



## Глава 6

# Разделяй и властвуй: деление клеток

### В ЭТОЙ ГЛАВЕ...

- » Поймем, зачем клетки воспроизводят себя и как происходит репликация ДНК
- » Выясним, как в ходе митоза образуются точные копии клеток
- » Узнаем, как в процессе мейоза образуются яйцеклетки и сперматозоиды
- » Оценим силу генетического разнообразия

**Ч**тобы расти и размножаться, все живые существа на нашей планете способны к воспроизводству собственных клеток. При бесполом размножении клетки, генетически идентичные родительским, образуются путем митоза. При половом размножении клетки делятся путем особого процесса, называемого *мейозом*. В результате мейоза дочерние клетки содержат лишь половину генетической информации родительской клетки. Благодаря мейозу и половому размножению возникло огромное генетическое разнообразие среди потомков и, следовательно, в популяциях живых организмов. В этой главе мы выясним, почему клетки делятся, и узнаем, как происходит каждый из типов деления клеток. Кроме этого, вы узнаете, как половое размножение вносит вклад в видовое разнообразие на Земле.

## Воспроизведение: продолжать в том же духе

Биология — это наука, изучающая о жизни все. И, думая об этом, вы понимаете, что жизнь заключается в ее продолжении: живые существа из поколения в поколение передают важную генетическую информации, и все это продолжается в том же духе миллионы лет. Конечно же, это свойство жизни является одним из ключевых отличий живых организмов от неодушевленных предметов. Разве вы когда-либо видели стул или стол, воспроизводящий сам себя? Только живые существа способны передавать генетическую информацию и воспроизводить себе подобных.

В процессе репродукции клетки вначале создают копии всех своих составляющих, включая ДНК, а затем делятся, образуя новые клетки. Если клетка создает точную копию себя, значит, она осуществляет бесполое размножение.

Одноклеточные прокариоты, каковыми являются бактерии, размножаются бесполом путем способом бинарного деления. Бактерии способны делиться быстро, и этот процесс занимает у них от 10 до 20 минут. Хотя некоторые одноклеточные эукариоты, а также индивидуальные клетки многоклеточных эукариот тоже размножаются бесполом путем, они используют для этого процесс митоза (подробнее о митозе вы узнаете из раздела “Митоз: всем сестрам по серьгам”). Если клетки производят клетки, содержащие лишь половину генетической информации родительской клетки, значит, они осуществляют половое размножение. Особый тип деления клеток при половом размножении известен как мейоз (о нем подробнее рассказывается в разделе “Мейоз: детка, это все про секс”).



ЗАПОМНИ!

Клетки делятся по следующим важным причинам.

- » **Для роста организма.** Жизнь человека (и не только) начинается с единственной клетки (зиготы), которая образуется при слиянии сперматозоида отца с яйцеклеткой матери. Во взрослом организме человека насчитывается уже 10 миллиардов разных клеток. Все они произошли от зиготы и ее потомков и образовались в результате митоза. Когда мы наблюдаем, как растения становятся выше, а детеныши животных превращаются во взрослых животных, мы видим митоз в действии.
- » **Для репарации.** Правдой жизни является то, что клетки изнашиваются, и их нужно заменять. Например, клетки эпителия кожи постоянно отмирают и отшелушиваются с ее поверхности. Если бы наш организм не мог замещать отмершие клетки молодыми, мы бы со временем лишились кожных покровов. При различных ранениях наш организм также создает необходимые для репарации тканей клетки путем митоза.
- » **Для продолжения вида.** При бесполом размножении одноклеточные организмы создают точные копии себя с целью оставить

потомство. При половом размножении половые клетки, называемые гаметами (сперматозоид и яйцеклетка, несущие половину генетической информации родительских клеток), сливаются, и в результате такого слияния создается новый организм, который обладает полным набором хромосом.

## Репликация ДНК: объяснение простыми словами

Если клетка собирается делиться, вначале она должна создать копии всех своих составляющих. Она растёт, образует больше органелл (подробная информация об органеллах была представлена в главе 4) и копирует свою генетическую информацию, содержащуюся в ДНК. Таким образом, каждая из новых клеток будет обеспечена всем необходимым. Процесс создания копий генетического материала клетки называется *репликацией ДНК*, а исходные нити ДНК служат матрицей для сборки новых нитей.

Особенно важно, чтобы каждая новая клетка получила точную копию генетической информации, потому что от этого зависит структура и корректное функционирование новой клетки.

Основные этапы репликации таковы.

- » Сначала материнские цепи ДНК разделяются путем расхождения нуклеотидов в разные стороны. (В главе 3 есть рисунок, показывающий строение ДНК.) Это происходит не во всей молекуле, а на каком-то определенном участке. Участок, на котором ДНК находится в частично развернутом состоянии, называется *вилкой считывания*. (Она изображена в виде Y-образной области на рис. 6.1.)
- » Фермент считывает генетический код материнских цепей и выстраивает новые по принципу *комплементарности*. Чтобы построить комплементарную цепь, ДНК-полимераза пользуется определенными правилами: аденин (А) всегда соединяется с тиминном (Т), а цитозин (С) — с гуанином (G) (подробнее о нуклеотидах — в главе 3). Если, например, в материнской цепи в определенном положении был А, в синтезируемой дочерней цепи на это место с помощью ДНК-полимеразы станет Т. Таким образом, когда создание комплементарных пар закончится, каждая родительская цепь получит новую партнерскую цепочку.



ЗАПОМНИ!

В результате репликации возникают две нити ДНК, каждая из которых содержит одну родительскую нить и одну дочернюю комплементарную первую нить. Другими словами, каждая из образовавшихся

нитей является одновременно “наполовину старой” и “наполовину новой”, а сам такой принцип репликации называют *полуконсервативным процессом*.

Кроме ДНК-зависимой ДНК-полимеразы, в процессе репликации участвуют и другие ферменты (схематически их действие показано на рис. 6.1).

