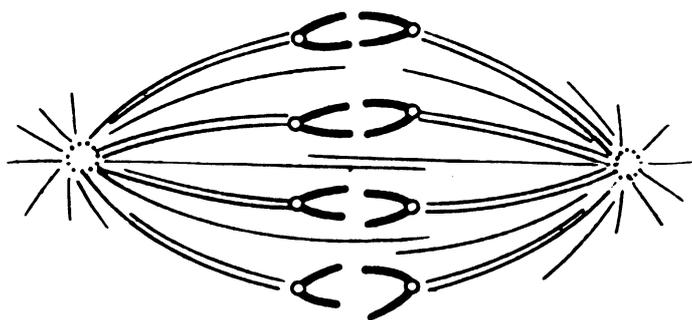


**Кемеровская государственная
медицинская академия**

Богданов В. Р.

МИТОЗ



Кемерово – 2001

МИНИСТЕРСТВО ЗДРАВООХРАНЕНИЯ РФ
КЕМЕРОВСКАЯ ГОСУДАРСТВЕННАЯ МЕДИЦИНСКАЯ АКАДЕМИЯ

Богданов В. Р.

МИТОЗ

Кемерово – 2001

Богданов В. Р. Митоз. Учебное пособие. Кемерово: КГМА, 2001. – 44 с.

В учебном пособии представлены современные взгляды на характер протекания митоза. Подробно рассмотрены морфофизиологические аспекты фаз митоза. Описание каждой фазы дополнительно произведено в виде формулы - краткой записи с помощью условных обозначений. Даны новые представления о роли митоза в организме, рассмотрен вопрос о митотическом кроссинговере. Пособие содержит сведения об открытии, начальном этапе изучения митоза, его связи с развитием генетики. Оно снабжено словарём использованных терминов. В приложении даны гистограммы и графики изменения ядерных характеристик в жизненном цикле клетки; схема последовательных изменений ядерного материала в митозе растительной клетки. Учебное пособие предназначено для студентов медицинских вузов, биологических факультетов университетов и других вузов, преподавателей вузов и школ. Оно будет полезно всем интересующимся проблемой клеточного деления.

Автор:

Богданов Вячеслав Романович, доктор биологических наук, профессор кафедры общей биологии с основами генетики и паразитологии Кемеровской государственной медицинской академии

Рецензенты:

Михеев Анатолий Георгиевич, доктор медицинских наук, профессор, заведующий кафедрой гистологии Кемеровской государственной медицинской академии

Лурье Семён Борисович, доктор биологических наук, профессор кафедры физиологии человека и животных Кемеровского государственного университета, член-корреспондент АН ВШ

Рекомендовано к печати Центральным методическим советом КГМА
30 мая 2001 г.

© Кемеровская государственная медицинская академия, 2001

© Богданов В.Р., 2001

Содержание

ОТКРЫТИЕ МИТОЗА	4
Митоз и генетика	7
Номенклатура фаз кариокинеза	8
МИТОЗ	8
Функциональные периоды митоза	8
Морфологические фазы митоза	8
Длительность фаз митоза	9
Профаза	9
А. События профазы, происходящие в ядре	9
Ранняя профаза	9
Средняя профаза	9
Поздняя профаза	10
Б. События профазы, проходящие в цитоплазме	10
Митотическое (ахроматиновое) веретено (МВ)	12
Химический состав митотического веретена	13
Итог профазы	14
Метафаза	15
Прометафаза	15
Собственно метафаза	16
Итог метафазы	17
Анафаза	17
Механизм расхождения хромосом	17
Кинезиновая гипотеза	18
Другие гипотезы передвижения хромосом в митозе	20
Телофаза	21
Реконструкция дочерних ядер	21
Цитокинез	22
Распределение органоидов в дочерние клетки	25
ЗНАЧЕНИЕ МИТОЗА	26
ФОРМЫ МИТОЗА	32
ПРИЧИНЫ КЛЕТОЧНОГО ДЕЛЕНИЯ	33
СЛОВАРЬ некоторых иностранных слов, использованных в тексте	37
ЛИТЕРАТУРА	40
ПРИЛОЖЕНИЯ	42
Кариокинез (схема)	42
Ядерные характеристики (график)	44
Формула митоза	44

