

ринарии, сельском хозяйстве. Предмет исследования цитологии — закономерности строения и функции клеток, лежащих в основе организации всех одноклеточных и многоклеточных организмов. Общие их закономерности изучает общая цитология, теснейшим образом связанная с молекулярной биологией, молекулярной генетикой и физиологией клеток. Изменения свойств клеток лежат в основе многих патологических процессов, в частности злокачественных новообразований. Взаимоотношения паразитов и клеток хозяина (многоклеточного организма) основываются на общих свойствах этих клеток. Разработанные в последнее время методы культивирования вне организма растительных и животных клеток открывают большие перспективы в новой отрасли производства — биотехнологии, занимающейся промышленным производством лекарственных веществ, гормонов и других соединений. Частная цитология представляет собой часть биологических наук, изучающих различные живые организмы (зоологии, ботаники и др.).

ПРОБЛЕМНЫЕ ОБЛАСТИ

1. Как можно объяснить длительное состояние покоя вирусного генома, включённого в хромосомы клетки-хозяина?
2. В чём сущность процессов регенерации в тканях с различным уровнем клеточного размножения?

ПРИКЛАДНЫЕ АСПЕКТЫ

1. Что лежит в основе дифференцировки клеток различных тканей многоклеточного организма?
2. Используя знания о путях распространения вирусных и бактериальных инфекций, предложите пути предотвращения заболевания.

ЗАДАНИЯ

1. Используя школьный микроскоп, рассмотрите препараты клеток одноклеточных организмов, многоклеточных растений и животных. Опишите черты различия и сходства их организации.

Раздел

3

Размножение и развитие организмов

Размножение, или самовоспроизведение, — одна из важнейших характеристик органической природы. Размножение — свойство, присущее всем без исключения живым организмам — от бактерий до млекопитающих. Существование любого вида животных и растений, бактерий и грибов, преемственность между родительскими особями и их потомством поддерживаются только благодаря размножению. Тесно связано с самовоспроизведением и другое свойство живых организмов — развитие. Оно также присуще всему живому на Земле — и мельчайшим одноклеточным организмам, и многоклеточным растениям и животным.



Размножение организмов

Несмотря на огромное разнообразие, формы размножения могут быть объединены в две группы: половое и бесполое.

Б. П. Токин

Как уже отмечалось, одним из свойств живого является дискретность. Дискретность организации живой материи предполагает существование размножения — процесса воспроизведения себе подобных. Необходимое условие размножения — наследственность, т. е. способность воспроизвести свойства и признаки родителей. И хотя под словами «размножение» и «наследственность» имеются в виду разные свойства организмов, они, по существу, тесно взаимосвязаны.



Известны различные формы размножения, но все они могут быть объединены в два типа — половое и бесполое.

Половым размножением называют смену поколений и развитие организмов на основе специализированных — половых — клеток, образующихся в половых железах. В эволюции полового размножения наиболее прогрессивным оказался способ, благодаря которому новый организм развивается в результате слияния двух половых клеток, образованных разными родителями. Однако у беспозвоночных животных нередко сперматозоиды и яйцеклетки формируются в теле одного организма. Такое явление — обоеполость — называется гермафродитизмом.

Цветковые растения также бывают обоеполыми. У большинства видов покрытосеменных (цветковых) растений обоеполый цветок включает и тычинки, образующие мужские половые клетки — спермии, и пестики, содержащие яйцеклетки. Примерно у 1/4 части видов цветки однополые, т. е. мужские (тычиночные) и женские (пестичные) цветки развиваются независимо.

Примером может служить конопля. У некоторых растений (кукурузы, берёзы) и мужские и женские цветки возникают на одной особи.

Известны случаи, когда новый организм не обязательно появляется в результате слияния половых клеток. У некоторых видов животных и растений развитие организма осуществляется из неоплодотворённой яйцеклетки. Такое размножение называется девственным или партеногенетическим.

Бесполое размножение характеризуется тем, что новая особь развивается из неполовых, соматических (телесных) клеток. Рассмотрим подробнее оба типа размножения.

6.1. Бесполое размножение

При бесполом размножении новый организм может возникнуть из одной клетки или из нескольких неполовых (соматических) клеток материнской особи.

Многие простейшие (амёба, эвглена зелёная и др.), одноклеточные водоросли (хламидомонада) размножаются путём обычного митотического деления клетки. Другим одноклеточным, например некоторым низшим грибам, водорослям (хлорелла), животным (малярийный плазмодий), свойственно спорообразование. Оно заключается в том, что клетка распадается на большое число особей, равное количеству ядер, заранее образованных в родительской клетке в результате многократного митотического деления её ядра. Многоклеточные организмы также способны к спорообразованию. Это мхи, высшие грибы, многоклеточные водоросли, папоротниковидные и некоторые другие.

Как у одноклеточных, так и у многоклеточных организмов способом бесполого размножения служит также почкование. Например, у дрожжевых грибов (рис. 6.1) и некоторых инфузорий (сосущие инфузории) почкование заключается в том, что на материнской клетке первоначально образуется не-

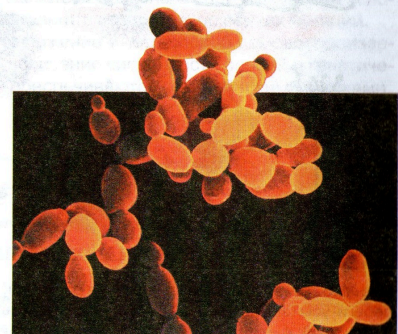


Рис. 6.1. Почкование дрожжевых грибов. В основе почкования лежит митотическое деление ядра с последующей неравномерной цитотомией



Рис. 6.2. Почкование пресноводной гидры

большой бугорок, содержащий ядро, — почка. Она растёт, достигает размеров, близких к материнским, и затем отделяется, переходя к самостоятельному существованию. У многоклеточных (пресноводная гидра) почка состоит из группы клеток обоих слоёв стенки тела. Почка растёт, удлиняется, на переднем её конце появляется ротовое отверстие, окружённое щупальцами. Почкование завершается образованием маленькой гидры, которая затем отделяется от материнского организма (рис. 6.2).

