

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

Научный совет по проблемам цитологии

Научный совет по проблемам генетики и селекции

ЦИТОЛОГИЯ
И ГЕНЕТИКА
МЕЙОЗА



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА

1975

МОРФОЛОГИЯ МЕЙОЗА

Глава 1

МИКРОСКОПИЧЕСКАЯ МОРФОЛОГИЯ МЕЙОЗА И ЕГО МОДИФИКАЦИЙ

Мейоз — один из наиболее важных и сложно организованных клеточных процессов, протекающих в живых организмах. Его можно охарактеризовать как специальный тип деления дифференцирующихся половых клеток или спор. В результате особенностей этого типа деления обеспечивается редукция числа хромосом, необходимая для осуществления полового процесса, и рекомбинация генетического материала, полученного от разных родительских форм.

В соответствии с положением в жизненном цикле организмов принято разграничивать три типа мейоза (рис. 1).

Зиготный (исходный) мейоз наступает непосредственно после оплодотворения, в зиготе, и характерен для аскомицетов, базидиомицетов, некоторых водорослей, споровиков и других организмов, в жизненном цикле которых преобладает гаплоидная фаза.

У многоклеточных животных мейоз происходит во время созревания гамет и в соответствии с этим носит название **гаметного** (терминального) мейоза. Этот тип встречается также среди простейших и некоторых низших растений. В жизненном цикле организмов с таким типом мейоза преобладает диплоидная фаза.

Промежуточный (споровый) мейоз совершается во время спорообразования, включаясь между стадиями спорофита и гаметофита, у высших растений.

Для мейоза характерны два основных процесса, составляющие его специфику и четко отраженные в морфологии мейотических хромосом и их поведении:

1. **Редукция числа хромосом**, основанная на двукратном делении клеток (первое и второе мейотические деления) при однократном синтезе ДНК в предмейотической интерфазе. Возможность двух последовательных делений обеспечивается конъюгацией гомологичных хромосом в профазе мейоза и, как правило, последующим их расхождением в первом мейотическом делении, тогда как во втором делении расходятся сестринские хроматиды. Конъюгирующие мейотические хромосомы отличаются от митотических некоторыми биохимическими характеристиками и способом укладки хромосомных нитей.

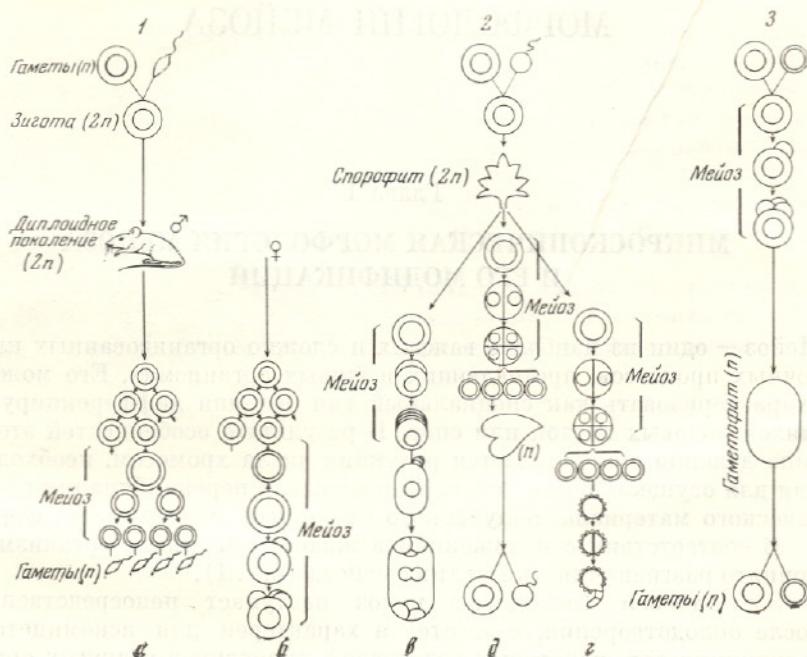


Рис. 1. Типы мейоза в соответствии с положением его в жизненном цикле организмов (Вильсон, 1936; модифицировано)

