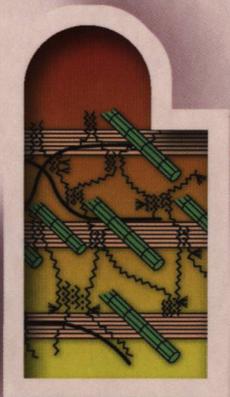
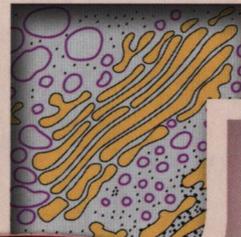
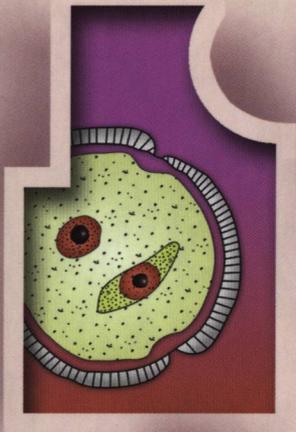
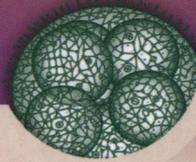


И.Н. Пономарёва
О.А. Корнилова
Л.В. Симонова

Биология

Профильный уровень



Вентана-Граф

11 класс

И.Н. Пономарёва
О.А. Корнилова
Л.В. Симонова

Биология

11 класс

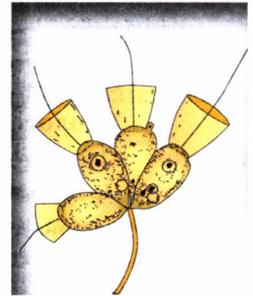
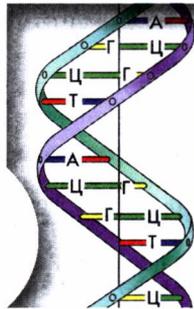
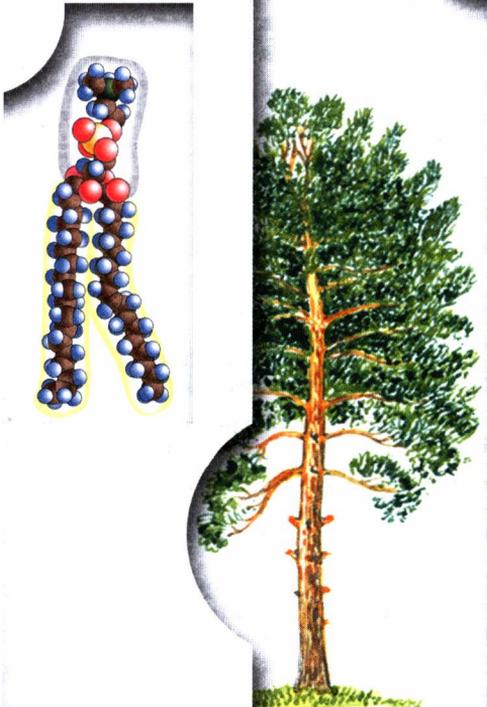
Профильный уровень

**Учебник для учащихся
общеобразовательных
учреждений**

Издание второе, переработанное

Под редакцией
проф. И.Н. Пономарёвой

Рекомендовано
Министерством образования и науки
Российской Федерации



Москва
Издательский центр
«Вентана-Граф»
2013

Учебник включён в федеральный перечень**Пономарёва И.Н.**

П41 Биология : 11 класс : профильный уровень : учебник для учащихся общеобразовательных учреждений / И.Н. Пономарёва, О.А. Корнилова, Л.В. Симонова ; под ред. проф. И.Н. Пономарёвой. — 2-е изд., перераб. — М. : Вентана-Граф, 2013. — 416 с. : ил.

ISBN 978-5-360-03805-4

Курс биологии 11 класса, представленный в учебнике, раскрывается на основе знаний, полученных учащимися в предшествующих классах, и является логическим продолжением курса 10 класса, посвящённого общебиологическим вопросам. Свойства живой материи рассматриваются на разных уровнях её организации: организменном, клеточном и молекулярном.

Учебный материал разделён на три раздела и одиннадцать глав, каждая из которых завершается материалами для самоконтроля и развития творческих возможностей учащихся.

Текст учебника иллюстрирован и дополнен словарём терминов изучаемых разделов биологии.

Соответствует федеральному компоненту государственных образовательных стандартов среднего (полного) общего образования (2004 г.).

ББК 28.0я72

Учебное издание

Пономарёва Ирина Николаевна
Корнилова Ольга Анатольевна
Симонова Людмила Владимировна

Биология

11 класс

Профильный уровень

Учебник для учащихся общеобразовательных учреждений

Подписано в печать 28.09.12. Формат 70×90/16. Гарнитура NewBaskervilleC
Печать офсетная. Бумага офсетная № 1. Печ. л. 26,0. Тираж 6000 экз. Заказ № 6034/12.

ООО Издательский центр «Вентана-Граф». 127422, Москва, ул. Тимирязевская, д. 1, корп. 3
Тел./факс: (495) 611-15-74, 611-21-56. E-mail: info@vgf.ru, http://www.vgf.ru

Отпечатано в соответствии с предоставленными материалами в ООО «ИПК Парето-Принт», 170546, Тверская область, Калининский р-н, Бурашевское сельское поселение, промышленная зона Боровлёво-1, комплекс № 3 «А». www.pareto-print.ru

© Пономарёва И.Н., Корнилова О.А., Симонова Л.В., 2010

© Издательский центр «Вентана-Граф», 2010

© Пономарёва И.Н., Корнилова О.А., Симонова Л.В., 2012,
с изменениями

число всегда кратно четырём. Однако подобные случаи в природе являются исключением.

1. Назовите фазы митоза.
2. Как происходит деление прокариотической клетки?
3. Охарактеризуйте значение митоза.
4. Как протекает цитокинез?

Лабораторная работа № 5 «Изучение свойств клетки» (см. Приложение).

§ 53

Мейоз — редукционное деление клетки

Вспомните:

- в каких клетках происходит митоз;
- фазы митоза;
- почему митоз не наблюдается у прокариот.

Мейоз как особый тип деления клетки *Мейоз* (от греч. *meiosis* — уменьшение) наблюдается только у эукариот, обладающих половым размножением. Путём мейоза образуются *половые клетки (гаметы)*. В результате мейоза из одной клетки с полным набором хромосом (обычно это **диплоидный** набор — $2n$) образуются четыре клетки с половинным — *одинарным*, или **гаплоидным**, набором хромосом ($1n$). Таким образом, мейоз — способ деления клетки, обеспечивающий редукцию (уменьшение) числа хромосом (от $2n$ до $1n$) и увеличение числа клеток.

