

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации
ФГБОУ ВО «Красноярский государственный аграрный университет»

Е.В. Четвертакова

ЦИТОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ

*Методические указания к лабораторным занятиям
и самостоятельной работе студентов*

Издание 2-е, исправленное и дополненное

Электронное издание

Красноярск 2022

Рецензент
О.В. Романова, канд. с.-х. наук, доцент

Четвертакова, Е.В.

Цитологические основы наследственности [Электронный ресурс]: метод. указания к лабораторным занятиям и самостоятельной работе студентов / Е.В. Четвертакова; Краснояр. гос. аграр. ун-т. – Изд. 2-е, испр. и доп. – Красноярск, 2022. – 62 с.

Дана сравнительная характеристика про- и эукариот, рассмотрены варианты деления соматических и половых клеток. Даны описания морфологического и химического строения хромосом. Представлены основы хромосомного анализа, приготовление препаратов хромосом. Рассмотрены гаметогенез и оплодотворение.

Предназначено для студентов очной и заочной форм обучения Института прикладной биотехнологии и ветеринарной медицины специальности 36.05.01 «Ветеринария», направлений подготовки: 06.03.01 «Биология», 35.03.07 «Технология производства и переработки с.-х. продукции», 36.03.02 «Зоотехния».

Печатается по решению редакционно-издательского совета
Красноярского государственного аграрного университета

© Четвертакова Е.В., 2022
© ФГБОУ ВО «Красноярский государственный
аграрный университет», 2022

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
СТРОЕНИЕ ПРОКАРИОТИЧЕСКОЙ И ЭУКАРИОТИЧЕСКОЙ КЛЕТКИ	6
Прокариотическая клетка	6
Эукариотическая клетка	7
Сравнительная характеристика клеток эукариот	7
Структура цитоплазмы.....	11
Плазматическая мембрана	11
Ядро.....	13
Лизосомы	15
Митохондрии	16
Эндоплазматический ретикулум (ЭР)	17
Аппарат Гольджи (комплекс Гольджи) (АГ).....	18
Клеточный центр	19
Хромосомы	20
Химическое строение хромосом	22
Основы хромосомного анализа. Приготовление препаратов хромосом.	25
Правило построения кариограммы	30
КЛЕТОЧНЫЙ ЦИКЛ (ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ КЛЕТКИ)	30
Митоз	32
Варианты митоза.....	33
Мейоз	35
Фазы мейоза	37
ГАМЕТОГЕНЕЗ	39
Сперматогенез.....	39
Оогенез (Овогенез)	44
ОПЛОДОТВОРЕНИЕ	45
ПРИМЕРЫ РЕШЕНИЯ ЗАДАЧ	49
КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ	51
ТЕРМИНОЛОГИЧЕСКИЙ СЛОВАРЬ	54
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ	60

ВВЕДЕНИЕ

Клеточная теория – важнейшее обобщение в биологии, согласно которому все организмы имеют клеточное строение. Возникновению данной теории способствовали открытия ученых и естествоиспытателей.

В 1665 г. английский физик Р. Гук, рассматривая под увеличительным стеклом срезы камыша, обнаружил, что они состоят из мельчайших ячеек, которые он назвал клетками. Позднее итальянский естествоиспытатель М. Мальпиги рассмотрел оболочку клетки, а А. Левенгук увидел в капле воды одноклеточные организмы – бактерии. В начале XIX в. чешский биолог Я. Пуркине обнаружил в клетке протоплазму (цитоплазму). Открытие российским ученым К. Бэрм в 1826 г. яйцеклеток млекопитающих привело к выводу, что клетка лежит в основе развития многоклеточных организмов.

В 1831 г. английский ботаник Р. Броун открыл клеточное ядро, а немецкий ботаник М. Шлейден вскоре установил обязательное его присутствие в любой клетке. В 1839 г. немецкий физиолог и цитолог Т. Шванн создал клеточную теорию, в которой обобщил информацию о клетке и сформулировал представление о том, что организмы всех растений и животных состоят из клеток и что клетки – основные единицы жизни. В 1858 г. немецкий врач Р. Вирхов доказал, что новые клетки возникают только в результате деления ранее существовавших клеток, а в 1879-1880 гг. немецкий зоолог А. Вейсман развил эту мысль, сделав вывод о том, что клетки имеют непрерывную и очень древнюю «родословную» [1].

Развитие клеточной теории создало основную предпосылку для признания законов Г. Менделя. В. Флемминг обнаружил, что при митозе хромосомы делятся «вдоль». Благодаря его открытию в 1884 г. Э. Страсбургер выделил стадии митоза. В этот же период сформировалась ядерная гипотеза наследственности. В 1896 г. вышло первое издание сводки Э. Вильсона «Клетка в развитии и наследственности», где цитогенетика обособилась как наука.

Изучение клетки продолжалось в течение трёх веков, в результате была создана современная клеточная теория. Её главные положения:

1) клетка – основная единица строения, функционирования и развития всех живых организмов, наименьшая единица живого, способная к самовоспроизведению, саморегуляции и самообновлению;

2) клетки всех одноклеточных и многоклеточных организмов сходны (гомологичны) по своему строению, химическому составу, основным проявлениям жизнедеятельности и обмену веществ;

3) размножение клеток происходит путем их деления, каждая новая клетка образуется в результате деления исходной (материнской) клетки;

4) в сложных многоклеточных организмах клетки специализированы по выполняемым ими функциям и образуют ткани; из тканей состоят органы, которые тесно взаимосвязаны и подчинены нервной и гуморальной регуляциям [25].

Клетка отличается сложным строением. Каждая органелла клетки играет свою роль. Значительная роль отведена клеточному ядру, в котором находятся хромосомы, содержащие ДНК. Они являются материалом наследственности и изменчивости.

От процессов, происходящих в митозе соматических и мейозе половых клеток, зависит сохранение и изменчивость генетической информации.

Данные методические указания предназначены для лабораторных занятий и самостоятельной работы студентов очной и заочной форм обучения специальности 36.05.01 «Ветеринария», направлений подготовки: 06.03.01 «Биология», 35.03.07 «Технология производства и переработки с.-х. продукции», 36.03.02 «Зоотехния».

После изучения данного материала студент должен:

1) знать строение эукариотической клетки и функции её органелл, процессы, происходящие с хромосомами при митозе и мейозе, оплодотворении, а также патологии, возникающие при этих процессах;

2) морфологическое и химическое строение хромосом;

3) принципы построения кариограммы и идиограммы;

4) освоить методику получения хромосомного препарата из кратковременной культуры клеток

5) после изучения темы ответить на теоретические вопросы и решить практические задания.

«Цитологические основы наследственности» входят в курс дисциплин: «Ветеринарная генетика» для студентов специальности 36.05.01 «Ветеринария», «Генетика с биометрией», направление подготовки 36.03.02 «Зоотехния», «Генетика и эволюция», направление подготовки 06.03.01 «Биология», «Генетика растений и животных», направление подготовки 35.03.07 «Технология производства и переработки сельскохозяйственных продукции».

СТРОЕНИЕ ПРОКАРИОТИЧЕСКОЙ И ЭУКАРИОТИЧЕСКОЙ КЛЕТКИ

Представление о клетке как об элементарной структурно-функциональной единице всех живых организмов сложилось в результате цепи изобретений и открытий, сделанных в XVI-XX веках [4].

Подавляющее большинство организмов, обитающих на Земле, состоит из клеток, во многом сходных по своему химическому составу, строению и жизнедеятельности. В каждой клетке происходит обмен веществ и превращение энергии. Деление клеток лежит в основе процессов роста и размножения организмов. Таким образом, клетка представляет собой единицу строения, развития и размножения организмов.

Клетка может существовать только как целостная система, которая не делится на части. Целостность клетки обеспечивают биологические мембраны. Части и органоиды клетки, состоящие из сложных молекул, представляют собой целостные системы более низкого ранга. Она является открытой системой, связанной с окружающей средой, обменом веществ и энергией. Это функциональная система, в которой каждая молекула выполняет определенные функции. Клетка обладает устойчивостью, способностью к саморегуляции и самовоспроизводству [7,17,24].

Клетка – самоуправляемая система. Управляющая генетическая система клетки представлена сложными макромолекулами – нуклеиновыми кислотами (ДНК и РНК).

Клетки подразделяют на прокариотические и эукариотические.

Прокариотическая клетка

Прокариоты – организмы, не обладающие, в отличие от эукариот, оформленным клеточным ядром и другими внутренними мембранными органоидами (за исключением плоских цистерн у фотосинтезирующих видов, например, у цианобактерий). Единственная крупная кольцевая (у некоторых видов линейная) двухцепочечная молекула ДНК, в которой содержится основная часть генетического материала клетки (*нуклеоид*), не образует комплекса с белками-гистонами (*хроматина*). К прокариотам относятся бактерии, в том числе цианобактерии (сине-зелёные водоросли), археи, а также постоянные внутриклеточные симбионты эукариотических клеток – митохондрии и пластиды [19].

Эукариотическая клетка

Эукариоты – организмы, обладающие, в отличие от прокариот, оформленным клеточным ядром, отграниченным от цитоплазмы ядерной оболочкой. Генетический материал заключён в нескольких линейных двухцепочечных молекулах ДНК (в зависимости от вида организмов их число на ядро может колебаться от двух до нескольких сотен), прикреплённых изнутри к мембране клеточного ядра и образующих у подавляющего большинства комплекс с белками-гистонами, называемый *хроматином*. В клетках эукариот имеется система внутренних мембран, образующих, помимо ядра, ряд других органоидов (эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи и др.). Кроме того, у подавляющего большинства имеются постоянные внутриклеточные симбионты-прокариоты – митохондрии, а у водорослей и растений также и пластиды. Сравнительная характеристика про- и эукариот представлена в таблице 1.

Таблица 1 – Сравнительная характеристика прокариот и эукариот

Признак	Прокариоты	Эукариоты
Ядерная оболочка	Отсутствует	Наличие
ДНК	Замкнута в кольцо	Ядерная ДНК представляет собой линейную структуру и находится в хромосомах
Хромосомы	Отсутствует	Наличие
Митоз	Отсутствует	Наличие
Мейоз	Отсутствует	Наличие
Гаметы	Отсутствует	Наличие
Митохондрии	Отсутствует	Наличие
Пластиды у автотрофов	Отсутствует	Наличие
Способ поглощения пищи	Адсорбция через клеточную мембрану	Фагоцитоз и пиноцитоз
Пищеварительные вакуоли	Отсутствует	Наличие
Жгутики	Наличие	Наличие

Сравнительная характеристика клеток эукариот

По строению различные эукариотические клетки сходны, но наряду со сходством между клетками организмов различных царств живой природы имеются заметные отличия. Они касаются как структурных, так и биохимических особенностей. Строение клетки приведено на рисунке 1.

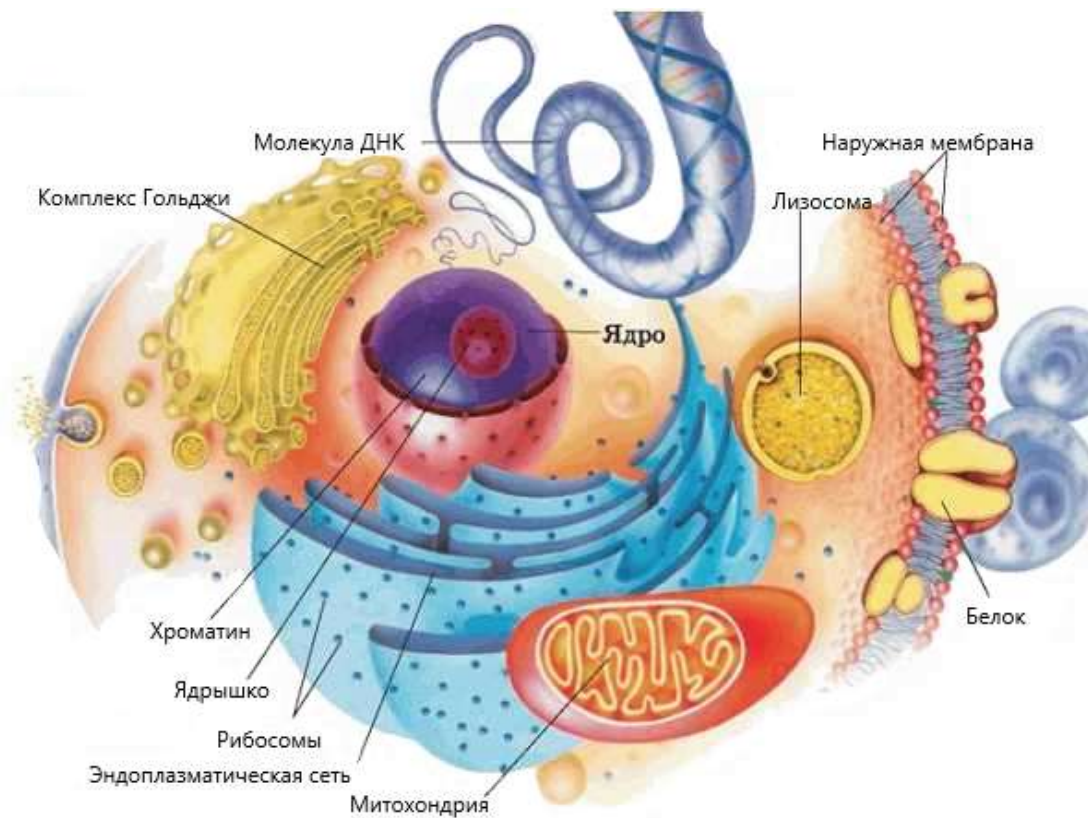


Рисунок 1 – Строение эукариотических клеток (<https://www.google.com>)

Для *растительной* клетки характерно наличие различных пластид, крупной центральной вакуоли, которая иногда отодвигает ядро к периферии, а также расположенной снаружи плазматической мембраны клеточной стенки, состоящей из целлюлозы. В клетках высших растений в клеточном центре отсутствует центриоль, которая встречается только у водорослей. Резервным питательным углеводом в клетках растений является крахмал.

В клетках представителей царства грибов клеточная стенка обычно состоит из хитина (вещество, из которого построен наружный скелет членистоногих животных). Имеется центральная вакуоль, отсутствуют пластиды. Только у некоторых грибов в клеточном центре встречается центриоль. Запасным углеводом в клетках грибов является гликоген.

В клетках *животных* отсутствует плотная клеточная стенка, нет пластид и центральной вакуоли. Для клеточного центра животных клеток характерна центриоль. Резервным углеводом в клетках животных, так же как и в клетках грибов, является гликоген [7, 19, 24]. Строение, функции и свойства оргanelл клетки даны в таблице 2.

Таблица 2 – Характеристика органелл клеток

Органеллы	Строение и свойства	Функция
1	2	3
Оболочка	Состоит из целлюлозы. Окружает растительные клетки. Имеет поры	Придает клетке прочность, поддерживает определенную форму, защищает. Является скелетом растений
Наружная клеточная мембрана	Двумембранная клеточная структура. Состоит из билипидного слоя и мозаично вкрапленных белков, снаружи располагаются углеводы. Обладает полупроницаемостью	Ограничивает живое содержимое клеток всех организмов. Обеспечивает избирательную проницаемость, защищает, регулирует водно-солевой баланс, обмен с внешней средой
Эндоплазматическая сеть (ЭПС)	Одномембранная структура. Система канальцев, трубочек, цистерн. Пронизывает всю цитоплазму клетки. Гладкая ЭПС и гранулярная ЭПС с рибосомами	Делит клетку на отдельные отсеки, где происходят химические процессы. Обеспечивает сообщение и транспорт вещества в клетке. На гранулярной ЭПС идет синтез белка. На гладкой – синтез липидов, углеводов
Аппарат Гольджи	Одномембранная структура. Система пузырьков, цистерн, в которой находятся продукты синтеза и распада	Обеспечивает упаковку и вынос веществ из клетки, образует первичные лизосомы
Лизосомы	Одномембранные шарообразные структуры клетки. Содержат гидролитические ферменты	Обеспечивают расщепление высокомолекулярных веществ, внутриклеточное переваривание
Рибосомы	Немембранные структуры грибовидной формы. Состоят из малой и большой субъединиц	Содержатся в ядре, цитоплазме и на гранулярной ЭПС. Участвует в биосинтезе белка
Митохондрии	Двумембранные органеллы продолговатой формы. Наружная мембрана гладкая, внутренняя образует кристы. Заполнена матриксом. Имеются митохондриальные ДНК, РНК, рибосомы. Полуавтономная структура	Являются энергетическими станциями клеток. Обеспечивают дыхательный процесс – кислородное окисление органических веществ. Идет синтез АТФ

1	2	3
Пластиды	Характерны для растительных клеток. Двумембранные, полуавтономные органеллы продолговатой формы. Заполнены стромой, в которой располагаются граны. Они образованы из мембранных структур – тилакоидов. Имеются ДНК, РНК, рибосомы	Протекает фотосинтез. На мембранах тилакоидов идут реакции световой фазы, в строме – темновой фазы. Синтез углеводов
Хлоропласты		
Хромопласты	Двумембранные органеллы шаровидной формы. Содержат пигменты: красный, оранжевый, желтый. Образуются из хлоропластов	Придают окраску цветкам, плодам. Образуются осенью из хлоропластов, придают листьям желтую окраску
Лейкопласты	Двумембранные неокрашенные пластиды шарообразной формы. На свету могут переходить в хлоропласты	Запасают питательные вещества в виде крахмальных зерен
Клеточный центр	Немембранные структуры. Состоят их двух центриолей и centrosферы	Образует веретено деления клетки, участвуют в делении. После деления клетки удваиваются
Вакуоль	Характерна для растительной клетки. Мембранная полость заполнена клеточным соком	Регулирует осмотическое давление клетки. Накапливает питательные вещества и продукты жизнедеятельности клетки
Ядро	Главный компонент клетки. Окружено двухслойной пористой ядерной мембраной. Заполнено кариоплазмой. Содержит ДНК в виде хромосом (хроматина)	Регулирует все процессы в клетке. Обеспечивает передачу наследственной информации. Обеспечивает репликацию ДНК и синтез РНК
Ядрышко	Темное образование в ядре, от кариоплазмы не отделено	Место образования рибосом
Органеллы движения: реснички жгутики	Выросты цитоплазмы, окруженные мембраной	Обеспечивают движение клетки, удаление частичек пыли (мерцательный эпителий)

В клетке различают три основные части: плазматическую мембрану, ядро и цитоплазму.

