в так называемые **направительные тельца** с минимальным содержанием питательных веществ (рис. 51), которые затем разрушаются. Смысл образования направительных телец заключается в уменьшении количества зрелых, способных к оплодотворению яйцеклеток. И в результате зрелая яйцеклетка имеет достаточное количество питательных веществ.

В сперматогенезе выделяют еще одну, заключительную фазу — *фазу формирования*. Ее сущность заключается в том, что у сперматозоидов возникают специфические приспособления, в частности жгутик, и они приобретают подвижность.

Несмотря на то что в женском эмбрионе закладывается очень большое количество яйцеклеток, созревают из них лишь немногие. За период, когда женщина способна к деторождению, окончательно фор-

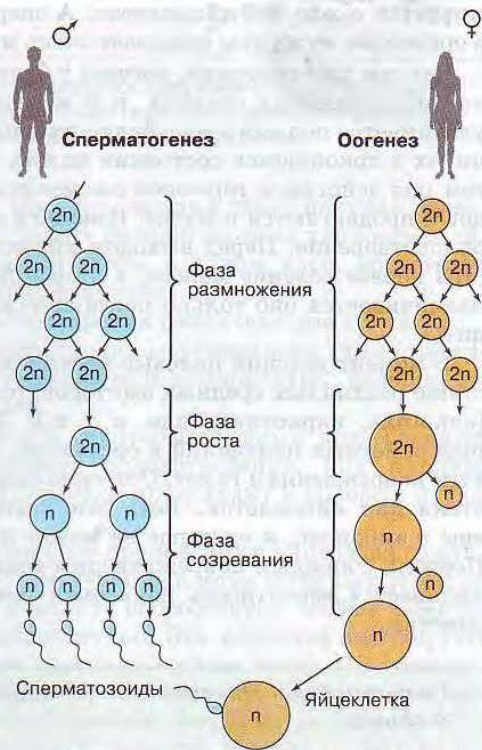


Рис. 51. Схема гаметогенеза у человека

мируется около 400 яйцеклеток. А сперматозоидов в течение жизни в организме мужчины созревает очень много — до 10^{10} .

Как мы уже говорили, оогенез у будущей девочки начинается еще на эмбриональных стадиях, и к моменту рождения в ее организме уже имеется полный набор будущих яйцеклеток. Они хранятся в яичниках в покоящемся состоянии вплоть до полового созревания, а затем под действием гормонов ежемесячно выходят в просвет яйцеводов и продвигаются к матке. Именно в этот момент может произойти оплодотворение. Перед выходом яйцеклетки из яичника заканчивается первое деление мейоза, а второе деление доходит до метафазы. Заканчивается оно только после оплодотворения, если оно происходит.

В момент деления половые клетки особенно чувствительны к действию различных вредных факторов: радиации, химических веществ (алкоголь, наркотики, яды и т. п.). Доза радиации, не вызывающая заметных изменений в организме, может привести к значительным повреждениям гамет. Особенно опасны неблагоприятные воздействия для яйцеклеток. Ведь эти клетки начинают формироваться еще в эмбрионе, и их запас не может пополняться в течение жизни. Поэтому с каждым повреждающим воздействием на яйцеклетки увеличивается вероятность появления генетических отклонений у потомства.

Гаметогенез. Оогенез. Сперматогенез. Направительные тельца.

1. Где формируются половые клетки у животных?
2. От чего, как правило, зависит размер яйцеклеток?
3. На какие фазы подразделяется гаметогенез?
4. Каковы особенности строения сперматозоида?
5. Когда и где заканчивается митоз при созревании яйцеклетки?
6. Что такое направительные тельца? В чем смысл их образования?
7. Что может нарушить нормальный процесс гаметогенеза?

То, что для оплодотворения яйцеклетки необходимы сперматозоиды, содержащиеся в семенной жидкости, доказал в XVIII в. итальянский аббат Ладзаро Спаллацини. Он надевал на самцов жаб и лягушек в брачный период специальные шелковые штанишки, и семенная жидкость не могла оплодотворить яйцеклетки самок. Поэтому развития головастиков не происходило.

§ 34 Оплодотворение



1. У каких животных встречается наружное оплодотворение?
2. У каких растений наблюдается двойное оплодотворение?
3. В какой части цветка развивается яйцеклетка?

Оплодотворение и его типы. Процесс слияния гамет получил название *оплодотворения*. В результате оплодотворения хромосомы яйцеклетки и сперматозоида оказываются в одном ядре, образуется *зигота* — первая клетка нового организма.

По месту прохождения оплодотворения различают два его типа.

Внешнее оплодотворение происходит вне организма самки, обычно в водной среде. Оно характерно для рыб, земноводных, большинства моллюсков, некоторых червей.

Практически всем наземным и некоторым водным видам живых существ свойственно *внутреннее* оплодотворение, при котором «встреча» сперматозоида и яйцеклетки происходит в половых путях самки.

У млекопитающих оплодотворение происходит в яйцеводах самки. Двигающаяся по направлению к матке яйцеклетка встречается там со сперматозоидами, причем их контакту способствуют особые химические вещества, выделяемые яйцеклеткой. Эти вещества активируют сперматозоиды и позволяют им «опознать» яйцеклетку. При контакте с яйцеклеткой акросома сперматозоида разрушается, при этом находившийся в ней фермент гиалуронидаза начинает растворять оболочку яйцеклетки (рис. 52). Однако количества гиалуронидазы, выделяемого одним сперматозоидом, для этого недостаточно; необходимо, чтобы фермент выделился из тысяч сперматозоидов. Только в этом случае один из них сможет проникнуть в яйцеклетку. Как только проникновение произошло, вокруг яйцеклетки формируется особая прочная оболочка, препятствующая попаданию в нее других сперматозоидов.

Ядро сперматозоида в цитоплазме яйцеклетки увеличивается примерно до размера ядра яйцеклетки. Ядра двигаются навстречу друг другу и сливаются. Таким образом, в образовавшейся клетке — зиготе — восстанавливается диплоидный набор хромосом, и начинается ее дробление.

