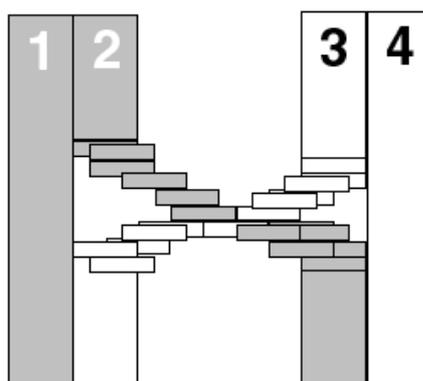


Кемеровская государственная
медицинская академия

Богданов В. Р.

МЕЙОЗ



Кемерово – 2001

МИНИСТЕРСТВО ЗДРАВООХРАНЕНИЯ РФ
КЕМЕРОВСКАЯ ГОСУДАРСТВЕННАЯ МЕДИЦИНСКАЯ АКАДЕМИЯ

БОГДАНОВ В. Р.

МЕЙОЗ

Кемерово – 2001

Богданов В. Р. Митоз: Учебное пособие. – Кемерово, 2001. – 40 с.

Учебное пособие "Мейоз" сочетает современную информацию с классическими данными. В его разделах даны: краткая историческая справка; жизненные циклы растений и животных, их роль в биологии вида; современные представления о значении мейоза. Материал иллюстрирован схемами, картой, диаграммой мейоза. Приведены ядерные характеристики, их изменения в ходе мейоза. Представлен материал, отражающий особенности протекания мейоза у недиплоидов, простейших. Дана краткая классификация форм мейоза, рассмотрены некоторые пограничные вопросы, связанные с мейозом, понятие организма, формы размножения. Рассмотрена гипотеза происхождения мейоза из сингаморедукции. Учебное пособие предназначено для студентов медицинских вузов, биологических факультетов университетов и других вузов, преподавателей медико-биологических дисциплин в вузах и школе, для всех, кто интересуется основополагающими биологическими процессами.

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

Введение	4
1. Немного истории	5
1.1. Гипотеза "чистоты гамет" Г. Менделя	5
1.2. Цитологическое открытие мейоза	6
2. Гаплоидная и диплоидная фазы жизненного цикла организма эукариот	7
2.1. Смена дипло- и гаплофаз у высших растений	9
3. Биологическое значение мейоза	11
3.1. Стабилизация видового кариотипа	11
3.2. Мейоз – источник комбинативной изменчивости	11
3.3. Репарационная, генореабилитационная роль мейоза	12
3.4. Мейоз как геномозависимый видоизолирующий барьер	12
3.5. Мейотическая маргинопродукция.	13
3.6. Мейоз как геночастотный регулятор	13
4. Схема протекания мейоза	15
5. Изменение ядерных характеристик в процессе мейоза	15
5.1. Формула мейоза	15
5.2. Диаграмма мейоза	16
5.3. Карта мейоза	16
6. Механизмы возникновения комбинативной изменчивости в мейозе	16
6.1. Кроссинговер - перетасовка (рекомбинация) аллелей	17
6.2. Сегрегационная изменчивость	17
7. Цитологические механизмы мейоза	18
7.1. Редукционное деление	19
7.1.1. Профаза I мейоза	19
7.1.1.1. Лептотенная стадия	19
7.1.1.2. Зиготенная стадия	20
7.1.1.3. Пахитенная стадия .	21
7.1.1.4. Диплотенная стадия	22
7.1.1.5. Диакинез.	23
7.1.1.6. Завершение профазы I.	23
7.1.2. Метафаза I мейоза	24
7.1.3. Анафаза I мейоза	24
7.1.4. Телофаза I мейоза	25
7.2. Интерфаза II, (интеркинез)	25
7.3. Эквационное деление	25
7.4. Необходимость двух делений	26
8. Блок мейоза	27
9. Мейоз у простейших	27
10. Особенности протекания мейоза у недиплоидных организмов	29
10.1. Мейоз у гаплоидов	29
10.2. Мейоз у автополиплоидов	29
10.3. Мейоз у аллополиплоидов	29
11. Классификация форм мейоза	31
11.1. Зиготный или исходный тип	31
11.2. Гаметный тип мейоза	31
11.3. Промежуточный (споровый) тип	31
12. Гапlobионт как организм	31
12.1. Размножение гапlobионтов	33
12.2. Источник образования гапlobионтов у многоклеточных животных	34
13. Происхождение мейоза	35
Приложения	36
ЛИТЕРАТУРА	40