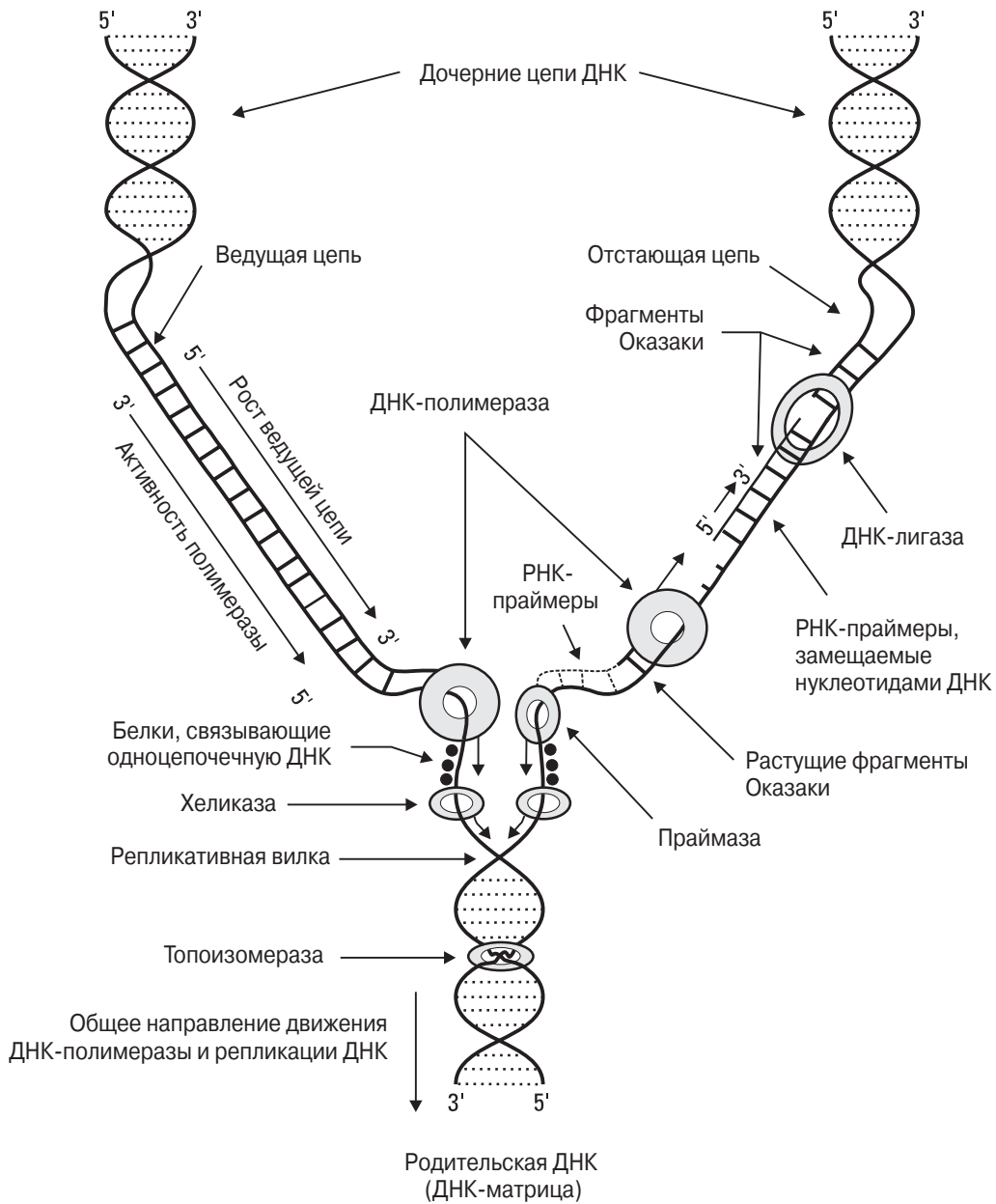
- » **Хеликаза** разрывает водородные связи между комплементарными нитями родительской ДНК и таким образом обеспечивает их раскручивание.
- » **Праймаза** синтезирует короткие комплементарные родительской ДНК фрагменты РНК, называемые *праймерами*. Праймеры служат затравкой для начала синтеза ДНК с помощью ДНК-полимеразы.
- » **ДНК-полимераза I** заполняет нуклеотидами пробелы между так называемыми фрагментами Оказаки после удаления РНК-праймеров. Этот фермент слегка отличается от *ДНК-полимеразы*, которая синтезирует большую часть новой нити ДНК. (ДНК-полимераза на самом деле называется *ДНК-полимеразой III*, но мы для простоты будем употреблять первое название.)
- » **ДНК-лигаза** сшивает фрагменты Оказаки, а также заделывает разрывы в остове новой нити ДНК путем создания ковалентных (в данном случае фосфодиэфирных) связей.

Материнские цепи двойной спирали ДНК являются *антипараллельными*, т.е. характеризуются противоположной полярностью. Дело в том, что с одного конца к сахару дезоксирибозе в положении 3' (читается “3 штрих”) присоединена гидроксильная группа (ОН), а с другого конца в положении 5' находится остаток фосфорной кислоты. Противоположные нити ДНК ориентированы таким образом, что напротив 3'-конца одной из них расположен 5'-конец другой. Цепи ДНК так перевернуты друг относительно друга для того, чтобы между азотистыми основаниями, пары которых образуют “ступеньки” спирали, смогли правильно сформироваться водородные связи.

Антипараллельная направленность цепей родительской ДНК создает определенные трудности при репликации. Дело в том, что одной из особенностей ДНК-полимеразы является то, что этот фермент способен удлинять строящуюся цепочку ДНК только в определенном направлении. Построение дочерних цепей должно идти строго по шаблону, а родительские цепи направлены противоположно друг другу. Как же природа решила эту проблему? Построение двух новых нитей ДНК происходит несколькими способами.

- » **Одна из новых цепей ДНК**, называемая *ведущей*, удлиняется в виде *непрерывной* нити. Взгляните на рис. 6.1. Вы заметили, что новая нить ДНК

с левой стороны удлиняется беспрепятственно? Построение новой молекулы ДНК всегда идет в направлении от 5'-конца к 3'-концу, т.е. ее 3'-конец направлен в сторону движения репликативной вилки, поэтому ДНК-полимераза может непрерывно синтезировать новую нить.



© John Wiley & Sons, Inc.

Рис. 6.1. Репликация ДНК

» **Вторая** цепь, называемая **отстающей**, строится **по частям**. Снова взгляните на рис. 6.1. Вы заметили, что правая сторона репликативной вилки выглядит достаточно запутанной? Это связано с тем, что репликативный процесс здесь осуществляется не так гладко. 3'-конец новой цепи с этой стороны направлен в сторону, противоположную движению репликативной вилки. Каким же образом происходит синтез этой цепи, если ДНК-полимераза способна присоединять нуклеотиды только к 3'-концу? Оказалось, что для этого вначале с помощью фермента праймазы синтезируются короткие отрезки РНК (всего несколько рибонуклеотидов), комплементарные родительской цепи ДНК. К 3'-концу затравки ДНК-полимераза присоединяет около 2000 нуклеотидов, в результате чего образуются небольшие отрезки, получившие название *фрагментов Оказаки*.<sup>1</sup> Последовательность фрагмента Оказаки комплементарна соответствующему участку родительской цепи. После окончания синтеза нового фрагмента фермент ДНК-полимераза I удаляет РНК затравку, последовательно отщепляя один за другим рибонуклеотиды и замещая их соответствующими дезоксирибонуклеотидами. В этом случае затравкой выступает 3'-конец предыдущего фрагмента Оказаки. Вновь образованный фрагмент Оказаки сшивается с отстающей цепью ДНК с помощью фермента ДНК-лигазы, который катализирует образование фосфодиэфирной связи между гидроксильной группой в положении 3' отстающей цепи и фосфатной группой в положении 5' нового фрагмента Оказаки.<sup>2</sup>



ЗАПОМНИ!

Таким образом, в результате репликации образуются две двухцепочечные нити ДНК, каждая из которых состоит из комплементарных друг другу дочерней и родительской нитей. Одна из дочерних нитей, являющаяся ведущей, реплицируется последовательно и непрерывно в направлении 5' (3', т.е. ее 3'-конец направлен в сторону репликативной вилки. Такой непрерывный синтез возможен потому, что фермент ДНК-полимераза способен присоединять нуклеотиды только с 3'-конца, но не может с 5'-конца, т.е. направление построения цепи совпадает с направлением действия ферментов. В то же время построение отстающей цепи происходит в виде множества мелких отрезков (фрагментов Оказаки), 3'-концы которых направлены от репликативной вилки. Затем эти фрагменты сшиваются, образуя отстающую цепь.