У многоклеточных животных бесполое размножение осуществляется также путём деления тела на две части (медузы, кольчатые черви) или же путём фрагментации тела на несколько частей (плоские черви, иглокожие). Из таких частей развиваются полноценные особи.

У растений широко распространено вегетативное размножение, т. е. размножение частями тела — черенками, усами, клубнями (рис. 6.3). Так, у картофеля для размножения служат видоиз-

менённые подземные части стебля — клубни. У жасмина, ивы легко укореняются побеги — черенки. С помощью черенков также размножают виноград, смородину. Длинные ползучие побеги земляники — усы — образуют почки, которые, укореняясь, дают начало новому растению. Немногие растения (бегония) могут размножаться листовыми черенками (листовая пластинка и черешок). При этом на нижней стороне листа, в местах разветвления крупных жилок, возникают корни, на верхней — почки, а затем побеги.

Также для вегетативного размножения используют корень. В садоводстве с помощью черенков из боковых корней размножают малину, вишню, сливу, розы. Корневыми клубнями размножаются георгины. Видоизменённые подземной части стебля — корневище — также образует новые растения. Например, осот за счёт корневища может дать до 1,5–2 тыс. новых особей на 1 м² почвы.

У животных способность к бесполому размножению, когда источником для формирования нового организма служат соматические клетки, лежит в основе явления регенерации — восстановления утраченных частей тела. У относительно просто устроенных животных — кишечнополостных, плоских и кольчатых червей, некоторых моллюсков из фрагментов тела восстанавливается целый организм. У низших позвоночных — тритонов — способны регенерировать утраченные хвост и конечности (см. рис. 7.20).

Бесполое размножение, эволюционно возникшее раньше полового, — весьма эффективный процесс. С его помощью в благоприятных условиях численность вида может быстро увеличиваться. Однако при любых формах бесполого размножения все потомки имеют генотип, идентичный материнскому. Вспомним, что в интерфазе митоза происходит абсолютно точное удвоение генетического материала, в результате которого при делении каждая из дочерних клеток получает наследственную информацию, сходную с таковой у материнской. Поскольку все соматические клетки организма возникли путём митоза, а именно из них и развивается новый организм, становится понятным, почему все особи при бесполом размножении генетически сходны — оно не сопровождается повышением генетического разнообразия. Новые признаки, которые могут оказаться полезными при изменении условий среды, появляются только в результате относительно редких мутаций.

Таким образом, бесполое размножение — это способ самовоспроизведения организмов, при котором увеличение численности особей и генетическая преимущество поколений обеспечиваются соматическими клетками.

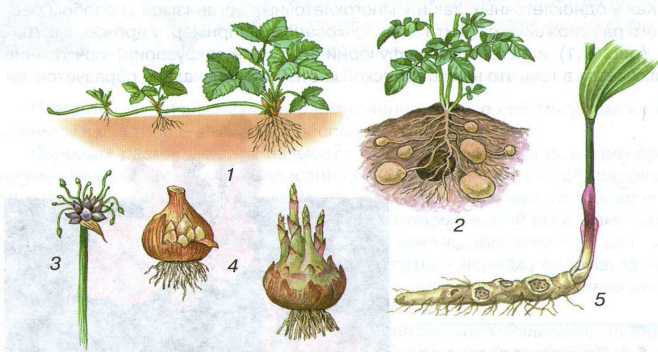


Рис. 6.3. Вегетативное размножение растений: 1 — надземные ползучие побеги-усы (земляника); 2 — клубни (картофель); 3 — луковички в соцветии (дикий лук); 4 — луковички в луковице (репчатый лук); 5 — корневище (ирис)

ОПОРНЫЕ ТОЧКИ

- Бесполое размножение возникло в процессе эволюции раньше полового.
- В основе всех форм бесполого размножения растений и животных лежит митотическое деление клеток.
- Бесполое размножение характерно для растений и большинства беспозвоночных животных.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ПОВТОРЕНИЯ

- 1 У каких организмов встречается бесполое размножение?
- 2 Какие формы бесполого размножения вам известны? Приведите примеры.
- 3 Почему при бесполом размножении потомки генетически сходны?

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ОБСУЖДЕНИЯ

- 1 В каких случаях при бесполом размножении отдельные особи отличаются от родительских?
- 2 Каково биологическое значение бесполого размножения?
- 3 Объясните, почему партеногенетическое развитие нельзя считать формой бесполого размножения организмов.

6.2. Половое размножение

Половое размножение имеет очень большие эволюционные преимущества по сравнению с бесполом. Это обусловлено тем, что генотип потомков возникает путём комбинации генов, принадлежащих обоим родителям. В результате повышаются возможности организмов в приспособлении к условиям окружающей среды. Поскольку новые комбинации осуществляются в каждом поколении, то приспособленными к новым условиям существования может оказаться гораздо большее количество особей, чем при бесполом размножении. Появление новых комбинаций генов, а следовательно, и новых сочетаний признаков и свойств у потомков обеспечивает более успешное и быстрое приспособление вида к меняющимся условиям обитания путём естественного отбора организмов с наиболее удачными сочетаниями последних.

Таким образом, сущность полового размножения заключается в объединении в наследственном материале потомка генетической информации из двух разных источников — родителей.

У обоеполюх животных и растений существуют приспособления, предотвращающие самооплодотворение. У плоских червей — планарий и у кольчатых — дождевых червей наблюдается спаривание между разными особями. У растений самоопыление исключается в случае их однополости. Когда же развиваются обоеполюе цветки, тычинки и пестики созревают неодновременно, что и делает возможным только перекрёстное опыление.

Разделение полов имеет очевидные эволюционные преимущества. Раздельнополость создаёт возможность специализации родителей по строению и поведению, а возникновение нового эволюционного фактора — по-

лового отбора — способствует развитию различных форм заботы о потомстве. При этом самцы могут играть большую роль в охране семьи, охоте, а также участвовать в конкуренции за самку — половом отборе.