Введение

Основным направлением эволюции полового размножения у животных и растений является сингамия, в частности оплодотворение, при котором обязательно слияние двух половых клеток (яйцеклетки и сперматозоида), происходящих от разных особей (перекрёстное оплодотворение) или от одной особи (гермафродитизм). Такой тип полового размножения наилучшим образом обеспечивает эволюцию видов в процессе их приспособления к изменяющимся условиям внешней среды. Так как после сингамии происходит удвоение числа хромосом в зиготе, то без последующей их редукции (уменьшения в два раза) невозможно было бы сохранить их постоянное количество в ряду последовательных поколений организмов. Эту роль и выполняет мейоз, процесс обнаруженный в конце XIX века одновременно с изучением процесса оплодотворения и связанного с ним гаметогенеза. В процессе мейоза происходит также возникновение комбинативной изменчивости и ликвидация многих генетических повреждений, накапливающихся в соматических клетках. Цитологический механизм мейоза представляет собой один из основных материальных процессов, обеспечивающих закономерное наследование свойств и признаков (а точнее наследственных задатков - генов) при половом размножении. Мейотический цикл преобразования хромосом включает три основных процесса: 1) синапсис гомологичных хромосом, 2) образование хиазм и 3) расхождение и редукцию числа хромосом. Эти процессы являются общими для абсолютного большинства организмов, но в отдельных случаях они протекают иначе и могут иметь место и в соматических клетках (соматический, митотический кроссинговер). У животных с девственным размножением (трутни пчёл, наездники) мейоз замещен митозом, что связано с вторичным упрощением мейоза. У некоторых гаплоидов (гапобионтов) мейоз также может протекать, но в отличие от диплоида он идёт ненормально и полноценные гаметы появляются очень редко. Причиной этого является ненормальное (неравное) расхождение хромосом к полюсам мейоцита в анафазе I. Если гаплоид имеет в соматических клетках $n=10$ хромосомам, то в процессе их расхождения в анафазе I равновероятно образование дочерних клеток с набором хромосом от 0 до 10, где каждая хромосома не имеет гомологов и является унивалентом. В этом случае полноценными гаметами будут лишь те, которые содержат 10 хромосом, а они составят $1/12$ от всей популяции образовавшихся гамет.

Основой мейоза является митоз, так как только при митозе идёт воспроизведение хромосом и их расхождение при делении ядра. Митоз и мейоз занимают разное положение как механизмы, обеспечивающие постоянство числа хромосом. Митоз поддерживает постоянство числа хромосом на уровне популяции клеток многоклеточного организма, а мейоз - на уровне популяции организмов. Важное генетическое отличие митоза и мейоза состоит в том, что мейоз создаёт новые комбинации генов (сцепления аллелей) и хромосом, а митоз напротив поддерживает константность геномов. Мейоз, переводя аллели в гемизиготное (одинарное, однодозовое) состояние, "подставляет" их под проверочный

г. Вальдейер ввёл термины «эквационное» и «редукционное» деления одновременно с термином «хромосома». В 1905 г. Фармер и Мур, исследовавшие редукционное деление у животных и растений, предложили термин «мейоз», а Э.Страсбургер – термины «гаплоидное» и «диплоидное» число хромосом. Следует отметить, что в XIX в. изучение мейоза велось в связи с исследованием оплодотворения и наоборот. Параллельное исследование этих процессов позволило правильно оценить сущность каждого из них. Мейоз (редукционное и эквационное деления) рассматривался как вариант митоза, и его изучение в немалой мере способствовало правильному пониманию сущности митоза.

2. Гаплоидная и диплоидная фазы жизненного цикла организма эукариот

В развитии эукариотных организмов можно выделить две фазы – гаплоидную и диплоидную, которые закономерно сменяют друг друга, имеют разную относительную продолжительность в общем цикле преобразования организма (особи) и выполняют разные функции.

Гаплоидная фаза (гаплофаза) у животных представлена клетками с гаплоидным набором хромосом, которые формируются в процессе гаметогенеза: сперматоциты II, сперматиды, сперматозоиды – в сперматогенезе, и овоциты II, яйцеклетки, редукционные тельца I и II.

У высших растений гаплофаза представлена: спорами, гаметофитом и гаметами. В ядрах всех этих образований независимо от количества составляющих их клеток содержится гаплоидный набор хромосом. У гаплоидов (гапобионтов) каждый ген представлен только одной копией (аллелем), и они являются гемизиготными.