<sup>1</sup> Названы в честь японского ученого Рейджи Оказаки и его жены, впервые обнаруживших их в 1968 г. Ученые предположили, что синтез ДНК происходит путем образования коротких фрагментов, которые затем сшиваются ферментом лигазой. — *Примеч. ред.*

<sup>2</sup> По материалам Ленинджер А. *Основы биохимии*: В 3-х т. Т. 3. Пер. с англ. — М.: Мир, 1985. — 320 с. — *Примеч. ред.*

# Клеточное деление: долой старое, даешь новое

*Клеточное деление* — это процесс, в котором образуются новые клетки с целью замены старых, для восстановления поврежденных тканей, а также для роста и воспроизведения. Способные к делению клетки проводят часть времени, просто выполняя свои функции. Остальное время они посвящают делению. Период жизни клетки от момента ее образования из материнской клетки до момента ее собственного деления называют *клеточным циклом*. Иными словами, это смена фаз деления и просто функционирования клетки. Клеточный цикл состоит из нескольких специфических этапов.

- » Часть клеточного цикла между двумя делениями называется *интерфазой*. В этот период клетки выполняют свои обычные задачи. Так, например, одноклеточные организмы, заняты поиском еды и растут, а клетки многоклеточного организма, например наши клетки, осуществляют свои специализированные функции. Это могут быть клетки кожи, выполняющие защитные функции, или клетки жировой ткани, накапливающие энергетические запасы.
- » Получив специальный сигнал, клетка запускает процесс деления, который может быть либо *митозом*, либо *мейозом*.
  - Размножающиеся бесполом путем клетки (например, клетки кожи) делятся путем митоза, при этом образуются клетки, полностью идентичные родительским.
  - В клетках, участвующих в половом размножении, запускается процесс, называемый мейозом, или редукционным делением, в результате которого образуются специализированные половые клетки, называемые у животных *гаметами*, а у растений, грибов и простейших — *спорами*. Половые клетки содержат половину генетической информации родительской клетки. В организме человека только клетки в половых железах (*гонадах*) образуются в результате мейоза. У мужчин гонадами являются яички, или тестикулы, а у женщин — яичники.<sup>3</sup> В яичках образуются гаметы, называемые *сперматозоидами*, а в яичниках — гаметы, называемые *яйцеклетками*.

Процессы митоза и мейоза имеют много общего, однако между ними есть существенные отличия (табл. 6.1). Оба процесса, включая интерфазу, будут рассмотрены ниже.

<sup>3</sup> Вообще говоря, у животных мужские половые железы называют *семенниками*, но у человека их принято называть яичками. — *Примеч. ред.*

## Интерфаза: расставим все на свои места

Во время интерфазы клетки осуществляют свойственные им функции. Например, нервные клетки (нейроны) передают сигналы, железистые клетки секретируют гормоны, мышечные клетки (миоциты) сокращаются. Если клетка получает сигнал к делению, она растет, создает копии всех своих органоидов и молекул и образует специальные структуры, необходимые для организованного процесса деления. (*Inter* означает “между”, поэтому *интерфаза* буквально означает “фаза между делениями”).

**Таблица 6.1. Сравнительная характеристика митоза и мейоза**

Митоз	Мейоз
Для завершения процесса достаточно одного деления	Для полного завершения процесса необходимы два отдельных деления
Конъюгации хромосом не происходит	Для завершения профазы I гомологичные хромосомы тесно сближаются
Обмен участками гомологичных хромосом не происходит	Кроссинговер происходит. Он является одной из важных составляющих мейоза, поскольку приводит к перераспределению генетической информации и, следовательно, к генетической изменчивости
Сестринские хроматиды расходятся во время анафазы	Сестринские хроматиды расходятся только во время анафазы II, а во время анафазы I расходятся гомологичные хромосомы
Дочерние и родительские клетки содержат одинаковое количество хромосом, это значит, что они диплоидны	В дочерних клетках присутствует только половина родительских хромосом, т.е. дочерние клетки гаплоидны
Генетическая информация в дочерних клетках и родительских клетках идентична	Дочерние клетки отличаются генетически от родительских клеток
У некоторых организмов митоз выполняет функцию бесполого размножения, а для других он необходим для роста, регенерации тканей, замены отмерших клеток	В результате мейоза образуются гаметы или споры, что является первым этапом репродуктивного процесса у размножающихся половым путем организмов, в том числе животных и растений



ЗАПОМНИ!

Как видно на рис. 6.2, ядерная мембрана в период интерфазы остается интактной. Хроматин в интерфазе рассеян в кариоплазме, индивидуальные хромосомы не видны под микроскопом. Собирающиеся делиться клетки в интерфазе создают копию своей ДНК.



В интерфазе выделяют три стадии.



ЗАПОМНИ!

- » **G<sub>1</sub>-фаза** — обычно самая длинная часть клеточного цикла, во время которой клетка растет и образует свои компоненты. Каждая хромосома содержит единственную *двухцепочечную* ДНК, иными словами, каждая молекула ДНК состоит из двух партнерских, комплементарных друг другу нитей.  
Некоторые клетки фактически всю жизнь находятся в G<sub>1</sub>-фазе. Такие клетки, например нейроны, никогда не делятся, вместо этого они просто выполняют свои обычные функции, никогда не покидая G<sub>1</sub>-фазу своего цикла.
- » **S-фаза** — фаза подготовки к делению. Во время этой фазы происходит репликация ДНК, когда каждая ее молекула точно копируется, создавая абсолютно идентичные *сестринские хроматиды* (пары идентичных молекул ДНК), которые остаются соединенными друг с другом в каждой реплицированной хромосоме. На рис. 6.2 реплицированные хромосомы представлены на участке, обозначенном “профаза”. Как нетрудно заметить, каждая такая хромосома напоминает букву X и представлена двумя одинаковыми сестринскими хроматидами, удерживаемыми *центромерой*. Центромера — не содержащий генов участок хромосомы, к которому крепятся нити веретена деления.
- » **G<sub>2</sub>-фаза** — премитотическая фаза интерфазной стадии клеточного цикла. Во время этой фазы в клетке продолжается интенсивный синтез белков, особенно цитоскелетных, образование митохондрий и хлоропластов (в растительных клетках), увеличение энергетических запасов. В делящихся клетках цитоскелетные белки, похожие под микроскопом на тонкие нити и поэтому называемые *нитями*, обеспечивает далее в процессе митоза расхождение и правильное распределение хромосом между дочерними клетками (поэтому эту структуру называют *веретеном деления*). Нити веретена специфически распределяются по клетке во время митоза, образуя *митотическое веретено*, которое изображено на рис. 6.2 в виде волнистых линий.

