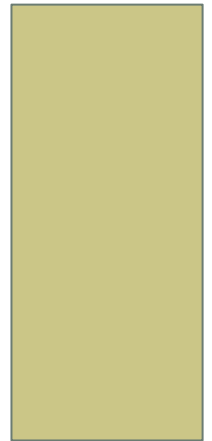


**Клеточные механизмы развития. Митоз.  
Мейоз.**

ВЫПОЛНИЛА: КОБЯКОВА М.И.



# ПЛАН ДОКЛАДА

## □ **Клеточные механизмы развития;**

- Деление клеток;
- Клеточные перемещения (миграция);
- Сортировка и слипание клеток (адгезия);
- Гибель клеток;
- Дифференцировка клеток

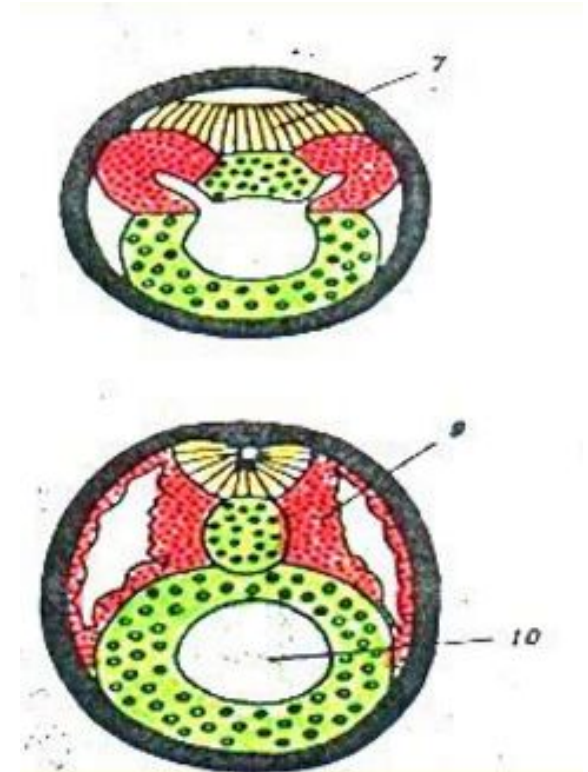
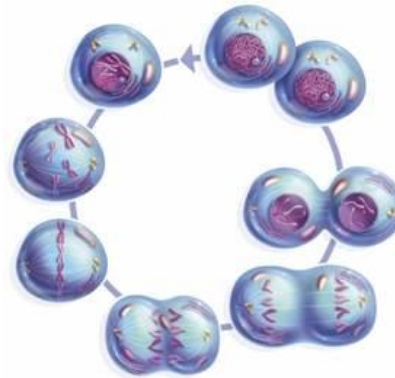
## □ **Способы деления клеток;**

- Митоз (история, фазы, значение);
- Мейоз;
- Прямое бинарное деление;
- Амитоз;

**Онтогенез** - индивидуальное развитие организма, совокупность последовательных морфологических, физиологических и биохимических преобразований, претерпеваемых организмом от оплодотворения (при половом размножении) или от момента отделения от материнской особи (при бесполом размножении) до конца жизни.

К **клеточным механизмам** относят:

- пролиферацию;
- перемещение;
- избирательную сортировку;
- дифференцировку;
- программированную гибель клеток;
- адгезию;



**Важной особенностью действия этих механизмов является их избирательность!**

Строгая закономерность действия клеточных механизмов в онтогенезе особи регулируется **СИСТЕМНЫМИ МЕХАНИЗМАМИ** развития:

- межклеточными взаимодействиями;
- взаимодействием клеточных комплексов, частей и структур зародыша (эмбриональная индукция);
- нервной и гуморальной регуляциями;
- Образованием морфогенетических полей.

# ДЕЛЕНИЕ КЛЕТОК (РАЗМНОЖЕНИЕ, ПРОЛИФЕРАЦИЯ)

1. благодаря делению из зиготы, которая соответствует одноклеточной стадии развития, **возникает многоклеточный организм.**
2. пролиферация клеток, происходящая после стадии дробления, обеспечивает **рост организма.**
3. избирательному размножению клеток принадлежит заметная роль в обеспечении морфогенетических процессов.
4. в постнатальном периоде индивидуального развития благодаря клеточному делению осуществляется **обновление многих тканей** в процессе жизнедеятельности организма (физиологическая или гомеостатическая регенерация), а также **заживление ран,** восстановление утраченных органов (репаративная регенерация).

**Зигота, бластомеры и соматические клетки организма, за исключением половых клеток в периоде созревания гаметогенеза, делятся МИТОЗОМ.**

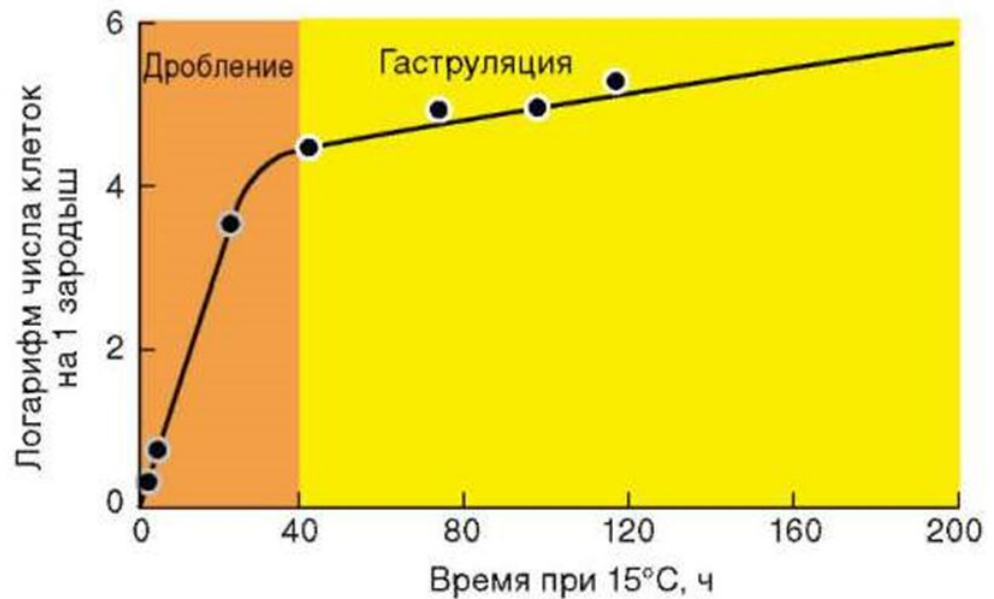
**Клеточное деление** - одна из фаз клеточного цикла.

От **продолжительности интерфазы** (G1-, S-, G2-периодов) **зависит частота** последовательных делений в ряду клеточных поколений.

Интерфаза имеет разную продолжительность в зависимости от стадии развития зародыша, локализации и функции клеток.

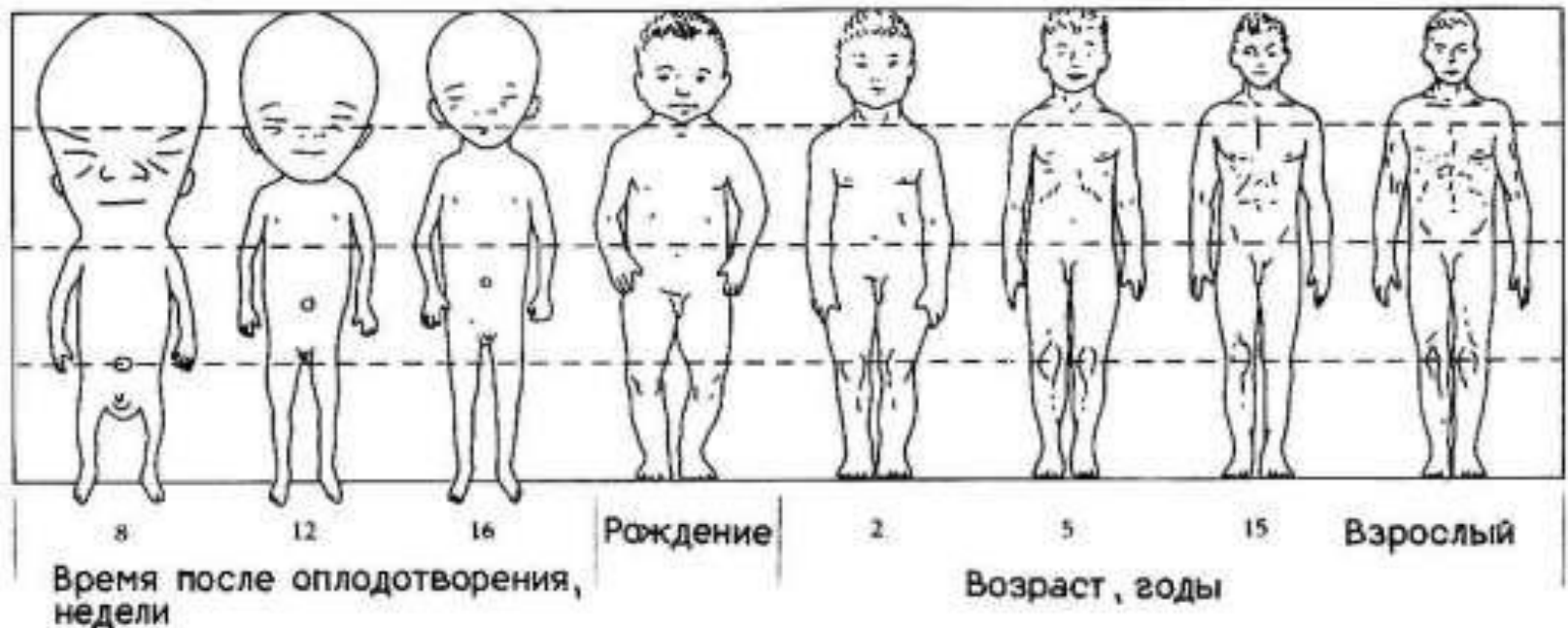
Так, в периоде дробления эмбриогенеза митотические циклы сильно укорочены.

Причины: отсутствие периода G1, а у ряда организмов и периода G2, ускорение репликации. **В результате указанных изменений митотического цикла происходит выравнивание ядерно-цитоплазматического соотношения в клетках зародыша,** при этом деления бластомеров осуществляются с очень высокой скоростью.



В ходе гаструляции и всех последующих стадий развития становится очевидной **избирательность пролиферации**, т.е. клетки активно делятся преимущественно в **определенных** областях развивающегося организма.

Примером избирательности размножения клеток может служить **аллометрия роста** - явление, при котором наблюдается неравномерный рост отдельных частей тела, благодаря которому достигается формирование нормального взрослого организма конкретного вида. Очень отчетливо это явление наблюдается, например, в развитии человека.



# СПОСОБЫ ДЕЛЕНИЯ КЛЕТОК

Различают несколько способов деления клетки:

- Митоз – непрямо́е деление

- Амитоз – прямо́е деление

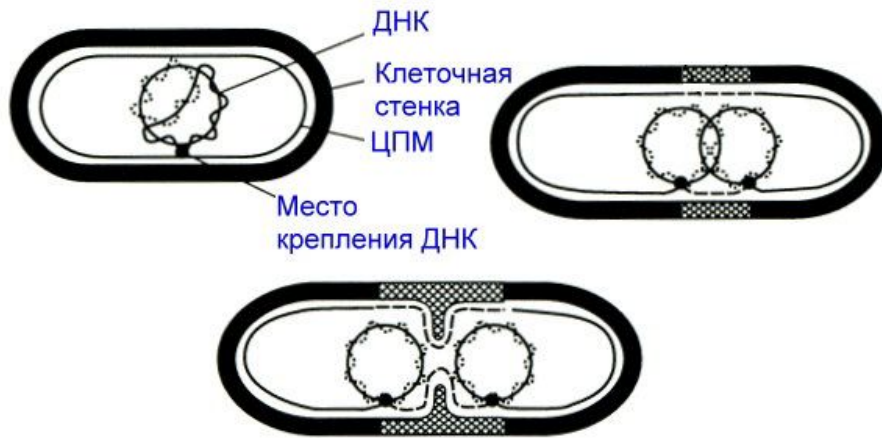
- Мейоз - редукционнóе

- Бинарное деление бактерий

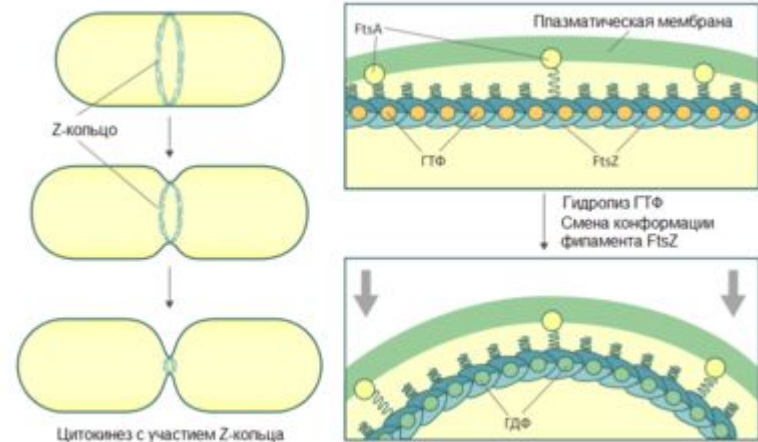


# Деление клеток

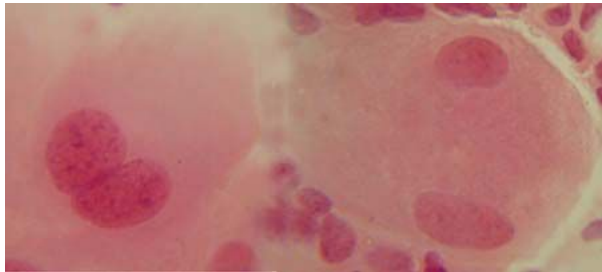
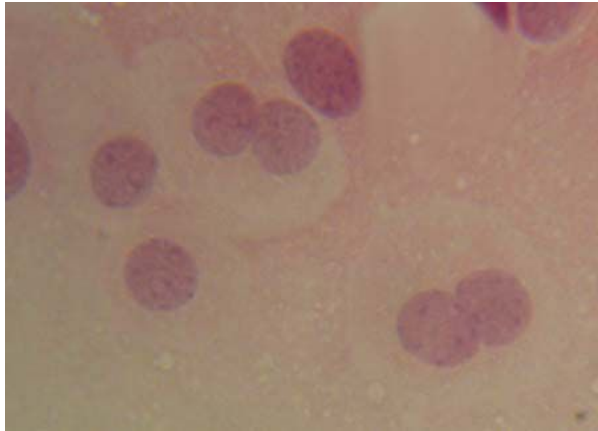
Бактериальные клетки содержат только одну кольцевую молекулу ДНК, прикрепленную к клеточной мембране. Перед делением клетки ДНК реплицируется и образуются две идентичные молекулы ДНК, каждая из которых также прикреплена к клеточной мембране. При делении клетки мембрана врастает между двумя молекулами ДНК так, что в конечном итоге в каждой дочерней клетке оказывается по одной идентичной молекуле ДНК. Такой процесс получил название **прямого бинарного деления**.



При благоприятных условиях бинарное деление происходит каждые 20 минут. В случае неблагоприятных внешних условий прокариоты прекращают размножение на время или вовсе.



# Деление клеток



**Амитоз или прямое деление** — это деление интерфазного ядра путем перетяжки. При амитозе веретено деления не образуется и хромосомы в световом микроскопе неразличимы.

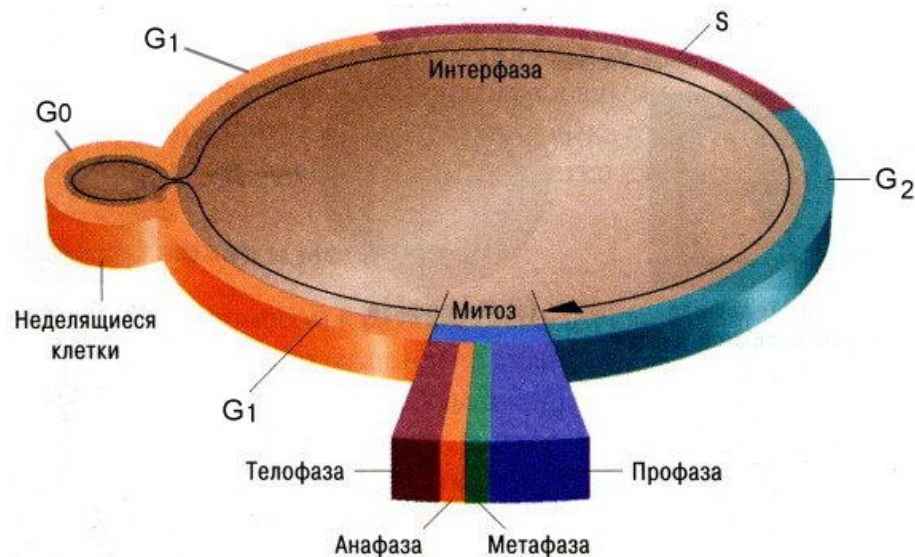
Такое деление встречается у одноклеточных организмов (например, так делятся большие полиплоидные ядра инфузорий), а также в некоторых высокоспециализированных с ослабленной физиологической активностью, дегенерирующих, обреченных на гибель клетках растений и животных либо при различных патологических процессах.

У животных и человека такой тип деления характерен для клеток печени, хрящей, роговицы глаза. При амитозе часто наблюдается только деление ядра: в этом случае могут возникнуть двух- и многоядерные клетки. Если же за делением ядра следует деление цитоплазмы, то распределение клеточных компонентов, как и ДНК, осуществляется произвольно.

# Жизненный цикл клетки

Согласно клеточной теории, возникновение новых клеток происходит только путем деления предыдущей, материнской клетки. Естественно, что у подавляющего большинства клеток перед делением происходит удвоение генетического материала, т. е. ДНК.

*Жизнь клетки от момента ее появления в процессе деления материнской клетки и до ее собственного деления, включая это деление, или гибели получила название клеточного, или жизненного, цикла.* В течение этого цикла клетка растет, выполняет свои функции в организме (этот процесс называется **дифференцировкой** клетки), затем или делится, образуя новые клетки, или погибает.



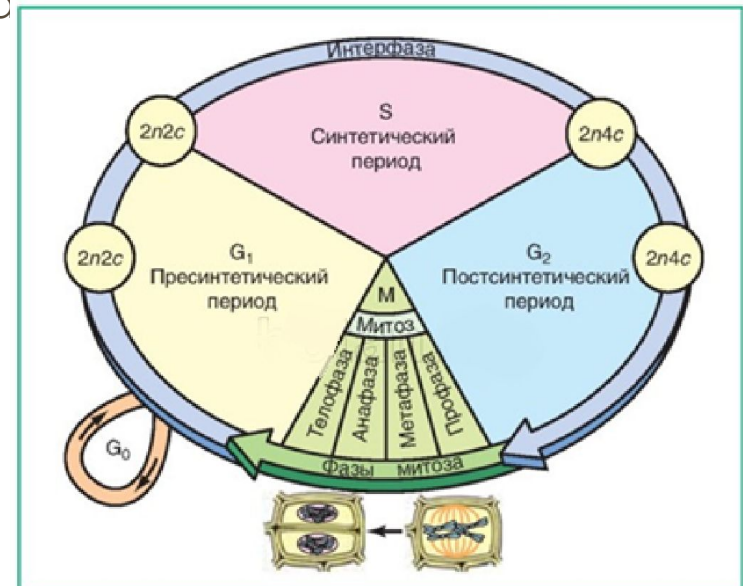
# КЛЕТОЧНЫЙ ЦИКЛ

□ Быстро делящиеся клетки взрослых организмов могут входить в клеточный цикл каждые 12-36 часов. Клеточный цикл эукариот состоит из двух периодов:

1. Период клеточного роста, называемый – **интерфаза**, во время которого идет синтез ДНК и белков.
2. Период клеточного деления, называется фазой митоза

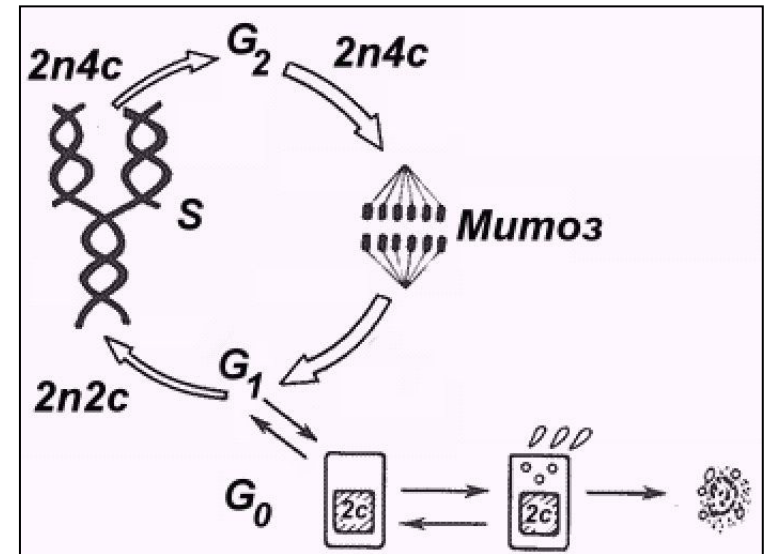
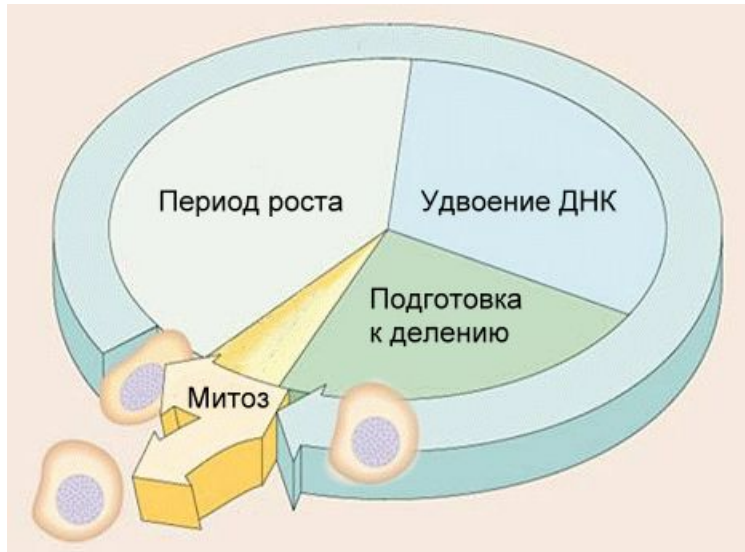
**Интерфаза** состоит из нескольких периодов:

1. **G<sub>1</sub>-пресинтетической** или фазы начального роста
1. **S-синтетической фазы**
1. **G<sub>2</sub>-постсинтетической**



Периоды клеточного цикла (2n — диплоидный набор хромосом; 2c, 4c — количество сестринских хроматид в наборе)

# Жизненный цикл клетки. Интерфаза



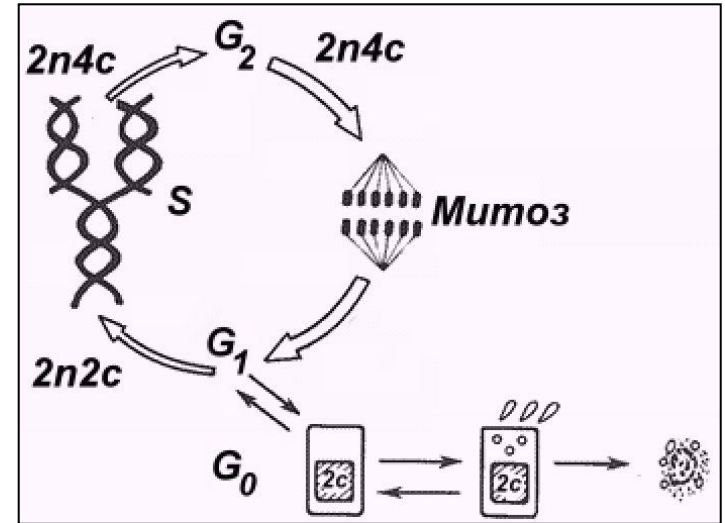
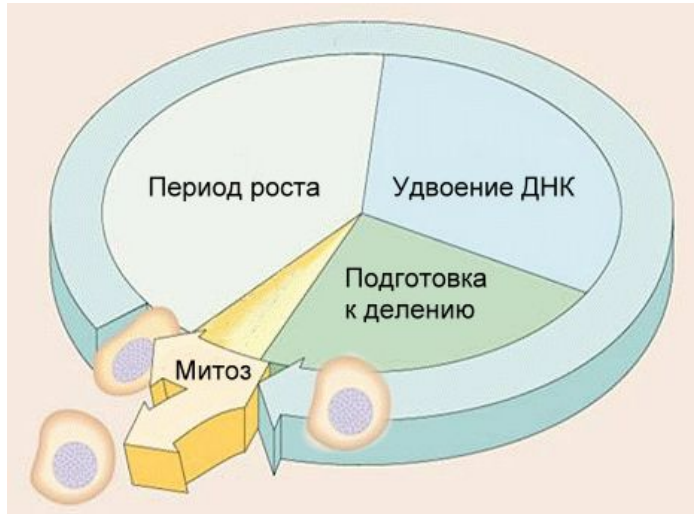
**Интерфаза.** Подготовка клетки к делению получила название *интерфазы*. Она состоит из трех периодов.