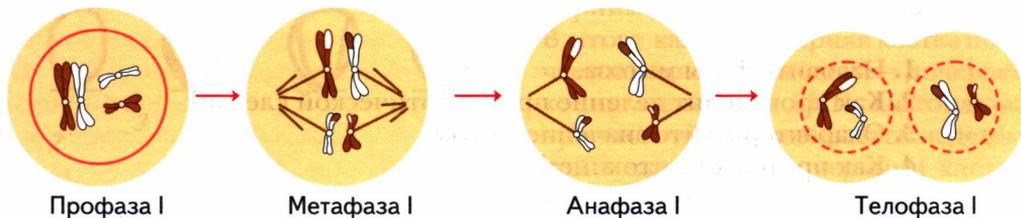
Перед началом мейоза, то есть в период интерфазы, происходят рост клетки, увеличение её массы, удвоение органоидов и удвоение (репликация) ДНК в хромосомах.

У всех организмов мейоз совершается сходным образом в виде двух делений, идущих без перерыва друг за другом, условно называемых *мейоз I* (или редукционное деление) и *мейоз II* (или эквационное деление). Каждое из этих двух делений ядра имеет несколько фаз, напоминающих фазы митоза: профазу, метафазу, анафазу и телофазу. Но удвоение ДНК происходит только перед первым делением в S-периоде интерфазы, предшествующей мейозу I. Схема изменений, протекающих в ядре при первом и втором делениях мейоза, представлена на рисунке 116.

Рассмотрим особенности фаз мейоза.

Первое деление мейоза. В мейоз I вступают клетки, ядра которых диплоидны ($2n$), то есть содержащие по две копии каждой хромосомы, одна из кото-

Мейоз I



Мейоз II

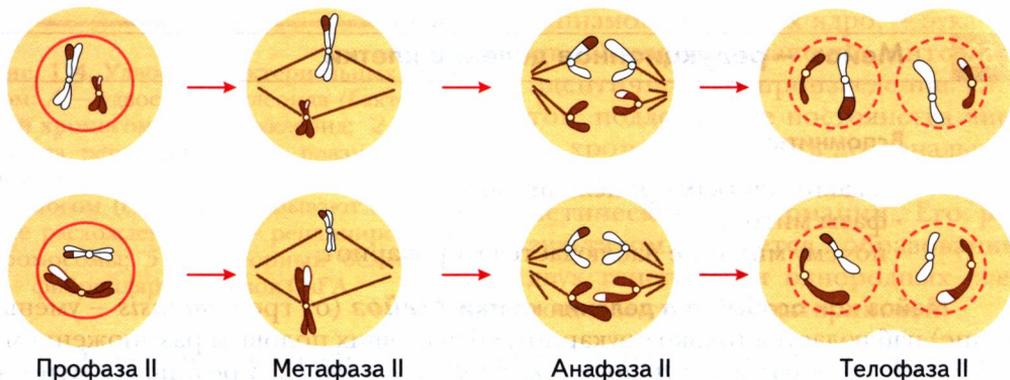


Рис. 116. Схема фаз мейоза

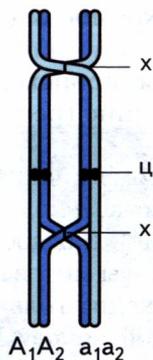


Рис. 117. Спаренные гомологичные хромосомы перед первым мейотическим делением A_1 , A_2 , a_1 , a_2 — сестринские хроматиды; ц — центриоли; х — хиазмы

рых происходит от одного родителя, а другая — от другого. Эти две хромосомы называют **гомологичными** (от греч. *homoiós* — подобный, одинаковый). Перед первым делением хроматиды гомологичных пар хромосом удваиваются (теперь их называют **сестринскими хроматидами**), но они не расходятся, а остаются соединёнными вместе. Затем каждая удвоившаяся хромосома находит своего гомологичного партнёра и сближается с ним (рис. 117).

Образовавшиеся группы спаренных хромосом называют **бивалентами** (от лат. *bi* — двойной и *valens* — сильный). При этом каждый бивалент состоит из двух гомологичных хромосом, то есть из четырёх сестринских хроматид (рис. 118).

В результате в процессе профазы мейоза I вместо клетки с двойным набором ($2n$) хромосом образуется тетраплоидная ($4n$), но пары сестринских хроматид остаются соединёнными между собой своими центромерами.

Спустя некоторое время в конце профазы первого деления мейоза в биваленте начинается отталкивание гомологов друг от друга. Под микроскопом на данной стадии становятся заметными *места слипания* (конъюгации) *хроматид* в виде фигур, напоминающих греческую букву X (кси). Такие фигуры называют *хиазмами* (рис. 119).

В каждой точке слипания происходит взаимный обмен участками хроматид путём их разрывов и последующих перекрёстных соединений – кроссинговер. После кроссинговера хромосомы остаются прочно связанными вплоть до начала анафазы (рис. 120).

В метафазе I мейоза I биваленты располагаются в экваториальной части клетки. В анафазе I удвоенные гомологичные хромосомы расходятся к противоположным полюсам. Завершается первое деление мейоза телофазой I, клетки, каждая хромосома которых состоит из двух сестринских хроматид. Однако дочерние клетки отличаются от родительских диплоидных клеток: 1) обе копии их ДНК происходят лишь от одной из двух гомологичных хромосом, имевшихся в исходной клетке, – либо от отцовской, либо от материнской; 2) эти копии дочерняя клетка получает в виде тесно связанных, составляющих единую хромосому сестринских хроматид, в которых уже произошёл перекрёстный обмен отдельными участками ДНК.

Вслед за телофазой I наступает вторая интерфаза, называемая *интеркинезом* (от лат. *inter* – между и греч. *kinesis* – движение). Обычно интеркинез длится очень недолго, так как репликации ДНК в этот период не происходит.