## Митоз: всем сестрам по серьгам

После окончания периода интерфазы клетки, которые собрались делиться, вступают в следующую фазу клеточного цикла — митоз, во время которого клетка завершает последние приготовления перед предстоящим разделением. Разнообразные процессы, проходящие в клетке во время митоза, обеспечивают распределение генетического материала между будущими дочерними клетками

точно поровну (в своем роде клетки эукариот являются “идеальными родителями”, полностью избегающими споров и обид между “детьми” — дочерними клетками).

Митоз состоит из четырех этапов, четвертый инициирует запуск последней фазы клеточного цикла — *цитокинеза*, когда, наконец, происходит окончательное разделение материнской клетки на две дочерние. Подробнее о всех этапах митоза — в следующих разделах главы.

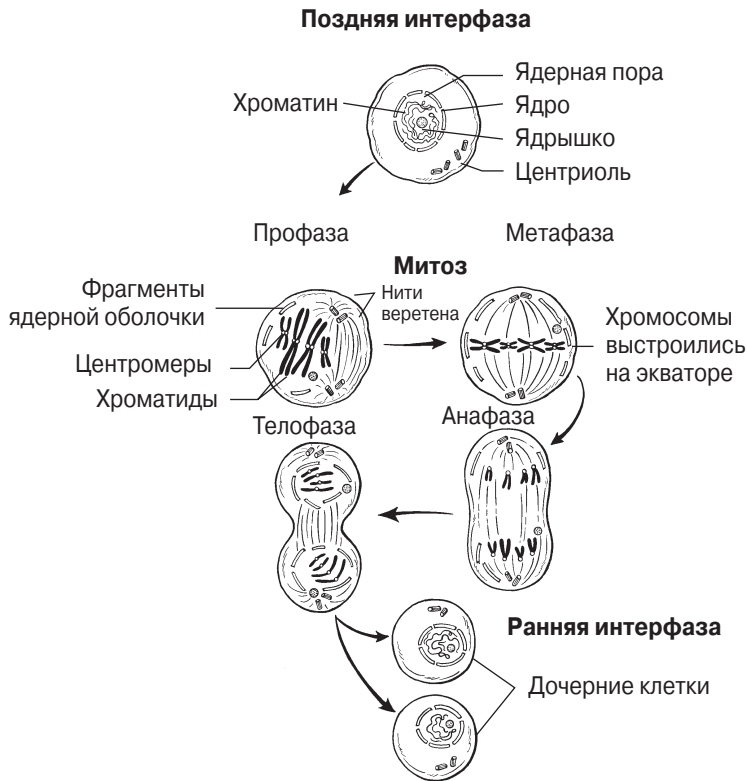


Иллюстрация Kathryn Born, MA

Рис. 6.2. Интерфаза и митоз

### Четыре фазы митоза

Несмотря на то что клеточный цикл является процессом, когда одна стадия перетекает в другую, в митозе все же выделяют четыре фазы, в каждой из которых происходят важные события: *профазу*, *метафазу*, *анафазу* и *телофазу*.

- » **Профаза.** Хромосомы клетки скручиваются в плотные спирали (конденсируются) и становятся заметны в световой микроскоп (как мы помним, в интерфазе ДНК рассеяна по кариоплазме ядра в виде длинных тонких нитей, которые не различимы при световой микроскопии). Во время профазы центриоли расходятся к полюсам клетки, формируется веретено деления (митотическое веретено), нити (микротрубочки) которого затем связываются с центромерами хромосом. В конце профазы происходит растворение ядрышек и ядерной оболочки.
- » **Метафаза.** Оказавшиеся в цитоплазме хромосомы беспорядочно двигаются и, случайно оказавшись у полюсов клетки, соединяются с микротрубочкой веретена деления в районе центромеры (кинетохора). Растущая микротрубочка толкает хромосому к середине клетки. Удлиняющаяся от противоположного полюса клетки другая микротрубочка в какой-то момент соединяется с кинетохором сестринской хроматиды. Другими словами, нити веретена, удлиняющиеся от противоположных полюсов клетки, толкают хромосомы с двух сторон к середине клетки, выстраивая их в ряд вдоль экватора клетки (*meta* означает “средняя часть”, именно поэтому стадию митоза, когда хромосомы выстроены в ряд по центру клетки, назвали метафазой). Чтобы лучше понять что к чему, взгляните на ту часть рис. 6.2, которая обозначена “метафаза”.
- » **Анафаза.** В анафазе центромеры реплицированных хромосом разъединяются, а прикрепленные к центромере нити митотического веретена каждой из сестринских хроматид (дочерних хромосом) растягивают их к разным полюсам клетки (на рис. 6.2 — часть, обозначенная как “анафаза”). Следовательно, каждая из будущих двух дочерних клеток будет обеспечена точной копией каждой молекулы ДНК родительской клетки.
- » **Телофаза** — конечная фаза митоза (и мейоза). Клетка готовится к разделению надвое. Вокруг групп хроматид, собранных на противоположных полюсах клетки, формируются новые ядерные оболочки. Как видно на рис. 6.2, каждое из двух дочерних ядер содержит копию каждой хромосомы родительской клетки. В телофазе после образования дочерних ядер хромосомы внутри них снова деспирализуются, и хроматин рассеивается по нуклеоплазме, формируются и становятся видимыми новые ядрышки, нити митотического веретена исчезают, происходит разделение цитоплазмы.



СОВЕТ

По существу, происходящие в телофазе и профазе события противоположны друг другу.

## Понаблюдаем, как с помощью цитокинеза дочерние клетки начинают самостоятельную жизнь



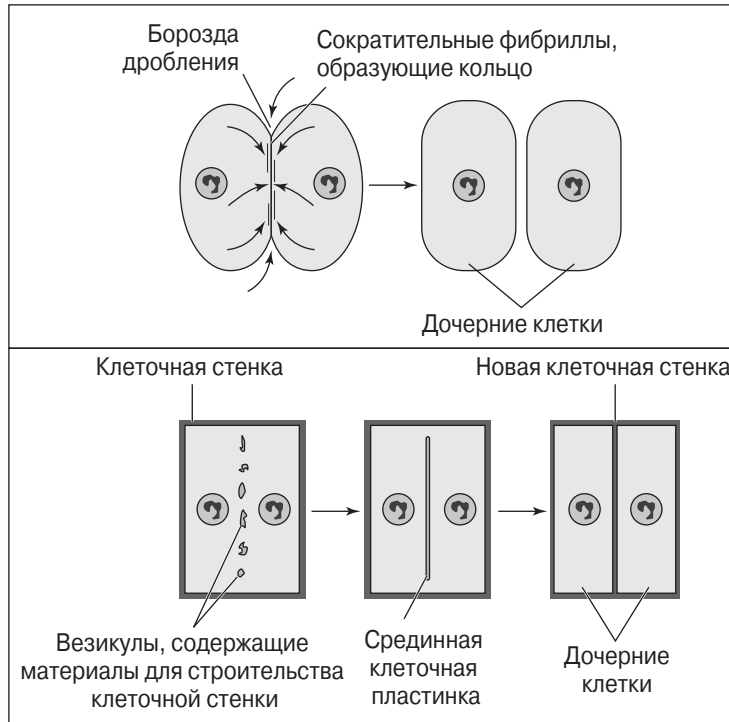
ЗАПОМНИ!