**Пресинтетический период ( $G_1$ )** — наиболее продолжительная часть интерфазы, период роста.

Он может продолжаться у различных видов клеток от 2—3 ч до нескольких суток. Этот период следует сразу же за предшествующим делением, во время него идет синтез мРНК, белков, других компонентов, клетка растет, накапливая энергию и вещества для последующего удвоения ДНК. **Набор хромосом и ДНК  $2n2c$ .**

где  $n$  — количество хромосом,  $c$  — количество ДНК.

# Жизненный цикл клетки. Интерфаза



У большинства клеток многоклеточного организма клетки  $G_1$  включает  **$G_0$  период**, когда выросшая клетка или находится в состоянии покоя, или дифференцируется, превращается, например, в клетку печени и функционирует как клетка печени, а затем отмирает.

**Синтетический период (S)**, который обычно длится 6—10 ч, включает в себя удвоение ДНК, белков, необходимых для формирования хромосом, а также увеличение количества РНК. К концу этого периода каждая хромосома уже состоит из двух идентичных молекул ДНК, двух хроматид, соединенных друг с другом в области центромеры. В этот же период удваиваются центриоли. **В конце S-периода набор хромосом и ДНК  $2n4c$ .**

# Жизненный цикл клетки. Интерфаза

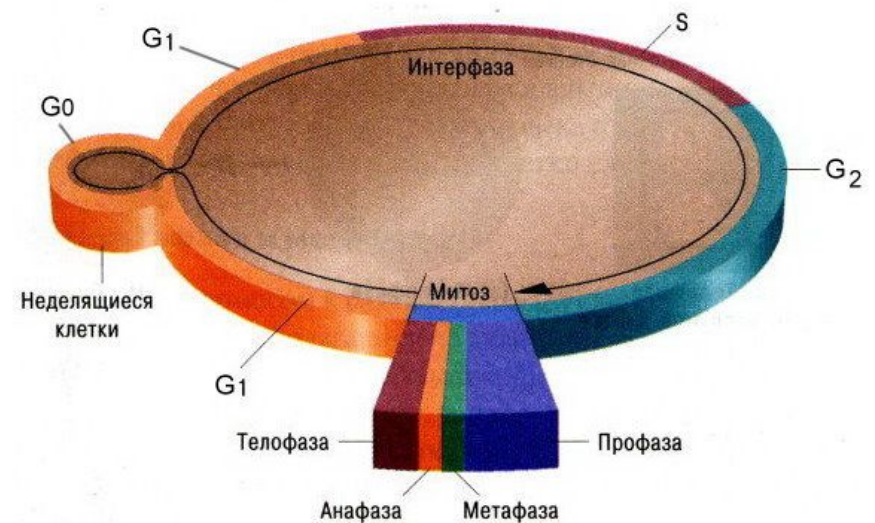
## Постсинтетический период ( $G_2$ )

наступает после удвоения хромосом.

Он длится 2—5 ч; за это время накапливается энергия для предстоящего митоза и синтезируются белки микротрубочек, которые впоследствии образуют веретено деления.

Теперь клетка может приступить к митозу.

Набор хромосом и ДНК остается  $2n4c$ .



Интерфаза			Митоз
G1	S	G2	M
5	7	3	1
Часы			

Про	Мет	Ана	Тел
36	3	3	18
Минуты			

# МИТОЗ

## Основные понятия:

- ❑ Первые описания фаз митоза и установление их последовательности были предприняты в 70—80-х годах XIX века. В конце 1870-х — начале 1880-х годов немецкий гистолог Вальтер Флемминг для обозначения процесса непрямого деления клетки ввёл термин «митоз».
- ❑ Митоз — не прямое деление клетки, наиболее распространённый способ репродукции эукариотических клеток;
- ❑ Биологическое значение митоза состоит в строго одинаковом распределении хромосом между дочерними ядрами, что обеспечивает образование генетически идентичных дочерним.
- ❑ Митоз включает в себя два процесса — деление ядра (кариокинез) и деление цитоплазмы (цитокинез).
- ❑ Митоз — один из фундаментальных процессов онтогенеза. Митотическое деление обеспечивает рост многоклеточных эукариот за счёт увеличения популяций клеток тканей. В результате митотического деления клеток меристем увеличивается количество клеток тканей растений. Дробление оплодотворённого яйца и рост большинства тканей у животных также происходит путём митотических делений.
- ❑ Продолжительность митоза в среднем составляет 1—2 часа. Митоз клеток животных, как правило, длится 30—60 минут, а растений — 2—3 часа. За 70 лет в теле человека суммарно осуществляется порядка **10<sup>14</sup> клеточных делений**.

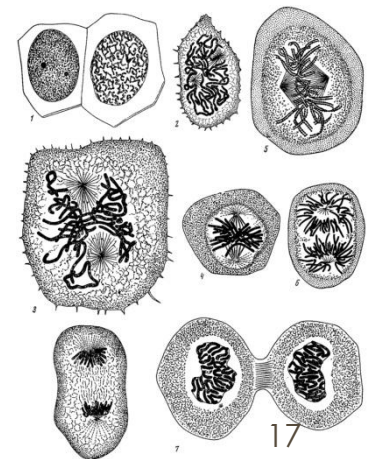
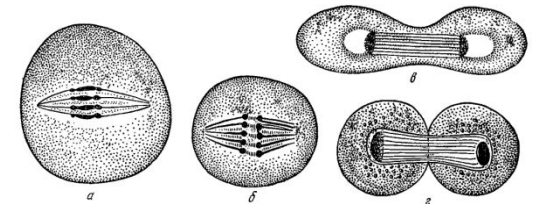
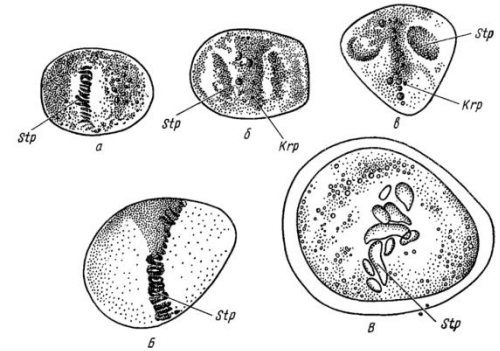


# ИСТОРИЯ ИССЛЕДОВАНИЯ

□ **Деление клеток по Э. Руссову.** В работе русского ботаника Э. Руссова, датируемой 1872 годом, отчётливо описаны и изображены метафазные и анафазные пластинки, состоящие из отдельных хромосом.

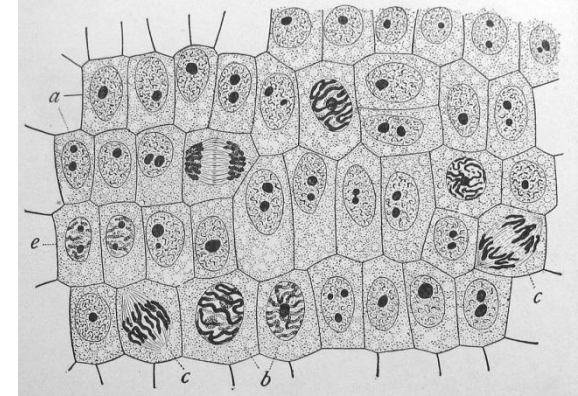
□ **Деление клеток по Э. Страсбургеру.** Э. Страсбургер исследовал митотическое деление в клетках зелёной водоросли спирогиры, в материнских клетках пыльцы лука и в материнских споровых клетках плауна. Ссылаясь на работу О. Бючли и основываясь на собственных исследованиях, Э. Страсбургер обратил внимание на единство процессов клеточного деления в растительных и животных клетках

□ **Деление клеток по В. Флеммингу (1882).** Вальтер Флемминг впервые для обозначения непрямого деления клетки ввёл термин «митоз», который впоследствии стал общепринятым. Также Флеммингу принадлежит окончательная формулировка определения митоза как циклического процесса, завершающегося разделением хромосом между дочерними клетками.



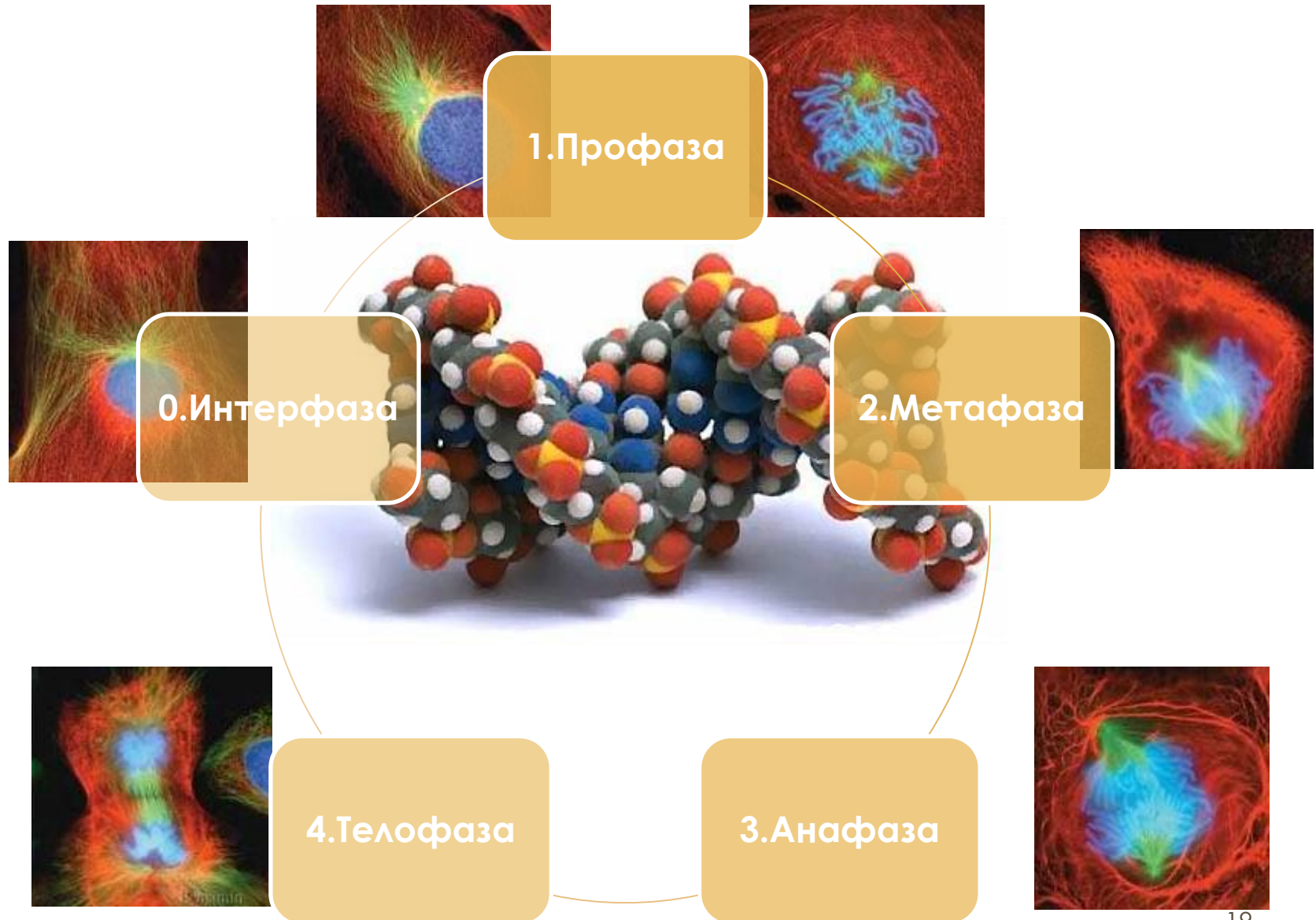
# ИСТОРИЯ ИССЛЕДОВАНИЯ

- ❑ В 1880 году **О. В. Баранецкий** установил спиральное строение хромосом. В ходе дальнейших исследований были развиты представления о спирализации и деспирализации хромосом во время митотического цикла.
- ❑ В начале **1900-х годов** хромосомы были идентифицированы в качестве носителей наследственной информации, что в дальнейшем дало объяснение биологической роли митоза, заключающейся в образовании генетически идентичных дочерних клеток.
- ❑ В **1970-х годах** началась расшифровка и детальное изучение регуляторов митотического деления. В итоге был сделан вывод, что в цитоплазме митотической клетки присутствует фактор (или факторы), стимулирующий митоз, (М-стимулирующий фактор).