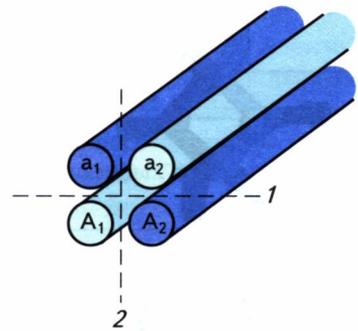


Рис. 118. Строение бивалента: a_1, a_2, A_1, A_2 – сестринские хроматиды; 1 – плоскость расхождения хроматид в I делении, 2 – то же во II делении

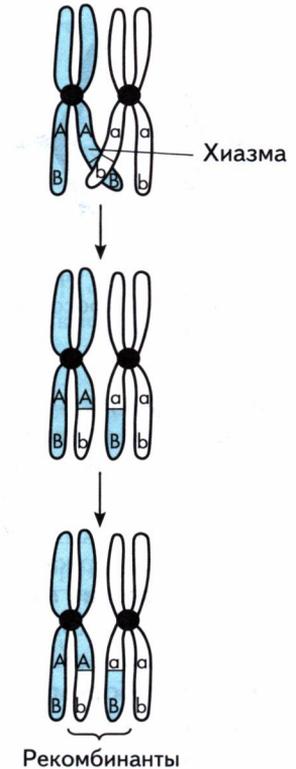


Рис. 119. Схемы возможных слипаний (хиазм) между гомологичными хромосомами

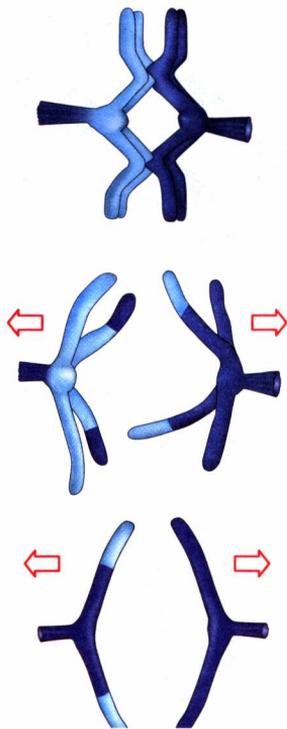


Рис. 120. Обмен участками хромосом (кроссинговер) при мейозе

любопытнее всего то, что при развитии сперматозоидов профазы I может длиться несколько суток, а при развитии яйцеклеток (оогенез) — даже в течение многих лет.

Особенность второго деления митоза заключается в том, что в интерфазе II (интеркинезе) ДНК не реплицируется, профазы II — не длительные и не происходят кроссинговеры. В итоге все четыре образовавшиеся клетки (гаметы) содержат ядра с гаплоидным ($1n$) набором хромосом.

Сравнение митоза и мейоза. При митозе, как отмечалось ранее, из каждой родительской клетки образуются две идентичные дочерние клетки с неизменным набором хромосом ($2n$), а при мейозе — четыре клетки с вдвое уменьшенным набором хромосом ($1n$) и новым сочетанием аллелей в каждой из них. Деление клеток эукариот может осуществляться путём митоза и мейоза. Эти процессы имеют много общего, но есть и существенные различия. Сравнение двух типов деления клетки подводит к выводу о том, что митоз — более древний способ, и в процессе эволюции он, видимо, предшествовал мейозу (табл. 7).

Второе деление мейоза. Сразу за интеркинезом начинается второе деление мейоза (мейоз II). В профазе II две дочерние клетки, образовавшиеся в телофазе I, начинают деление, подобное митозу. Появляются нити веретена, одним своим концом прикрепляющиеся к центромерам. В метафазе II качественно изменённые в мейозе I хромосомы выстраиваются по экватору нового веретена. В анафазе II центромеры делятся, и хроматиды хромосом в обеих дочерних клетках расходятся к их полюсам. В результате из каждой удвоенной хромосомы получаются две отдельные хромосомы, расходящиеся к противоположным полюсам клетки, где из них формируются ядра.

В телофазе II вокруг ядер, содержащих одинарный (гаплоидный) набор хромосом, образуется ядерная мембрана и происходит разделение цитоплазмы. Редукционный процесс образования половых клеток, содержащих гаплоидный набор хромосом, завершается.

Таким образом, в процессе мейоза удвоение хромосом происходит только однажды перед первым делением клетки.

Каждое из двух делений мейоза (I и II) имеет свои отличительные черты. Особенность первого деления мейоза состоит в сложном и длительном прохождении клеткой профазы I. Например, у человека при развитии сперматозоидов профазы I может длиться несколько суток, а при развитии яйцеклеток (оогенез) — даже в течение многих лет.

Сравнение митоза и мейоза

Стадия	Митоз	Мейоз
Весь процесс	Короткий процесс (образование соматических клеток)	Длительный процесс (образование половых клеток – гамет)
Интерфаза	S-фаза предшествует каждому делению. Синтез ДНК. Удвоение хромосом	S-фаза имеется только перед первым делением, отсутствует перед вторым делением. Синтез ДНК. Удвоение хромосом
Профаза I	Достаточно короткая. Компактизация хромосом, состоящих из двух сестринских хроматид, соединённых центромерой	Очень длительная. Компактизация хромосом, состоящих из двух сестринских хроматид, соединённых центромерой. Образование бивалентов. Конъюгация гомологичных хромосом. Кроссинговер
Метафаза I	Расположение хромосом в плоскости экватора	Расположение бивалентов над и под экватором симметрично друг другу
Анафаза I	Разделение ДНК в области центромер. Расхождение сестринских идентичных хроматид к полюсам	Разделения ДНК в области центромер не происходит. Расхождение гомологичных хромосом к полюсам, сестринские хроматиды не расходятся
Телофаза I	Формирование в клетке двух идентичных диплоидных ядер ($2n$)	Присутствие в каждой клетке двух сестринских хроматид ($2n$), соединённых в области центромеры
Интеркинез	–	Удвоения ДНК не происходит
Профаза II	–	Очень короткая по времени
Метафаза II	–	Расположение центромер хромосом в плоскости экватора
Анафаза II	–	Расхождение сестринских неидентичных хроматид к полюсам
Телофаза II	–	Формирование четырёх гаплоидных ядер ($1n$), которые могут различаться генотипически

Биологическое значение мейоза состоит в том, что благодаря редукции числа хромосом и образованию половых гаплоидных клеток при оплодотворении из поколения в поколение обеспечивается поддержание постоянства состава хромосом вида. Кроме того, благодаря конъюгации и кроссинговеру мейоз является источником комбинативной изменчивости. Поскольку хромосомы разных бивалентов в анафазе I расходятся независимо друг от друга, происходит рекомбинация родительских наборов хромосом или их участков.

