

## Тема 2

# Генетичний матеріал та розмноження

### План

1. Генетичний матеріал та його відтворення
2. Типи хромосом
3. Життєвий цикл клітини
4. Мітоз, мейоз
5. Гаметогенез, запліднення.



Всі живі організми містять спадковий матеріал у вигляді ДНК або РНК (як у деяких вірусів), який організований у гени, а гени - у хромосоми. Існують дуже точні механізми передачі хромосом від клітини до дочірніх клітин і з одного покоління організмів іншому поколінню.

Для підтримки такої генетичної безперервності в еукариотів існують два процеси: *мітоз* і *мейоз*. Механізми цих двох процесів досить подібні, однак результати - різні. У результаті мітозу утворюються дві дочірні клітини з однаковими наборами хромосом, ідентичними до хромосом у похідної клітини. У результаті мейозу кожна дочірня клітина одержує половину хромосом похідної клітини, що необхідно для статевого розмноження. Строго говорячи, мітоз - це частина клітинного циклу, коли хромосоми нарівно розходяться в дочірні клітини. Мейоз - спеціальний поділ клітин з утворенням полових клітин: *гамет* і *спор* - важливий етап у передачі генетичної інформації від батьків потомству. Як правило, під час мітозу й мейозу в клітині видні хромосоми, в інші моменти життя клітин хромосоми представлені хроматином, тобто деконденсовані й виглядають у вигляді пухкої дифузійної сітки.

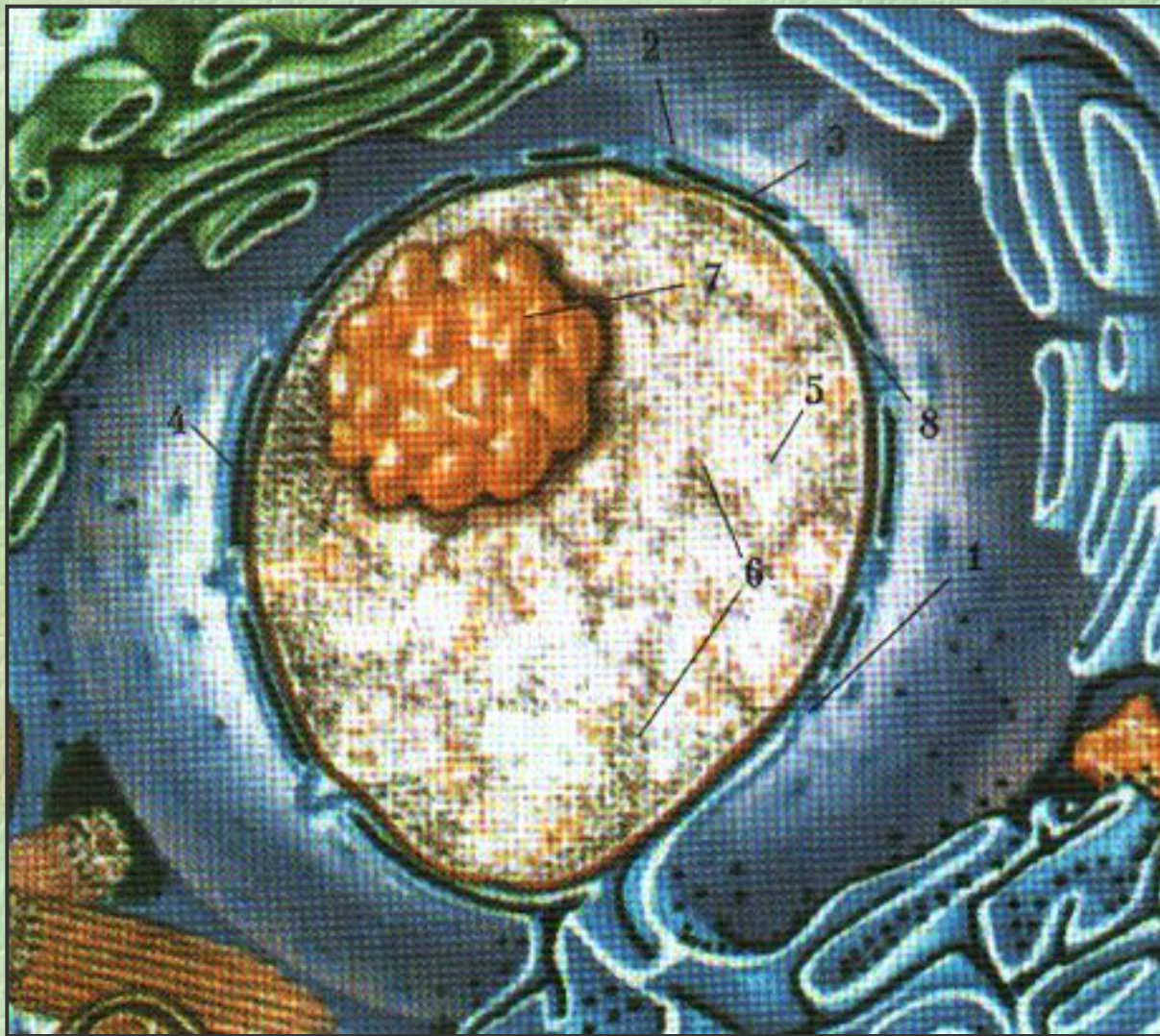


Хромосоми являють собою компоненти ядра, яким властива особлива організація, індивідуальність і функція. Вони здатні до самовідновлення і збереження своїх морфологічних і фізіологічних властивостей протягом послідовних клітинних поділів, завдяки чому можуть виконувати роль носіїв генетичної інформації.

*Хімічну субстанцію хромосоми називають хроматином.*

Хромосоми знаходяться в певних ділянках та прикріплені до внутрішньої мембрани оболонки ядра. Вони деспіралізовані та в інтерфазі відбувається транскрипція та трансляція генетичного матеріалу. Коли починається поділ клітин, хромосоми спіралізуються, відокремлюються від внутрішньої мембрани а ядерна оболонка розходиться до периферії клітини.



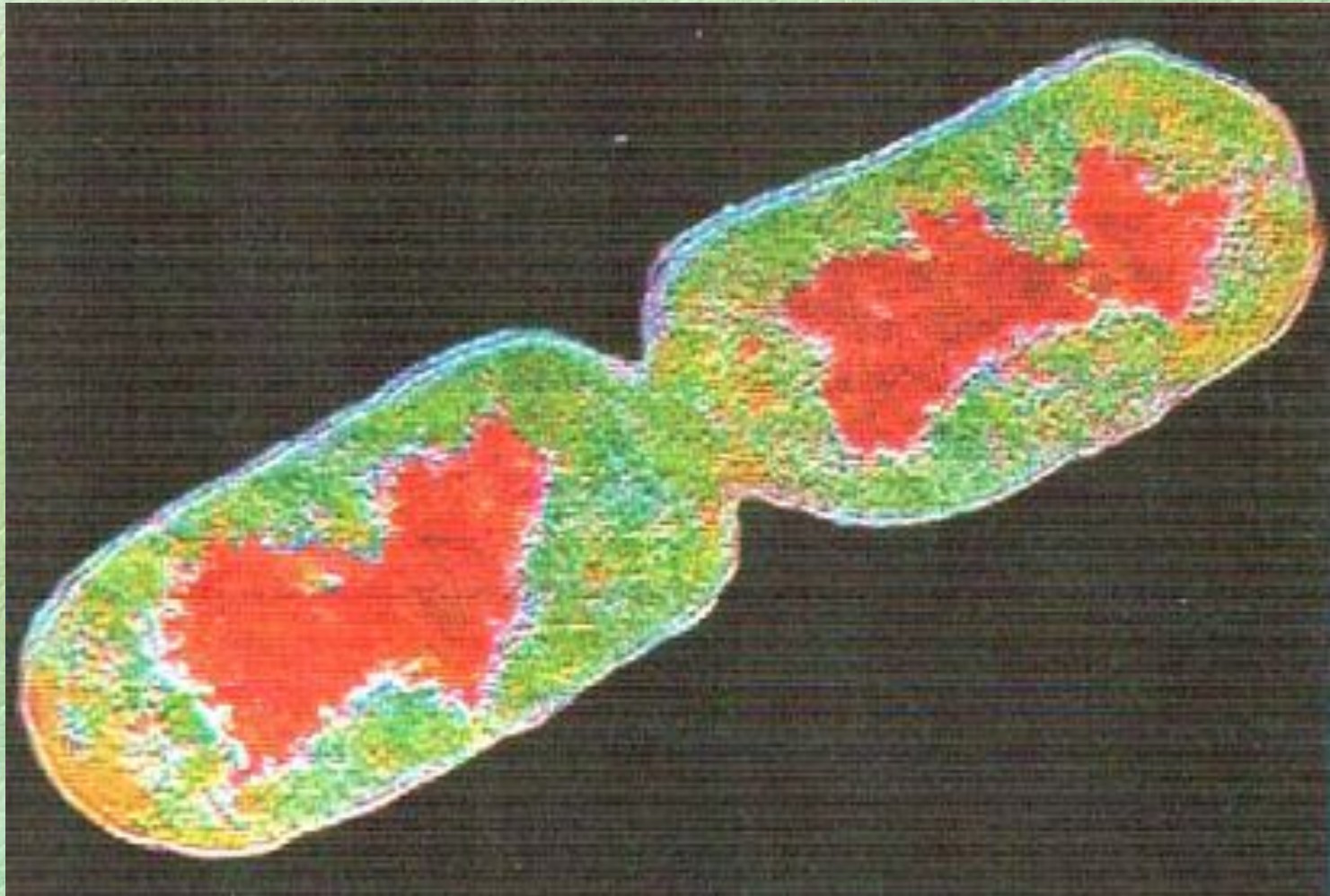


Будова ядра. 1 - ядерна оболонка; 2 - зовнішня мембрана; 3 - внутрішня мембрана; 4 - перінуклеарний простір; 5 - каріоплазма; 6 - хроматін; 7 - ядерце; 8 - ядерні пори



В клітинах прокаріотів ядро та оточені мембранами органели відсутні. У бактерій молекула ДНК займає доволі велику частину клітини, яку називають нуклеоїд, при цьому частина молекули ДНК може бути оточена мембраною. ДНК у складі нуклеоїда слабо спіралізована і не утворює структур типу еукаріотичних хромосом, мітоз у прокаріотів також відсутній.





Кольорова електрона мікрофотографія кишкової палички *E. coli*, що ділиться. Червоним кольором показані дві нуклеотиди, які потрапили до дочірніх клітин

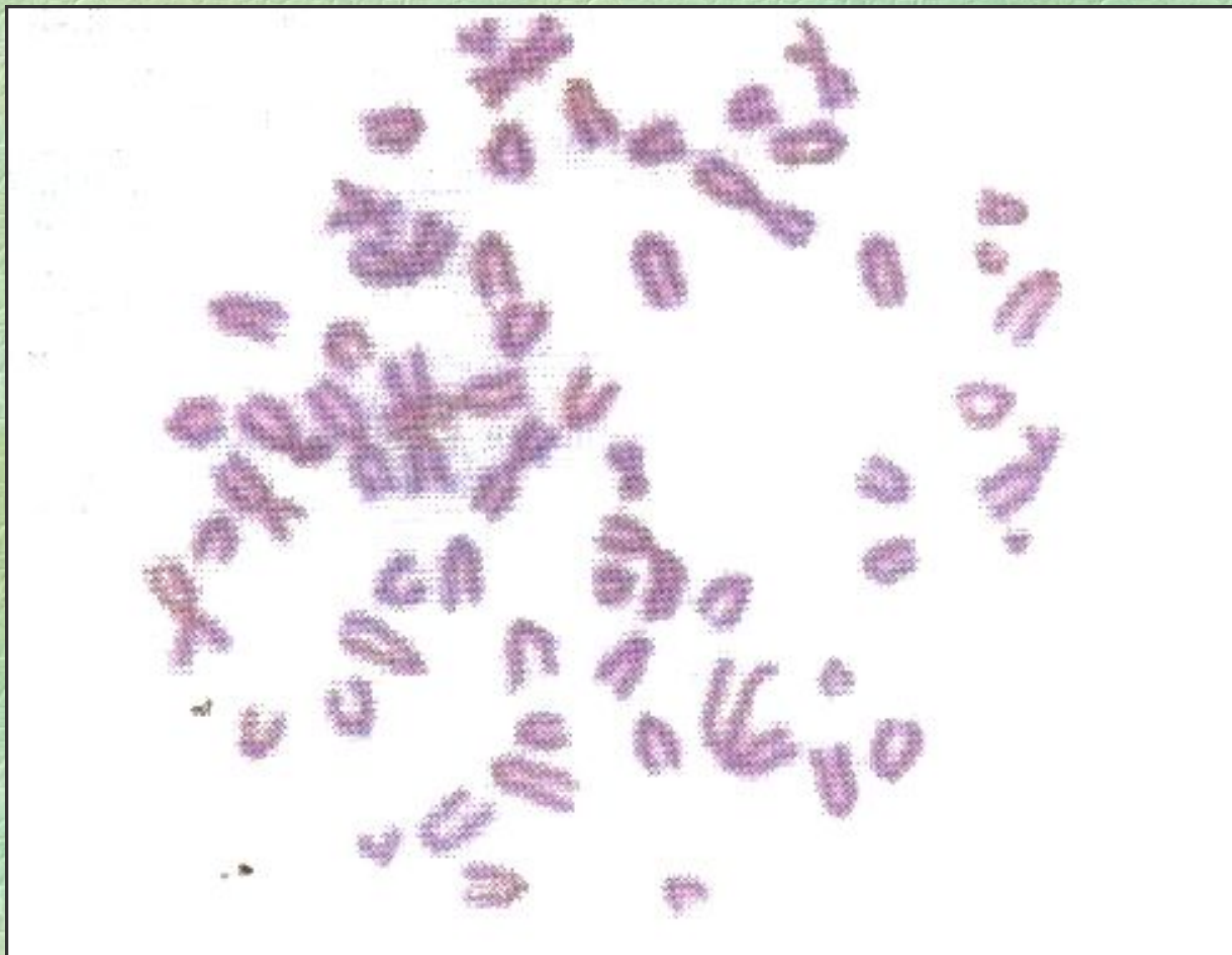


Хромосоми містяться в каріоплазмі і характеризуються постійністю кількісного і якісного складу в клітинах даного виду (Е. ван Бенеден, Т. Бовері). *Кількісний та якісний склад хромосом, властивий особинам даного виду, називається каріотипом.* У більшості диплоїдних видів каріотип складається з 5—30 пар хромосом, однак відомі види, клітини яких містять лише одну пару (малярійний плазмодій) або сотні пар (радіолярія) хромосом. Кількість хромосом у гаплоїдному наборі позначають буквою  $n$ , у диплоїдному —  $2n$ .

*Хромосоми однієї пари називають гомологічними;* одна з них належить чоловічій батьківській формі, друга — жіночій материнській, їх об'єднання в одному каріотипі здійснюється під час запліднення, тобто зливання статевих клітин. *Хромосоми різних пар називають гетерологічними.* Одну із пар хромосом у більшості диплоїдів складають так звані **статеві хромосоми**, у деяких інших диплоїдних форм статевих хромосом немає.

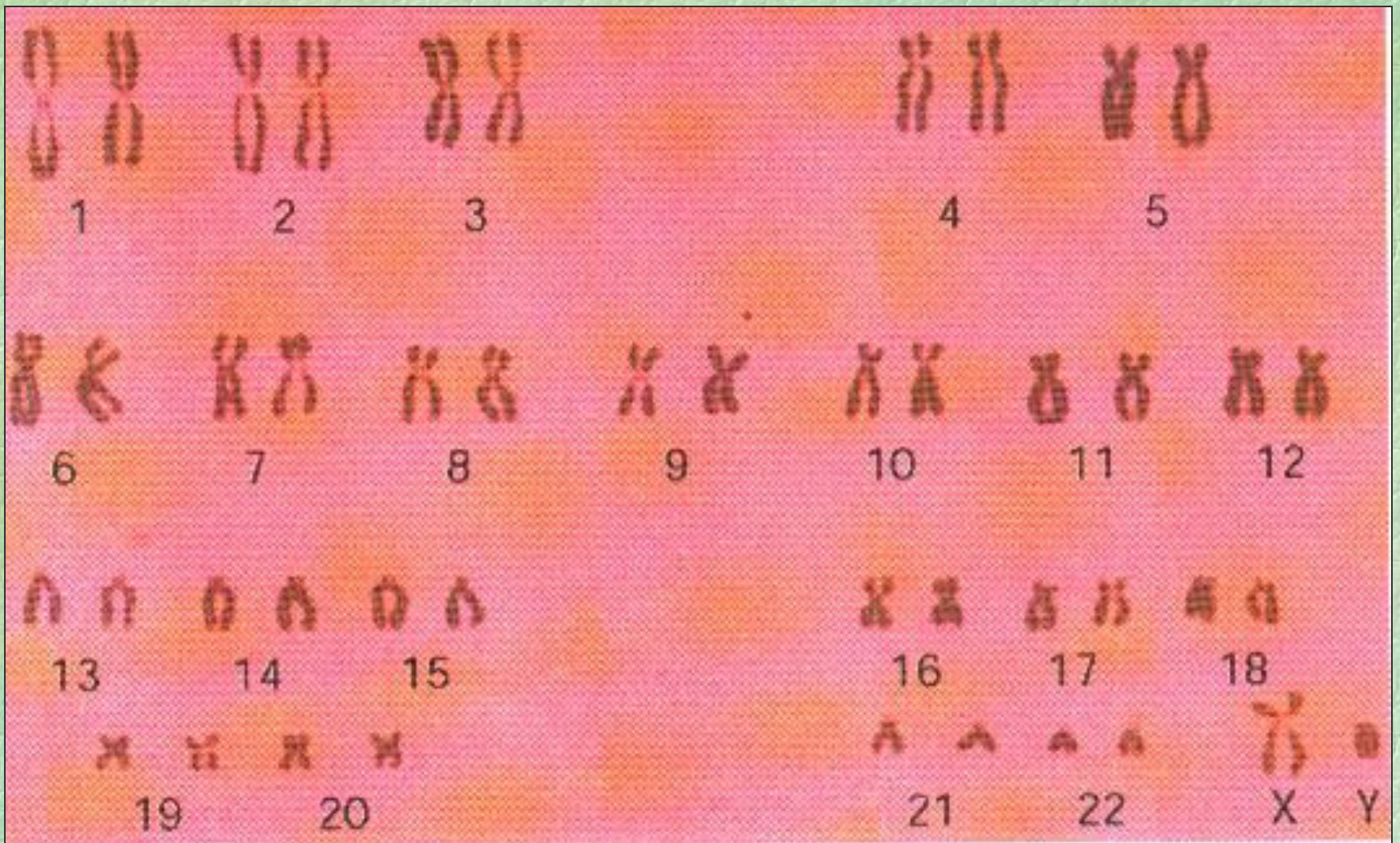
В статевих клітинах диплоїдних організмів міститься лише половина (**гаплоїдне число**) тієї кількості хромосом, яка властива соматичним клітинам. Злиття двох статевих клітин (гамет) під час запліднення забезпечує відновлення диплоїдного (подвійного) набору хромосом у соматичних клітинах нащадків.





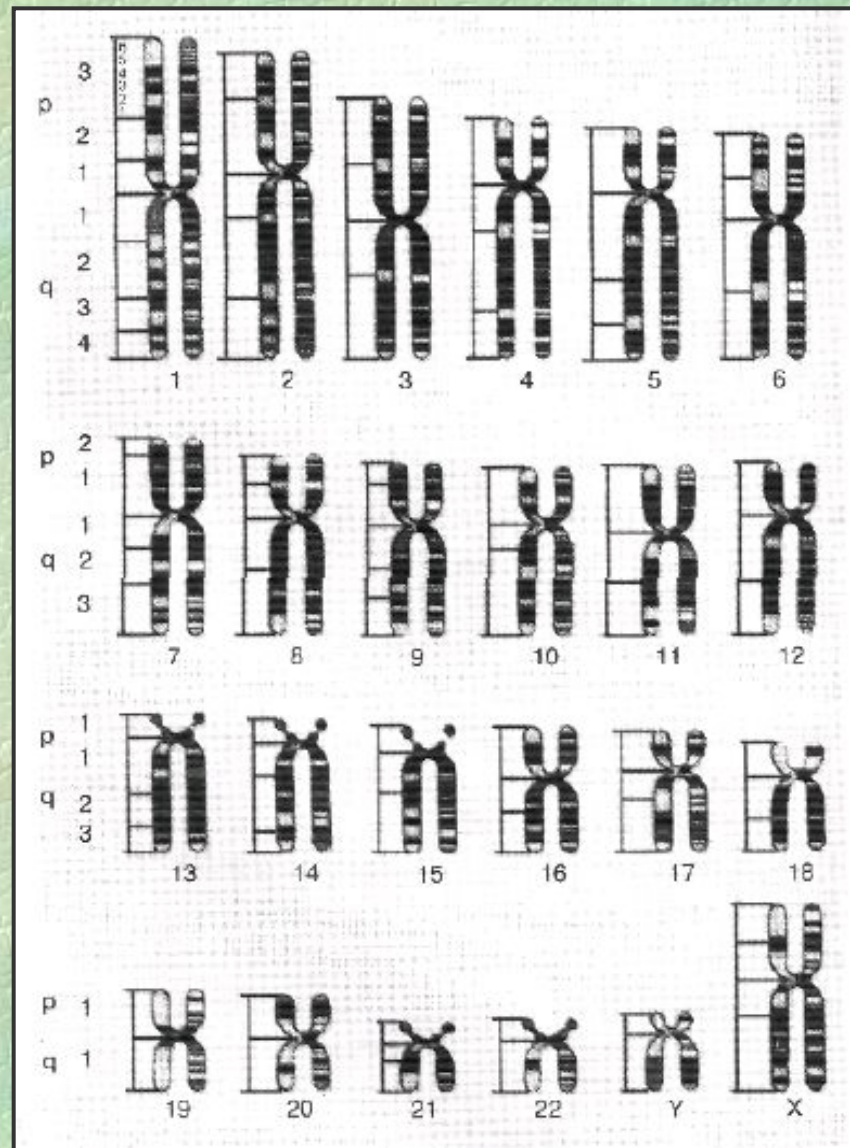
Препарат хромосом чоловіка із клітин що діляться  
(метафазна пластинка).





Каріотип людини (чоловіка). Усі хромосоми, окрім полових Х- та Y- хромосом представлені парою гомологів





Ідіограма геному людини – схематичне зображення хромосом в стадії метафази з диференційним фарбуванням. На препараті можна чітко бачити розташування ділянок еухроматину та гетерохроматину



# Морфологія хромосом

Морфологічні особливості хромосом зручно вивчати на стадіях метафази і анафази мітозу. В цей час вони мають вигляд циліндричних тілець, які інтенсивно забарвлюються основними барвниками і дають позитивну реакцію Фельгена на наявність ДНК.

Форма хромосоми визначається місцем розташування *первинної перетяжки*, яка виглядає як звуження хромосоми. В цій ділянці знаходиться світла зона з невеликою гранулою або сферулою. Ця світла зона називається *центромерою* (грецьке «мерос» — частина), її функція пов'язана з переміщенням хромосоми під час мітозу або мейозу. До неї приєднуються нитки мітотичного *ахроматинового веретена*. Кожна хромосома звичайно має лише одну центромеру (моноцентрична хромосома), однак можуть зустрічатися хромосоми з двома центромерами (дицентричні) і навіть з більшою їх кількістю (поліцентричні хромосоми). У деяких комах (*Hemiptera*) центромери хромосом мають дифузну структуру. Як правило, хромосома ділиться центромерою на дві рівні або нерівні частини, які називаються **плечами** хромосоми.