Заключительная стадия деления клетки называется *цитокинезом* (*cyto* — это “клетка”, а *kinesis* — движение, т.е. буквально цитокинез означает “движущиеся клетки”). Обычно он происходит после формирования дочерних ядер. (Проще говоря, во время цитокинеза каждое новое дочернее ядро обзаводится собственной клеткой.) К началу цитокинеза органеллы клетки примерно поровну распределены возле полюсов клетки.

В животных и растительных клетках цитокинез происходит по-разному (рис. 6.3).

- » В животных клетках цитокинез начинается с выпячивания эластичной цитоплазматической мембраны в экваториальной зоне клетки, в результате чего в центре клетки образуется так называемая *борозда дробления*. Под мембраной клетки в районе ее экватора располагаются сократительные фибриллы (микрофиламенты), которые образуют своего рода кольцо. Это кольцо, сжимаясь, в конце концов приводит к разделению клетки надвое способом перетяжки. (Представьте, что у вас в руках шарик из теста, и вы большим и указательным пальцем постепенно сжимаете его, пока тесто не разделится на два шарика.)
- » В растительных клетках новая клеточная стенка формируется по центру. Поскольку клеточная стенка у растений довольно жесткая, растительные клетки не могут вжаться и разделиться пополам. Вместо этого в растительной клетке происходит следующее: везикулы доставляют строительный материал для клеточной стенки в центр клетки, где постепенно сливаются вместе, образуя так называемую *срединную клеточную пластинку*, которая делит материнскую клетку на две дочерние. Фактически везикулы — это образованные мембраной пузырьки, которые транспортируют материал клеточной стенки. При их слиянии образуются плазматические мембраны новых клеток, а материал для образования клеточной стенки секретируется наружу между двумя новыми мембранами.

После завершения цитокинеза новые клетки сразу же переходят в  $G_1$ -фазу интерфазы. К сожалению, никто не остановится, чтобы поаплодировать потрясающему завершению процесса митоза, а зря! Ведь митоз является основой обновления и воспроизводства.



© John Wiley & Sons, Inc.

Рис. 6.3. Цитокинез

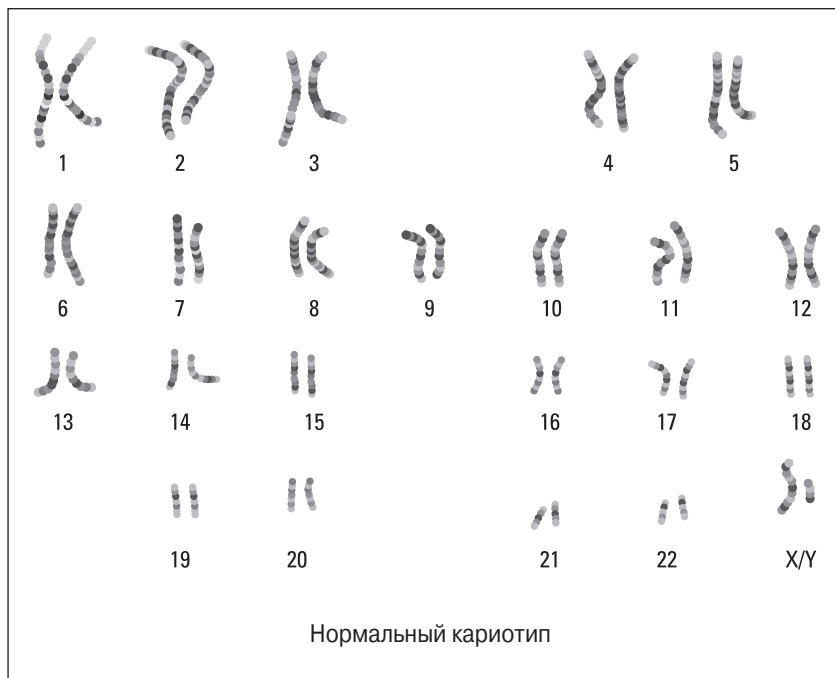
## Мейоз: детка, это все о сексе

Мейоз — это действительно уникальный процесс, поскольку в результате него образуются клетки, несущие только половину *хромосом* родительской клетки. Геном человека состоит из 46 хромосом, образующих 23 пары, которые можно отсортировать по физическому подобию, а их микрофотографии расположить в ряд по мере убывания их длины (половые хромосомы (X и Y) обычно располагают в конце ряда), создав таким образом наглядную хромосомную карту организма — *кариотип*. Две совпадающие по форме хромосомы каждой пары называются *гомологичными* (от слова *homo* — “одинаковый”). Это значит, что в одинаковых участках таких хромосом расположены *аллельные* гены, т.е. гены, отвечающие за разное проявление одного и того же признака. В каждой паре гомологичных хромосом одна из них — материнская, а вторая — отцовская. Другими словами, в каждой из них содержится по одному аллелю одного и того же гена, переданного от матери и отца соответственно. Исключение составляют только гены, локализованные в X- и Y-хромосомах (если речь идет о мужчине).



ЗАПОМНИ!

Как сказано выше, каждая из гомологичных хромосом несет один и тот же тип генетической информации. Если в одной из них расположен ген, отвечающий, скажем, за цвет глаз, то в другой из них этот же ген будет находиться в том же самом месте (локализация). В каждой клетке один и тот же ген встречается в двух вариациях, по одной в каждой хромосоме. Информация, закодированная в каждом из аллельных генов, может несколько отличаться одна от другой. Например, один из них отвечает за светлый оттенок глаз, а другой — за темный, но, повторяем, в обеих гомологичных хромосомах локализация гена цвета глаз будет одинаковой.



© John Wiley & Sons, Inc.

Рис. 6.4. Кариотип человека

В сперматозоидах и яйцеклетках человека, в его *гаметах*, содержится всего 23 хромосомы. При половом размножении (рис. 6.5) сперматозоиды и яйцеклетки сливаются вместе, чтобы дать начало новому организму, в клетках которого будет нормальное число хромосом — 46. Если бы в гаметах содержался полный набор хромосом, то образующаяся в результате слияния разнополюх гамет *зигота* содержала бы удвоенное количество генетической информации. При образовании гамет не просто получают любые 23 хромосомы, а получают по одной из каждой гомологичной пары. В противном случае в зиготе был

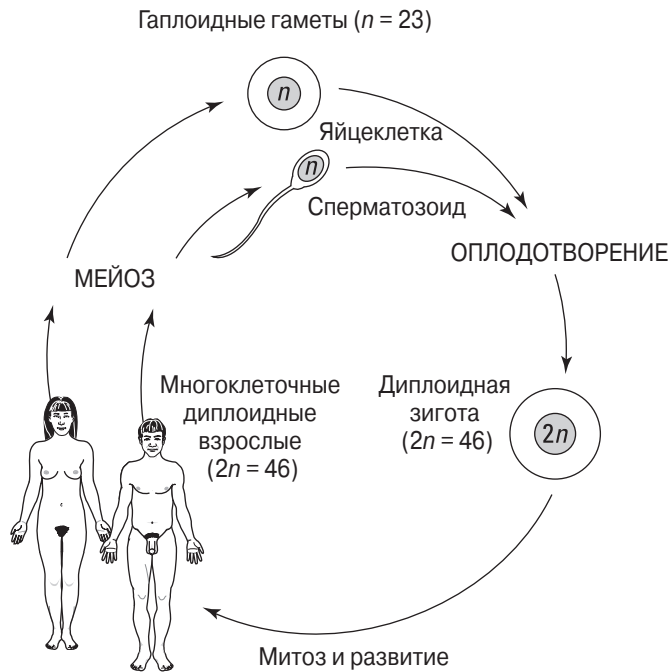
**118** ЧАСТЬ 2 А теперь пара слов о сексе: воспроизводство клеток...