Однако как образуются и откуда берутся первичные половые клетки, становящиеся в дальнейшем яйцеклетками и сперматозоидами?

Исследования показали, что источником первичных половых клеток хордовых животных являются так называемые *гоноциты*, обособляющиеся, как правило, из энтодермы на ранних стадиях эмбрионального развития во время гастрюляции или ранней нейруляции — начала образования нервной трубки зародыша. Их выделение сопровождается необратимыми процессами специализации и исключает в дальнейшем пополнение запаса половых клеток за счёт соматических. Гоноциты перемещаются в теле зародыша с токами жидкостей и путём хемотаксиса и заселяют формирующиеся из мезодермы половые железы. Начиная с этого времени и далее, в течение всего онтогенеза, первичные половые клетки отличаются от соматических, дифференцирующихся в различных направлениях, своей *тотипотентностью* (от лат. *totus* — весь, целый и *potentia* — сила). На стадии первичных гоноцитов мужские и женские половые клетки, как правило, неотличимы. Различия появляются позже, после их проникновения в половые железы.

6.2.1. Развитие половых клеток (гаметогенез)

В половых железах развиваются половые клетки — гаметы. Мужские — сперматозоиды — в семенниках и женские — яйцеклетки, или яйца, — в яичниках. В первом случае путь их развития называют *сперматогенезом* (от греч. *sperma* — семя и *genesis* — происхождение), во втором — *овогенезом* (от лат. *ovum* — яйцо и *genesis*).

В процессе образования зрелых половых клеток — как сперматозоидов, так и яйцеклеток — выделяют ряд стадий (рис. 6.4). Первая стадия — **перiod размножения**, в котором первичные половые клетки делятся путём митоза, в результате чего увеличивается их количество. При сперматогенезе размножение первичных половых клеток — сперматогониев очень интенсивное. Оно начинается с наступления половой зрелости и протекает в течение всего репродуктивного периода — времени, когда животное может участвовать в половом размножении, — и постепенно затухает лишь к старости. Размножение женских первичных половых клеток — овогониев — у низших позвоночных также продолжается почти всю жизнь. У млекопитающих, в том числе и у человека, эти клетки с наибольшей интенсивностью размножаются лишь во внутриутробном периоде развития плода и сохраняются в состоянии покоя до полового созревания. Установлено, что у человека число овогониев достигает максимальных значений у плода к 5-му месяцу, когда их количество увеличивается до 6—7 млн. После этого происходит селекция клеток на возможные хромосомные нарушения. В результате апоптоза большая часть этих клеток погибает, и к моменту рождения их остаётся около 1 млн, а к половому созреванию — не более 300 тыс.

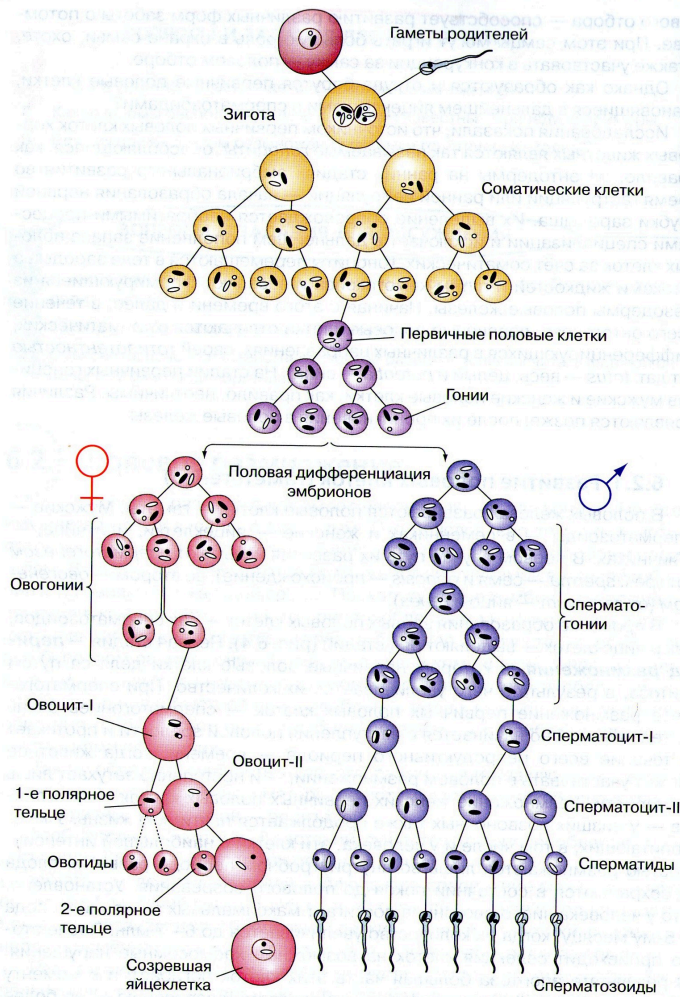


Рис. 6.4. Схема гаметогенеза (ядерные оболочки в соматических клетках и клетках-предшественниках гамет не изображены)

Вторая стадия — **период роста**. У незрелых мужских гамет он выражается слабо, их размеры увеличиваются незначительно. Напротив, будущие яйцеклетки — овоциты — увеличиваются в размерах иногда в сотни, а чаще в тысячи и даже сотни тысяч раз. У одних животных овоциты растут очень быстро — в течение нескольких дней или недель, а у других видов их рост продолжается месяцы и даже годы. Рост овоцитов осуществляется за счёт веществ, образуемых другими клетками организма. Например, у рыб, амфибий и в большей степени у рептилий и птиц основную массу яйца составляет желток. Он синтезируется в печени, в особой растворимой форме переносится кровью в яичник, проникает в растущие овоциты и откладывается там в виде желточных гранул, одетых пограничной мембраной. Кроме того, в самой будущей половой клетке синтезируются многочисленные белки и большое количество разнообразных РНК — транспортных, рибосомальных и информационных.