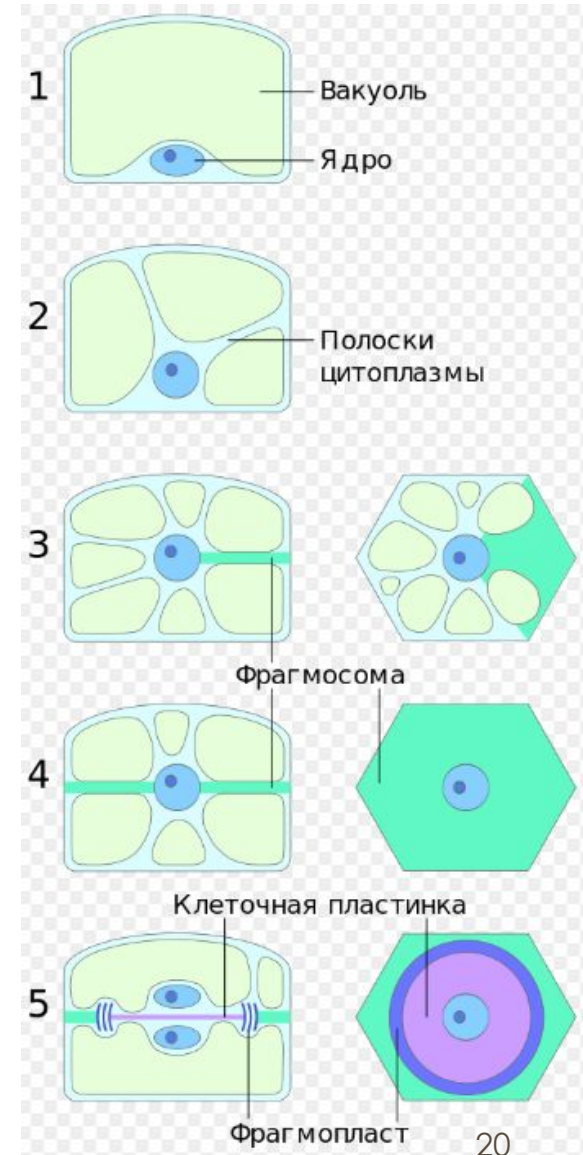
Деление клеток по Э. Б. Уилсону (1900)

# ФАЗЫ МИТОЗА

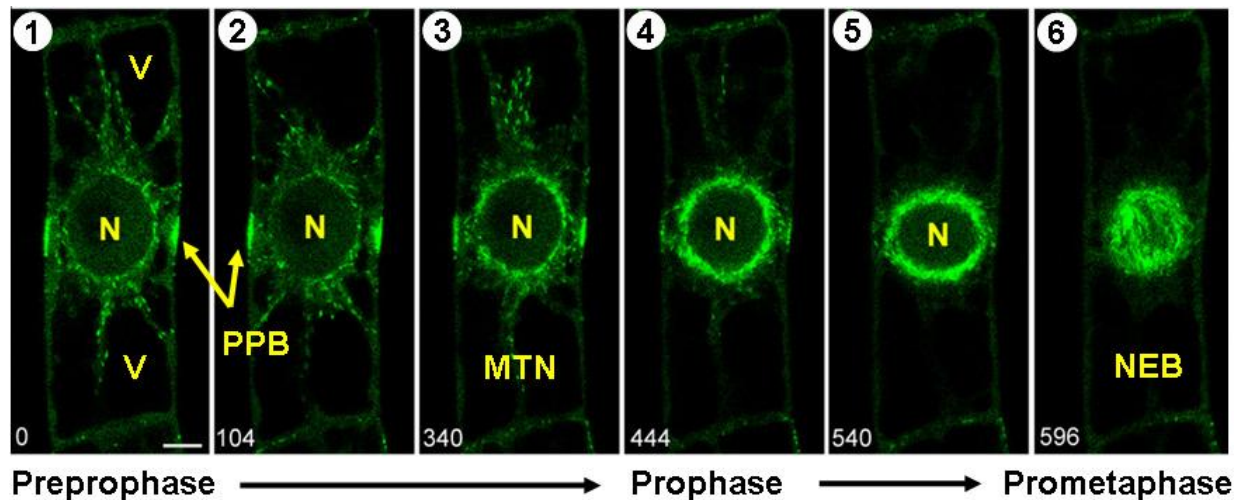


# МИТОЗ. ПРЕПРОФАЗА

- ❑ **Препрофаза** — редко используемый термин для обозначения дополнительной стадии митоза растительной клетки.
- ❑ К **основным событиям** препрофазы можно отнести: оформление препрофазного кольца, образование фрагмосомы и начало нуклеации микротрубочек вокруг клеточного ядра. Несмотря на наличие термина «препрофаза», перечисленные события чаще рассматриваются в составе фазы G2 или в составе профазы.
- ❑ **Фрагмосома** — одна из структур, определяющих плоскость деления растительной клетки. Фрагмосома представляет собой слой цитоплазмы, пересекающий вакуоль в плоскости клеточного деления. Во время препрофазы ядро перемещается в область фрагмосомы. В ходе перемещения ядра вакуоль рассекается полосками цитоплазмы, содержащими элементы цитоскелета. Во фрагмосоме также образуется митотическое веретено. Во время цитокинеза в области фрагмосомы формируется фрагмопласт и новая клеточная стенка.



- ❑ **Препрофазное кольцо** — это кольцеобразное скопление микротрубочек и актиновых филаментов вблизи клеточной мембраны в плоскости деления растительной клетки. Ядро располагается в центре препрофазного кольца и связано с ним радиально расходящимися микротрубочками. Внешне данная структура напоминает колесо с ободом и спицами из микротрубочек и актиновых филаментов, а также с ядром на месте втулки. Структура кольца также обогащена элементами ЭПР и везикулами аппарата Гольджи.
- ❑ Препрофазное кольцо **формируется** перед профазой митоза. После начала профазы микротрубочки кольца деполимеризуются и далее участвуют в образовании веретена деления. **Функции препрофазного** кольца пока не ясны. Однако подмечено, что цитокинез растительной клетки происходит в плоскости определённого положением препрофазного кольца.



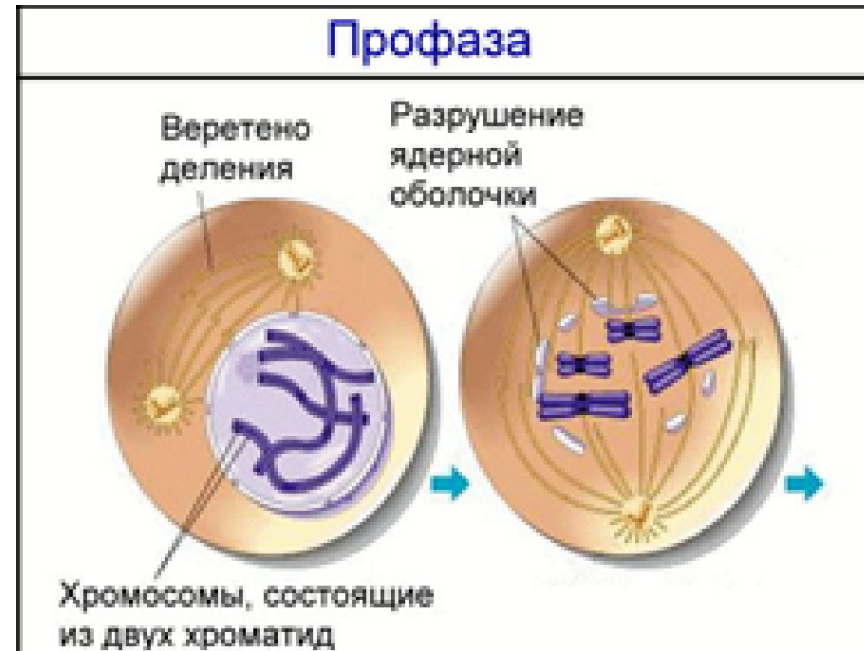
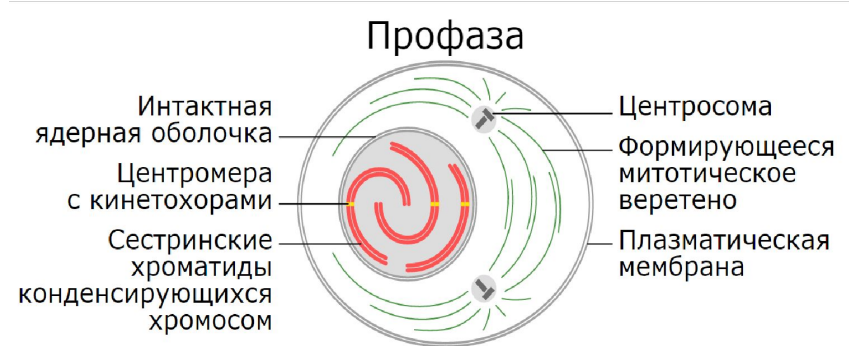
**Условные обозначения:** N — ядро; V — вакуоль; PPB — препрофазное кольцо; MTN — начало скопления микротрубочек; NEB — распад ядерной оболочки; микротрубочки окрашены зелёным цветом

# Митоз. Профаза

Набор хромосом и ДНК  $2n4c$ . Основные события профазы: **конденсацию хромосом внутри ядра и образование веретена деления в цитоплазме клетки**. Распад ядрышка в профазе является характерной, но **не обязательной** для всех клеток особенностью.

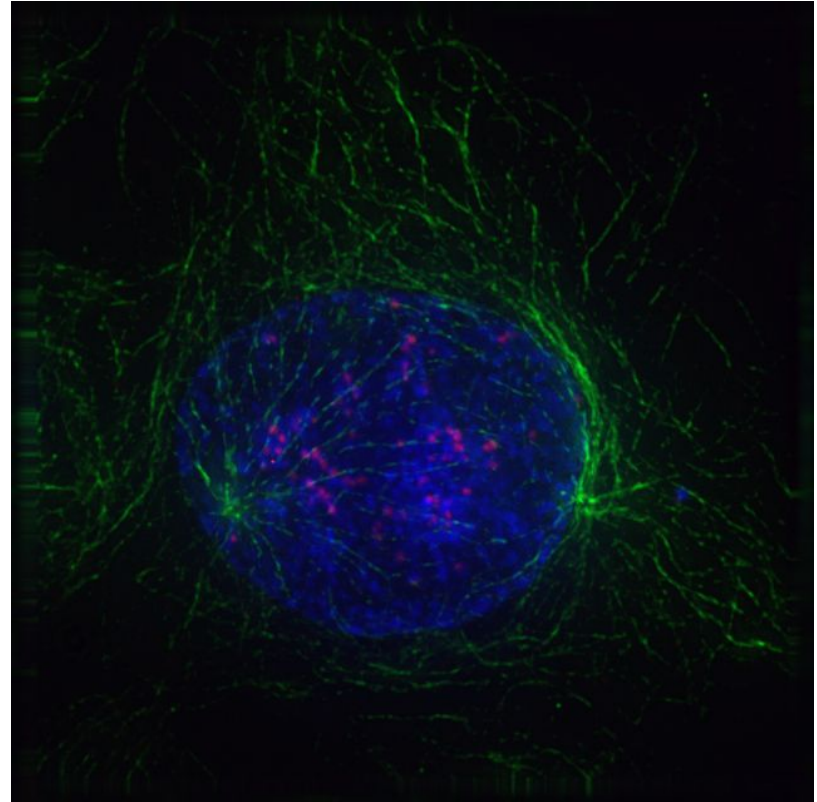
Уплотнение хромосом происходит за счёт **многоуровневой спирализации ДНК**. Данные изменения сопровождаются повышением активности фосфорилаз, модифицирующих гистоны, непосредственно участвующие в компоновке ДНК.

В цитоплазме начинает формироваться **митотическое веретено** — одна из главных структур аппарата клеточного деления, ответственная за распределение хромосом между дочерними клетками. В образовании веретена деления у всех эукариотических клеток принимают участие **полярные тельца (центросомы), микротрубочки и кинетохоры хромосом**.



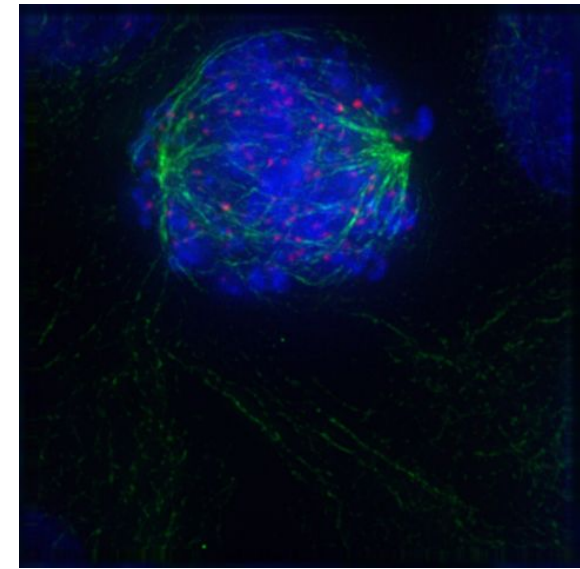
В профазе закладываются **полюса деления**.