"Посмотреть в микроскоп может
каждый, но лишь немногие могут
судить о виденном"
Феличе Фонтана (1720-1805)

ОТКРЫТИЕ МИТОЗА

Начиная с середины XIX века, многие исследователи отмечали, что во время деления клетки её ядро исчезает, а в последующем появляется вновь. Одним из первых это обнаружил Н.А.Варнек, изучавший в 1850 г. развитие прудовика и слизня. В живых (!) яйцеклетках этих животных после их оплодотворения он отметил исчезновение ядерной оболочки и преобразование ядра в светлое поле, которое впоследствии разделялось на две половины. Варнек не мог правильно истолковать полученные факты, его работа появилась слишком рано. Для обозначения этого феномена – исчезновения ядра, стали использовать термин – "**кариолизис**" (растворение ядра). Некоторые исследователи отмечали наряду с кариолизисом в протоплазме клеток какие-то сияния. Одним из первых, кто отметил исчезновение ядра, также был В.Гофмейстер, который в 1867 г. свидетельствовал о полном морфологическом уничтожении материнского ядра и его последующего появления в форме дочерних ядер во время деления клетки. Следует отметить, что к этому моменту в биологии уже твёрдо установилось представление о непрерывном развитии клеток путём деления. Этому способствовали работы таких авторитетных исследователей как Гуго Моль (1805-1872), Роберт Ремак (1815-1865), Рудольф Вирхов (1821-1902) и другие. Ремак, например, полагал, что делению клетки предшествует разделение ядрышка, а затем и ядра. Его схема деления клетки очень напоминала схему amitotического деления клетки.

Считается, что впервые описал митоз зоолог Антон Шнейдер из Гессена в 1873 г. Описывая дробление яиц у равноресничного червя и двуустки (плоских червей), он представил процесс, который в последующем был назван **кариокинезом**. Он использовал термин "экваториальная плоскость" и видел митозы не только при дроблении, но и на других стадиях развития. Исследователь не придавал особого значения своему открытию, полагая, что отмеченные им особенности присущи только плоским червям. Это обстоятельство в немалой мере способствовало тому, что открытие Шнейдера прошло незамеченным. Второе по времени описание кариокинеза в животных клетках принадлежит Отто Бючли (1848-1920), выдающемуся немецкому зоологу. В 1874 г. он опубликовал статью, посвящённую первым стадиям развития яиц круглых червей и улиток, где он описал, не приводя рисунков, образование веретенообразного тела, состоящего из тонких нитей (митотическое веретено). Посредине этого образования он обнаружил ряд "зёрнышек" (хромосомы) и отметил, что "зернышки" делились

основанная на наблюдении слияния ядер гамет во время оплодотворения, была сформулирована Оскаром Гертвигом (1849-1922) и Страсбургером. Независимо от них она была, как уже указывалось, разработана Августом Вейсманом (1834-1914) в его учении о зародышевой и соматической плазме. А так как при митозе (кариокинезе) единственным производным исчезающего ядра является хромосома, то на ней и сосредоточилось внимание цитологов. Термин "**хромосома**" был введён в науку в 1888 [1883(?)]г. Вильгельмом Вальдейером (1836-1921).

Номенклатура фаз кариокинеза. Современная номенклатура фаз кариокинеза установилась на основании работ Эдуарда Страсбургера и Мартина Гейденгана. В 1884 г. Страсбургер предложил термины "**профаза**", "**метафаза**", "**анафаза**", "**гаплоидное**" и "**диплоидное**" число хромосом, а Гейденгайн в 1894 г. ввёл термин "**телофаза**". Классическая форма митоза постепенно выкристаллизовалась благодаря исследованиям выдающихся учёных-биологов XIX века: Вальтера Флемминга, Карла Рабля (1853-1917), Германа Фоля (1845-1892), Эдуарда ван-Бенедена (1845-1910) и других. Э. ван-Бенеден предложил для изучения кариокинеза (митоза) удачный объект – яйца лошадиной аскариды, отличавшиеся крупной величиной, малым числом хромосом и наличием большого количества разнообразных стадий.