Структура цитоплазмы

Клетка заполнена цитоплазмой. В цитоплазме располагаются ядро и разнообразные органоиды: лизосомы, митохондрии, пластиды, вакуоли, ЭПС, клеточный центр, аппарат Гольджи (АГ). Они различаются по своему строению и функциям. Все органоиды цитоплазмы взаимодействуют между собой, обеспечивая нормальное функционирование клетки. Цитоплазма обеспечивает взаимодействие всех органоидов. Здесь протекают химические реакции.

Жидкую составляющую цитоплазмы также называют *цитозолем* (жидкий матрикс, окружающий органеллы). Внутреннее пространство эукариотической клетки строго упорядочено. Передвижение органоидов координируется при помощи специализированных транспортных систем, так называемых микротрубочек, служащих внутриклеточными «дорогами», и специальных белков динеинов и кинезинов, играющих роль «двигателей». Отдельные белковые молекулы также не диффундируют свободно по всему внутриклеточному пространству, а направляются при помощи специальных сигналов на их поверхности, узнаваемых транспортными системами клетки.

Плазматическая мембрана

Плазматическая мембрана отделяет клетку и ее содержимое от окружающей среды. На рисунке 2 показано, что мембрана образована двумя слоями липидов, а белковые молекулы пронизывают толщу мембраны.

Основная функция плазматической мембраны – транспортная. Она обеспечивает поступление питательных веществ в клетку и выведение из нее продуктов обмена.

Важное свойство мембраны – избирательная проницаемость, или полупроницаемость, которая позволяет клетке взаимодействовать с окружающей средой (в неё поступают и выводятся лишь определенные вещества). Мелкие молекулы воды и некоторые другие вещества проникают в клетку путем диффузии, частично через поры в мембране.

В цитоплазме, клеточном соке вакуолей растительной клетки растворены сахара, органические кислоты, соли. Причем их концентрация в клетке значительно выше, чем в окружающей среде. Чем больше концентрация этих веществ в клетке, тем больше она поглощает воды. Известно, что вода постоянно расходуется клеткой, благодаря чему концентрация клеточного сока увеличивается, и вода снова поступает в клетку [19, 20, 24].

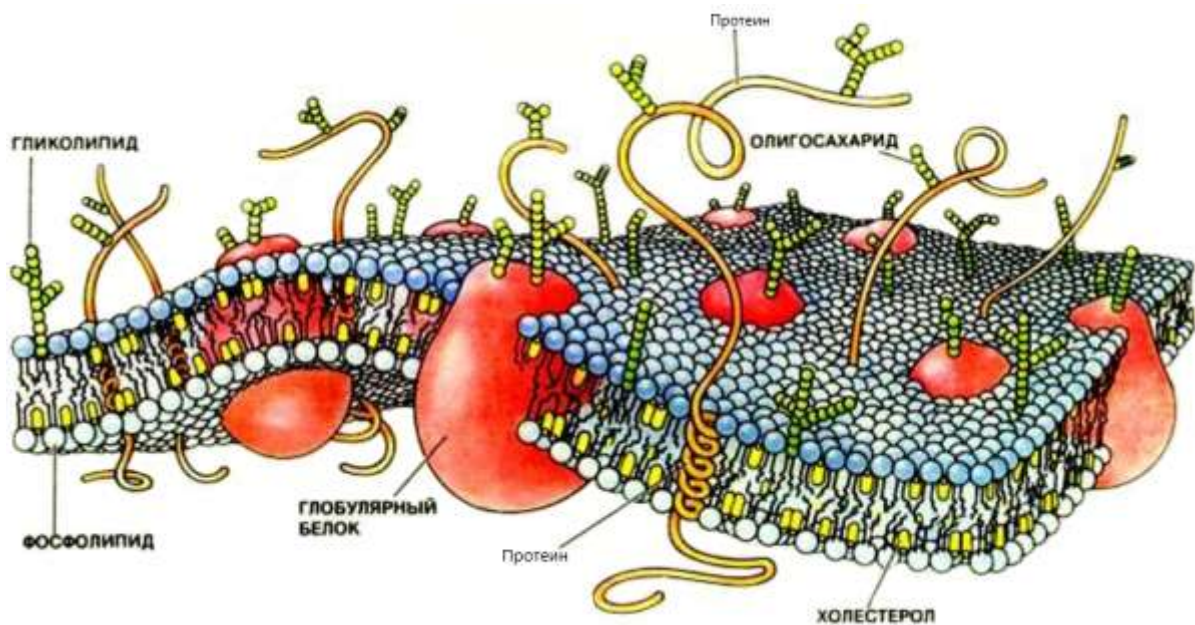


Рисунок 2 – Строение плазматической мембраны (<https://en.ppt-online.org>)

Поступление более крупных молекул (глюкозы, аминокислот) в клетку обеспечивают транспортные белки мембраны, которые, соединяясь с молекулами транспортируемых веществ, переносят их через мембрану. В этом процессе участвуют ферменты, расщепляющие АТФ.

Еще более крупные молекулы белков и полисахаридов проникают в клетку путем *фагоцитоза* (а капли жидкости – путем *пиноцитоза* (рис. 3).

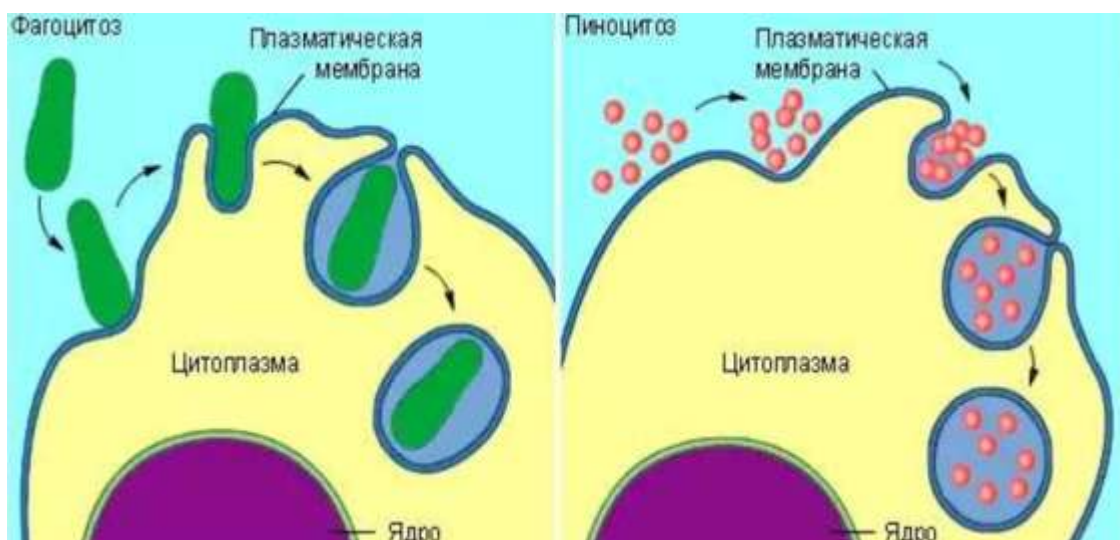


Рисунок 3 – Схема пиноцитоза и фагоцитоза (<https://zen.yandex.ru/media/biology/fagocitoz-i-pinocitoz>)

Фагоцитоз («фаго» – пожирать и «цитос» – клетка) – процесс, при котором специальные клетки крови и тканей организма (фагоциты) захватывают и переваривают возбудителей инфекционных заболеваний, отмершие клетки. Это осуществляется двумя разновидностями клеток: циркулирующими в крови зернистыми лейкоцитами (гранулоцитами) и тканевыми макрофагами. Открытие фагоцитоза принадлежит И.И. Мечникову.

Явление **пиноцитоз** открыто американским учёным У. Льюисом в 1931 г. При пиноцитозе на плазматической мембране клетки появляются короткие тонкие выросты, окружающие капельку жидкости. Этот участок плазматической мембраны впячивается, а затем отшнуровывается внутрь клетки в виде пузырька. Пиноцитозные пузырьки способны перемещаться внутри клетки, сливаться друг с другом и с внутриклеточными мембранными структурами. Наиболее активный пиноцитоз наблюдается у амёб, в эпителиальных клетках кишечника и почечных канальцах, в эндотелии сосудов и растущих ооцитах. Пиноцитозная активность зависит от физиологического состояния клетки и состава окружающей среды. Активные индукторы пиноцитоза – γ -глобулин, желатин, некоторые соли.

Клетки животных, в отличие от клеток растений, окружены мягкой и гибкой «шубой», образованной преимущественно молекулами полисахаридов, которые, присоединяясь к некоторым белкам и липидам мембраны, окружают клетку снаружи. Состав полисахаридов специфичен для разных тканей, благодаря чему клетки «узнают» друг друга и соединяются между собой.

У клеток растений такой «шубы» нет. У них над плазматической мембраной находится пронизанная порами клеточная оболочка, состоящая преимущественно из целлюлозы.

Через поры из клетки в клетку тянутся нити цитоплазмы, соединяющие клетки между собой. Так осуществляется связь между клетками и достигается целостность организма.

Клеточная оболочка у растений играет роль прочного скелета и защищает клетку от повреждения.

Ядро

Форма ядра большей частью зависит от формы клетки. Ядро заполнено кариоплазмой (ядерным соком), в котором расположены ядрышки и хромосомы.

Главная функция ядра – хранение и передача наследственной информации – связана с хромосомами. Каждый вид организма имеет свой набор хромосом: определенное их число, форму и размеры.

Строение ядра отражено на рисунке 4.

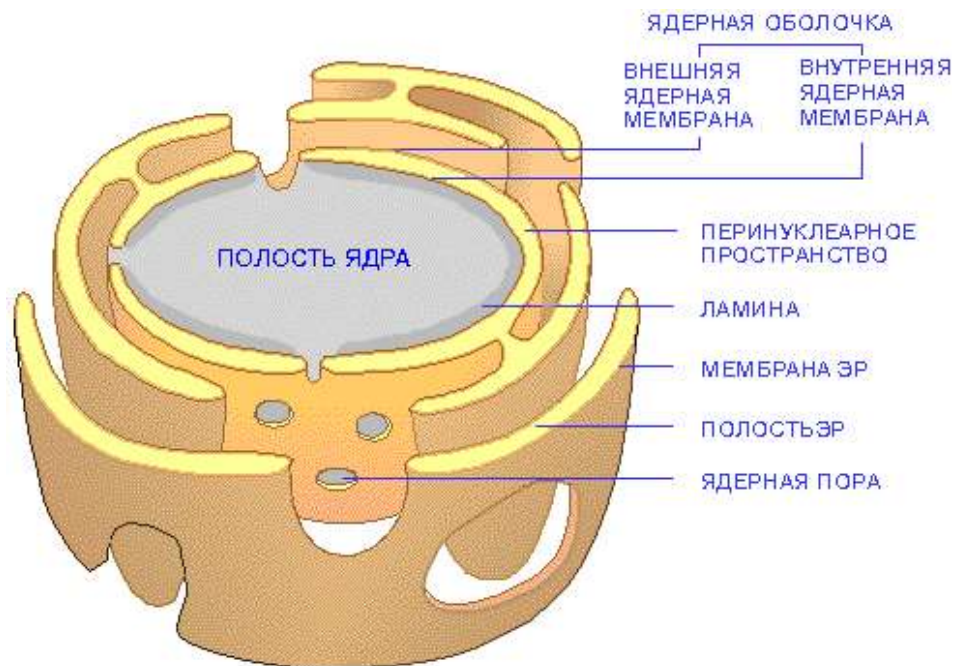


Рисунок 4 – Строение ядра (<https://www.google.com>)

В ядре происходит репликация и удвоение молекул ДНК, а также синтез молекул РНК на матрице ДНК. В ядре же синтезированные молекулы РНК претерпевают некоторые модификации (например, в процессе сплайсинга из молекул проматричной РНК исключаются незначительные, бессмысленные участки), после чего выходят в цитоплазму. Сборка рибосом также происходит в ядре, в специальных образованиях, называемых ядрышками.

Ядерная оболочка состоит из двух мембран, разделённых околоядерным (перинуклеарным) пространством, которое может сообщаться с канальцами цитоплазматической сети.

Выросты внешней ядерной мембраны соединяются с каналами ЭПС, образуя единую систему сообщающихся каналов.

В состав кариоплазмы входят ферменты, рибосомальные и структурные белки хромосом, свободные нуклеотиды, аминокислоты, а также продукты деятельности ядрышка и хроматина.

Хроматином называют глыбки, гранулы и сетевидные структуры ядра, интенсивно окрашивающиеся некоторыми красителями.

Различают генетически неактивный хроматин – гетерохроматин и активный – эухроматин.

Гетерохроматин образован спирализованными участками хромосом, неактивными в генетическом отношении. Гетерохроматин содержит гены, которые либо использовались на более ранних этапах индивидуального развития, либо ещё не включались в работу.

Генетически активный хроматин – эухроматин – полностью деспирализован и в световой микроскоп не виден. В состав эухроматиновых участков хромосом входят гены, в продуктах которых (и-РНК) закодированы все особенности строения и функциональной активности конкретной клетки. Отсюда следует, что в клетках разных типов, содержащих совершенно одинаковые хромосомные наборы, функционируют разные группы генов, специфических для данного типа клеток.

Ядрышко – характерная структура ядра. Оно представляет собой плотное округлое тельце, погружённое в кариоплазму. Число ядрышек может колебаться от 1 до 5-7 и более. Они есть только в неделящихся ядрах. Во время митоза они исчезают, а после завершения деления вновь появляются.

Ядрышко не представляет собой самостоятельную структуру ядра. Оно образуется вокруг участка хромосомы, в которой закодирована структура р-РНК. Этот участок хромосомы носит название ядрышкового организатора (ЯО), и на нём синтезируется р-РНК. Кроме накопления р-РНК, в ядрышке осуществляется процессинг про- р-РНК и формируются субъединицы рибосом, которые потом перемещаются в цитоплазму. Таким образом, ядрышко – это скопление р-РНК и субъединиц рибосом на разных этапах формирования.

Лизосомы

Лизосомы – это органеллы диаметром 0,2–0,4 мкм, окруженные простой мембраной, способные принимать самые разные формы (рис. 5). Обычно на клетку приходится несколько сотен лизосом. Главная функция лизосом – ферментативная деградация попавших в них макромолекул и органелл.

Деградация достигается за счет присутствия в лизосомах около 40 типов различных расщепляющих ферментов – гидролаз с оптимумом действия в кислой области. Главный фермент лизосом – кислая фосфатаза. В мембране лизосом находятся АТФ-зависимые протонные насосы вакуольного типа. Они обогащают лизосомы протонами, вследствие чего для внутренней среды лизосом рН 4,5-5,0 (в то время как в цитоплазме рН 7,0–7,3) [17, 24].

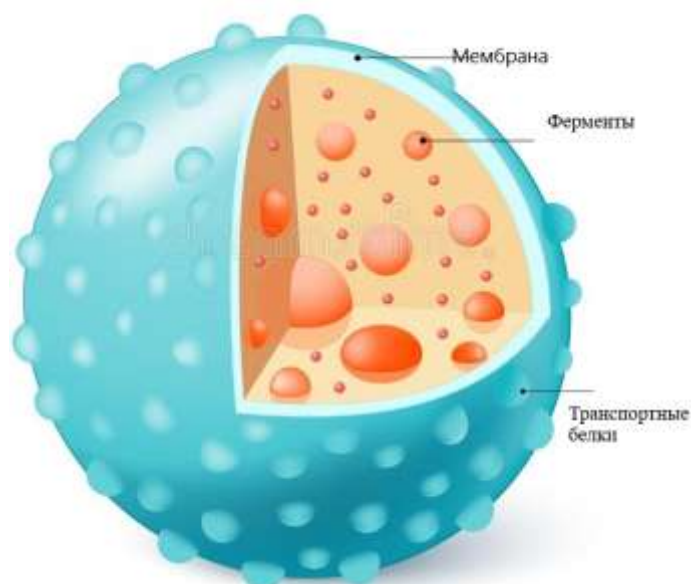


Рисунок 5 – Лизосома (<https://ru.dreamstime.com>)

Различают первичные и вторичные лизосомы. *Первичными лизосомами* называют неактивные органеллы, *вторичными* – органеллы, в которых происходит процесс переваривания. Вторичные лизосомы образуются из первичных. Они подразделяются: на *гетеролизосомы* (фаголизосомы) – переваривается материал, поступающий в клетку извне путём пиноцитоза и фагоцитоза; *аутолизосомы* (цитоллизосомы) – в них разрушаются собственные структуры клетки, завершающие свою функцию.

Например, белки расщепляются на аминокислоты, полисахариды – на моносахариды, жиры – на глицерин и жирные кислоты. За эту функцию лизосомы часто называют «пищеварительными станциями» клетки.

Если разрушить мембрану лизосом, то содержащиеся в них ферменты могут переварить и саму клетку. Поэтому иногда лизосомы называют «орудиями убийства клетки».