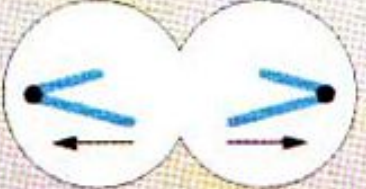

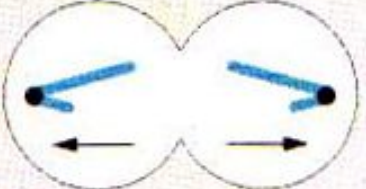


Кінцеві ділянки хромосом називаються теломерами. Якщо хромосоми розриваються під впливом дії рентгенівського опромінення, то окремі їх фрагменти можуть знову з'єднуватись, але вони ніколи не з'єднуються з теломерами, що свідчить про особливу будову останніх на молекулярному рівні.

Виходячи із форми хромосом на стадії метафази або анафази, розрізняють такі їх типи:

- **телоцентричні** — палочковидні хромосоми з центромерою, розташованою на проксимальному кінці;
- **ахроцентричні** — палочковидні хромосоми з дуже коротким, майже непомітним другим плечем;
- **субметацентричні** з плечима неоднакової довжини, які нагадують формою букву L;
- **метацентричні** хромосоми, які мають плечі рівної або майже рівної довжини і нагадують букву V.

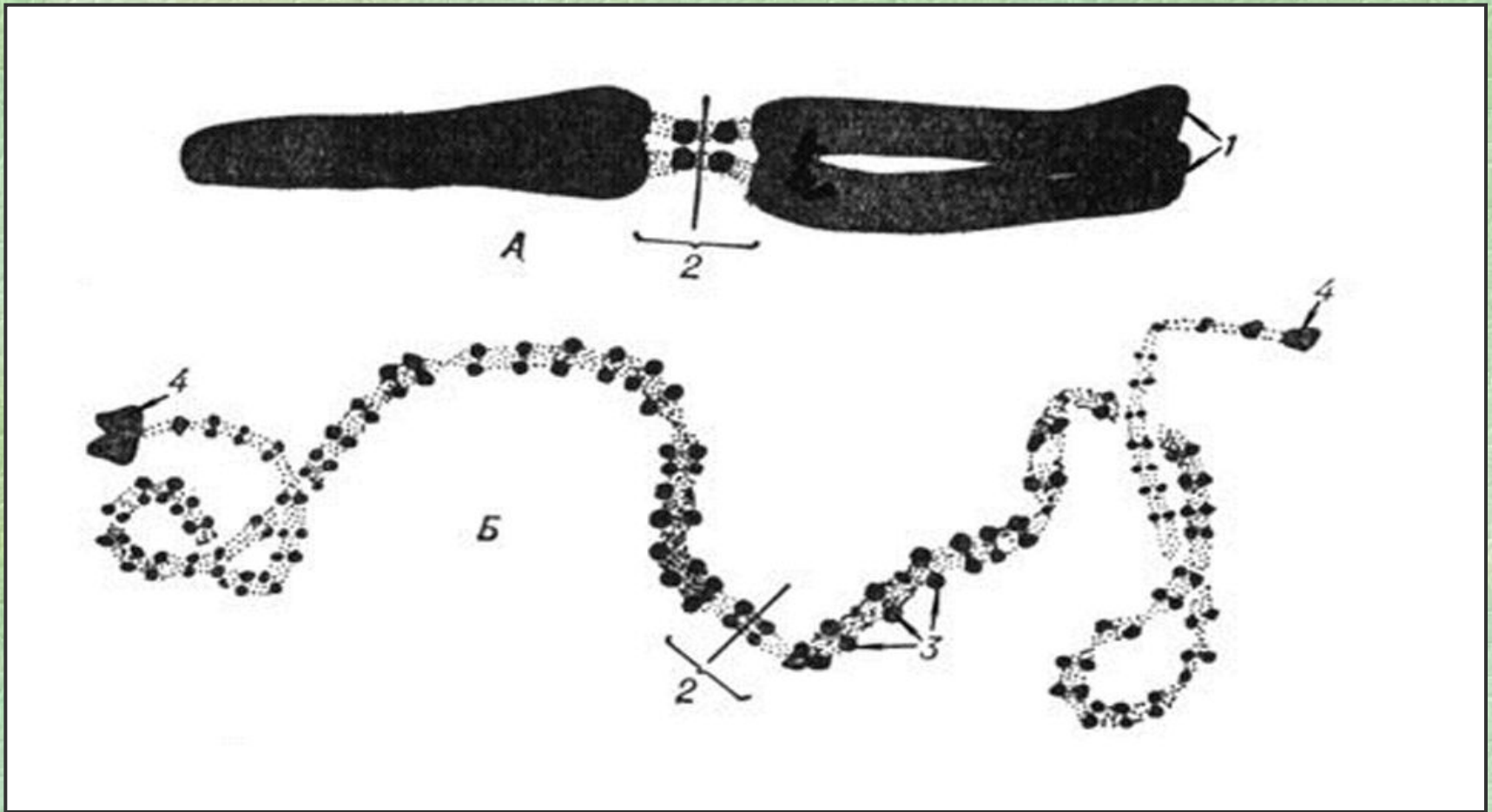
**Певний тип будови є постійним для кожної пари гомологічних хромосом.**



Локализация центromеры	Обозначение	Конфигурация в метафазе	Конфигурация в анафазе
Посередине	Метацентрик		
Между серединой и концом плеча	Субметацентрик		
Ближе к концу плеча	Акроцентрик		
На конце плеча	Телоцентрик		

Класифікація хромосом за положенням центромери





Морфологія хромосоми в метафазі митозу (А) і в профазі мейозу (Б); 1 — хроматиди; 2 — центромера; 3 — хромери; 4 — теломери (великі хромери на кінцях хромосоми). Теломери – це біологічний годинник клітини: під час митозу вони зменшуються, потім знову збільшуються, але не більше 50 разів. Після цього настає загибель клітини (Нобелівська премія, 2009 р.).



Найбільш важливими ознаками, що дають можливість ідентифікувати окремі хромосоми в процесі мітозу, є:

- їх кількість;
- відносні розміри;
- форма;
- поведінка;
- внутрішня будова.

Інші ознаки, наприклад ступінь спіралізації і лінійна протяжність, підлягають фізіологічним змінам.

Дуже важливим критерієм для ідентифікації хромосом є місце розташування в них центромер і вторинних перетяжок, а також наявність і локалізація супутників.



# Гігантські хромосоми

В деяких клітинах на певних стадіях їх життєвого циклу спостерігаються особливі, **гігантські хромосоми**, яким властиві величезні розміри; збільшені відповідно об'єми і ядер клітин, якщо вони містять такі хромосоми. До гігантських хромосом відносять так звані **політенні хромосоми**, які можна знайти в клітинах слинних залоз личинок двокрилих комах, в ядрах клітин кишечника, маль-пігієвих судин, а також у деяких рослин в ядрах синергід. У *D. melanogaster* політенні хромосоми за об'ємом у 1000 разів більші, ніж звичайні, і в 100—200 разів довші. Такі величезні розміри є наслідком **ендомітозу**— здійснюється 9—10 послідовних циклів редуплікації (подвоєння) хромосом без наступного їх розходження. Кількість ДНК у таких політенних хромосомах зростає приблизно в 1000 разів, а сотні хромосом-гомолгів тісно кон'югують подібно тому, що відбувається у профазі мейозу. Це явище називають **соматичною кон'югацією**, і вважається, що подібні хромосоми постійно знаходяться на стадії профазі мітозу.

Політенні хромосоми складаються з 1112 хроматид, які є результатом ендомітотичного подвоєння (реплікації) ДНК. Тому політенні хромосоми з'являються там де потрібна велика кількість іРНК та білка (слинні залози дрозофіл, клітинах що вистілають хоріон у ссавців, тому що це потрібно для росту ембріону). У людини іноді в головному мозку, тому що там потрібна велика кількість білків-медіаторів.

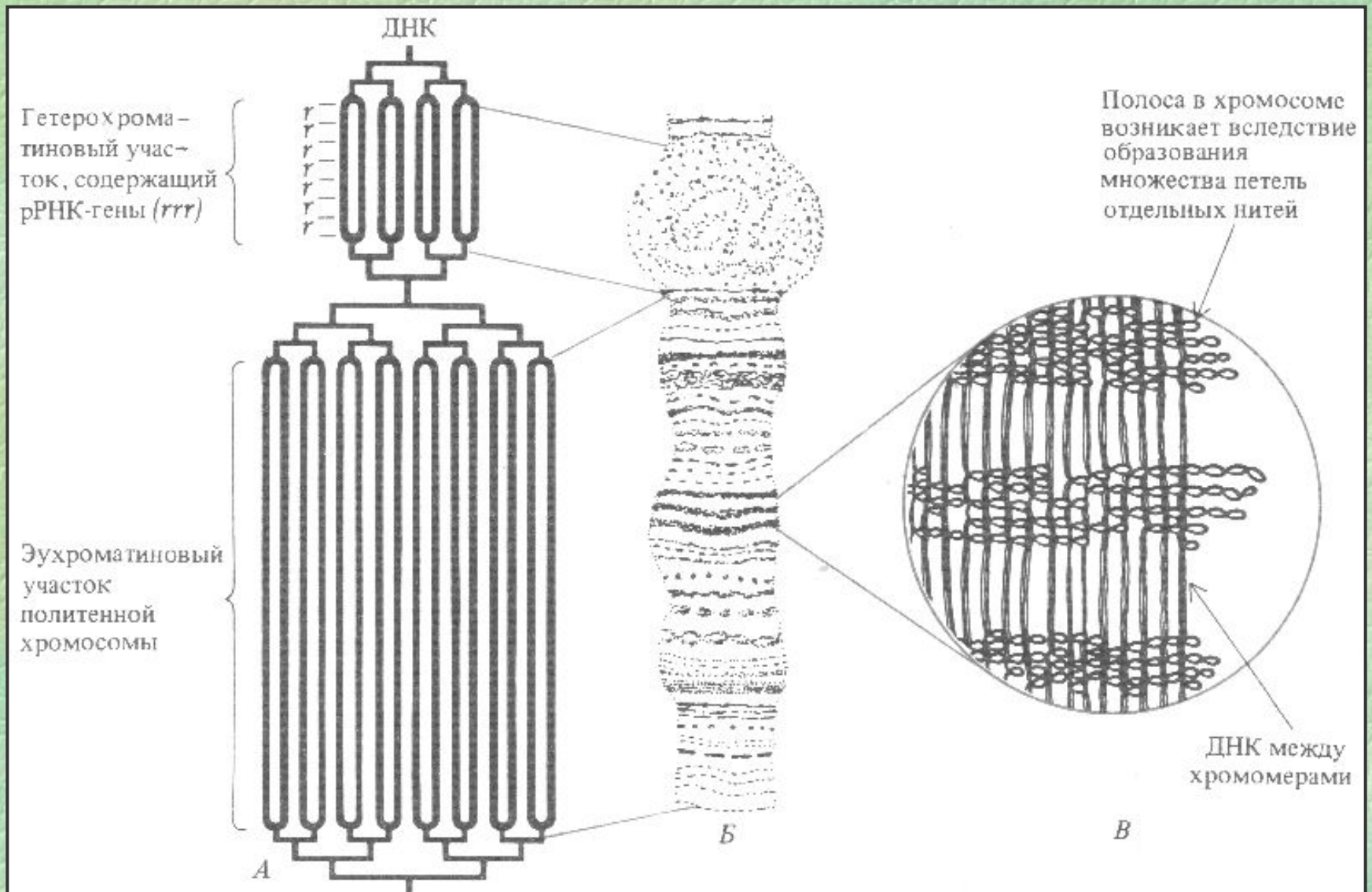
Вздовж усієї політенної хромосоми розташовуються темні смуги різної ширини — **диски (гетерохроматин)**, які чергуються із світлими ділянками — **міждисковими проміжками (еухроматин – не спіралізована ДНК)**. Це є модель працюючої хромосоми. Коли відбувається транскрипція можна побачити пухи (пухлини) – це є ланки працюючої хромосоми. Диски інтенсивно забарвлюються і являють собою накладені один на одного хромери окремих хромосом. Кількість дисків і міждискових проміжків у хромосомах різних пар (в гетерологічних хромосомах) може бути різною, в той час як у гомологах однієї пари їх кількість і локалізація дуже постійні і співпадають. Тому для кожної пари хромосом можна збудувати карту топографічного розташування дисків і міждискових проміжків і виявити будь-які зміни або порушення їх лінійного розташування за структурних перебудов хромосом, ідо носять назву хромосомних мутацій.





Мікрофотографія політенної хромосоми *D. melanogaster*, отримана за допомогою люмінесцентної мікроскопії (світлі ділянки – еухроматин, можна бачити пухи, темні – гетерохроматин – непрацюючі ділянки хромосоми)





Схематичне зображення вірогідної структури політеної Х-хромосоми з клітин слинних залоз дрозофіли

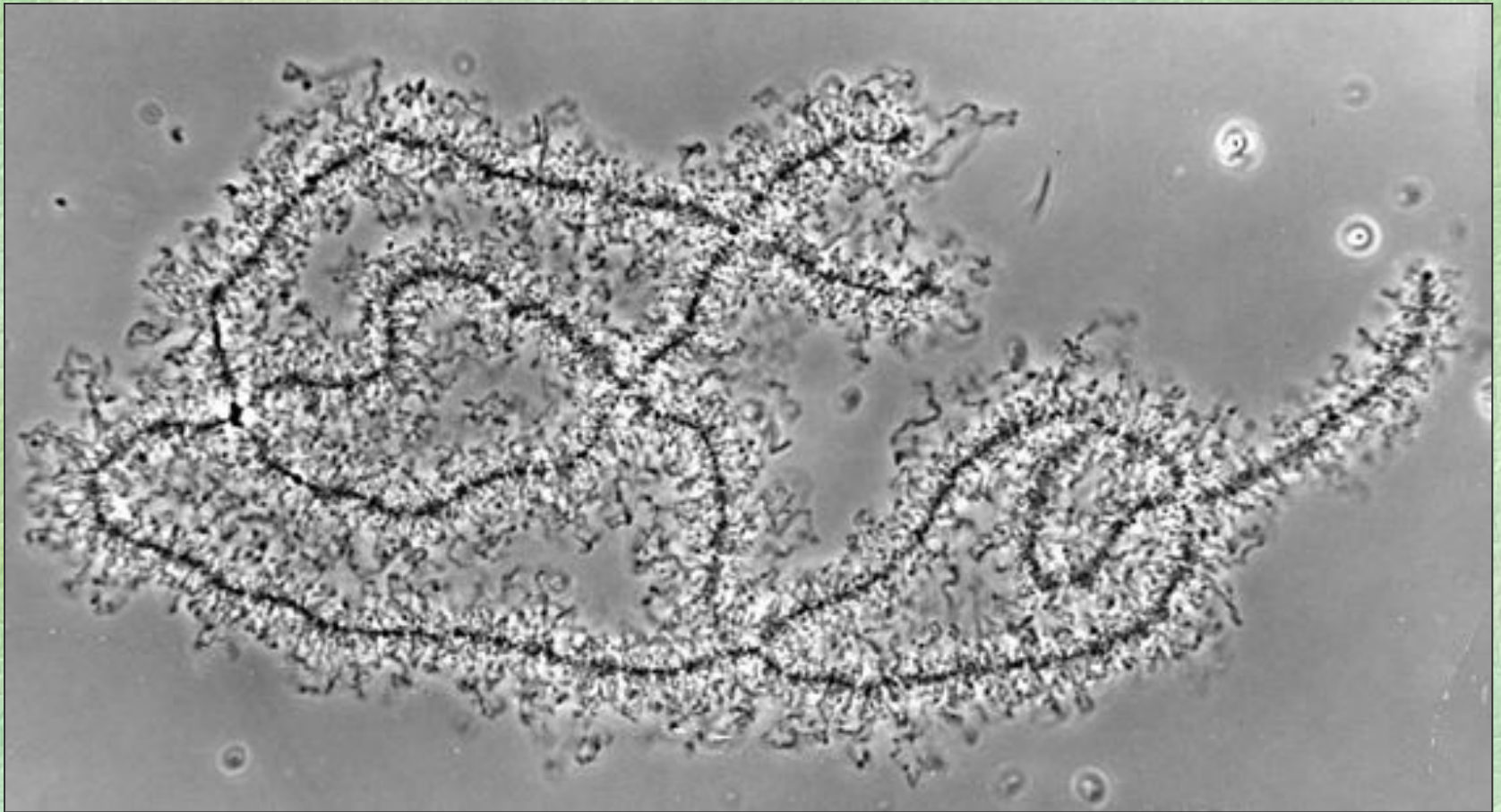


До гігантських хромосом можна віднести також **хромосоми типу лампових щіток**, які спостерігаються в ооцитах на стадії першого поділу мейозу. Їх довжина навіть більша, ніж політенних хромосом. Найбільш крупні хромосоми типу лампових щіток виявляються в ооцитах деяких хвостатих амфібій, у яких загальна довжина цих хромосом втричі більша, ніж загальна довжина набору політенних хромосом.

Хромосоми типу лампових щіток мають множинні тонкі бокові вирости, які і надають цим хромосомам відповідного вигляду. Центральна вісь такої хромосоми складається із двох сплетених гомологів, в яких лінійно розташовуються хромомери.

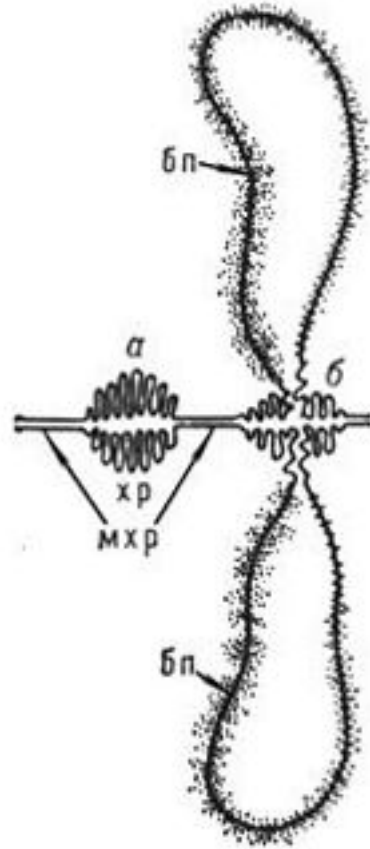
Ріст хромосом типу лампових щіток здійснюється за рахунок збільшення розміру хромомерів. Бокові, звичайно парні, вирости мають форму петель. Через хромомери і петлі проходить неперервна молекула ДНК. Бокові петлі, крім того, утримують наростаючі фрагменти РНК, що утворюються в процесі транскрипції.





Хромосома типу «лампової щітки»





Неактивна (а) та функціонуюча (б) хромомери; остання утворює бокові петлі (бп); мхр — міжхромомерні ділянки хромосоми.



# Молекулярна і надмолекулярна організація хромосом еукаріотів

Основними хімічними компонентами хроматину є ДНК і білки, що входять до складу хромосом майже в однакових вагових співвідношеннях. Інші компоненти — РНК, полі(АОР-рибоза), ліпіди, неорганічні іони — зустрічаються в незначних кількостях. Згідно з сучасними уявленнями кожна еукаріотна хромосома, за виключенням політенних хромосом, утримує лише одну велетенську молекулу ДНК, оточену різними білками. В хромосомі ссавців середня довжина молекули ДНК складає біля 2 см. Сумарна протяжність всіх ДНК у клітині людини — біля 1,8 м. Отже, кожна людська хромосома середніх розмірів вміщує біля 4 см дволанцюгової ДНК. Разом з тим лінійні розміри хромосоми в 6—10 тис. разів поступаються розмірам ДНК. Це свідчить про дуже компактну укладку ДНК в хромосомі, яка досягається взаємодією ДНК з білками, що екранують негативні заряди фосфорильних груп полінуклеотидного ланцюга. До складу хромосом входять білки — гістони, а також велика група негістонних білків.





Співвідношення структури нуклеосом з хромосомою та молекулою ДНК (у метафазній хромосомі)



*Гістони* являють собою поліпептиди, що складаються з 50—200 амінокислотних залишків. 25% усіх амінокислот у гістонах представляють лізин, аргінін і гістидин, що визначає лужні властивості цих білків.

Є п'ять основних класів гістонів — **H1, H2a, H2b, H3, H4**. Гістон H1 є лізин-багатим білком і дуже варіабельним за будовою і кількістю молекул у організмів різних видів. Інші чотири гістони присутні у складі більшості хроматинів в еквімолярних кількостях і досить консервативні в еволюційному плані. Середня частина молекул гістонів H2a, H2b, H3 і H4, що складається із 70—80 амінокислотних залишків, спіралізована і утворює глобулу діаметром біля 2,5 нм. По обидві сторони цієї глобули відходять неспіралізовані «хвости» молекул.

Фракція H2b відрізняється від інших співвідношенням лізин: аргінін, яке у гістону H2b значно більше, ніж у гістонів H2a, H3 і H4, але набагато менше, ніж у гістону H1. Відмінною особливістю фракції H3 є наявність у ній цистеїну, якого немає у складі інших гістонів, а гістони H3 і H4 відносяться до аргінін-багатих білків.

В окремих тканинах багатоклітинних організмів знайдено додаткові фракції гістонів, які за своєю структурою і властивостями відрізняються від загальновідомих п'яти типів. Прикладом слугує недосить вивчений гістон H5, виявлений в еритроцитах птахів, амфібій і риб.



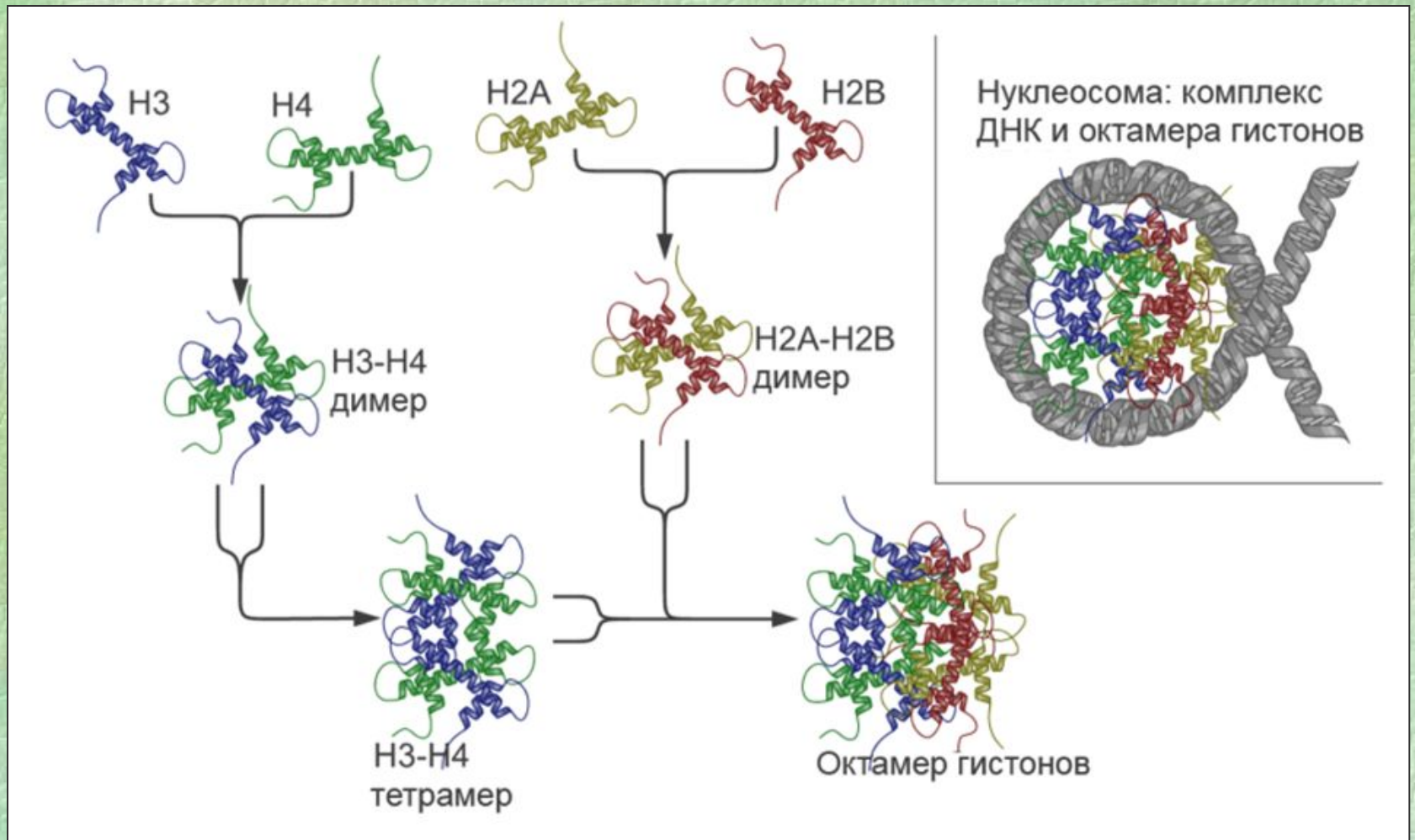
# Надмолекулярна організація хромосом еукаріотів

В 1974 р. було з'ясовано, що хроматин складається із субодиниць, які мають однаковий тип організації у всіх еукаріотів. Ця субодиниця, так звана **нуклеосома**, являє собою глобулу із восьми молекул гістонів і намотаного на неї фрагмента ДНК довжиною близько 200 п. н.