Когда гаплоидные ядра двух гамет (половых клеток), образовавшихся в мейозе, сливаются в диплоидное ядро зиготы, происходит половой процесс. Он характерен для многих одноклеточных и типичен для многоклеточных организмов. Последующее деление зиготы всегда осуществляется путём митоза.

1. Что называют бивалентом?
2. Охарактеризуйте отличие профазы I от профазы II мейоза.
3. Какова роль кроссинговера в мейозе?
4. В чём состоит биологический смысл редукционного деления клетки?

§ 54

Образование мужских гамет — сперматогенез

Вспомните:

биологическое значение:

- митоза;
- мейоза;
- полового размножения.

Образование гамет — гаметогенез. Мир клеток в живой природе очень разнообразен. Но существуют и особые, специализированные клетки — гаметы, или половые клетки. Они участвуют в половом размножении живых существ. Половое размножение присуще как многоклеточным растениям, животным, грибам, так и большинству одноклеточных водорослей и простейших.

В процессе митоза образуются все телесные, или *соматические* (от греч. *soma* — тело), клетки. Обычно в клетках тела эукариот содержится два набора хромосом ($2n$), попавших туда от обоих родителей в результате оплодотворения и последующего деления зиготы.

Образование половых клеток идёт иначе. Происходит этот процесс (*гаметогенез*) в специализированных частях организма — половых железах, или *гонадах*. У большинства животных половые клетки, как правило, обособляются от соматических на ранних стадиях эмбрионального развития, образуя зачатки половой железы, состоящей из первичных половых и соматических клеток.

В зависимости от того, где протекает гаметогенез – в мужском или женском организме, его называют **сперматогенезом** или **оогенезом**. У животных весь процесс гаметогенеза регулируется специальными гонадотропными гормонами. В половой железе обычно различают три зоны, соответствующие четырём периодам развития половых клеток, – *зону размножения*, *зону роста*, *зону превращения* (рис. 121).

Первый период развития половых клеток характеризуется тем, что в гонаде образуется соответствующая зона, где идёт митотическое размножение первичных половых клеток. В мужских половых железах эти первичные делящиеся клетки называют *сперматогониями* (от греч. *sperma* – семя и *gonos* – рождение), а в женских – *оогониями* (от греч. *oov* – яйцо и *gonos* – рождение).

Второй период отображает рост образовавшихся сперматогониев и оогониев и их подготовку к делению созревания. Теперь будущие половые клетки называют *сперматоцитами* и *ооцитами*. Здесь клетки приступают к прохождению профазы I мейоза I.

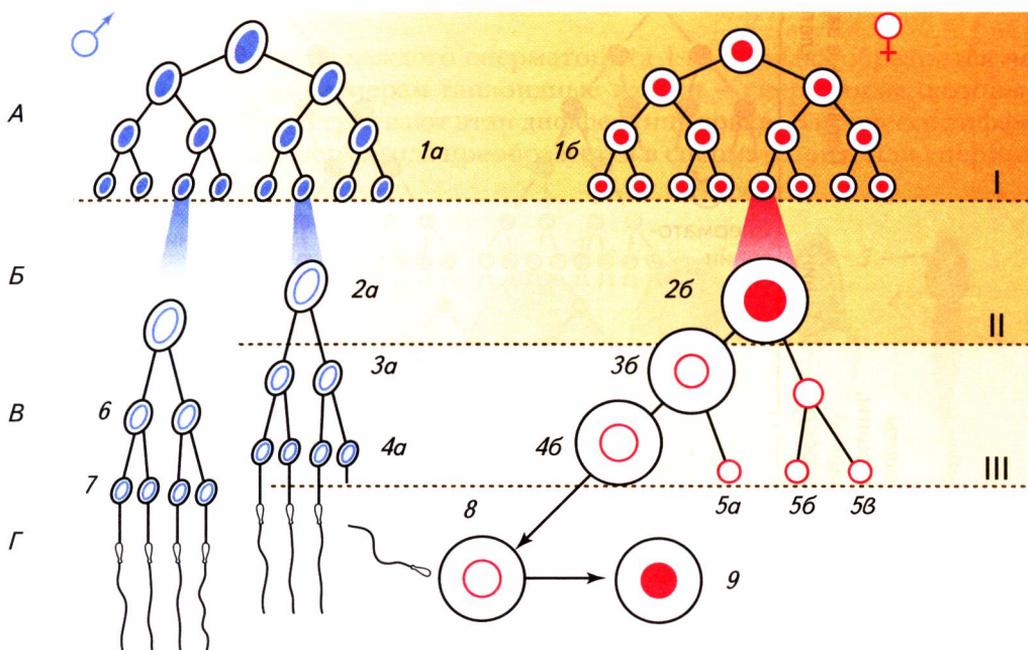


Рис. 121. Схема развития половых клеток (на примере морского ежа): I – зона размножения (1а – сперматогонии; 1б – оогонии); II – зона роста (2а – сперматоциты; 2б – ооциты первого порядка); III – зона созревания (3а – сперматоциты; 3б – ооциты второго порядка; 4а – сперматиды; 4б – яйцеклетка; 5а, 5б, 5в – направительные тельца; 6, 7 – превращение сперматид в сперматозоиды; 8, 9 – оплодотворение и образование зиготы). А – первый период; Б – второй период; В – третий период; Г – четвёртый период

Третий период – это период превращения, или деление созревания, где завершается мейоз I и происходит мейоз II.

Четвёртый период – формирование половых клеток, готовых к оплодотворению (рис. 122).