Не более трети синтезируемых в этот период в клетке иРНК используются в процессе овогенеза. На остальных молекулах процесс трансляции, обеспечивающий образование белковых молекул, начинается лишь после оплодотворения. До этого времени молекулы информационных и других видов РНК сохраняются заблокированными специальными белками. Эти устойчивые рибонуклеопротеидные комплексы получили название **информосом**.

Значение таких образований заключается в осуществлении как минимум двух процессов. Во-первых, иРНК используются для обеспечения процессов биосинтеза на ранних этапах развития зародыша (во время дробления), когда собственная наследственная информация его клеток не используется. Во-вторых, часть информосом содержит регуляторные белки, РНК и рибонуклеопротеиды, определяющие впоследствии направления и пути дифференцировки клеток зародыша. Например, в яйцеклетках многих видов животных, как беспозвоночных, так и хордовых, обнаружены особые гранулы, которые при делении клеток зародыша оказываются только в предшественниках половых клеток — гоноцитах. Локальное разрушение макромолекул этих гранул ультрафиолетовым излучением делает организм бесплодным — у него не образуется половых клеток.

Необходимо отметить, что распределение информосом по цитоплазме будущей яйцеклетки — процесс закономерный. Особенно отчётливо это проявляется в так называемых мозаичных яйцеклетках у амфибий или дрозофил. Помимо регуляторов цитоплазматического расположения, учёные предполагают и внутримембранные комплексы веществ, определяющих полярность яйцеклетки и обуславливающих неодинаковый электрический заряд разных участков цитоплазматической мембраны.

В интерфазе-I, периоде роста, предшествующем первому делению периода созревания — мейоза, происходит редупликация ДНК.

Следующая стадия — **период созревания**, или **мейоз**, — представлена на рисунке 6.5.

Надо отметить, что завершение роста, особенно при овогенезе, накладывается на начало процесса созревания — профазу первого мейотического деления. Клетки, вступающие в период созревания, содержат диплоидный

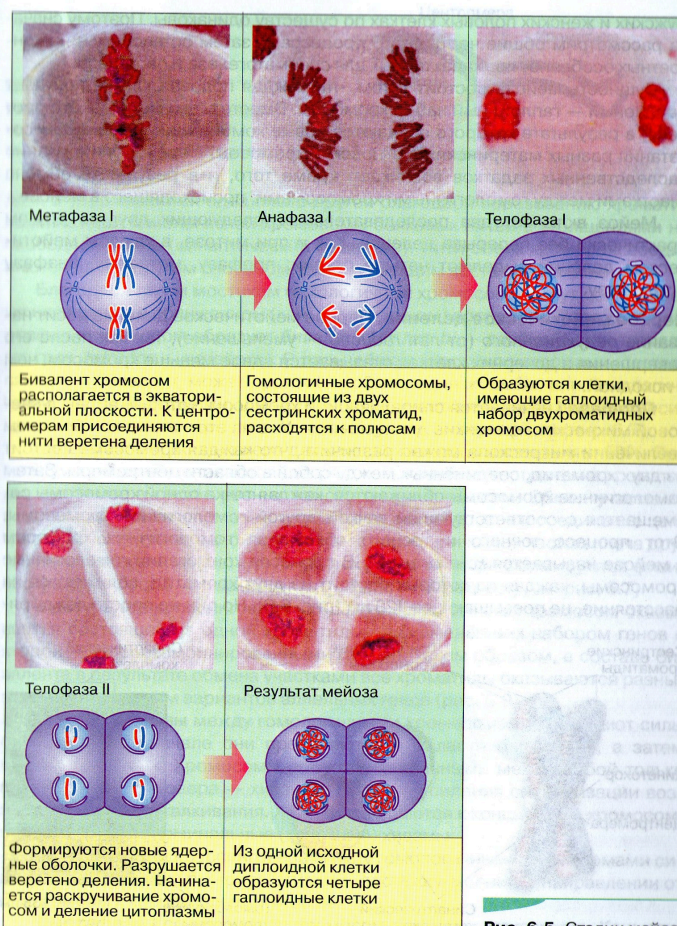
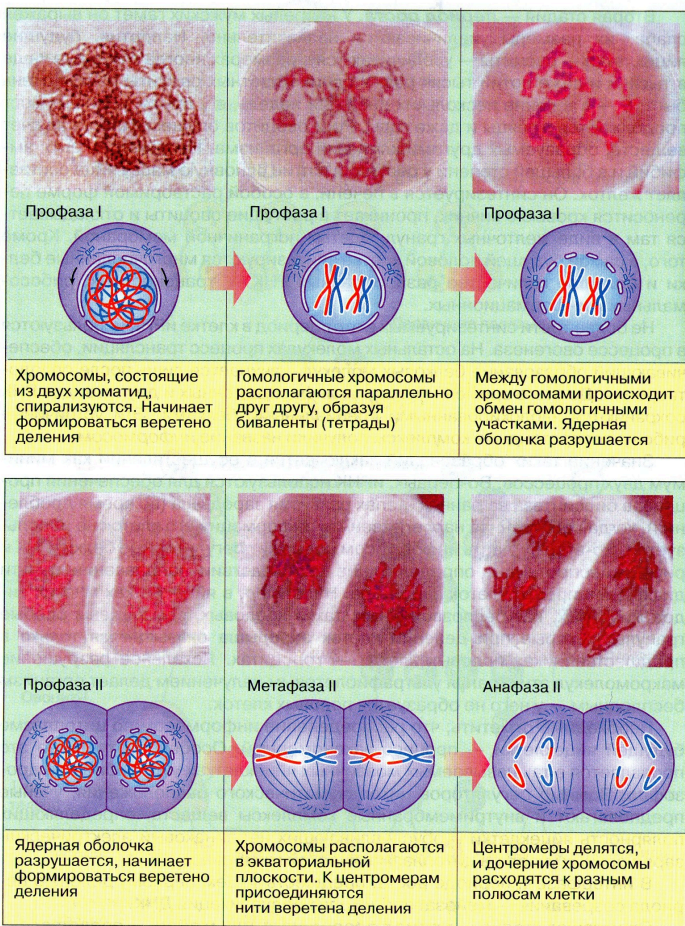