1 — гаметный, 2 — споровый, промежуточный, 3 — зиготный; а — формирование мужских, б — формирование женских половых клеток; в — макроспорогенез и образование зародышевого мешка у покрытосеменных растений, г — микроспорогенез и формирование мужского гаметофита у покрытосеменных, д — образование женской и мужской гамет на примере мохообразных (равноспоровые)

2. Рекомбинация генетического материала, связанная с перекомбинацией негомологичных хромосом при их расхождении и с обменом участками между конъюгирующими гомологичными хромосомами. Последний процесс находит свое отражение в хиазмах, видимых в микроскоп.

В течение мейоза происходит еще одно существенное явление, которое обычно не относят к характеристике мейоза как специфического типа деления клеток. Это — процесс активации транскрипционной активности хромосом в ходе профазы мейоза (диффузная стадия), связанный с формированием хромосом типа ламповых щеток. В настоящее время известно, что диффузная стадия имеет место как при развитии женских половых клеток (где она была впервые исследована и описана), так и при формировании мужских половых клеток не только у животных, но и у некоторых растений. Экспериментальные данные свидетельствуют, что тран-

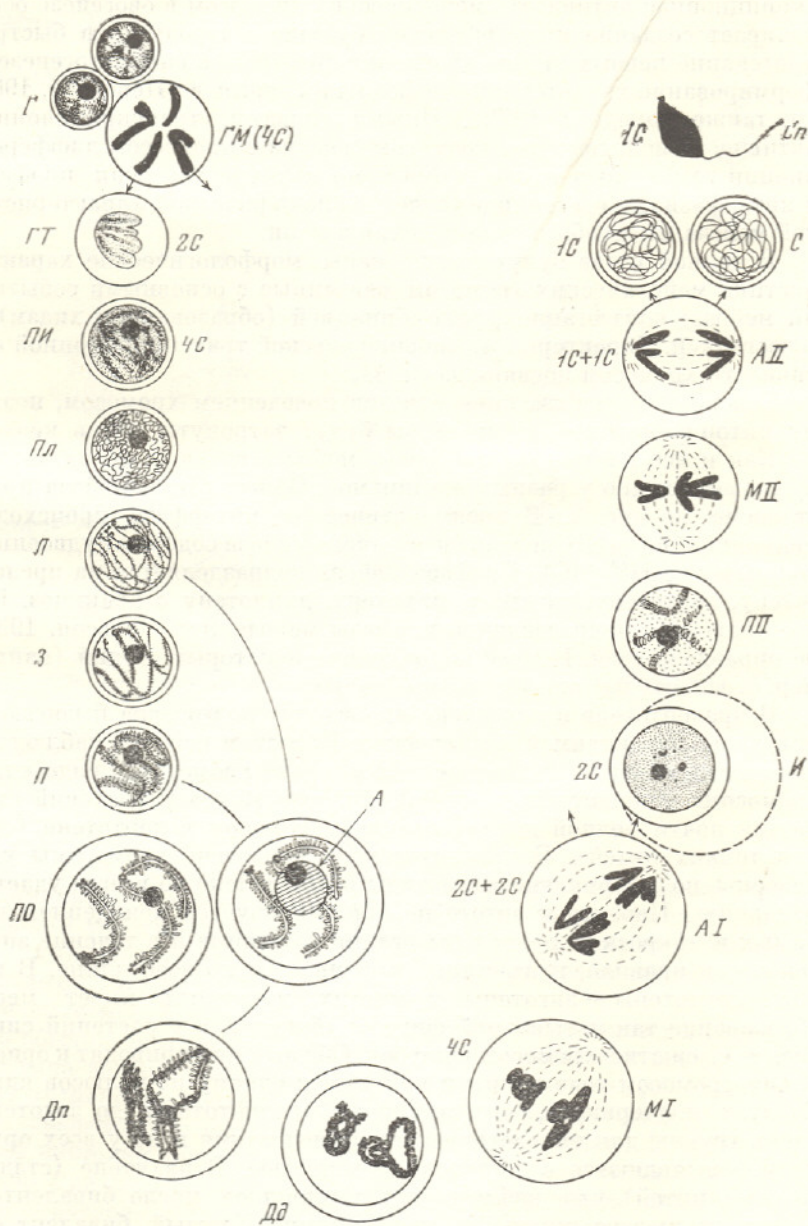
скрипционная активность мейотических хромосом в овогенезе обеспечивает создание проморфологии будущего зародыша и быстрое протекание первых этапов дробления зиготы, а в сперматогенезе — формирование характерной морфологии спермиев (Hemming, 1968; см. также Дэвидсон, 1972). Иными словами, транскрипционная активность мейотических хромосом связана с процессом дифференциации гамет, но в то же время само наличие реверсии профазы к интерфазному состоянию является специфической характеристикой мейоза как особого типа деления клеток.