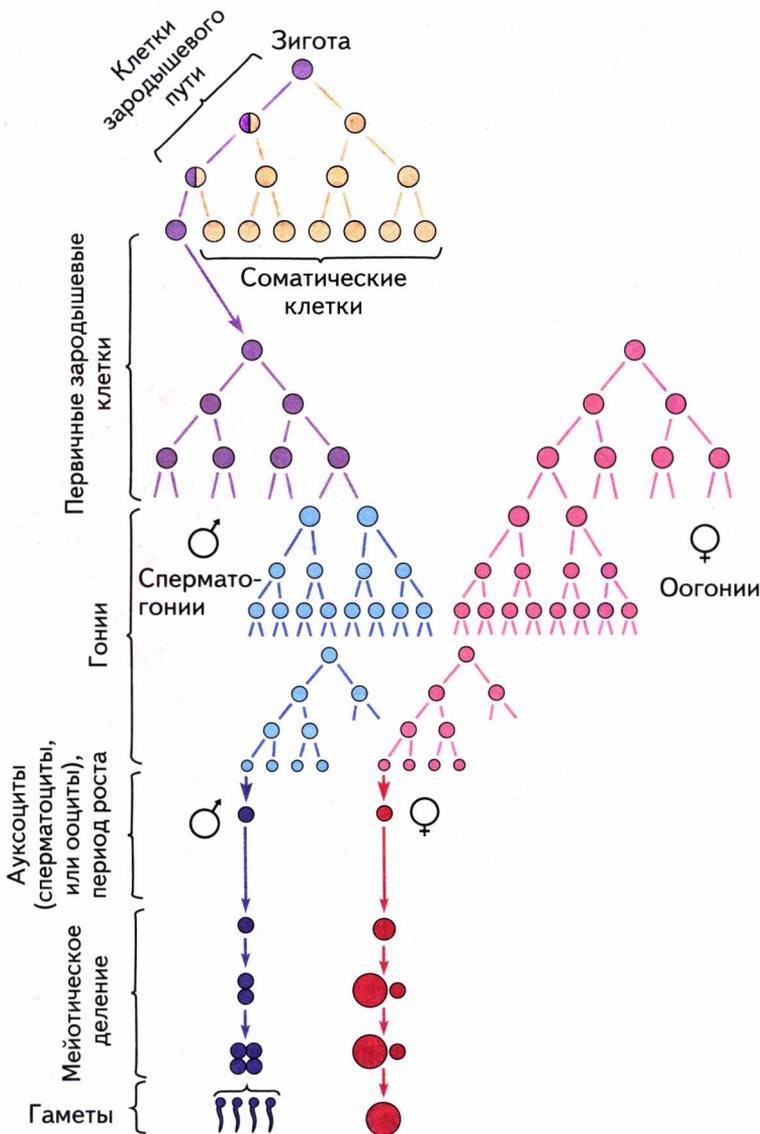


Рис. 122. Общая схема зародышевого пути

В ходе многоэтапного процесса гаметогенеза из клеток с двойным – диплоидным ($2n$) – набором хромосом образуются половые клетки, имеющие одинарный – гаплоидный ($1n$) – набор хромосом.



В основе гаметогенеза лежит мейоз.

Процессы формирования мужских и женских половых клеток у животных несколько различаются между собой. Поэтому рассмотрим их отдельно.

Сперматогенез – это процесс превращения диплоидных первичных мужских половых клеток в гаплоидные – *сперматозоиды* (от греч. *sperma* – семя и *zoon* – живое существо), или *спермии*.

Сперматогенез включает несколько этапов. Вначале происходит митотическое размножение сперматогониев (первый этап), рост сперматозитов 1-го порядка в процессе длительной профазы I (второй этап). На третьем этапе по завершении мейоза I образуются сперматоциты 2-го порядка, а мейоза II – *сперматиды*. Во время четвёртого (заключительного) этапа сперматогенеза происходит формирование сперматозоидов (*спермиогенез*).

Таким образом, из каждого сперматоцита 1-го порядка образуются четыре одинаковые по размерам гаплоидные клетки – сперматиды, которые уже не делятся, но претерпевают этап дифференцировки. В процессе дифференцировки каждая сперматίδα преобразуется в сперматозоид, или спермий (рис. 123).

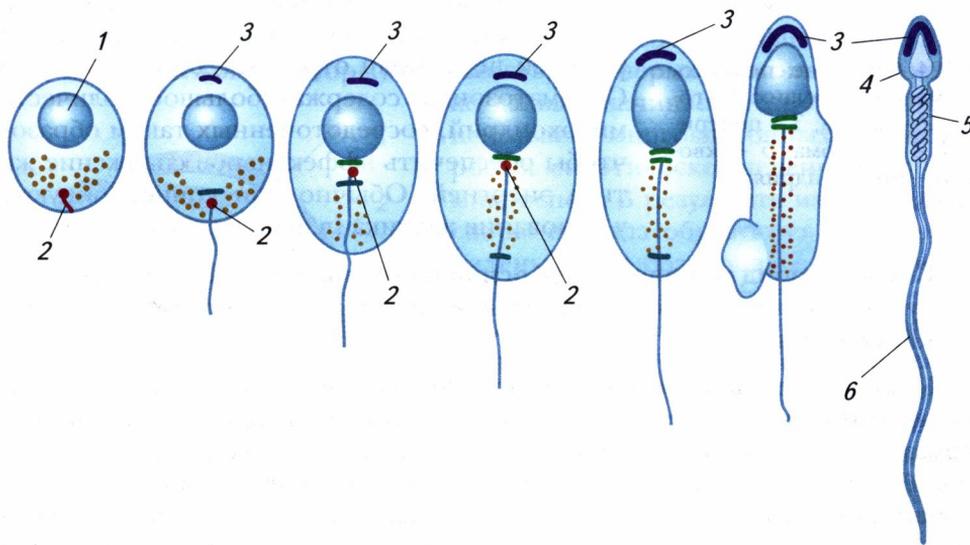


Рис. 123. Процесс формирования сперматозоидов: 1 – ядро; 2 – центриоль; 3 – развивающаяся акросома; 4 – головка; 5 – шейка; 6 – хвостик

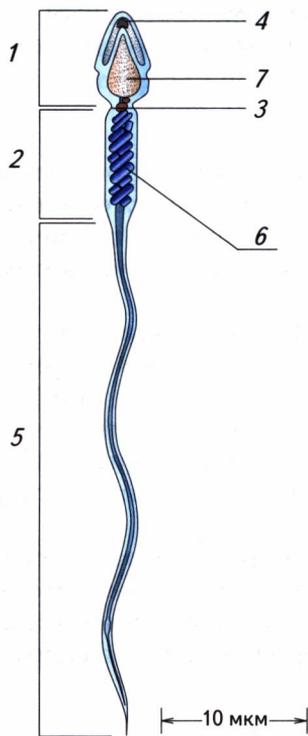


Рис. 124. Строение сперматозоида млекопитающих: 1 – головка; 2 – шейка; 3 – центриоль; 4 – акросома; 5 – хвостик; 6 – митохондрия; 7 – ядро

Спермиогенез. Во время превращения сперматиды в сперматозоид клетка из округлой становится вытянутой, происходит новообразование одних структур (акросомы, жгутика и т. д.), исчезновение других (рибосом, эндоплазматической сети и т. д.) и перемещение многих органелл внутри клетки. Обычно в зрелом сперматозоиде выделяют три отдела – головку, шейку и хвостик (рис. 124).