Ядро нуклеосоми складають гістони H2a, H2b, H3, H4 — по дві молекули кожного, отже всього вісім молекул. Крім того, з кожною нуклеосомою зв'язана одна молекула H1. Ця молекула з'єднує сусідні нуклеосоми, які, крім того, зв'язані між собою молекулою ДНК, що намотана на ці нуклеосоми і робить приблизно 1,8 витка навкруги кожного білкового октамеру. Таким чином, між кожними двома нуклеосомами є певної протяжності (від 8 до 114 п. н.) фрагмент ДНК, який називають **лінкерною ДНК**.

Довжина тієї ДНК, що входить до складу нуклеосоми, може коливатись від 180 до 260 п. н. залежно від об'єкту дослідження, стадії індивідуального розвитку та інших причин. Однак після обробки нуклеосом нуклеазою мікрокока можна отримати мономери хроматину з меншою, але досить стабільною довжиною ДНК, що намотана на білковий октамер. Субодиниці хроматину, кожна з яких складається із восьми молекул гістонів і відносно нечутливого до нуклеази фрагмента ДНК (146 п. н.) назвали **мінімальними нуклеосомами або кор-частками**.





Структура та «збирання» нуклеосоми. Наведено утворення та будова гістонного октамеру та структура комплексу ДНК-гістонний октамер — нуклеосоми



Електронномікроскопічні та інші підходи до вивчення структури хроматину привели до досить чітких уявлень щодо шляхів ком-пактизації ДНК, тобто її укладки в невеликих за розмірами хромосомах.

Розрізняють декілька рівнів такої укладки. **Перший рівень** — це утворення нуклеосом (нуклеосомний рівень). Довжина ДНК при цьому скорочується в 6,5—7 разів, а ДНК, намотана на гістоно-ві октамери, утворює нуклеосомну нитку діаметром  $\lambda = 11$  нм (рис. 2.16).

**Другий рівень** компактизації ДНК — наднуклеосомний — полягає в утворенні хроматинової фібрили  $D = 30$  нм. Є підстави вважати, що в залежності від умов структура хроматину на цьому рівні може змінюватися за рахунок деякої свободи у взаєморозмі-щенні нуклеосом уздовж нуклеосомної фібрили. Вважається, що укладка нуклеосом у складі хроматинової фібрили багато в чому залежить від гістону H1. Молекула цього білка має центральну глобулярну частину і продовгуваті N- і C-кінці. Центральна глобулярна структура молекули гістону H1 приєднується до специфічної ділянки на поверхні нуклеосоми, а продовгуваті кінці примикають з одного боку до лінкерної ДНК, а з другого — до гістоно-вого ядра наступної нуклеосоми. Таким чином, гістон H1 наче притягує сусідні нуклеосоми одна до одної. Загальне розташування нуклеосом у гетерохроматинових і еухроматинових районах хромосом не однакове. Для гетерохроматину характерні компактні хроматинові фібрили, в той час як активному хроматинові властиве більш рихле розташування нуклеосом («намисто на нитці»). В останньому випадку гістон H1 виявляє менш міцний зв'язок з хроматином, гістони нуклеосом ацетильовані і зв'язані частково з білками HMG-14 і HMG-17, а гістон H2a, крім того, частково зв'язаний з убіквітином. Нерівномірне розташування нуклеосом уздовж нуклеосомної нитки, залежне від нуклеотидної послідовності ДНК, називають **фазуванням** нуклеосом.



Щодо **третього рівня** укладки, то сучасні моделі будуються на уявленні про утворення хроматиною фібрилою (20 нм) петельних структур з їх подальшою спіралізацією. Поодинокі суперспіралізовані петлі, що утворені хроматиною фібрилою, називаються **нуклеомером**; розетка із нуклеомерів утворює **хромомер** — характерну структуру метафазної хромосоми. Кожна хромосома являє собою певну послідовність зазначених хромомерів, які виявляються цитологічно завдяки більш інтенсивному забарвленню.





Схема компактизації хроматину у еукаріотів



# ЖИТТЄВИЙ ЦИКЛ КЛІТИНИ

Мітоз є непрямим поділом соматичних клітин, основним процесом якого є каріокінез та цитокінез. Мітоз це такий поділ при якому відтворюються дві клітини, в яких материнська та дочірня клітини мають однаковий набір хромосом, для соматичних клітин це діплоїдний набір. Мітоз це клонування, розможення однакових клітин.

У процесі мітозу між дочірніми клітинами розподіляється спадковий матеріал клітини, тобто відбувається *каріокінез*, що вимагає великої точності в реплікації й розподілі хромосом. У результаті формуються дві дочірні клітини із хромосомним набором, ідентичним батьківському.

*Мітоз*, як частина клітинного циклу, лежить в основі безстатевого розмноження одноклітинних найпростіших, деяких грибів і водоростей. Життя багатоклітинного організму починається з однієї заплідненої яйцеклітини — *зиготи*, розподіл якої забезпечує ріст і розвиток такого організму. Активні митотичні розподіли спостерігаються й при заміщенні клітин у якій-небудь тканині, наприклад, при загоєнні ран або при заміні клітин, що відмирають, епідермісу. Завдяки мітозу, у хребетних відбувається постійне поповнення червоних кров'яних клітин - еритроцитів, які утворюються з ретикулоцитів, що втратили в процесі клітинного диференціювання своє ядро. В аномальних випадках спостерігається неконтрольований розподіл соматичних клітин і розвивається пухлина.

Слідом за *каріокінезом* відбувається розподіл цитоплазми, або *цитокінез*, коли вміст клітини ділиться навпіл, і нові клітини покриваються мембраною. Цитоплазматичні органели також реплікуються або синтезуються *de novo* (заново), розподіляючись у дочірні клітини приблизно нарівно. У результаті, за розміром дочірні клітини приблизно вдвічі менше батьківської, однак мають таке ж ядро. Якщо виміряти кількість ДНК у ядрі нової клітини, то воно в точності відповідає кількості ДНК у батьківській клітині до її реплікації.



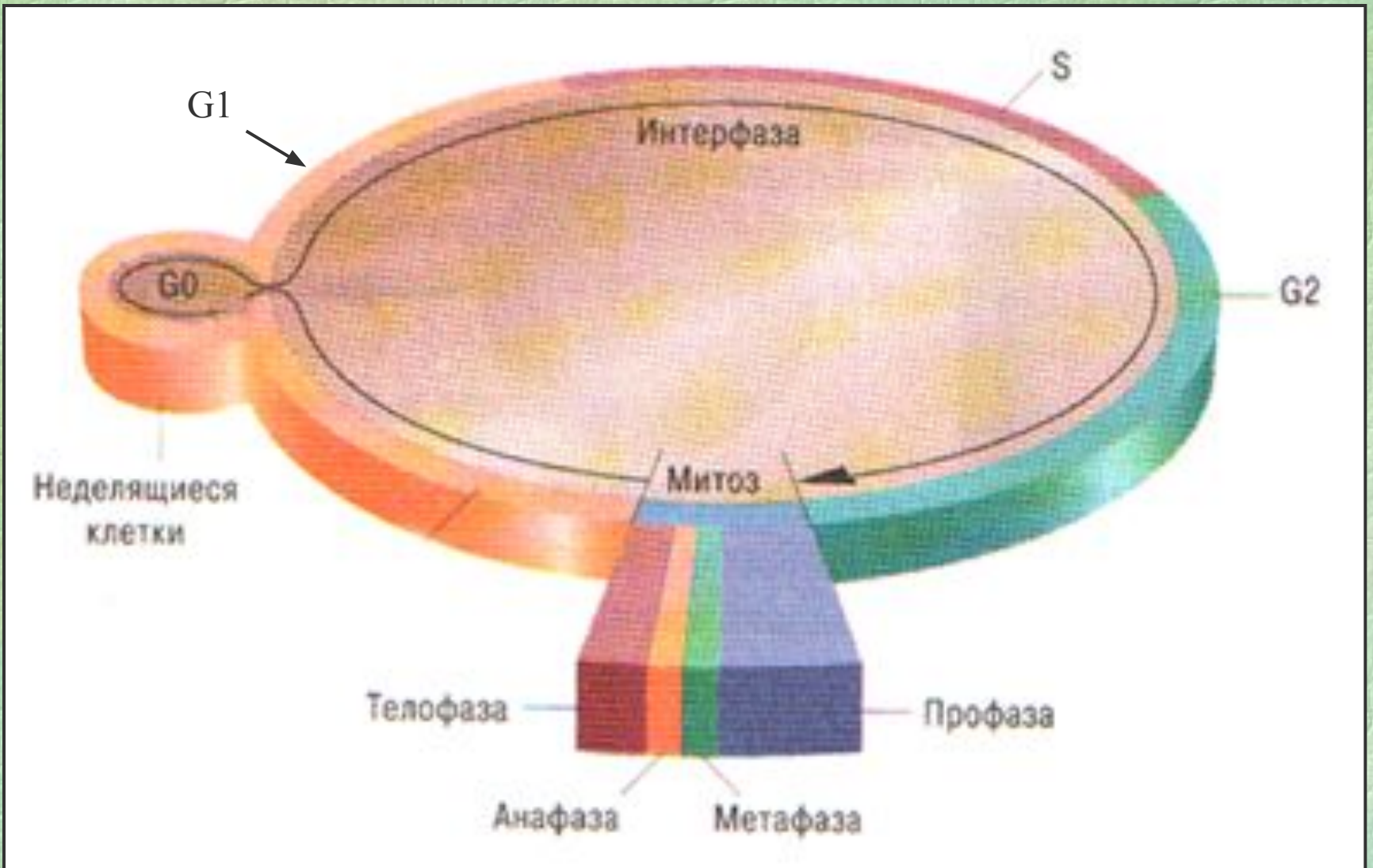
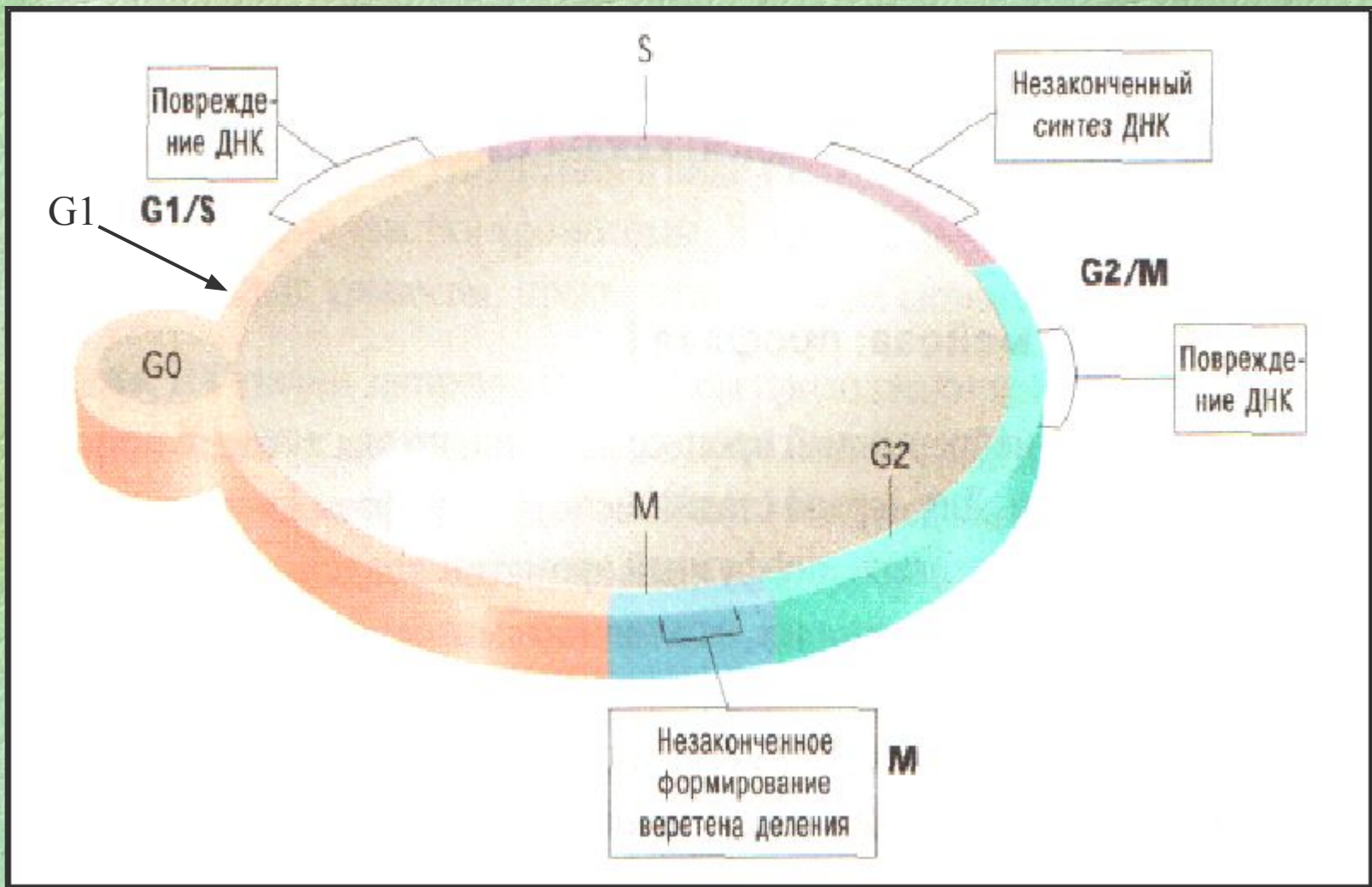


Схема клітинного циклу





Три головинх “контрольно-пропускних пункта”, що регулюють клітинний цикл

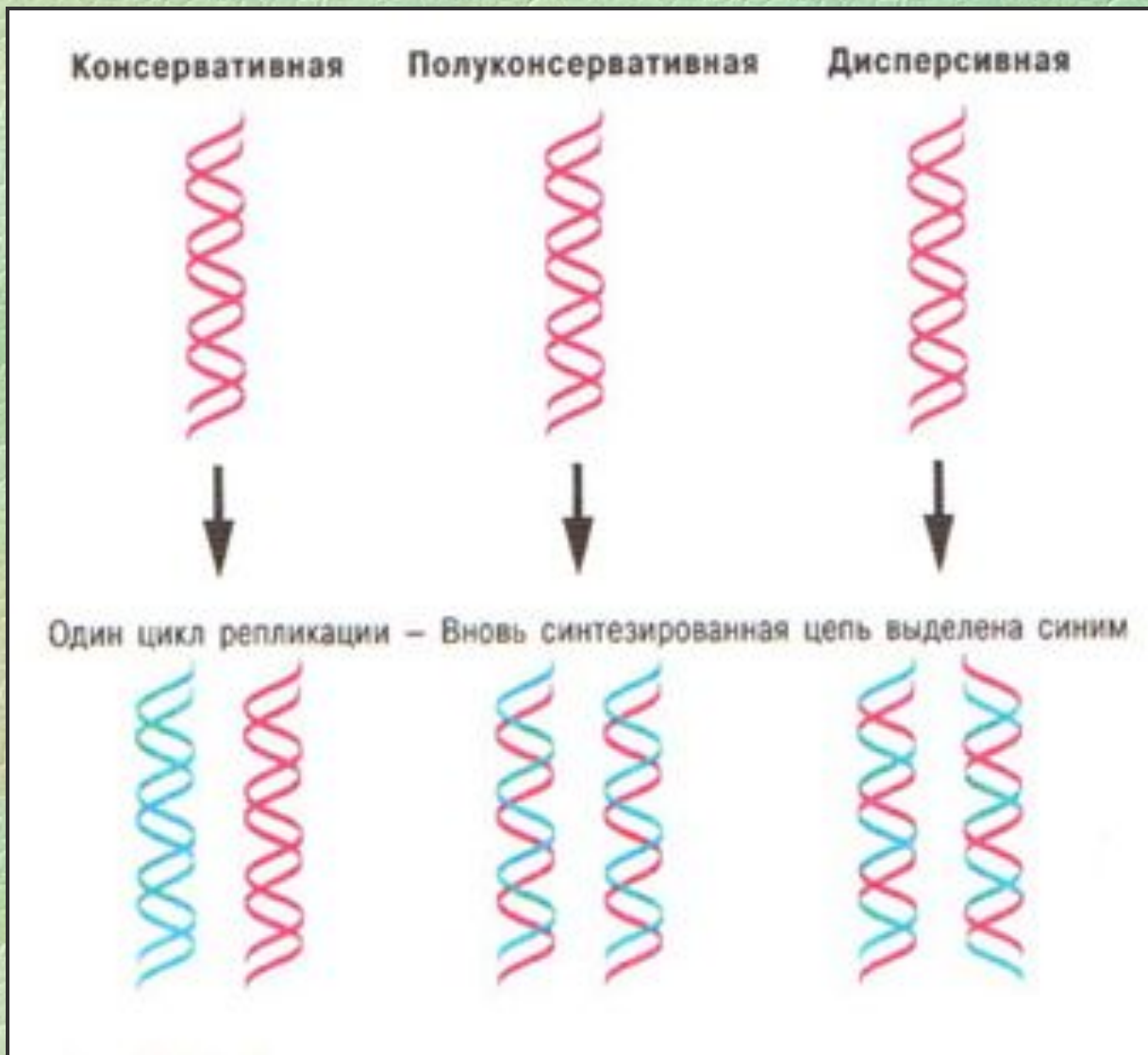


В зв'язку з тим, ідо в послідовності нуклеотидів ДНК закодована генетична інформація, необхідне точне відтворення структури ДНК у процесі поділу клітин. Заново синтезована молекула ДНК мусить бути точною копією старої молекули. У постульованій Д. Уотсоном і Ф. Кріком структурі молекула ДНК складається із двох комплементарних полінуклеотидних ланцюгів, що передбачає матричний принцип біосинтезу. Це означає, що кожен із ланцюгів старої (вихідної, матричної) молекули ДНК у процесі її подвоєння (реплікації) слугує будівельною площадкою (матрицею) для синтезу нового комплементарного ланцюга.

Таким чином, за реплікаційного синтезу ДНК із однієї материнської молекули утворюється дві дочірні, які повністю повторюють її будову. Зауважимо, що кожна дочірня молекула ДНК один полінуклеотидний ланцюг отримує від старої (вихідної) молекули, а другий, комплементарний до нього, синтезується заново. Цей, так званий напівконсервативний, механізм реплікації ДНК був експериментально доведений *М. Мезельсоном* і Ф. *Сталем* у 1958 р. і виявився найбільш розповсюдженим у живій природі.

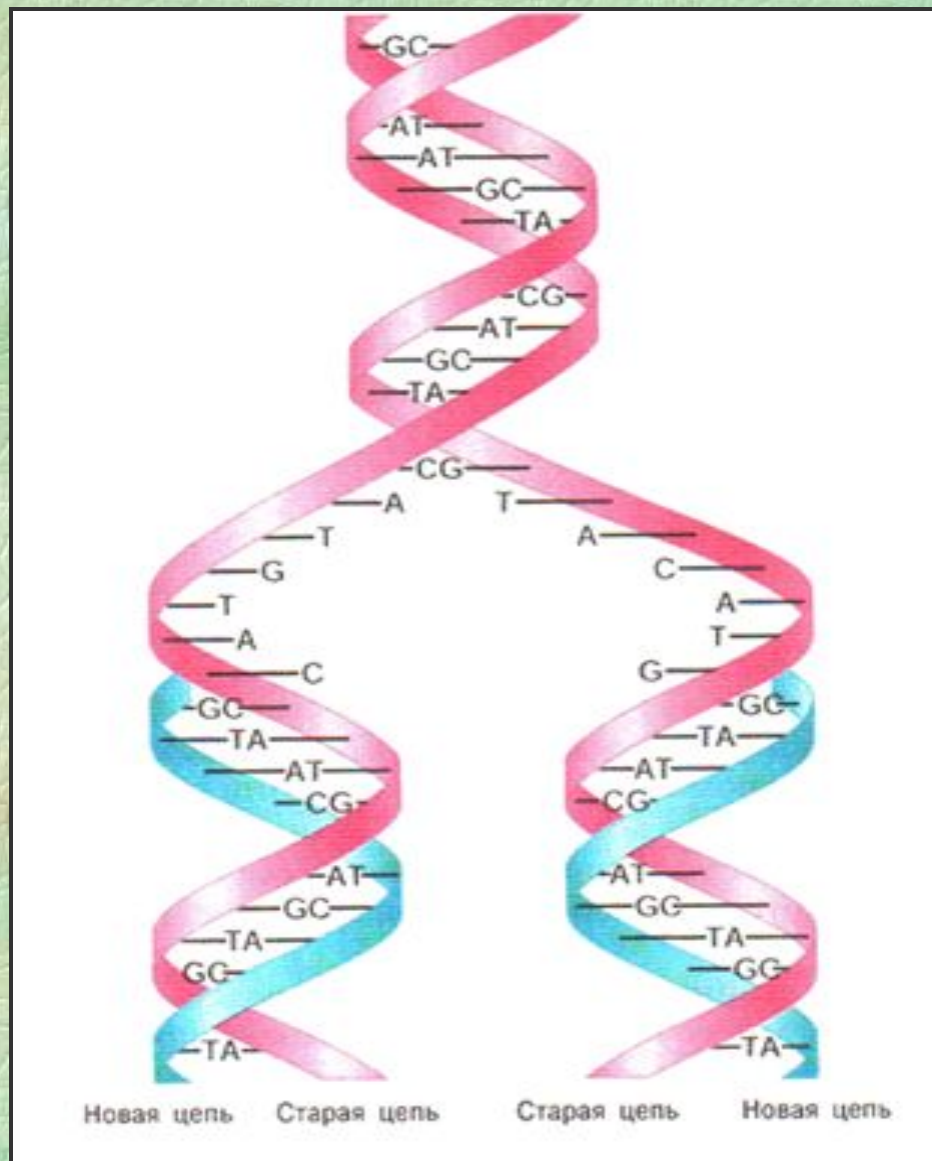
Реплікація і ріст клітин у бактерій і еукаріотів тісно пов'язані, а завершення циклу реплікації узгоджується з актом поділу клітини.





