

© 1993

## СИНАПТОНЕМНЫЕ КОМПЛЕКСЫ И ГЕТЕРОХРОМАТИН У ТАРАКАНА

О. А. Агапова, Л. В. Высоцкая

Кафедра цитологии и генетики, Новосибирский университет

У таракана *Blaberus* sp. (Blattoptera, Blaberidae) (2л♂ - 73, 2л♀ - 74) изучены митотические и мейотические хромосомы с использованием С-метода дифференциального окрашивания и проведен электронно-микроскопический анализ синаптонемных комплексов (СК) в распластанных мейоцитах и на ультратонких срезах. Показано, что С-гетерохроматин у этого вида представлен крупными блоками в прицентромерных районах всех хромосом и гетерохроматическим плечом Х-хромосомы. Выявлена разница в структуре боковых элементов СК гетерохроматических и эухроматических районов. Обнаружено, что в гетерохроматических районах на единицу длины СК приходится большее содержание ДНК, чем в эухроматических. Установлено, что осевой элемент гетерохроматического плеча полового хромосомы значительно толще эухроматического и многократно расщеплен. Показано, что у самок относительные длины СК эу- и гетерохроматического плеча полового бивалента соответствуют таковым метафазной хромосомы. В то же время осевой элемент эухроматического плеча Х-унивалента значительно короче ожидаемого. Обсуждаются возможные механизмы образования сложной структуры бокового элемента в гетерохроматических районах и варьирования длины СК.

В настоящее время анализ синаптонемных комплексов (СК) на препаратах распластанных мейоцитов широко используется как для кариотипирования (Solari, 1980; Богданов, Коломиец, 1985), так и для изучения конъюгации гомологов у разных видов (Croft, Jones, 1986b; Albini, Jones, 1987) и у организмов, гетерозиготных по перестройкам (Poorman et al., 1981; Moses et al., 1982; Borodin et al., 1991).

Однако в процессе образования СК многое продолжает оставаться неясным. Непонятно, почему суммарная длина СК может значительно варьировать в разных клетках и существенно различаться у самцов и самок (Bojko, 1983). Неизвестны причины вариации длины СК отдельных бивалентов (Weith, Traut, 1980) и в ряде случаев несоответствия между длиной СК и митотических хромосом (Solari, Counce, 1977; Kaelbling, Fehkeimer, 1983).

Сопоставление длины СК с размерами генома у разных видов ставит вопрос о том, как распределена ДНК по длине СК. Установлено, что среднее содержание ДНК на единицу длины СК может существенно различаться у разных видов (Wettstein et al., 1984; Croft, Jones, 1986a; Высоцкая и др., 1990), и, по-видимому, количество хроматина, приходящееся на единицу длины СК, в гетерохроматических районах выше, чем в эухроматических (Stack, 1984).

Несомненно, что привлечение новых объектов для изучения СК позволит приблизиться к пониманию закономерностей его формирования.

## Материал и методика

В работе использовали личинок и взрослых особей самцов и самок лабораторной культуры тропического таракана *Blaberus* sp. (Blattoptera, Blaberidae).

Анализ митотических и мейотических хромосом проводили на давленных препаратах семенных фолликулов и яйцевых трубочек, фиксированных смесью 96%-ного этилового спирта и ледяной уксусной кислоты в соотношении 3:1, после обработки в 0.9%-ном растворе цитрата натрия. Взрослым насекомым предварительно вводили 0.5 мл 0.1%-ного раствора колхицина. Препараты



окрашивали по Фельгену азотнокислым серебром ускоренным способом (Howell, Black, 1980) и дифференциально для выявления С-гетерохроматина (Высоцкая и др., 1990).

Препараты распластанных сперматоцитов и ооцитов для светомикроскопического анализа готовили по методу Дрессера и Мозеса (Dresser, Moses, 1980) с сахарозой или детергентом (Weith, Traut, 1980) и окрашивали азотнокислым серебром ускоренным способом. Для электронно-микроскопического анализа часть клеток, находящихся в среде для распластывания, переносили на стекло, покрытое пленкой из пластика или формвара (0.5%-ный раствор в хлороформе), касаясь им поверхности капли. После высушивания на воздухе и фиксации препараты просматривали под микроскопом в фазовом контрасте. Затем пленку с клетками на стадии пахитены вырезали с пленкой и переносили на сетки, окрашивали 1%-ным водным раствором уранил-ацетата (Dietrich, Mulder, 1983) и просматривали под электронным микроскопом ЭМВ-100АК.

Длину СК измеряли на препаратах, окрашенных азотнокислым серебром. Фотоизображения препаратов увеличивали до необходимых размеров, СК зарисовывали и измеряли длину курвиметром.