В процессе спермиогенеза аппарат Гольджи перемещается к одному из полюсов ядра, образуя *акросому*, играющую важную роль в оплодотворении. Акросома – это секреторный пузырёк, содержащий гидролитические ферменты, позволяющие сперматозоиду проникнуть через оболочку яйцеклетки.

ДНК в ядре будущего сперматозоида неактивна и очень плотно упакована, так как почти вся цитоплазма сперматиды отторгается. Поэтому головка зрелого сперматозоида практически её лишена. В ней находятся только вытянутое ядро с конденсированным хроматином и акросома.

Центриоли перемещаются к противоположному акросоме полюсу ядра, и вскоре от материнской центриоли отрастает длинный жгутик. Сперматозоиды содержат большое количество митохондрий, сосредоточенных таким образом, чтобы обеспечить эффективное снабжение жгутика энергией. Обычно они концентрируются у основания жгутика (в шейке сперматозоида).

Сперматозоид выполняет две основные функции – вносит в яйцеклетку гаплоидный набор хромосом и «запускает» программу развития яйцеклетки.

У млекопитающих весь сперматогенез совершается в стенках длинных извитых трубочек (*семенных канальцев*), которые находятся в семенниках. Сперматогонии локализованы в самых глубинных слоях стенки канальца, клетки более поздних стадий развития – ближе к просвету канальца. Сформировавшиеся сперматозоиды выходят в каналец, собираются в придатках семенников, где накапливаются и заканчивают созревание. У человека весь процесс образования четырёх сперматозоидов из одного сперматогония занимает 2–3 месяца, причём мейоз – примерно сутки.

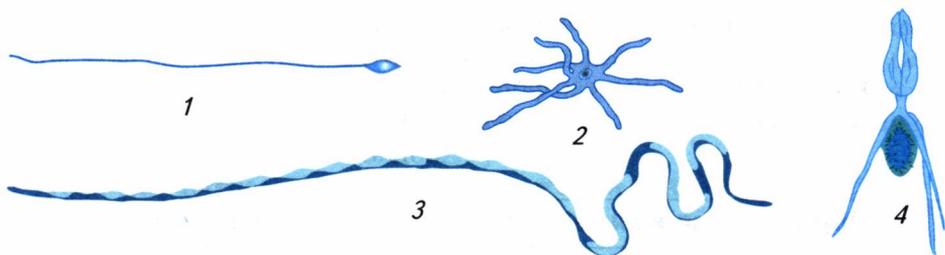


Рис. 125. Различные формы сперматозоидов животных: 1 – барана; 2 – круглого червя; 3 – жука; 4 – рака

Сперматозоиды обладают разнообразной формой, характерной для различных видов (рис. 125).

Всем млекопитающим свойственны хвостатые сперматозоиды. Бесхвостые спермии встречаются у круглых червей, ракообразных и других беспозвоночных, а также у покрытосеменных (цветковых) растений.

Особенности сперматогенеза у цветковых растений. Мужским половым органом цветкового растения является *пыльник*, расположенный в тычинке цветка. В гнездах молодого пыльника имеются особые диплоидные клетки – *микроспороциты*, или *материнские клетки микроспор* (спорогенные клетки). Они соответствуют сперматогониям животных. Каждый микроспороцит претерпевает мейоз и образует четыре гаплоидные *микроспоры*, или пылинки (пыльцевые зёрна), которые являются гомологами мужского гаметофита (рис. 126).

Пылинки (микроспоры) соответствуют сперматидам животных. Одна-

ко дальше начинается процесс, которого не бывает у многоклеточных животных, – рост и митотическое деление гаплоидных микроспор. В результате из одной микроспоры сначала образуются две клетки – маленькая генеративная и большая вегетативная (впоследствии вырастающая в пыльцевую трубку). Затем генеративная клетка митотически делится ещё раз и образует два спермия. В дальнейшем при оплодотворении спермии одного пыльцевого зерна будут сливаться с разными клетками женского организма – один с гаметой (с образованием зиготы), а другой – с диплоидной центральной клеткой зародышевого мешка (с образованием триплоидного эндосперма).

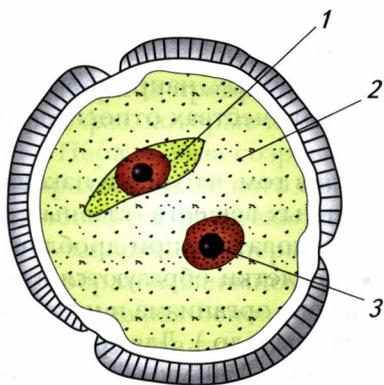


Рис. 126. Строение микроспоры цветкового растения: 1 – генеративная клетка; 2 – вегетативная клетка; 3 – ядро вегетативной клетки

1. Что является основной гаметогенеза?
2. Какие этапы претерпевает гаметогенез?
3. Назовите органы, где формируются половые клетки.
4. Как называют мужские половые клетки?

Вспомните:

- этапы развития половых клеток;
- роль редукционного деления клеток в гаметогенезе;
- роль митотического деления в гаметогенезе.

Оогенез — это процесс развития женской половой клетки от первичной половой клетки до зрелого яйца.

При оогенезе первичные половые клетки проходят те же этапы, что и при сперматогенезе, за исключением стадии превращения, так как уже после второго деления мейоза (третий период оогенеза) бывший оогоний превращается в яйцеклетку. Имеются также различия в особенностях роста (второй период) и делений созревания (третий период).

Так же как и в сперматогенезе, в оогенезе многих видов организмов развивающиеся женские половые клетки долгое время сохраняют между собой связь с помощью цитоплазматических мостиков — образуют *синцитий*. При этом только часть этих клеток становится яйцеклетками (у дрозофилы — одна из 16 клеток), а остальные превращаются в *клетки-кормилицы* и активно снабжают растущие яйцеклетки разным биологическим материалом (рибосомами и макромолекулами). Такой способ наполнения яйцеклетки необходимыми веществами реализован у некоторых беспозвоночных, например у насекомых, что позволяет им производить в больших количествах относительно крупные яйца.