Итак, у человека для оплодотворения необходим только один сперматозоид. Однако оплодотворение возможно лишь в том случае, когда в половые пути женщины попадает одновременно около 300 млн спер-

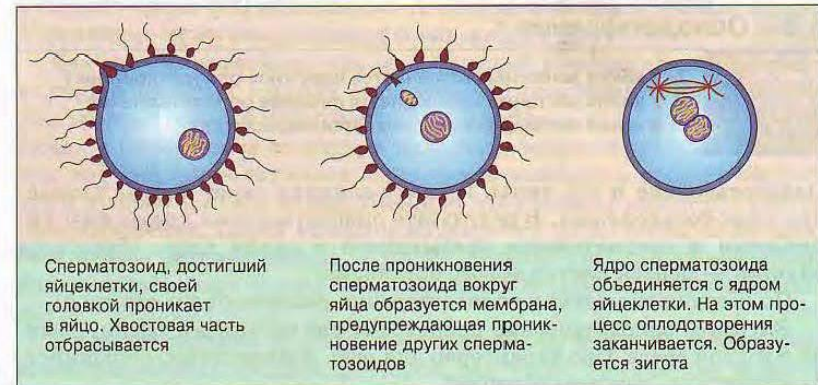


Рис. 52. Схема оплодотворения у млекопитающих

матозоидов! Даже если их будет 2 млн, то оплодотворения не произойдет. Зачем же нужно такое количество сперматозоидов?

Сперматозоидам приходится проходить долгий и трудный путь по матке и яйцеводу. Далеко не всем сперматозоидам удается его преодолеть. Если сопоставить размеры сперматозоида и человека, то последнему, чтобы пройти путь, аналогичный пути сперматозоида, необходимо будет пробежать 10 км. Кроме того, по яйцеводу сперматозоиды движутся навстречу току жидкости, что создает для них дополнительные препятствия. Наконец, для выделения достаточного количества гиалуронидазы, растворяющей оболочку яйцеклетки, также необходимо множество сперматозоидов.

§ 35 Онтогенез — индивидуальное развитие организма



1. Что такое онтогенез?
2. Каков набор хромосом в зиготе?

Онтогенез. Процесс индивидуального развития особи от начала ее существования до конца жизни называют **онтогенезом**. У бактерий и простейших онтогенез практически совпадает с клеточным циклом и начинается с возникновения одноклеточного организма в результате деления материнской клетки, а заканчивается очередным делением этого организма или смертью от неблагоприятных воздействий.

У многоклеточных видов, размножающихся бесполом путем, онтогенез начинается с выделения группы клеток материнского организма (вспомните, например, почкование гидры), которые, делясь митозом, формируют новую особь со всеми ее системами и органами.

У тех видов, которые размножаются половым путем, онтогенез начинается с момента оплодотворения яйцеклетки и образования зиготы — первой клетки нового организма.

Онтогенез — это не просто рост маленькой особи до тех пор, пока она не превратится в большую. Это цепь строго определенных сложнейших процессов на всех уровнях организма, в результате которых формируются присущие только особям данного вида особенности строения, жизненных процессов, способность к размножению. Заканчивается онтогенез процессами, закономерно ведущими к старению и смерти.

С генами родителей новая особь получает своего рода инструкции о том, когда и какие изменения должны происходить в организме, чтобы он мог успешно пройти весь жизненный путь. Таким образом, онтогенез представляет собой реализацию наследственной информации.

Типы онтогенеза. У животных выделяют три типа онтогенеза: **личиночный**, **яйцекладный** и **внутриутробный**.

Личиночный тип развития встречается, например, у насекомых, рыб, земноводных. Желтка в их яйцеклетках мало, и зигота быстро развивается в личинку, которая самостоятельно питается и растет. Затем, по прошествии какого-то времени, происходит **метаморфоз** — превращение личинки во взрослую особь (рис. 54). У некоторых видов наблюдается даже целая цепочка превращений из одной личинки в другую и только потом — во взрослую особь. Смысл существования личинок может заключаться в том, что они питаются другой пищей, нежели взрослые особи, и, таким образом, расширяется пищевая база вида. Сравните, например, питание гусениц (листья) и бабочек (нек-

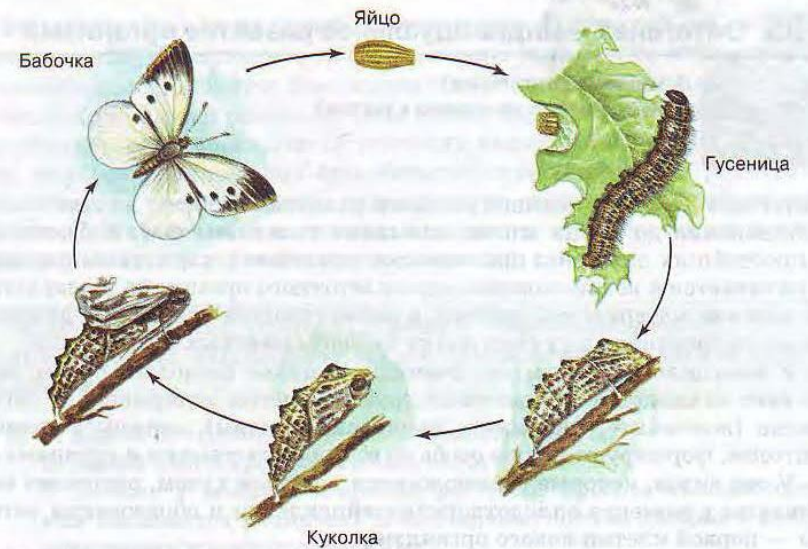


Рис. 54. Жизненный цикл бабочки

тар) или головастиков (зоопланктон) и лягушек (насекомые). Кроме того, в личиночной стадии многие виды активно заселяют новые территории. Например, личинки двусторчатых моллюсков способны к плаванию, а взрослые особи практически неподвижны.