Параллельно конденсации хромосом и формированию митотического веретена, во время профазы происходит **фрагментация эндоплазматического ретикулаума**, который распадается на мелкие вакуоли, расходящиеся затем к периферии клетки. Одновременно **рибосомы** теряют связи с мембранами ЭПР. **Цистерны аппарата Гольджи** также меняют свою околядерную локализацию, распадаясь на отдельные диктиосомы, без особого порядка распределенные в цитоплазме.



**Вероятный механизм расхождения полюсов** объясняется следующим образом: динеино-подобные белки ориентируют в параллельном направлении полимеризующиеся плюс-концы полюсных микротрубочек, а кинезино-подобные белки в свою очередь расталкивают их в направлении к полюсам деления.

# Митоз. Прометафаза

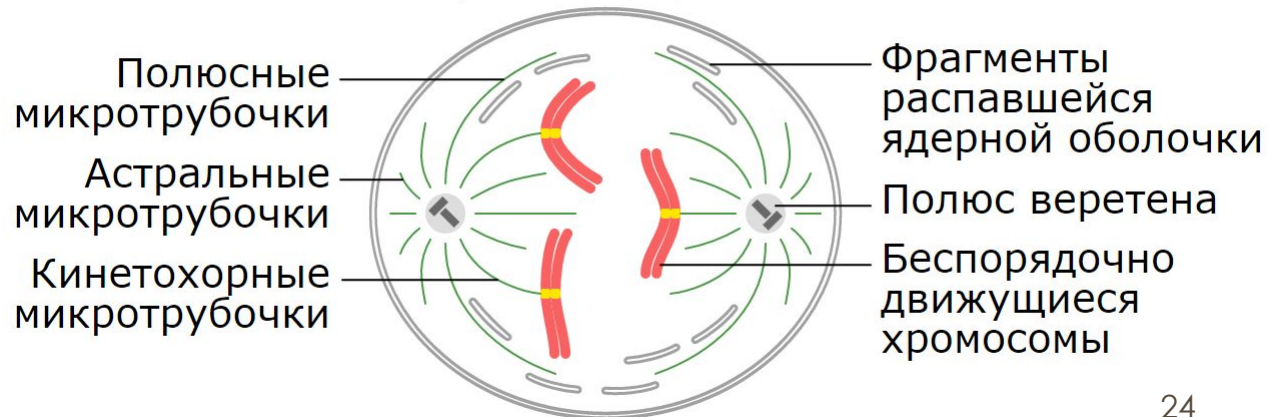


## Распад ядерной мембраны.

Целый ряд белков ламины фосфорилируется, вследствие чего ядерная оболочка фрагментируется на мелкие вакуоли, а поровые комплексы исчезают. После разрушения ядерной мембраны хромосомы без особого порядка располагаются в области ядра. Однако вскоре все они приходят в движение.

В прометафазае наблюдается интенсивное, но беспорядочное перемещение хромосом. В клетках млекопитающих прометафаза протекает, как правило, в течение *10—20 минут*. В нейробластах кузнечика данная стадия занимает всего 4 минуты, а в фибробластах тритона — около 30 минут.

## Прометафаза



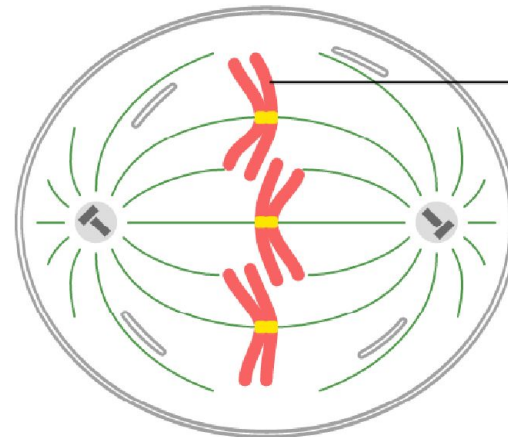


# МИТОЗ. МЕТАФАЗА

- ❑ Хромосомы располагаются в **экваториальной плоскости** веретена примерно на равном расстоянии от обоих полюсов деления, образуя **метафазную (экваториальную) пластинку**. Морфология метафазной пластинки в клетках животных, как правило, отличается упорядоченным расположением хромосом: центромерные участки обращены к центру веретена, а плечи — к периферии клетки (фигура «материнской звезды»). В растительных клетках хромосомы зачастую лежат в экваториальной плоскости веретена без строгого порядка.

- ❑ Набор хромосом и ДНК  **$2n4c$**

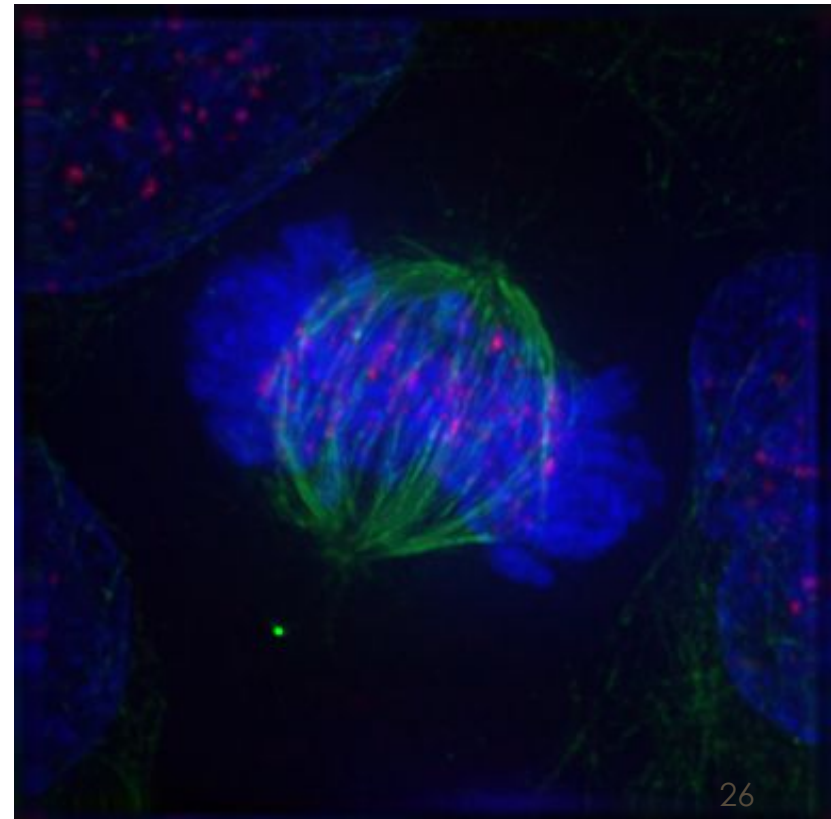
## Метафаза



Хромосомы движутся к экваториальной плоскости веретена и выстраиваются в метафазную пластинку

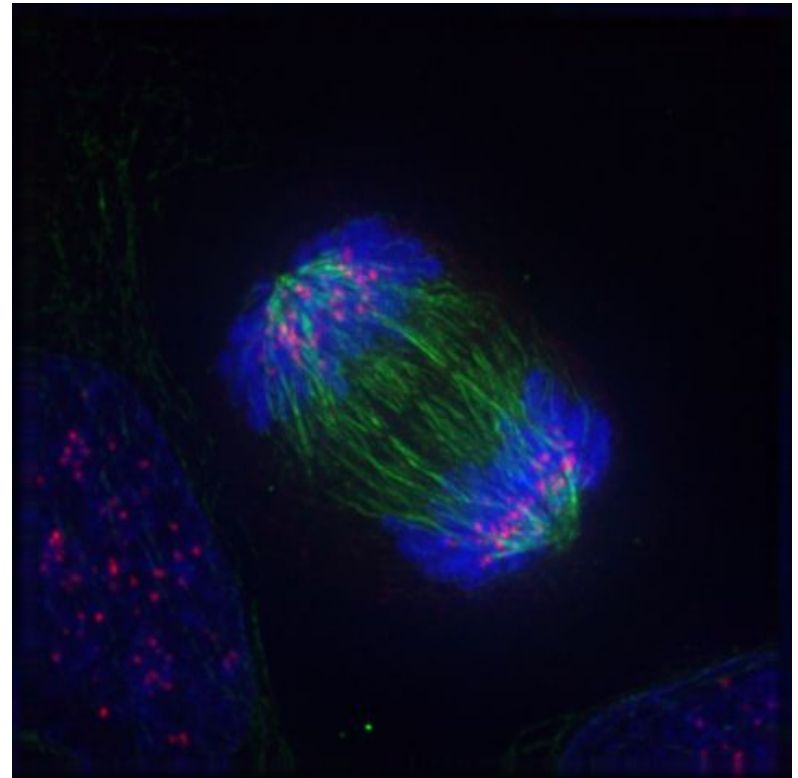
Метафаза занимает значительную часть периода митоза, и **отличается относительно стабильным состоянием**. Все это время хромосомы удерживаются в экваториальной плоскости веретена за счёт сбалансированных сил натяжения кинетохорных микротрубочек, совершая колебательные движения с незначительной амплитудой в плоскости метафазной пластинки.

- Продолжается активное обновление микротрубочек веретена путём интенсивной сборки и деполимеризации молекул тубулина.
- К окончанию метафазы наблюдается чёткое **обособление сестринских хроматид**, соединение между которыми сохраняется лишь в центромерных участках. Плечи хроматид располагаются параллельно друг другу, и становится отчетливо заметной разделяющая их щель.



# МИТОЗ. АНАФАЗА

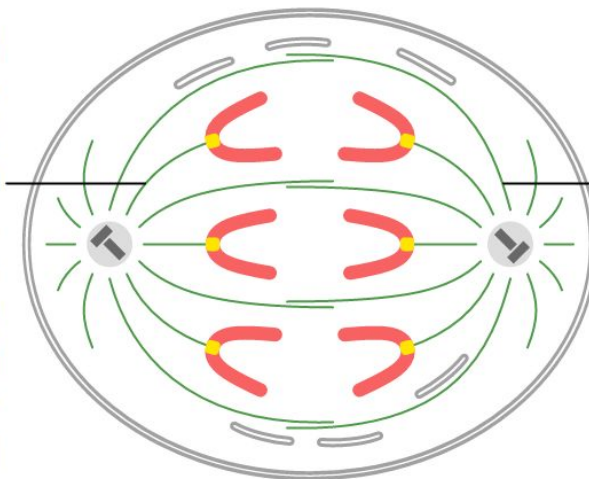
- ❑ **Анафаза** — самая короткая стадия митоза, которая начинается внезапным разделением и последующим расхождением сестринских хроматид в направлении противоположных полюсов клетки. Хроматиды расходятся с равномерной скоростью достигающей 0,5—2 мкм/мин, при этом они часто принимают V-образную форму.
- ❑ Как правило, расхождение хромосом в анафазе состоит из двух относительно независимых процессов, называемых **анафазой А** и **анафазой В**.



- **Анафаза А** характеризуется расхождением сестринских хроматид к противоположным полюсам деления клетки. За их движение отвечают те же силы, что ранее удерживали хромосомы в плоскости метафазной пластинки. Процесс расхождения хроматид сопровождается **сокращением длины деполимеризующихся кинетохорных микротрубочек**.
- Во время **анафазы В** расходятся сами полюса деления клетки (за счёт сборки полюсных микротрубочек со стороны плюс-концов).
- Последовательность, продолжительность и относительный вклад каждого из двух процессов, слагающих анафазу, могут быть крайне **различны**.