Для изучения СК на ультратонких срезах семенные фолликулы фиксировали в 2.5%-ном глутаральдегиде на 0.1 М фосфатном буфере (рН 7.4) в течение 2 ч и дофиксировали в 2%-ном  $OsO_4$  на фосфатном буфере 20 мин. После обезвоживания материал заключали в смесь Аралдита и Эпона. Ультратонкие срезы окрашивали уранил-ацетатом и цитратом свинца по Рейнольдсу (Reynolds, 1963).

## Результаты

В диплоидном наборе *Blaberus* sp. у самцов 73 хромосомы (72 + X), у самок — 74 (72 + XX). Все аутосомы мелкие субметацентрические и акроцентрические. Метацентрическая X-хромосома более чем в 2 раза превосходит самую длинную аутосому набора (рис. 1, а; см. вкл. II). Все хромосомы, включая X-хромосому, содержат блок прицентромерного С-гетерохроматина. Размеры этого блока одинаковы у всех членов набора, так что у мелких аутосом он занимает более половины их длины (рис. 1, а). X-хромосома кроме прицентромерного гетерохроматина содержит крупный блок гетерохроматина, занимающий почти целое плечо. Это гетерохроматическое плечо при процедурах С-окрашивания окрашивается гораздо интенсивнее, чем прицентромерный гетерохроматин.

В пахитенных хромосомах также выявляются одинаковые по размеру блоки гетерохроматина, но относительная их доля к длине хромосом значительно меньше, чем в митотических хромосомах (рис. 1, б). По Фельгену гетерохроматические районы пахитенных хромосом окрашиваются интенсивнее, чем эухроматические, что свидетельствует о большем содержании ДНК в этих районах. Другими словами, в гетерохроматических районах хромосомы на стадии пахитены содержится больше хроматина на единицу длины по сравнению с эухроматическими.

В распластанных сперматоцитах на стадии пахитены (рис. 1, в) выявляются 36 бивалентов и соответствующий X-хромосоме унивалент, представленный осевым элементом (ОЭ). СК каждого бивалента состоит из двух боковых элементов (БЭ) и не всегда хорошо выявляемого центрального элемента (рис. 2, а—г; см. вкл. III). В СК бивалентов аутосом и в ОЭ полового унивалента имеется область, которая на микропрепаратах выглядит как более интенсивно прокрашивающаяся (рис. 1, в). Длина этой области около 1.5 мкм, ее размер и локализация в биваленте соответствуют таковым прицентромерного гетерохроматина в пахитенной хромосоме. На электронограммах видно, что в этих участках БЭ СК расщеплен по своей длине, причем иногда одна из половин расщепляется еще 1 раз (рис. 2, а, г; 3; см. вкл. III). В таких участках расстояние между БЭ СК часто меньше, чем в других частях бивалентов. Более интенсивное окрашивание этих районов, по-видимому, связано с худшим вымыванием из них красителя. В теломерных районах, рядом с прикрепительными дисками иногда видно, что БЭ СК раздвоены (рис. 2, б).

В центральном пространстве СК обнаруживаются округлые или овальные гранулы, по одной на каждый бивалент (рис. 2, а—г). По своей морфологии они сходны с рекомбинационными узелками, описанными для других видов



животных и растений (Albini, Jones, 1984; Bernelot-Moens, Moens, 1986; Stack, Anderson, 1986). Учитывая то, что каждый бивалент у данного вида образует одну хиазму, мы склонны рассматривать эти гранулы как рекомбинационные узелки. Эти узелки никогда не встречаются в зоне СК, соответствующей прицентромерному гетерохроматину. В области рекомбинационных узелков также можно наблюдать расщепление БЭ.

Во всех клетках синаптомемный комплекс одного из бивалентов вблизи участка, соответствующего прицентромерному гетерохроматину, окружен, как облачком, более интенсивно прокрашиваемым, чем окружающий фон, материалом (рис. 1, в; 2, г). Сходные образования под названием «knob» и «blob», также окружающие часть СК одного из бивалентов, были описаны у моли *Ephestia kuehniella* (Weith, Traut, 1980) и у *Drosophila melanogaster* (Carpenter, 1975). В последнем случае эта структура обнаруживается помимо ядрышка (Carpenter, 1975). Ни нам, ни вышеназванным авторам не удалось найти аналогии этим структурам на препаратах метафазных хромосом. По-видимому, это хроматин, организованный иначе, чем в других частях бивалента, возможно, содержащий особые белки и поэтому хорошо выявляемый при окраске серебром.

Анализ СК на ультратонких срезах показал, что на продольных срезах расстояние между БЭ СК и их ширина в эухроматических и гетерохроматических районах, которые определяли по плотности окружающего хроматина, одинаковы (рис. 2, д, е). Однако на поперечных срезах СК гетерохроматических районов толще, чем эухроматических (рис. 2, ж, з).