Результати циклу реплікації за трьома теоретично  
МОЖЛИВИМИ ШЛЯХАМИ





Загальна модель напівконсервативної реплікації ДНК.  
Знову синтезовані ланцюги позначені синім кольором



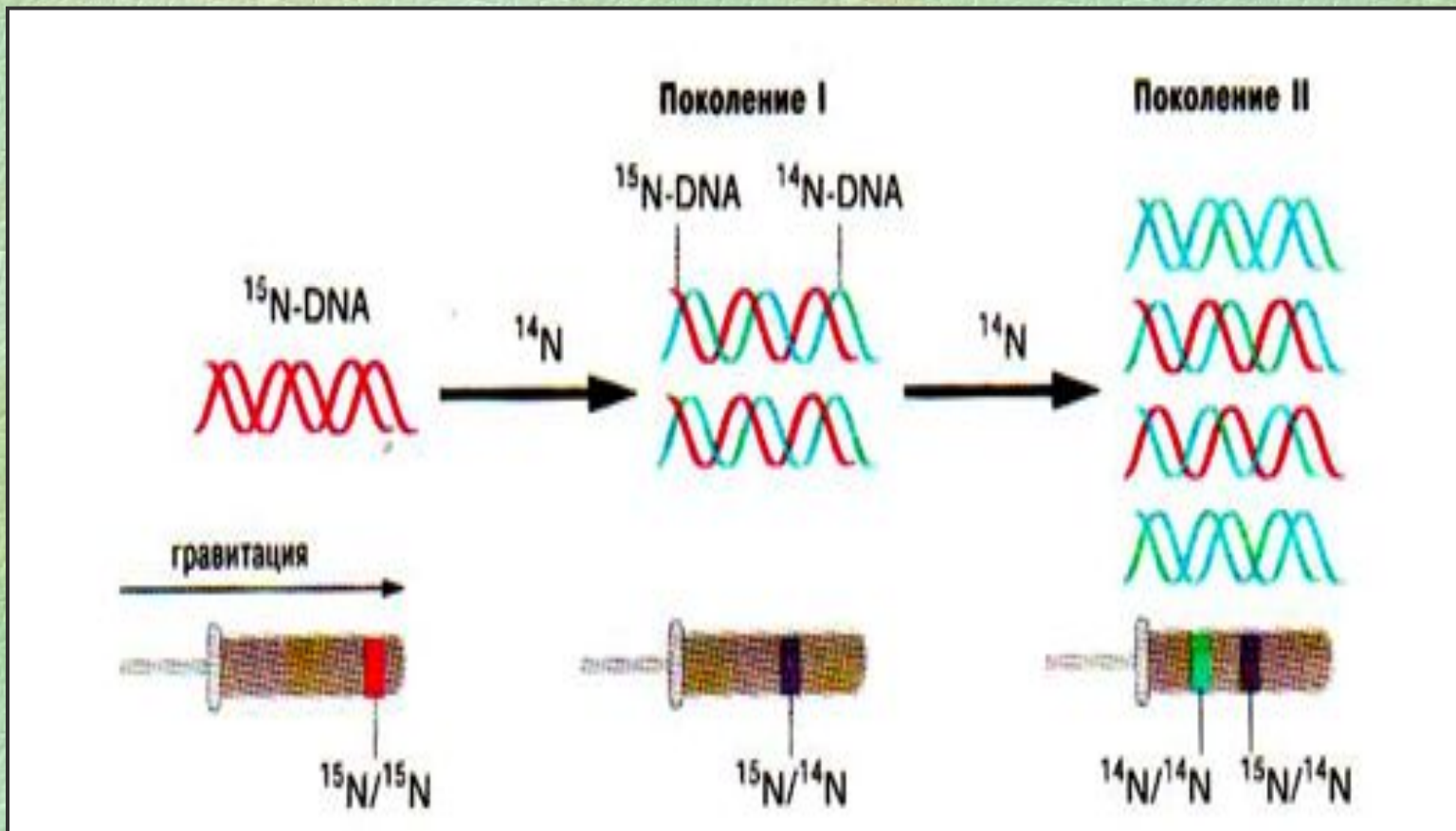
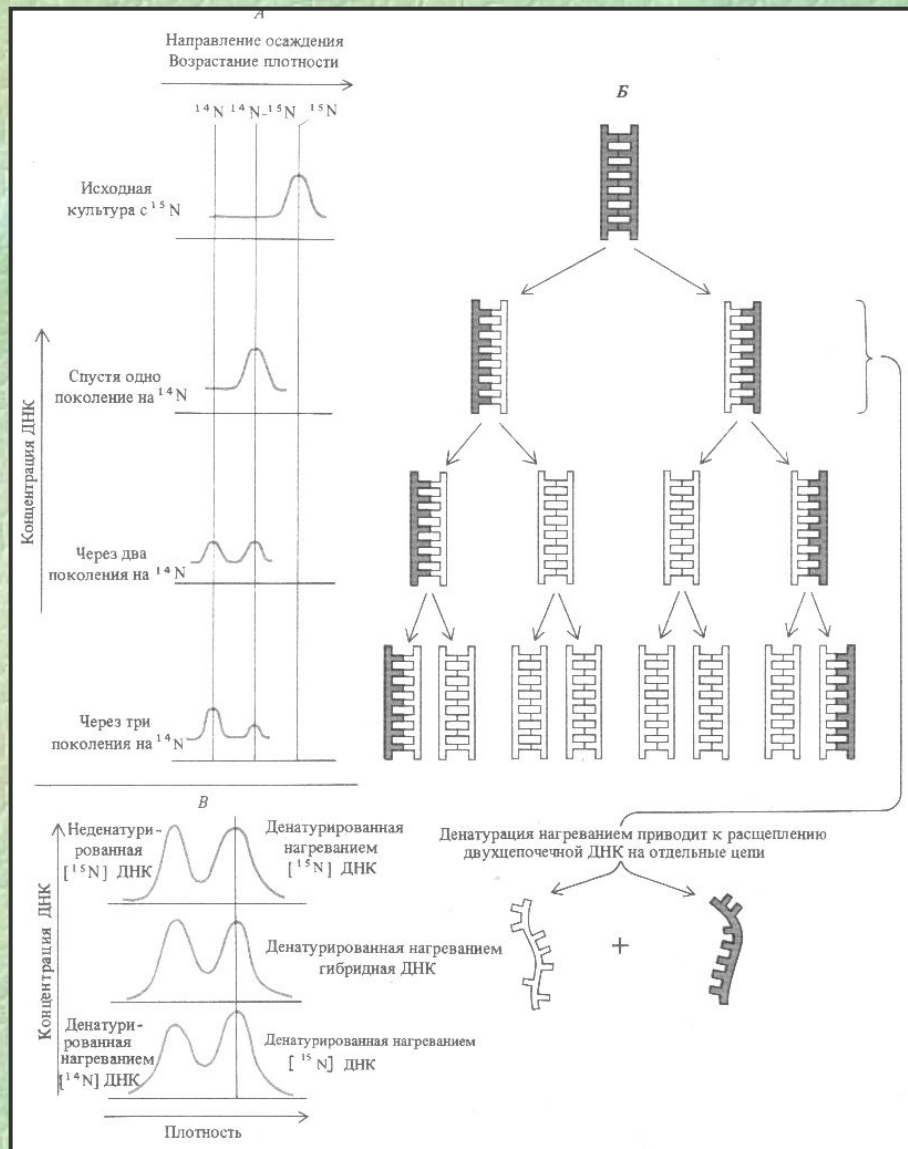


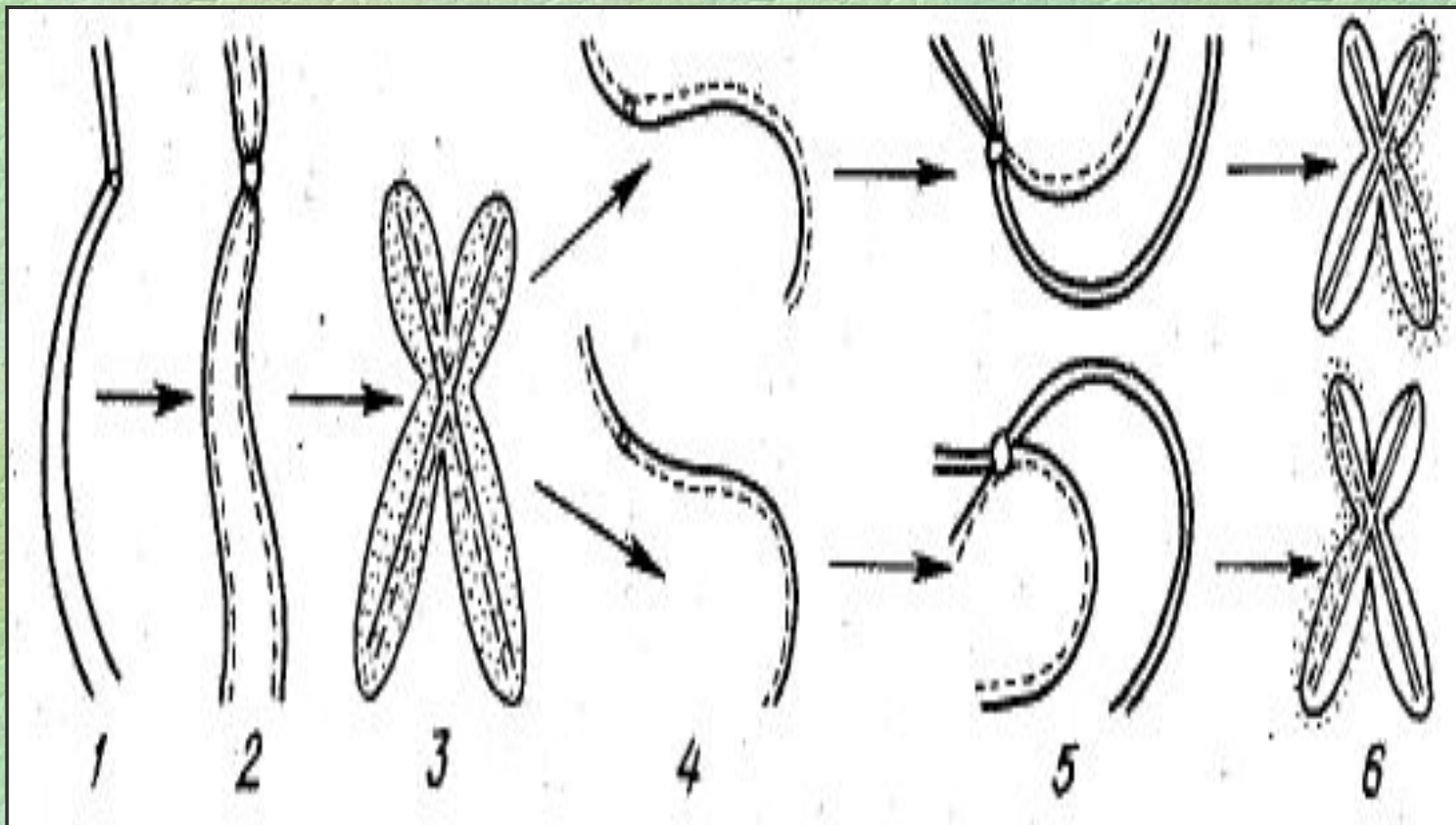
Схема дослідження Мезелсона-Сталля. Фракціонування молекул ДНК з різною щільністю за допомогою центрифугування у градієнті щільності хлористого цезію. Схематично зображені послідовні стадії дослідження Мезелсона і Сталля, завдяки якому був доведений напівконсервативний механізм реплікації ДНК.





Розподіл щільності молекул ДНК, яке спостерігалось Мезельсоном і Сталем після перенесення клітин *E. coli*, що ростуть із важкої середовища у легку





**Модель реплікації ДНК у еукаріотів. Дослід зроблений на *Vicia faba* за допомогою тімідін мічений по тритію.**

Схема розподілу похідних (немічених – безперервна лінія) і реплікованих (мічених – пунктирна лінія) хроматид і хромосом в митозі: 1, 2, 3 – інтерфаза, профаза, метафаза першого поділу після введення в середу міченого тімідину; 4, 5, 6 – ті ж фази другого поділу при відсутності в середовищі міченого тімідину



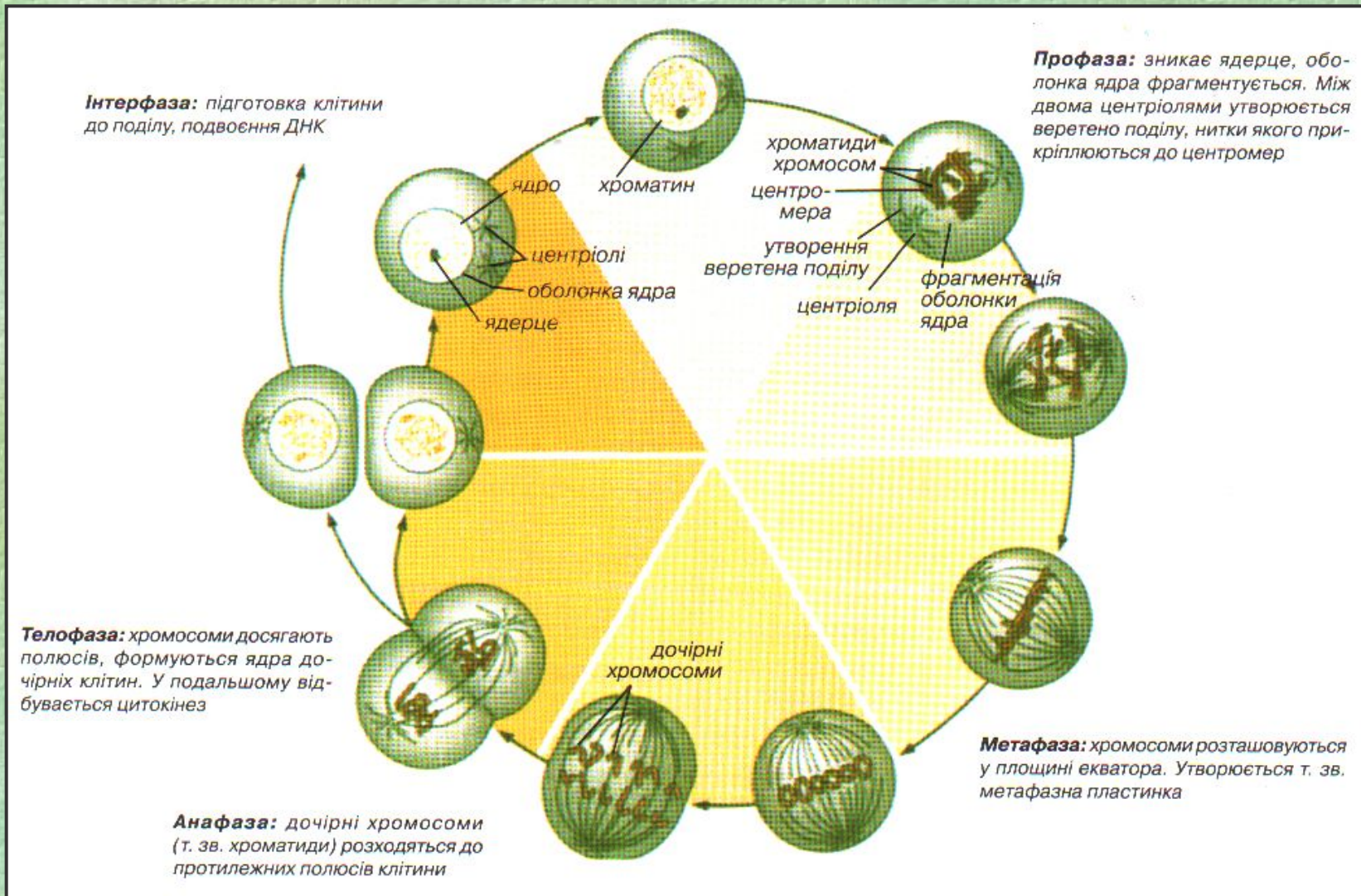
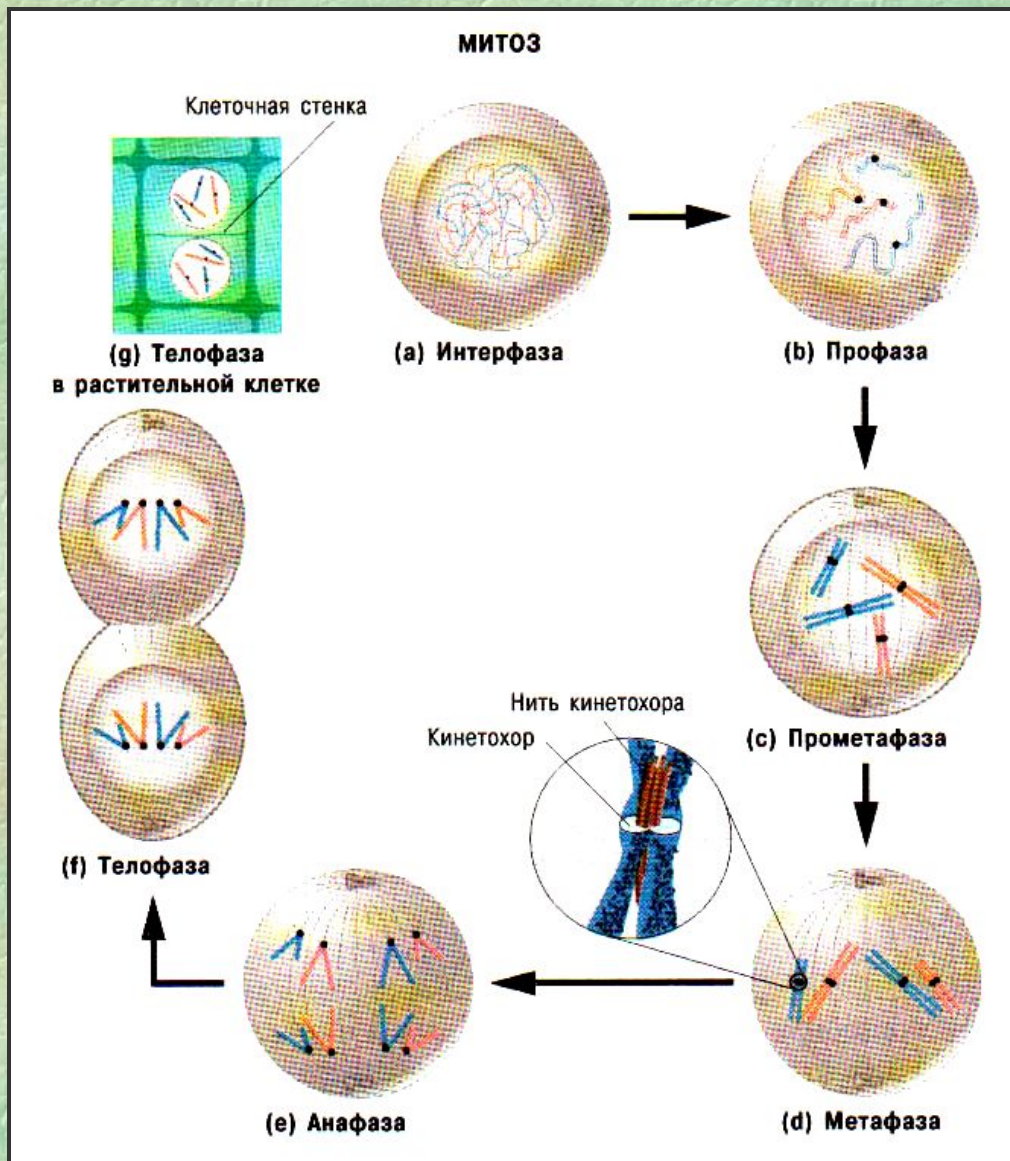


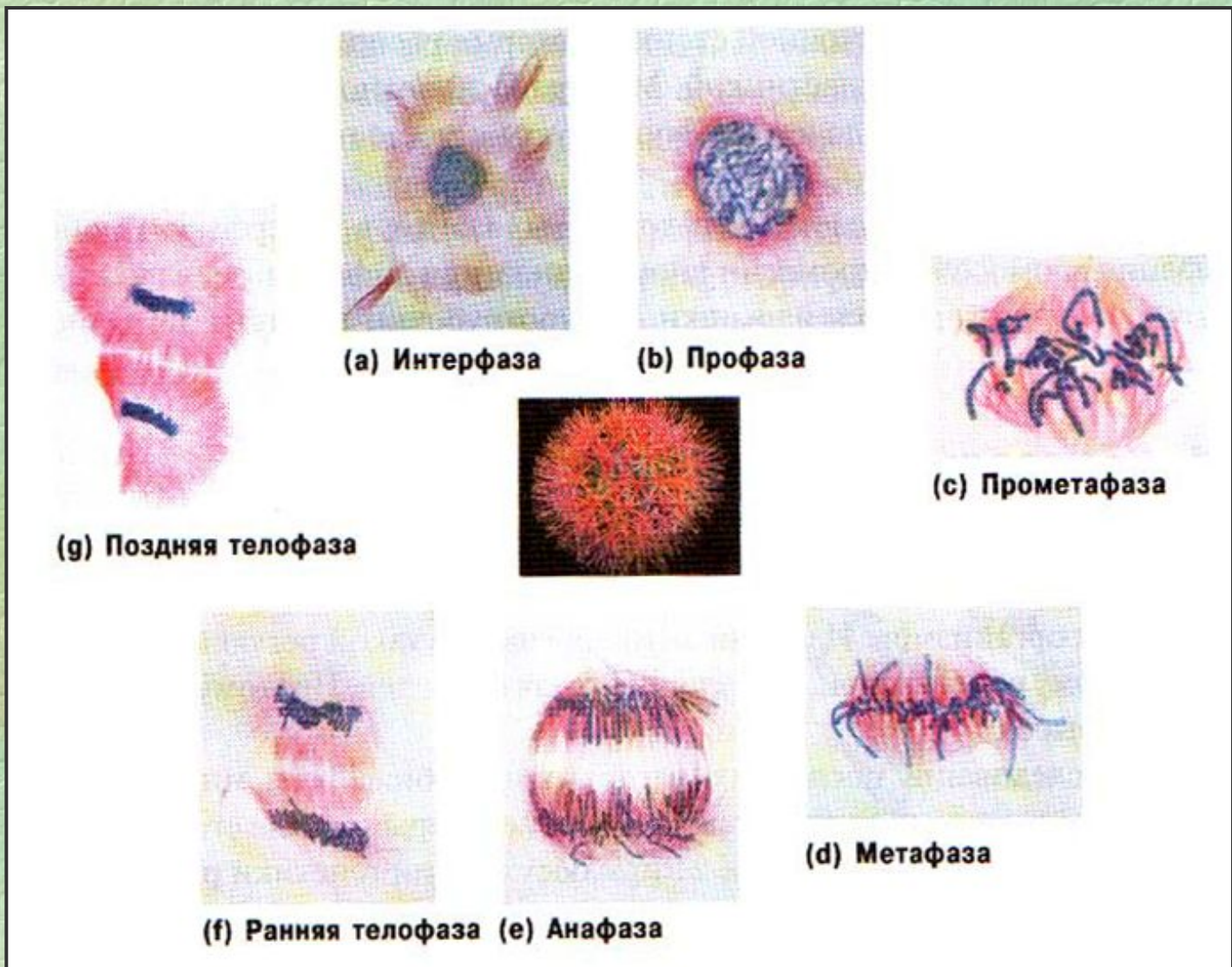
Схема мітозу





Мітоз тваринної клітини з 4 хромосомами (парою довгих метацентриків та парою більш коротких субметацентриків)





Світлова мікрофотографія наведених вище стадій мітозу у рослини - гемантуса (*Haemanthus*)



Важливе значення в онтогенезі більшості еукаріотів має генетично запрограмоване швидке розмноження одних типів клітин і летальна диференціація клітин інших типів. Відмирання певних диференційованих клітин властиве нормальному розвитку вищих організмів. Прикладами можуть бути: руйнування тканин і органів личинки за метаморфозу у комах, клітин хвоста і зябер за перетворення пуголовка у жабу, клітин міжпальцевих перепонок у ембріонів хребетних тварин і т. п. В усіх цих та інших прикладах генетично запрограмована смерть клітин (**апоптоз**) настає на чітко визначеній стадії онтогенезу і контролюється генами, мутації яких можуть істотно змінити хід розвитку. Так, уроджена виродливість — ластопалість — у людини визначається домінантним мутантним геном, за наявності якого клітини ембріона, що з'єднують пальці, не відмирають, і пальці залишаються з'єднаними.