МИТОЗ

Функциональные периоды митоза. С функциональной точки зрения процесс митоза можно разграничить на три периода: 1. **Период реорганизации**, в течение которого из клеточных материалов, образованных в интерфазе строятся структурные элементы делительного процесса (хромосомы, ахроматиновый аппарат). Одновременно с этим идёт разрушение ряда клеточных структур, свойственных интерфазной, "покоящейся" клетке (ядрышка, ядерной оболочки и др.) 2. **Период деления и движений**. Он составляет основу митотического процесса и охватывает метафазу и анафазу. 3. **Период реконструкции**. На протяжении этого периода исчезают структуры, характерные для делящейся клетки и восстанавливается строение, типичное для покоящейся клетки. В это же время происходит цитокинез (деление цитоплазмы).

Морфологические фазы митоза. С морфологических позиций в митозе выделяют четыре основные фазы – профазу, метафазу, анафазу, телофазу. Границы между этими фазами установить очень трудно, так как митоз – процесс непрерывный и характеризуется постепенным (плавным) переходом одного явления в другое. Единственная фаза, имеющая относительно чёткое начало, это анафаза – начало движения хромосом к полюсам. Длительность фаз различна; наиболее короткой является анафаза (Табл. 1).

Таблица 1. Длительность фаз митоза

Объект	Продолжительность (мин)			
	Профаза	Метафаза	Анафаза	Телофаза
Клетки саркомы Иосида	14	31	4	21
Клетки культуры селезёнки мыши	20-35	6-15	8-14	9-26
Клетки эндосперма гороха	40	20	12	110
Клетки эндосперма ириса	40-65	10-30	12-22	40-75

ПРОФАЗА

С целью упрощения изложения все события, протекающие в этот период митоза, удобнее разделить на две группы – события, происходящие в ядре (А) и идущие в цитоплазме (Б).

А. События профазы, происходящие в ядре.

1. Ранняя профаза. Хроматин преобразуется в тонкие длинные хромосомы, в которых только намечается малозаметное (на светооптическом уровне изучения) подразделение на хроматиды. Несмотря на то, что хромосомы уже двойные, в световой микроскоп они кажутся одинарными из-за плотного соединения хроматид. В ранней профазе в **центромерах** хромосом формируются **кинетохоры**. Каждый кинетохор представляет собой белоксодержащую пластинку (возможно, обладающую ферментативной активностью) размером около 0,25 мкм, состоящую из 1–2 плотных бесструктурных слоёв и промежуточных или рыхлых наружных тонкофибриллярных слоёв. Наружная часть кинетохора обладает способностью присоединяться к микротрубочкам веретена деления, а внутренняя часть соединена с нитями ДНК-протеидов хромосомы. Каждая хромосома ранней профазы содержит по два кинетохора, расположенных на двух противоположных участках центромеры хромосомы, каждый из которых соответствует отдельной хроматиде. Хроматиды, как правило, явно не отделены друг от друга. Ядерная характеристика, которая может быть дана с помощью изучения в световой микроскоп, в этот начальный период профазы – ранней профазы: **1{2n хромосом, 2n хроматид, 4с ДНК}**. Цифра **1**, стоящая перед фигурной скобкой, указывает на количество ядер в клетке в этот период митоза, а наличие фигурных скобок указывает о наличии видимой ядерной оболочки.

2. Средняя профаза характеризуется резким укорочением и утолщением хромосом за счёт их **спирализации**. Механизм спирализации точно не известен. Одновременно отмечается появление продольного разделения каждой отдельной хромосомы на две хроматиды, которые плотно соприкасаются друг с другом. Спирализация хромосом сопровождается выключением генов, т.е. прекращением их транскрипционной активности (прекращается синтез разных и-РНК, т-

количественно равноценного наследственного вещества (ДНК – "технологической документации") и достаточной мембранной организации (своеобразное "технологическое оборудование") потомству на основе реорганизации и перераспределения макромолекул и их комплексов в материнской клетке. Реорганизация во многом основана на самосборке, использующей механизмы, отличные от обычных ферментативных, и, следовательно, мало зависящие от актуальной активности генов. Самосборка не требует, как правило, притока энергии в форме макроэргических соединений, что важно в условиях дефицита макроэргов во все периоды митоза.