Представители диплоидной фазы имеют в ядрах клеток диплоидный набор хромосом. У животных - это зигота (одноклеточная особь) и возникающий из неё организм, одна из главнейших функций которого – гаметообразование. У растений из зиготы развивается спорофит, продуцирующий гаплоидные споры, которые в свою очередь преобразуются в гаметофит. Споры растений и гаметы животных можно рассматривать как гомологи, а гаметы животных и гаметы растений как аналоги. Это связано, прежде всего, с тем, что споры растений и гаметы животных формируются в результате мейоза, а гаметы растений, образуемые гаплоидным гаметофитом, возникают вследствие протекания обычного митоза.

Схема 1. Смена диплоидной и гаплоидной фаз организма



Из схемы 1 следует, что оплодотворение и мейоз оказывают противоположное влияние на набор хромосом в клетках организма. Мейоз – это процесс, преобразующий диплоидную фазу в гаплоидную ($2n \rightarrow n$), а оплодотворение – преобразователь гаплофазы в диплофазу ($n \rightarrow 2n$).

тем, что эндосперм семян у покрытосеменных триплоидный ($3n$), а не гаплоидный как у голосеменных, и семя защищено околоплодником. Это также способствует быстрому развитию гаплофазы и преобразованию её в диплофазу, поэтому за одинаковые промежутки времени покрытосеменные могут "прокручивать" через разные фазы значительно большее количество генетических вариантов, чем голосеменные. Возможно, это одна из причин широкого распространения и большого видового разнообразия цветковых растений.

3. Биологическое значение мейоза

3.1. Стабилизация видового кариотипа

Мейоз – механизм, с помощью которого поддерживается постоянное число хромосом в ряду поколений организмов. Действительно, если бы гаметы имели такое же число хромосом, как и соматические клетки, то после оплодотворения число хромосом удваивалось бы, и новое поколение несло в соматических и половых клетках вдвое больше хромосом, чем предшествующее поколение. Подобное увеличение количества хромосом в геометрической прогрессии в ряду поколений, во-первых, невозможно обеспечить биологическими возможностями клетки, а, во-вторых, оно не имеет смысла, так как противоречит принципу постоянства числа хромосом в популяции организмов. Видовое число хромосом, отличающееся в большинстве случаев большим постоянством, является важнейшим признаком, прошедшим через действие естественного отбора и, следовательно, не является каким-то случайным набором. Особи, имеющие даже незначительное отклонение числа хромосом (анеуплоидии), как правило, элиминируются естественным отбором и изымаются из дальнейшего процесса воспроизводства. Поддержание постоянного числа хромосом в популяции важно и в связи с тем, что при наличии разного числа хромосом у особей возникала бы опасность блокировки нормального хода мейоза у их детей, возникших от слияния разноплоидных гамет.

Постоянство числа хромосом в популяции поддерживается за счёт образования гаплоидных клеток, которые, сливаясь друг с другом, вновь дают начало диплоидной особи. В отличие от мейоза, ответственного за поддержание постоянства числа хромосом в популяции (т.е. на уровне вида), митоз контролирует постоянство числа хромосом на уровне индивидуума.

Если бы единственной целью мейоза было получение гаплоидных клеток, то этот процесс мог бы состоять всего из одного клеточного деления и протекать без предшествующей редупликации ДНК и с конъюгацией гомологичных хромосом. Но мейоз более сложно организован как структурно, так и функционально, что связано с выполнением им и других ролей.

3.2. Мейоз – источник комбинативной изменчивости

Комбинативная изменчивость возникает в двух процессах, происходящих во время мейоза: 1. Кроссинговера или генетического

ситуации судьба хромосомного сегмента или хромосомы, подвергшихся действию отрицательного селекционного давления, зависит от соотношения сил между этим давлением и мейотическим драйвом.

4. Схема протекания мейоза

Цитологически мейоз представлен двумя последовательными митозоподобными делениями ядра мейоцита (клетки, вступающей в мейоз), которым предшествует одна редупликация ДНК. Первое деление мейоза – редукционное, приводит к уменьшению соматического числа хромосом ($2n$) вдвое (до n). Количество же ДНК в этом гаплоидном наборе соответствует диплоидному набору ($2c$) соматических диплоидных неделящихся клеток. В связи с тем, что каждая хромосома в два раза массивнее, чем это необходимо для гаплоидной клетки, эта клетка проходит ещё одно деление, но уже без предшествующей редупликации ДНК. В результате второго деления мейоза – эквационного, которое почти не отличается от типичного митоза, возникают полностью гапоидные ядра (клетки) с ядерной характеристикой – n, c . Схематически смену фаз в течение мейоза можно представить следующим образом:

1. Интерфаза I (I_1): G_1 ; S; G_2
2. Редукционное (Red) деление, I: Pro I → Met I → Ana I → Tel I
3. Интерфаза II (I_2), интеркинез: G_1 ; G_2
4. Эквационное (Eqv) деление, II: Pro II → Met II → Ana II → Tel II

5. Изменение ядерных характеристик в процессе мейоза

Наиболее важными ядерными характеристиками являются число хромосом и количество (масса) ДНК. Диплоидное и гаплоидное ядра содержат соответственно $2n$ хромосом, $2c$ ДНК и n хромосом, c ДНК.

5.1. Формула мейоза

В процессе мейоза ядерные характеристики меняются следующим образом:

$$1 [2n, 2c] \xrightarrow{I_1} 1 [2n, 4c] \xrightarrow{\text{Red}} 2 [n, 2c] \xrightarrow{I_2} 2 [n, 2c] \xrightarrow{\text{Eqv}} 4 [n, c].$$

Эту запись можно назвать формулой мейоза (скобки обозначают клетку). Она показывает, что в процессе мейоза происходит всего одна редупликация ДНК в интерфазе I (I_1). Эта интерфаза состоит, как обычно при митозе, из трёх периодов – пресинтетического (G_1), синтетического (S) и постсинтетического (G_2). В результате возникает ядро тетраплоидное по массе ДНК и диплоидное по количеству хромосом. После редукционного деления образуются клетки гаплоидные по числу хромосом, но диплоидные по количеству ДНК. Сформировавшееся несоответствие между количеством хромосом и массой ДНК разрешается в эквационном делении, дающим полностью гаплоидные клетки. В предшествующей ему интерфазе II отсутствует период S, вследствие чего интерфаза укорачивается и не изменяет ядерные характеристики.

5.2. Диаграмма мейоза

Изменение массы ДНК во время мейоза можно отразить и графически. Обозначим на оси ординат массу ДНК в клетках, образующихся в процессе мейоза, а на оси абсцисс фазы мейоза, тогда кривая зависимости количества ДНК в клетках будет закономерно изменяться в зависимости от стадии и фазы мейоза. Аналогично можно отразить характер изменения числа хромосом на протяжении мейоза. Можно заметить, что поведение одной ядерной характеристики (массы ДНК) отличается от поведения другой – числа хромосом (рис.3 Приложения).

5.3. Карта мейоза

Ход мейоза можно отразить в виде рисунка-карты, показывающего наиболее важные события и ядерные характеристики. Представим, что клетка, вступающая в мейоз, имеет две пары гомологичных хромосом, которые мы обозначим в виде геометрических фигур. Отцовские хромосомы будут затемнены, а материнские будут светлыми; линии, соединяющие хромосомы, обозначают конъюгацию (объединение) гомологов. Эта схема показывает, каким образом идёт гаплоидизация диплоидной клетки (мейоцита). В процессе редукционного деления к противоположным полюсам делящейся клетки расходятся гомологи, которые до этого, в профазе-метафазе I, были соединены в один комплекс. Видно, что каждая хромосома удвоена и состоит из двух сестринских хроматид (двойной геометрический знак). В эквационном делении происходит отделение сестринских хроматид друг от друга и преобразование их в дочерние хромосомы. В анафазе II они отходят к разным полюсам клетки и формируют полностью гаплоидные ядра (n,c) (рис.1 Приложения).

6. Механизмы возникновения комбинативной изменчивости в мейозе

Как уже указывалось ранее, в редукционном делении осуществляются процессы, приводящие к появлению комбинативной изменчивости, при которой возникают новые сочетания прежних аллелей. Эти сочетания осуществляются с помощью двух механизмов, один из которых приводит к перетасовке аллелей в паре гомологов, а другой - к перетасовке негомологичных хромосом в наборе хромосом. Эта «игра жизни» в значительной мере определяет судьбу будущих гаплоидов (гамет животных, спор растений). Те из них, которые будут обеспечены благоприятным для данных условий набором генов и хромосом, смогут успешно участвовать в гаметическом отборе и, слившись в процессе оплодотворения с противоположными гаметами, дать начало новым организмам диплоидам-гаметообразователям. Гаплоиды с неподходящим набором хромосом и сочетанием генов будут элиминированы и превратятся в биологические тупики для своих геномов.