Митохондрии

Митохондрии – особые органеллы клетки, основной функцией которых является синтез АТФ (универсального носителя энергии). Дыхание (поглощение кислорода и выделение углекислого газа) происходит также за счет энзиматических систем митохондрий. Имеют округлую или палочковидную форму.

Внутренний просвет митохондрий, называемый матриксом, ограничен от цитоплазмы двумя мембранами, наружной и внутренней,

между которыми располагается межмембранное пространство. Внутренняя мембрана митохондрии образует складки, так называемые *кристи* (рис. 6). В матриксе содержатся различные ферменты, принимающие участие в дыхании и синтезе АТФ. Центральное значение для синтеза АТФ имеет водородный потенциал внутренней мембраны митохондрии.

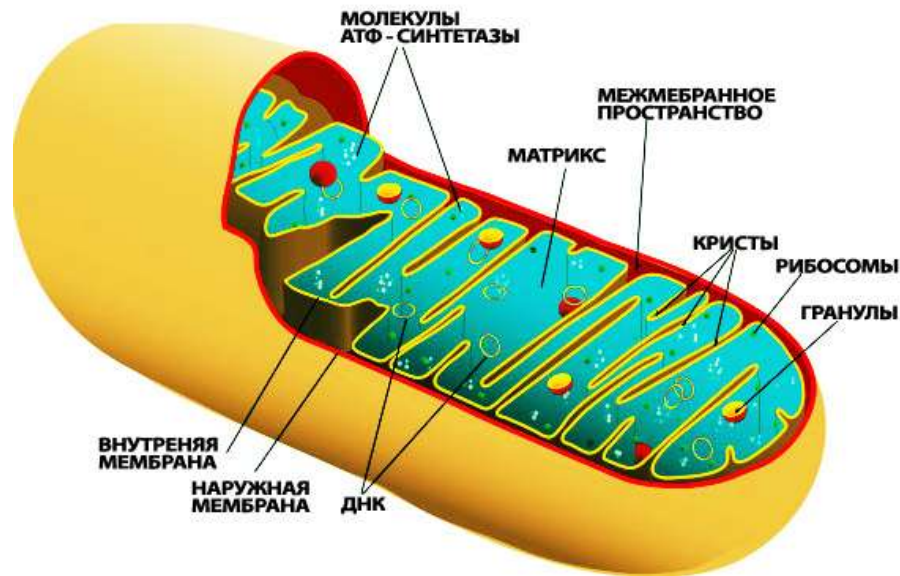


Рисунок 6 – Строение митохондрии (<https://thedifference.ru>)

Митохондрии имеют свой собственный ДНК-геном и прокариотические рибосомы, что указывает на симбиотическое происхождение этих органелл. В ДНК митохондрий закодированы совсем не все митохондриальные белки, большая часть генов митохондриальных белков находится в ядерном геноме, а соответствующие им продукты синтезируются в цитоплазме, а затем транспортируются в митохондрии. Геномы митохондрий отличаются по размерам: например, геном человеческих митохондрий содержит всего 13 генов. Самое большое число митохондриальных генов (97) из изученных организмов имеет простейшее *Reclinomonas americana*.

Эндоплазматический ретикулум (ЭР)

В эукариотической клетке существует система переходящих друг в друга мембранных отсеков (трубок и цистерн), которая называется эндоплазматическим ретикулумом (или эндоплазматическая сеть, ЭПР или ЭПС).

В клетке органические вещества не только окисляются, но и синтезируются. Синтез липидов и углеводов осуществляется на эндоплазматической сети – ЭПС (рис. 7), а белков – на рибосомах. ЭПР – это система канальцев и цистерн, стенки которых образованы мембраной, они пронизывают всю цитоплазму. По каналам ЭПС вещества перемещаются в разные части клетки.

Существует гладкая и шероховатая ЭПС. На поверхности гладкой ЭПС при участии ферментов синтезируются углеводы и липиды. Шероховатость ЭПС придают расположенные на ней мелкие округлые тельца – рибосомы (рис. 7), которые участвуют в синтезе белков. Синтез органических веществ происходит и в пластидах, которые содержатся только в клетках растений.

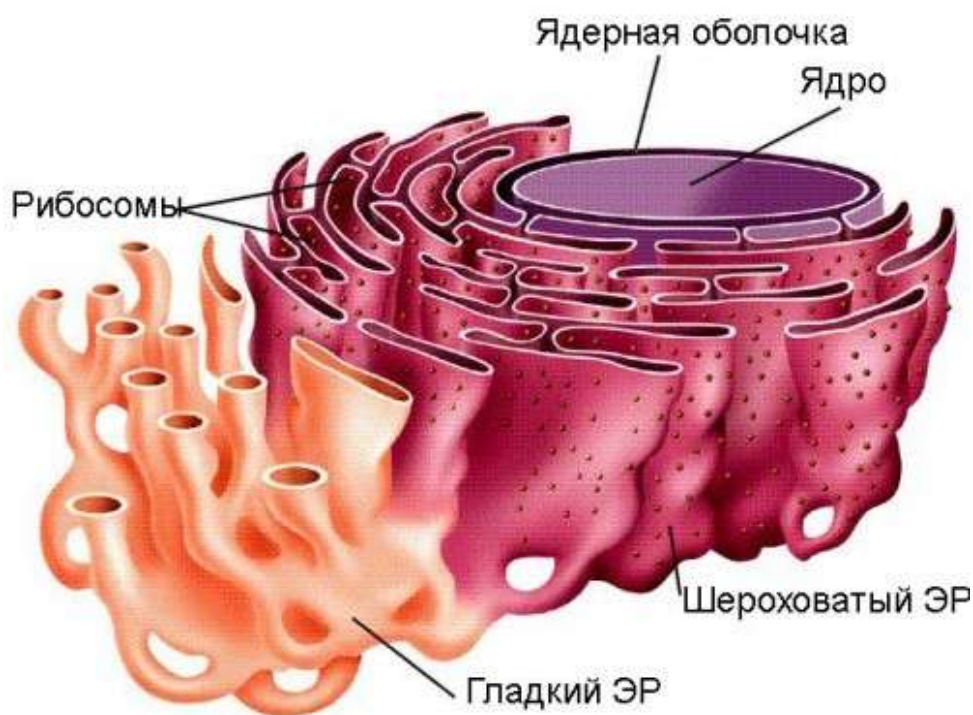


Рисунок 7 – Эндоплазматический ретикулум
(<http://www.cellbiol.ru/book/export/html/193>)

Аппарат Гольджи (комплекс Гольджи) (АГ)

Аппарат Гольджи (АГ) (рис. 8) представляет собой стопку плоских мембранных цистерн, несколько расширенных ближе к краям. В цистернах АГ созревают некоторые белки, синтезированные на мембранах гранулярного ЭПР и предназначенные для секреции или образования лизосом. Аппарат Гольджи асимметричен – цистерны, располагающиеся ближе к ядру клетки (цис-Гольджи), содержат наименее зрелые белки. К этим цистернам непрерывно присоединяются мем-

бренные пузырьки – *везикулы*, отпочковывающиеся от эндоплазматического ретикулума. По-видимому, при помощи таких же пузырьков происходит дальнейшее перемещение созревающих белков от одной цистерны к другой. В итоге от противоположного конца органеллы (транс-Гольджи) отпочковываются пузырьки, содержащие полностью зрелые белки.

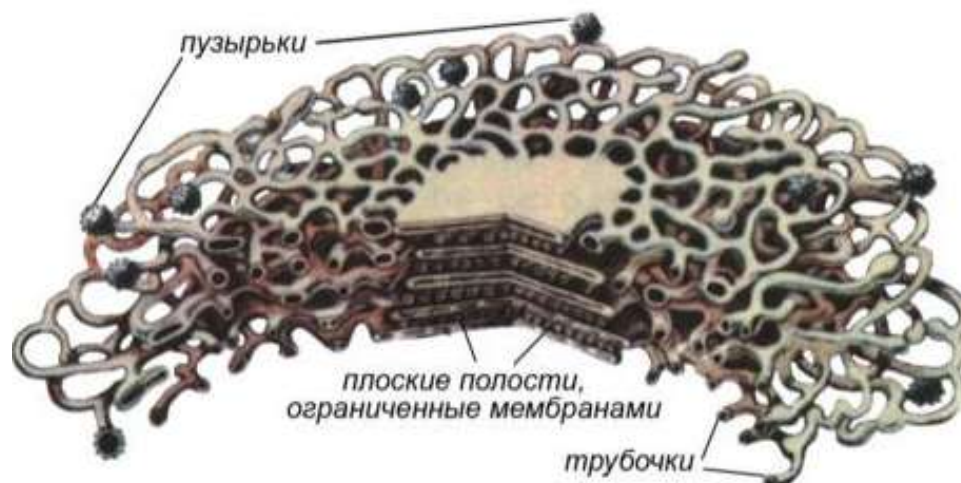


Рисунок 8 – Схема строения аппарата Гольджи (<https://spravochnick.ru>)

Аппарат Гольджи выполняет в клетке разнообразные функции: участвует в накоплении и транспортировке веществ, выведении их из клетки, формировании лизосом, клеточной оболочки. Например, в полости АГ поступают молекулы целлюлозы, которые при помощи пузырьков перемещаются на поверхность клетки и включаются в клеточную оболочку.

Клеточный центр

Большинство клеток размножается путем деления. В этом процессе участвует клеточный центр. Он состоит из двух центриолей, окруженных уплотненной цитоплазмой. Центриоль представляет собой полый цилиндр диаметром около 150 нм и длиной 300–500 нм. В начале деления центриоли расходятся к полюсам клетки. От них расходятся белковые нити, которые соединяются с хромосомами и обеспечивают их равномерное распределение между двумя дочерними клетками [3].

Все органоиды клетки тесно связаны между собой. Например, в рибосомах синтезируются молекулы белков, по каналам ЭПС они транспортируются к разным частям клетки, а в лизосомах белки раз-

рушаются. Вновь синтезируемые молекулы используются на построение структур клетки или накапливаются в цитоплазме и вакуолях как запасные питательные вещества.

Хромосомы

Впервые существование хромосом было показано Флемингом в 1882 году, а термин хромосома впервые введен Валдеером в 1888 году [3].

Клетки организма одного вида содержат одинаковый набор хромосом. Например, у человека в каждой клетке тела содержится 46 хромосом, у плодовой мухи дрозофилы – 8 хромосом.

Соматические клетки, как правило, имеют двойной набор хромосом. Он называется диплоидным и обозначается $2n$. Так, у человека 23 пары хромосом, то есть $2n = 46$. В половых клетках содержится в два раза меньше хромосом – это одинарный, или гаплоидный, набор, например, у человека $1n = 23$ [23].

Все хромосомы в соматических клетках, в отличие от хромосом в половых клетках, парные. Хромосомы, составляющие одну пару, идентичны друг другу. Парные хромосомы называют *гомологичными*. Хромосомы, которые относятся к разным парам и различаются по форме и размерам, называют *негомологичными* [10].

У некоторых видов число хромосом может совпадать. Например, у клевера красного и гороха посевного $2n=14$. Однако хромосомы у них различаются по форме, размерам, нуклеотидному составу молекул ДНК.

В хромосомах каждой клетки многоклеточного организма содержатся все гены, необходимые для обеспечения морфофункциональной целостности организма.

Хромосомы представляют собой самостоятельные ядерные структуры, состоящие из одной или нескольких одинаковых молекул ДНК, соединённых в области первичной перетяжки – *центромеры*, которая делит хромосому на два плеча: короткое – p , и длинное – q (строение хромосомы приведено на рисунке 9). Отношение длины короткого плеча к длине всей хромосомы, выраженное в процентах, называется центромерным индексом [21].

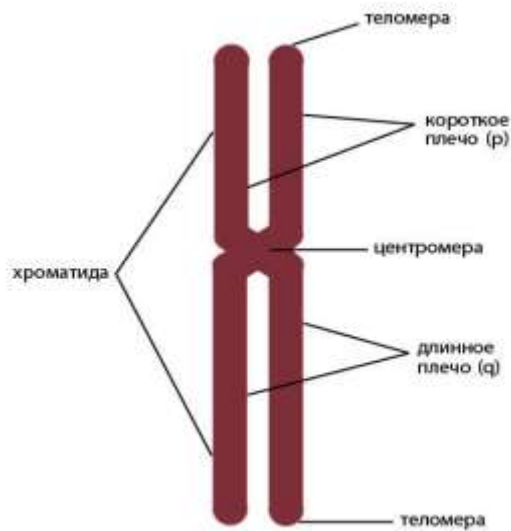


Рисунок 9 – Строение хромосомы (<https://helpiks.org/4-30259.html>)

Расположение центромеры определяет типы хромосом (рис. 10).



1

Метацентрик ($p = q$): центромерный индекс составляет от 46 до 50 %

2

Субметацентрик ($p < q$): центромерный индекс составляет от 26 до 45 %

3

Акроцентрик ($p \ll q$): центромерный индекс составляет от 15 до 30 %

4

Телоцентрик

5

Спутничковая

Рисунок 10 – Виды хромосом

Первые обширные исследования, касающиеся структуры и морфологии хромосом, в нашей стране были проведены на растительных объектах в 20-е годы прошлого века выдающимся цитологом и эмбриологом С.Г. Навашиным и его учениками – М.С. Навашиным, Г.А. Левитским, Л.Н. Делоне. В 1924 году Г.А. Левитский опублико-

вал первое в мире руководство по цитогенетике «Материальные основы наследственности» [3].

Химическое строение хромосом

Хромосомы эукариот состоят из ДНК и белка, а также небольшого количества хромосомной РНК (РНК хроматина составляет от 0,2 до 0,5 % от содержания ДНК), липидов, полисахаридов, ионов металлов. Молекула ДНК несёт отрицательные заряды, распределённые по всей её длине, а присоединенные к ней белковые молекулы – гистоны – заряжены положительно. Этот комплекс ДНК-белок называется *хроматином*. Выделяют четыре уровня организации хроматина: 1) нуклеосомный; 2) соленоидный; 3) хроматидный; 4) хромосомный.

Белки составляют значительную часть вещества хромосом. На их долю приходится 65 % массы этих структур. Все хромосомные белки разделяются на две группы: гистоны и негистоновые белки. Гистоны представлены пятью фракциями: Н1, Н2А, Н2В, Н3, Н4. Эти белки плотно соединяются с молекулой ДНК, чем препятствуют считыванию заключённой в ней биологической информации. В этом состоит их регуляторная роль. Кроме того, они выполняют структурную функцию, обеспечивая пространственную организацию ДНК в хромосомах [17, 19, 22, 24].

Число негистоновых (кислые белки) белков превышает 100. Кислые белки хромосом также выполняют структурную и регуляторную роль. Спираль ДНК соединяется с группами гистоновых молекул и образует структуру – *нуклеосому* (рис. 11).

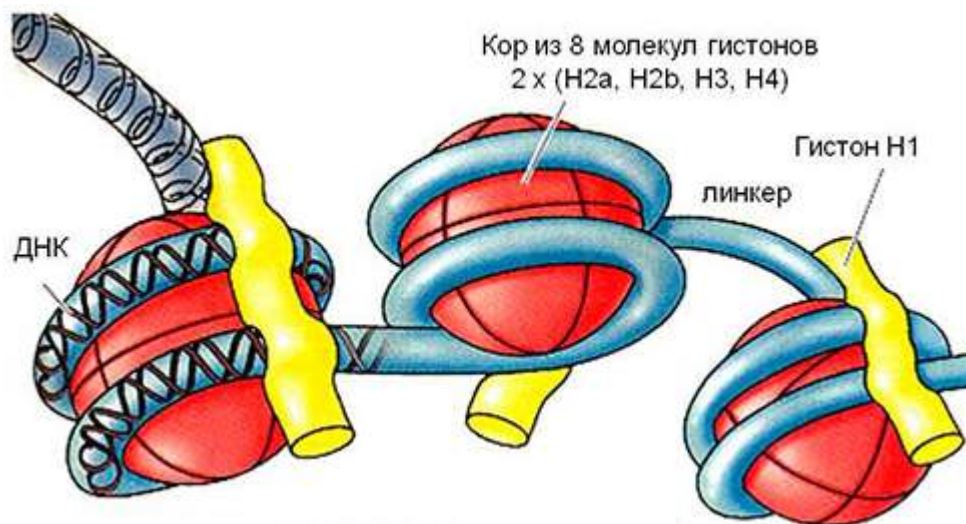


Рисунок 11 – Строение нуклеосомы (<https://vseobiology.ru>)

Структура нуклеосомы и её связь с хромосомой и молекулой ДНК представлены на рисунке 12.