Половой унивалент во всех клетках состоит из двух хорошо различимых частей, разделенных областью, в которой наблюдается расщепление ОЭ. Эта область полового унивалента по размерам и морфологии соответствует СК гетерохроматической области аутосомных бивалентов. Одна часть унивалента всегда представлена типичным одинарным ОЭ, тогда как морфология другой значительно варьирует в разных клетках. Можно выделить несколько типов полового унивалента, различающихся морфологией варьирующей части (рис. 3).

1-й тип. Весь половой унивалент представлен ОЭ, в центральной части которого наблюдается расщепление. Расщепление ОЭ может встречаться и в теломерных районах (рис. 3, а). Такой унивалент сопоставим по длине с самым крупным бивалентом.

2-й тип. Половой унивалент представлен двумя частями: линейной, длина которой равна половине длины крупного бивалента, и многократно расщепленным ОЭ со сложными анастомозами (рис. 3, б).

3-й тип. Варьирующая часть полового унивалента наряду с расщеплениями ОЭ содержит плотно прокрашиваемые участки, которые, по-видимому, представляют собой плотно уложенные расщепленные области (рис. 3, в).

4-й тип. Варьирующая часть унивалента значительно уменьшена в размерах и выявляется в виде плотно прокрашиваемой линзы (рис. 3, г).

Анализируя морфологию полового унивалента, можно заключить, что его линейная часть соответствует эухроматическому плечу X-хромосомы, а часть, имеющая разную морфологию в разных клетках, — гетерохроматическому плечу.

Средняя суммарная длина СК на клетку (включая линейную часть БЭ унивалента) равна  $25.04 \pm 4.33$  мкм ( $n = 14$ ). В измеренных клетках суммарная длина СК варьировала от 231.7 до 279.3 мкм. Довольно сильно варьирует и индивидуальная длина отдельных бивалентов в разных клетках. В тех случаях, когда бивалент по морфологии хорошо узнаваем, например бивалент с облачком, он попадает в разных клетках в позиции от 4-й до 11-й, а один из крупных бивалентов с почти центральным расположением центрального района попадает в 1—3-ю позицию. При сравнении доли линейной части X-унивалента самцов с долей самого крупного бивалента ( $2.050 \pm 0.095$  и  $4.880 \pm 0.086\%$  соответственно) оказалось, что последний почти в 2.5 раза длиннее унивалента. У самок суммарная длина всех СК клетки составляла около 320 мкм, при этом половой



бивалент более чем в 2 раза длиннее самого крупного бивалента (10.49 и 4.43% соответственно), что совпадает с соотношениями длины митотических хромосом (рис. 4; см. вкл. IV).

Таким образом, при формировании ОЭ полового унивалента происходит значительное укорочение эухроматической части X-хромосомы. Длина линейной части БЭ X-унивалента составляет менее половины длины СК крупного бивалента, тогда как эухроматическое плечо митотической X-хромосомы длиннее самой крупной аутосомы. В оогенезе длина полового и аутосомных бивалентов пропорциональна длине соответствующих митотических хромосом.

### Обсуждение

Итак, мы наблюдали два явления: варибельность количества хроматина, приходящегося на единицу длины ОЭ или СК, и расщепление ОЭ на два субэлемента и более. При этом в кариотипе *Blaberus* sp. обнаружены три структурных элемента, по-разному проявляющих себя в этих явлениях. Это эухроматические части хромосом, районы прицентромерного гетерохроматина и гетерохроматическое плечо половой хромосомы.

Так, на единицу длины СК в гетерохроматических районах приходится гораздо большее содержание ДНК, чем в эухроматических. Это согласуется с результатами Стака, полученными для подорожника, томата и мыши (Stack, 1984).

Разная упаковка ДНК в эухроматических и гетерохроматических районах хромосом может быть причиной несоответствия относительной длины митотических хромосом и СК в тех случаях, когда размеры блоков гетерохроматина в хромосомах набора значительно варьируют. Если прицентромерный гетерохроматин находится преимущественно в одном плече хромосомы, то может наблюдаться изменение соотношения длины плеч при сравнении митотической хромосомы и СК.

Более короткий ОЭ эухроматической части X-хромосомы в сперматогенезе по сравнению с оогенезом говорит о том, что упаковка ДНК в эухроматических районах пахитенных хромосом также может значительно варьировать. Разумным объяснением этого явления может быть допущение того, что не все последовательности, участвующие в формировании БЭ X-бивалента у самок, вовлечены в образование ОЭ у самцов.