Таблица 1. Зависимость числа сегрегантов-гаплоидов от количества хромосом в мейоците ($2n$)

$2n$	n	m	2^n
2	1	2	2^1
4	2	4	2^2
6	3	8	2^3
46	23	$8388608 \approx 8.4 \times 10^6$	2^{23}

Условные обозначения: n – число хромосом в гаплоидном наборе; m – число генетических вариантов гаплоидов, возникающих в редукционном делении мейоза.

Таким образом, только за счёт перекомбинации негомологичных хромосом у человека может возникнуть почти 8.4×10^6 разных генетических типов гаплоидов. В какой мере они реализуются у мужчин и женщин? Так как в процессе сперматогенеза, в основе которого лежит мейоз, образуются сотни миллионов сперматозоидов, то с учётом равновероятного возникновения любого из этих 8.4×10^6 вариантов гамет (гаплоидов), можно допустить повторения в эякуляте (а он содержит около 200 – 250 млн. сперматозоидов) каждого из вариантов 23-29 раз. В течение своей жизни мужчина имеет возможность реализовать все варианты с 100%-ной вероятностью. Женщина в течение жизни реализует всего 300 – 500 из этих 8.4×10^6 вариантов (первая продукция яйцеклеток начинается в 12 – 13 лет и заканчивается в 50 лет; за эти 38 лет женщина образует 456 яйцеклеток). Если допустить, что ежемесячно женщина продуцирует ранее не реализованный вариант гаплоида (яйцеклетки), то для проявления всех возможных вариантов понадобится 699050.6 лет ($8388608/12$). Но в реальных условиях может идти многократное повторение ранее появлявшихся генетических вариантов поэтому приведённую выше цифру следует умножить как минимум в 30 – 50 раз, что даст уже 34962533 года. Эти цифры показывают гигантские различия в величине вклада в популяционную генотипическую изменчивость мужчин и женщин: мужские особи несравненно более «изменчивы», а женские – консервативны. Женщина в процессе овогенеза может реализовать свой потенциал изменчивости только за геологический период времени (сотни тысяч – миллионы лет), мужчина – одновременно, в результате однократной эякуляции. Можно допустить, что *Homo sapiens* современного анатомического облика будет существовать до тех пор, пока не произойдёт реализация всех возможных сегрегационных вариантов в человеческой популяции, а это период времени, по меньшей мере, в сотни тысяч лет.

7. Цитологические механизмы мейоза

В основе мейоза как биологического процесса лежат два сопряженных клеточных деления, каждое из которых подобно митозу. На цитологическом уровне систему этих двух делений обычно и называют мейозом. Можно сказать, что мейоз как и другие процессы (например, рост, адаптация) осуществляется с помощью клеточного деления типа

друг от друга только в анафазе II мейоза и приобретают статус отдельных хромосом. Кроме того, - и это, возможно, самое главное, - без редупликации ДНК просто невозможно было бы деление ядра и клетки. Редупликация ДНК инициирует деление клетки. А если редупликация ДНК происходит, то единственным способом получения клеток с редуцированным (гаплоидным) числом хромосом, содержащих соответственно гаплоидное количество (с) ДНК, будет способ, производящий весь процесс за два клеточных деления, что и происходит в действительности.

Оценивая основные особенности мейоза (как комбинации двух модификаций митоза) в целом в сравнении с обычным митозом (ортомитозом), следует отметить, что мейоз в такой же мере увеличивает наследственную изменчивость в половом потомстве, популяции организмов, в какой соматический митоз предотвращает возникновение наследственной изменчивости в пределах индивида и в вегетативном потомстве исходного организма.

8. Блок мейоза

У многих животных на определённом этапе созревания ооцита (например, у позвоночных на стадии метафазы II деления созревания) наступает очередной блок мейоза. У амфибий вскоре после разрушения ядерной мембраны в ооците появляется фактор, ответственный за блок мейоза на стадии метафазы II. Фактор сохраняет активность вплоть до оплодотворения (или искусственной активации) яйца, после чего обратимо инактивируется. Он получил название **цитостатического фактора**, т.е. фактора, блокирующего деление. У разных животных блок мейоза возникает на разных стадиях и снимается процессом оплодотворения. Известны четыре варианта блокирования.

1. Мейоз блокируется на стадии диакинеза, т.е. до начала созревания. К этой группе относятся в основном представители беспозвоночных: губки, некоторые виды плоских, круглых и кольчатых червей, моллюсков, щетинкочелюстных, морские звёзды. Такой же способ блокировки (что крайне неожиданно) и оплодотворения обнаружен у трёх видов млекопитающих: лошади, собаки, лисицы.