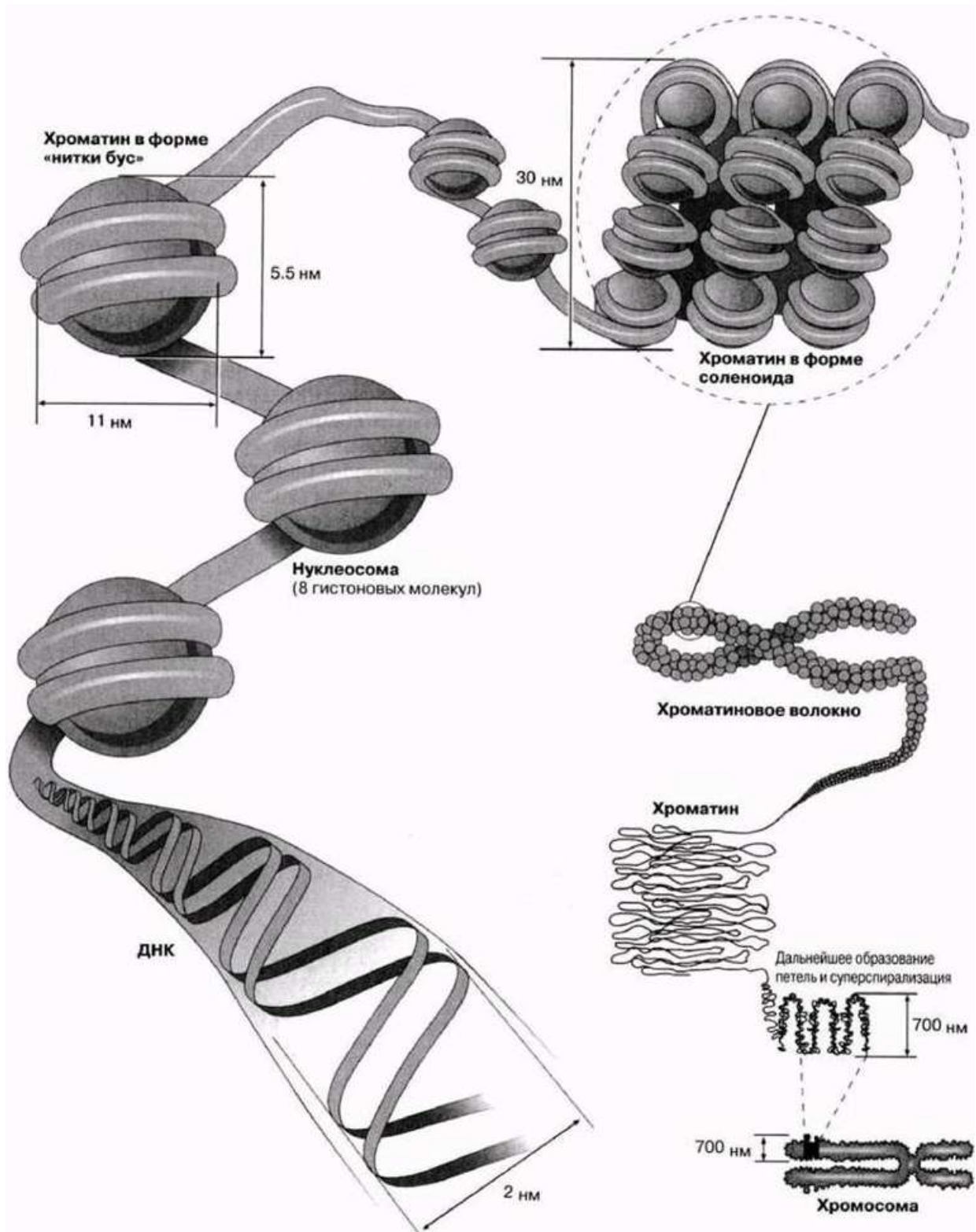


Рисунок 12 – Структура нуклеосомы и её связь с хромосомой и молекулой ДНК [6]

Число хромосом не зависит от уровня организации и не всегда указывает на родство организмов (табл. 3).

Таблица 3 – Число хромосом в диплоидном наборе у некоторых видов растений, животных и человека

Вид	Число хромосом	Вид	Число хромосом
Плодовая мушка дрозофила	8	Песец	48–50
Комнатная муха	12	Буйвол	48
Шпинат огородный	12	Шимпанзе	48
Огурец	14	Окунь	48
Горох	14	Бобр европейский	48
Сосна	24	Муфлон европейский и азиатский	54
Тритон	24	Овца домашняя	54
Ель	24	Зебу	60
Жаба	24	Зубр	60
Томат	24	Коза	60
Дуб	24	Як	60
Норка американская	30	Крупный рогатый скот	60
Норка европейская	32	Лошак, мул	63
Соболь	38	Осел	62
Рапс	38	Лошадь домашняя	64
Свинья домашняя	38	Морская свинка	64
Лисица	38–40	Олень северный	70
Кошка	38	Верблюд	74
Бобр канадский	40	Куры домашние	78
Нутрия	42	Собака домашняя	78
Крыса	42	Домашняя утка	80
Макак-резус	42	Гусь	80-82
Кролик	44	Голубь	80
Хомячок золотистый	44	Индюк	82
Человек	46	Сазан	104
Ясень	46	Речной рак	116

Таким образом, число хромосом не является видоспецифическим признаком. Однако хромосомный набор в целом видоспецифичен, т. е. свойственен только одному какому-то виду организмов растений или животных.

Кариотип – совокупность признаков, по которым можно идентифицировать данный хромосомный набор: число хромосом, их форма, определяемая прежде всего расположением центромер, наличие вторичных перетяжек, спутников, чередование эухроматиновых и гетерохроматиновых участков и т. д. Таким образом, кариотип является паспортом организма.

При записи формулы нормального кариотипа сначала указывается общее число хромосом, затем через запятую – состав половых хромосом. Никаких пробелов не ставится. Например, формула нормального женского кариотипа будет записываться следующим образом: 46,XX; формула нормального мужского кариотипа: 46,XY.

Если в кариотипе имеется анеуплоидия и она затрагивает половые хромосомы, то при записи формул конституционального кариотипа состав половых хромосом перечисляется после запятой, отделяющей сведения об общем числе хромосом, например, кариотип с одной X-хромосомой (синдром Шерешевского–Тернера): 45,X; кариотип с двумя X-хромосомами и одной Y-хромосомой (синдром Клайнфельтера): 47,XXY.

Реципрокные транслокации (взаимный обмен фрагментами между двумя и более негомологичными хромосомами) обозначается символом t. Аутосомы, вовлеченные в транслокацию, указываются по возрастанию в скобках после символа (половые хромосомы имеют приоритет), например, 46,XY,t(2;15)(q31;q26), реципрокная транслокация между хромосомами 2 и 15; точка разрыва на хромосоме 2 находится в q31, участок хромосомы 2q31→2qter транслоцирован на хромосому 15 на бэнд проксимальнее 15q26. Точка разрыва на хромосоме 15 находится в q26, участок хромосомы 15q26→qter транслоцирован на хромосому 2 на бэнд проксимальнее 2q31 [21].

Основы хромосомного анализа.

Приготовление препаратов хромосом

Препараты хромосом могут быть приготовлены из любой живой ткани, клетки которой активно делятся или деление их может быть стимулировано. В большинстве случаев для этих целей используются клетки костного мозга, селезенки, периферической крови, фибробластов или семенников.

В зависимости от степени пролиферативной активности клеток разных тканей *in vivo* и *in vitro* различают прямые и непрямые методы получения препаратов хромосом.

Прямые методы используются при исследовании тканей, обладающих высокой митотической активностью (костный мозг, хорион и плацента, клетки лимфатических узлов, ткани эмбриона на ранней стадии развития). Препараты хромосом готовятся непосредственно из свежеполученного материала после специальной обработки.

Непрямые методы связаны с предварительным культивированием выделенных из организма клеток в питательной среде *in vitro*.

Существует множество модификаций прямого и непрямого методов приготовления хромосомных препаратов, однако основные этапы получения метафазных пластинок остаются неизменными:

1. Использование колхицина (колцемида) – ингибитора образования митотического веретена, который останавливает деление клетки на стадии метафазы.

2. Гипотонический шок с использованием растворов солей калия или натрия, которые вследствие разницы осмотического давления внутри и снаружи клеток вызывают их набухание и разрыв межхромосомных связей. Такая процедура приводит к отделению хромосом друг от друга, способствуя более сильному их разбросу в метафазных пластинках.

3. Фиксация клеток с использованием этанола (метанола) и ледяной уксусной кислоты в соотношении 3:1 (фиксатор Карнуа), что способствует сохранению структуры хромосом.

4. Раскапывание суспензии клеток на предметные стекла.

5. Окрашивание хромосомных препаратов [18].

Костный мозг. В тех случаях, когда имеют дело с грызунами или с хищниками, предназначенными на забой, для приготовления препаратов хромосом используются клетки костного мозга. Животному за 1–1,5 ч до забоя внутрибрюшинно вводится 0,04 %-й раствор колхицина из расчета 1 мл на 100 г массы. Количество колхицина может быть и меньшим. После забоя у мелких животных вырезаются трубчатые кости конечностей, чаще всего задних, отрезаются эпифизы и костный мозг вымывается с помощью шприца гипотоническим раствором в центрифужную пробирку. Объем гипотонического раствора должен примерно в 10 раз превышать объем вымытого костного мозга. Вымытый костный мозг тщательно суспендируется с помощью пастеровской пипетки и подвергается гипотонической обработке. Как правило, для гипотонии используется раствор KCl (560 мг на 100 мл дистиллированной воды). Пробирки с клеточной суспензией

помещают в водяную баню или стакан с теплой водой (37–39 °С), при этой температуре клетки гипотонируются 5–7 мин. В некоторых случаях используется более мягкая гипотоническая обработка клеток раствором трехзамещенного цитрата натрия (900 мг на 100 мл воды). Время гипотонии в этом случае 15–18 мин также при 37–39 °С. После гипотонической обработки суспензия клеток центрифугируется в течение 5 мин при 1000 об./мин, надосадочная жидкость осторожно сливается и осадок фиксируется в смеси метанол – ледяная уксусная кислота (3:1). Два, три раза необходимо сменить фиксатор с промежуточными ресуспендированием и центрифугированием клеток. Общее время фиксации клеток должно быть не менее 40 мин. Фиксатор (фиксатор Карнуа) должен быть свежим, храниться в холодильнике. Зафиксированные клетки можно достаточно долго держать на холоде. Качество препаратов от этого не страдает, а иногда и улучшается. Однако долгое хранение клеток в фиксаторе может потребовать изменения режима предобработок препаратов при дифференциальном окрашивании.

Зафиксированные клетки тщательно ресуспендируются в фиксаторе и несколько капель суспензии наносится с помощью пастеровской пипетки на холодное и мокрое предметное стекло. Затем стекло быстро проносится через пламя спиртовки для выжигания фиксатора. Выжигание должно быть полным, но долгое пребывание стекла в пламени плохо отражается на качестве препарата и способности хромосом к окрашиванию. После сгорания фиксатора стекло высушивается в струе теплого воздуха. Данная процедура значительно улучшает качество препаратов и способствует хорошему дифференциальному окрашиванию хромосом.

Обычно сначала суспензия фиксированных клеток наносится на одно предметное стекло и анализируется под микроскопом. Если густота клеток и разброс хромосом оказываются удовлетворительными, то готовится максимально возможное число препаратов. Готовые препараты лучше всего хранить в специальных коробках с целью предохранения их от пыли.

Селезенка. Селезенка колхицинированного животного помещается в чашку Петри с гипотоническим раствором, тщательно измельчается ножницами или клетки выщелушиваются пинцетом. Затем взвесь клеток без крупных кусочков переносится в центрифужную пробирку, и клетки подвергаются гипотонической обработке и фиксации – как было описано для костного мозга.

Для окрашивания хромосом используют два вида окраски: рутинную и дифференциальную [6].

Рутинная окраска применяется для установления числа хромосом и описания их морфологии. Чаще всего хромосомы окрашивают азур-эозином (основной ядерный краситель) без какой либо предварительной обработки. При таком методе окрашивания хромосомы прокрашиваются сплошь по длине, что не позволяет идентифицировать разные морфологически сходные хромосомы (рис.13). Данный метод окрашивания не применяется для диагностики конституциональных хромосомных нарушений [18].



*Рисунок 13 – Митотические хромосомы человека. Рутинная окраска
(<https://studfile.net>)*

Дифференциальные методы окрашивания хромосом позволяют выявить неоднородность распределения генетического материала вдоль плеч хромосом – эухроматиновые и гетерохроматиновые районы. Их суть состоит в том, что хромосомы, предварительно обработанные различными веществами, начинают связывать красители дифференцированно по длине и выглядят как бы полосатыми (рис.14). Рисунок расположения полос (их называют сегментами или бэндами, от англ. «band»), ширина и интенсивность их окраски оказываются специфическими для каждой пары хромосом. Благодаря этому можно отличить одну пару гомологичных хромосом от другой [21].

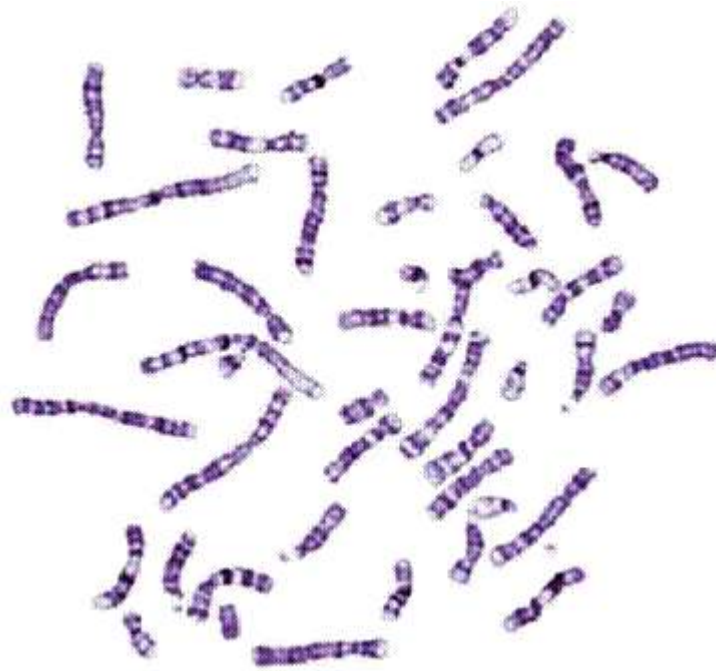


Рисунок 14 – Митотические хромосомы человека. Дифференциальная окраска (<https://medinfo.social/genetika>)

После окраски метафазной пластинки можно построить кариограмму и (или) идиограмму.

Идиограмма – схема, на которой хромосомы располагаются в ряд по мере убывания их длины, на идиограмме принято изображать по одной из каждой пары гомологичных хромосом [8] (рис. 15).

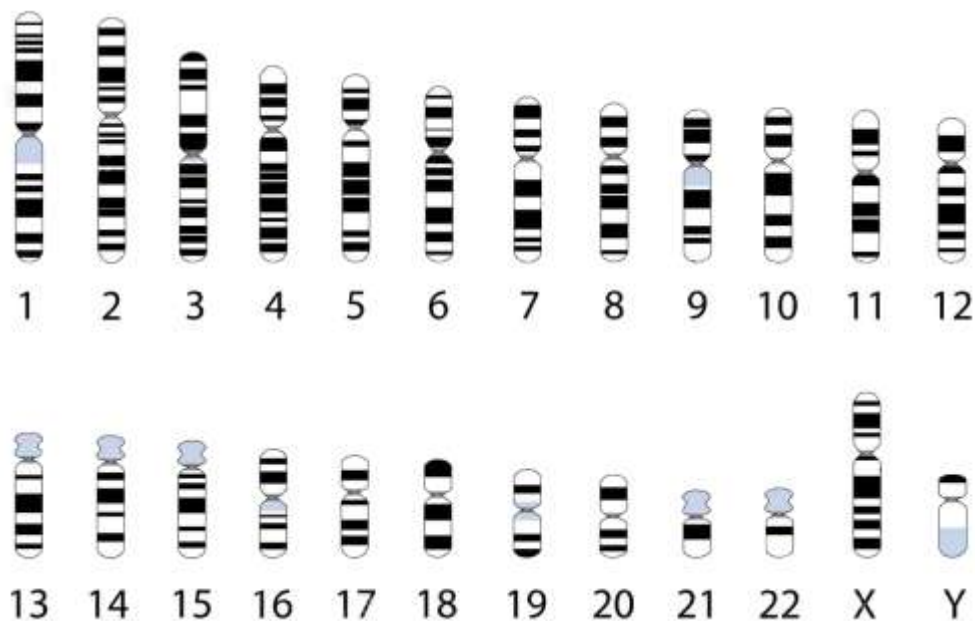


Рисунок 15 – Идиограмма хромосом человека (фото с сайта <https://ru.dreamstime.com>)

Правило построения кариограммы

При построении кариограммы хромосомы разбивают на пары (гомологичные хромосомы) и ставят в определённые ряды в соответствии со следующими правилами:

- 1-й ряд: метацентрические и субметацентрические (самые большие) хромосомы;
- 2-й ряд: субметацентрические хромосомы;
- 3-й ряд: акроцентрические хромосомы;
- 4-й ряд: хромосомы точечные и неясной морфологии.

Пару половых хромосом ставят либо в начале, либо в конце кариограммы. Хромосомы ставят короткими плечами вверх. Каждую пару гомологичных хромосом нумеруют (рис.16).

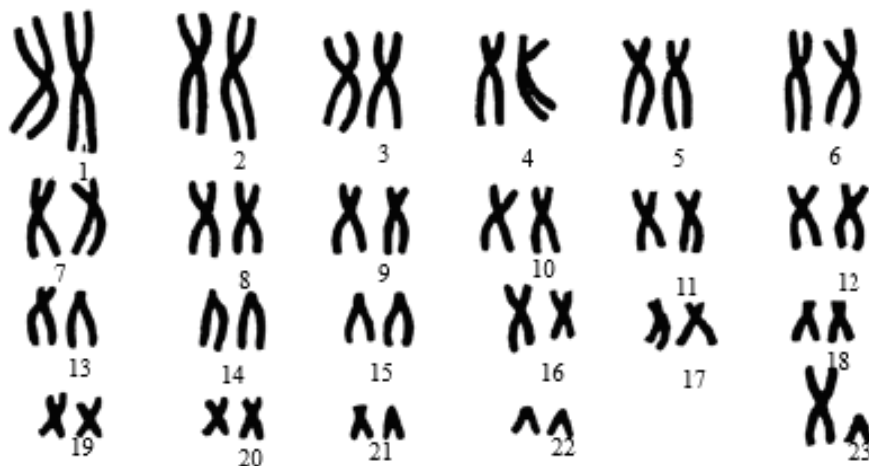


Рисунок 16 – Кариограмма мужчины (норма)

Анализ хромосомного набора позволяет определить:

трисомия – третья лишняя хромосома в паре (например, синдром Дауна);

моносомия – в паре отсутствует одна хромосома;

делеция – утрата участка хромосомы;

дупликация – удвоение какого-либо фрагмента хромосомы;

инверсия – разворот участка хромосомы;

транслокация – перемещение участков (рокировка) хромосомы.