## Анафаза

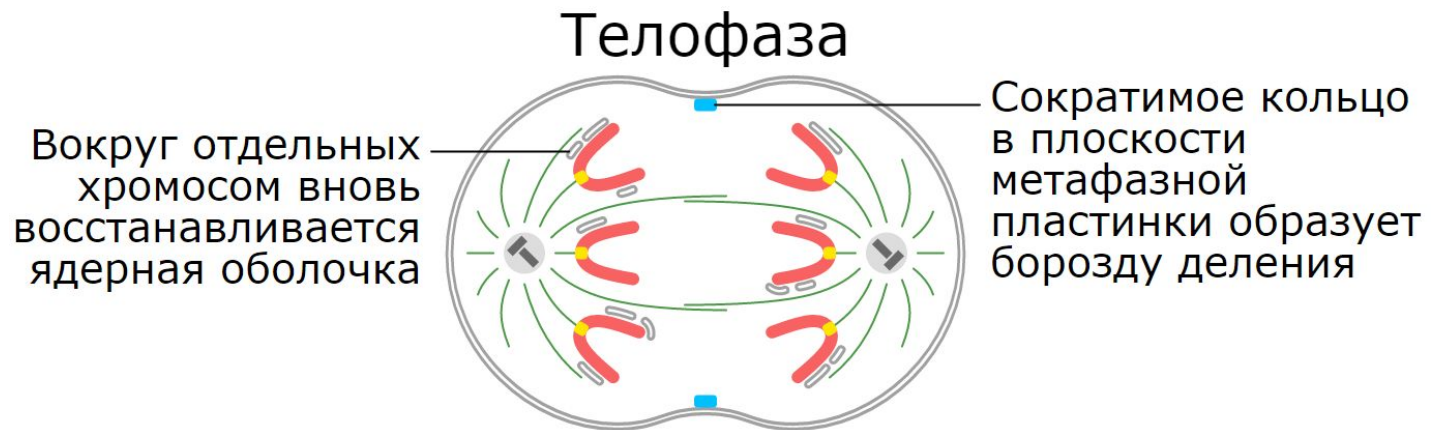
Во время анафазы А кинетохорные микротрубочки укорачиваются, по мере того как хроматида движется к полюсу веретена



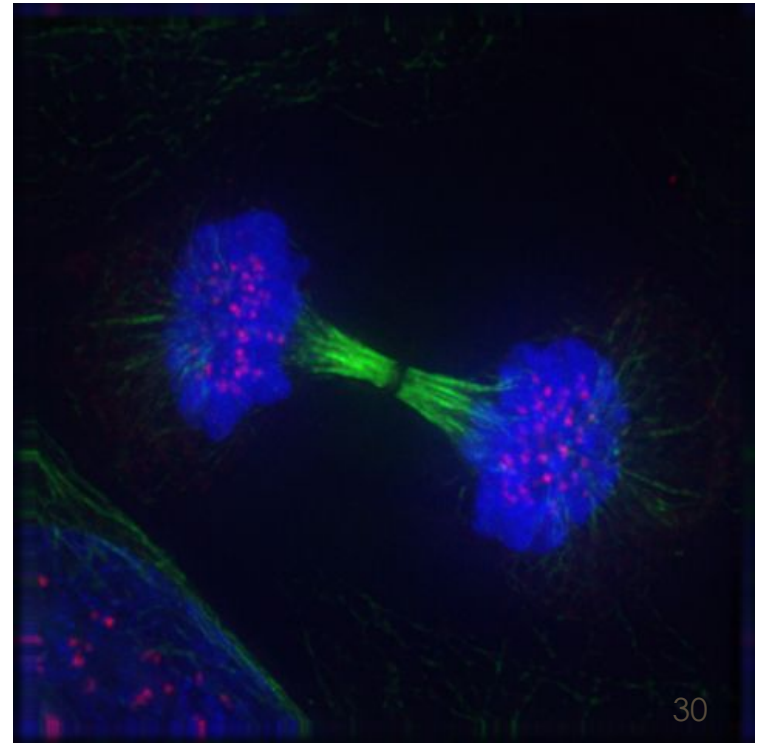
Во время анафазы В полюсные микротрубочки удлиняются, что обеспечивает расхождение полюсов веретена

# МИТОЗ. ТЕЛОФАЗА

- Начало момент остановки разделённых сестринских хроматид у противоположных полюсов деления клетки.
- В ранней телофазе наблюдается **деконденсация хромосом** и **увеличение их в объёме**. Вблизи сгруппированных индивидуальных хромосом начинается слияние мембранных пузырьков, что дает начало **реконструкции ядерной оболочки**. Материалом для построения мембран новообразованных дочерних ядер служат фрагменты изначально распавшейся ядерной мембраны материнской клетки, а также элементы эндоплазматического ретикулума. Постепенно восстанавливается наружная и внутренняя ядерные мембраны, восстанавливаются ядерная ламина и ядерные поры.



- Внутри заново сформировавшихся клеточных ядер **хроматин переходит в дисперсное состояние, возобновляется синтез РНК**, и становятся различимыми ядрышки.
- Параллельно с процессами образования ядер дочерних клеток в телофазе начинается и заканчивается **разборка микротрубочек веретена деления**. Деполимеризация протекает в направлении от полюсов деления к экваториальной плоскости клетки, от минус-концов к плюс-концам. При этом дольше всего сохраняются микротрубочки в средней части веретена деления, которые **образуют остаточное тельце Флемминга**.



# МИТОЗ. ЦИТОКИНЕЗ

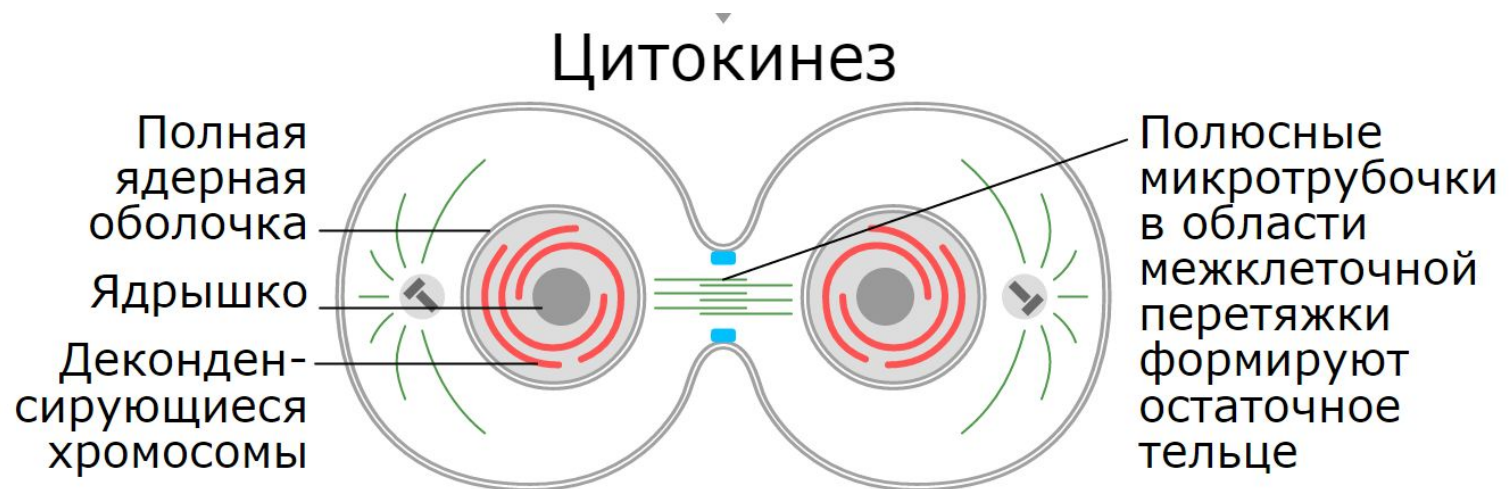
Окончание телофазы преимущественно совпадает с разделением тела материнской клетки — цитокинезом. При этом **образуются две или более дочерние клетки.**

Митоз не всегда сопровождается разделением цитоплазмы, поэтому **цитокинез не классифицируется** в качестве отдельной фазы митотического деления и обычно рассматривается в составе телофазы.



- ❑ Плоскость деления клетки детерминируется положением митотического веретена и проходит под прямым углом к длинной оси веретена.

- При делении поперечной перетяжкой клетки место **разделения цитоплазмы закладывается предварительно ещё в период анафазы**, когда в плоскости метафазной пластинки под мембраной клетки возникает сократительное кольцо из актиновых и миозиновых филаментов. Образуется борозда деления, которая постепенно углубляется вплоть до полного разделения клетки. По окончании цитокинеза сократимое кольцо полностью распадается, а плазматическая мембрана стягивается вокруг остаточного тельца Флемминга.
- **Деление путём образования клеточной пластинки** начинается с перемещения мелких ограниченных мембраной пузырьков по направлению к экваториальной плоскости клетки. Здесь они сливаются, образуя дисковидную, окружённую мембраной структуру — **раннюю клеточную пластинку**. Мелкие пузырьки происходят в основном из аппарата Гольджи и перемещаются к экваториальной плоскости вдоль остаточных полюсных микротрубочек веретена деления, образующих цилиндрическую структуру, называемую **фрагмопластом**. После окончательного разделения дочерних клеток в клеточной пластинке откладываются микрофибриллы целлюлозы, завершая образование жёсткой клеточной стенки.





# ЗНАЧЕНИЕ МИТОЗА

Митоз является важным средством *поддержания постоянства хромосомного набора*. В результате митоза осуществляется идентичное воспроизведение клетки.

Ключевая роль митоза — **копирование генетической информации**.

Митоз происходит в следующих случаях:

- ❑ **Рост и развитие.** Количество клеток в организме в процессе роста увеличивается благодаря митозу. Это лежит в развитии многоклеточного организма из единственной клетки — зиготы, а также роста многоклеточного организма.
- ❑ **Перемещение клеток.** В некоторых органах организма, например, коже и пищеварительном тракте, клетки постоянно отшелушиваются и заменяются новыми. Новые клетки образуются путём митоза, а потому являются точными копиями своих предшественников
- ❑ **Регенерация.** Некоторые организмы способны восстанавливать утраченные части тела. В этих случаях образование новых клеток часто идёт путём митоза. Например, благодаря митозу морская звезда восстанавливает утраченные лучи.
- ❑ **Бесполое размножение.** Некоторые организмы образуют генетически идентичное потомство путём бесполого размножения. Например, гидра размножается бесполом способом при помощи почкования. Поверхностные клетки гидры подвергаются митозу и образуют скопления клеток, называемые почками. Митоз продолжается и в клетках почки, и она вырастает во взрослую особь. Сходное клеточное деление происходит при вегетативном размножении растений.

## Стимулы, побуждающие клетки к делению:

Факторы роста, относящиеся к группе гистогормонов. Они продуцируются неспециализированными клетками, находящимися во всех тканях, и обладают **эндокринным** (действуют на отдаленные клетки-мишени через кровоток), **паракринным** (на соседние клетки путем диффузии), **аутокринным** (на сами клетки-продуценты) и даже **интракринным** (внутри клетки, не секретирясь, т.е. не выделяясь из клетки-продуцента) действием.

**Факторы роста** - это по большей части пептиды с молекулярной массой 5000-50000 кДа, индуцирующие синтез ДНК и вхождение клетки в митоз, однако они могут выполнять и другие функции.

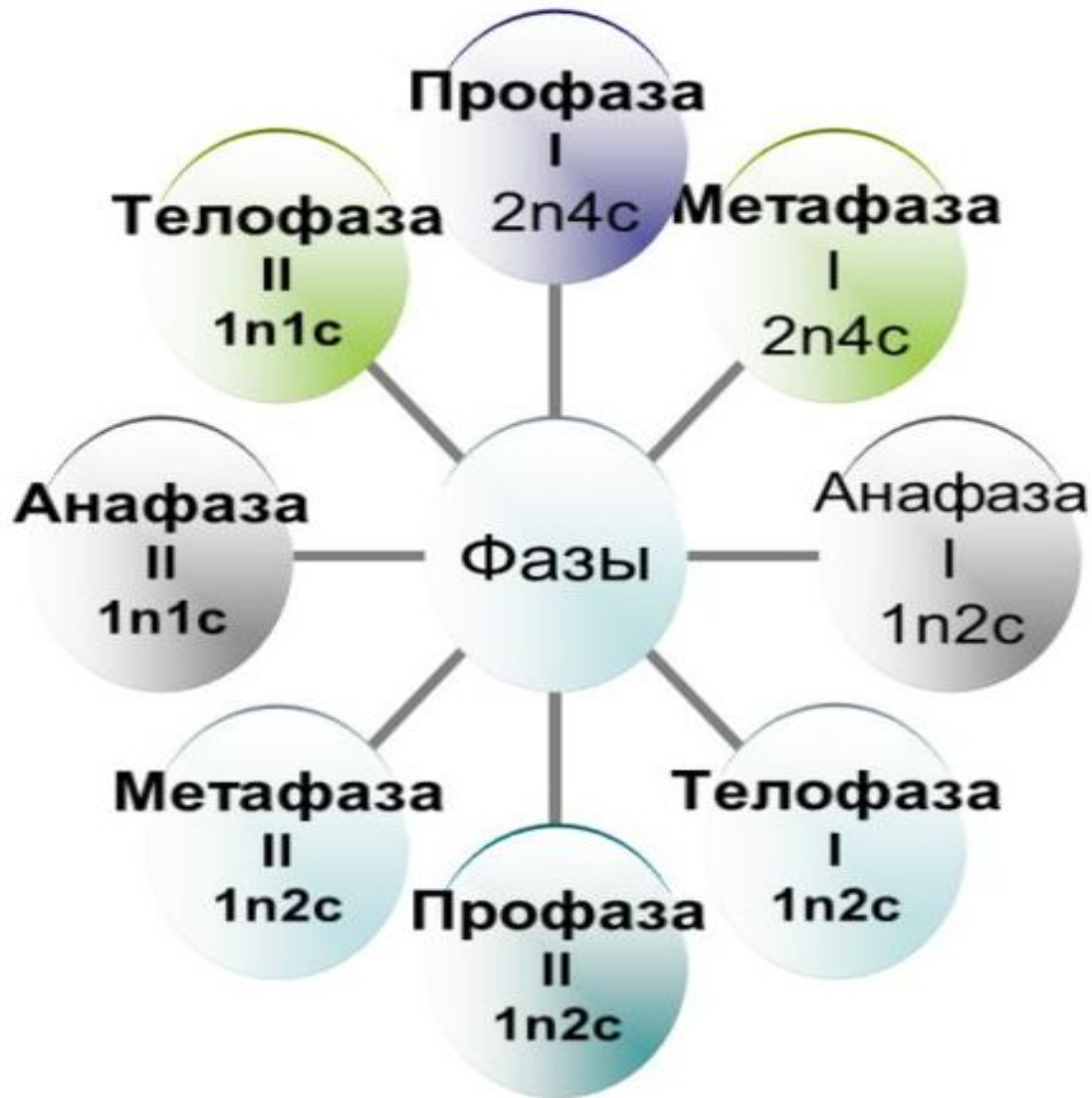
**Тромбоцитарный фактор роста** (PDGF) стимулирует дифференцировку, **гепатоцитарный фактор роста** (HGF) служит хемоаттрактантом и изменяет подвижность клеток эпителия почки.