Яйцекладный тип онтогенеза наблюдается у рептилий, птиц и яйцекладущих млекопитающих, яйцеклетки которых богаты желтком. Зародыш таких видов развивается внутри яйца; личиночная стадия отсутствует.

Внутриутробный тип онтогенеза наблюдается у большинства млекопитающих, в том числе и у человека. При этом развивающийся зародыш задерживается в материнском организме, образуется временный орган — **плацента**, через который организм матери обеспечивает все потребности растущего эмбриона: дыхание, питание, выделение и др. Внутриутробное развитие оканчивается процессом деторождения.

Периоды онтогенеза. Любой вид онтогенеза у многоклеточных животных принято делить на два периода: **эмбриональный** и **постэмбриональный**.

Эмбриональный период начинается с оплодотворения и представляет собой процесс формирования сложного многоклеточного организма, в котором представлены все системы органов. Заканчивается

этот период выходом личинки из своих оболочек (при личиночном типе), выходом особи из яйца (при яйцекладном типе) или рождением особи (при внутриутробном типе онтогенеза).

Постэмбриональный период начинается с завершения эмбрионального. Он включает в себя половое созревание, взрослое состояние, старение и заканчивается смертью.

Периоды и сроки онтогенеза очень сильно различаются у различных групп живых организмов. Например, у очень многих позвоночных большую часть своего существования особь находится во взрослом состоянии. Напротив, у многих насекомых взрослая стадия — самая короткая и длится всего несколько часов, необходимых для воспроизведения потомства. Очень велики различия в жизненных циклах животных, растений и грибов.

Онтогенез. Типы онтогенеза. Метаморфоз. Плацента.

1. Чем отличается онтогенез одноклеточных от онтогенеза многоклеточных организмов?
2. Какие типы онтогенеза различают у животных? В чем их особенности?
3. Чем заканчивается эмбриональный период эмбриогенеза у крокодила?
4. Каковы функции плаценты?

Способность некоторых животных размножаться половым путем на ранних стадиях онтогенеза, например в стадии личинки, получила название *неотении*. Неотения характерна, например, для земноводного животного — мексиканской амбистомы, которая в природных условиях может оставаться всю свою жизнь в личиночном состоянии. Личинка живет в воде, где и размножается. Называется эта личинка аксолотлем, и превращается она в амбистому под действием гормона щитовидной железы.

§ 36 Индивидуальное развитие. Эмбриональный период



1. Как называются клетки, возникающие при дроблении зиготы?
2. Какие зародышевые листки вы знаете?

Эмбриональный период онтогенеза. Мы рассмотрим развитие эмбриона на примере тех животных, чьи яйцеклетки содержат очень мало питательных веществ. К таким животным относятся плацентарные млекопитающие, в том числе и человек.

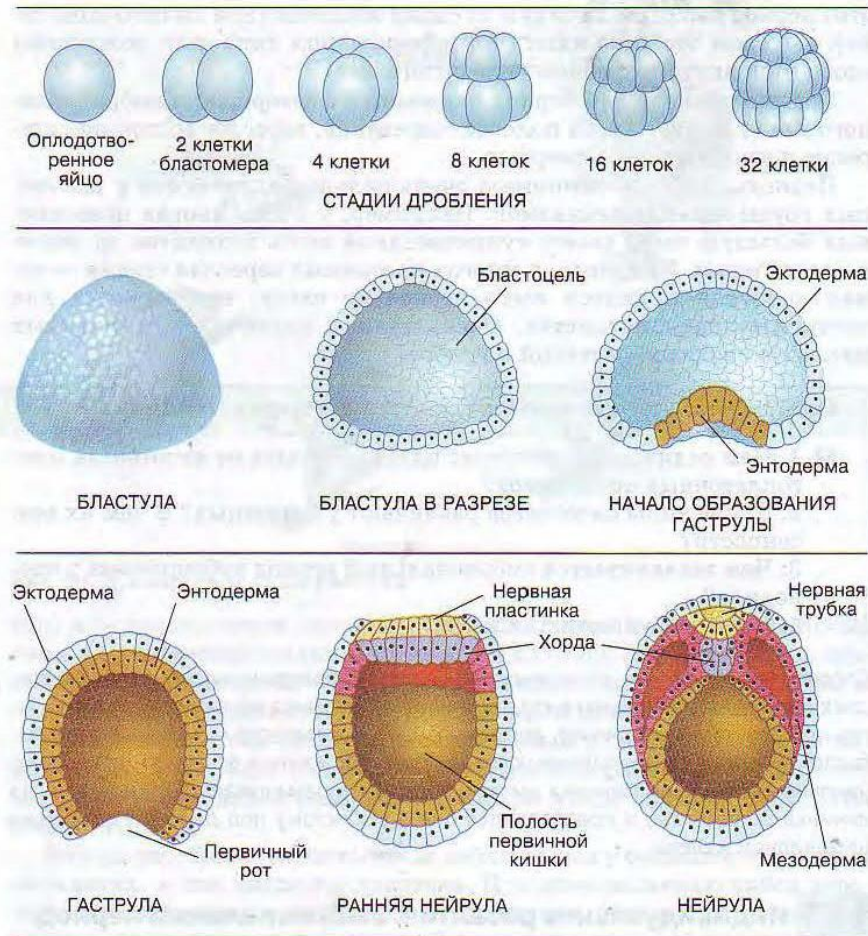


Рис. 55. Дробление оплодотворенного яйца ланцетника и образование зародышевых листков

Дробление зиготы, образовавшейся в результате оплодотворения, начинается сразу же в яйцевом. Первое деление происходит в вертикальной плоскости, и образуются две одинаковые клетки — *бластомеры*. Они не расходятся, а делятся еще раз (рис. 55), в результате чего образуются уже 4 бластомера. Далее все они делятся, но уже