КЛЕТОЧНЫЙ ЦИКЛ (ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ КЛЕТКИ)

Под клеточным циклом (рис. 17) понимают период между окончанием двух следующих друг за другом делений клетки. Длительность клеточных циклов в разных тканях организма не одинакова.

Например, у человека эмбриональные клетки делятся каждый час, клетки эпителия кишки – один-два раза в сутки, клетки печени – один раз в год, а нервные клетки практически не делятся. Все содержимое клетки за этот период удваивается. Клеточный цикл делится на четыре фазы: *G1*, *S*, *G2* и *M*. Фаза *S* – это период синтеза ДНК, фаза *M* – митоз, а фазы *G1* и *G2* представляют собой интервалы между митозом и синтезом ДНК (*G1*) и между синтезом ДНК и митозом (*G2*).

В подготовительный период, предшествующий митозу (интерфаза), в клетке происходит интенсивный синтез ферментов, участвующих в репликации ДНК. В начальный отрезок интерфазы *G1*-периода (постмитотический, пресинтетический) клеточного цикла восстанавливаются черты организации интерфазной клетки, завершается формирование ядрышка. Образуются химические предшественники ДНК, ферменты, катализирующие реакцию редупликации ДНК, синтезируется белок, начинающий эту реакцию [20].



Рисунок 17 – Клеточный цикл (<http://zooschool.ru/faq>)

Затем происходит редупликация хромосом полуконсервативным способом (*S*-фаза, синтетический период). Интенсивно образуются РНК и белок.

Отрезок времени от окончания синтетического периода до начала митоза занимает *G₂*-период (постсинтетический). Он характеризуется интенсивным синтезом РНК и, особенно, белка. Завершается удвоение массы цитоплазмы по сравнению с началом интерфазы.

Митоз

Биологическое значение митоза заключается в идентичном воспроизведении клетки, поддержании постоянства числа хромосом и, следовательно, копировании генетической информации.

Процесс митоза (М-фаза) подразделяется на несколько стадий (рис. 18).

Митоз – лишь одна из частей клеточного цикла, но он достаточно сложен, и в его составе, в свою очередь, были выделены четыре фазы: профаза, метафаза, анафаза и телофаза. Удвоение хромосом и центриолей (в клетках животных) происходит еще в ходе интерфазы. В результате этого в митоз хромосомы вступают уже удвоенными, напоминающими букву Х (идентичные копии материнской хромосомы соединены друг с другом в области центромеры).

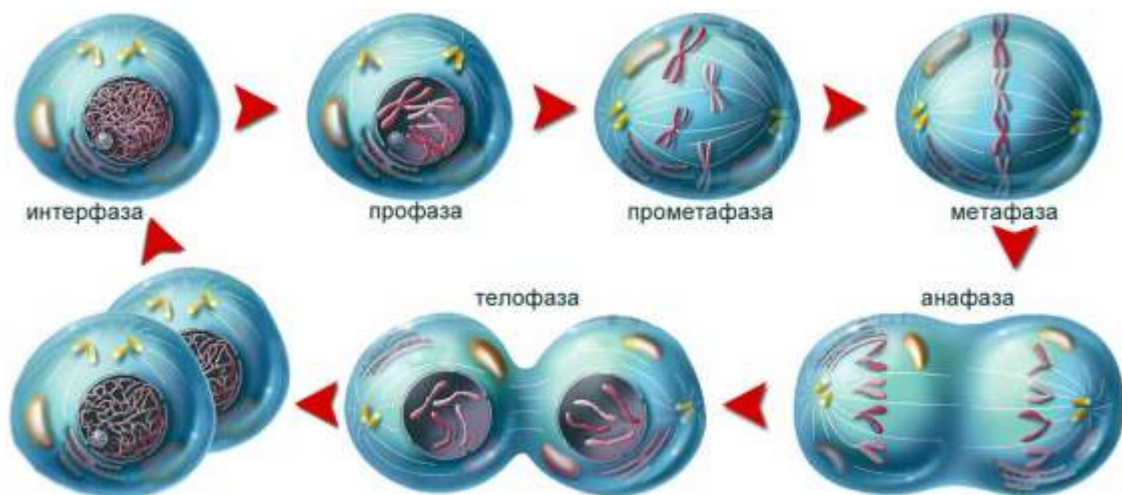


Рисунок 18 – Фазы митоза (<https://zen.yandex.ru/media>)

Количество хромосом в клетке принято обозначать буквой n , а количество ДНК – c . Генетический материал диплоидной материнской клетки можно записать – $2n2c$. В интерфазе происходит удвоение ДНК, формула становится – $2n4c$. Затем следует митоз.

	Профаза	Метафаза	Анафаза	Телофаза
МИТОЗ	$2n4c$	$2n4c$	$2n4c$	две клетки $2n2c$

Профаза – хромосомы спирализуются и приобретают вид нитей. Ядрышко разрушается. Распадается ядерная оболочка. В цитоплазме уменьшается количество структур шероховатой сети. Резко сокращается

число полюсов. Центриоли клеточного центра расходятся к полюсам клетки, между ними микротрубочки образуют веретено деления.

В **метафазе** заканчивается образование веретена деления. Хромосомы располагаются на «экваторе» (на равном расстоянии от «полюсов» ядра) в одной плоскости, образуя так называемую метафазную пластинку. Каждая хромосома расщеплена на две хроматиды, соединенные только в области центромеры.

В **анафазе** хромосомы делятся (соединение в районе центромеры разрушается) и расходятся к полюсам деления. Параллельно полюсам веретена также расходятся друг от друга.

В **телофазе** происходит разрушение веретена деления и образование ядерной оболочки вокруг двух групп хромосом, которые деконденсируются и образуют дочерние ядра.

Варианты митоза

Следует отметить, что в разных группах живых организмов митоз протекает несколько по-разному. Описанный выше вариант митоза называется открытым ортомитоз (ядерная оболочка разрушается, веретено деления прямое, поскольку продукты деления клеточного центра располагаются на противоположных полюсах ядра). Характерен для многоклеточных животных, многоклеточных растений и ряда простейших.

В некоторых группах простейших продукты деления клеточного центра в анафазе не достигают противоположных сторон ядра, в результате чего микротрубочки веретена деления располагаются под углом, напоминая букву V (такой вариант деления получил название плевромитоз). В ряде случаев митоз происходит без разрушения ядерной оболочки (закрытый митоз – например, митоз микронуклеусов инфузорий, динофлагеллят, эвгленовых, многих групп грибов). Иногда в ядерной оболочке при митозе образуются крупные отверстия, через которые в ядро заходят нити веретена, но в целом ядерная оболочка сохраняется (полузакрытый митоз, например, у хламидомонады). Среди закрытых митозов встречаются варианты с внутриядерным и с внеядерным веретеном деления (к последним относится митоз динофлагеллят (*тип протистов из группы альвеолят*) и некоторых других групп жгутиконосцев). Наконец, клеточный центр может содержать центриоли (как, например, у животных) или не содержать их (как, например, у цветковых растений). Соответственно, различают также центриолярный и ацентриолярный митозы.

Амитоз (или прямое деление клетки) – деление клетки без образования веретена деления. Долгое время амитоз, наряду с митозом и мейозом, считался одним из основных способов деления клеток (рис.19).

В настоящее время считается, что все явления, относимые к амитозу, – результат неверной интерпретации недостаточно качественно приготовленных микроскопических препаратов, или интерпретации как деления клетки явлений, сопровождающих разрушение клеток или иные патологические процессы. В то же время некоторые варианты деления ядер эукариот нельзя назвать митозом или мейозом. Таково, например, деление макронуклеусов многих инфузорий, где без образования веретена происходит сегрегация коротких фрагментов хромосом.

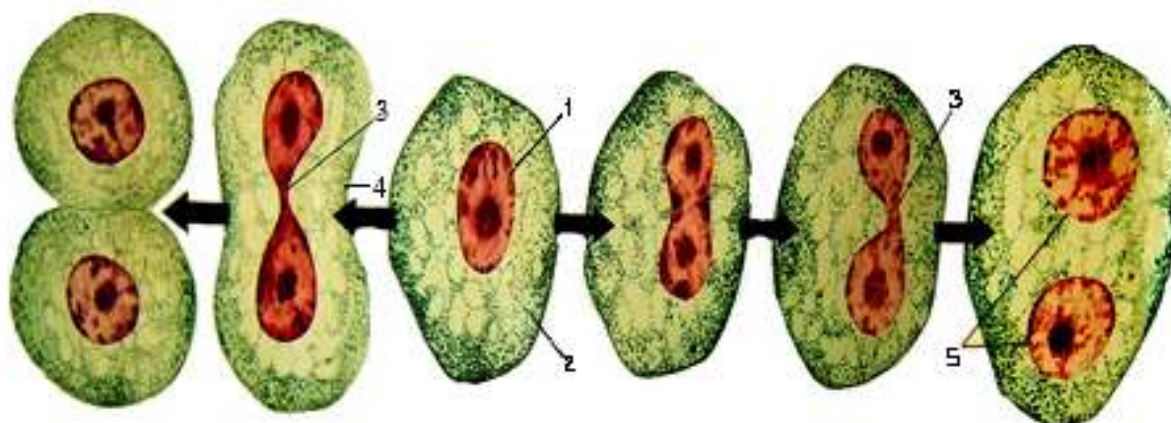


Рисунок 19 – Амитотическое (прямое деление животной клетки:
1 – ядро; 2 – цитоплазма; 3 – перешнуровка ядра; 4 – цитотомия;
5 – двуядерная клетка (<https://stepik.org/lesson>)

Митоз абортивный (m. abortiva) – патологический, в ходе которого хромосомы преждевременно деспирализуются или подвергаются пикнозу.

Митоз асинхронный (m. asynchronica) – патологический, при котором разные ядра в многоядерной клетке начинают делиться неодновременно.

Митоз колхициновый (m. colchicina: син. К-митоз) – патологический, характеризующийся остановкой в прометафазе вследствие частичной или полной дезорганизации митотического аппарата; возникает при различных патологических процессах (особенно в злокачественных опухолях) или в результате воздействия некоторых ядов (например, колхицина).

Митоз многополюсный (m. multipolaris; син.: митоз мультиполярный, митоз полицентрический) – патологический, характеризующийся образованием нескольких полюсов и веретен деления и неравномерным распределением хромосом между дочерними клетками: обусловлен аномалией репродукции центриолей.

Митоз однополюсный (m. monopolaris; син.: митоз моноцентрический, М. униполярный) – патологический, обусловленный нарушением разделения центриолей с образованием только одного полюса, в результате чего хромосомы не расходятся, а формируют одно полиплоидное ядро.

Мейоз

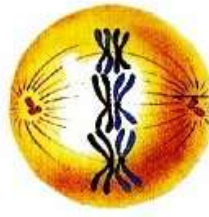
Мейоз (или редукционное деление клетки) – деление ядра эукариотической клетки с уменьшением числа хромосом в два раза. Происходит в два этапа (редукционный и эквационный этапы мейоза). Мейоз не следует смешивать с гаметогенезом – образованием специализированных половых клеток, или гамет, из недифференцированных стволовых клеток [20].

С уменьшением числа хромосом в результате мейоза в жизненном цикле происходит переход от диплоидной фазы к гаплоидной. Восстановление ploидности (переход от гаплоидной фазы к диплоидной) происходит в результате полового процесса.

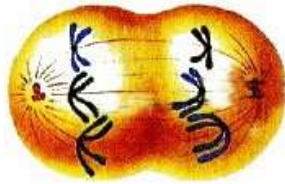
В связи с тем, что в профазе первого, редукционного этапа происходит попарное слияние (конъюгация) гомологичных хромосом, правильное протекание мейоза возможно только в диплоидных клетках или в чётных полиплоидах (тетра-, гексаплоидных и т. п. клетках). Мейоз может происходить и в нечётных полиплоидах (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 (рис. 20).



Профаза 1, $2n4c$,
конъюгация,
кроссинговер



Метафаза 1, $2n4c$



Анафаза 1, $2n4c$



Телофаза 1, $n2c$

Интерфаза 2



Профаза 2, $n2c$



Метафаза 2, $n2c$



Анафаза 2, $2n2c$



Телофаза 2, nc

Рисунок 20 – Мейоз (<https://kineziolog.su>)

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. Определенные ограничения на конъюгацию хромосом накладывают и хромосомные мутации (масштабные делеции, дупликации, инверсии или транслокации).

Фазы мейоза

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

Первое мейотическое деление (редукционное деление) состоит из нескольких фаз.

ПРОФАЗА I (набор генетического материала $2n4c$) – профазы первого деления очень сложная и состоит из 5 стадий:

Лептотена (лептонемы) (стадия тонких нитей) – наиболее ранняя стадия профазы I мейоза, в которой начинается спирализация хромосом, и они становятся видимыми в микроскоп как длинные и тонкие нити.

Зиготена (зигонема) (стадия конъюгирующих нитей) – конъюгация (соединение) гомологичных хромосом с образованием структур, состоящих из двух соединенных хромосом, называемых тетрадами или бивалентами.

Пахитена (пахинема) (стадия толстых нитей) – кроссинговер (перекрест), обмен участками между гомологичными хромосомами; гомологичные хромосомы остаются соединенными между собой.

Диплотена (диплонема) (стадия двойных нитей) – происходит частичная деконденсация хромосом, при этом часть генов может работать. Происходят процессы транскрипции (образование РНК), трансляции (синтез белка); гомологичные хромосомы остаются соединенными между собой. Диплотена характеризуется возникновением сил отталкивания между гомологичными хромосомами, которые начинают отдаляться друг от друга в первую очередь в области центромер, но остаются связанными в областях прошедшего кроссинговера – хиазмах.

Диакинез (стадия расхождения нитей) – ДНК снова максимально конденсируется, синтетические процессы прекращаются, растворяется ядерная оболочка. Диакинез – завершающая стадия профазы I мей-

оза, в которой гомологичные хромосомы удерживаются вместе лишь в отдельных точках хиазм, приобретая причудливую форму колец, крестов, восьмерок и т. д. (рис. 21).



Рисунок 21 – Стадии профазы I мейоза
(<https://thepresentation.ru/biologiya>)

МЕТАФАЗА I (набор генетического материала $2n4c$) – бивалентные хромосомы выстраиваются вдоль экватора клетки.

АНАФАЗА I (набор генетического материала в клетке $2n4c$ (по $n2c$ на противоположных полюсах клетки)) – 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 (эквационное деление) следует непосредственно за первым, без выраженной интерфазы: S-период отсутствует, поскольку перед вторым делением не происходит редупликации ДНК.

ПРОФАЗА II (набор генетического материала $n2c$) – происходит конденсация хромосом, клеточный центр делится и продукты его деления расходятся к полюсам ядра, разрушается ядерная оболочка, образуется веретено деления.

МЕТАФАЗА II (набор генетического материала $n2c$) – унивалентные хромосомы (состоящие из двух хроматид каждая) располагаются на «экваторе» (на равном расстоянии от «полюсов» ядра) в одной плоскости, образуя метафазную пластинку.

АНАФАЗА II (набор генетического материала $2n2c$) – униваленты делятся и хроматиды расходятся к полюсам.

ТЕЛОФАЗА II (набор генетического материала nc) – хромосомы деспирализуются и появляется ядерная оболочка.

В результате из одной диплоидной клетки образуется четыре гаплоидных клетки. В тех случаях, когда мейоз сопряжен с гаметогенезом (например, у многоклеточных животных), при развитии яйцеклеток первое и второе деление мейоза резко неравномерны. В результате формируется одна гаплоидная яйцеклетка и два так называемых редукционных тельца (абортивные дериваты первого и второго делений).

У растений в результате мейоза получают гаплоидные споры, из которых в результате митоза получается гаметофит с гаметами.

ГАМЕТОГЕНЕЗ

Гаметогенез подразделяется на *сперматогенез* (процесс образования сперматозоидов у самцов протекает в четыре периода) и *оогенез* (процесс образования яйцеклетки, протекает в яичниках в три периода) [2]. По тому, что происходит с ДНК, эти процессы практически не отличаются: одна исходная диплоидная клетка дает четыре гаплоидные. Схема гаметогенеза представлена на рисунке 22.