Є підстави вважати, що у вищих організмів процес старіння і тривалість життя значною мірою визначаються генетично. Про це свідчать дослідження на дрозофілі, мишах та інших об'єктах. Показана можливість селекції мух і мишей на затримку старіння і тривалість життя. Мухи ліній, отриманих таким добором, живуть у середньому вдвоє довше, і ця їх особливість успадковується разом з відповідними генами. Механізм дії генетичних факторів, обумовлюючих старіння, остаточно не з'ясований, хоч на цей рахунок існує чимало цікавих гіпотез.

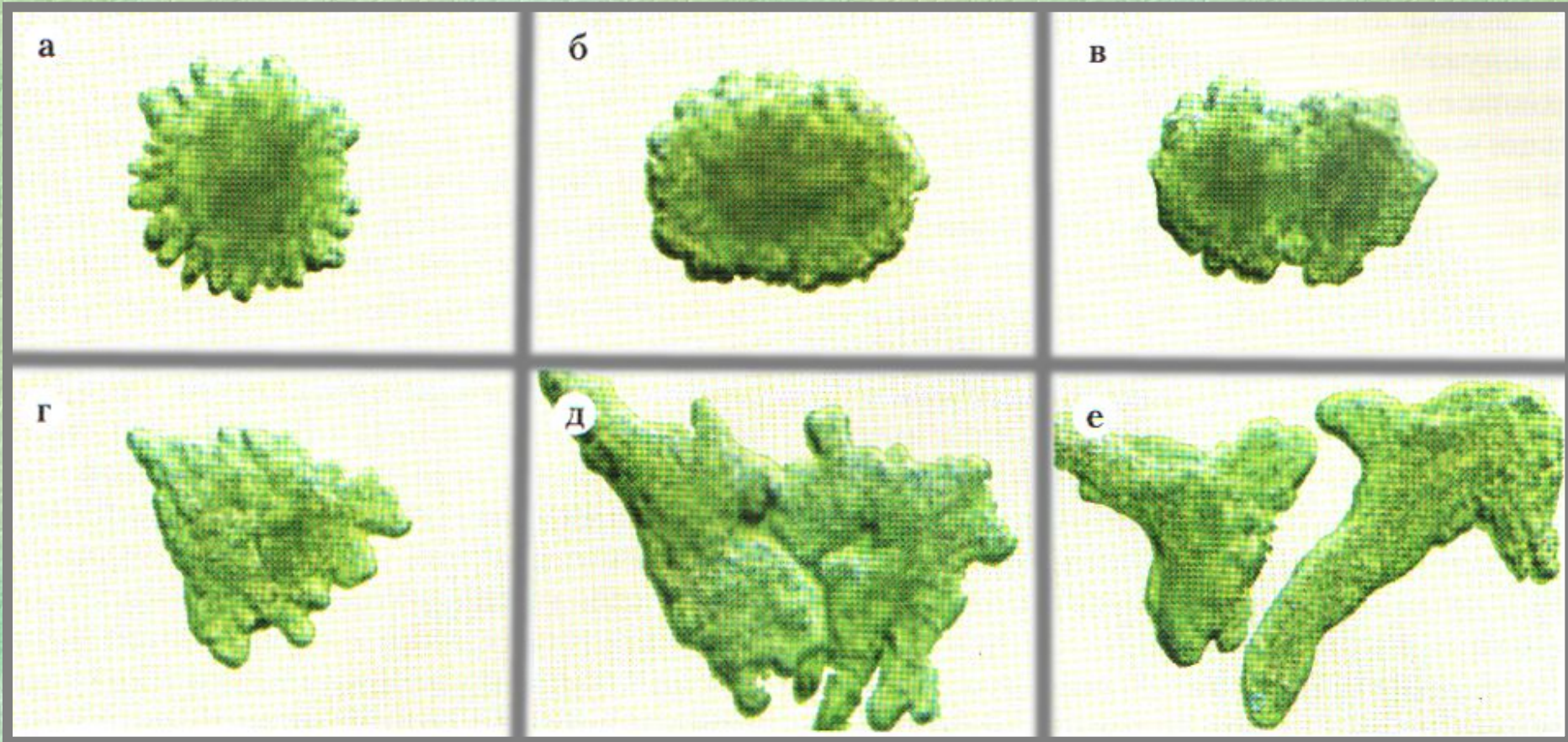
Одна із них полягає в тому, що кількість послідовних поділів соматичних клітин генетично обмежена. В процесі розвитку клітини виконують генетично зафіксовану програму і при цьому незворотно змінюються. Багато клітин відмирає; такими є клітини ксилеми рослин і рогового шару епітелію. Інші клітини за час диференціювання втрачають ядро; такими є еритроцити ссавців і клітини флоєми рослин, які мають обмежену тривалість життя. Ще одна група диференційованих клітин хоч і зберігає ядро, але втрачає здатність до поділів; останнє властиве клітинам м'язів і нервових тканин.



# Ендомітоз

Ендомітоз це різновид мітозу, коли відбувається часткова спіралізація хромосом, оболонка ядра не порушується. ДНК реплікується кілька разів і з'являються поліплоїдні клітини. Це може бути патологія в клітинах карцином (ракових пухлинах), або там де потрібна велика кількість білка, наприклад в клітинах що вистілають звивісті каналці сім'яників у тварин, як безхребетних, так і хребетних. Тому це можна вважати і нормою і патологією, але це звичайна природне явище.





Амітоз – прямий поділ клітин, коли не відбувається якогось перетворення із спіралізацією хромосом, а ядерна оболонка поділяється на 2-3 частини. Це можна спостерігати в випадках патологічного розвитку тваринних і рослинних істот.  
Розмноження амеби: а - 0 хв; б - 6 хв; в - 8 хв; г - 13 хв; д - 18 хв; е - 21 хв.



На відміну від мітозу, у процесі мейозу кількість генетичного матеріалу в дочірніх клітинах зменшується вдвічі. Якщо в результаті мітозу утворюються дочірні клітини з диплоїдним набором хромосом, то гамети або спори несуть лише половину цього набору. При статевому розмноженні відбувається злиття полових клітин і відновлення диплоїдності, характерної для батьківської клітини й усього організму.

Мейоз складається з двох послідовних поділів: перший поділ – редуційний, при якому кількість хромосом зменшується вдвічі (клітини з диплоїдних стають гаплоїдними); друге – екваційне (урівнююче) при якому клітини зберігають гаплоїдний набір хромосом. Мейоз забезпечує постійність кількості хромосом у різних поколінь організмів, що розмножуються статевим шляхом. Якщо мейозу не було би то чисельність хромосом подвоювалась би у кожному поколінні.

Гаплоїдні гамети або спори несуть строго визначений набір хромосом - по одному гомологу від кожної пари, підтримуючи таким чином генетичну безперервність виду з покоління в покоління.

Мейоз сприяє генетичній мінливості усередині виду. Дійсно, у результаті мейозу утворюються гамети, що несуть різні комбінації батьківських генів. У процесі мейозу відбувається *кросинговер* - обмін між гомологічними парами хромосом. Це також підвищує генетичну мінливість потомства, що утвориться при злитті гамет, що несуть хромосоми з рекомбінаціями. Тому перегрупування генетичного матеріалу при статевому розмноженні приводить до появи потомства, що у результаті генетичної рекомбінації досить сильно відрізняються від своїх батьків.



Кросинговер - це процес, який відбувається в профазі першого мейотичного поділу. Завдяки кросинговеру відбувається зближення, конюгація гомологічних хромосом, а потім обмін ділянками. Як результат цього утворюється батківсько-материнськи та материнсько-батьківськи хромосоми. Без кросинговеру жодної статевої клітини не відтворюється і тому кросинговер є механізмом, який забороняє міжвидові гібриди, тому що особини з різними генотипами можуть схреститися, але нащадки будуть безплідними, тому що кросинговер в них не піде, а тому плідних нащадків в них не буде. Це механізм збереження унікальності генттипу виду. Кросинговер та розходження хромосом яке відбувається у анафазі мершого мейотичного поділу забезпечує велику кількість комбінацій комбінацій батьківських та материнських хромосом в гаметі. Тому вірогідність що в одну гамету потраплять хромосоми тільки одного з батьків дуже мала. Для людини це є  $0,5e+22$ , тобто менше однієї чотирьохмільонної. Кросинговер ще більше змішує материнськи та батьківські спадкові ознаки, та чисельність гамет є практично нескінченною. У людини на 1 хромосому припадає 2-3 хіазми.

Якщо у процесі мітозу кожна хромосома гомологічної пари, отримана від батька або матері, розподіляється в метафазі незалежно від гомолога, то на ранніх стадіях мейозу гомологічні хромосоми кон'югують попарно й між ними виникає *синапсис*. Кожна така структура, що складається з пари гомологів, називається *бівалентом*, що формує *тетраду* хроматид. Чотири хроматиди в кожному біваленті вказують на дублікацію ДНК у складі гомологічних хромосом. Очевидно, що для одержання гаплоїдного набору хромосом потрібно два клітинних поділа. У першому, або *редукційному поділі* мейозу (число хромосом зменшується вдвічі) до полюсів клітини розходяться гомологічні хромосоми в складі тетрад. У результаті, дочірні клітини містять *діади* - по одній хромосомі пари, що складається із двох з'єднаних в області центромери хроматид. У другому, або *екваційному* поділі мейозу (число центромер не змінюється) кожна хромосома (діада) розщеплюється на дві хроматиди (*монади*).



У мейоз, як і у мітоз, вступають клітини з хромосомами, які складаються з двох сестринських хроматид. Після першого поділу швидко настає другий поділ, без підготовки та синтезу ДНК. Другий мейотичний поділ відбувається за типом мітозу, тільки з тією відмінністю, що на всіх фазах буде вдвоє менше число хромосом.

У кожному поділі мейозу розрізняють профазу, метафазу, анафазу і телофазу. Фази першого поділу позначають римською цифрою I (профаза I, метафаза I і т.д.), а фази другого поділу цифрою II (профаза II, метафаза II та ін.).

Профаза I. На відміну від мітозу, де кожна окрема хромосома поводить себе незалежно від інших і не впливає на їх поведінку, у профазі I мейозу гомологічні хромосоми об'єднуються, формують парні утворення. Це тривала і складна фаза, вона характеризується певними послідовними стадіями залежно від стану хромосом.

Лептонема, або стадія тонких ниток. Хромосоми стають помітними у вигляді тонких ниток, кількість їх диплоїдна.

Зигонема - гомологічні хромосоми зближуються попарно, утворюють біваленти. Число їх вдвоє менше, ніж вихідна кількість хромосом. Взаємне притягування хромосом отримало назву кон'югація, або синописис. Кон'югація відбувається дуже точно, хромосоми з'єднуються кінцями або по всій довжині. Причому зближуються кожен хромомер і кожна ділянка однієї гомологічної нитки з відповідним хромомером і ділянкою іншої гомологічної нитки.

Пахінема, або стадія товстих ниток. Процес кон'югації гомологічних хромосом повністю завершується. Вони настільки зближені, що їх легко можна прийняти за одну. Кожна хромосома в біва-ленті подвоєна і складається з двох сестринських хроматид. Біваленти іноді називають тетрадами. На стадії пахінеми відбувається кросинговер - обмін ідентичними ділянками між гомологічними хромосомами.

Диплонема, або стадія подвійних ниток. Хромосоми, які утворили біваленти, розпочинають поступово відштовхуватися одна від одної, залишаючись з'єднаними між собою в окремих ділянках (хіазмах). Переплетені одна навколо одної хромосоми (біваленти) поступово розкручуються і зменшується число хіазм.

Діакінез - заключна стадія профазы I. У діакінезі біваленти різко вкорочені, потовщені дочірні хроматиди кожної хромосоми мало помітні. Хіазми поступово зміщаються на кінці хромосом. Завершується профаза I зруйнуванням ядерної оболонки, формуванням ахроматинового веретена.



Метафаза I. Число бівалентів удвічі менше від диплоїдного набору хромосом. Біваленти значно коротші, ніж хромосоми в метафазі соматичного мітозу, і розміщуються в екваторіальній площині. Центромери хромосом з'єднуються з нитками фігури веретена. У цю фазу мейозу можна підрахувати кількість хромосом.

Анафаза I. До протилежних полюсів веретена розходяться гомологічні хромосоми. Кожна з них складається із двох дочірніх хроматид, з'єднаних своїми центромерами. У цьому полягає істотна відмінність від анафази мітозу.

Телофаза I. Розпочинається, коли анафазні хромосоми досягли полюсів клітини, на кожному з них знаходиться гаплоїдне число хромосом. Характеризується появою ядерної мембрани і відновленням структур ядра. Утворюються дві дочірні клітини.

Інтерфаза між I і II поділом мейозу буває дуже короткою. На відміну від звичайної інтер-фази тут відсутня репродукція хромосом. Мейоз II відбувається за типом звичайного мітозу.

Профаза II. Ця стадія нетривала, хромосоми добре помітні.

Метафаза II. Чітко визначена подвійна структура хромосом і значний ступінь їх спіралізації.

Анафаза II. Відбувається розходження подвоєних центромер, внаслідок чого дочірні хроматиди рухаються до різних полюсів.

Телофаза II. Завершується утворенням чотирьох клітин з гаплоїдним набором хромосом. -

Для полегшення сприйняття поведінки хромосом при мейозі і мітозі наведено порівняльну характеристику їх фаз (табл. 1.12).

Механізми, які призводять до генетичної різноманітності гамет

У процесі мейозу створюються можливості виникнення в гаметах нових генних комбінацій.



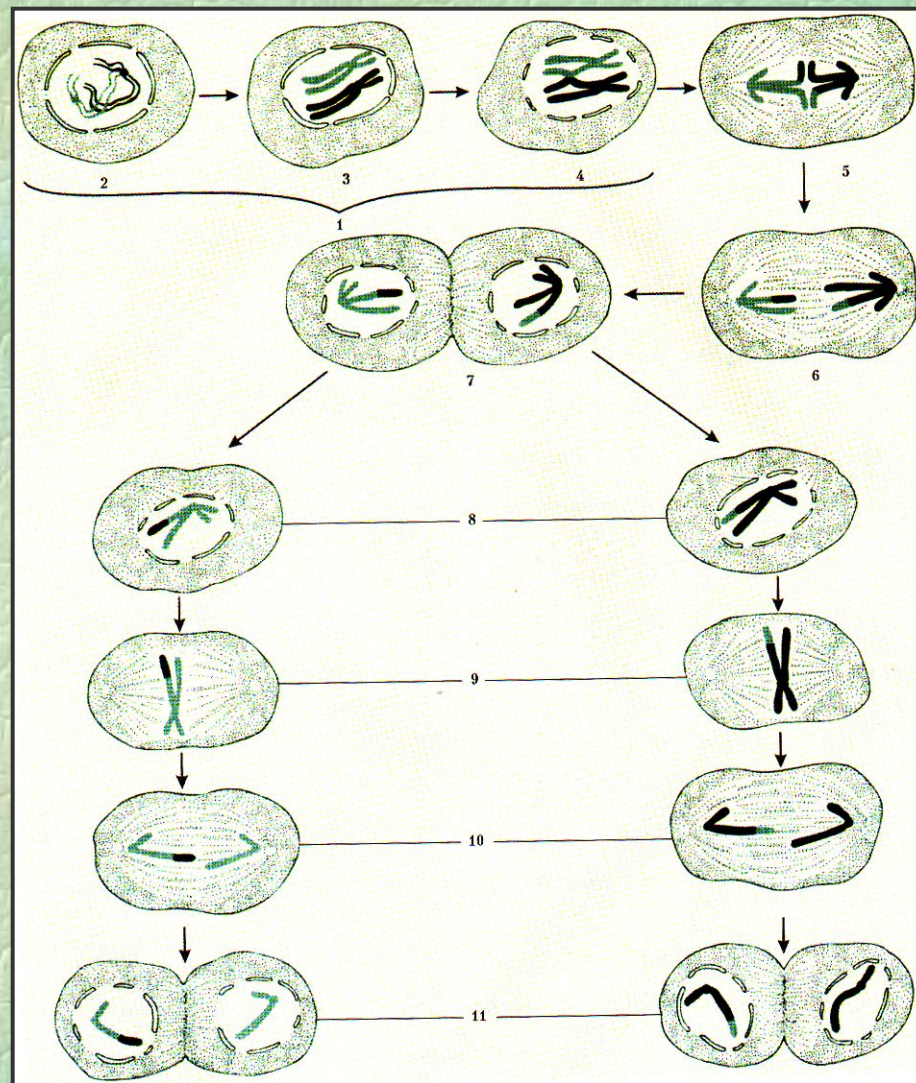
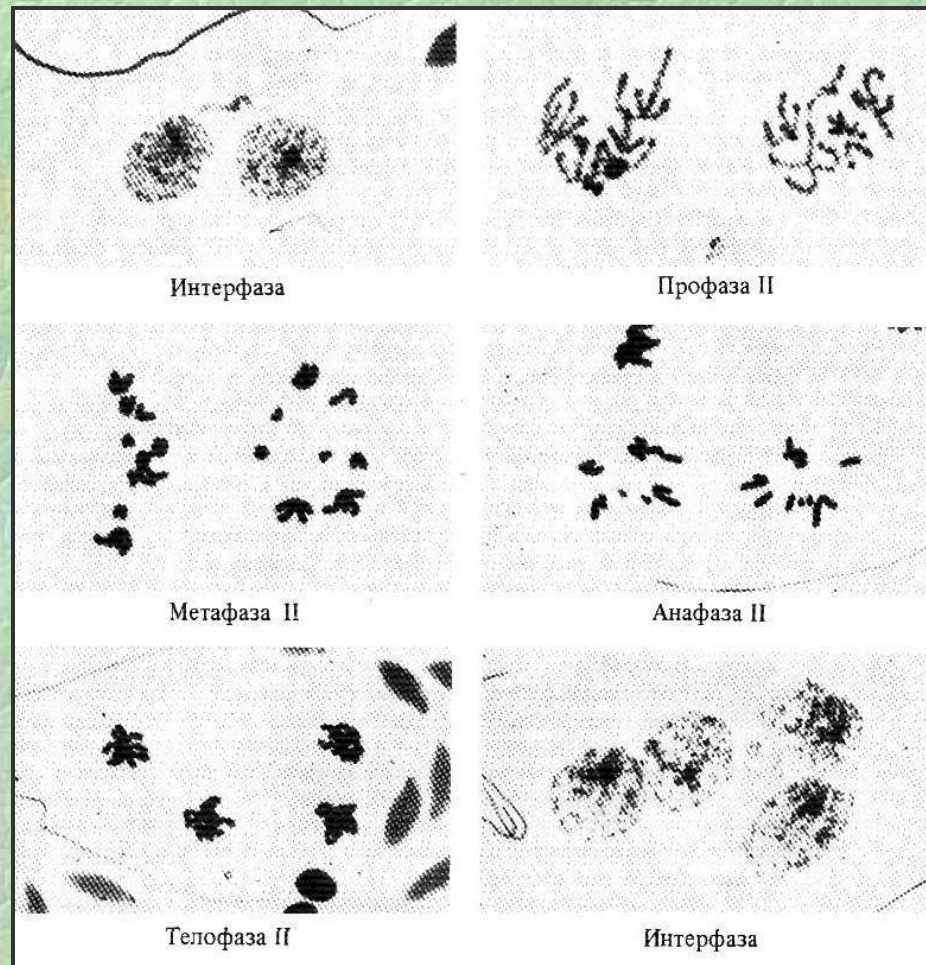
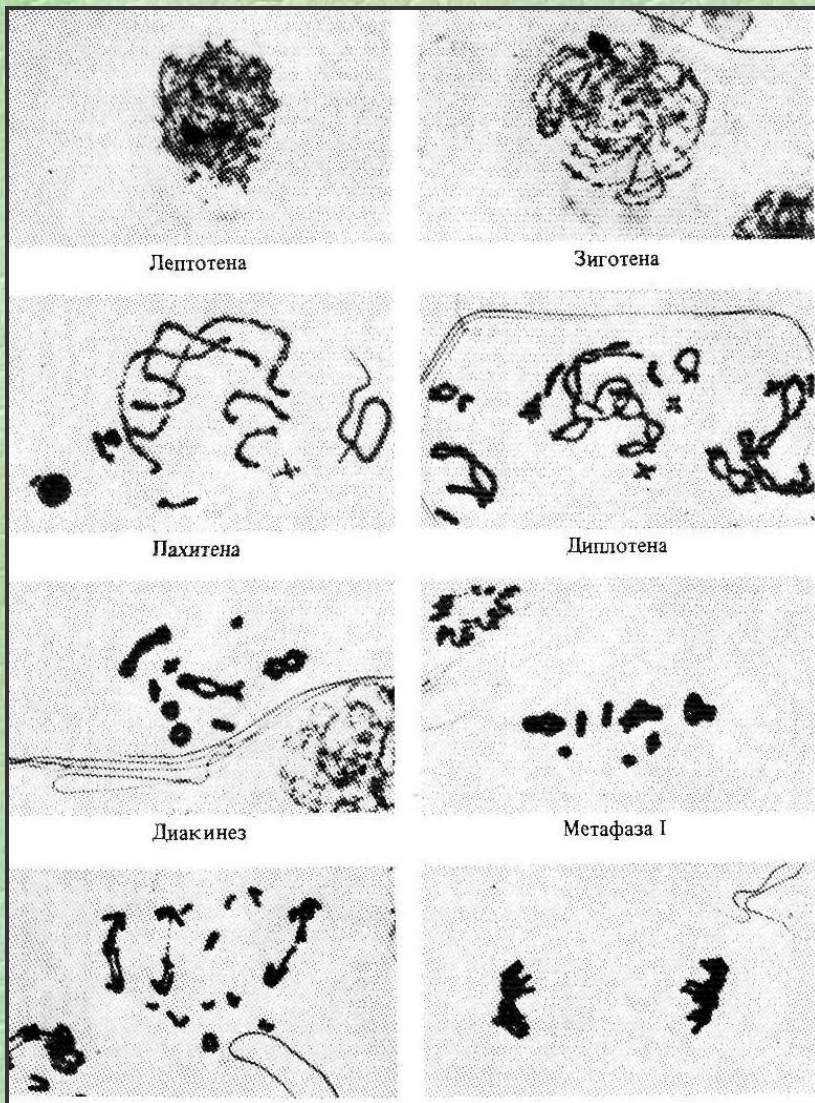