МЕТАФАЗА

В начале метафазы клетка имеет следующий вид. В центральной зоне клетки расположен клубок хромосом (обозначим его знаком *), в котором **2n хромосом, 4n хроматид, 4с ДНК, 2n центромер, 4n кинетохоров, L плеч хромосом**. Через этот клубок проходят нити МВ, тянущиеся от полюса к полюсу клетки. На каждом полюсе расположены по две центриоли, ориентированные перпендикулярно по отношению друг к другу. За пределами МВ расположены оставшиеся органоиды клетки и продукты их разборки. В метафазе выделяют **прометафазу** или **метакинез** и **собственно метафазу**.

В **прометафазе** происходит преобразование клубка хромосом в хромосомный диск – **метафазную пластинку (МП)**. Метакинетические движения хромосом связаны с присоединением нитей МВ к центромере каждой хромосомы. Механизм этих движений точно не установлен. Есть предположение, что, они обусловлены интенсивным ростом к полюсам хромосомных микротрубочек, формируемых двумя кинетохорами каждой хромосомы. По-видимому, конечные размеры каждой из двух хромосомных микротрубочек, идущих от одной хромосомы к противоположным полюсам клетки, одинаковы, что и определяет последующее центральное, экваториальное размещение отдельной хромосомы. Одинаковая длина хромосомных микротрубочек может быть связана с тем, что оба кинетохора одновременно и с одинаковой активностью производят сборку микротрубочек из тубулиновых протомеров. При этом следует допустить, что работа каждого из двух кинетохоров хромосомы заканчивается после совершения определённого, одинакового для обоих кинетохоров, числа соединительных актов. Другими словами, кинетохоры не только соединяют тубулины, но и считают их количество, выступая в роли компьютеров. Процесс самосборки тубулиновых нитей, регулируемый **центрами организации микротрубочек – кинетохорами**, начинается сразу после исчезновения ядерной оболочки, которая в профазе была препятствием поступлению тубулинов к кинетохорам. Рост хромосомных нитей направляется уже имеющимися непрерывными нитями МВ, идущими от полюса к полюсу.

Если посмотреть на метафазную пластинку с полюса, то заметно, что каждая хромосома напоминает **V-образную** фигуру, что связано с

расхождения хромосом и ненаступления анафазы) обычно изображены в учебниках и других пособиях. Как уже было сказано, каждая такая хромосома, по существу, является уже двумя, но с ещё неразделившейся общей центромерой. При взгляде на метафазную пластинку со стороны полюса делящейся клетки можно отметить, что наружные очертания всех хромосом образуют многоугольную фигуру, названную **материнской звездой**. Вследствие метафазных преобразований, приведших все хромосомы на единую "стартовую" позицию, создаются условия для синхронного расхождения дочерних хромосом к полюсам клетки.

Итог метафазы. В конце метафазы в клетке: **одна хромосомная пластинка (обозначим её символом \parallel) с $2n$ хромосом, $4n$ хроматид, $4c$ ДНК, $2n$ центромер, $4n$ кинетохоров и $2L$ плеч хромосом.** Формально можно считать, что в течение метафазы основные преобразования генома связаны с процессами: $(*) \rightarrow (\parallel)$ и $L \rightarrow 2L$.