Нужно отметить, что морфология X-унивалента у разных видов прямокрылых может существенно различаться. У *Schistocerca gregaria* длина ОЭ X-унивалента пропорциональна длине митотической X-хромосомы (Croft, Jones, 1986a), у *Melanoplus differentialis*, как в нашем случае, наблюдается укорочение ОЭ X-унивалента по сравнению с длиной митотической хромосомы (Solari, Counce, 1977), а у *Locusta migratoria* линейная структура X-унивалента вообще не выявляется, т. е. ОЭ X-унивалента не образуется (Croft, Jones, 1986a).

Плотность упаковки ДНК в эухроматических районах аутосомных бивалентов также может варьировать. Об этом свидетельствуют результаты измерения длины СК бивалентов в разных клетках. Очевидно, и здесь активны не все последовательности ДНК, потенциально способные к взаимодействию с формирующими ОЭ белками. Скорее всего, их участие в образовании БЭ — процесс статистический. Именно поэтому длина СК в среднем соответствует длине митотических хромосом. Однако за счет вовлечения дополнительных последовательностей могут увеличиваться длина отдельных бивалентов и общая длина СК. В пользу такого предположения свидетельствуют факты значительных различий длины СК у самцов и самок моли и человека (Weith, Traut, 1980; Војко, 1983) и данные о несоответствии длины БЭ СК ожидаемым при конъюгации хромосом у организмов, гетерозиготных по перестройкам (Moses, Poorman, 1981;



Borodin et al., 1991). О большом количестве потенциально способных к образованию ОЭ районов хромосом свидетельствуют множественные линейные структуры, образующиеся в отсутствие конъюгации у мейотических мутантов (Гребенникова, Голубовская, 1991).

Таким образом, хотя длина СК — величина в среднем довольно постоянная, благодаря чему можно использовать СК для кариотипирования, нужно иметь в виду, что существуют возможности для значительной вариации длины СК как отдельных бивалентов, так и всего кариотипа в целом.

Расщепление ОЭ и БЭ на два субэлемента мы наблюдаем в районах прицентромерного гетерохроматина и в теломерных районах. В случае БЭ расщеплению подвергаются и районы, прилежащие к рекомбинационным узелкам. Логично предположить, что это расщепление выявляет хроматидное строение БЭ или ОЭ.

Таким образом, оказывается, что БЭ на самом деле состоит из двух субэлементов, которые могут тесно соединяться благодаря какому-то фактору (судя по реакции на серебро, белковой природы), а могут быть и разъединены. Возможно, что утолщенный БЭ, выявляемый на ультратонких срезах, состоит из двух разобщенных субэлементов, лежащих рядом друг с другом и контрастирующих однородно, как единое целое. При распластывании мейоцитов эти субэлементы отходят друг от друга и при контрастировании выявляются независимо друг от друга.

Стак (Stack, 1984) также описал утолщение БЭ в районах прицентромерного гетерохроматина у мыши, тогда как у томата он, напротив, наблюдал уменьшение толщины БЭ СК в этих районах. Более тонкий СК гетерохроматических районов по сравнению с эухроматическими описан у *D. melanogaster* при анализе СК на ультратонких срезах (Carpenter, 1975). Таким образом, для гетерохроматических районов по сравнению с эухроматическими кроме большего содержания ДНК на единицу длины СК характерна несколько иная структура БЭ. У ряда видов закономерно наблюдаются утолщения и расщепления БЭ.

Для некоторых видов животных и растений описаны локальные утолщения и расщепления БЭ СК (Gilles, 1973; del Mazo, Gil-Alberdi, 1986; Тимофеева и др., 1991), но не проанализирована их связь с гетерохроматином.

Расщепление на субэлементы наблюдается и в гетерохроматическом плече X-унивалента, но число линейных структур может быть больше двух. Если расщепление на два субэлемента можно объяснить разобщением сестринских хроматид, то для понимания множественного расщепления необходимо допустить, что либо последовательности, участвующие в формировании осевого элемента, могут вступать во взаимодействие последовательно, либо образование ОЭ может начаться в нескольких местах одновременно. В первом случае формируется линейный ОЭ, во втором после встречи коротких фрагментов возникает сетчатая структура.

Можно предполагать, что интенсивно окрашенные линзообразные структуры (3-й и 4-й типы) являются результатом контрастирования близко расположенных фрагментов ОЭ, в то время как многократное расщепление, наблюдаемое во 2-м типе, выявляется в том случае, когда фрагменты достаточно удалены друг от друга. Многократные расщепления латерального элемента неконъюгирующей эухроматической части X-хромосомы описаны у человека и ряда других млекопитающих (Solari, 1980; Борозин, Горлов, 1990).

Эти факты наряду с расщеплением ОЭ у асинхронных мутантов указывают на важную роль конъюгации гомологов в процессе образования и стабилизации ОЭ. Можно предполагать, что с началом конъюгации останавливается синтез белков, определяющих формирование ОЭ. Если процесс конъюгации нарушен вследствие отсутствия гомолога (унивалент) или по другим причинам (у мейомутантов), то продолжающийся синтез этого белка приводит к возникновению дополнительных линейных структур (расщепление).