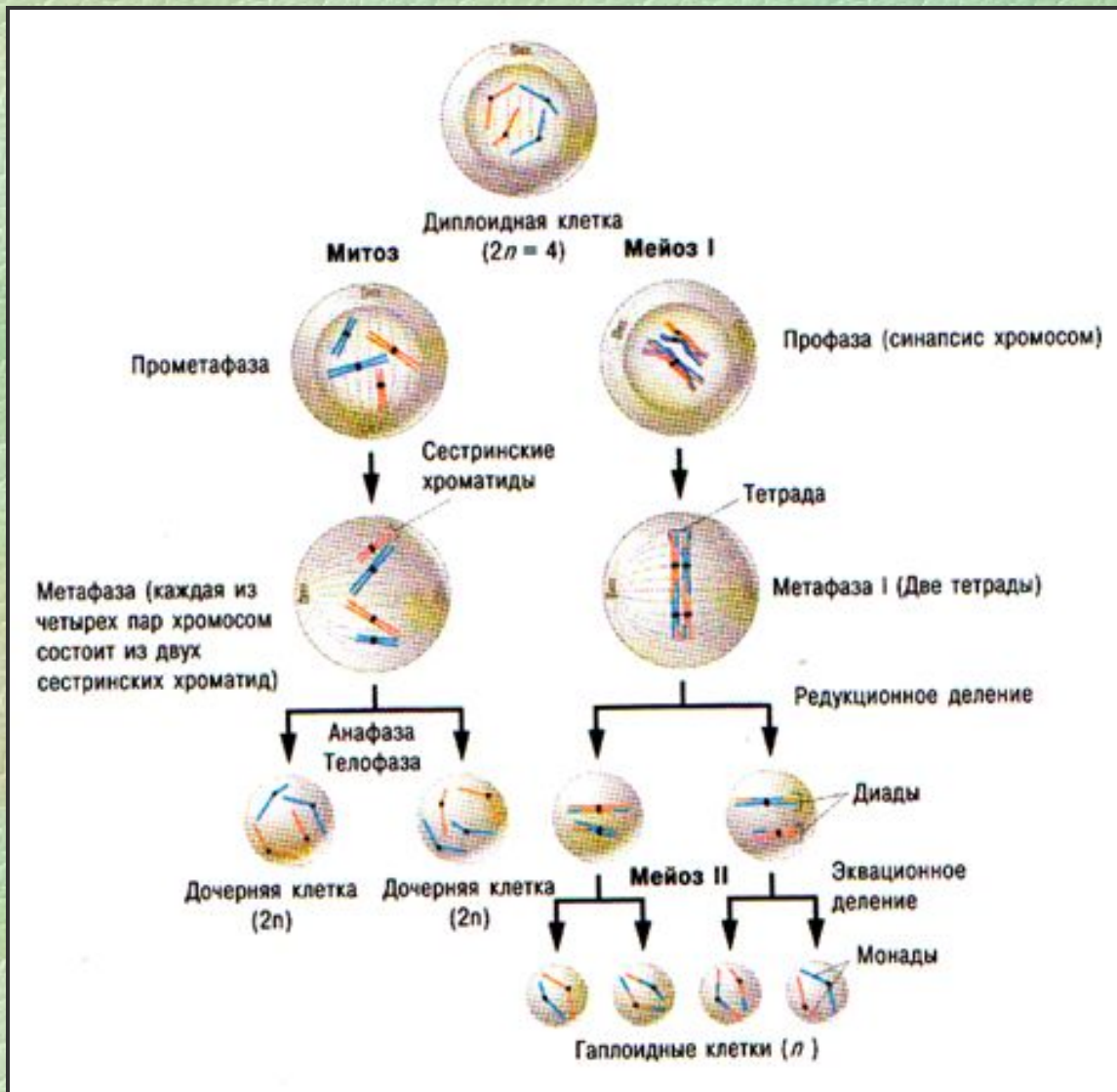
Схема мейозу. 1 - профаза I; 2 - лептонема; 3 - зигонема; 4 - диплонема; 5 - метафаза I; 6 - анафаза I; 7 - телофаза I; 8 - профаза II; 9 - метафаза II; 10 - анафаза II; 11 - телофаза II





Мейоз у самця саранових *Chorthippus parallelus*,  $2N=17$  (у самиці –  $2N=18$ )  
 (x 1500). З чотирьох утворившихся ядер (див. останню фотографію  
 праворуч) два містять два містять по дев'ять хромосом, а два — по вісім,  
 оскільки X-хромосома в них відсутня





Загальні схеми мітозу та мейозу з результатами поведінки  
 двох пар гомологічних хромосом



<i>Стадия</i>	<i>Митоз</i>	<i>Мейоз</i>
Профаза	Хромомеры не видны Гомологичные хромосомы обособлены Хиазмы не образуются Кроссинговера не происходит	Хромомеры видны Гомологичные хромосомы конъюгируют Хиазмы образуются Кроссинговер может иметь место
Метафаза	Пары хроматид располагаются на экваторе веретена Центромеры выстраиваются в одной плоскости на экваторе веретена	Пары хроматид располагаются на экваторе веретена только во втором делении мейоза Центромеры в первом делении мейоза располагаются над и под экватором на одинаковых расстояниях от него
Анафаза	Центромеры делятся Хроматиды расходятся Расходящиеся хроматиды идентичны	Центромеры делятся только во втором делении мейоза Хроматиды расходятся во втором делении мейоза. В первом делении расходятся целые хромосомы Расходящиеся хромосомы могут оказаться неидентичными в результате кроссинговера
Телофаза	Число хромосом в дочерних клетках то же, что и в родительских клетках Дочерние клетки содержат обе гомологичные хромосомы (у диплоидов)	Число хромосом в дочерних клетках вдвое меньше, чем в родительских Дочерние клетки содержат только по одной из каждой пары гомологичных хромосом
Где происходит деление данного типа	Возможно в гаплоидных, диплоидных и полиплоидных клетках Происходит при образовании соматических клеток и некоторых спор, а также при образовании гамет у растений, у которых имеет место чередование поколений	Только в диплоидных и полиплоидных клетках При гамето- или спорогенезе

Відмінності між стадіями мітозу та мейозу



# Сперматогенез та овогенез

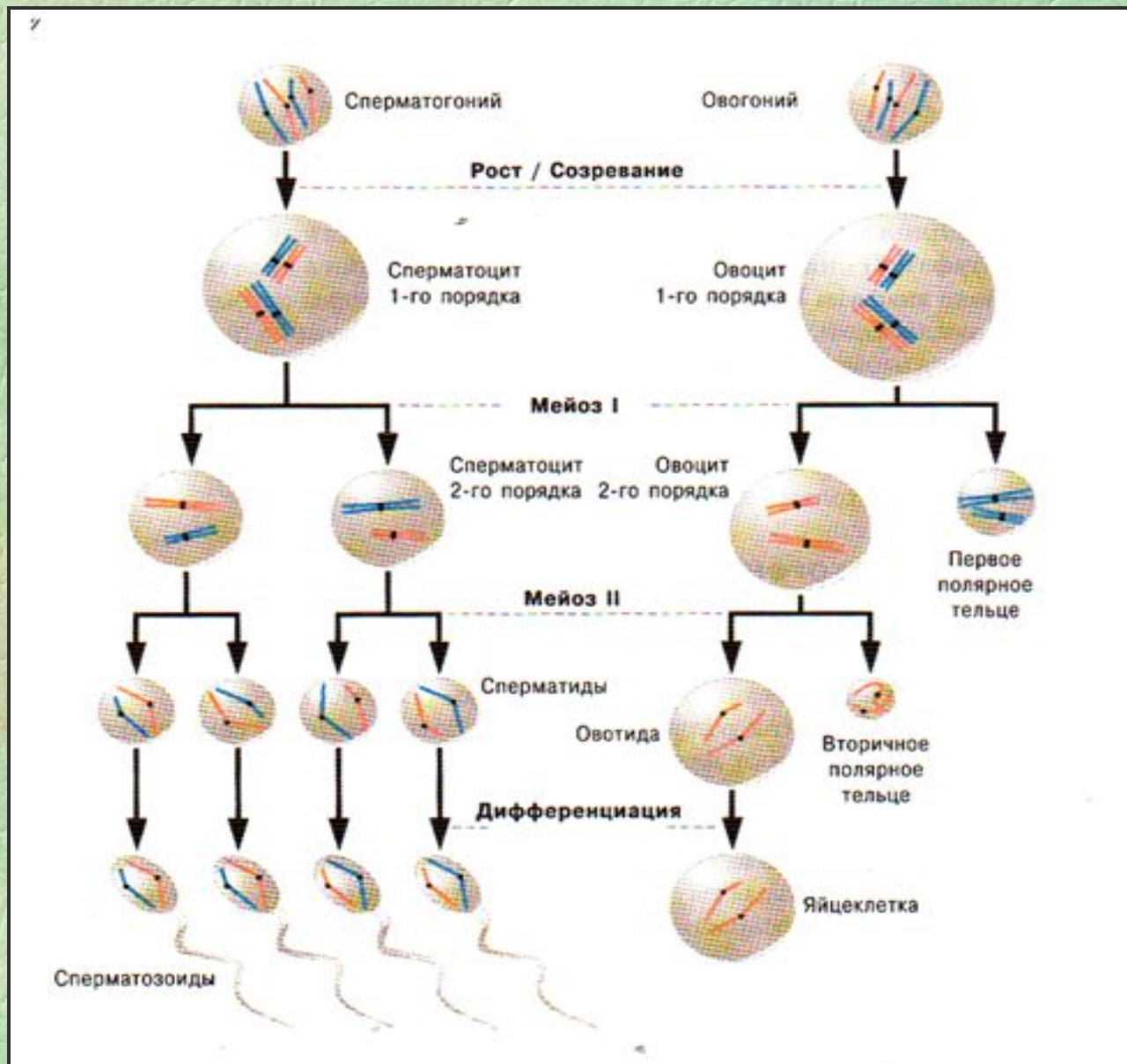
Незважаючи на подібність процесів гаметогенезу у тваринних клітинах, формування чоловічих гамет (сперматогенез) трохи відрізняється від формування жіночих гамет (овогенеза).

**Сперматогенез** відбувається в репродуктивних органах самців – сім'яниках. Спочатку спостерігається швидкий ріст недиференційованих диплоїдних зародкових клітин, названих **сперматогоніями**. У результаті утворюються **первинні сперматоцити**, які вступають у перший поділ мейозу. **Вторинні сперматоцити**, що утворюються, містять гаплоїдний набір хромосом (діади). Вторинні сперматоцити вступають у другий поділ мейозу, утворюючи гаплоїдні сперматиди. Ці клітини дозрівають у процесі **сперматогенезу**, перетворюючись у гаплоїдні **сперматозоїди**, або **клітини сперми**, що містять дуже мало цитоплазми. Сперматогенез починається з настанням статевої зрілості у чоловіків. Мейоз та сперматогенез у чоловіків це дуже активний процес, який йде безперервно іноді до похилого віку (до 70 років). В 1 мл здатної до запліднення сперми повинно бути не менше 3 млн, у нормі — від 10 до 60 млн. сперматозодів в 1 мл.

Формування яйцеклітин, або **овогенез**, протікає в репродуктивних органах самок - яєчниках. У результаті двох поділів мейозу утворюються дочірні клітини, що несуть гаплоїдні набори хромосом, але не однакові по розміру. У процесі кожного розподілу майже вся цитоплазма **первинного овоцита** попадає в одну із двох дочірніх клітин. Це дуже важливо для функціонування яйцеклітини, у якій після запліднення розвивається зародок.

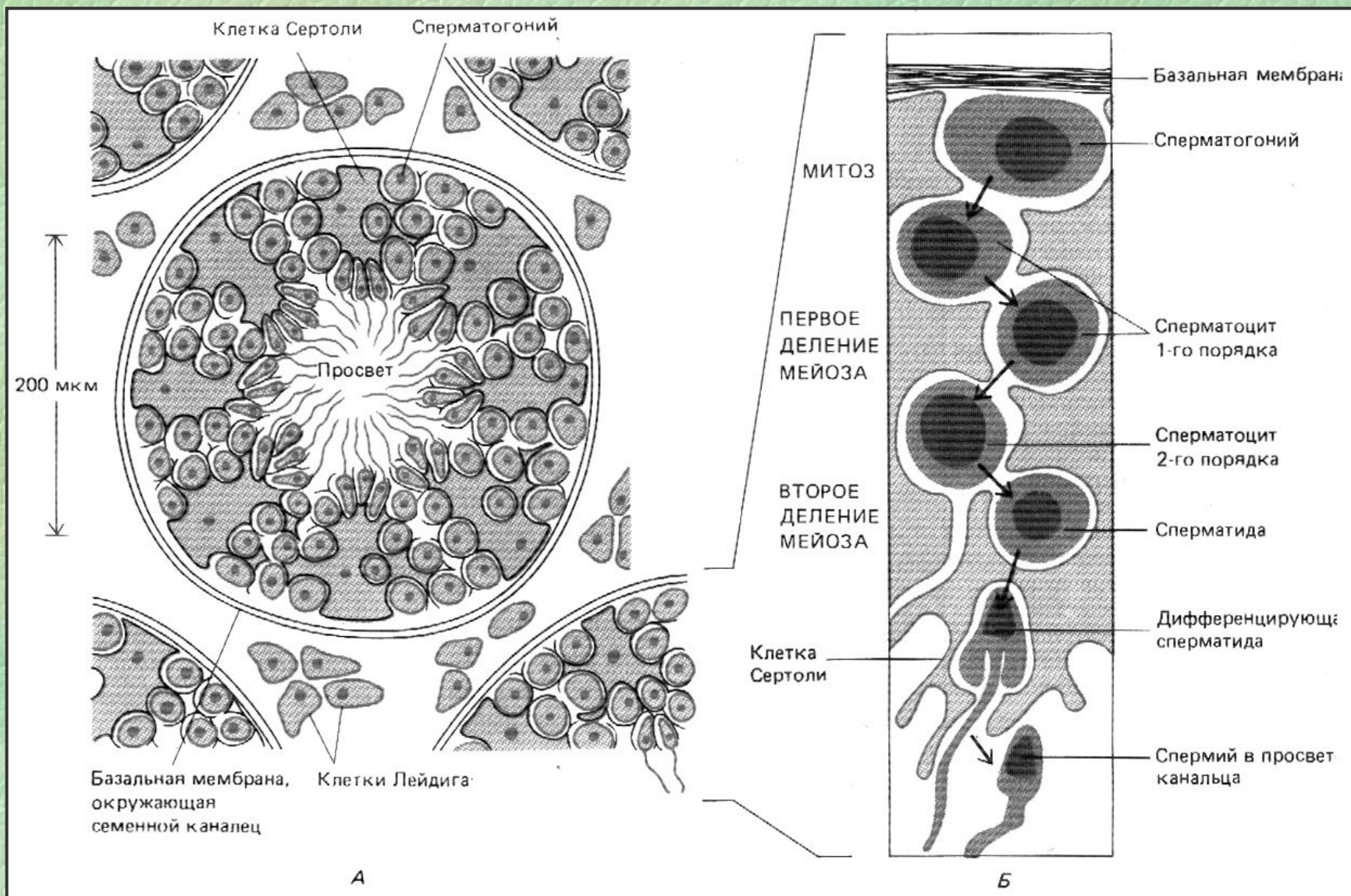
Під час анафази першого розподілу мейозу тетради овоцита першого порядку розходяться до полюсів з утворенням двох однакових груп діад, однак цитоплазма ділиться між дочірніми клітинами не нарівно: на одному з полюсів вона лише оточує ядро, формуючи **перше полярне тільце**. Друга дочірня клітина називається овоцитом другого порядку. Перше полярне тільце може розділитися ще раз, утворюючи дві дрібних гаплоїдних клітини, або залишається у фазі спокою. Зріла яйцеклітина формується з **овоцита другого порядку** в результаті другого поділу мейозу, коли його цитоплазма знову ділиться не нарівно, утворюючи овотиду і вторинне полярне тільце. Овотида потім дозріває з утворенням яйцеклітини.





Сперматогенез та овогенез клітинах тварин





Спрощена схема поперечного розрізу сім'яного каналця ссавця



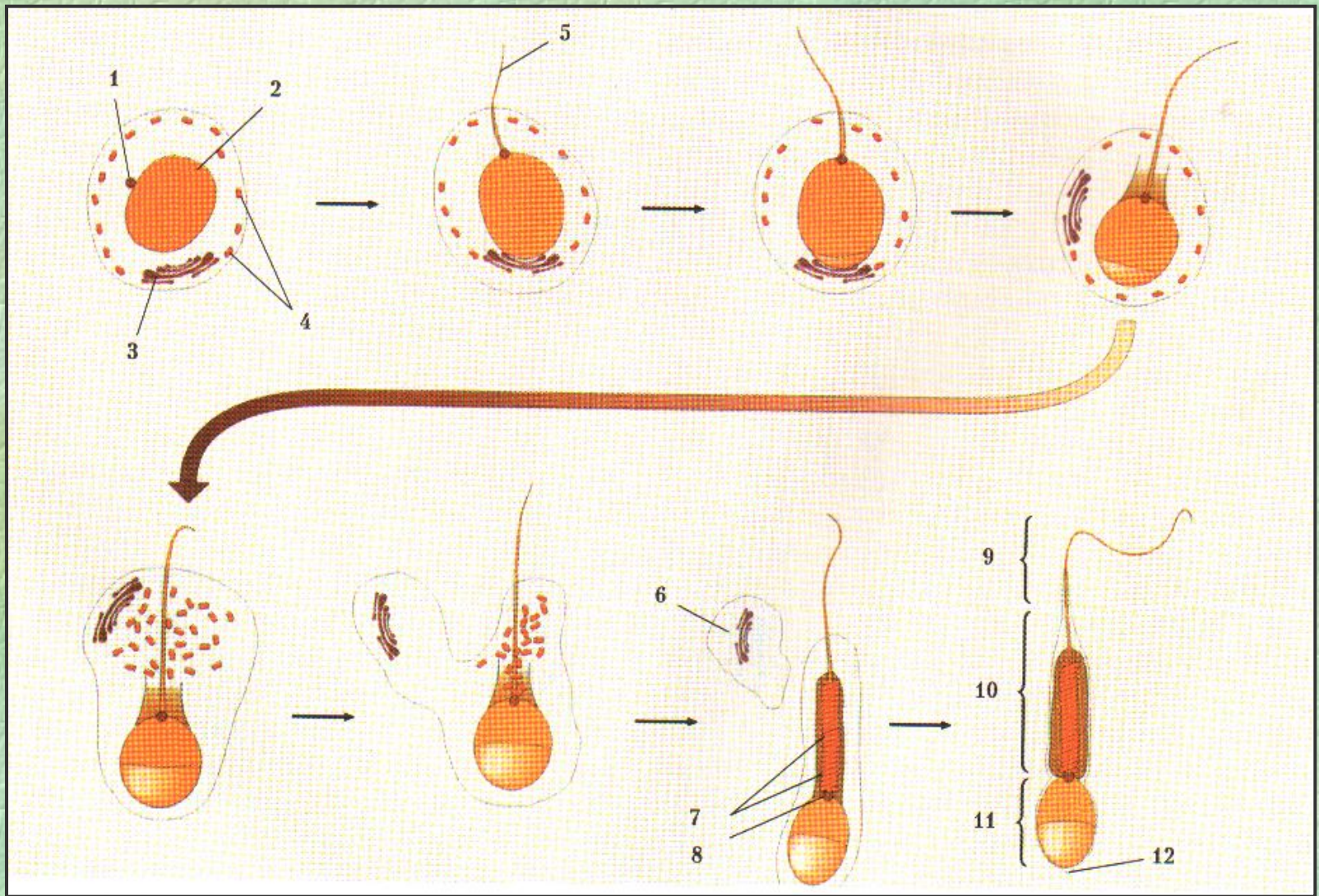
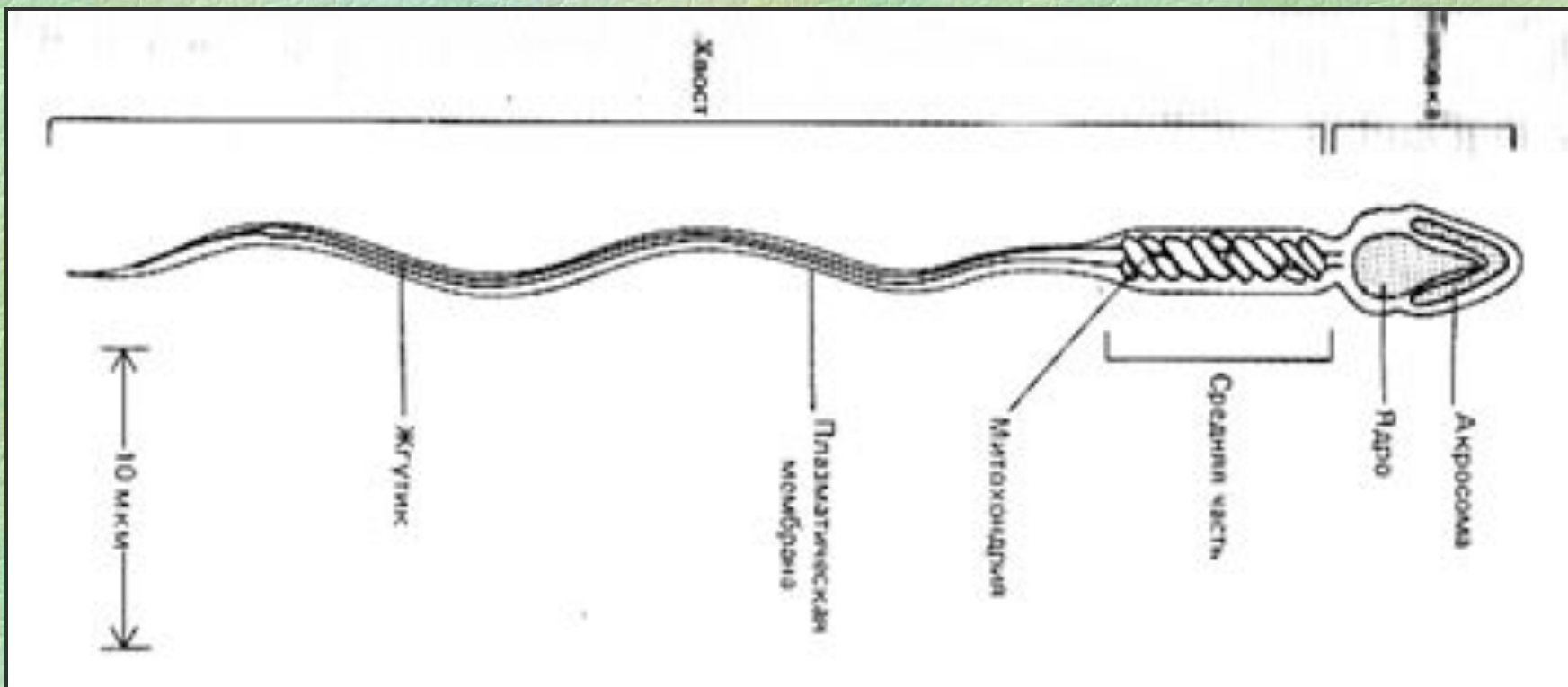


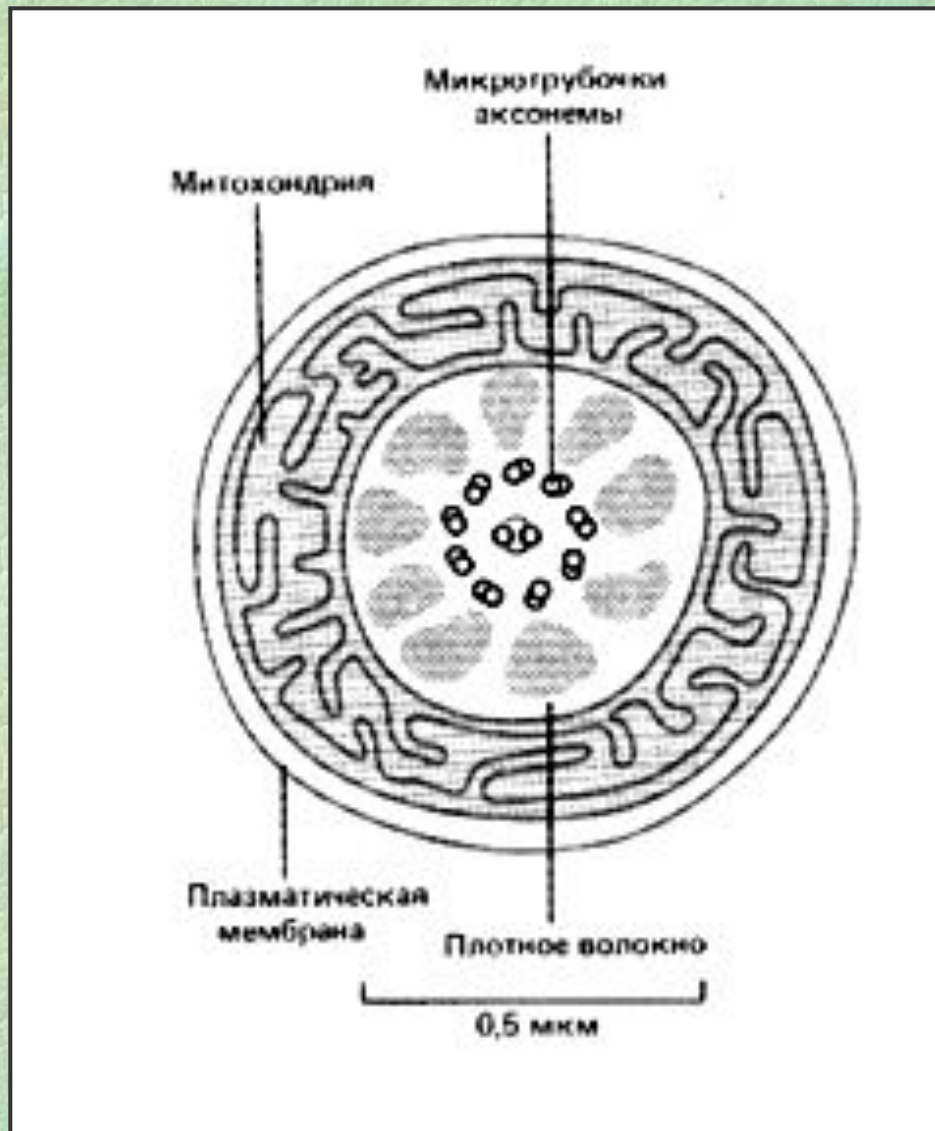
Схема формування сперматозоона із сперматиди: 1 - центріоля; 2 - ядро; 3 - комплекс Гольджі; 4 - мітохондрія; 5 - джгутик; 6 - надлишок цитоплазми; 7 - мітохондрія; 8 - центріоля; 9 - хвіст; 10 - шийка; 11 - головка; 12 - акросома