в горизонтальной плоскости. Деления blastомеров быстро следуют одно за другим, и они не успевают расти. Поэтому на начальных стадиях дробления комочек blastомеров, который называется *морула*, не превосходит по своим размерам зиготу. После нескольких делений, когда число blastомеров достигает 32, они образуют полый шарик со стенками в один ряд клеток. Этот шарик получил название *бластулы* (рис. 55). Полость внутри бластулы называется первичной полостью тела, или *бластоцелью*. У человека на шестой день после оплодотворения бластула выходит из яйцевода в полость матки, а на седьмой день — внедряется в ее стенку. Этот процесс называется *имплантацией* зародыша. После этого на одном из полюсов бластулы ее клетки начинают делиться быстрее, чем на другом, и впячиваться внутрь бластоцели. Этот процесс получил название *гастрюляции* (рис. 55). Вскоре из клеток впячивания образуется второй, внутренний слой клеток зародыша. Такой двуслойный шарик называется *гастрюлой*. Наружная стенка гастрюлы называется наружным зародышевым листком, или *эктодермой*, а внутренняя стенка — внутренним зародышевым листком, или *энтодермой*. Полость внутри гастрюлы называется *первичной кишкой*, а отверстие, которое в нее ведет, — *первичным ртом*.

Из клеток, расположенных на границе между экто- и энтодермой, развивается средний зародышевый листок, или *мезодерма*. У позвоночных животных, эмбриональное развитие которых мы рассматриваем, на месте первичного рта в процессе эмбриогенеза образуется анальное отверстие, а настоящий (вторичный) рот возникает на противоположном полюсе зародыша. Поэтому млекопитающих (как и всех хордовых животных) относят к *вторичноротым*.

Следующая за гастрюлой стадия развития зародыша — *нейрула*. На этой стадии происходит формирование таких важных частей зародыша, как *нервная трубка* и *хорда*. При образовании нервной трубки часть клеток эктодермы образует сначала пластинку, а затем желобок на спинной стороне зародыша (рис. 55). Края этого желобка замыкаются, и образуется нервная трубка, лежащая под эктодермой. При дальнейшем развитии зародыша из передней части нервной трубки формируется головной мозг, а из задней — спинной.

Таким образом, уже на ранних стадиях эмбрионального периода онтогенеза из внешне одинаковых blastомеров развиваются различные по строению и функциям ткани, органы и системы. Этот процесс получил название *дифференцировки клеток*. Он обуславливается тем, что в различных клетках зародыша активируются различные,

строго определенные группы генов. Это приводит к различиям в наборе белков, функционирующих в клетках, и, следовательно, к различиям в химических реакциях, которые в них протекают, и в строении структур, составляющих blastомеры.

Итак, в процессе дифференцировки клеток из эктодермы позвоночных образуется нервная трубка, из которой формируются головной и спинной мозг, а также органы чувств. Кроме того, из эктодермы образуется наружный слой кожи.

Энтодерма дает начало тканям, выстилающим внутренние полости организма позвоночных, а также образует печень, легкие, поджелудочную железу.

Из мезодермы образуется хрящевой и костный скелет, мышцы, почки, сердечно-сосудистая и половая системы.

Взаимовлияние частей развивающегося зародыша. На первых этапах дробления зиготы все blastомеры «равноправны»: если аккуратно выделить один из blastомеров зародыша тритона на той стадии, когда их всего 16, то из этого blastомера при определенных условиях можно вырастить здорового тритона. У кроликов (и, видимо, у человека тоже) такое «равенство» между blastомерами сохраняется только до стадии четырех blastомеров. Далее же начинается внешне незаметная дифференцировка клеток, приводящая к образованию из blastомеров различных частей и органов зародыша. Все части зародыша влияют друг на друга, причем если это влияние нарушить, то развития нормального организма не происходит. Такие влияния получили название *эмбриональной индукции*. Например, если клетки эктодермы со спинной стороны зародыша тритона пересадить на брюшную сторону другого зародыша, то в этом месте из тканей второго зародыша развивается нервная трубка, хорда, мышечные сегменты (рис. 56). Таким образом, пересаженные клетки сыграли роль *индуктора*, заставившего окружающие ткани развиваться по другому «плану».

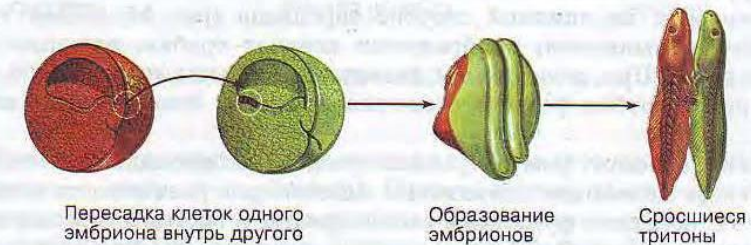


Рис. 56. Эмбриональная индукция. Схема опытов Г. Шпемана

В результате такого опыта можно получить два зародыша тритона, сросшихся брюшными стенками.

Влияние условий окружающей среды на развитие эмбриона. В эмбриональном периоде развитие любого организма зависит от условий окружающей среды. Причем в большей степени эта зависимость проявляется у беспозвоночных животных. Яйца птиц практически изолированы от окружающей среды, а оптимальную температуру для зародыша обеспечивают родители при высиживании. У плацентарных млекопитающих «посредником» между зародышем и окружающей средой является организм матери, от которого эмбрион получает питание, кислород, тепло.

Интенсивно делящиеся клетки зародыша весьма чувствительны к неблагоприятным воздействиям, которые могут привести к различным нарушениям в формирующемся организме. Опаснее всего воздействие химических веществ, способных проникать через плаценту в эмбрион. В частности, к таким веществам относятся алкоголь и никотин. Родившийся у курящей или пьющей матери ребенок может быть абсолютно нормальным внешне, но все равно будут повреждены его нервная и эндокринная системы. Более того, ребенок рождается с алкогольной или никотиновой зависимостью.

Морула. Бластула. Бластоцель. Гаструла. Нейрула. Эктодерма. Энтодерма. Мезодерма. Эмбриональная индукция.

1. Какие этапы выделяют в эмбриональном развитии млекопитающих?
2. Каких животных относят к вторичноротым?
3. Из какого зародышевого листка образуется хорда? Нервная трубка?
4. Что такое первичная полость тела?
5. Каково влияние окружающей среды на развитие организма в эмбриональном периоде?