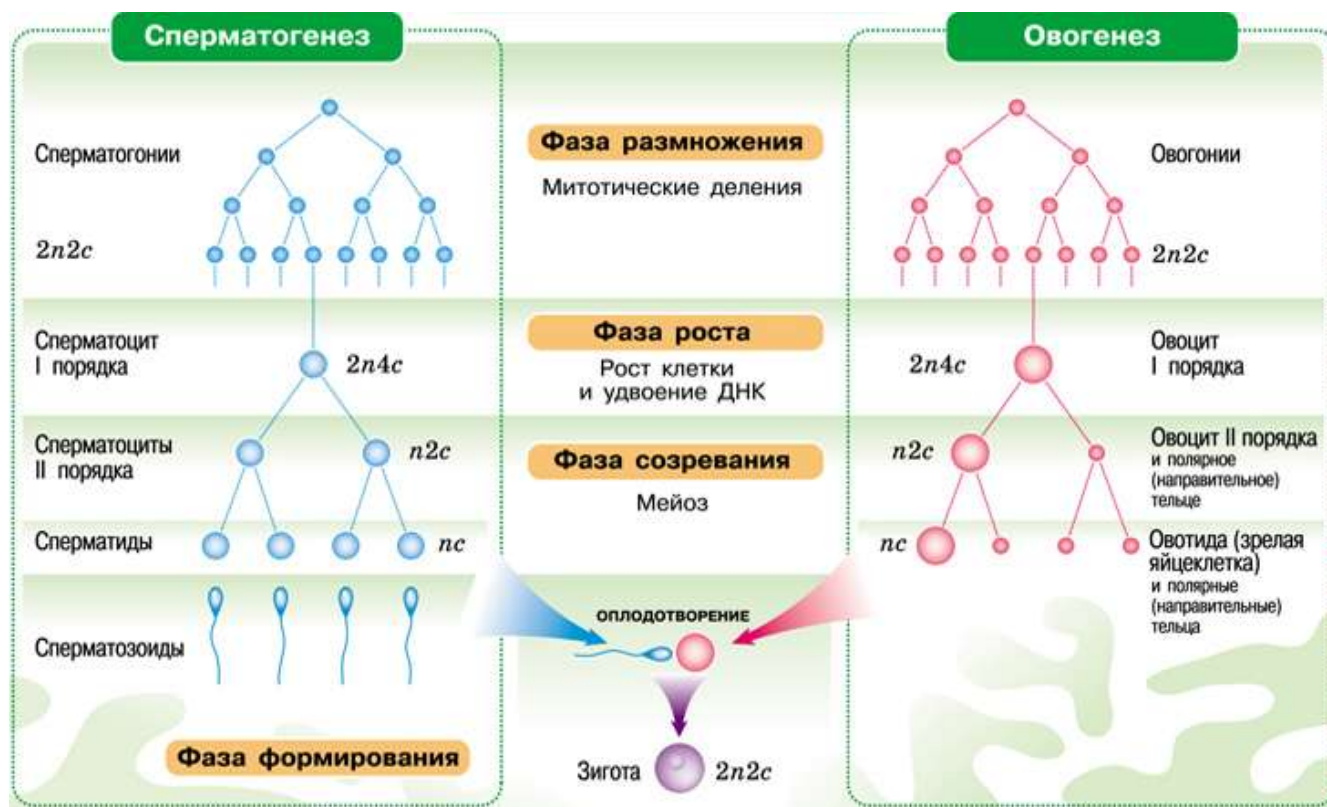


Рисунок 22 – Схема гаметогенеза (<http://svkuznesova.ucoz.ru>)

Сперматогенез

Развитие первичных половых клеток происходит у зародыша вне гонады. В этот период мужские и женские половые клетки мор-

фологически не различаются, за исключением их хромосомных наборов. Эти половые клетки делятся митотически и обладают амебоидным движением, что позволяет им достичь гонады. В течение первого периода развития диплоидные половые клетки делятся путём митоза. Сперматогонии образуются у самцов в эмбриональном периоде развития и входят в состав извитых семенных канальцев [13, 15].

С наступлением половой зрелости происходит редукция, и число хромосом уменьшается вдвое. На третьем этапе, в ходе которого сперматиды подвергаются цитологическим трансформациям, происходит образование сперматозоида.

Процесс развития спермиев происходит непрерывно и повсеместно в извитых канальцах семенника (рис. 23). Местом скопления, созревания и хранения спермиев служит придаток семенника. Внутри канала придатка недостаток кислорода и слабокислая реакция среды. Поэтому спермии находятся в состоянии анабиоза и тем самым сохраняют свою энергию. Важнейшей особенностью обменных процессов сперматозоидов является то, что они не способны к ассимиляции. Спермии, являясь конечным продуктом эпителия семенников, сами к дальнейшему делению и росту не способны. Продолжительность сперматогенеза быка – 62–63 дня [13].

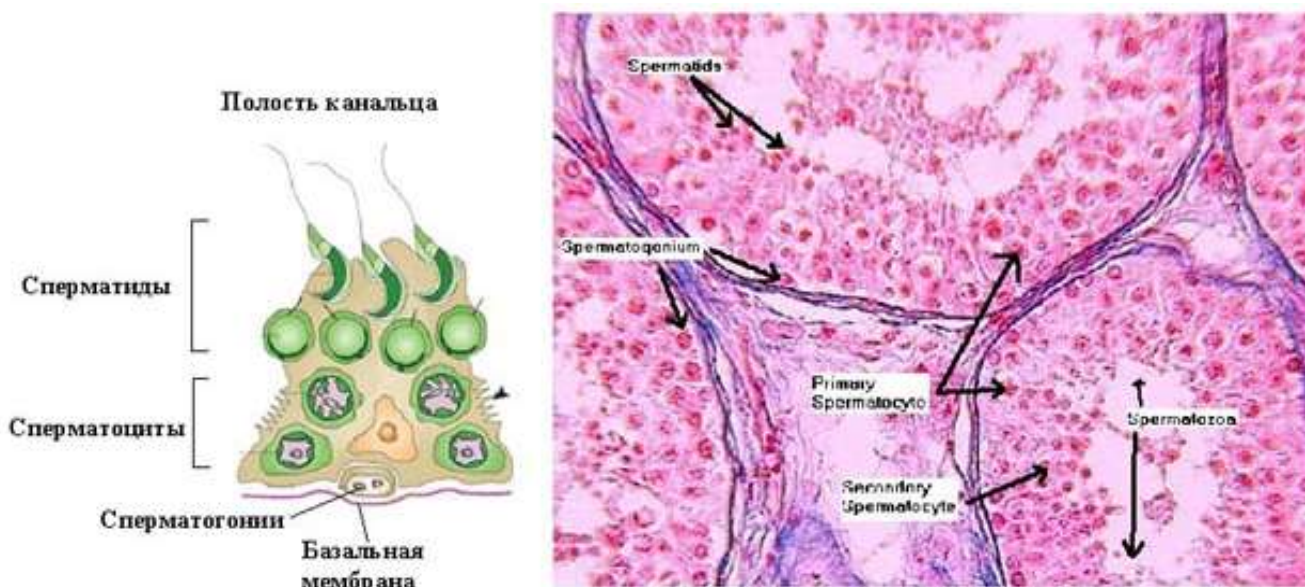


Рисунок 23 – Созревание сперматозоидов в извитых канальцах семенника (<https://studydocs.ru/studfiles>)

При сперматогенезе цитоплазма исходного сперматоцита первого порядка делится (первое деление мейоза) поровну между клетками, давая сперматоциты второго порядка. Второе деление мейоза приводит к образованию гаплоидных сперматоцитов второго порядка. Затем происходит созревание без деления клетки, большая часть цитоплазмы отбрасывается, и получают сперматозоиды, содержащие гаплоидный набор хромосом, очень мало цитоплазмы.

Сперматозоиды животных имеют одинаковое принципиальное строение, но могут отличаться формой и размером.

В норме спермий состоит из головки, шейки, тела и хвоста. Головка спермия имеет форму пластинки, слегка изогнутой на переднем конце и несколько вогнутой в средней части. Поверхность головки покрыта мембраной, которая продолжается на шейку, тело, хвост спермия. Строение сперматозоида приведено на рисунке 24.



Рисунок 24 – Строение сперматозоида

Большую часть головки спермия занимает ядро. В нём находится хроматин, представляющий собой нуклеопротеид, состоящий из ДНК и ядерного белка. В головке спермия содержится большое количество аргинина, он защищает цепь ДНК от повреждений при эякуляции и движении спермиев.

У сперматозоидов быка на головку приходится 51 % общей массы, на шейку и тело – 16 %, на хвост – 33 %. Шейка, тело, хвост сперматозоида представляют части единой моторной системы клетки и резко отличаются от головки по составу. В основании головки имеется углубление, в котором расположены структуры шейки сперматозоида. Шейка сперматозоида расположена сразу за ядром, эта часть чувствительна к внешним воздействиям. В зоне шейки находится од-

на или две центриоли. Основу шейки, тела и хвоста составляет осевая нить, состоящая из фибрилл.

В сперматогенезе из гранул комплекса Гольджи формируется акросома, которая находится под мембраной и прикрывает на 2/3 головку в передней её части.

Акросома – специфическая для сперматозоидов органелла, представляет собой видоизменённую лизосому. Она содержит белки, сахара, фосфотиды и нуклеиновые кислоты. Кроме того, содержит набор гидролитических ферментов, необходимых для оплодотворения яйцеклетки и начальных этапов развития эмбрионов: гиалуронидазу, трипсиноподобную протеиназу, щелочную и кислую фосфотазы, β -глюкоурамидазу, β -амилазу [5, 9].

Ферменты осуществляют гидролиз лучистого венца яйцеклетки и способствуют проникновению спермиев через зону *Pellucida* в яйцеклетку. Акросома, в отличие от других структур спермия, насыщена водой, что является одной из причин её высокой чувствительности к охлаждению и замораживанию. Акросома, а также цитологическая мембрана, являются наиболее лабильными структурами спермия, и они в первую очередь повреждаются при неблагоприятных изменениях среды.

Часто процесс сперматогенеза нарушается, что приводит к отклонениям в морфологическом строении сперматозоидов.

Состав популяции сперматозоидов имеет специфические индивидуальные особенности и в норме остаётся стабильным. Частоты встречаемости классов различных атипичных форм фактически постоянны, т. е. очевидно, что это чётко наследуемый признак. Термин «полиморфизм сперматозоидов» показывает, что у одного животного встречается не один, а два и более типов сперматозоидов. Один из них нормален и способен к оплодотворению, тогда как атипичные сперматозоиды являются результатом aberrаций клеточной дифференцировки. Исследователи генетически подтвердили, что полиморфизм спермиев генетически детерминирован. В процессе сперматогенеза идёт отсеивание непригодных для размножения гамет.

Формы нормальных и атипичных форм сперматозоидов приведены на рисунке 25 .

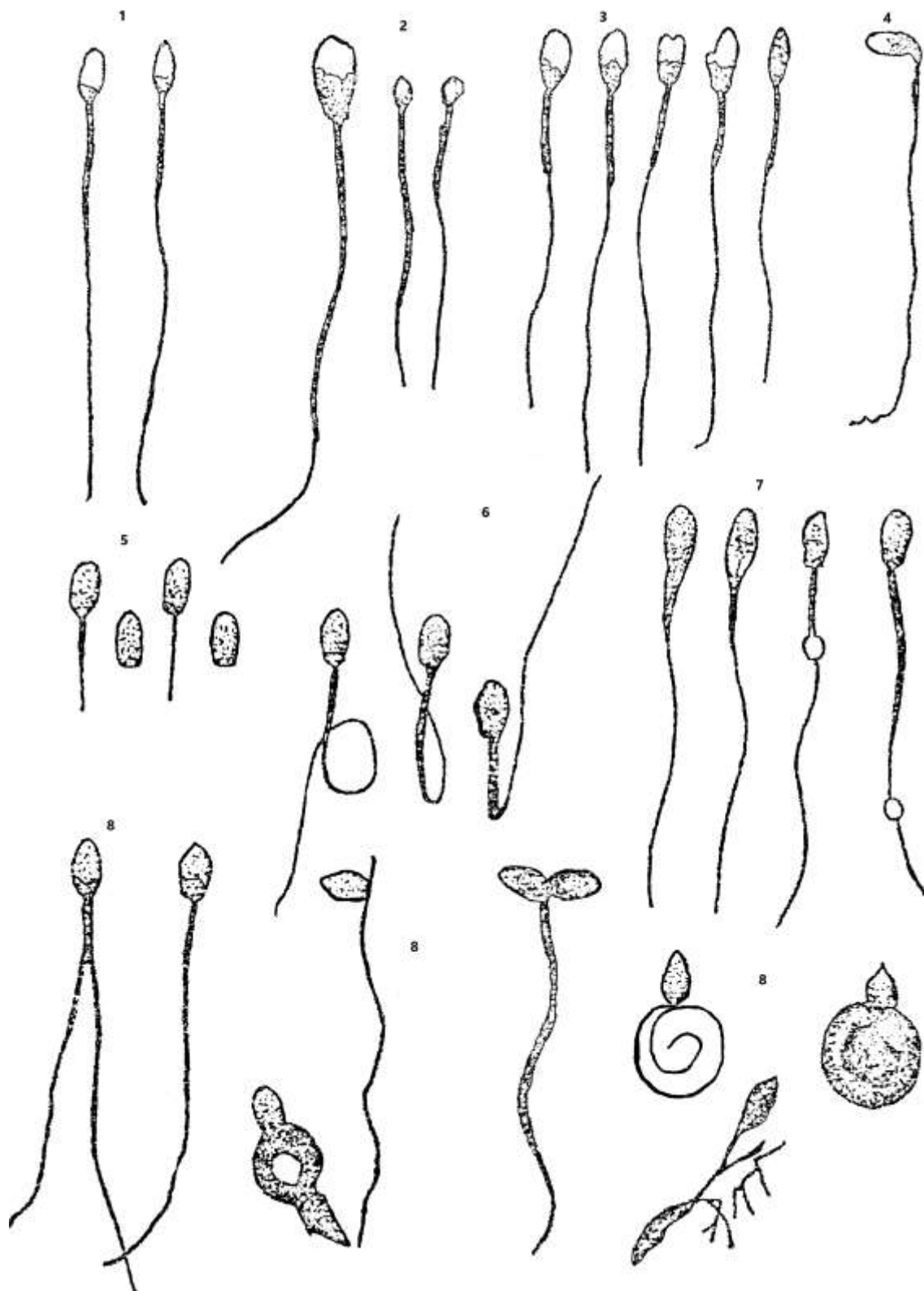


Рисунок 25 – Нормальные и патологические формы спермиев:
 1 – нормальные; 2 – гигантские и карликовые; 3 – с деформацией головки;
 4 – с надломом шейки; 5 – отдельные головки (нормальные по форме) и бесхвостые
 спермии; 6 – с закручиванием хвоста; 7 – с каплей и утолщением;
 8 – прочие патологические формы [12]

Оогенез (Овогенез)

В яйцеклетке накапливаются питательные вещества, необходимые в дальнейшем для развития зародыша, поэтому яйцеклетка – это очень крупная клетка. Сохранение питательных веществ для будущего зародыша является основной целью, поэтому деление цитоплазмы несимметрично. Для того чтобы сохранить все запасы цитоплазмы и при этом избавиться от ненужного генетического материала, от цитоплазмы отделяются полярные тельца, которые содержат очень мало цитоплазмы, но позволяют поделить хромосомный набор. Полярные тельца отделяются при первом и втором делении мейоза.

Исходная клетка, из которой впоследствии образуется зрелая яйцеклетка, называется ооцитом первого порядка (рис. 26). После деления из него образуется ооцит второго порядка и первое полярное тельце. Затем происходит второе деление мейоза, в результате образуется гаплоидный оотид и второе полярное тельце. Первое полярное тельце за это время тоже успевает поделиться. Таким образом, всего получается три гаплоидных полярных тельца. В ооците происходят некоторые процессы созревания, и он превращается в яйцеклетку, которая содержит почти всю цитоплазму исходного ооцита, но гаплоидный набор хромосом. Эти хромосомы уже прошли рекомбинацию, т. е. если исходно клетки содержат одну хромосому от мамы, одну от папы, то в зрелой яйцеклетке в каждой хромосоме чередуются куски, полученные от одного и второго родителя.

Существенно отличается процесс созревания яйцеклетки. Во время эмбрионального развития млекопитающих возникает большое количество яйцеклеток, и к рождению самки в ее яичниках уже находится порядка 200–300 тысяч яйцеклеток, остановившихся на первой стадии деления мейоза. В период полового созревания яйцеклетки начинают реагировать на половые гормоны. Регулярные циклические изменения гормонов впоследствии вызывают созревание яйцеклетки – обычно одной, иногда двух или больше. Когда для лечения бесплодия женщине делают инъекции половых гормонов, чтобы индуцировать созревание яйцеклеток, избыток этих гормонов может привести к созреванию нескольких яйцеклеток, и как следствие этого – многоплодной беременности. Яйцеклетка созревает в пузырьке, называемом фолликулом [7, 11].

За всю жизнь у женщин современных индустриализованных стран созревает всего 400–500 яйцеклеток, у женщин традиционной культуры – в племенах охотников-собирателей – менее 200 штук.

Это связано с различиями в традиции деторождения: у европейских женщин рождается в среднем 1–2 ребенка, которых она кормит в среднем 3–5 месяцев (а известно, что лактация тормозит восстановление месячных циклов после родов), то есть у нее большой период времени остается для созревания яйцеклеток и прохождения менструальных циклов; в это же самое время у бушменов женщины рожают в среднем по 5 детей, они не делают абортов, в отличие от западных женщин, и они кормят грудью по 3–4 года, при этом овуляция тормозится, поэтому месячных циклов у них в 2 раза меньше, чем у западных женщин. Большое количество овуляторных циклов ведет к повышению риска заболевания репродуктивных органов у женщин, так как каждая овуляция связана с делением клеток, а чем больше делений – тем больше может возникнуть мутаций, ведущих к появлению злокачественных образований.