Необходимо подчеркнуть, что у *Vlaeberus* sp. многократному расщеплению подвергается только гетерохроматическое плечо X-хромосомы, тогда как эухро-



матическая часть формирует хотя и непропорционально короткую, но линейную структуру. Район прицентромерного гетерохроматина ведет себя одинаково вне зависимости от конъюгации.

Сопоставляя сказанное выше с тем фактом, что при дифференциальном окрашивании прицентромерный гетерохроматин и гетерохроматическое плечо X-хромосомы окрашиваются с разной интенсивностью, можно заключить, что имеются значительные различия в структуре хроматина разных частей хромосомы. Эти структурные различия также влияют на поведение хромосом в профазе мейоза.

Работа выполнена в рамках Государственной научно-технической программы «Приоритетные направления генетики».

#### Список литературы

- Богданов Ю. Ф., Коломиец О. Л. Картирование на основе СК и применение этого метода в цитогенетике // Генетика. 1985. Т. 21, № 5. С. 793—802.
- Бородин П. М., Горлов И. П. Электронно-микроскопическое исследование особенностей синапсиса половых хромосом у американской норки // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1990. Вып. 1. С. 10—13.
- Высоцкая Л. В., Агапова О. А., Гусаченко А. М. Особенности образования синаптонемных комплексов и распределения хиазм у двух видов саранчовых // Генетика. 1990. Т. 26, № 11. С. 1953—1959.
- Гребенникова З. К., Голубовская И. Н. Блокада синапса хромосом и мейоза у мей-мутанта кукурузы PRA 1 // Цитология. 1991. Т. 33, № 6. С. 20—26.
- Тимофеева Л. П., Гребенникова З. К., Гафт М. С., Голубовская И. Н. Ультраструктурные особенности синаптонемных комплексов у кукурузы в норме // Цитология. 1991. Т. 33, № 6. С. 12—19.
- Albini S. M., Jones G. H. Synaptonemal complex-associated centromeres and recombination nodules in plant meiocytes prepared by an improved surface-spreading technique // Exp. Cell Res. 1984. Vol. 155. P. 588—592.
- Albini S. M., Jones G. H. Synaptonemal complex spreading in *Allium cepa* and *A. fistulosum*. I. The initiation and sequence of pairing // Chromosoma. 1987. Vol. 95. P. 324—338.
- Bernelot-Moens P., Moens P. B. Recombination nodules and chiasma localization in two Orthoptera // Chromosoma. 1986. Vol. 93. P. 220—226.
- Bojko M. Human meiosis. VIII. Chromosome pairing and formation of the synaptonemal complex in oocytes // Carlsberg Res. Commun. 1983. Vol. 48. P. 457—483.
- Borodin P. M., Gorlov I. P., Agulnik A. I., Agulnik S. I., Ruvinsky A. O. Chromosome pairing and recombination in mice heterozygous for different translocations in chromosomes 16 and 17 // Chromosoma. 1991. Vol. 101. P. 252—258.
- Carpenter A. T. C. Electron microscopy of meiosis in *Drosophila melanogaster* females. I. Structure, arrangement and temporal change of the synaptonemal complex in wild-type // Chromosoma. 1975. Vol. 51. P. 157—182.
- Croft J. A., Jones G. H. Surface spreading of synaptonemal complexes in locusts. I. Pachytene observation // Chromosoma. 1986a. Vol. 93. P. 483—488.
- Croft J. A., Jones G. H. Surface spreading of synaptonemal complexes in locusts. II. Zygotene pairing behaviour // Chromosoma. 1986b. Vol. 93. P. 489—495.
- Dietrich A. J. J., Mulder R. J. P. A light- and electron microscopic analysis of meiotic prophase in female mice // Chromosoma. 1983. Vol. 88. P. 377—385.
- Dresser M. E., Moses M. J. Synaptonemal complex karyotyping in spermatocytes of the Chinese hamster (*Cricetus griseus*). IV. Light and electron microscopy of synapsis and nuclear development by silver staining // Chromosoma. 1980. Vol. 76. P. 1—22.
- Gilles C. B. Ultrastructural analysis of maize pachytene karyotypes by three dimensional reconstruction of the synaptonemal complexes // Chromosoma. 1973. Vol. 43. P. 145—176.
- Howell W. M., Black D. A. Controlled silver-staining of nucleolus organizer-regions with protective colloidal developer: a 1-step method // Experientia. 1980. Vol. 36. P. 1014—1015.
- Kaelbling M., Fehkeimer N. S. Synaptonemal complexes and the chromosome complement of domestic fowl, *Gallus domesticus* // Cytogenet. Cell Genet. 1983. Vol. 35. P. 87—92.
- Mazo J., del Gil-Alberdi L. Multistranded organization of the lateral elements of the synaptonemal complex in the rat and mouse // Cytogenet. Cell Genet. 1986. Vol. 41. P. 219—224.
- Moses M. J., Poorman P. A. Synaptonemal complex analysis of mouse chromosomal rearrangements. II. Synaptic adjustment in a tandem duplication // Chromosoma. 1981. Vol. 81. P. 519—535.
- Moses M. J., Poorman P. A., Roderick T. H., Davison M. T. Synaptonemal complex analysis of mouse chromosomal rearrangements. IV. Synapsis and synaptic adjustment in two paracentric inversion // Chromosoma. 1982. Vol. 84. P. 457—474.