При изучении яйцеклеток и сперматозоидов первым микроскопистам показало, что внутри половых клеток заключены маленькие зародыши человека — *гомункулулы*. Одни из этих ученых считали, что гомункулулус находится в яйцеклетке, а сперматозоид нужен для того, чтобы заставить гомункулулуса расти и развиваться. Другие полагали, что гомункулулус находится в сперматозоиде, который переносит его в яйцеклетку, где гомункулулус развивается в ребенка. Такие взгляды существовали до середины XVIII в.

Индивидуальное развитие.

§ 37 Постэмбриональный период



1. Вспомните формулировку биогенетического закона.
2. Почему дробление оплодотворенной яйцеклетки у курицы и кролика происходит по-разному?

Постэмбриональное развитие и его периоды. Постэмбриональное развитие начинается с выхода новой особи из яйцевых оболочек или (при живорождении) из организма матери. Оно подразделяется на три периода — *ювенильный*, *пубертатный* и период *старения*.

Первый период, *ювенильный*, продолжается до окончания полового созревания. Развитие организма в этот период может протекать по двум различным путям. **Прямое развитие** происходит, если из яйца или из организма матери выходит особь, похожая на взрослую, но меньшая по размерам и с несформированной половой системой. Другой тип развития называется **непрямым** и проходит с метаморфозом. Ювенильный период практически всегда сопровождается ростом организма. С одной стороны, процесс роста запрограммирован генетически, а с другой — зависит от условий существования. В маленьком аквариуме рыбы никогда не достигнут тех размеров, до которых они вырастают в природных условиях. При этом если во время ювенильного периода рыб из маленького аквариума пересадить в большой, то такие рыбы вырастут больше, чем те, которые остались в маленьком аквариуме. У человека рост контролируется целым рядом гормонов, выделяемых гипоталамусом, гипофизом, щитовидной и половыми железами.

Второй период постэмбрионального развития — *пубертатный* (т. е. период зрелости). У большинства позвоночных животных он занимает, как правило, большую часть жизни.

Третий период — *старение*. Старение — это общебиологическая закономерность, свойственная живым организмам. В определенном для каждого вида возрасте в организме начинаются изменения, снижающие возможности этого организма к приспособлению к изменяющимся условиям существования.

Улучшение условий жизни, снижение уровня детской смертности, победа над многими заболеваниями — все это вместе приводит к постоянному возрастанию продолжительности жизни. Если в XVI—XVII вв. этот показатель равнялся всего 30 годам, то сейчас в благополучных странах он составляет 75 лет для мужчин и 80 лет для женщин. Очевидно, что это далеко не предел, и победа над сердечно-сосуди-

дистыми и онкологическими болезнями продлит жизнь человека до 120—140 лет. Для этого конечно же необходимо, чтобы люди вели здоровый образ жизни, перестали отравлять себя алкоголем и никотином.

Смерть — это прекращение жизнедеятельности организма. Однако смерть необходима для эволюционного процесса. Без смерти не происходила бы смена поколений — одна из основных движущих сил эволюции.

Периоды постэмбрионального развития: ювенильный, пубертатный, старение. Прямое и непрямое развитие.

1. Какие периоды постэмбрионального развития различают? Что для каждого из них характерно?
2. Какое влияние оказывает внешняя среда на развитие организма?
3. Какое развитие называют развитием организма с метаморфозом? Для каких организмов оно характерно? Приведите примеры животных с прямым и непрямым развитием.
4. Может ли многоклеточный организм быть бессмертным?

Процесс старения запрограммирован генетически, однако до сих пор не создано единой теории, объясняющей старение. Одни исследователи считают, что старение является следствием работы группы генов, которая осуществляет некую «программу старения». Эту точку зрения подтверждает существование редчайшего заболевания человека — *прогерии*. У ребенка, больного прогерией, проявляются явные, нарастающие признаки старости, и в 10—12 лет он выглядит как очень пожилой человек. Доказано также, что ДНК в любом организме постоянно повреждается различными химическими и физическими воздействиями. В молодом возрасте в организме активно работают специальные ферменты, восстанавливающие нормальное строение ДНК, однако в старости эти ферменты функционируют все слабее, и накопление «ошибок» в структуре ДНК ведет к онкологическим заболеваниям, нарушениям обмена веществ и др.

§ 46 Изменчивость



1. Что такое наследственность?
2. Что такое изменчивость?

Виды изменчивости. Всеобщее свойство живых организмов приобретать отличия от особей как других видов, так и своего вида называют **изменчивостью**. Конечно, однояйцевые близнецы очень похожи, но всегда есть хотя бы одна родинка, которая их отличает. А если, к примеру, один из близнецов увлекается туризмом, а другой — шахматами, то различия в их фенотипе будут выражены очень заметно.

Различают два вида изменчивости: *модификационную* (фенотипическую) и *наследственную* (генотипическую).

Модификационная изменчивость. Все признаки живого организма определяются комбинацией генов, составляющих генотип этого организма. Однако гены постоянно испытывают воздействия со стороны внешней среды, и степень проявления действия генов может быть различной.

Если путем вегетативного размножения получить несколько кустов, например, крыжовника из одного, «родительского» куста, то генотипы новых кустов будут абсолютно одинаковы. Однако фенотипы их обязательно будут отличаться. Эти различия в числе и размере листьев, длине стеблей и т. п. будут вызваны различной степенью воздействия факторов внешней среды: влажности, освещенности, качества почвы.

Такие изменения признаков организма, которые не затрагивают его гены и не могут передаваться следующим поколениям, называются модификационными, а этот вид изменчивости — **модификационной**. Чаще всего модификациям подвержены количественные признаки — рост, вес, плодовитость и т. п.

Классическим примером модификационной изменчивости может служить изменчивость формы листьев у растения стрелолиста, укореняющегося под водой. У одной особи стрелолиста бывают три вида листьев (рис. 65), в зависимости от того, где лист развивается: под водой, на поверхности или на воздухе. Эти различия в форме листьев определяются степенью их освещенности, а набор генов в клетках каждого листа одинаков.