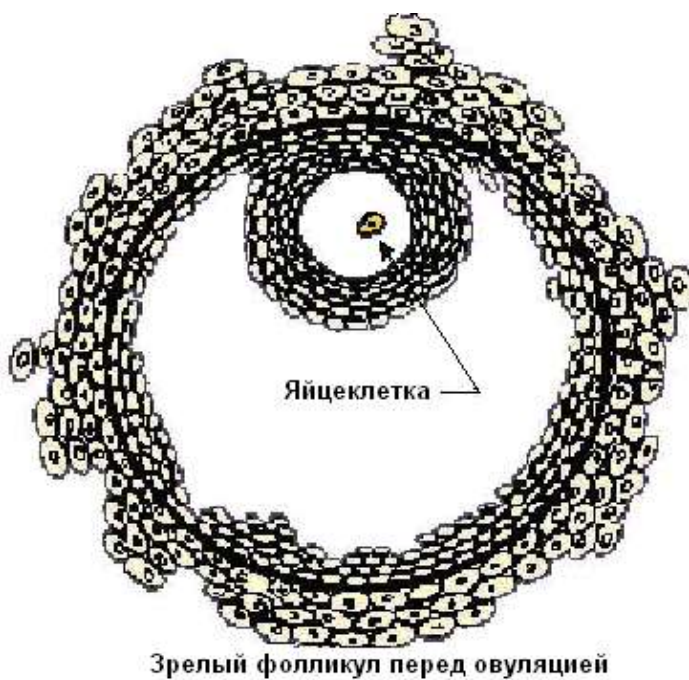


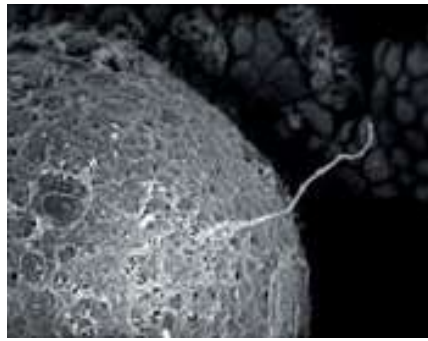
Рисунок 26 – Фолликул перед овуляцией

ОПЛОДОТВОРЕНИЕ

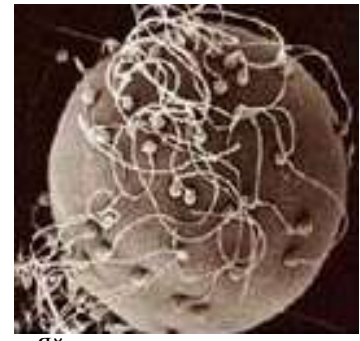
Процесс проникновения сперматозоидов в яйцеклетку называется оплодотворением. Яйцеклетка окружена несколькими оболочками, структура которых такова, что только сперматозоид собственного вида может попасть в яйцеклетку (рис. 27). После оплодотворения оболочки яйцеклетки меняются, и другие сперматозоиды уже не могут в нее проникнуть.



Яйцеклетка перед оплодотворением «лucidный венец» и одно полярно тельце



Оплодотворяемая яйцеклетка



Яйцеклетка и сперматозоиды моллюска

Рисунок 27 – Оплодотворение яйцеклетки
(<https://studydocs.ru/studfiles>)

У некоторых видов внутрь яйцеклетки могут проникнуть несколько сперматозоидов, но все равно в слиянии ядер участвует только один из них. При оплодотворении в яйцеклетку проникает только ядро сперматозоида, хвостик же вместе с митохондриями отбрасывается, и в клетку не попадает. Поэтому митохондриальную ДНК все животные наследуют только от матери. Оплодотворенное яйцо называют *зиготой* (от греч. «зиготос» – соединенный вместе).

Процесс оплодотворения складывается из трёх этапов: сближения гамет, активации яйцеклетки и слияния гамет.

В момент контакта сперматозоида с оболочкой яйцеклетки происходит *акросомная реакция*, во время которой под действием протеолитических ферментов акросомы яйцевые оболочки растворяются. Далее плазматические мембраны яйцеклетки и сперматозоида сливаются и через образующийся вследствие этого цитоплазматический мостик цитоплазмы обеих гамет объединяются. Затем в цитоплазму яйца переходит ядро и центриоль сперматозоида, а мембрана сперматозоида встраивается в мембрану яйцеклетки. Хвостовая часть сперматозоида у большинства животных тоже входит в яйцо, но потом отделяется и рассасывается, не играя какой-либо роли в дальнейшем развитии [24].

В результате контакта сперматозоида с яйцеклеткой происходит её активация. Она заключается в сложных структурных и физико-химических изменениях. Благодаря тому, что участок мембраны сперматозоида проницаем для ионов натрия, последние начинают поступать внутрь яйца, изменяя мембранный потенциал клетки. Затем в виде волны, распространяющейся из точки соприкосновения гамет, происходит увеличение содержания ионов кальция, вслед за этим, также волной, растворяются кортикальные гранулы. Выделяемые при

этом специфические ферменты способствуют отслойке желточной оболочки (она затвердевает), – это оболочка оплодотворения. Все описанные процессы представляют собой так называемую *кортикальную реакцию*.

Яйцеклетка в момент встречи со сперматозоидом обычно находится на одной из стадий мейоза, который заблокирован с помощью специфического фактора. В большинстве случаев блок мейоза снимается после активации яйцеклетки вследствие оплодотворения. В то время как в яйцеклетке завершается мейоз, ядро сперматозоида, проникшее в неё, видоизменяется. Оно принимает вид интерфазного, а затем профазного ядра. За это время удваивается ДНК, и мужской пронуклеус получает количество наследственного материала, соответствующего $2c$ (c – количество ДНК), т. е. содержит гаплоидный набор редуцированных хромосом.

Ядро яйцеклетки, закончившее мейоз, превращается в женский пронуклеус, также приобретая $2c$. Оба пронуклеуса проделывают сложные перемещения, затем сближаются и сливаются (синкарион), образуя общую метафазную пластинку. Это и есть момент окончания слияния гамет – сингамия. Первое митотическое деление зиготы приводит к образованию двух клеток зародыша (бластомеров) с набором хромосом $2n2c$ (n – число хромосом, c – количество ДНК) в каждом.

Партеногенез – развитие без оплодотворения. В случае естественного партеногенеза развитие идёт на основе цитоплазмы и пронуклеуса яйцеклетки. Он обнаружен у коловраток, пчёл, ос, скальных ящериц Армении.

Естественный партеногенез чаще всего случается при незавершённом оплодотворении, т. е. в тех случаях, когда имела место активация яйцеклетки, но ядро сперматозоида не участвовало в оплодотворении. В активированных яйцах используется информация только женского пронуклеуса. Такой вид партеногенеза называется *гиногенезом*. При искусственном партеногенезе можно удалить женский пронуклеус, тогда развитие осуществляется только за счёт мужских пронуклеусов – *андрогенез*.

Искусственный партеногенез возможен, по-видимому, у всех животных.

После оплодотворения происходит деление клетки, восстановившей диплоидный набор хромосом. Первое и несколько последующих делений яйцеклетки происходят без увеличения размера клеток, поэтому процесс называется дроблением яйцеклетки.

Эмбрион (греч. «зародыш») – ранняя стадия развития живого организма от начала дробления яйцеклетки до выхода из яйца или из материнского организма (в акушерстве, в отличие от эмбриологии, термин «эмбрион» используют только для первых 8 недель развития, после 8-й недели его называют плодом).

Эмбриогенез (эмбриональное развитие) является частью онтогенеза (индивидуального развития) – развития организма от образования зиготы до его смерти. *Эмбриогенез* – это процесс, в котором презумптивные зачатки занимают свои дефинитивные места.

При развитии эмбриона ланцетника образуется бластула (рис. 28) (полый клеточный шарик), из которой получается двуслойная гастрюла путем инвагинации (впячивания) одной стороны бластулы внутрь.

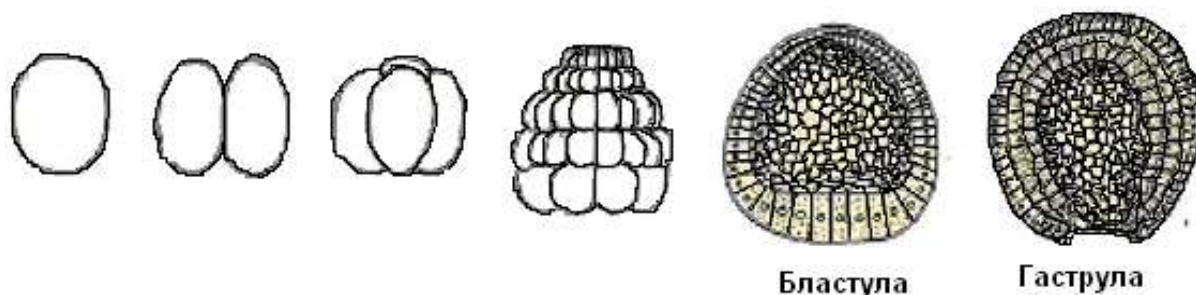


Рисунок 28 – Дробление и гастрюляция яйца ланцетника [7,20]

У млекопитающих процесс происходит несколько иным образом. Дробление яйцеклетки у них приводит к образованию комочка клеток, называемого морулой. Морула подразделяется на внутреннюю часть, из которой потом развивается сам зародыш, и наружную часть, образующую полый пузырек, называемый трофобластом. Дальнейшее развитие приводит к формированию трехслойного зародыша, состоящего из внутреннего слоя – энтодермы, внешнего слоя – эктодермы, и третьего слоя между ними – мезодермы. Из каждого слоя впоследствии образуются определенные ткани и органы.

ПРИМЕРЫ РЕШЕНИЯ ЗАДАЧ

Задача 1: Для соматической клетки животного характерен диплоидный набор хромосом. Определите хромосомный набор (n) и число молекул ДНК (c) в клетке перед мейозом I, в профазе и телофазе мейоза II. Объясните результаты в каждом случае.

Решение: Если в соматической клетке набор $2n2c$, то в интерфазе перед мейозом I происходит удвоение ДНК, набор хромосом – $2n$, число ДНК – $4c$ (формула $2n4c$). В результате первого деления мейоза происходит редукция (уменьшение количества хромосом), получаются 2 гаплоидные клетки с формулой $n2c$, эти клетки сразу вступают в профазу мейоза II, поэтому в этой фазе формула клетки сохраняется – $n2c$. В процессе мейоза II расходятся хроматиды (молекулы ДНК) и в телофазе мейоза II формула клетки будет – nc .

Ответ: перед мейозом – $2n2c$, в профазе мейоза II – $n2c$, в телофазе мейоза II – nc .

Задача 2: Общая масса всех молекул ДНК в 46 хромосомах одной соматической клетки человека составляет около $6 \cdot 10^{-9}$ мг. Определите, чему равна масса всех молекул ДНК в сперматозоиде и соматической клетке перед началом деления и после ее окончания. Ответ поясните.

Решение: Сперматозоид – это гаплоидная клетка (n) с половинным набором хромосом, значит масса ДНК в сперматозоиде в 2 раза меньше, чем в соматической клетке, и равна $3 \cdot 10^{-9}$ мг. Соматическая клетка ($2n$) делится митозом. Перед началом деления в исходной соматической клетке количество ДНК удваивается и масса равна $2 \times 6 \cdot 10^{-9} = 12 \cdot 10^{-9}$ мг. После окончания митоза получают две дочерние клетки одинаковые с материнской, т.е. с массой ДНК – $6 \cdot 10^{-9}$ мг.

Ответ: масса ДНК в сперматозоиде – $3 \cdot 10^{-9}$ мг, перед митозом – $12 \cdot 10^{-9}$ мг, после митоза – $6 \cdot 10^{-9}$ мг

Задача 3: Соматические клетки дрозофилы содержат 8 хромосом. Как изменится число хромосом и молекул ДНК в ядре при гаметогенезе перед началом деления и в конце телофазы мейоза I? Объясните результаты в каждом случае.

Решение: Перед началом деления число хромосом не изменяется, а число ДНК удвоилось за счет репликации, поэтому число хромосом = 8, молекул ДНК = 16; в телофазе мейоза I число хромосом и ДНК уменьшается в 2 раза, так как мейоз I редукционное деление, в конце телофазы мейоза I число хромосом = 4, молекул ДНК = 8.

Ответ: перед началом деления число хромосом = 8, молекул ДНК = 16, в конце телофазы мейоза I – число хромосом = 4, молекул ДНК = 8.

Задача 4: Какие гаметы и в каком соотношении образуются из сперматоцита I порядка с набором $2A+XY$ при нерасхождении половых хромосом в двух делениях мейоза

Решение: При нерасхождении половых хромосом в первом мейотическом делении из сперматоцита I порядка с набором хромосом $2A+XY$ образовалось два сперматоцита II порядка с набором $A+XY$ – 24 хромосомы и $A+O$ – 22 хромосомы. По условию задачи произошло нерасхождение хроматид половых хромосом и во втором делении мейоза, поэтому из сперматоцита II порядка с набором $A+XY$ образуется две сперматиды с набором $A+XXYY$ – 26 хромосом, и $A+O$ – 22 хромосомы. Из сперматоцита II порядка с набором $A+O$ формируется две одинаковые сперматиды с набором $A+O$ – 22 хромосомы. В итоге образуется два типа гамет: $A+XXYY$ с вероятностью 25% и с набором $A+O$ с вероятностью 75%.

Ответ: из сперматоцита I порядка с набором хромосом $2A+XY$ при нерасхождении половых хромосом в анафазе двух делений мейоза образуется 2 вида гамет: $A+XXYY$ (26 хромосом) с вероятностью 25% и $A+O$ (22 хромосомы) с вероятностью 75% [2,16]

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ

1. Объясните, в чем состоят принципиальные различия между прокариотическими и эукариотическими клетками.
2. Чем отличаются растительные и животные эукариотические клетки?
3. Расскажите о морфологическом и химическом строении хромосом.
4. Что представляет собой хроматин, эухроматин и гетерохроматин?
5. В чем состоит отличие между рутинной и дифференциальной окраской хромосом?
6. Что такое кариотип, чем он характеризуется?
7. В рабочей тетради составьте кариограмму на основании метафазной пластинки. Определите вид и пол.
8. Проанализируйте и оформите в виде таблицы принципиальное сходство и различие процессов митоза и мейоза.
9. Расскажите об интерфазе клеточного цикла (период G_1 , S , G_2).
10. Какими процессами характеризуется профазы 1 мейоза?
11. Проанализируйте и оформите в виде таблицы принципиальное сходство и различие процессов сперматогенеза и оогенеза.
12. Дайте определение термину «акросома», расскажите о её роли в оплодотворении. К чему приводит повреждение акросомы?
13. Назовите формы атипичных сперматозоидов, почему они могут возникать и на каких стадиях сперматогенеза?
14. Определите число аутосом и половых хромосом, содержащихся в соматических клетках и зрелых гаметах следующих организмов: 1) плодовой мушки дрозофилы; 2) козы; 3) крупного рогатого скота; 4) человека.
15. В случае человека, имеющего в соматических клетках 46 хромосом, можно условно обозначить хромосомный набор лиц женского пола формулой $44A+XX$, а лиц мужского пола $44A+XY$ (символ A обозначает «аутосомы»). Пользуясь этой символикой, запишите формулы для хромосомных наборов зрелых половых клеток (гамет), образующихся у мужчин и женщин.
16. По аналогу с предыдущим заданием сделайте символические обозначения хромосомных наборов соматических клеток и гамет самок и самцов следующих млекопитающих: свиньи ($2n=40$); кролика ($2n=44$); шимпанзе ($2n=48$).
17. Составьте схему распределения хромосом (и содержания в

них генов) во время митотического цикла для гипотетической клетки, содержащей две пары гомологичных хромосом ($2n=4$). Гетерологичные хромосомы изобразите так, чтобы были видны их морфологические различия, и маркируйте их символами разных вариантов генов (А-а, В-в).

18. Объясните, почему яйцеклетки и сперматозоиды содержат в два раза меньше ДНК, чем соматические клетки организма.

19. Определите, сколько сперматозоидов и с каким числом хромосом образуется из одной сперматогонии у самцов мыши ($2n=40$), кролика ($2n=44$) и крупного рогатого скота ($2n=60$). Сколько яйцеклеток и с каким числом хромосом может образоваться у самок этих животных из одной оогонии? Сколько аутосом и половых хромосом будет находиться в одной гамете самца и самки мыши, кролика, крупного рогатого скота?

20. Определите число аутосом и половых хромосом в соматической и зрелой половой клетке мужчины и женщины (у человека $2n=46$). Установите вероятность существования женских и мужских гамет, содержащих X-хромосому, либо Y-хромосому.

21. Составьте упрощённую схему распределения хромосом (и содержания в них генов) для гипотетического организма, имеющего четыре пары гомологичных хромосом ($2n=8$).

22. Сколько зрелых яйцеклеток дадут 100 оогоний в процессе оогенеза?

23. Сколько яйцеклеток могут дать 100 ооцитов 1 порядка в оогенезе?

24. В ядрах клеток слизистой оболочки кишечника позвоночного животного 20 хромосом. Какое число хромосом и ДНК будет иметь ядро яйцеклетки и зиготы этого животного? Поясните ответ.

25. В первичной половой клетке самки кролика 22 хромосомы. Сколько хромосом и молекул ДНК будет содержать ооцит в фазе роста, яйцеклетка и направительные тельца в конце фазы созревания оогенеза.

26. Соматические клетки крупного рогатого скота содержат 60 хромосом. Как изменится число хромосом и молекул ДНК в ядре при гаметогенезе перед началом деления и в конце телофазы мейоза I? Объясните результаты в каждом случае.

27. Какие гаметы и в каком соотношении образуются из ооцита I порядка с набором ССААХХ при нерасхождении половых хромосом

в анафазу I деления мейоза, а второй пары аутосом во втором делении мейоза? Указать число хромосом в клетках.

28. Какие гаметы и в каком соотношении образуются из ооцита I порядка с набором DDNNSSXX при нерасхождении всех аутосом в первом делении мейоза? Указать число хромосом в клетках.

29. Какие гаметы и в каком соотношении образуются из ооцита I порядка с набором BBEEXX при нерасхождении половых хромосом в двух делениях мейоза? Указать число хромосом в клетках.