Рис. 6.5. Стадии мейоза

набор хромосом и удвоенное количество ДНК ($2n4c$). В процессе полового размножения у организмов любого вида из поколения в поколение сохраняется свойственное ему число хромосом. Это достигается тем, что перед сли-

янием половых клеток — *оплодотворением* — в процессе созревания в них уменьшается (редуцируется) число хромосом, т. е. из диплоидного набора ($2n$) образуется гаплоидный ($1n$). Закономерности прохождения мейоза и

мужских и женских половых клетках по существу одинаковы. Поэтому сначала рассмотрим общие черты этого процесса, а затем остановимся на конкретных особенностях, характерных для сперматогенеза и овогенеза.

Сущность мейоза состоит в том, что каждая половая клетка получает одинарный — гаплоидный набор хромосом. Вместе с тем мейоз — это процесс, в результате которого создаются новые комбинации генов путём сочетания разных материнских и отцовских хромосом. Перекомбинирование наследственных задатков возникает, кроме того, и в результате обмена участками между гомологичными хромосомами, происходящего в мейозе.

Мейоз включает два последовательных, следующих друг за другом практически без перерыва деления. Как и при митозе, в каждом мейотическом делении выделяют четыре стадии: профазу, метафазу, анафазу и телофазу.

Первое мейотическое деление. Первое мейотическое деление носит название *редукционного* (от лат. *reductio* — уменьшение), так как после его завершения в дочерних клетках оказывается вдвое меньше хромосом, чем в исходной.

Профаза I начинается спирализацией хромосом, которые видны в световой микроскоп как тонкие длинные нити. Уже на этом этапе при большом увеличении микроскопа можно различить, что каждая хромосома состоит из двух хроматид, соединённых между собой в области центромеры. Затем гомологичные хромосомы сближаются, каждая точка одной хромосомы совмещается с соответствующей точкой другой гомологичной хромосомы. Этот процесс точного и тесного сближения гомологичных хромосом в мейозе называется *конъюгацией*. В процессе конъюгации гомологичные хромосомы, каждая из которых состоит из двух хроматид, сближаются на расстояние, не превышающее 120 нм (рис. 6.6). Но они не просто лежат ря-

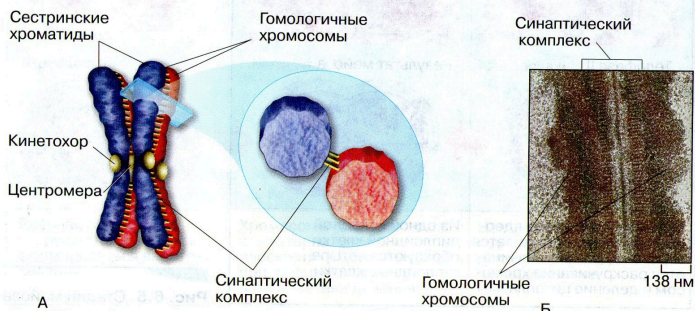


Рис. 6.6. Конъюгация гомологичных хромосом: А — схема образования синаптического комплекса; Б — электронная микрофотография синаптического комплекса

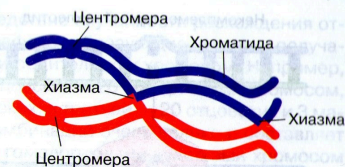


Рис. 6.7. Схема кроссинговера, при котором обмениваются участками несестринские хроматиды

дом, а удерживаются одна около другой благодаря образованию хроматидами каждой гомологичной хромосомы белковых нитей с утолщениями на свободном конце (синаптический комплекс). Нити обеих хромосом соединяются друг с другом способом, напоминающим застёжку-молнию.

Благодаря таким мостикам гомологичные хромосомы могут долгое время находиться в сближенном (конъюгированном) состоянии. Пара конъюгированных хромосом образует *бивалент* (от лат. *bi* — двойной), или тетраду (от греч. *tetradon* — четвёрка). В дальнейшем между хромосомами, составляющими бивалент, может произойти обмен одинаковыми, или гомологичными, т. е. содержащими одни и те же гены, участками. Такой процесс носит название *кроссинговера* (от англ. *crossing-over* — перекрёст) (рис. 6.7).

Вероятность кроссинговера для каждой хромосомы составляет 50%. При этом участками обмениваются две рядом лежащие несестринские хроматиды, входящие в состав разных гомологичных хромосом. Обмен участками включает два эпизода: разрыв хроматид на одном уровне и соединение центральной части плеча одной хроматиды с периферической частью плеча другой несестринской хроматиды. В местах кроссинговера формируются физические перекрёсты — *хиазмы* (от лат. *hiazma* — перекрёст) (см. рис. 6.7).

В результате кроссинговера каждая из гомологичных хромосом оказывается состоящей из одной хроматиды с неизменённым набором генов и второй — с перекомбинированными генами. Таким образом, в составе бивалента в результате обмена участками все хроматиды оказываются разными по комбинациям вариантов аллельных генов (рис. 6.9).

К концу профазы между гомологичными хромосомами возникают силы отталкивания. Вначале они проявляются в области центромер, а затем в других участках. Хромосомы остаются связанными между собой только в местах кроссинговера — хиазмах. По мере усиления спирализации возрастают и силы отталкивания. Хиазмы смещаются к концам плеч хромосом, где образуются терминальные (конечные) хиазмы.

При отсутствии кроссинговера между гомологичными хромосомами силы отталкивания как бы «расстёгивают» застёжку-молнию в направлении от центромеры к концам плеч хромосом.

В **метафазе I** спирализация хромосом достигает максимума. Конъюгированные хромосомы располагаются по экватору клетки, причём в плоскости экватора лежат теломерные участки хромосом, соединённые терминальными хиазмами, а центромеры гомологичных хромосом обращены к разным полюсам клетки. К ним прикрепляются микротрубочки веретена деления.