Главная особенность яйцеклетки заключается в том, что в ней накапливаются огромные ресурсы РНК, рибосом, питательных веществ (главным образом в виде *желтка*), которые позже будут расходоваться при дроблении зиготы и росте зародыша. Особенно большие яйцеклетки образуются в том случае, если эмбрионы развиваются вне материнского организма и не имеют внешних источников питания (рыбы, амфибии, птицы и др.). Для сравнения: диаметр яйцеклетки у человека составляет примерно 150 мкм, лягушки — 2 мм, птиц — до нескольких сантиметров.

Яйцеклетки многих организмов покрываются дополнительными оболочками, защищающими их от механических повреждений (скорлупа и др.), высыхания (водонепроницаемые оболочки), предоставляющими питание за

родышу (белок яйца). В субмембранном слое яйцеклетки многих видов организмов содержатся специализированные секреторные пузырьки (*кортикальные гранулы*). После оплодотворения их содержимое выводится наружу путём экзоцитоза и делает плазматическую мембрану яйцеклетки непроницаемой для других сперматозоидов.

Периоды оогенеза. На этапе размножения (**1-й период оогенеза**) оогонии митотически делятся, после конечного деления дифференцируются в ооциты 1-го порядка.

Период роста (2-й период оогенеза) длится значительно дольше, чем при сперматогенезе. Выделяют этапы малого роста и большого роста. Во время последнего клетка увеличивается в сотни, даже в тысячи раз, в основном за счёт накопления РНК, рибосом, желтка, гликогена; приобретает наружные оболочки и кортикальные гранулы. Каждый ооцит окружается мелкими фолликулярными клетками, обеспечивающими его питание (рис. 127). В это время протекает главная часть мейоза — профазы I, во время которой совершается конъюгация хромосом, кроссинговер и образуются биваленты. В отличие от сперматозоидов, ооциты в этом периоде содержат хромосомы, проявляющие синтетическую активность благодаря частичной деспирализации.

Период превращения, или созревания (3-й период оогенеза), состоит из двух фаз, которые проходят в качественно различных условиях.

Первая фаза созревания яйцеклетки начинается с наступлением половой зрелости женского организма. Хромосомы снова конденсируются, ядерная оболочка разрушается, гомологичные хромосомы расходятся к полюсам — завершается первое мейотическое деление. Однако цитоплазма между двумя образовавшимися клетками распределяется очень неравномерно. Клетка, получившая основную часть цитоплазмы, называется *ооцитом 2-го порядка*, а клетка с небольшим количеством цитоплазмы — *полярным, или неправительным, тельцем*.

Вторая фаза соответствует второму мейотическому делению, при этом делятся и ооцит 2-го порядка, и его полярное тельце. После данного деления цитоплазма вновь неравномерно распределяется между клетками — в итоге образуется одна очень крупная яйцеклетка и маленькое полярное тельце.

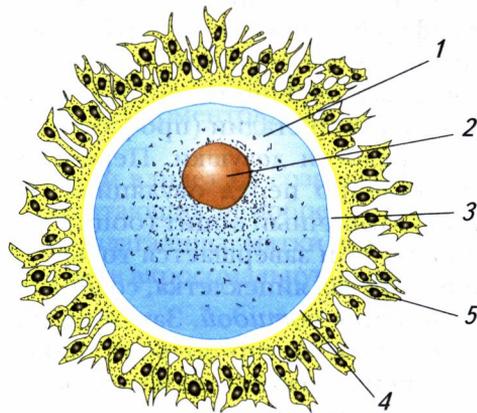


Рис. 127. Схема строения яйцеклетки млекопитающих: 1 — цитоплазма; 2 — ядро; 3 — плазматическая мембрана; 4 — прозрачная оболочка; 5 — фолликулярная клетка

Таким образом, в ходе оогенеза образуются 4 гаплоидные клетки: одна из них очень крупная и неподвижная, с большим содержанием цитоплазмы и желтка (яйцеклетка), три – мелкие (направительные тельца, или вспомогательные клетки), которые постепенно дегенерируют.

Овуляция – выход яйцеклетки из яичника – у разных видов может происходить на разных фазах периода созревания.

Оогенез человека. У человека оогенез начинается в гонадах плода женского пола на ранних стадиях его развития (то есть у эмбриона). Оогонии дифференцируются в первичные ооциты (ооциты 1-го порядка) уже на третьем месяце внутриутробного развития плода. К моменту рождения девочки все первичные ооциты уже находятся в профазе мейоза I. Они остаются на этой стадии (профаза I) в течение многих лет до наступления половой зрелости девушки. Первое мейотическое деление завершается непосредственно перед овуляцией. Второе мейотическое деление наступает, когда вторичный ооцит (ооцит 2-го порядка) переходит из яичника в маточную трубу, и завершается только после того, как в неё внедрится сперматозоид. Зрелая яйцеклетка, содержащая два ядра – своё и ядро сперматозоида, называется *оотидой*. Затем ядра сливаются и образуется зигота. Таким образом, собственно половой процесс происходит не в момент проникновения сперматозоида, а лишь через некоторое время – после слияния гаплоидных родительских ядер.

Последняя стадия оогенеза может быть воспроизведена и вне женщины. Это позволяет осуществлять зачатие детей «в пробирке» – яйцо извлекается (перед овуляцией) и помещается в среду со сперматозоидами. После оплодотворения, с момента образования зиготы и начала дробления (на стадии 8–16 бластомеров), зародыш переносится в матку женщины, где происходит дальнейшее развитие плода. Это открытие позволило многим семьям решить наболевшую проблему бесплодия.

Образование зиготы. До оплодотворения яйцеклетка неактивна. У видов с нормальным половым размножением активация яйцеклетки начинается только после проникновения в неё сперматозоида. При этом вся программа дальнейшего эмбрионального деления заложена в яйцеклетке, а участие сперматозоида состоит только в «запуске» этой программы (обычно за счёт изменения концентрации ионов Ca^{2+} в цитоплазме яйцеклетки).

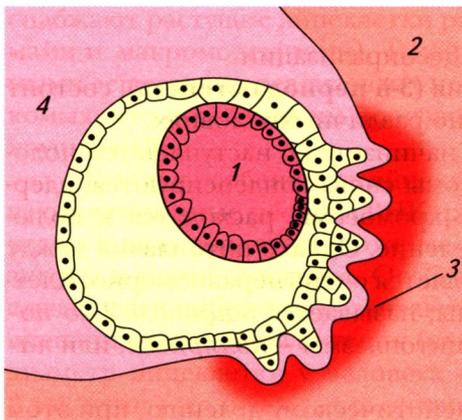


Рис. 128. Развитие зародыша млекопитающих: 1 – зародыш; 2 – стенка матки; 3 – плацента; 4 – полость матки

Слияние половых клеток видоспецифично, оно обусловлено специальными механизмами узнавания, поэтому гаметы не сливаются ни с какими другими клетками иных видов. Поверхность яйцеклетки покрыта *вителлиновым* (желточным) слоем, преодолеть который могут только сперматозоиды того же биологического вида, что и сама яйцеклетка.