АНАФАЗА

Это фаза передвижения дочерних хромосом к полюсам клетки, завершающаяся сегрегацией (изоляцией) двух идентичных наборов хромосом. В самом начале анафазы происходит два исключительно важных события: **1. Центромеротомия (расщепление) или удвоение материнской центромеры**, что сопровождается полным отделением сестринских хроматид друг от друга и исчезновением материнской хромосомы. Вновь образовавшиеся дочерние хромосомы имеют только одну хроматиду, в которой есть центромера и кинетохор. **2. Эквационное (выравнивающее) событие.** В момент образования сестринских однохроматидных хромосом происходит приведение в соответствие количеству ДНК ($4c$) числа хромосом ($4n$). В этот отрезок времени в клетке \parallel , **$4n$ хромосом, $4c$ ДНК, $4n$ хроматид, $4n$ центромер, $4n$ кинетохоров, $2L$ плеч.** Этот четвертый набор хромосом в составе двух параллельных хромосомных пластинок находится первоначально в плоскости экватора. Разделение центромеры приводит к немедленному расхождению дочерних хромосом к противоположным полюсам клетки. В конце анафазы на каждом полюсе сосредотачивается по половине общего набора хромосом клетки – \parallel , **$2n$, $2c$** (другие количественные характеристики хромосомного набора также уменьшены в два раза). При передвижении хромосомы сохраняют V-образную форму и направлены центромерным участком вперёд (к полюсу), а концами плеч - к экватору. Завершается анафаза остановкой хромосом (поздняя анафаза).

Механизм расхождения хромосом. Первоначально наиболее вероятной казалась гипотеза сократительных нитей, объясняющая расхождение хромосом сокращением тянущих нитей веретена, которые рассматривали как вариант актино-миозинового комплекса. Но иммунологически показано, что белки МВ и актин различны. Сократительная способность микротрубочек МВ не обнаружена ни одним из современных методов. Вторая гипотеза предполагает участие механизма полимеризации-деполимеризации (сборки - разборки)

хромосом, очень напоминает своей конфигурацией вторичную перетяжку, где располагается ядрышковый организатор, формирующий рибосомные частицы. Возможно, у древних эукариот ядрышковый организатор (зона расположения рибосомных цистронов ДНК) располагался в единственной перетяжке каждой хромосомы. В последующем она стала первичной перетяжкой хромосом современного вида, а её рибосомные цистроны перестали выполнять прежнюю роль из-за необходимости в обеспечении трансляции другими типами рибосомальных РНК и рибосомных белков: произошла замена прокариотных вариантов рибосом на эукариотические рибосомы. Эти последние программировались уже из новых цистронов, локализованных в других зонах некоторых хромосом (во вторичной перетяжке), а прежние ("прокариотные") "переквалифицировались" и стали выполнять кинетическую функцию, обеспечивая передвижение хромосом.

Интересно сравнить скорость передвижения анафазных хромосом со скоростью переноса хромосомы во время конъюгации бактерий. Хромосома бактерии длиной 5×10^6 оснований переносится за 90 мин. Скорость переноса постоянна, т. е. в каждую минуту транспортируется примерно 5×10^4 пар оснований. Это в 18,5 раз быстрее в сравнении со скоростью трансляции, которая почти равна скорости передвижения анафазных хромосом, и составляет 2700 нуклеотидов в мин (45 нуклеотидов/сек). Общее между перемещением анафазных хромосом, передвижением рибосом при трансляции и транспортировкой ДНК при конъюгации у бактерий не только в том, что передвигаются нуклеопротеидные образования, но и то, что это перемещение направленное и прямолинейное (при трансляции прямолинейность не всегда заметна). Это достигается с помощью специальных "направляющих" устройств: микротрубочек при митозе, микропилей при конъюгации и нити и-РНК при трансляционном перемещении рибосом. Участие АТФ в этих разных механизмах пока не доказано.

ТЕЛОФАЗА

Это период реконструкции ядер и разделения двуядерной клетки надвое (**цитотомия, цитокинез**). В телофазе можно выделить три взаимосвязанных и взаимообусловленных процесса: формирование дочерних ядер, цитокинез и реконструкционное распределение органоидов.