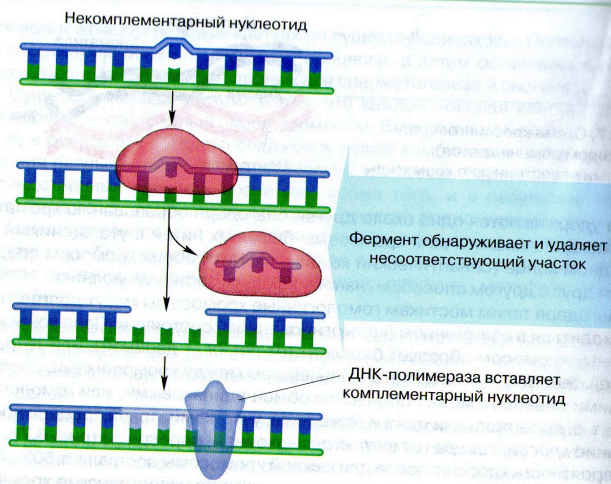


Рис. 6.8. Репарация ДНК

В **анафазе I** плечи гомологичных хромосом окончательно разделяются в результате разрыва терминальных хиазм, и гомологичные хромосомы из бивалента расходятся к различным полюсам клетки. Следовательно, из каждой пары гомологичных хромосом в дочернюю клетку попадает только одна хромосома. Число хромосом уменьшается в два раза, и хромосомный набор становится гаплоидным. Однако каждая хромосома состоит из двух хроматид, т. е. по-прежнему содержит удвоенное количество ДНК, и, следовательно, хромосомный набор клетки после завершения первого мейотического деления будет $1n2c$.

В **телофазе I** на непродолжительное время образуется ядерная оболочка. Поскольку отдельные хромосомы гаплоидных дочерних клеток продолжают оставаться удвоенными, во время интерфазы между первым и вторым делениями мейоза редупликации ДНК не происходит. Идёт репаративный синтез ДНК, направленный на ликвидацию возможных нарушений структуры ДНК, возникших в результате кроссинговера (рис. 6.8).

Клетки, образовавшиеся в результате первого деления созревания, отличаются по составу отцовских и материнских хромосом и, следовательно, по набору генов. Например, все клетки человека, в том числе первичные половые клетки, содержат 46 хромосом. Из них 23 получены от отца и 23 от матери. После первого мейотического деления в сперматозиты и овоциты попадает только по 23 хромосомы — по одной хромосоме из каждой пары

гомологичных хромосом. Однако вследствие случайности расхождения отцовских и материнских хромосом в анафазе I образующиеся клетки получают самые разнообразные комбинации родительских хромосом. Например, в одной из них может оказаться 3 отцовских и 20 материнских хромосом, в другой — 10 отцовских и 13 материнских, в третьей — 20 отцовских и 3 материнских и т. д. Число возможных комбинаций очень велико и составляет 2^{23} варианта. Если учесть ещё обмен гомологичными участками хромосом в профазе I деления мейоза, то вполне очевидно, что каждая образующаяся клетка генетически уникальна, так как несёт свой неповторимый набор генов. Следовательно, мейоз — основа комбинативной генотипической изменчивости.

Второе мейотическое деление называют эквационным (от лат. *aequatio* — уравнивание). Оно в общем протекает так же, как обычное митотическое деление, с той лишь разницей, что делящаяся клетка гаплоидна ($1n2c$).

В **анафазе II** центромеры, соединяющие сестринские хроматиды в каждой хромосоме, делятся. Хроматиды, как и в митозе, с этого момента становятся самостоятельными дочерними хромосомами и начинают двигаться к разным полюсам клетки. С завершением **телофазы II** заканчивается и весь процесс мейоза. В результате из исходной первичной половой клетки образовались четыре гаплоидные клетки с хромосомным набором $1n1c$.

Таким образом, сущность периода созревания состоит в том, что в половых клетках путём двукратного мейотического деления количество хромосом уменьшается вдвое, а количество ДНК — вчетверо.

Биологический смысл второго мейотического деления заключается в приведении количества ДНК в соответствие хромосомному набору (см. рис. 6.9).

У особей мужского пола все четыре гаплоидные клетки, образовавшиеся в результате мейоза, в дальнейшем дают начало гаметам — сперматозоидам. У особей женского пола вследствие неравномерных делений цитоплазмы в процессе мейоза лишь из одной клетки получается жизнеспособное яйцо. Три другие дочерние клетки гораздо мельче, они превращаются в так называемые редуционные, или направительные, тельца, вскоре погибающие.

Биологический смысл образования только одной яйцеклетки и гибели трёх полноценных (с генетической точки зрения) редуционных телец обусловлен необходимостью сохранения в одной клетке всех запасных питательных веществ, которые понадобятся для развития будущего зародыша.

В зависимости от количества желтка в яйцеклетке женские гаметы подразделяют на ряд типов. У ланцетника желтка мало, и он практически равномерно распределяется по всей цитоплазме. У амфибий желтка больше, а у рептилий и птиц его очень много, и он сконцентрирован у одного из полюсов клетки — **вегетативного** (питающего). Другой полюс, где желтка мало, несёт ядро клетки и называется **анимальным** (от лат. *animalis* — животное).