бы избыток одних хромосом, а другие бы попросту отсутствовали. Этот вновь образованный организм не обладал бы правильной генетической информацией и, скорее всего, был бы нежизнеспособен.



ЗАПОМНИ!

Мейоз — это способ деления клетки, при котором происходит уменьшение (редукция) количества хромосом вдвое, т.е. гаметы получают по одной хромосоме каждого типа. У людей в результате мейоза гамета получает по одной хромосоме от каждой из 23 пар. Следовательно, в каждой гамете содержится так называемое *гаплоидное* число хромосом, или одинарный набор. При слиянии двух разнополюх гамет наборы их хромосом объединяются и образуется зигота, обладающая нормальным *диплоидным* набором из 46 хромосом (по две каждого типа).



© John Wiley & Sons, Inc.

Рис. 6.5. Жизненный цикл человека

Во время мейоза происходит два клеточных деления, называемые *мейозом I* и *мейозом II*.

» Во время первого мейотического деления гомологичные хромосомы разбиваются на пары и расходятся по двум дочерним клеткам,

каждая из которых получает по одной паре реплицированных хромосом. (Вспомните, что мейоз следует за интерфазой, в которой в результате репликации ДНК образуется копия каждой из хромосом. Эти копии, называемые *сестринскими хроматидами*, соединены вместе, образуя реплицированные хромосомы. На рис. 6.6 в части, обозначенной как “Нормальный мейоз”, видно, что после мейоза I хромосомы все еще имеют X-образную форму.)

- » Во время второго мейотического деления каждая новая дочерняя клетка получает одну сестринскую хроматиду от каждой реплицированной хромосомы. По окончании мейоза II каждая из четырех дочерних клеток обладает одной хромосомой из каждой пары, а сами хромосомы больше не реплицируются. (Обратите внимание (рис. 6.6, часть “Нормальный мейоз”), что в четырех дочерних клетках сестринских хроматид нет.)

У людей мужского пола мейоз начинается после периода полового созревания. Диплоидные клетки в яичках подвергаются мейозу, образуя гаплоидные клетки, которые становятся сперматозоидами. Этот процесс затем непрерывно продолжается на протяжении всей жизни мужчины, обеспечивая постоянное образование новых “свежих” половых клеток.

У женщин процесс образования гамет намного сложнее. Прежде всего, он начинается еще во время внутриутробного периода развития. В возрасте 11-12 лет диплоидные клетки фетального яичника вступают в процесс мейоза, который... практически сразу останавливается. В таком состоянии на самой ранней стадии мейоза I клетки остаются до наступления полового созревания. Появление месячного гормонального цикла является пусковым крючком для продолжения мейоза и образования гаплоидных яйцеклеток. (Не больше одной в месяц — и не толкайтесь, пожалуйста!) Обычно за цикл образуется только одна яйцеклетка, но случаются исключения, и тогда при оплодотворении могут родиться двойняшки, тройняшки и так далее. Остальные гаплоидные клетки разрушаются.



ЗАПОМНИ!

Когда сперматозоид и яйцеклетка, каждый с 23 хромосомами, сливаются в процессе оплодотворения, диплоидное состояние возобновляется. Последующие деления путем митоза приводят к формированию полноценного человека.



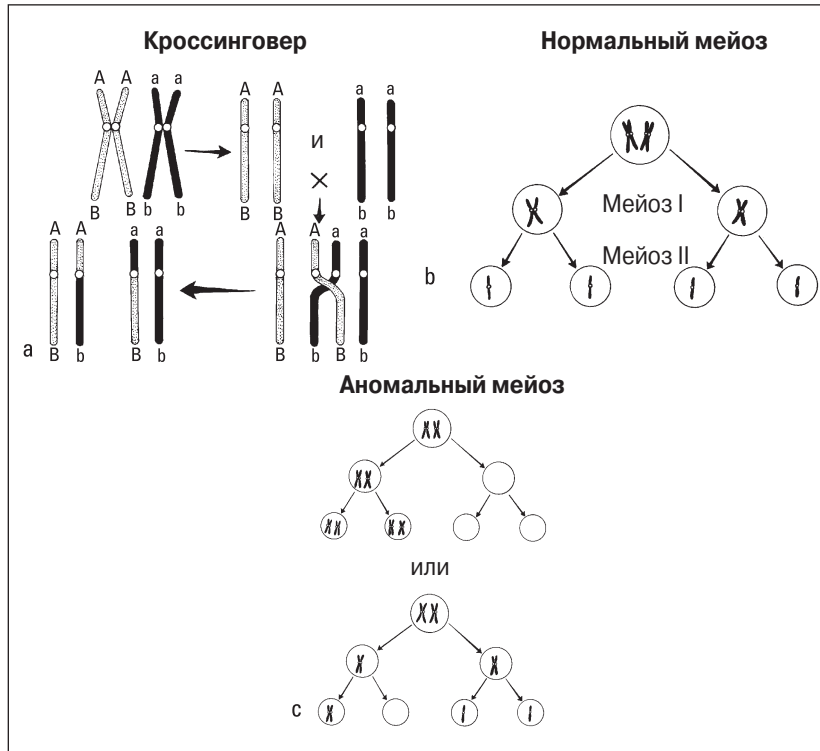
СОВЕТ

Фазы мейоза и митоза похожи и даже имеют аналогичные названия, поэтому отличить их иногда бывает сложно, что может вызвать определенные затруднения при изучении. Просто запомните, что ключевое отличие этих двух процессов состоит в том, как меняется количество хромосом.

В следующем разделе фазы мейоза I и мейоза II рассмотрены детально.

**120** ЧАСТЬ 2 А теперь пара слов о сексе: воспроизводство клеток...





© John Wiley & Sons, Inc.

Рис. 6.6. Кроссинговер, мейоз и нерасхождение

## Мейоз I

Мейоз I состоит из нескольких этапов.

» **Профаза I.** На этой стадии хромосомы скручиваются в тугие спирали и становятся видимыми в микроскоп, разрушается ядерная оболочка и ядрышки, образуются нити веретена, которые связываются с хромосомами. Но это не все. В профазе I происходит одно чрезвычайно важное для дальнейшего успешного расхождения гомологичных хромосом событие, когда состоящие из сестринских хроматид гомологичные хромосомы тесно сближаются, и происходит обмен гомологичными участками. Это событие называют *синапсисом*.