Реконструкция дочерних ядер. В начале телофазы делящейся диплоидной животной клетки на каждом её полюсе сосредоточены: одна хромосомная пластинка (больше напоминающую "дугу"), в составе которой $2n$ хромосом, $2c$ ДНК, и одна диплосома (две центриоли). В ранней телофазе, на каждом полюсе происходит преобразование хромосомной пластинки в хромосомный клубок: $2 (| \rightarrow *)$. В этом клубке боковые участки хромосом ориентированы на периферию и вокруг них начинается формирование новой ядерной оболочки из фонда микропузырьков, образовавшегося ещё в профазе. Затем к процессу

дочерними клетками не обязательно должно быть равным и поэтому при распределении органоидов и не отмечается той удивительной точности, которая достигается в разделении и распределении материнской ДНК. Однако, если допустить механизм случайного распределения органоидов в процессе деления, то следует предположить наличие таких ситуаций, когда одна из дочерних клеток не будет иметь органоидов вообще, или их количество будет недостаточным для её дальнейшего функционирования в качестве генореализующей системы. Но такие случаи не отмечаются. Создаётся впечатление, что существует некий механизм, обеспечивающий распределение достаточного количества материнских органоидов в дочерние клетки. Можно допустить участие в этом микротрубочек МВ и других микротрубочек клетки. Микротрубочки клетки обычно выполняют функции переноса органоидов в клетке и в профазе-метафазе они, вероятно, могут "держат" органоиды в зонах своего расположения. С одной микротрубочкой определённого типа связывается один органоид также определённого типа (например, митохондрия). Так как число микротрубочек в каждом из двух "полушарий" делящейся клетки примерно одинаково, то и число органоидов, ассоциированных с ними, также сходно и удовлетворяет принципу наименьшего и достаточного обеспечения функции. Те же немногочисленные, "сверхлимитные" органоиды, которые не связались с микротрубочками, распределяются по законам случайности и их присутствие или отсутствие существенно не меняет функциональный статус клетки.

ЗНАЧЕНИЕ МИТОЗА

Митоз выполняет ряд функций: 1. Репродуктивную, копирующую, или сохраняющую, ответственную за постоянство геномов и набор аллелей в популяции клеток. 2. Рекомбинационную, обуславливающую появление среди потомков исходной клетки разногеномных и разноаллельных клеток. 3. Поисковую, связанную с обнаружением и включением "молчащих" генов. 4. Хронометрическую, регистрирующую время, "считающую длительность", "часовую". 5. Репарирующую генетический материал, "ремонтную" и некоторые другие.

1. Чаще всего митоз является копирующим делением, приводящим к образованию идентичных в генетическом отношении клеток ("изогенный" митоз). В этом случае митоз выступает в качестве инструмента, обеспечивающего постоянство числа хромосом в онтогенезе организма; благодаря митозу поддерживается постоянное число хромосом в тканях. У одноклеточных организмов митоз лежит в основе их агамного (бесполого) размножения путём деления пополам или почкования и, таким образом, обеспечивает постоянство хромосом в агамной популяции.

2. Однако, в ходе митоза ("рекомбинационный" митоз) может возникать и комбинативная изменчивость как следствие **митотического** или **соматического кроссинговера**. Это происходит во время спаривания

информация). В связи с этим одна дочерняя клетка может быть символом "0", а другая - "1". Как известно в цифровых компьютерах запись информации производится именно в такой форме. Клетки, делясь под влиянием внешних воздействий, записывают эти воздействия на уровне ткани. Таким образом, создаётся модель внешней среды в структуре ткани. Ткань приобретает цифровую форму и её структура - это информация о тех или иных воздействиях. Гибель клеток - стирание информации. Каждая ткань по-своему записывает среду и, таким образом, организм превращается в организацию и хранение разных записей - форму записи внешней среды. Возможно, поэтому существует конгруэнтность (соответствие) между формой и структурой организма с одной стороны и особенностями внешней среды с другой стороны.

ФОРМЫ МИТОЗА

В зависимости от характера преобразования ядерной оболочки, расположения центров организации микротрубочек веретена деления, а также и особенностей его строения можно выделить ряд морфологических форм митоза.