На заключительной стадии гаметогенеза — в **периоде формирования** происходит приобретение клетками определённой формы и размеров, со-

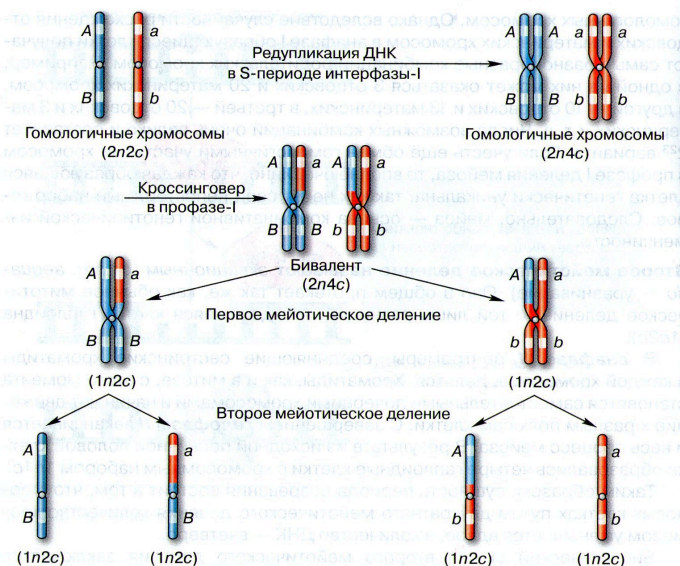


Рис. 6.9. Генетическая схема мейоза. Все дочерние клетки различаются по комбинации генов

ответствующих их специфической функции. Женские половые клетки покрываются оболочками и готовы к оплодотворению непосредственно после завершения мейоза, а часто и до полного его окончания. Во многих случаях, например у пресмыкающихся и птиц, за счёт деятельности клеток, окружающих яйцеклетку, вокруг неё возникает ряд дополнительных оболочек (рис. 6.10). Их функция заключается в защите яйцеклетки и развивающегося зародыша от внешних неблагоприятных воздействий. Через наружные оболочки внутрь свободно проникает воздух, но вирусы и бактерии, в особенности через оболочки птичьих яиц, не проходят.

Функция сперматозоидов состоит в доставке в яйцеклетку генетической информации и стимуляции её развития. В связи с этим после завершения мейоза половая клетка подвергается и глубокой перестройке. Аппарат Гольджи располагается на переднем конце головки, преобразуясь в концевое тельце — акросому, выделяющую ферменты, растворяющие мембрану яйца (рис. 6.11). Ферментный набор акросомы видоспецифичен и, как правило, не может обеспечить проникновение сперматозоида в яйцеклетку представителя другого вида. Митохондрии компактно упаковываются во-

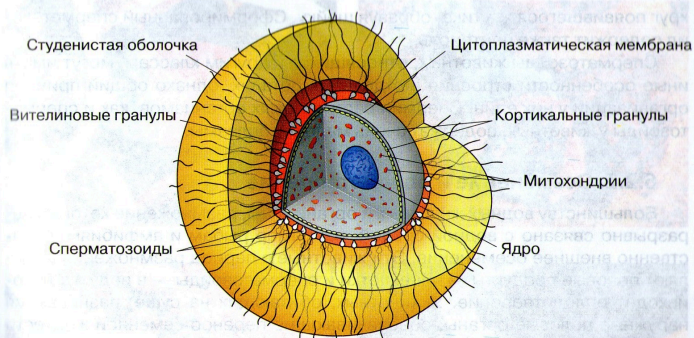


Рис. 6.10. Схема строения яйцеклетки

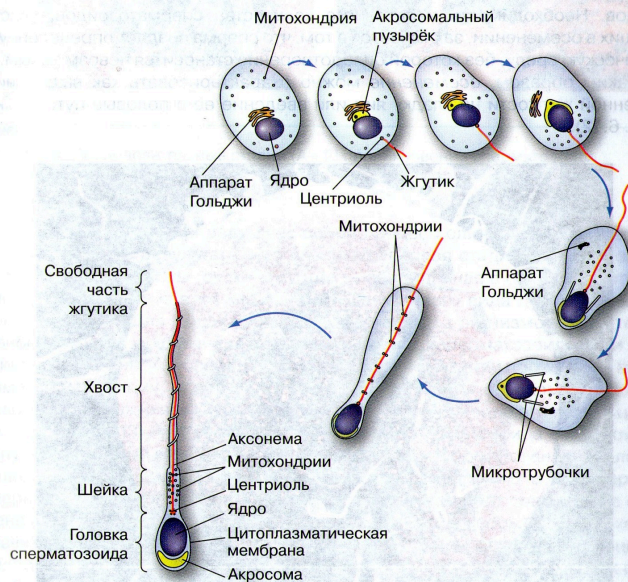


Рис. 6.11. Период формирования при сперматогенезе

круг появившегося жгутика, образуя шейку. Сформированный сперматозоид содержит также центриоль.

Сперматозоиды животных, относящихся к другим классам, могут иметь иные особенности строения в отдельных деталях, однако общий принцип организации у них един. Спермии растительных организмов, как и сперматозоиды у животных, содержат очень мало цитоплазмы.

6.2.2. Осеменение и оплодотворение

Большинству водных животных и организмам, размножение которых неразрывно связано с водной средой, например рыбам и амфибиям, свойственно внешнее осеменение. Эти животные в период размножения выделяют половые продукты — яйцеклетки и сперматозоиды — в воду, где происходит оплодотворение. У животных, обитающих на суше, развиваются наружные половые органы, обеспечивающие перенос семенной жидкости из половых путей самца в половые пути самки, где и наступает внутреннее оплодотворение.

При осеменении всегда выделяется большое количество сперматозоидов. Необходимость избыточного количества сперматозоидов, участвующих в осеменении, заключается в том, что сперма создаёт определённую химическую среду, без которой оплодотворение становится невозможным.

Таким образом, *осеменение* можно охарактеризовать как выделение семенной жидкости на кладку яиц или введение её в половые пути самки (рис. 6.12).