Фактор роста, активирующий митоз клеток одного типа, может действовать как ингибитор пролиферации клеток другого типа. Так, например, фактор роста эпидермиса (EGF) может подавлять пролиферацию клеток кишечного эпителия крыс, а полипептиды, стимулирующие рост недифференцированных эмбриональных клеток, останавливают пролиферацию лейкозных клеток и индуцируют их дифференцировку.

# МЕЙОЗ

- ❑ **Мейоз** — деление ядра эукариотической клетки с уменьшением числа хромосом в два раза. Происходит в два этапа (редукционный и эквационный этапы мейоза).
- ❑ С уменьшением числа хромосом в результате мейоза в жизненном цикле происходит **переход от диплоидной фазы к гаплоидной**.
- ❑ Правильное протекание мейоза возможно **только в диплоидных** клетках или в чётных полиплоидах (тетра-, гексаплоидных и т. п. клетках). Мейоз может происходить и в нечётных полиплоидах (три-, пентаплоидных и т. п. клетках), но в них, из-за невозможности обеспечить попарное слияние хромосом в профазе I, расхождение хромосом происходит с нарушениями, которые ставят под угрозу жизнеспособность клетки или развивающегося из неё многоклеточного гаплоидного организма.
- ❑ Этот же механизм лежит в основе **стерильности межвидовых гибридов**. Поскольку у межвидовых гибридов в ядре клеток сочетаются хромосомы родителей, относящихся к различным видам, хромосомы обычно не могут вступить в конъюгацию. Это приводит к нарушениям в расхождении хромосом при мейозе и, в конечном счете, к нежизнеспособности половых клеток, или гамет.

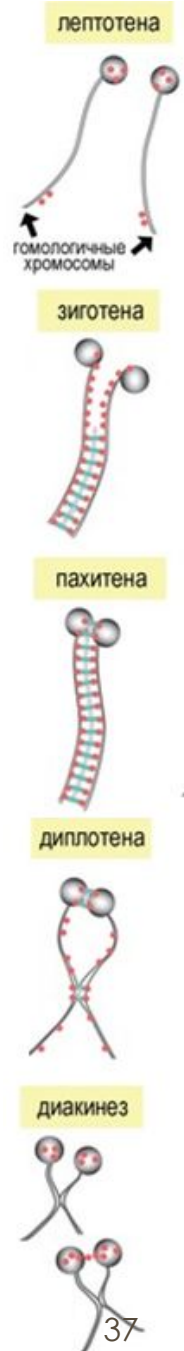
# ФАЗЫ МЕЙОЗА



Мейоз состоит из 2 последовательных делений с короткой интерфазой между ними.

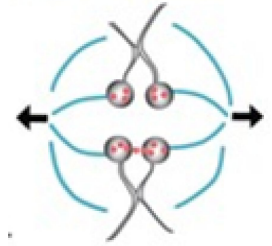
**Профаза I** — профаза первого деления очень сложная и состоит из 5 стадий:

- **Лептотена или лептонема** — упаковка хромосом, конденсация ДНК с образованием хромосом в виде тонких нитей (хромосомы укорачиваются).
- **Зиготена или зигонема** — происходит конъюгация — соединение гомологичных хромосом с образованием структур, состоящих из двух соединённых хромосом, называемых тетрадами или бивалентами и их дальнейшая компактизация.
- **Пахитена или пахинема** — (самая длительная стадия) — в некоторых местах гомологичные хромосомы плотно соединяются, образуя хиазмы. В них происходит кроссинговер — обмен участками между гомологичными хромосомами.
- **Диплотена или диплонема** — происходит частичная деконденсация хромосом, при этом часть генома может работать, происходят процессы транскрипции (образование РНК), трансляции (синтез белка); гомологичные хромосомы остаются соединёнными между собой.
- **Диакинез** — ДНК снова максимально конденсируется, синтетические процессы прекращаются, растворяется ядерная оболочка; центриоли расходятся к полюсам; гомологичные хромосомы остаются соединёнными между собой.



К концу Профазы I центриоли мигрируют к полюсам клетки, формируются нити веретена деления, разрушаются ядерная мембрана и ядрышки

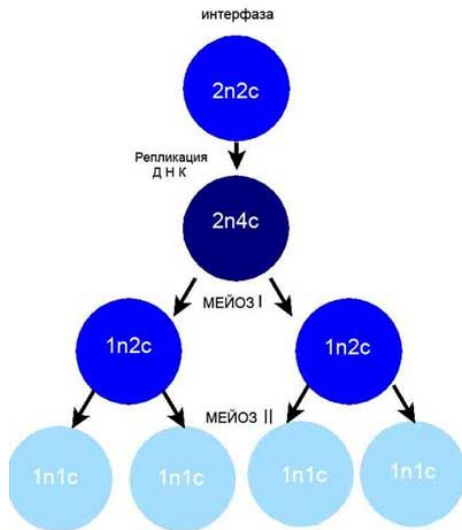
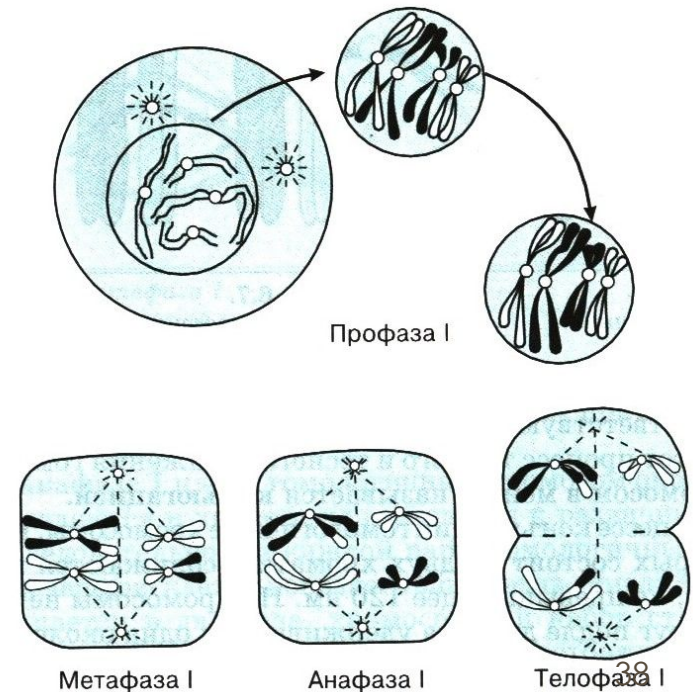
метафаза I



□ **Метафаза I** — бивалентные хромосомы выстраиваются вдоль экватора клетки.

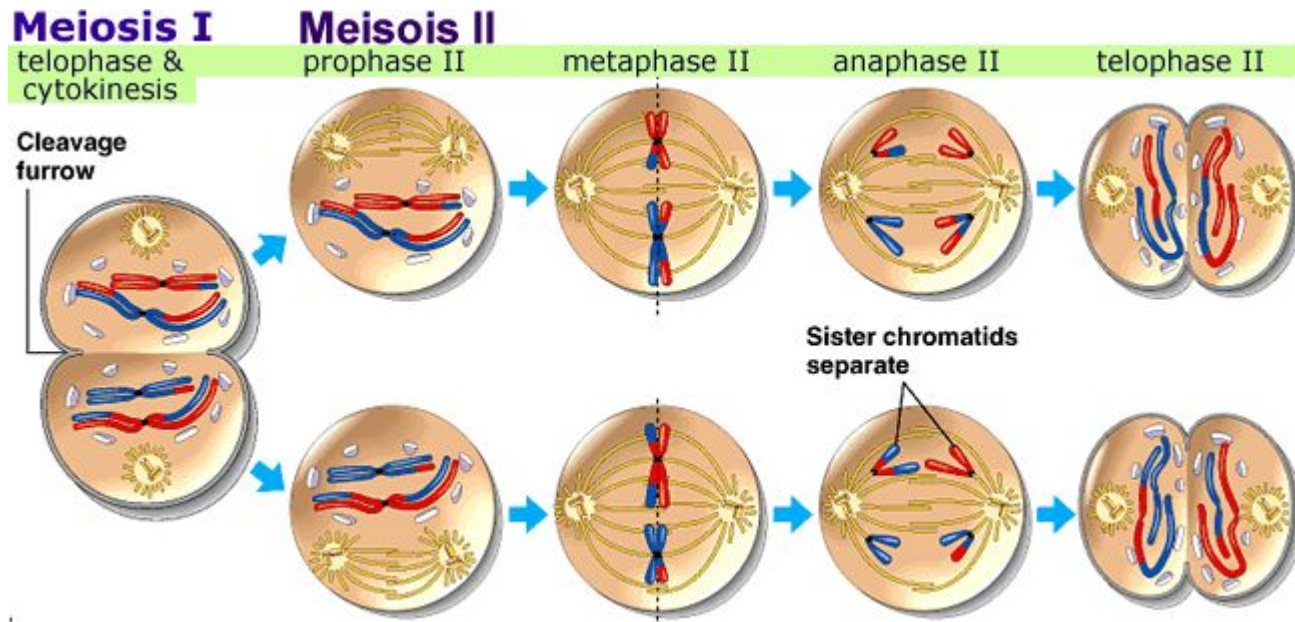
□ **Анафаза I** — микротрубочки сокращаются, биваленты делятся, и хромосомы расходятся к полюсам. Важно отметить, что, из-за конъюгации хромосом в зиготене, к полюсам расходятся целые хромосомы, состоящие из двух хроматид каждая, а не отдельные хроматиды, как в митозе.

□ **Телофаза I** — хромосомы деспирализуются и появляется ядерная оболочка.



Второе деление мейоза следует непосредственно за первым, без выраженной интерфазы: S-период отсутствует, поскольку перед вторым делением не происходит репликации ДНК.

- **Профаза II** — происходит конденсация хромосом, клеточный центр делится и продукты его деления расходятся к полюсам ядра, разрушается ядерная оболочка, образуется веретено деления, перпендикулярное первому веретену.
- **Метафаза II** — унивалентные хромосомы (состоящие из двух хроматид каждая) располагаются на «экваторе» (на равном расстоянии от «полюсов» ядра) в одной плоскости, образуя так называемую метафазную пластинку.
- **Анафаза II** — униваленты делятся и хроматиды расходятся к полюсам.
- **Телофаза II** — хромосомы деспирализуются и появляется ядерная оболочка.



# ЗНАЧЕНИЕ МЕЙОЗА

- ❑ У организмов, размножающихся половым путём, предотвращается удвоение числа хромосом в каждом поколении, так как при образовании половых клеток мейозом происходит редукция числа хромосом.
- ❑ Мейоз создает возможность для возникновения новых комбинаций генов (комбинативная изменчивость), так как происходит образование генетически различных гамет.
- ❑ Редукция числа хромосом приводит к образованию «чистых гамет», несущих только один аллель соответствующего локуса.
- ❑ Расположение бивалентов экваториальной пластинки веретена деления в метафазе 1 и хромосом в метафазе 2 определяется случайным образом. Последующее расхождение хромосом в анафазе приводит к образованию новых комбинаций аллелей в гаметах. Независимое расхождение хромосом лежит в основе третьего закона Менделя.