Для различных признаков и свойств организма характерна большая или меньшая зависимость от условий окружающей среды. Например, у человека цвет радужки и группа крови определяются только соответствующими генами, и условия жизни на эти признаки влиять не могут. А вот рост, вес, физическая выносливость сильно



Рис. 65. Различная форма надводных и подводных листьев стрелолиста

зависят от внешних условий, например от качества питания, физической нагрузки и др. Пределы модификационной изменчивости какого-либо признака называют **нормой реакции**. Норма реакции обусловлена генетически и наследуется.

Изменчивость признака иногда бывает очень большой, но она не может выходить за пределы нормы реакции. У одних признаков норма реакции очень широка (например, настриг шерсти с овец, молочность коров), а другие признаки характеризуются узкой нормой реакции (окрас шерсти у кроликов).

Из сказанного выше следует очень важный вывод. *Наследуется не сам признак, а способность проявлять этот признак в определенных условиях*, иными словами, *наследуется норма реакции организма на внешние условия*.

Итак, можно перечислить следующие основные характеристики модификационной изменчивости:

- модификационные изменения не передаются потомкам;
- модификационные изменения возникают у многих особей вида и зависят от воздействия окружающей среды;
- модификационные изменения возможны только в пределах нормы реакции, т. е. в конечном счете они определяются генотипом.

Наследственная изменчивость. Наследственная изменчивость обусловлена изменениями в генетическом материале и является основой разнообразия живых организмов, а также главной причиной эволюционного процесса, так как она предоставляет материал для естественного отбора.

Наследственная изменчивость проявляется в двух формах — **комбинативной** и **мутационной**.

В основе **комбинативной** изменчивости лежит половой процесс, в результате которого возникает огромный набор разнообразных генотипов.

В клетках каждого человека содержится 23 материнских и 23 отцовских хромосомы. При образовании гамет в каждую из них попадут лишь 23 хромосомы, и сколько из них будет от отца и сколько от матери — дело случая. В этом и кроется первый источник комбинативной изменчивости.

Вторая ее причина — кроссинговер. Мало того что каждая наша клетка несет хромосомы дедушек и бабушек, определенная часть этих хромосом получила в результате кроссинговера часть своих генов от гомологичных хромосом, принадлежавших ранее другой линии предков. Такие хромосомы называют **рекомбинантными**. Участвуя в формировании организма нового поколения, они приводят к неожи-

данным комбинациям признаков, которых не было ни у отцовского, ни у материнского организма.

Наконец, третья причина комбинативной изменчивости — случайный характер встреч тех или иных гамет в процессе оплодотворения.

Все три процесса, лежащие в основе комбинативной изменчивости, действуют независимо друг от друга, создавая огромное разнообразие всевозможнейших генотипов.

Возникновение изменений в наследственном материале, т. е. в молекулах ДНК, называют *мутационной изменчивостью*. Причем изменения могут происходить как в отдельных молекулах (хромосомах), так и в числе этих молекул. Мутации происходят под влиянием разнообразных факторов внешней и внутренней среды.

Впервые термин «мутация» был предложен в 1901 г. голландским ученым *Г. де Фризом*, описавшим самопроизвольные мутации у растений. Мутации появляются редко, но приводят к внезапным скачкообразным изменениям признаков, передающихся из поколения в поколение.

Изменчивость. Норма реакции. Модификационная изменчивость. Наследственная изменчивость. Комбинативная изменчивость. Мутационная изменчивость.

1. Какие виды изменчивости вам известны?
2. Каковы основные признаки модификационной изменчивости?
3. Что такое норма реакции?
4. Какие формы наследственной изменчивости вы знаете?
5. Каковы причины комбинативной изменчивости?

Так как степень проявления признака (в настоящее время сказали бы действия генов) зависит от условий внешней среды, то русским селекционером И. В. Мичуриным было предположено, что, меняя условия существования какого-либо гибридного растения, можно воздействовать и на то, какой признак (ген) проявится сильнее, а какой — слабее. Экспериментальным путем он установил, что гибриды чаще проявляют свойства, необходимые для существования именно в данных условиях. Мичурин скрещивал грушу южного сорта с дикой уссурийской грушей, а гибрид выращивал в условиях средней полосы России. При этом у растения проявлялись признаки холодоустойчивости, свойственные уссурийской груше. Это получило условное название «управление доминированием».

§ 47 Виды мутаций



1. Что такое мутации?
2. Каково значение мутаций?

Мутации могут затрагивать генотип в различной степени, поэтому их можно делить на *генные, хромосомные и геномные*.

Генные, или точечные, мутации. Такие мутации встречаются наиболее часто. Они возникают при замене нуклеотидов в пределах одного гена на другие нуклеотиды. Такие ошибки могут возникать в случае, если при репликации ДНК перед делением клетки вместо комплементарных пар азотистых оснований А—Т и Г—Ц появятся «неправильные» сочетания А—Ц или Т—Г. Так могут возникнуть мутации, которые при делениях будут передаваться следующим поколениям клеток, а если мутирует половая клетка — то и следующему поколению организмов. В результате деятельности «испорченного» гена будет синтезироваться белок с неправильной последовательностью аминокислот. Структура такого белка будет искажена, и он не сможет выполнять свои функции в организме. Но чаще в результате мутаций возникают неблагоприятные изменения.

Хромосомные мутации. Хромосомной мутацией называется значительное изменение в структуре хромосомы, затрагивающее несколько генов в пределах этой хромосомы (рис. 66). Например, может возникать так называемая *утрата*, когда отрывается концевая часть хромосомы и все гены, находившиеся в этой части, теряются. Такая хромосомная мутация в 21 хромосоме человека вызывает развитие острого лейкоза — *белокровия*, приводящего к смерти. Иногда хромосома утрачивает свою срединную часть. Такая хромосомная мутация называется *делецией*. Последствия делеции могут быть различными — от смерти или тяжелого наследственного заболевания до отсутствия каких-либо нарушений (если утеряна та часть ДНК, которая не несет информации о свойствах организма).