2. Блокируется метафаза I, оплодотворение происходит на этой стадии. Этот вариант типичен для насекомых и описан у некоторых моллюсков, червей (кольчатых и немертин) и губок.

3. Блокируется метафаза II, что характерно для подавляющего большинства изученных в этом отношении позвоночных.

4. Мейоз не блокируется. Яйцо останавливается в развитии после завершения мейоза, когда сформирован женский пронуклеус (некоторые кишечнополостные и иглокожие - морские ежи). В большинстве случаев блок мейоза снимается после активации яйца при оплодотворении или путём искусственной активации. Механизм блока мейоза пока не выяснен.

9. Мейоз у простейших

Мейоз у высших простейших (особенно инфузорий) протекает, как у *Metazoa*, в два этапа, для ряда простейших характерно наличие только

10. Особенности протекания мейоза у недиплоидных организмов

10.1. Мейоз у гаплоидов

Этот вид мейоза описан во введении.

10.2. Мейоз у автополиплоидов

Полиплоиды, возникающие на основе умножения идентичных наборов хромосом, т.е. наборов хромосом того же вида, называют автополиплоидами. Автополиплоиды имеют в своём наборе одинаковые геномы. Автополиплоиды в естественных условиях возникают у растений с любым способом размножения. Однако они легче сохраняются у самоопыляющихся растений и при бесполом и вегетативном размножении. Возникшие автополиплоиды в процессе эволюции изменяются вследствие мутаций и хромосомных перестроек, которые служат неперенным источником разнообразия автополиплоидов. При половом размножении автополиплоиды дают также наследственно однообразные формы как по числу хромосом, так и по генам, если исходная форма была гомозиготной. Комбинирование умноженного числа хромосом у автополиплоида будет протекать иначе, чем у диплоидного организма. В профазе у диплоидного организма, как правило, образуются биваленты. У полиплоида, например тетраплоида, в профазе образуются не только биваленты, но триваленты, и квадринаваленты, и униваленты. Это связано со способностью к конъюгации между собой всех гомологов. При высокой ploidy образуются поливаленты, или мультиваленты. В редукционном делении автотетраплоида $AAaa$, расхождение гомологичных хромосом к полюсам даёт следующие пары вариантов: A и Aaa , AA и aa , AAa и a , $Aaaa$ и 0 . Генетический анализ автотетраплоидов (впервые это исследование проведено с дурманом при определении наследования пурпурной и белой окрасок цветка) показывает, что вероятность появления у них гомозиготных рецессивных форм во много раз меньше, чем у диплоидов. Полиплоидия затрудняет переход гетерозиготных форм в гомозиготные, она (полиплоидия) поддерживает гетерозиготность лучше, чем диплоидный уровень, способствуя тем самым сохранению гетерозиса. Одновременно это свидетельствует о том, что отбор по отдельным генам (признакам) целесообразнее вести используя организмы с низким уровнем ploidy. Часть гамет у автополиплоидов нежизнеспособна, а слияние их во время оплодотворения приводит к появлению нежизнеспособных зигот. В связи с этим автополиплоиды отличаются низкой фертильностью. Полиплоидия в ряде случаев препятствует скрещиваемости новых форм с исходным диплоидом, играя роль изолирующего фактора.

10.3. Мейоз у аллополиплоидов

Полиплоиды, возникающие на основе разных геномов, называются аллополиплоидами. Они образуются на основе скрещивания различных видов, и объединяют различные геномы. Аллополиплоидию иначе называют гибридной полиплоидией. Часто гибрид от скрещивания двух разных видов оказывается бесплодным (например, гибриды ржи с

11. Классификация форм мейоза

В зависимости от положения в жизненном цикле развития организмов выделяют три типа мейоза: зиготный, гаметный, промежуточный.

11.1. Зиготный или исходный тип

Этот тип мейоза протекает сразу после оплодотворения, в зиготе. Он обнаружен у грибов (аскомицетов, базидиомицетов), некоторых водорослей, споровиков и других организмов, у которых в жизненном цикле преобладает гаплоидная фаза. У одноклеточной зелёной водоросли хламидомонады он протекает следующим образом. Свободноживущие особи являются гаплоидными организмами и могут многократно делиться, образуя 2-8 гаплоидных зооспор, которые дорастают до размеров материнской особи и снова могут размножаться без полового процесса. Это бесполое размножение. При половом процессе внутри материнской особи образуются гаметы вследствие обычного деления клетки. Впоследствии гаметы от разных особей сливаются и образуют зиготу с диплоидным набором хромосом. Тотчас зигота (покоящаяся спора) вступает в мейоз, в результате чего образуются 4 вегетативные гаплоидные клетки. Диплофаза составляет небольшой отрезок времени от общей продолжительности жизненного цикла хламидомонады. У этих организмов сингамия (оплодотворение, копуляция) по существу составляет с мейозом единое целое. Сцепление двух этих процессов, производящих противоположное действие на ядерную характеристику, указывает на то, что в эволюционном плане их следует рассматривать как первично единый процесс - **сингамомейоз**, который в процессе эволюции распался на два блока, принимаемые как отдельности - мейоз и оплодотворение.