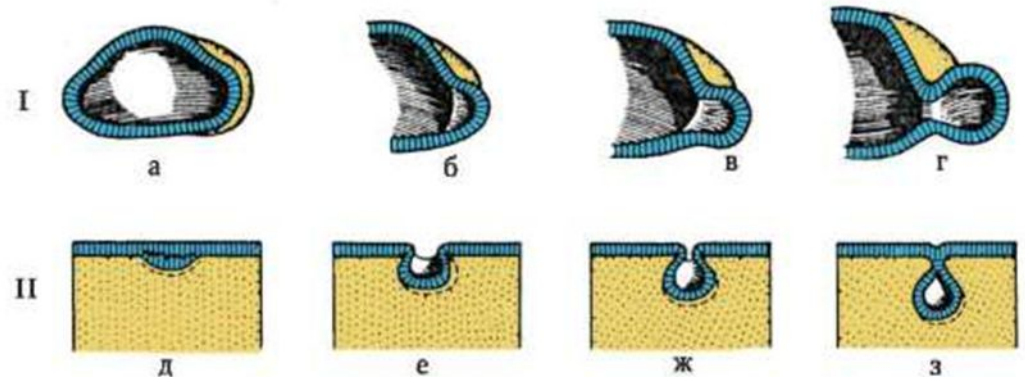


# КЛЕТОЧНЫЕ ПЕРЕМЕЩЕНИЯ (МИГРАЦИЯ)

В процессе развития особи происходят неоднократные перемещения (миграции) отдельных клеток, их групп, клеточных пластов. Особое значение миграция клеток приобретает на стадии **гастроуляции**, приводя к формированию зародышевых листков.

В ходе органогенеза этот механизм важен, например, при формировании крупных пищеварительных желез, производных нервного гребня. Не менее значима его роль и в **постэмбриональном** развитии. Амебоидное движение макрофагов обеспечивает реализацию реакций иммунитета, перемещения сперматозоидов (жгутиковое движение) необходимы для осуществления оплодотворения, миграция клеток эпидермиса приводят к закрытию раневой поверхности при повреждениях кожи и т.д. **В целом, миграция обеспечивает доставку клеточного материала в нужную область организма.**

Перемещаться могут как **отдельные** клетки, так и **целые клеточные пласты**. Последний вариант характерен для эпителиальных клеток, которые тесно прилегают друг к другу боковыми стенками и подстилаются базальной мембраной



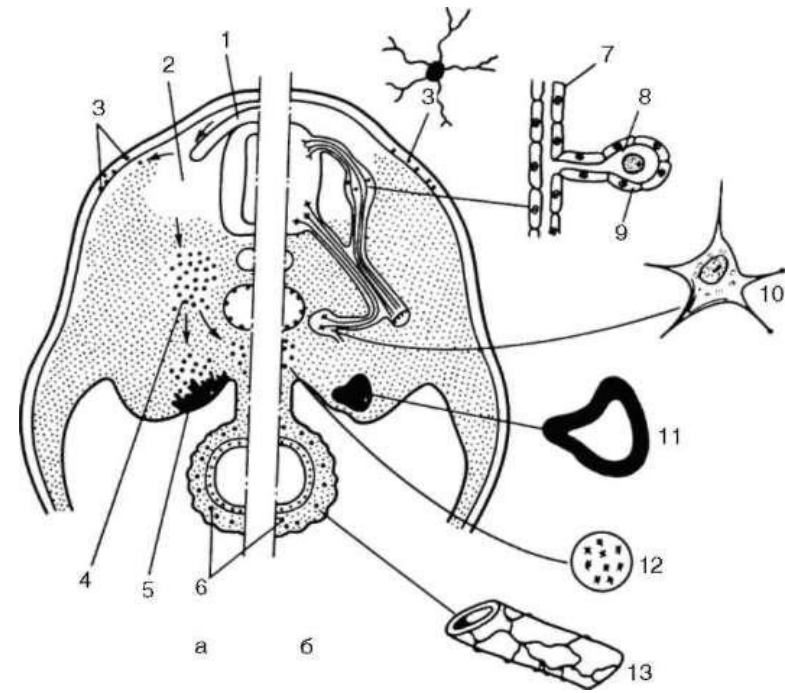
*Перемещение клеточных пластов: I - путем выпячивания на примере образования глазного пузырька; II - путем впячивания на примере образования слухового пузырька: а - стенка переднего мозга; б - местное ускорение роста; в - выпячивание; г - глазной пузырьк; д-ж - углубление ямки; з - отшнуровывание пузырька*

**Миграции** клеток осуществляются на основе **дистантных** и **контактных взаимодействий**.

К **дистантным** может быть отнесено перемещение по градиенту концентрации тех или иных веществ - движение по типу хемотаксиса. Такой механизм встречается довольно редко, его достоверных случаев для эмбриональных клеток многоклеточных животных не обнаружено.

Основой миграции клеток многоклеточных животных как в эмбриогенезе, так и в постнатальном развитии являются **контактные взаимодействия**, прежде всего **между внеклеточным веществом и мигрирующими клетками**. Примером подобного взаимодействия является миграция клеток **нервного гребня**, который вследствие многочисленности и значимости его производных иногда называют **четвертым зародышевым листком**.

**Матрикс** служит для клеток **механической опорой**. Его компоненты в настоящее время довольно хорошо изучены и включают **разные типы коллагена, фибронектин, ламинин, гликозаминогликаны** и другие вещества.



Миграция клеток **нервного гребня**: а - поперечный срез зародыша; б - производные клеток **нервного гребня** у взрослого организма;

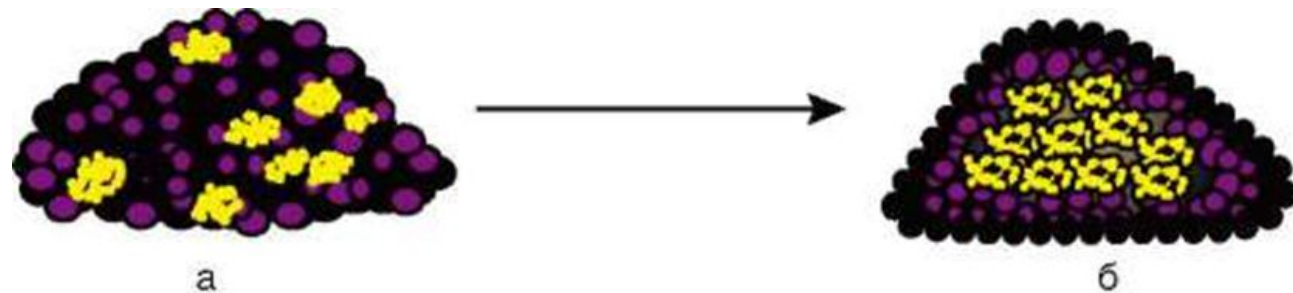
# СОРТИРОВКА И СЛИПАНИЕ КЛЕТОК (АДГЕЗИЯ)

Механизм сортировки и слипания (адгезии) клеток лежит в основе **выделения и объединения клеток одного типа** среди всех прочих. В процессе развития клетки «узнают» друг друга и сортируются в зависимости от свойств, т.е. образуют скопления и пласты избирательно, только с определенными клетками.

Этот механизм крайне важен при формировании зародышевых листков в ходе гаструляции, образовании структур в органогенезе, осуществлении регенеративных процессов и иммунных реакций в постнатальном развитии.

Избирательная сортировка и адгезия клеток обеспечивается наличием на их мембранах так называемых **молекул межклеточной адгезии** (CAM, от англ. cell-adhesion molecules).

**Нарушение** действия механизма избирательной клеточной сортировки и адгезии в ходе органогенеза приводит к формированию таких пороков развития, как несращение нервной трубки (spina bifida), несмыкание верхнечелюстных костей и их небных отростков (расщелина твердого неба).



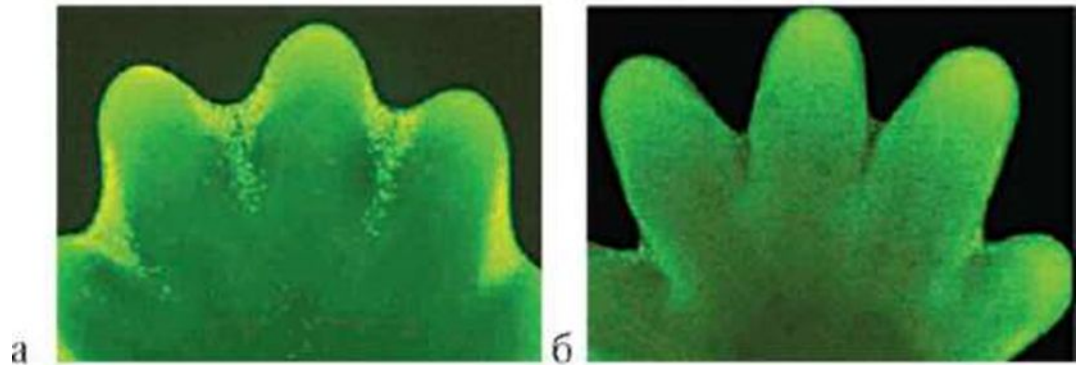
*Адгезия клеток зародышевых листков: а - смесь диссоциированных клеток гаструлы амфибий; б - клетки эктодермы, мезодермы и энтодермы, группирующиеся послойно путем адгезии*

# ГИБЕЛЬ КЛЕТОК

**Процесс программированной гибели клеток, или апоптоза** является одним из основных механизмов органогенеза и метаморфоза, способствует достижению характерных для определенного биологического вида черт его морфофункциональной организации.

- ✓ В постнатальном развитии апоптоз обеспечивает гибель клеток на терминальных стадиях дифференцировки (например, эритроцитов), стареющих и поврежденных клеток, уничтожение аутореактивных, т.е. действующих против собственных клеток, клонов лимфоцитов и т.д.
- ✓ Помимо этого на протяжении всего развития механизм программированной клеточной гибели **обеспечивает регуляцию численности клеток**, а именно - установление нужного равновесия между процессами пролиферации и гибели клеток, что в одних ситуациях обеспечивает стабильное состояние организма, в других - рост, в-третьих - атрофию тканей и органов.

**Апоптоз во время нормального развития конечности мыши:** а - клетки, подвергающиеся апоптозу, мечены желтым; б - та же конечность через 1 сутки



В настоящее время различают два принципиально различных типа клеточной гибели: **апоптоз** (в переводе с греческого «отпадающий») и **некроз**.

**Некроз** представляет собой патологическую форму смерти клеток в результате их острого повреждения. Он **характеризуется** разрывом цитоплазматической и внутриклеточных мембран, что приводит к разрушению органелл, высвобождению лизосомальных ферментов и выходу содержимого цитоплазмы в межклеточное пространство, при этом часто развивается воспалительный процесс, захватывающий территорию от части клетки до целого органа.

**Апоптоз** - генетически контролируемая клеточная гибель, которая приводит к «аккуратной» разборке и удалению клеток. Он широко распространен и типичен для физиологических условий.

**!!!** При апоптозе **не развивается воспалительный процесс** и гибель отдельных клеток или их групп происходит избирательно, без повреждения окружающих здоровых клеток.

## ДИФФЕРЕНЦИРОВКА КЛЕТОК

Благодаря ей однородный клеточный материал зародыша становится разнородным, образует ткани, входит в состав различных органов и систем, т.е. *дифференцировка клеток является основой процесса дифференциации* частей и структур зародыша.

**Клеточной дифференцировкой (цитодифференцировкой)** называется процесс приобретения клетками биохимических, морфологических и функциональных различий. Другими словами, это процесс, в результате которого клетка становится специализированной, имеющей характерное строение, определенный тип метаболизма, и способной к выполнению определенных функций.

В эмбриогенезе человека из **одной** соматической клетки - зиготы - формируется особь, имеющая **нервную, мышечную, соединительную и эпителиальную** ткани, в состав которых входит **более (не менее) 220 клеточных типов** (например, клетки соединительной ткани - остециты, хондроциты, фибробласты, лейкоциты, эритроциты и т.д.). Клетки и ткани образуют опорно-двигательную, сердечно-сосудистую, мочеполовую, иммунную и другие системы органов.

Истинная многоклеточность - это многотканевый организм.

Как правило, дифференцируются **не отдельные** клетки, а **группы сходных клеток**, которые претерпевают постепенные изменения на протяжении нескольких клеточных циклов.