Сперматозоїд людини. Схематичний розріз





Середня частина сперматозоїда ссавця у поперечному розрізі





Схема овогенезу: 1 - первинний овоцит; 2 - мейоз I; 3 - первинний полоцит; 4 - вторинний овоцит; 5 - мейоз II; 6 - яйцеклітина; 7 - вторинний полоцит



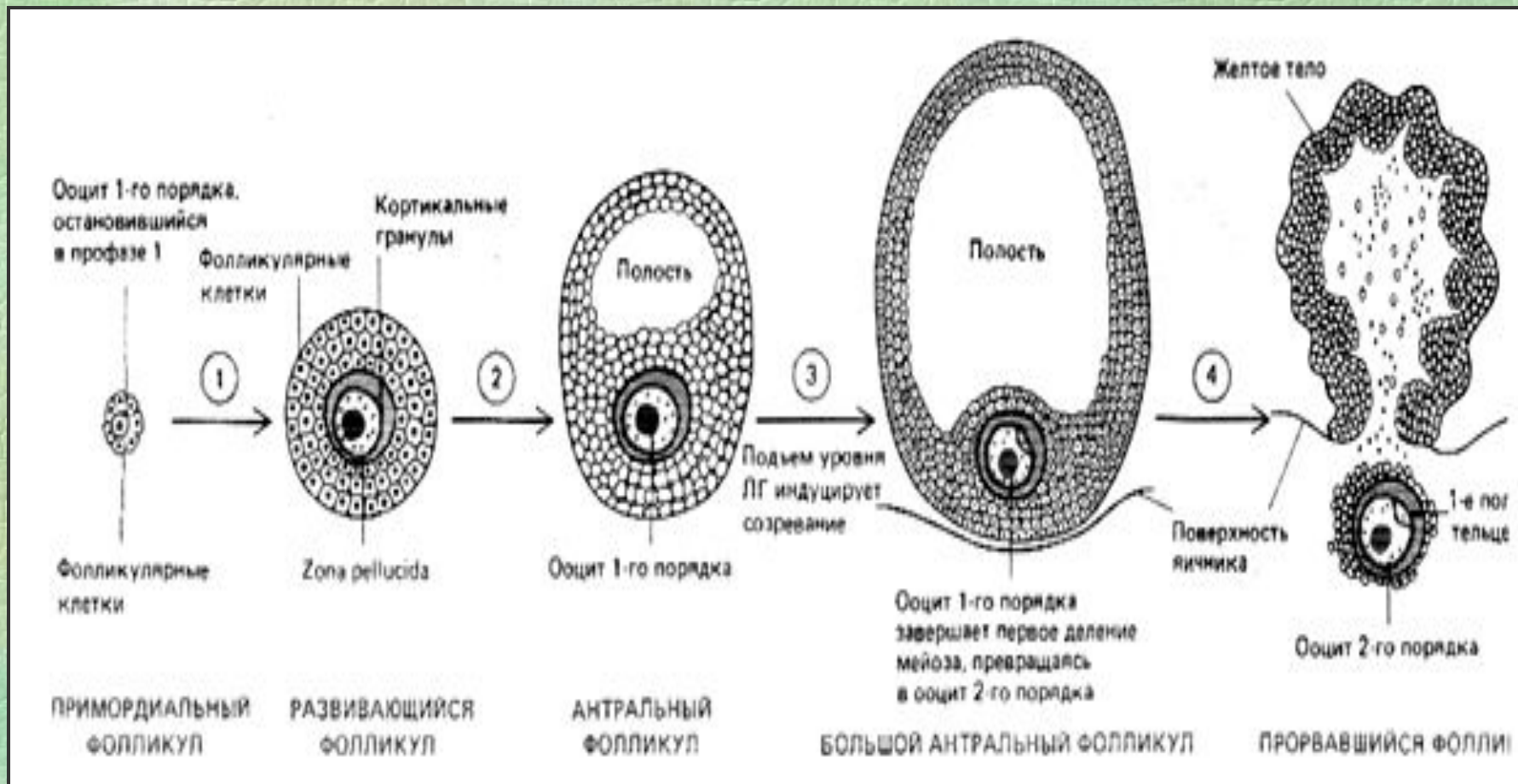
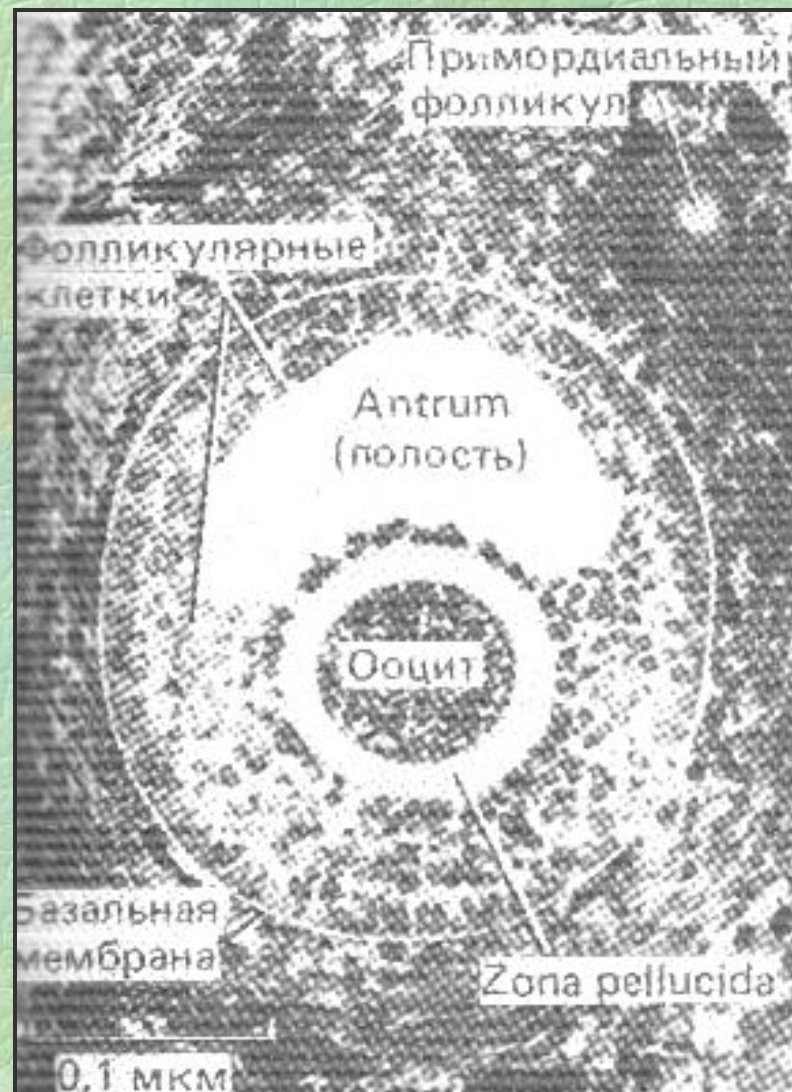
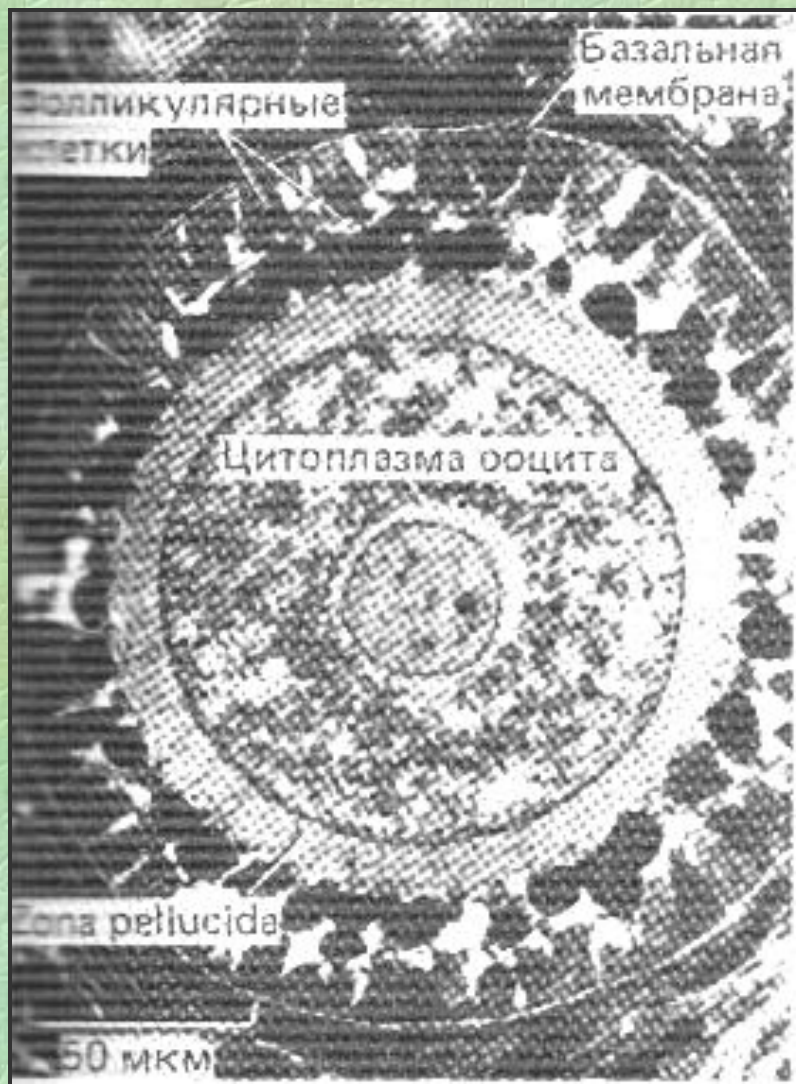


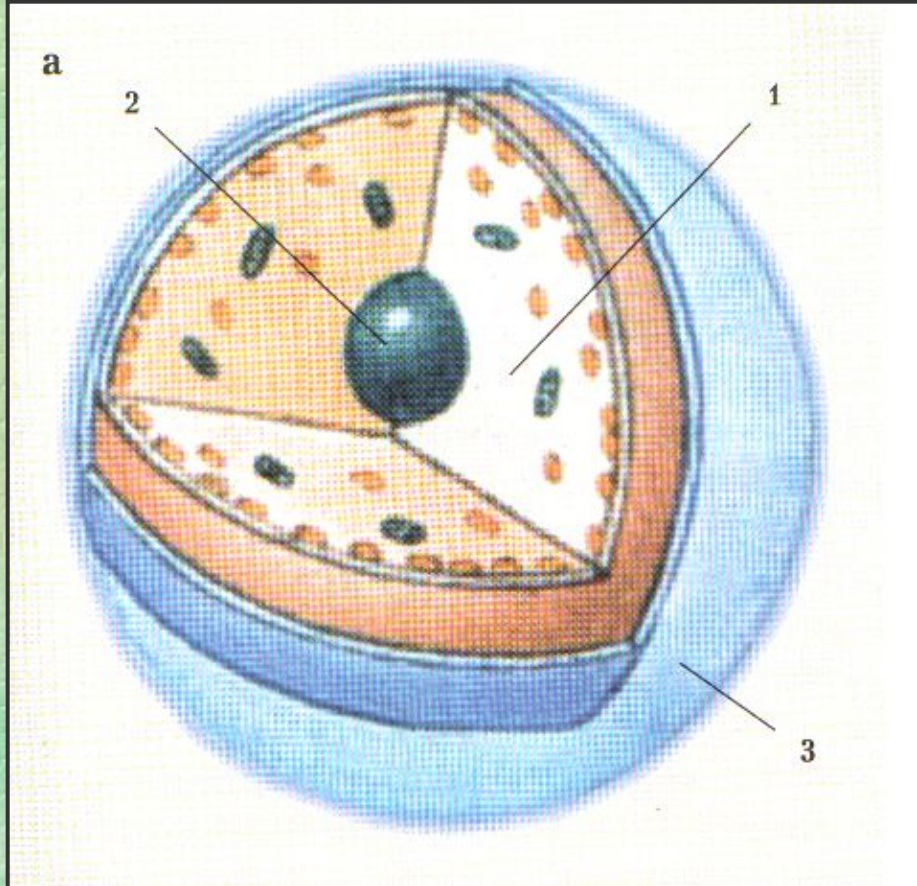
Схема развитию ооциту людини





Мікорофотографії антрального фолікулу в яєчнику крольчихи





Яйцеклітина ссавця (а - схематичне зображення; б - мікрофотографія): 1 - цитоплазма; 2 - ядро; 3 - оболонка



Овогенез це відмінний від сперматогенезу процес. Він починається на 5-6 місяці розвитку плоду. Потім цей процес на стадії пахінеми гальмується, потім процес мейозу та відтворення яйцеклітин починається з настанням статевої зрілості, тоді коли 1 клітина (зрілий фолікул) лопається та клітина потрапляє в фалопієві труби, а потім у матку. Таким чином у матку потрапляє овоцит другого порядку, який не є яйцеклітиною. За все життя жінки та чоловіки мають різні стратегії: нормальний об'єм сперми 5-6 мл (150 млн. сперматозоїдів) без чого запліднення не можливе. У плоду дівчинки закладається понад 20 тис овогонії, які утворилися завдяки мітозу. Але тільки 1500-2000 можуть бути перетворені в овоцити першого порядку, і тільки потім, з 12 – 50 років (приблизно 40 років) з інтервалом у 28 діб відтворюються яйцеклітини, що приблизно дорівнює 520-540 клітин. Таким чином клітинна статеві стратегії самиць і самців різні.



Материнская клетка микроспоры

Синапсис гомологичных хромосом

Материнская клетка мегаспоры



Метафаза I

Метафаза II

Тетрада микроспор

Тетрада мегаспор

Первый митоз в микроспорах

Развитие гаплофазы

Дегенерация трех мегаспор

Ядро пыльцевой трубки

Спермии

Зрелые пыльцевые зерна

Зрелый зародышевый мешок

Яйце-клетка

А

Б

**Микроспорогенез (развиток пилкових зерен) та макроспорогенез (развиток зародкового мішка)**



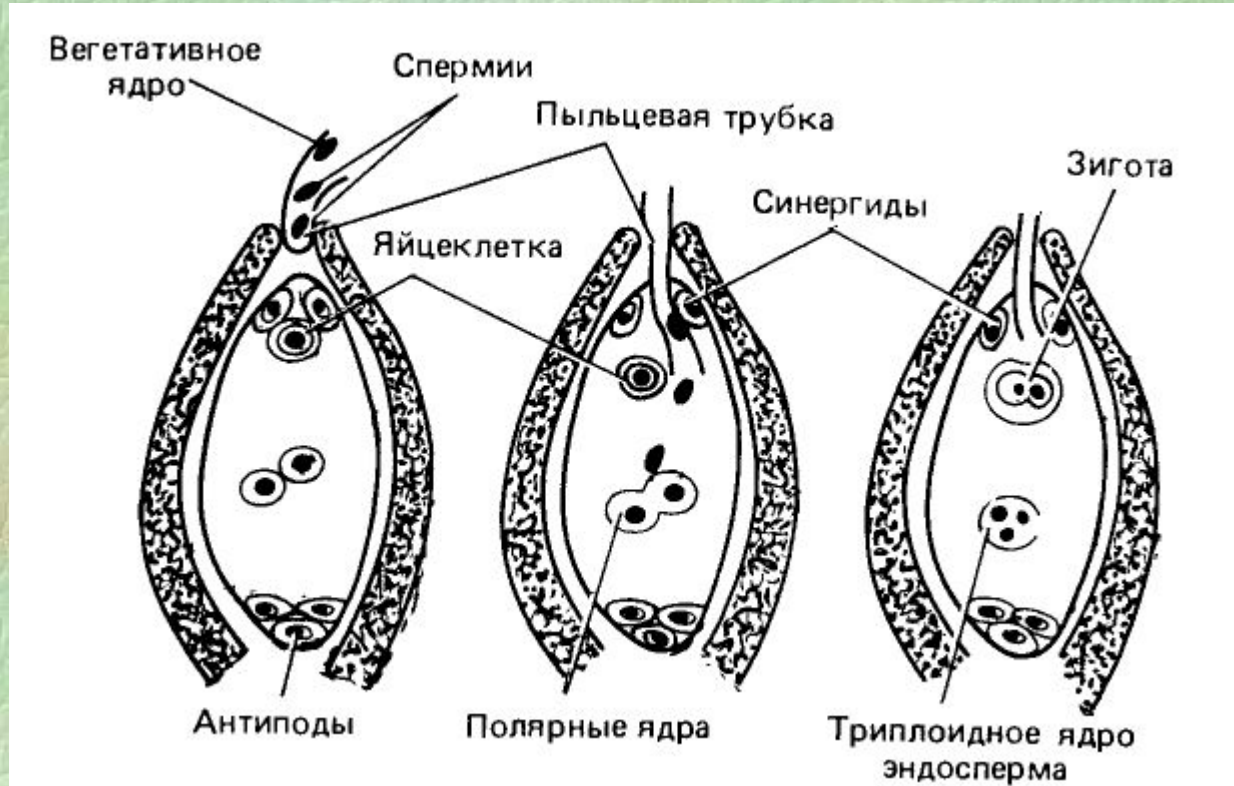
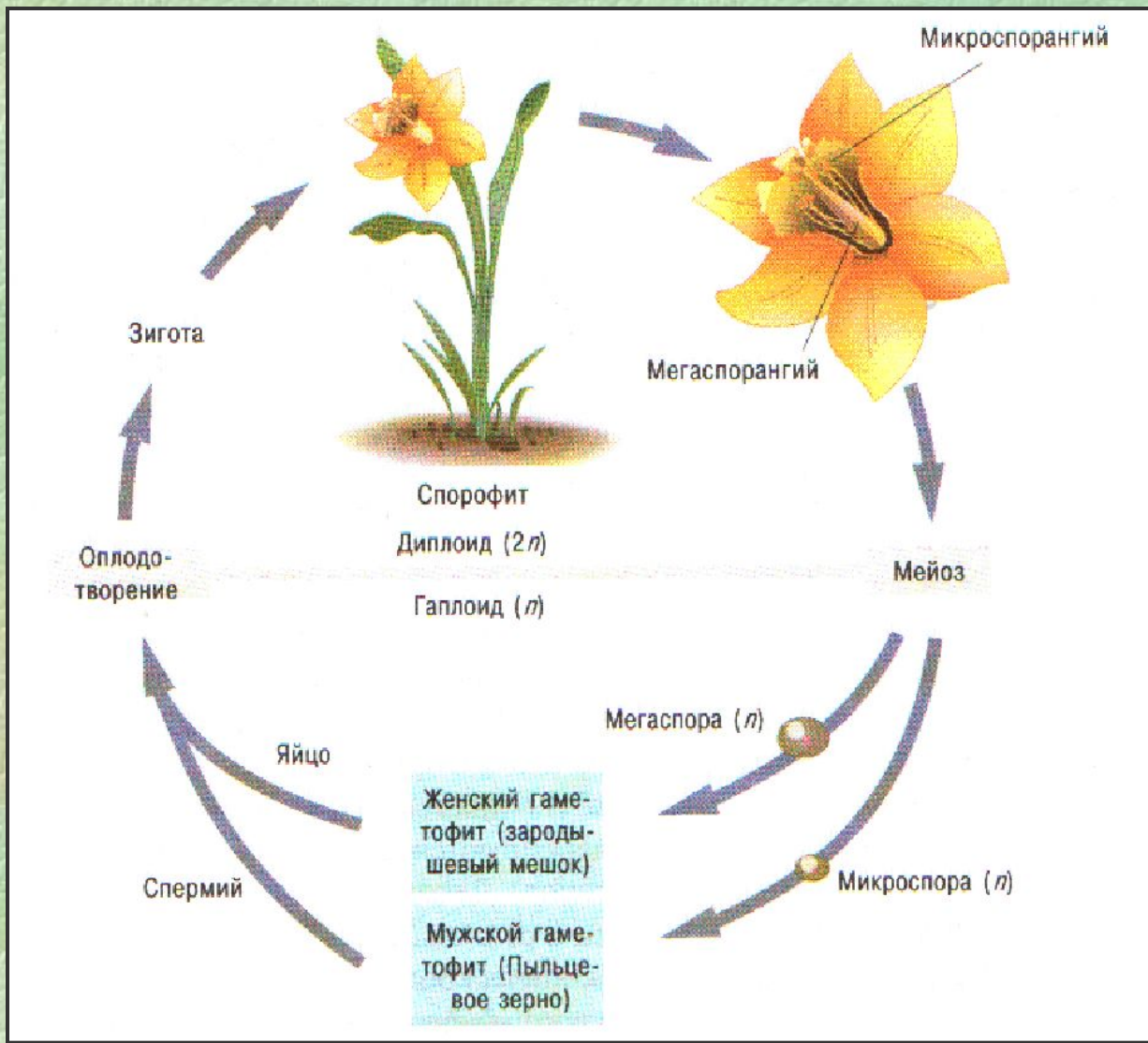