Poorman P. A., Moses M. J., Russell L. B., Cacheiro N. L. A. Synaptonemal complex analysis of mouse chromosomal rearrangements. I. Cytogenetic observation on a tandem duplication // *Chromosoma*. 1981. Vol. 81. P. 507—518.

Reynolds E. S. The use of lead citrate at high pH as an electronopaque stain in electron microscopy // *J. Cell Biol.* 1963. Vol. 17. P. 208—212.

Solari A. J. Synaptonemal complex and associated structures in microspread human spermatocytes // *Chromosoma*. 1980. Vol. 81. P. 315—377.

Solari A. J., Counce S. J. Synaptonemal complex karyotyping in *Melanoplus differentialis* // *J. Cell Sci.* 1977. Vol. 26. P. 229—250.

Stack S. M. Heterochromatin, the synaptonemal complex and crossing over // *J. Cell Sci.* 1984. Vol. 71. P. 159—177.

Stack S., Anderson L. Two-dimensional spreads of synaptonemal complexes from solanaceous plants. III. Recombination nodules and crossing over in *Lycopersicon esculentum* (tomato) // *Chromosoma*. 1986. Vol. 94. P. 253—258.

Weith A., Traut W. Synaptonemal complexes with associated chromatin in a moth, *Ephestia kuehniella* Z. The fine structure of the W chromosomal heterochromatin // *Chromosoma*. 1980. Vol. 78. P. 275—291.

Wettstein D., Rasmussen S. W., Holm P. B. The synaptonemal complex in genetic segregation // *Ann. Rev. Genet.* 1984. Vol. 18. P. 331—413.

Поступила 30 IX 1992

## SYNAPTONEMAL COMPLEX AND HETEROCHROMATIN IN THE COCKROACH

O. A. Agapova, L. V. Vysotskaya

Chair of Cytology and Genetics, Novosibirsk University

The structure of the synaptonemal complex (SC) and heterochromatin localization in *Blaberus* sp. (Blattoptera, Blaberidae) ( $2n\sigma = 73$ ,  $2n\eta = 74$ ) were analysed using electron and light microscopy of surface spread meiocytes, ultrathin sections and differential Giemsa staining. Our observations indicate that: 1) this species has distinct pericentric masses of C-heterochromatin in all the chromosomes and in a heterochromatic arm of X-chromosome; 2) the SC is underrepresented in heterochromatin compared to euchromatin; 3) lateral elements (LE) of the SC in heterochromatin are thicker than in euchromatin and are split by spreading; 4) an axial element made by the euchromatic arm of male X-univalent is considerably shorter than the same portion of female X-bivalent. Possible mechanisms of SC length variation and formation of LE splitting structure in heterochromatin are discussed.