По степени деградации ядерной оболочки в процессе митоза выделяют: А). **"Открытый митоз"**, который характеризуется полной фрагментацией ядерной оболочки. Б). **"Полуоткрытый митоз"**, при котором ядерная оболочка фрагментируется только на полюсах, организаторы микротрубочек МВ находятся в цитоплазме, а само МВ – в ядре. В). **"Закрытый митоз"**: ядерная оболочка не изменяется.

По особенностям образования, строения и расположения МВ выделяют следующие формы митоза: а). **Плевромитоз**. Он характеризуется МВ, состоящим из двух независимых половин (полуверетен), совершающих самостоятельные передвижения. б). **Ортомитоз**, для которого характерно наличие типичного, двуполосного веретена, часть нитей которого идут от полюса к полюсу (непрерывные нити), а другие – к кинетохорам дочерних хромосом. Его организующими центрами могут быть центриоли, кинетохоры и другие микротрубочковые организаторы.

Комбинации видов этих двух основных форм митоза дают другие виды митоза. Аб) **Открытый ортомитоз** или **эумитоз**. Для него характерна полная фрагментация ядерной мембраны и наличие биполярного веретена. Встречается, как правило, у многоклеточных растений и животных, а также растительных жгутиконосцев, амёб, солнечников, лабиринтовых и некоторых грегариин. Бб) **Полуоткрытый ортомитоз**. В ядерной оболочке возникают полярные перфорации, через которые в ядро проникают нити веретена. Обнаружен у многих многоклеточных водорослей и низших грибов, *Volvocida*, *Chloromonadida*, у некоторых солнечников и грегариин. Вб) **Закрытый ортомитоз**.

Биполярное веретено образуется внутри замкнутой ядерной оболочки. Различают два подвида этого митоза. Первый подвид отмечается у корненожек и характеризуется тем, что организующие центры веретена лежат на внутренней стороне ядерной оболочки. Вторым подвидом, отмечаемым в микронуклеусах инфузорий, отличается отсутствием связи организующих центров с пучками микротрубочек, расположенных в кариолимфе. Б) **Полуоткрытый плевромитоз.** В цитоплазме (т.е. вне ядра), вокруг центров организации микротрубочек возникают два независимых полуверетена, которые проходят в ядро через перфорации (бреши) в ядерной оболочке. Находясь внутри ядра сначала рядом, они затем передвигаются к противоположным полюсам ядра и "тянут" за собой по набору сестринских хромосом. У видов с крупными ядрами полуверетена могут оставаться на одной стороне ядра, несколько отойдя друг от друга. Этот тип митоза типичен для кокцидий. Он был обнаружен и других *Apicomplexa* (гемоспоридий и пироплазм). В) **Закрытый плевромитоз.** Этот вид плевромитоза подразделяется на формы **внутриядерную** и **внеядерную**. Внутриядерный закрытый плевромитоз характеризуется прикреплением полуверетен изнутри к ядерной оболочке посредством электронноплотного материала. Этот подвид плевромитоза широко распространён у простейших. Для закрытого внеядерного плевромитоза характерно расположение центров организации микротрубочек веретена вне ядра. Между этими центрами в цитоплазме возникает центральное веретено. Одновременно от каждого из двух центров идут полуверетена, направляющиеся к ядерной оболочке. Хромосомы, находящиеся внутри ядра, подходят к ядерной оболочке, и к их кинетохорам присоединяются микротрубочки полуверетен. Происходит расхождение дочерних наборов хромосом к разным полюсам ядра и их изоляция (сегрегация наборов). Этот вид плевромитоза отмечен у трихомонад и гипермастигин. Подобным образом идёт митоз у динофлагеллят, но здесь центральное веретено проходит через ядро от полюса к полюсу по особым каналам, ограниченным мембраной (цитоплазматическим каналам).

ПРИЧИНЫ КЛЕТЧНОГО ДЕЛЕНИЯ

Главным процессом пресинтетического (G_1) периода является рост клетки, который приводит к изменению двух важнейших соотношений – уменьшению относительной поверхности и снижению ядерно-цитоплазматического показателя.