Схема подвійного запліднення у покритосімянних рослин

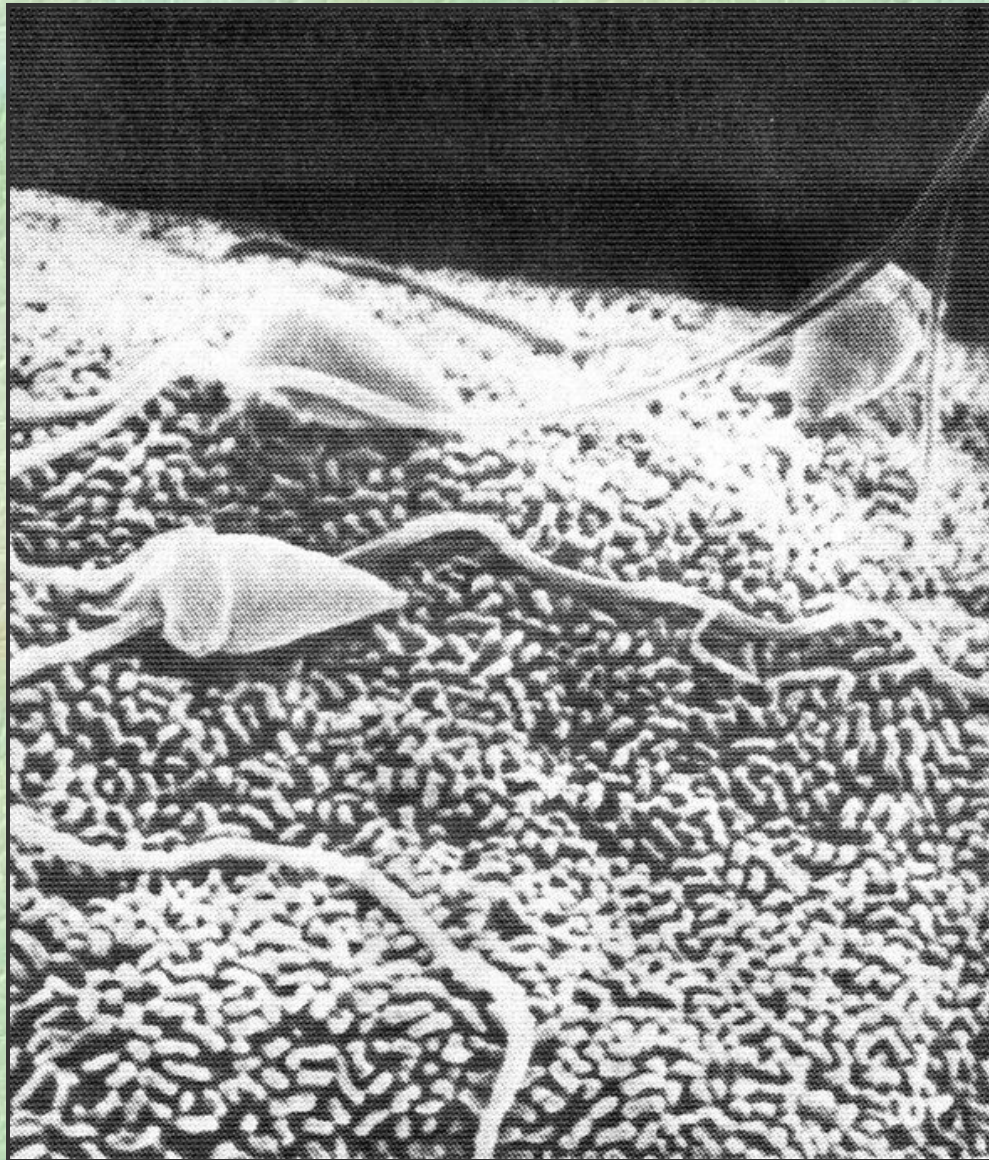




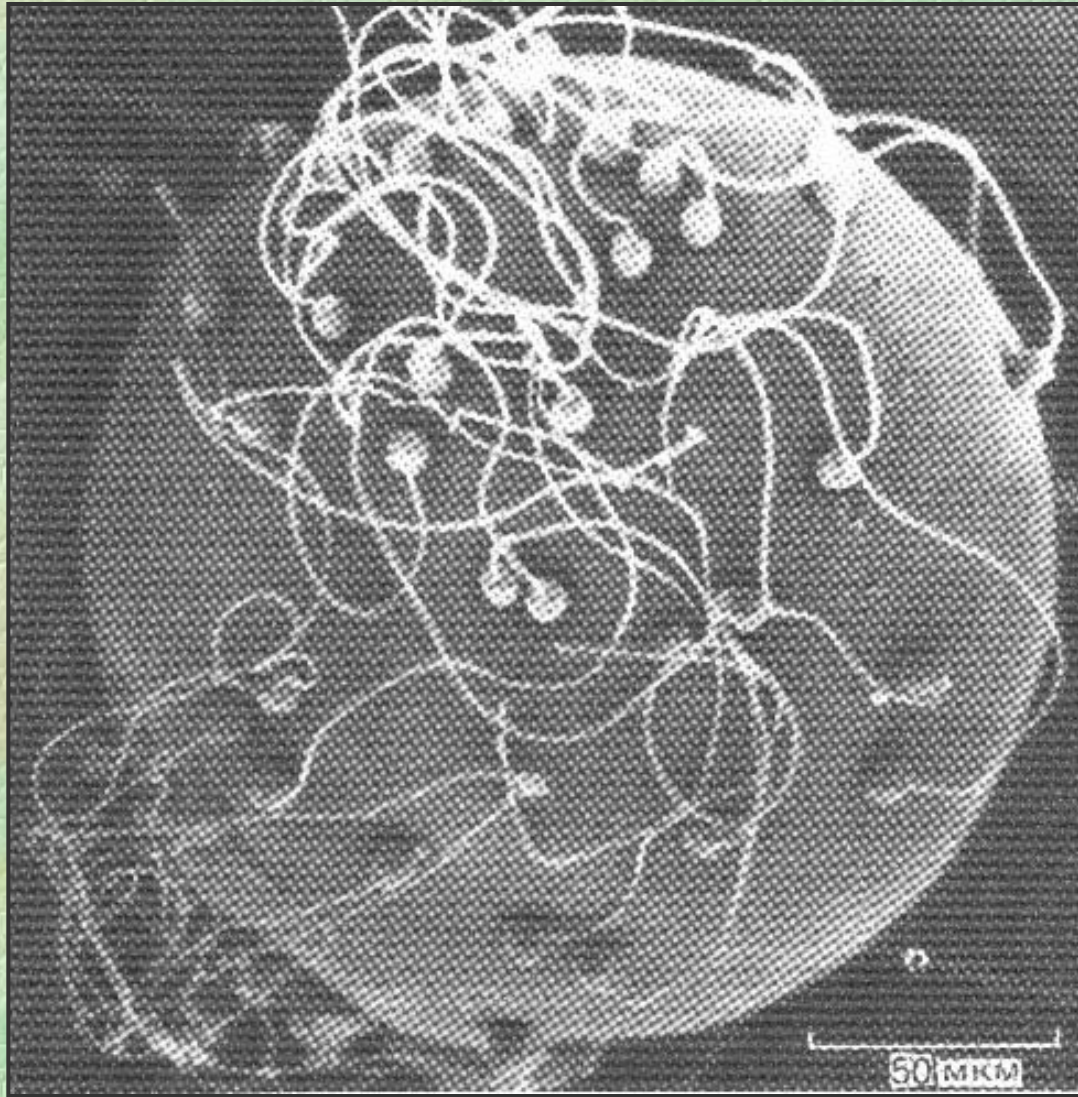
Чередування диплоїдного (спорофіт  $2n$ ) та гаплоїдного (гаметофіт  $n$ ) та поколінь у багатоклітинної покритосім'яної рослини



# Запліднення







Яйцеклітина двостулкового молюска з багаточисельними сперміями, які прикріпились до її поверхні



## Моноспермія, поліспермія, вибірковість та селективне запліднення.

Не дивлячись на велику кількість сперматозоїдів і пилкових зерен, які припадають на одну яйцеклітину тварини або рослини, запліднення відбувається, як правило, лише при участі одного сперматозоїда і одного пилкового зерна. Такий тип запліднення називають **моноспермним заплідненням**. Він притаманним багатьом тваринам і рослинам.

Однак у тварин у цитоплазму яйцеклітини проникає декілька сперматозоїдів. Явище проникнення в цитоплазму яйцеклітини декількох сперматозоїдів називають **поліспермією** (широко поширена у безхребетних, а також зустрічається і у хребетних: риб, амфібій, рептилій, птахів).

Однак, не дивлячись на проникнення в яйцеклітину декількох сперматозоїдів у випадку поліспермії, с жіночим пронуклеусом поєднується лише один чоловічий пронуклеус. Інші елімінуються.

Проникнення в цитоплазму яйцеклітини декількох сперміїв і злиття з ядром тільки одного з них пояснюється **вибірковістю** у процесі каріогамії, тобто здатності жіночого пронуклеуса “обирати” і зливатись в певним чоловічим пронуклеусом.

З іншого боку, сперматозоїди можуть конкурувати між собою і тоді запліднюють яйцеклітини переважно сперматозоїди з певними властивостями. Таке явище називають **селективним заплідненням**.





Статеве розмноження зберігає диплоїдність. Статеве розмноження є еволюційно вигідне, тому що різко зменшується загібель від мутацій, а рівень мінливості підвищується, тому що мутації зберігаються у гетерозиготному стані.



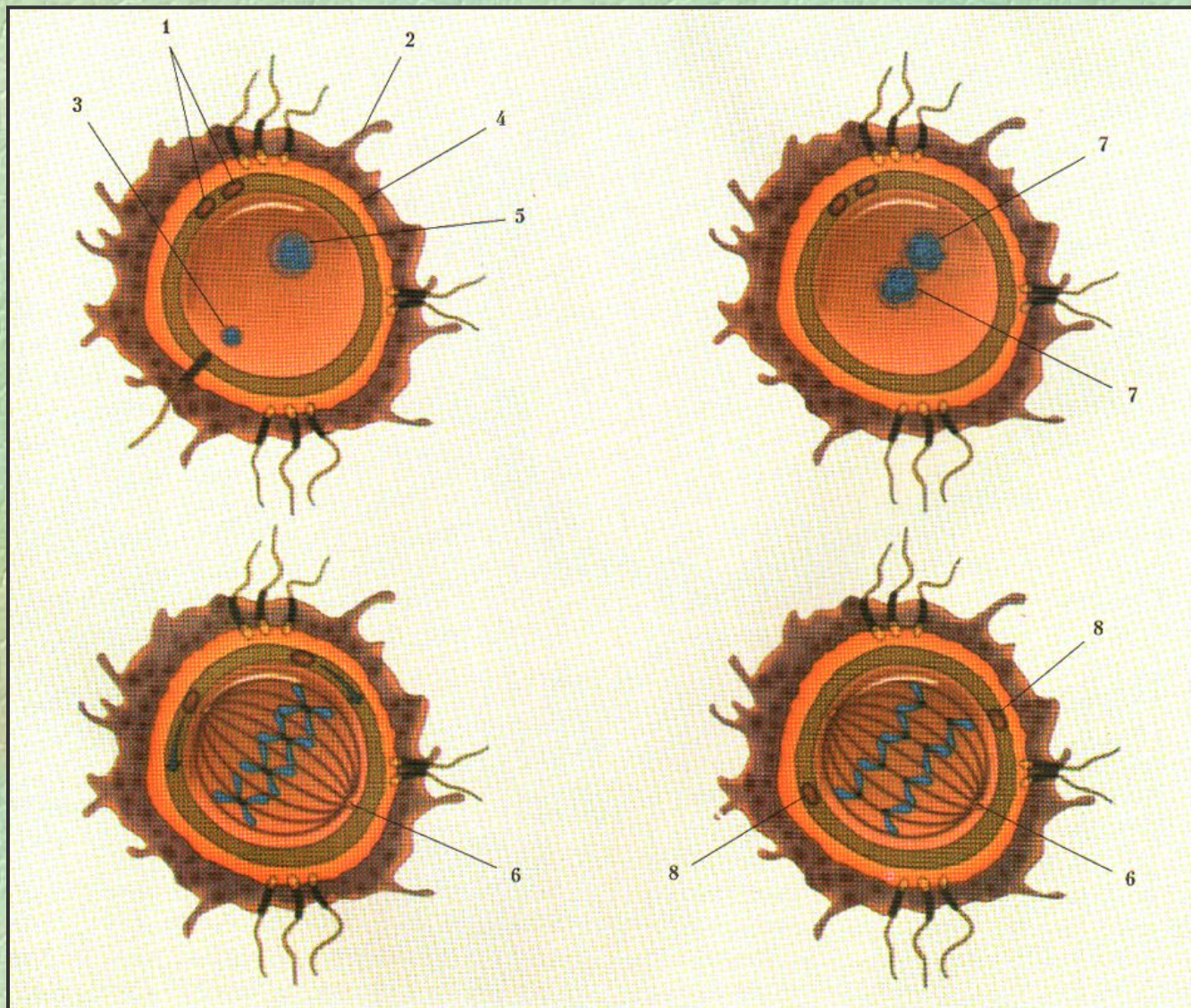


Схема запліднення. 1 - первинні та вторинні полюти; 2 - промениста корона; 3 - ядро сперматозоона; 4 - блискуча зона; 5 - ядро яйцеклітини; 6 - центріоля; 7 - ядра сперматозоона та яйцеклітини реплікують власні ДНК; 8 - полюти



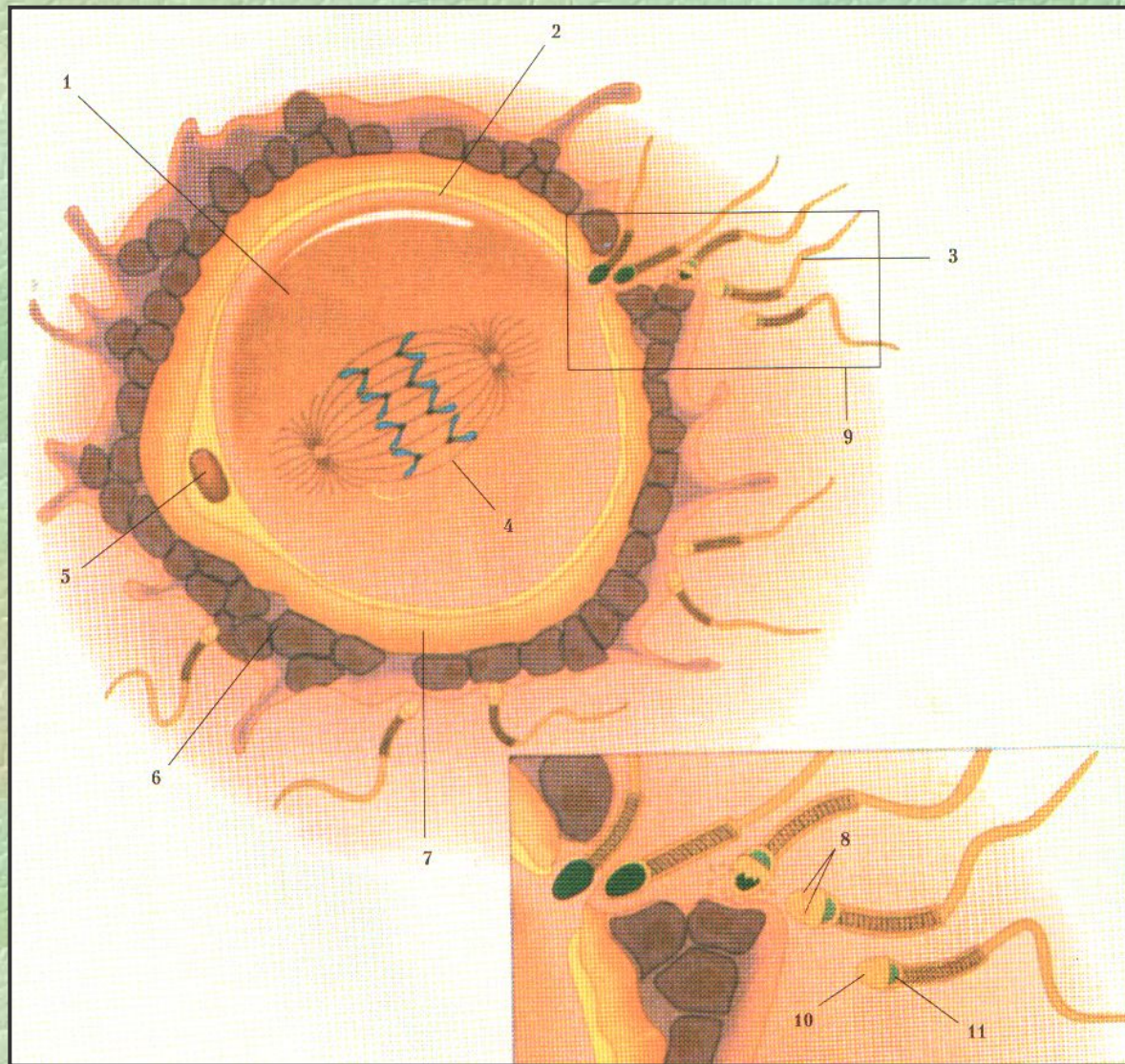


Схема запліднення. 1 - цитоплазма; 2 - клітинна мембрана; 3 - сперматозоони; 4 - мейоз II; 5 - первинний полоцит; 6 - промениста корона; 7 - блисуча зона; 8 - перфорація у стінці акросоми; 9 - акросомальна реакція; 10 - акросома; 11 - ядро



# Нерегулярні типи статевого розмноження: партеногенез, гіногенез, андрогенез

**Партеногенез** – розвиток зародка з незаплідненої яйцеклітини. Явище природног партеногенезу властиве низшим ракоподібним, коловороткам, перепончастокрилим (бжолом, осам). Відомий він також і у птахів (індейки) Партеногенез можна стимулювати штучно, визиваючи активацію яєць шляхом впливу різними агентами.

Розрізняють партеногенез **соматичний** (диплоїдний) та **генеративний** (гаплоїдний). При соматичному партеногенезі в яйцеклітині не відбувається редукційного поділу або, якщо і відбувається, два гаплоїдних ядра, зливаючись разом, відновлюють диплоїдний набір хромосом (аутокаріогамія); таким чином в клітинах тканин зародка зберігається диплоїдний набір хромосом.

При генеративному партеногенезі зародок розвивається із незаплідненої яйцеклітини. Наприклад у бджоли трутні розвиваються із незапліднених гаплоїдних яєць шляхом партеногенезу.

Партеногенетичний розвиток у рослина називають апоміксисом. Це має у рослинному світі велике значення. Найбільш часто апоміктичне розмноження є наслідком партеногенетичного утворення зародку із яйцеклітини. Найбільш частий диплоїдний апоміксис без мейозу.

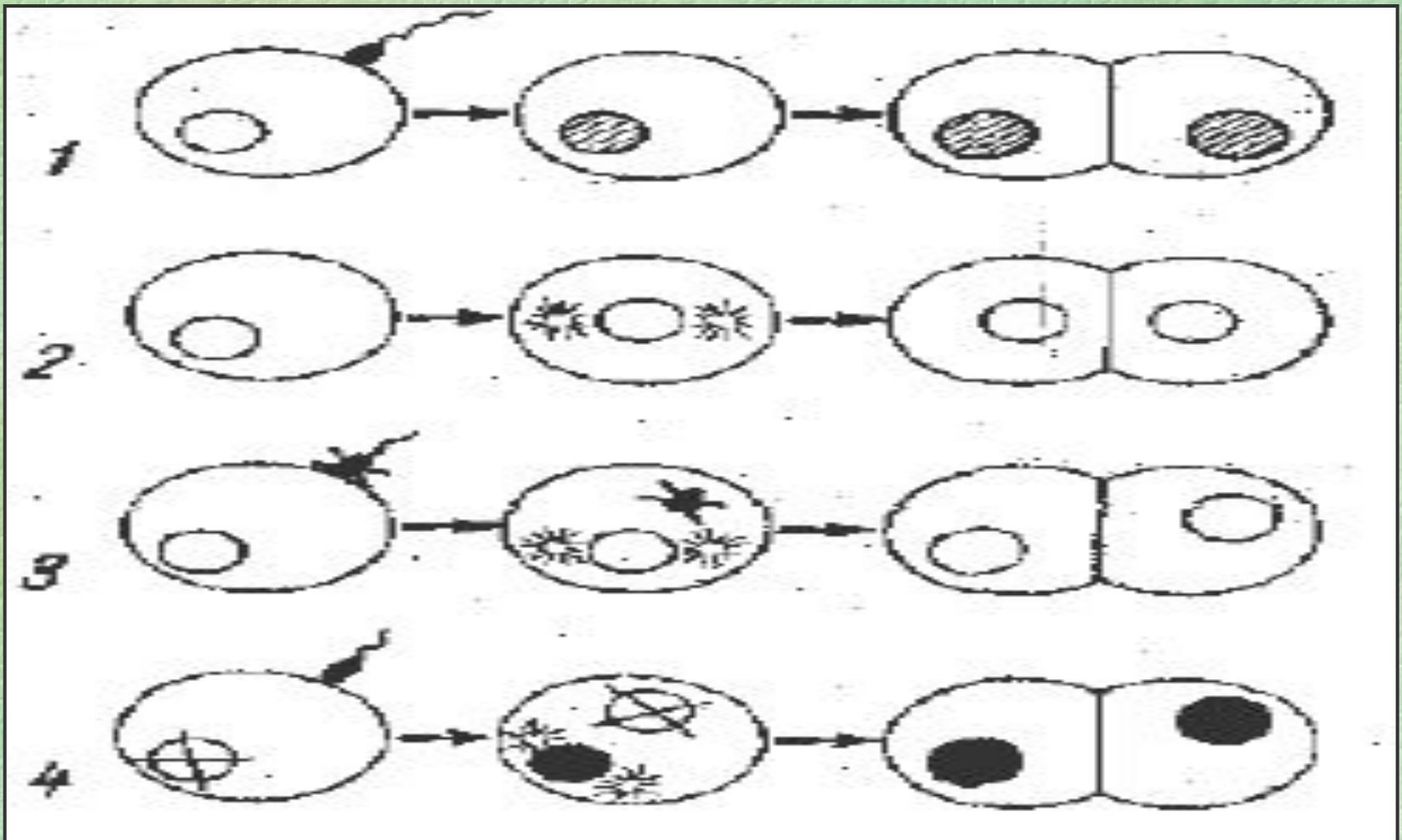
Едонсперм утворюється тільки з материнського спадкового матеріалу. Іноді спостерігається псевдогамія, для того щоб було повноцінне насіння, має місце активація зародкового мвшку та пилкової трубки.

**Гіногенез.** Дуже подібне до партеногенезу гіногенетичне розмноження. На відміну від партеногенезу при гіногенезі беруть участь сперматозоїди як стимулятори розвитку яйцеклітини (псевдогамія), але запліднення (каріогамії) в цьому випадку не відбувається; розвиток зародку відбувається виключно за рахунок ядра яйцеклітини.

**Андрогенез.** Прямою протилежністю гіногенезу є андрогенез. При андрогенезі розвиток яйця відбувається лише за рахунок чоловічих ядер і материнської цитоплазми. Андрогенез може мати місце в тих випадках, коли, материнське ядро чомусь гине до моменту запліднення.

Запліднення є механізмом відтворення діплоїдної кількості хромосом.





Різні типи статевого розмноження:

1 – нормальне запліднення; 2 – партеногенез; 3 – гіногенез; 4 – андрогенез.



# Висновки

Хромосоми містяться в каріоплазмі і характеризуються постійністю кількісного і якісного складу в клітинах даного виду. Хромосоми можуть бути звичайні, політенні та типу лампових щіток.

Кожна еукаріотна хромосома, за виключенням політенних хромосом, утримує лише одну велетенську молекулу ДНК, оточену різними білками.

Для підтримки такої генетичної безперервності в еукаріотів існують два процеси: *мітоз* і *мейоз*. Мітоз забезпечує точне відтворення клітин та збільшення їх чисельності. Це справжнє клонування. Мейоз механізм поділу статевих клітин, який зберігає постійний диплоїдний набір хромосом, що дає змогу живим істотам еволюціювати. Механізми цих двох процесів досить подібні, однак результати - різні.



# Література

1. Тоцький В.М. **Генетика**. Одеса : Астропринт, 2008. – 709 с.
2. Стрельчук С.І., Демідов С.В., Бердишев Г.Д., Голда Д.М. **Генетика з основами селекції**. Київ.: Соціофітоцентр, 2000. – 290 с.
3. Клаг У., Каммингс М. **Основы генетики и медицины**. М.: Техносфера, 2007. – 896 с.
4. Инге-Вечтомов С.Г. **Генетика с основами селекции**. М.: Высшая школа, 1989. – 591 с.
5. Мюнтциг А.М. **Генетика**. М.: Мир, 1967. – 610 с.
6. Лобашев М.Е., Ватти К.В., Тихомирова М.М. **Генетика с основами селекции**. М. : Просвещение, 1979. – 304 с.