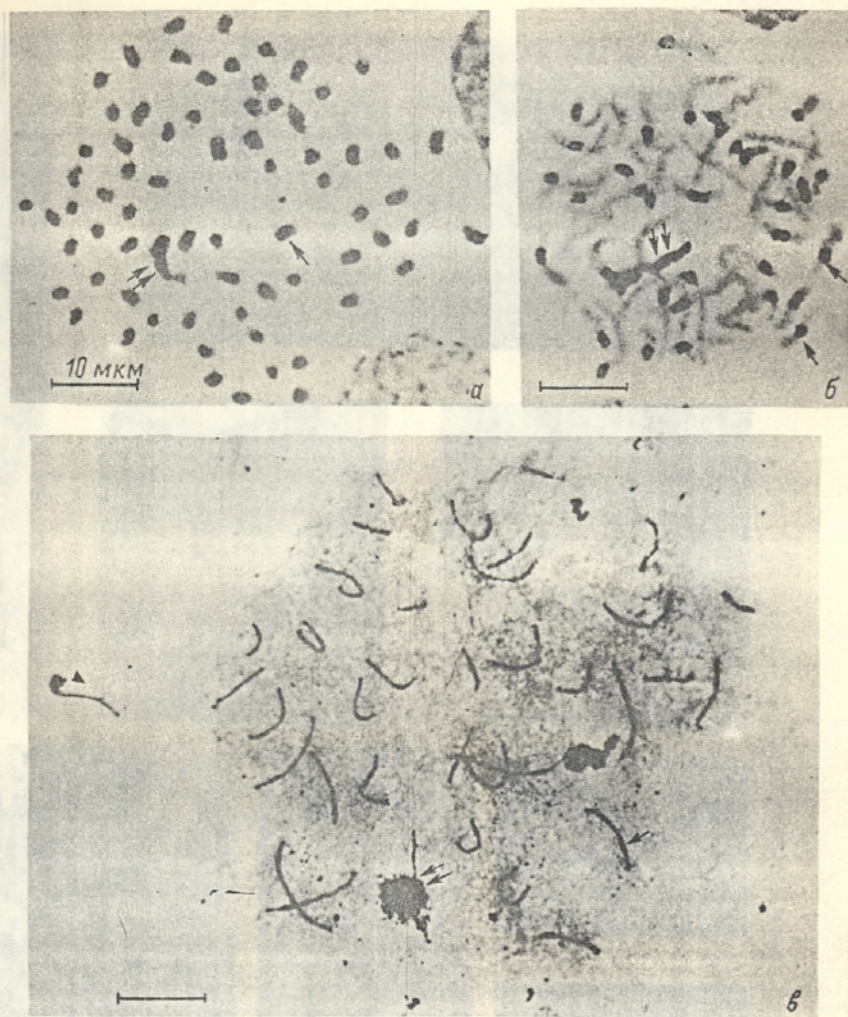


Рис. 1. Дифференциально окрашенные хромосомы и синаптонемные комплексы (СК) *Vlabregus* sp. а — митотические хромосомы, б — пахитенные хромосомы, в — СК. Стрелки — прицентромерный гетерохроматин, двойные стрелки — половая хромосома, головка стрелки — СК с облачком. Об. 100х, ок. 7х.

Рис. 2. Ультраструктура синаптонемных комплексов (СК) *Vlabregus* sp.

1 — СК в области формирования редуцированных спорангиев; 2 — 3 — фрагменты СК на ультраструктурном уровне; 4 — 5 — ультраструктура СК в области гетерохроматина и эндотелиума; 6, 7 — ультраструктура СК в области дегрануляционной цитоплазмы; 8 — базальный элемент; 9 — центральная область; стрелки — редуцированный узелок, двойные стрелки — редуцированный базальный элемент, головка стрелки — облачко.