11.2. Гаметный тип мейоза

Протекает во время созревания гамет, в процессе гаметогенеза. Он характерен организмам, в цикле развития которых превалирует диплоидная фаза (многоклеточные животные, некоторые низшие растения (зелёная водоросль кодиум)).

11.3. Промежуточный (споровый) тип

Он встречается у высших растений. Он осуществляется в процессе спорообразования, включаясь между стадиями спорофита и гаметофита.

12. Гапобионт как организм

Наше представление об организме как важнейшем дискретном состоянии живого как правило ассоциировано с диплоидной фазой цикла развития животного или растения. Тот факт, что гаплофаза равноправна с диплофазой свидетельствует о том, что и объекты, которыми она представлена - суть организмы. Они могут иметь иные уровни организации, анатомическое строение, экологические особенности и потребности в сравнении с диплоидными организмами. Нет сомнения, например, что гаметофит - это организм, но отнесение спор и гамет к категории организма уже вызывает сомнение у многих. Если студент на

активностями. Обе активности могут проявиться только через сом (тело). Поэтому тело и становится плацдармом, раздираемым противоречивыми командами. Для психозависимой активности человека, как правило, характерна ориентация на мораль (психоэкологический кодекс, предусматривающий альтруизм, уход от эгоизма), "моралью" генома является прямолинейный эгоизм. Если психозависимая активность уступает, что и бывает наиболее часто, то поведение человека может приобрести черты аморальности, разрушительности. Конфликты между "компьютером"-мозгом и несравненно более древним "компьютером"-геномом выражаются образно в противоречии между душой и телом, добром и злом, Фаустом и Мефистофелем.

13. Происхождение мейоза

Истинное "слияние" хромосом происходит только в мейозе - профазе I, при конъюгации гомологов и кроссинговере, хотя объединение гомологов в одном ядре отмечается уже в зиготе после кариогамии (слиянии мужского и женского пронуклеусов). Необходимо отметить, что у грибов пронуклеусы не объединяются и существуют порознь в одной клетке. Симбиоз геномов, следовательно, может быть двояким: а) раздельное существование геномов в разных компартментах, но в одной клетке и б) совместное существование геномов в одном компартменте. Но даже когда гомологичные хромосомы находятся в одном ядре, они ведут себя независимо и часто конкурируют. О наличии конкуренции, например, свидетельствует равновероятное "отключение" любой из двух X-хромосом в клетках женского организма человека (гипотеза Лайон). Только в мейозе отмечается физический контакт между гомологами, ради которого и происходит оплодотворение. Это подтверждает единство оплодотворения и мейоза. У одноклеточных водорослей, как уже указывалось, между ними почти нет паузы. Можно допустить, что первично существовавшая сингаморедукция была расчленена на отдельные функциональные блоки онтогенезом многоклеточного организма. В сингаморедукции можно выделить следующую последовательность процессов: 1. Сингамия. 2. Кариогамия. 3. Синапсис. 4. Редукция с рекомбинацией и вновь сингамия. У животных между кариогамией и синапсисом "вклинивается" онтогенез, разъединяющий сингаморедукцию на оплодотворение и мейоз (пресинаптическое разделение). У высших растений имеет место двойное разъединение: 1) гаплоидным онтогенезом между редукцией и сингамией (постредукционное разделение) и 2) диплоидным онтогенезом между кариогамией и синапсисом (пресинаптическое разделение). У грибов - прекариогамное и пресинаптическое разделение. "Вклинивание" онтогенезов в сингаморедукцию приводит к её удлинению и исчезновению непосредственного влияния "редукционного" и "сингамного" блоков друг на друга. Клеточные продукты сингаморедукции преобразуются в клетки зародышевого пути многоклеточных, а диссоциаторы, разъединители - в сом. Единство редукции и сингамии прослеживаются у многих млекопитающих в таком феномене как оплодотворение нередуцированных женских гамет (яйцеклеток). Только после оплодотворения отмечается редукция и появляется редукционные тельца II.