В данной главе будут рассмотрены морфологические характеристики мейотических хромосом, связанные с основными событиями мейоза: конъюгацией, рекомбинацией (образованием хиазм) и сегрегацией. Характеристике специфической транскрипционной активности хромосом посвящена гл. 4.

Содержание мейоза определяется поведением хромосом, поэтому цитоплазматические процессы будут затронуты очень кратко.

Как и все клеточные процессы, мейоз в главных своих чертах протекает сходно у разных организмов. Общая схема мейоза представлена на рис. 2. В предмейотической интерфазе происходит редупликация ДНК, и клетки в начале мейоза содержат удвоенное количество ДНК (4С). Профаза мейоза подразделяется на прелептотену, лептотену, зиготену, пахитену, диплотену и диакинез. Более подробно подразделение профазы мейоза (см. Вильсон, 1936) не оправдало себя. К тому же описание некоторых стадий (например, стрепситены) оказалось ошибочным.

В прелептотене и лептотене происходит подготовка к конъюгации хромосом, видимой в микроскоп. При этом нередко наблюдающаяся в прелептотене характерная укладка хромосом в виде «прохромосом» у животных и «spiral prophase stage» у растений сменяется почти полной деконденсацией хромосом в лептотене (стадия тонких нитей). В прелептотене и лептотене хромосомы уже удвоены, но сестринские хроматиды в них далеко не всегда удается различить. Переход к зиготе не характеризуется появлением видимых в микроскоп точек конъюгации гомологов и в течение зиготены, как правило, конъюгация завершается по всей длине. В период лептотены — зиготены у многих животных имеет место образование так называемой фигуры «букета», а у растений синезис, т. е. сжатие хромосом в клубок. Оба явления приводят к ориентации хромосом теломерными концами к одному из полюсов ядра. Следует подчеркнуть, что стадии от прелептотены до зиготены очень трудны для цитологического исследования и не у всех организмов выявляются с достаточной ясностью. В пахитене (стадия толстых нитей) уже наблюдается гаплоидное число бивалентов, в результате завершившейся конъюгации. Каждый бивалент состоит из четырех хроматид. В бивалентах отчетливо проявляется хромомерное строение. Пахитена характеризуется сильным увели-