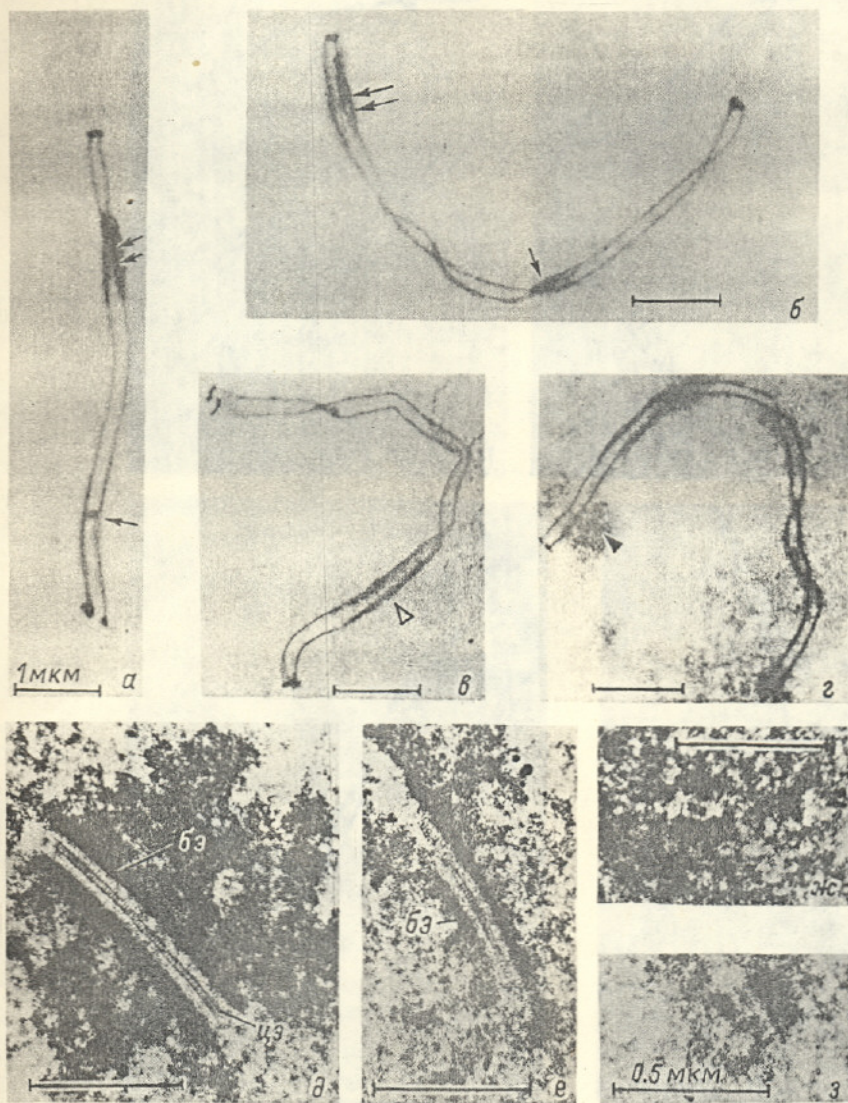


Рис. 2. Ультраструктура синаптонемных комплексов (СК) *Vlaberus* sp.

a-z — СК отдельных бивалентов распластанных сперматоцитов. д-з — фрагменты СК на ультратонких срезах; д, е — продольные срезы СК в области гетерохроматина и эухроматина; ж, з — поперечные срезы СК в области гетерохроматина и эухроматина. бз — боковой элемент, цз — центральный элемент; стрелки — рекомбинационный узелок, двойные стрелки — расщепление бокового элемента, головка стрелки — облачко.



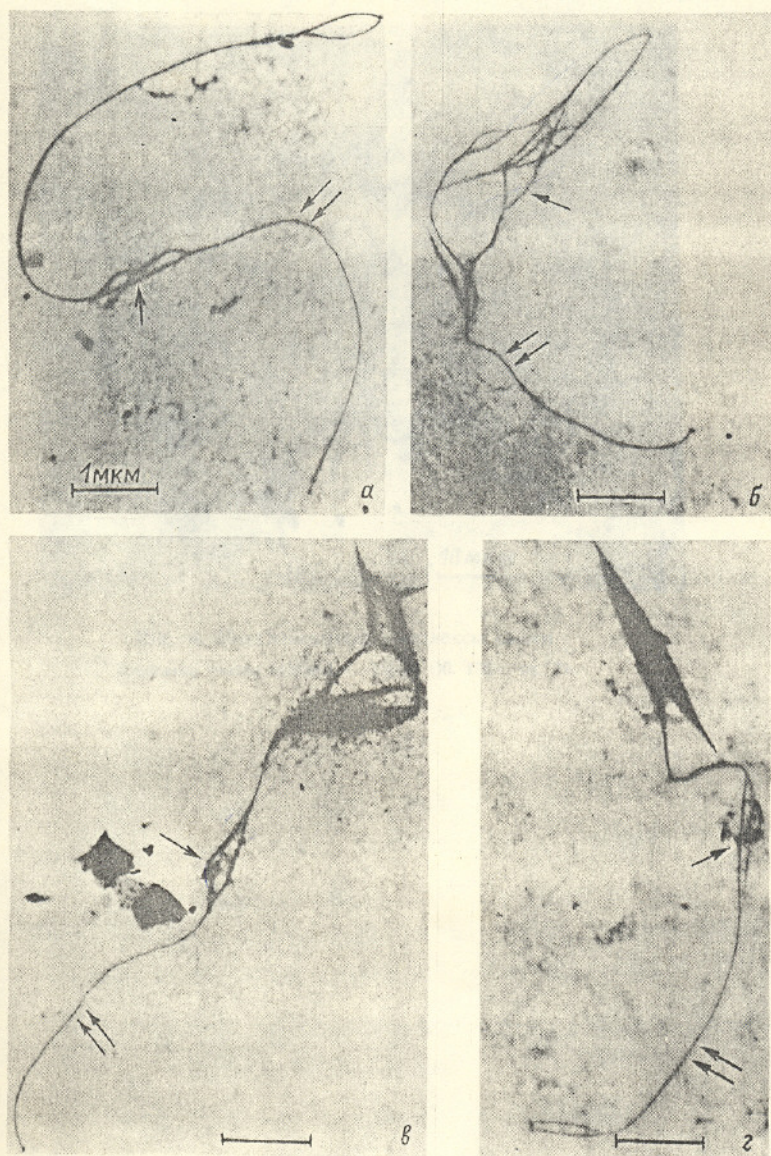


Рис. 3. Морфология полового унивалента *Blaberus* sp.

а—г—разные типы унивалента. Стрелки—расщепление осевого элемента; двойные стрелки—часть унивалента, соответствующая эухроматическому плечу X-хромосомы.





Рис. 4. Синаптонемные комплексы самки.  
Стрелкой указан половой бивалент. Об. 100х, ок. 7х.