Механизм возникновения сегрегационной изменчивости

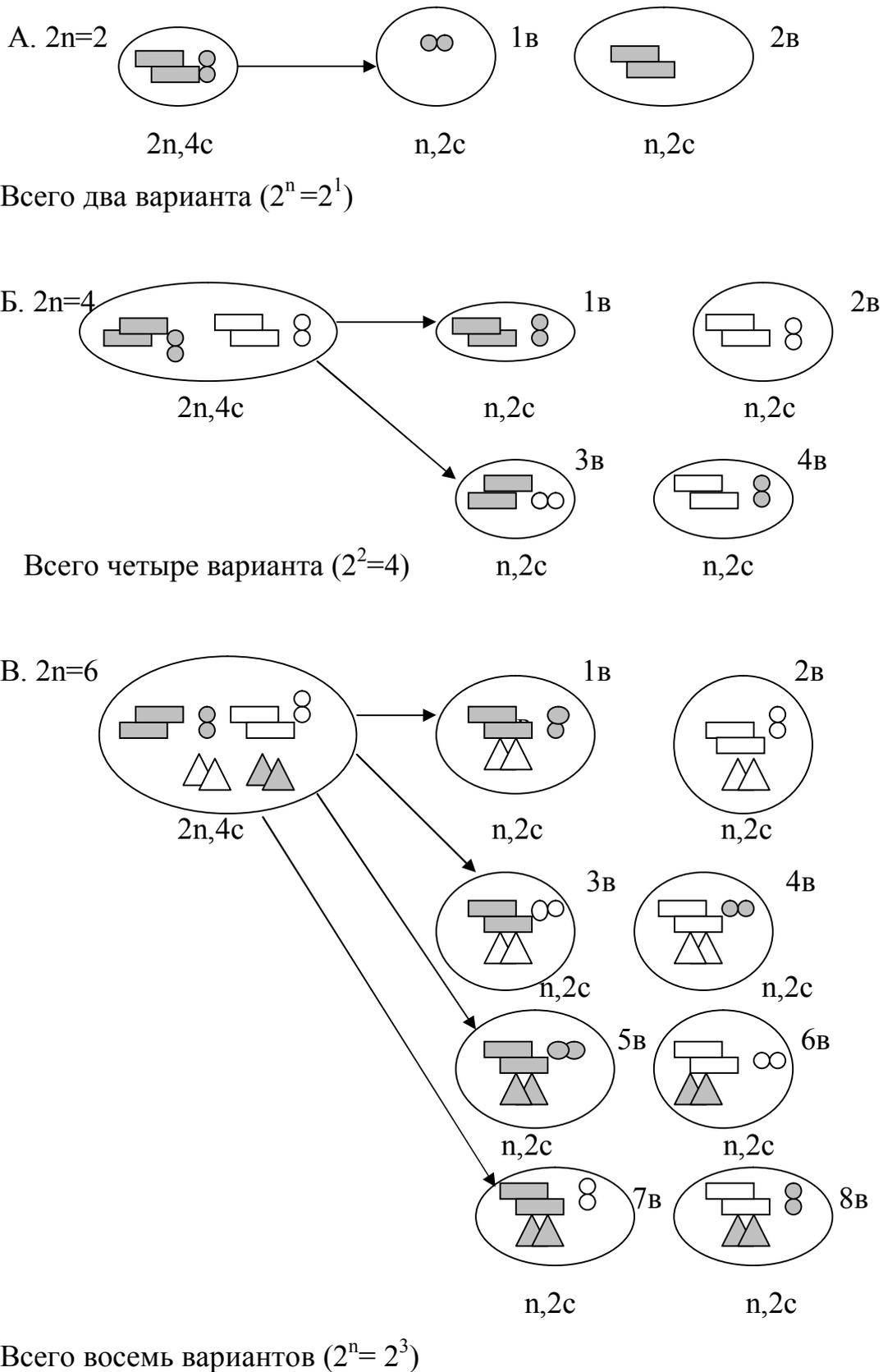
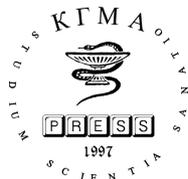


Рис.4. Генетические варианты гаплоидов, образующиеся в мейозе за счёт рекомбинации негомолгичных хромосом.

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 27.08.2001.
Гарнитура таймс. Тираж 150 экз.
Усл. печ. листов 2,22.

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