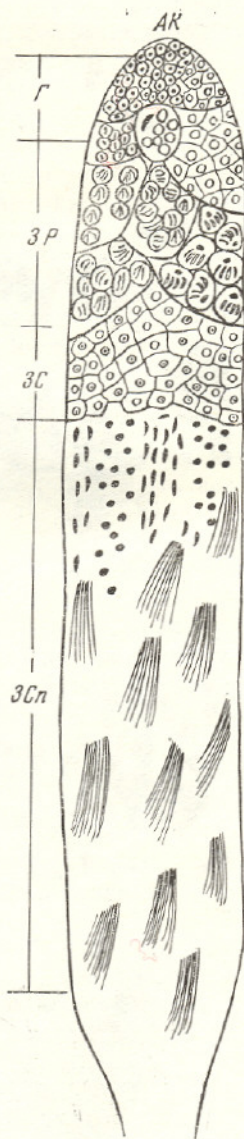
чением ядра и ядрышка. В диплоте наиболее четко выявляется структура бивалентов как комплексов, состоящих из четырех нитей. В этот период начинается отталкивание гомологов, но в тех местах, где, по всей вероятности, произошел кроссинговер (обмен участками между двумя гомологами), образуются перекресты (хиазмы). В диплоте выступает заметная при сравнении с пахитеной спирализация хромосом, которая прогрессивно продолжается и в следующей стадии — диакинезе. В этой стадии происходит уменьшение числа хиазм, биваленты располагаются по периферии ядра, затем мембрана разрушается и начинается переход к метафазе I. В анафазе I, как правило, конъюгировавшие гомологи расходятся к полюсам. Вследствие этого в дочерних клетках число хромосом уменьшено вдвое (гаплоидный набор), хотя масса ДНК соответствует диплоидному набору, так как каждая хромосома была удвоена в предм-

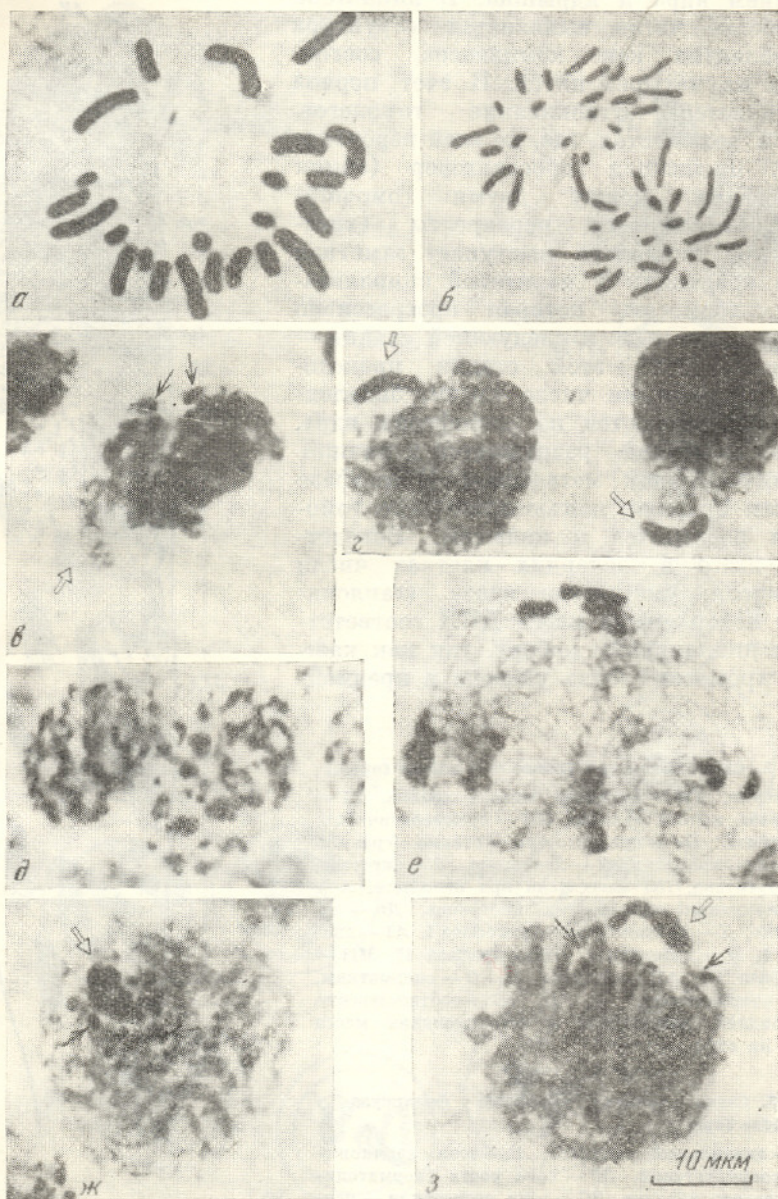
Рис. 2. Схема поведения хромосом в мейозе (ориг.)