После оплодотворения образуется зигота с двойным набором хромосом от обоих родителей. Из зиготы путём митоза образуются соматические клетки, из которых строятся ткани и органы организма (рис. 128).

Слияние сперматозоида с яйцеклеткой. Из множества сперматозоидов, достигших поверхности яйцеклетки, сливается с ней, как правило, только один. Для такого проникновения очень важна *акросомальная реакция* – высвобождение из акросомы сперматозоида специальных ферментов, разрыхляющих прозрачную оболочку яйцеклетки (рис. 129).

Женский организм определённым образом влияет на созревание мужских гамет. Например, сперматозоиды млекопитающих приобретают дополнительные свойства под действием выделений влагалища, матки и маточных труб самки – без этого они не смогут осуществить акросомальную реакцию.

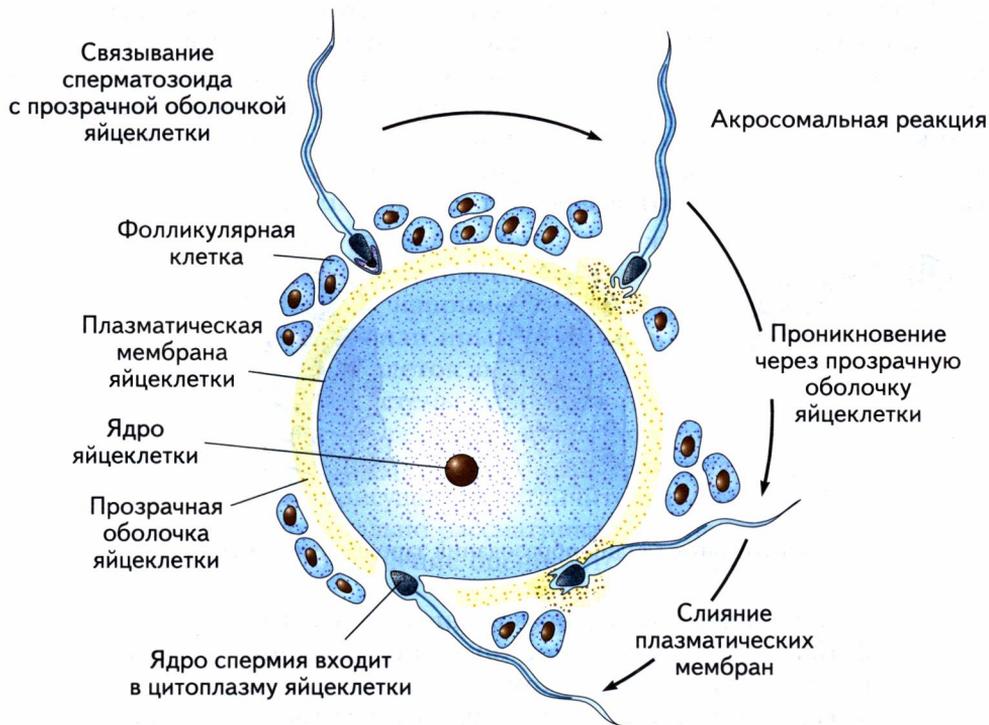


Рис. 129. Оплодотворение яйцеклетки млекопитающих

Сразу после проникновения сперматозоида или его части (обычно – только головки) плазматическая мембрана яйцеклетки резко меняет свой электрический потенциал на противоположный, тем самым препятствуя проникновению других сперматозоидов. Такой механизм защиты называют *быстрой блокадой полиспермии*, он действует очень недолго – всего несколько минут. В это же время приходит в действие механизм *поздней блокады*: кортикальные гранулы яйцеклетки высвобождают множество различных ферментов, которые качественно изменяют оболочку яйцеклетки, превращая её в *оболочку оплодотворения*, не проницаемую для сперматозоидов.

У многоклеточных животных различают два типа оплодотворения – наружное и внутреннее. Наружное оплодотворение происходит вне тела самки, а внутреннее – в её половых протоках (см. § 9).

Особенности оогенеза у цветковых растений. Оогенез происходит в семязачатке, находящемся внутри завязи пестика. Здесь начинает развиваться диплоидная клетка – *мегаспороцит*, или *макроспороцит*, который затем мейотически делится, давая четыре гаплоидные *мегаспоры*, или *макроспоры*. Три из них вскоре разрушаются, а из четвёртой путём трёх митотических делений образуются 8 гаплоидных клеток. Две из них сливаются в центральную диплоидную клетку. Таким образом развивается *зародышевый* мешок – женский гаметофит, содержащий яйцеклетку, 6 гаплоидных и одну диплоидную клетку (рис. 130). При оплодотворении с яйцеклеткой сливается один спермий, с диплоидной клеткой – другой; происходит двойное оплодотворение, после чего развиваются зародыш семени и плод.

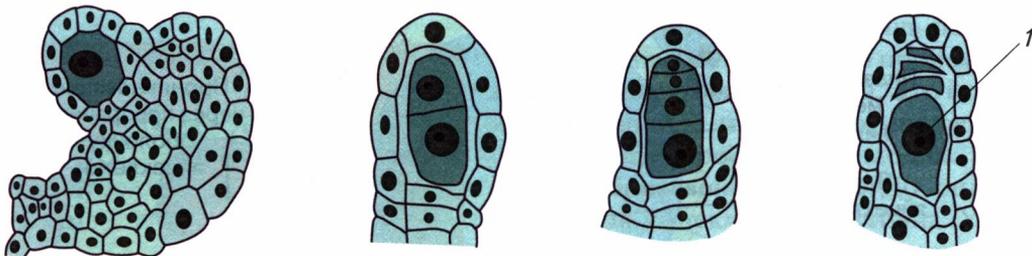


Рис. 130. Последовательные стадии образования зародышевого мешка (1)

1. Когда происходит образование половых клеток?
2. Каково биологическое значение различия размеров женской и мужской половых клеток?
3. На каком этапе оогенеза происходит увеличение размеров будущей яйцеклетки?
4. В чём проявляется особенность оогенеза у человека?