Еще один вид хромосомных мутаций — удвоение какого-либо участка хромосомы. При этом часть генов будет встречаться в хромосоме два раза. Этот процесс может происходить несколько раз — у дрозофилы в одной из хромосом нашли восьмикратно повторяющийся ген. Такой вид мутаций — *дупликация* — менее опасен для организма, чем утрата или делеция.

При *инверсии* хромосома разрывается в двух местах, и получившийся фрагмент, повернувшись на 180°, снова встраивается в мес-

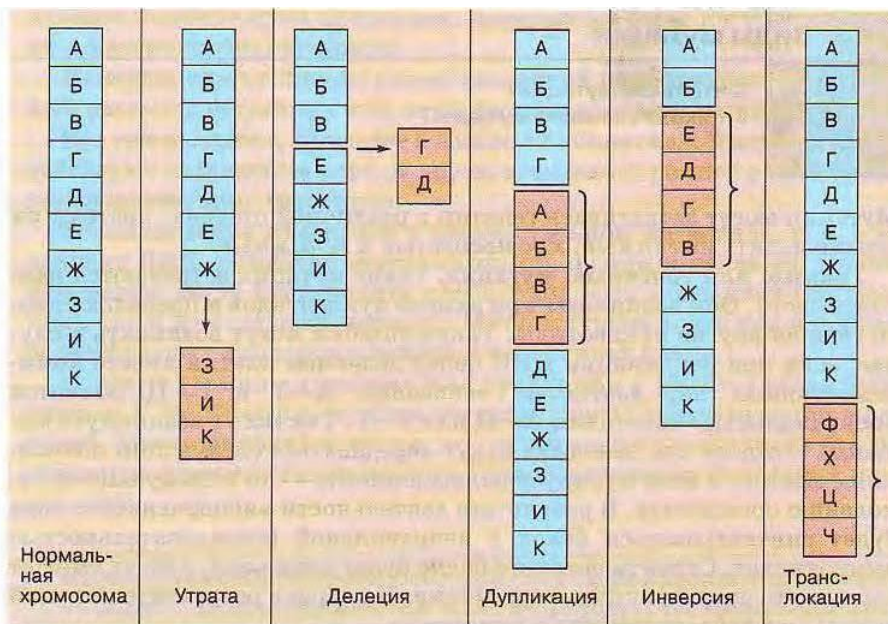


Рис. 66. Виды хромосомных мутаций

то разрыва. Например, в участке хромосомы содержатся гены АБВГДЕЖЗИК. Между Б—В и Е—Ж произошел разрыв, и фрагмент ВГДЕ перевернулся и встроился в этот разрыв. В результате хромосома будет иметь совсем другую структуру — АБЕДГВЖЗИК.

Еще один вид хромосомных мутаций — **транслокация**. При этой мутации участок хромосомы прикрепляется к другой хромосоме, негомологичной ей.

Хромосомные мутации чаще всего возникают при нарушениях процесса деления клеток, например при неравном кроссинговере, когда хромосомы обмениваются неравными участками и одна из гомологичных хромосом вообще лишается каких-то генов, а другая, наоборот, приобретает «лишние» гены, ответственные за какой-либо признак.

Геномные мутации. В этом случае в генотипе или отсутствует какая-либо хромосома, или, напротив, присутствует лишняя. Чаще всего такие мутации возникают, когда при образовании гамет в мейозе хромосомы какой-либо пары расходятся и обе попадают в одну гамету, а в другой гамете одной хромосомы хватать не будет. Как наличие лишней хромосомы, так и отсутствие нужной приводят к неблагопри-

ятным изменениям в фенотипе. Например, при нерасхождении хромосом у женщин могут образовываться яйцеклетки, содержащие две 21-е хромосомы. Если такая яйцеклетка будет оплодотворена, то на свет появится ребенок с **синдромом Дауна**.

Частным случаем геномных мутаций является **полиплоидия**, т. е. кратное увеличение числа хромосом в клетках в результате нарушений их расхождения в митозе или в мейозе. Соматические клетки таких организмов содержат $3n$, $4n$, $8n$ и т. п. хромосом — в зависимости от того, сколько хромосом было в гаметах, образовавших этот организм. Полиплоидия часто встречается у бактерий и растений, но очень редко — у животных. Многие виды культурных растений — полиплоиды. Так, полиплоидны три четверти всех культивируемых человеком злаков. Если гаплоидный набор (n) для пшеницы равен 7, то основной сорт, разводимый в наших условиях — мягкая пшеница, — имеет по 42 хромосомы, т. е. $6n$. Полиплоидами являются окультуренная свекла, гречиха и т. п. Как правило, растения-полиплоиды имеют повышенные жизнеспособность, размеры, плодовитость. В настоящее время разработаны специальные методы получения полиплоидов. Например, растительный яд колхицин способен разрушать веретено деления при образовании гамет, в результате чего получают гаметы, содержащие по $2n$ хромосом. При слиянии таких гамет в зиготе окажется $4n$ хромосом.

Генные, хромосомные и геномные мутации. Виды хромосомных мутаций: утрата, делеция, дупликация, инверсия, транслокация. Полиплоидия.

1. Какие виды мутаций вы знаете и каково их биологическое и практическое значение?
2. В чем отличие хромосомных мутаций от геномных?

Причины мутаций.

§ 48 Соматические и генеративные мутации



1. Каково значение мутаций в эволюционном процессе?
2. Какие мутации встречаются чаще — полезные или вредные?

Мутагенные факторы. Подавляющее число мутаций неблагоприятно или даже смертельно для организма, так как они разрушают регулированный на протяжении миллионов лет естественного отбора

целостный генотип. Однако мутации возникают постоянно, и способностью мутировать обладают все живые организмы. У каждой мутации есть какая-то причина, хотя в большинстве случаев мы не можем ее определить. Однако число мутаций можно резко увеличить, воздействуя на организм так называемыми **мутагенными факторами**.