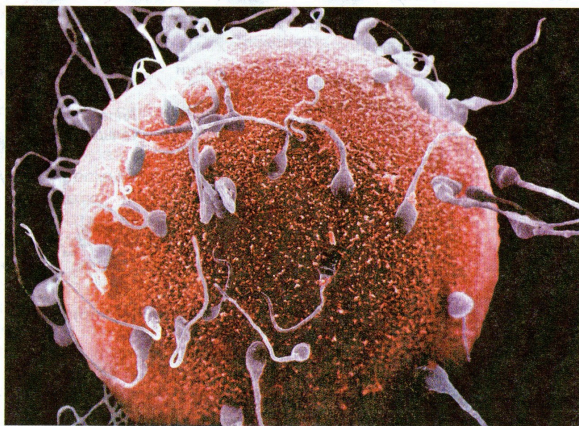


Рис. 6.12. Осеменение

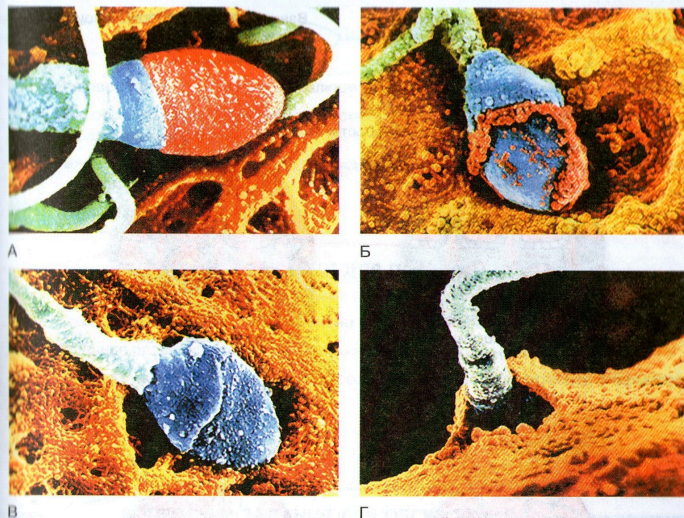


Рис. 6.13. Последовательные стадии (А—Г) проникновения сперматозоида в яйцеклетку

Оплодотворение представляет собой процесс слияния сперматозоида с яйцеклеткой, в результате чего возникает первая стадия развития зародыша — стадия *зиготы* (от греч. *zygote* — соединённая в пару). При этом в зиготе восстанавливается характерный для данного вида диплоидный набор хромосом. Для подавляющего большинства организмов характерна моноспермия, т. е. слияние с яйцеклеткой одного сперматозоида. При контакте первого сперматозоида с поверхностью яйцеклетки происходит акросомальная реакция, в результате которой ферменты акросомы локально разрушают оболочки яйца и обеспечивают проникновение его ядра в цитоплазму (рис. 6.13). После входа ядра первого сперматозоида в яйцеклетку запускается целый каскад реакций, приводящий к формированию оболочки оплодотворения (рис. 6.14), препятствующей внедрению в яйцо других сперматозоидов. Очень часто оплодотворение наступает сразу после осеменения. Однако известны случаи, когда между этими событиями проходит значительное время. У летучих мышей при осеннем спаривании яйца не оплодотворяются и сперматозоиды перезимовывают в половых путях самки. Оплодотворение осуществляется весной, когда созревают яйцеклетки. Иногда после оплодотворения развитие зиготы быстро прекращается и

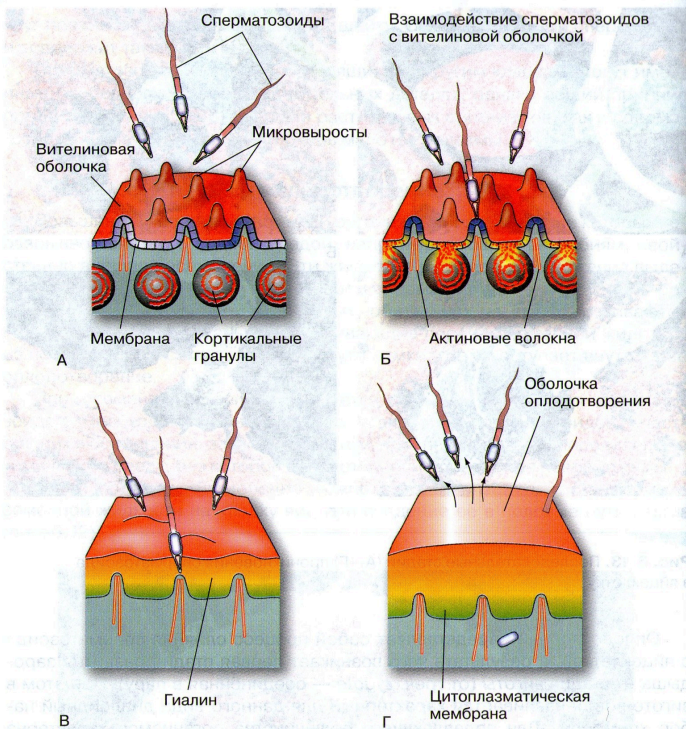


Рис. 6.14. Этапы оплодотворения (А—Г)

возобновляется лишь через несколько месяцев. Это связано с тем, что период деторождения и воспитания молодых животных приурочен, как правило, к наиболее благоприятному сезону — концу весны и началу лета. Поэтому общая длительность беременности у горностая, например, составляет 300—320 суток, у соболя 230—280 суток, хотя действительный период развития этих зверей оказывается менее продолжительным.

Таким образом, половое размножение — это форма самовоспроизведения организмов, при которой увеличение численности особей и генетическая преемственность поколений обеспечиваются половыми клетками — гаметатами.

ОПОРНЫЕ ТОЧКИ

- Половой процесс впервые в эволюции появился у одноклеточных организмов.
- У многоклеточных организмов половое размножение осуществляется при помощи половых клеток — гамет.
- Развитие организма из неоплодотворённой яйцеклетки носит название партеногенеза.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ПОВТОРЕНИЯ

- 1 Какие периоды выделяют в развитии половых клеток?
- 2 Опишите развитие мужских половых клеток; женских половых клеток.
- 3 Расскажите, как протекает период созревания (мейоз) в процессе сперматогенеза; овогенеза.
- 4 Укажите отличия мейоза от митоза.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ОБСУЖДЕНИЯ

- 1 Чем половое размножение отличается от бесполого?
- 2 В чём заключается биологический смысл мейоза?
- 3 Почему зрелые половые клетки одного организма несут разные комбинации генов?
- 4 В чём состоят эволюционные преимущества полового размножения перед бесполом?