Синапсис случается, когда две хромосомы из каждой пары сближаются и сцепляются друг с другом. Синапсис начинается, когда гомологичные реплицированные хромосомы, состоящие из двух сестринских хроматид, укладываются рядом, тесно сближаясь друг с другом (конъюгируя) и образуя структуру из четырех хроматид, называемую *тетрадой*. В этот момент между двумя гомологичными хромосомами может произойти обмен равноценными отрезками ДНК. Такое



ЗАПОМНИ!



ЗАПОМНИ!

событие носит название *кроссинговера* (см. часть рис. 6.6, обозначенную как “Кроссинговер”). В результате такого обмена генетическим материалом образуются четыре полностью уникальные хроматиды.

Кроссинговер между гомологичными реплицированными хромосомами в профазу I мейоза повышает генетическую изменчивость образуемых в организме половых клеток. Каждый раз при мейозе кроссинговер происходит несколько иначе, каждый раз по-новому тасуя “генетическую колоду”. Кроссинговер является одной из причин того, что родные братья и сестры могут быть абсолютно не похожи друг на друга.

- » **Метафаза I.** На этой стадии хромосомы максимально спирализованы. Пары гомологичных хромосом, в сумме обладающие четырьмя хроматидами, выстраиваются в ряд вдоль экватора клетки, образуя метафазную пластинку. Хромосомы соединены с нитями веретена деления.
- » **Анафаза I.** В анафазе I оба члена каждой гомологичной пары расходятся к противоположным полюсам клетки при помощи нитей веретена, в результате чего диплоидное количество хромосом сокращается до гаплоидного. Иными словами, у каждого из полюсов клетки оказываются гаплоидные наборы хромосом, каждая из которых состоит из двух хроматид.
- » **Телофаза I.** В телофазе I клетка делает своего рода “шаг назад” (или вперед, в зависимости от того, как на это смотреть), повторяя события профазы I в обратном порядке. В телофазе I происходит формирование ядерной оболочки и ядрышек, деспирализация хромосом и рассеивание хроматина по кариоплазме, исчезновение нитей веретена, деление цитоплазмы.

## Мейоз II

Мейоз II начинается через небольшой промежуток времени после окончания мейоза I. Во время второго мейотического деления обе образовавшиеся на стадии мейоза I дочерние клетки продолжают делиться, и в большинстве случаев в конечном итоге образуются четыре гаметы. Фазы мейоза II и I очень похожи, за исключением того, что в процесс мейоза II вступают клетки, имеющие половину хромосом исходной родительской клетки (т.е. гаплоидный их набор). (Как говорится, мы все это уже видели и слышали.)



ЗАПОМНИ!

Во время мейоза II две сестринские хроматиды каждой реплицированной хромосомы отделяются друг от друга и расходятся к противоположным полюсам клетки. Образованные во время мейоза I клетки, минуя интерфазу, сразу приступают ко второму мейотическому делению.

- » **Профаза II.** Ядерная мембрана снова разрушается, ядрышко исчезает, хромосомы беспорядочно рассеяны в цитоплазме, формируется веретено деления, и его нити крепятся к хромосомам.
- » **Метафаза II.** Здесь не происходит ничего особенного. Так же, как и в любой метафазе, хромосомы, состоящие из двух хроматид, выстраиваются вдоль экватора. К хроматидам прикреплены микротрубочки веретена деления. Важно запомнить, что в метафазе II количество хромосом вполтину меньше, чем в исходной родительской клетке (и в два раза меньше, чем в метафазе митоза).
- » **Анафаза II.** Нити веретена деления растягивают сестринские хроматиды каждой реплицированной хромосомы к противоположным полюсам клетки, а сами хроматиды становятся самостоятельными хромосомами
- » **Телофаза II.** В этой фазе вновь появляются ядерная оболочка и ядрышки, хромосомы деспирализуются и распределяются по кариоплазме, исчезают нити веретена, происходит деление цитоплазмы. Каждая из четырех образовавшихся гаплоидных клеток содержит уникальный генетический материал.

После мейоза II наступает цитокинез, в результате чего образуются четыре гаплоидные клетки, что действительно впечатляет, поскольку в начале мейоза у вас была всего одна диплоидная клетка. Таким образом, в результате мейоза из каждой пары гомологичных хромосом исходной родительской диплоидной клетки (одна из них — от отца, а другая — от матери) в гаплоидный набор яйцеклетки или сперматозоида попадает только одна хромосома. Эта хромосома может быть либо “папиной”, либо “маминой”, либо “папиной” с отрезком “маминой”, либо “маминой” с участком “папиной” (вспомните кроссинговер). Все эти процессы приводят к рекомбинации генетического материала и обуславливают генетическое разнообразие гамет и, следовательно, потомства (подробности — в следующем разделе).<sup>4</sup>

## Как половое размножение обеспечивает генетическое разнообразие

Половое размножение способствует генетическому разнообразию потомства, что в свою очередь обуславливает наследственную изменчивость видов. Влияние наследственной изменчивости удобно наблюдать в многолетних

<sup>4</sup> Использованы материалы сайтов <https://www.yaklass.ru> и <http://urok.1sept.ru>. — *Примеч. ред.*

семьях, когда видно, что каждый ребенок уникален. А если представить, что такая вариабельность свойственна вообще всем семьям, которых вы знаете (не говоря уже обо всех семействах всех организмов на Земле, которые размножаются половым путем), то вы, наконец, осознаете, грандиозный вклад процесса полового размножения в генетическое разнообразие организмов.

В следующих разделах мы познакомимся с особенными случаями генетического разнообразия, возникающими в результате мейоза и полового размножения.

## Мутации

ДНК-полимераза иногда случайно совершает ошибки при копировании генетической информации клетки (о репликации говорилось ранее в этой главе). Такие ошибки называют *спонтанными мутациями*, и они приводят к изменениям генетического кода. Кроме этого, воздействие на клетки так называемых *мутagens* (например, рентгеновских лучей или определенных химических веществ, вызывающих изменения в ДНК) может увеличить частоту мутаций в клетках. Если такие изменения происходят в клетках, из которых затем образуются гаметы, это отразится на будущих поколениях (подробнее о мутациях — в главе 8).

## Кроссинговер

Когда гомологичные хромосомы во время профазы I мейоза тесно сближаются, происходит обмен отрезками ДНК. Этот процесс, называемый, как вам уже известно, кроссинговером, приводит к возникновению новых комбинаций генов (рекомбинации) и, соответственно, к расширению биоразнообразия. Явление кроссинговера объясняет, как тот или иной человек унаследовал рыжие волосы от своего дедушки по материнской линии или выдающийся подбородок от бабушки. После кроссинговера эти два гена от двух разных людей оказались рядом на одной хромосоме у мамы данного человека, а затем и у него самого.

## Независимое расхождение гомологичных хромосом

Независимое расхождение происходит при разделении гомологичных хромосом в анафазе I мейоза. Когда гомологичные пары хромосом выстраиваются в ряд в метафазе I, каждая пара располагается независимо от других. Ориентация пар хромосом при мейозе в разных клетках отличается друг от друга, поэтому при разделении гомологичных хромосом возникает множество комбинаций хромосом, оказавшихся вместе на одном полюсе клетки. Сколько же различных комбинаций гомологичных хромосом возможно в клетке человека, претерпевающей мейоз? Представляете,  $2^{23}$ , а если точно, то 8 388 608. Наверное, только теперь становится понятным, почему даже в больших семьях каждый ребенок уникален.