1. Уменьшение относительной поверхности ($S_{отн}$) клетки. Дочерняя клетка, только что возникшая в результате цитотомии, имеет определённое соотношение поверхности и объёма $S_{отн} = S/V$, которое определяет потоки веществ и энергии, и интенсивность их использования.

Словарь

некоторых иностранных слов, использованных в тексте

Амитоз [гр. а (частица отрицания) + гр. mytos нить, т. е. "безнитевой"] – прямое деление ядра (клетки), дочерние ядра образуются непосредственно из материнского ядра; в течение амитоза в клетке не появляются "нити" – хромосомы и веретено деления.

Анафаза [гр. ana...противо +гр. phasis проявление] – третья фаза непрямого деления ядра (клетки), митоза или кариокинеза, в течение которой вначале наблюдается расщепление центромер и отделение дочерних хромосом друг от друга, а затем и расхождение их к противоположным полюсам клетки.

Анеуплоидия [гр. aneu без + haploos одиночный +eidos вид] – явление утраты или добавления к обычному набору хромосом в клетках одной или нескольких хромосом.

Ахроматин [от гр. achromatos бесцветный] – слабо окрашивающееся вещество ядра животных и растительных клеток.

Ахроматиновое веретено – плохо окрашиваемая в сравнении с хромосомами нитчатая структура, построенная преимущественно из тубулинов, появляющаяся в профазе митоза.

Интерфаза [лат. inter между +гр. phasis проявление] – домитотический или межмитотический период клеточного цикла, характеризующийся отсутствием, как правило, визуально наблюдаемых хромосом и наличием хроматина и ядрышка; состоит из пресинтетического (постмитотического), синтетического, постсинтетического (премитотического) периодов

Кариокинез [гр. karyon орех, ядро ореха + гр. kinesis движение] – не прямое деление ядра (клетки), синоним митоза.

Кариолизис [гр. karyon орех, ядро ореха + гр. lysis растворение] – растворение ядра, видимое исчезновение ядра в конце профазы митоза, связанное с фрагментацией ядерной мембраны.

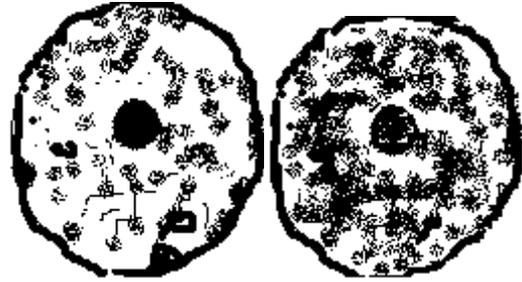
Кинетохор [гр. kinesis движение + гр. phoreo ношу, переношу: несущий или ответственный за движение] – специализированные участки центромеры, являющиеся центрами организации микротрубочек ахроматинового веретена (хромосомных нитей веретена деления) и ответственные за направленное передвижение хромосомы к полюсу клетки. Комплекс центромеры с белками и трубочками веретена деления.

Приложения

Кариокинез



А. Интерфаза. Видны ядрышко, глыбки хроматина, ядерная оболочка



Б и В. Начало профазы. Хроматин постепенно преобразуется в "рыхлые" хромосомы.



Г. Клубок спирализованных хромосом. Ядрышко исчезло. Ядерная оболочка фрагментируется.



Д. Конец профазы - начало метафазы. Ядерная оболочка исчезла. Клубок хромосом свободно лежит в центре клетки.



Е. Начало метафазы (метакинез). Хромосомный клубок (спирема) преобразовался в метафазную пластинку (диск). Вид в направлении плоскости экватора.



Ж. Аналогично Е, вид с полюса.

Отпечатано редакционно-издательским отделом
Кемеровской государственной медицинской академии

650029, Кемерово,
ул. Ворошилова, 22а.
Тел./факс. +7(3842)734856;
epd@ksma.kuzstu.ac.ru



Подписано в печать 09.08.2001.
Гарнитура таймс. Тираж 150 экз.
Усл. печ. листов 2,6.

Технические редакторы: С. В. Черно, О. В. Богданова
Лицензия ЛР №21244 от 22.09.97