К мутагенным факторам относят некоторые физические воздействия на организм. Сильнейшим мутагеном является **ионизирующее излучение** — электромагнитные волны с маленькой длиной волны, но с очень высокой энергией квантов. Такие кванты проникают в ткани организма, повреждая различные молекулы, и, в частности, молекулы ДНК. **Ультрафиолетовое излучение** также относится к коротковолновым, но его кванты не проникают глубоко и разрушают только поверхностные слои тканей. Вот почему светлокотким людям нельзя долго находиться летом на солнце — это приводит к увеличению риска возникновения рака и некоторых других заболеваний. Мутагенным фактором также является **повышенная температура**. Например, при выращивании мушек-дрозофил при температуре на 10 °С выше обычной число мутаций увеличивается втрое.

Сильнейшим мутагенным действием обладают соединения из многих классов **химических веществ**. Например, мутации вызывают соли свинца и ртути, формалин, хлороформ, препараты для борьбы с сельскохозяйственными вредителями. Некоторые красители из класса акридинов приводят к делециям и транслокациям в процессе репликации ДНК.

Относительно недавно выяснилось, что причиной мутаций могут быть **вирусы**. Размножаясь в клетках хозяина, вирусные частицы встраивают «хозяйские» гены в свою ДНК, а при заражении следующей клетки вносят в нее чужеродные гены.

Из сказанного становится ясным, как важно, чтобы в жизни нас окружало как можно меньше факторов, вызывающих мутации.

Мутации возникают часто. У человека 2—10% гамет имеют те или иные мутации, хотя, к счастью для нас, в подавляющем большинстве случаев они рецессивны и в дальнейшем не проявляются в фенотипе. Как же организмы борются за сохранение своего генотипа, защищаясь от действия мутагенных факторов? Оказывается, если в клетке при репликации ДНК возникает мутация, например замыкается «неправильная» связь между азотистыми основаниями соседних нуклеотидов одной нити ДНК (рис. 67, А), то специальные фер-

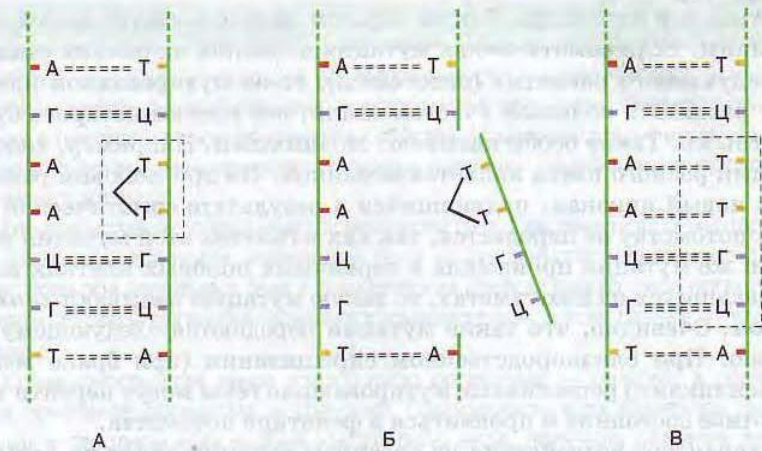


Рис. 67. Схема восстановления при повреждении ДНК: А — узнавание дефектного участка; Б — вырезание дефектного участка; В — встраивание правильной последовательности

менты опознают мутантный участок ДНК и вырезают его (рис. 67, Б). Затем другие ферменты достраивают фрагмент ДНК без «ошибок», используя как матрицу немутировавшую цепочку ДНК, и встраивают «правильный» фрагмент на место удаленного мутантного участка (рис. 67, В).

Итак, мутационная изменчивость имеет следующие основные характеристики:

- мутационные изменения возникают непредсказуемо, и в результате в организме могут появиться новые свойства;
- мутации наследуются и передаются потомству;
- мутации не имеют направленного характера, т. е. нельзя достоверно утверждать, какой именно ген мутирует под действием данного мутагенного фактора;
- мутации могут быть полезными или вредными для организма, доминантными или рецессивными.

Соматические и генеративные мутации. Если мутации возникают в любых клетках тела, кроме гамет, их называют **соматическими**. Если мутировала клетка растения, из которой затем разовьется почка, а впоследствии — побег, то все клетки этого побега будут мутантными. Так, на кусте черной смородины может возникнуть ветка с белыми или красными ягодами. При вегетативном размножении — в данном случае черенком этого побега — новые свойства будут на-

блюдаться и у потомства. Таким образом можно вывести новый сорт смородины. Если соматическая мутация возникла на ранних стадиях индивидуального развития (онтогенеза), то из мутированной клетки может развиваться большой участок ткани, все клетки которого будут мутантными. Такие особи называют *мозаиками*. Например, человек с глазами разного цвета является мозаикой. Но при половом размножении новый признак, появившийся в результате соматической мутации, потомству не передается, так как в гаметах этой мутации нет.

Если же мутация произошла в первичных половых клетках или в образовавшихся из них гаметах, то такую мутацию называют *генеративной*. Очевидно, что такие мутации передаются следующему поколению. При близкородственном скрещивании (при браке между родственниками) рецессивные мутировавшие гены могут перейти в гомозиготное состояние и проявиться в фенотипе потомства.

По характеру воздействия на организм мутации делят на *летальные, полумлетальные, нейтральные и полезные*.

Летальные мутации в клетках человеческого организма несовместимы с жизнью, и их обладатели погибают или в эмбриогенезе, или вскоре после рождения.

Полумлетальные мутации приводят к резкому ухудшению каких-либо процессов жизнедеятельности, что в большинстве случаев также рано или поздно приводит к смерти. У человека к таким мутациям относится гемофилия.

Нейтральные мутации — понятие относительное, так как любое изменение в такой отлаженной системе, как генотип, едва ли может быть неважным для организма. К таким мутациям относят, например, мутации в участках хромосом, которые не кодируют белков.

Полезные мутации, по-видимому, лежат в основе эволюционного процесса, приводя к появлению полезных для вида признаков. Эти признаки, закрепляясь естественным отбором, могут привести к образованию новой систематической единицы — подвида или даже вида.