**124** ЧАСТЬ 2 А теперь пара слов о сексе: воспроизводство клеток...

## Оплодотворение

Оплодотворение предоставляет дополнительные возможности для создания генетического разнообразия. Представьте себе миллион генетически разнообразных сперматозоидов, быстро плывущих к яйцеклетке. Ее оплодотворение является рандомным и зависит от того, какой сперматозоид “выиграл заплыв” в данном конкретном событии оплодотворения. Естественно, в следующем “заплыве” одержит победу совсем другой сперматозоид, и он оплодотворит совсем другую яйцеклетку, которая, разумеется, тоже отличается генетически от первой. Итак, при оплодотворении возникают случайные комбинации генетически разнообразного материала сперматозоида и яйцеклетки, что открывает практически безграничные перспективы для биоразнообразия. Именно поэтому каждый человек, который когда-либо был рожден и когда-либо родится, обладает и будет обладать абсолютно уникальным генетическим материалом. Ну, практически полностью уникальным. Даже у генетически идентичных однояйцевых близнецов в процессе развития возникают небольшие различия.

## Нерасхождение хромосом

Ничто не идеально в этом мире, даже клетки, поэтому иногда в мейозе не все идет по плану. Если по какой-то причине разделение хромосом произошло не так, как надо, это называется *нерасхождением*. Суть мейоза состоит в уменьшении числа хромосом с диплоидного набора до гаплоидного, что в норме происходит при их разделении в анафазе I. Иногда, однако, находятся такие хромосомные пары, которые по той или иной причине сложно разделить, и тогда оба члена этой пары оказываются в конечном итоге в одной и той же гамете (см. рис. 6.6, часть “Аномальный мейоз”).

Дальше события не радуют. В двух из четырех финальных клеток отсутствует одна из хромосом, а значит, нет и генов, которые она несет. Такое состояние обычно означает, что клетка обречена. В то же время в каждую из двух других клеток попадает лишняя хромосома вместе с несомым ею генетическим материалом. На первый взгляд кажется, что это было бы здорово для клетки, не так ли? Ведь это означает больше возможностей в плане генетического разнообразия, звучит неплохо, правда?

Нет и еще раз нет! Лишняя хромосома — это как лишнее письмо из налоговой, которое не предвещает ничего хорошего. Во многих случаях такие “переполненные” генетическим материалом клетки просто отмирают, и на этом история заканчивается. Но иногда они выживают и все же становятся сперматозоидами или яйцеклетками. После этого начинается настоящая трагедия, когда аномальная клетка сливается с нормальной. Если такое произошло, образовавшаяся зигота (и ее потомство) будет обладать *трисомией*. Это означает,

что в клетках вместо двух хромосом одного вида их будет три. В этом заключается серьезная проблема: все клетки нового организма, которые образуются путем митоза, будут трисомными (подразумевается, что все станут обладателями лишней хромосомы). Одной из известных патологий, возникающих вследствие наличия лишней хромосомы, является *синдром Дауна*. Люди с синдромом Дауна часто страдают нарушениями психики и задержкой развития, у них наблюдается преждевременное старение.



ТЕХНИЧЕСКИЕ  
ПОДРОБНОСТИ

У большинства людей с синдромом Дауна — лишняя копия 21 хромосомы. Если яйцеклетка с двумя хромосомами под номером 21 оплодотворена нормальным сперматозоидом с одной 21-й хромосомой, потомство будет иметь 47 хромосом ( $24 + 23 = 47$ ). В этом случае возникает синдром Дауна.



ТЕХНИЧЕСКИЕ  
ПОДРОБНОСТИ

Возможно, вы слышали, что возраст женщины является фактором, влияющим на возникновение генетических аномалий, подобных синдрому Дауна. Но знаем ли мы, почему это происходит? Ответ на этот вопрос, возможно, кроется в том, что формирование яйцеклеток начинается на очень ранних стадиях развития человека. Процесс мейоза запускается еще на этапе эмбрионального развития девочки, и затем будущие яйцеклетки находятся в яичниках до периода полового созревания. После этого ежемесячно мейоз возобновляется в предвкушении оплодотворения. Если же яйцеклетка ожидала своей очереди 40 или 45 лет, она к этому времени уже чертовски старая, по крайней мере по меркам клеток. (Старение гамет не является проблемой для мужчин, поскольку образование гамет у них начинается уже после пубертатного периода и продолжается постоянно на протяжении всей жизни.)

## Розовые и голубые хромосомы

Мужчины и женщины отличаются во многих аспектах, но их хромосомы удивительно похожи. Если вы сравните кариотипы мужчин и женщин, подобные тем, что представлены на рис. 6.4, то увидите, что первые 22 пары выглядят одинаково. Исключением является 23-я пара: у женщин она состоит из двух длинных хромосом, а у мужчин — из одной длинной и одной короткой. Правда, удивительно, как такое малое различие в хромосомах вызывает столь большие отличия в биологии мужчин и женщин?

У многих организмов, включая людей и плодовых мушек, пол индивида определяется специфическими *половыми хромосомами*, которые ученые обозначали X и Y. В геноме человека из 23 пар хромосом 22 пары являются

*аутосомами*, а последняя пара — половыми хромосомами. У женщин и мужчин аутосомы и X-хромосома несут однопипные гены, но только у парней имеется особый ген в Y-хромосоме, который запускает образование яичек у мужского зародыша примерно на 6-й неделе эмбрионального развития. Сформировавшись, яички начинают продуцировать тестостерон, что запускает процесс развития дополнительных мужских признаков. Y-хромосома меньше других, но какой мощный маленький ген она несет!

## МОНОКУЛЬТУРЫ КАК УГРОЗА ГЕНЕТИЧЕСКОМУ РАЗНООБРАЗИЮ

Вплоть до 1960-х годов большинство американских ферм представляли собой небольшие сельскохозяйственные предприятия, которые занимались выращиванием различных культур и их реализацией. При этом главным условием получения хорошего урожая был тяжелый физический труд. Со временем в результате механизации многих процессов урожаи выросли, а сельскохозяйственные культуры стали нуждаться в стандартизации. Более того, оказалось, что оборудование лучше справляется со специализированными и повторяющимися задачами. На фермах начали выращивать огромные массивы монокультур, т.е. генетически абсолютно идентичных растений. В настоящее время такая практика вызывает беспокойство у многих ученых, понимающих преимущества и ценность генетического разнообразия.

Если растение будет поражено грибными фитопатогенами или уничтожено насекомыми-вредителями, есть вероятность, что погибнет вся монокультура, и это резко повлияет на обеспечение людей продуктами питания. К тому же крупные промышленные фермы активно используют искусственные удобрения и пестициды для поддержания роста своих специализированных монокультур, что может нарушить экологический баланс.

Так как люди начинают осознавать, что монокультурное сельское хозяйство приносит больше вреда, чем пользы, некоторые выступают против этой тенденции. Мелкие фермеры стараются вернуться к органическому земледелию и выращиванию разнообразных культур, а многие компании начали формировать коллекции старых негибридных сортов культурных растений и возродить их потребление.