ТЕРМИНОЛОГИЧЕСКИЙ СЛОВАРЬ

Акросома (греч. «акрон» – вершина, конец + сома), перфораторий – копьевидный или чашевидный органоид сперматозоида, расположенный на вершине его головки. В момент соприкосновения с яйцом содержащиеся в А. ферменты растворяют яйцевые оболочки и сперматозоид проникает в яйцо. А. имеется не у всех животных. Ее нет у некоторых кишечнополостных, плоских червей, части групп насекомых и костистых рыб.

Акроцентрическая хромосома – хромосома, у которой центромера находится вблизи одного из концов, при этом одно из плеч хромосомы длинное, другое короткое.

Амитоз (а. . .+ греч. «митоз» – нить) – прямое деление ядра (а затем и клетки, но иногда делится только ядро) путем деления ядрышка с последующей перетяжкой всего тела ядра без образования хромосом и ахроматинового веретена, как это наблюдается при митозе. При А., в отличие от митоза, не обеспечивается равномерное распределение генетического материала каждой хромосомы между двумя дочерними клетками. Иногда при делении только ядра в ходе А. образуются многоядерные клетки. А. встречается у некоторых простейших, а также в клетках ряда специализированных тканей (например, хрящевой, соединительной) и при патологических разрастаниях, в частности, раковых. У высокоорганизованных организмов отличают А. двух типов: а) приводящий к образованию многоядерных (например, в эпителии, печени), далее не делящихся митотических, стареющих и погибающих клеток и б) приводящий к разделению одной клетки надвое (в хряще, рыхлой соединительной ткани) с образованием изогенных групп клеток, происходящих от одной материнской. Такие клетки также лишены способности делиться митотически. А. встречается реже митотического деления.

Анафаза – третья стадия митоза или мейоза, во время которой хромосомы расходятся к противоположным полюсам клетки.

Андрогенез (греч. «андрос» – мужчина + . . . генез) – развитие яйцеклетки с ядром только мужского происхождения, образовавшегося в яйцеклетке в момент, когда материнское ядро уже почему-либо погибло, из ядер двух сперматозоидов (один сперматозоид, несущий гаплоидный набор хромосом, не может дать начало вполне жизнеспособному зародышу).

Анэуплоидия – геномная мутация, при которой в соматических клетках изменено число некоторых хромосом: имеются «лишние» или отсутствуют отдельные хромосомы.

Аппарат митотический – совокупность ахроматинового веретена и центриоли.

Аутосома (греч. «аутос» – сам + сома) – хромосома, морфологически идентичная со своей гомологичной парой. Все обычные – неполовые хромосомы.

Бластодерма – многоядерная стадия эмбриогенеза, результат деления ядер, не сопровождающийся делением цитоплазмы зиготы.

Бластоциста – одна из стадий эмбриогенеза млекопитающих, состоит из 64 клеток, организованных в два слоя, внешний из которых называется трофобластом; способна к имплантации в стенку матки.

Вакуоль (франц. «вакуоле» от лат. «вакуус» – пустой) – полость в протоплазме клетки, ограниченная мембраной и заполненная клеточным соком с сопровождающими включениями; выполняет пищеварительную (пищеварительные В., содержащие ферменты), выделительную (сократительные В.) функции, регулируют осмотическое давление и т. п.

Веретено – 1) собранные в пучок эллипсоидальной формы нити в эукариотических клетках, участвующие в расхождении гомологичных хромосом или сестринских хроматид в процессах мейоза и митоза; 2) структура в клетках эукариот, состоящая из ахроматических (не содержащих ДНК) нитей, которая осуществляет движение хромосом в метафазах и анафазах митоза и мейоза.

Гамета (греч. «гамете» – жена, «гаметес» – муж) – половые, или репродуктивные клетки с гаплоидным (одинарным) набором хромосом – женские (яйца, или яйцеклетки) и мужские (сперматозоиды, спермии, живчики). Г. обеспечивают передачу наследственной информации от родителей потомкам. При слиянии разнополых гамет развивается новая особь (иногда группа особей) с наследственными признаками обоих родителей, распределяющимися по законам Менделя. Г. одинаковой величины называют изогаметами, неодинаковой – анизогаметами, более крупные – макрогаметами, более мелкие – микрогаметами. В результате слияния разнополых Г. образуется диплоидная зигота. Развитие организма из неоплодотворенной Г. – партеногенез.

Гаметогенез (гамета + . . . генез) – процесс образования и развития половых клеток – гамет – женских (оогенез) и мужских (сперма-

тогенез). Г. происходит в результате многих перестроек, иногда (у растений) очень сложным способом, но всегда в конечном итоге образуются гаплоидные гаметы.

Гаплоид (греч. «гапλος» – одиночный, простой + греч. «эйдос» – вид) – клетка (ее ядро) или особь с одинарным (гаплоидным) набором непарных хромосом, образующимся в результате редукционного деления (мейоза). Гаплоидны половые клетки (гаметы), некоторые стадии развития организмов, обычно размножающиеся бесполом путем (водоросли, грибы). У большинства животных и человека гаплоидны только половые клетки.

Гастрюла – стадия эмбрионального развития, характеризуемая началом движения клеток и инициацией органогенеза.

Гетерохроматин (гетеро. . . + хрома. . .) – вещество хромосом, сохраняющее компактную (спирализованную) структуру в покое ядре и в процессе клеточного деления. Участкам структурного Г. свойственна адгезия (слипание) сестринских хроматид. Функция Г. пока окончательно не выяснена.

Гиногенез (греч. «гинея» – женщина + . . . генез) – развитие яйцеклетки с ядром только женского происхождения без участия при дроблении ядра проникшего сперматозоида. Он лишь стимулирует деление женского ядра. Форма полового размножения – противоположность андрогенеза. Наблюдается у некоторых круглых червей и рыб. При Г. возникает организм с гаплоидным набором хромосом, имеющий лишь материнские признаки.

Гликокаликс (греч. «гликис» – сладкий + лат. «каллюм» – толстая кожа) – наружный слой клетки животного организма. Г. лежит над клеточной мембраной и непосредственно связан с внешней средой клетки. По химическому составу Г. состоит из полисахаридов и белков. Имея очень малую толщину (меньше 1 мкм), Г. не выполняет опорной функции, подобно клеточным стенкам растений. В Г. происходит внеклеточное пищеварение и располагаются многие рецепторы клетки.

Гомологичные хромосомы – хромосомы (или их сегменты), идентичные по структуре составляющих их локусов; в эволюционном смысле – хромосомы, сходные в различных организмах в силу их происхождения от общего предка.

Динеины – группа моторных белков, способных перемещаться по поверхности микротрубочек цитоскелета, и трансформирующей химическую энергию, содержащуюся в АТФ, в механическую энер-

гию движения, перенося грузы (cargo) – везикулы, митохондрии и др. Динеины движутся по микротрубочкам от плюс-концов к минус-концам, которые, как правило, закреплены в районе клеточного центра (ЦОМТ). Белки, транспортирующие грузы в обратном направлении – кинезины.

Интерфаза – отрезок митотического цикла между окончанием одного митоза и началом следующего. Состоит из трех стадий: пресинтетической (G1), синтеза ДНК (S), постсинтетической (G2).

Кариотип – хромосомный набор клетки или организма, характеризуется числом, размером и конфигурацией хромосом.

Кариотипирование – определение числа и анализ структуры митотических хромосом с использованием дифференциальных методов окрашивания, позволяющих идентифицировать все хромосомы набора.

Клеточный цикл – цикл развития индивидуальной клетки.

Конъюгация хромосом – соединение гомологичных хромосом, чаще всего наблюдаемое в профазе мейоза.

Мейоз – 1) два последних клеточных деления в гаметогенезе, в результате которых образуются гаплоидные половые клетки. В профазе 1 деления происходит конъюгация хромосом с последующим расхождением их в разные дочерние клетки. У многих видов в мейозе во время конъюгации хромосом имеет место кроссинговер; 2) два последовательных деления ядра клетки, сопровождаемых лишь одним циклом репликации хромосом, в результате чего образуются четыре гаплоидные клетки.

Метацентрическая хромосома – хромосома, у которой центромера расположена приблизительно в середине.

Митоз – 1) непрямоe деление клетки, завершающее митотический цикл, в результате митоза дочерние клетки получают идентичную генетическую информацию, ее распределение осуществляется посредством цикла компактизации – расщепления декомпактизации хромосом, каждая из которых вступает в митоз в виде двойной структуры, состоящей из сестринских хроматид (молекул ДНК); 2) деление ядра, следующее за репликацией хромосом, в результате чего дочерние ядра содержат то же число хромосом, что и родительские.

Митотический цикл – промежуток времени между окончанием одного клеточного деления – митоза – и окончанием последующего митоза. Состоит из митоза и интерфазы.

Оогенез – процесс дифференцировки клеток зародышевой линии, сопровождаемый мейозом и приводящий к образованию зрелой яйцеклетки.

Оогоний – примордиальная зародышевая клетка, дающая при митозе начало ооцитам, из которых путем мейоза развиваются полярные тельца и яйцеклетка.

Оплодотворение – слияние двух гамет противоположного пола с образованием зиготы.

Политенная хромосома – интерфазная хромосома, прошедшая большое количество циклов репликации, не сопровождавшихся делением ядра, в результате чего хромосомные нити остались соединенными бок о бок, образуя гигантские хромосомы, проявляющие характерную поперечную исчерченность при специфическом окрашивании.

Половой хроматин – компактная темноокрашенная хроматиноглыбка, обычно располагающаяся на периферии ядра. Представляет собой генетически неактивную X-хромосому у млекопитающих.

Половые хромосомы – пара хромосом, отличная по структуре и функциям от аутосом и имеющая отношение к генетическому механизму определения пола.

Полярные тельца – мелкие клетки, образующиеся при мейозе в оогенезе и не развивающиеся в функциональную яйцеклетку.

Прокариоты – простейшие одноклеточные организмы (бактерии и сине-зеленые водоросли), не имеющие ядерной мембраны и окруженные элементарными мембранами органелл, генетический материал прокариот расположен в нуклеотиде – примитивном эквиваленте ядра эукариот.

Протопласт – растительная или микробная клетка, лишенная клеточной стенки.

Профаза – первичная стадия митоза и мейоза, в которой хромосомы конденсируются и становятся различимыми в световом микроскопе.

Рибосома – органелла, состоящая из двух субъединиц, построенных из РНК и белков. Рибосомы синтезируют полипептиды, кислотная последовательность которых определяется последовательностью нуклеотидов в молекулах м-РНК.

Соматические клетки – клетки тканей многоклеточных организмов, не являющихся половыми.

Сперматиды – клетки, образуемые в результате мейоза в процессе сперматогенеза и развивающиеся в конечном счете в спермато-

зоиды. Сперматогенез – процесс дифференциации зрелых клеток спермы из недифференцированных клеток зародышевой линии, включающий процесс мейоза.

Сперматогоний – примордиальные зародышевые клетки, дающие в процессе митоза начало сперматоцитам, из которых путем мейоза развиваются сперматозоиды.

Телофаза – четвертая, заключительная, стадия митоза и мейоза.

Телоцентрическая хромосома – хромосома, у которой центромера расположена на конце.

Фагоциты – белые клетки крови, поглощающие и разрушающие бактериальные и другие клетки, несущие на поверхности комплекс антиген-антитело.

Хиазма – Х-образная структура, возникающая вследствие кроссинговера после начала расхождения гомологичных хромосом в профазе I мейоза.

Хроматиды – две продольные субъединицы дублированной хромосомы, которые становятся видимыми при митозе или мейозе.

Хроматин – материал, выявляемый в ядре клеток по способности к специфическому окрашиванию, состоящий из ДНК гистонных и негистонных белков.

Хромосомы – нуклеопротеиновые нитевидные структуры клеточного ядра, имеющие сродство к основным красителям. Наблюдаются и идентифицируются во время митоза и мейоза. Основной осевой компонент хромосом – гигантская непрерывная молекула ДНК, которая в линейном порядке содержит гены и генетические регуляторные последовательности.

Центромера, или первичная перетяжка – участок хромосомы эукариот, к которому прикрепляются нити веретена. Центромера соединяет в профазе и метафазе митоза сестринские хроматиды.

Эухроматин – область хромосомы или целая хромосома, имеющая нормальное сродство к красителям и проходящая нормальный цикл спирализации.

Ядро – органелла эукариотической клетки, окруженная мембраной и содержащая хромосомы.

Ядрышко – органелла ядра эукариот, связанная с участком хромосомы, содержащим гены р-РНК.

Яйцеклетка – гамета женского типа [14].

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Биология: современная иллюстрированная энциклопедия / под ред. А.П. Горкина. – Москва: Росмэн-Пресс, 2006. – 560 с.
2. Викторова, Т.В. Сборник задач по медицинской генетике и биологии: учебное пособие / Т.В. Викторова, С.М. Измайлова, Д.Н. Куватова [и др.]. – Уфа: Изд-во ГБОУ ВПО БГМУ Минздрава России, 2015. – 116 с.
3. Горбунова, В.Н. Клиническая генетика: учебник / В.Н. Горбунова, Д.Л. Стрекалов, Е.Н. Суспицын, Е.Н. Имянитов. – Санкт-Петербург: Фолиант, 2015. – 400 с.
4. Гусейнова Н.Т., Мамедова Р.Ф. Клетка – основа жизни на земле // Universum: химия и биология: электрон. научн. журн. – 2019. – № 11 (65). – URL: <https://7universum.com/ru/nature/archive/item/8094> (дата обращения: 18.01.2022).
5. Данилова, Л.В. Сперматогенез и его регуляция / Л.В. Данилова, Е.С. Габец. – Москва: Наука, 1983. – 98 с.
6. Дарлингтон, С.Д. Хромосомы. Методы работы / С.Д. Дарлингтон, Л.Ф. Ла Кур. – Москва: Атомиздат, 1980. – 216 с.
7. Иванов, И.Ф. Цитология, гистология, эмбриология: учебное пособие / И.Ф. Иванов, П.А. Ковальский. – Москва: Колос, 1969. – 695 с.
8. Инге-Вечтомов, С.Г. Генетика с основами селекции / С.Г. Инге-Вечтомов. – Москва: Высшая школа, 1989. – 591 с.
9. Коган, С.Л. Патология сперматогенеза / С.Л. Коган. – Ленинград: Медицина, 1969. – 215 с.
10. Медицинская генетика: учебник / под ред. Н.П. Бочкова. – Москва: ГЭОТАР-Медиа, 2014. – 224 с.
11. Ожин, Ф.В. Справочник по искусственному осеменению сельскохозяйственных животных: учебное пособие / Ф.В. Ожин, Г.В. Паршутин, И.И. Родин [и др.]. – Москва: Россельхозиздат, 1983. – 271 с.
12. Паршутин, Г.В. Искусственное осеменение сельскохозяйственных животных: учебное пособие / Г.В. Паршутин, Н.Н. Михайлов, И.Е. Козло. – Москва: Колос, 1983. – 223 с.
13. Райцина, С.С. Сперматогенез и структурные основы его регуляции / С.С. Райцина. – Москва: Наука, 1985. – 207 с.
14. Реймерс, Н.Ф. Популяционный биологический словарь / Н.Ф. Реймерс. – Москва: Наука, 1991. – 536 с.

15. Рузен-Ранге, Э. Сперматогенез у животных / Э. Рузен-Ранге. – Москва: Мир, 1980. – 254 с.
16. Сборник задач с решениями по общей биологии: учебное пособие / под ред. В.И. Голубцова. – Краснодар, ФГБОУ ВО КубГМУ Минздрава России, 2017. – 54 с.
17. Смирнов, В.Г. Цитогенетика / В.Г. Смирнов. – Москва: Высшая школа, 1991. – 247 с.
18. Соколова, Т.А. Цитогенетическая диагностика при онкогематологических заболеваниях: учебно-методическое пособие / Т.А. Соколова, Ю.В. Котловский, Е.В. Дубынина [и др.]. – Москва: Академия Естествознания, 2012.
19. Тейлор, Д. Биология в 3-х т. Т. 1: пер. с англ. / под ред. Р. Сопера. – 3-е изд. / Д. Тейлор, Н. Грин, У. Стаут. – Москва: Мир, 2005. – 454 с.
20. Тейлор, Д. Биология в 3-х т. Т. 3: пер. с англ. / под ред. Р. Сопера. – 3-е изд. / Д. Тейлор, Н. Грин, У. Стаут. – Москва: Мир, 2005. – 451 с.
21. Трофимова, И.Л. Малый практикум по цитогенетике: изучение кариотипа человека: учебно-методическое пособие / И.Л. Трофимова. – Санкт-Петербург: Изд-во СПбГЭТУ «ЛЭТИ», 2018. – 48 с.
22. Хроменкова, О.Б. Морфология хромосом. Кариотип человека: методические рекомендации / О.Б. Хроменкова. – Харьков: ХНМУ, 2012. – 16 с.
23. Щипков, В.П. Общая и медицинская генетика / В.П. Щипков, Г.Н. Кривошеина. – Москва: Издат. центр «Академия», 2003. – 256 с.
24. Ярыгин, В.Н. Биология. Т.1 / В.Н. Ярыгин, В.И. Васильева, И.Н. Волков [и др.]; под ред. В.Н. Ярыгина. – 3-е изд., стер. – Москва: Высшая школа, 2000. – 448 с.
25. Большая советская энциклопедия. – URL: <https://dic.academic.ru/contents.nsf/bse> [Электронный ресурс] (дата обращения: 26.01.2022).

ЦИТОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ

*Методические указания к лабораторным занятиям
и самостоятельной работе студентов*

Издание 2-е, исправленное и дополненное

Электронное издание

Четвертакова Елена Викторовна

Редактор Н.В. Крицына

Подписано в свет 10.03.2022. Регистрационный номер 22
Редакционно-издательский центр Красноярского государственного аграрного университета
660017, Красноярск, ул. Ленина, 117
e-mail: rio@kgau.ru