Г — гонии, ГМ — метафаза митоза гониев, ГТ — телофаза митоза гониев, ПИ — предмейотическая интерфаза, Пл — прелептотена — стадия «развертывания» хромосом, Л — лептотена, З — зиготена, П — пахитена, ПО — пахитена при овогенезе, А — амплификация ядрышковых цистронов, Дн — диплоте, Д — диакинез, МI — метафаза I, АI — анафаза I, И — интеркинез, ПII — профазы II, МII — метафаза II, АII — анафаза II, С — сперматиды, Сн — сперматозоид, С, 2С, 4С — соответственно гаплоидная, диплоидная и тетраплоидная масса ДНК на ядро

Рис. 3. Схема строения семенного фолликула у *Acrididae* (ориг.)

АК — апикальный комплекс, Г — зона размножения сперматогоний, ЗР — зона роста сперматозидов первого порядка, ЗС — зона созревания — первое и второе мейотические деления, формирование сперматид, ЗСн — зона спермиогенеза — преобразование сперматид в сперматозоиды





отической интерфазе. После короткой интерфазы (интеркинеза) происходит второе деление мейоза. Интеркинез отличается от обычной интерфазы тем, что в нем не происходит синтеза ДНК, поскольку хромосомы уже редуцированы. В период второго деления мейоза сестринские хроматиды каждой хромосомы расходятся к полюсам и формируются четыре потомка исходной клетки, каждый с редуцированным вдвое (гаплоидным) набором хромосом и гаплоидной массой ДНК. Детальная характеристика каждой из описанных стадий дается ниже.

Наряду с принципиальным сходством мейоза у всех живых организмов, существуют и значительные различия в деталях этого процесса. В связи с этим, общий ход мейоза мы рассмотрим на примере классической картины мейоза в сперматоцитах нескольких видов семейства саранчовых (Acrididae): *Schistocerca gregaria*, *Psophus stridulus*, *Chrysochraon dispar*, *Stauroderus scalaris*, *Bryodema tuberculatum*.

Семенник саранчовых состоит из отдельных фолликулов. В каждом фолликуле у половозрелых особей можно наблюдать все стадии мейоза, поскольку в течение жизни особи идет несколько (6—8) волн созревания спермиев. В начальной зоне фолликула находится апикальная клетка, которая путем митоза производит недифференцированные гонии (рис. 3). Отделяясь от нее, каждая гония превращается во вторичную сперматогонию и, делясь последовательно шесть раз, дает начало цисте, в которой имеется 64 клетки, развивающихся синхронно (Nelsen, 1931). После завершения сперматогонияльных делений начинается собственно процесс мейоза.

КОНЬЮГАЦИЯ ХРОМОСОМ (СИНАПСИС, СИНЕЗИС)

Для характеристики морфологической картины конъюгации хромосом, которая начинается в зиготене и заканчивается к началу пахитены, необходимо рассмотреть поведение хромосом, начиная с последнего сперматогонияльного деления (рис. 4, а—в). Во время телофазы этого деления у саранчовых, как правило, не происходит деспирализации центромерных участков хромосом, и это их состояние сохраняется в течение всей профазы мейоза. Кроме

Рис. 4. Мейоз у Acrididae (ориг.)

а, б и в — соответственно метафаза, анафаза и поздняя телофаза митоза сперматогониев, г — прелептотена, ж — лептотена, з — зиготена у *Schistocerca gregaria* ($2n=22+X_0$), д — стадия прехромосом у *Bryodema tuberculatum* ($2n=22+X_0$), е — лептотена у *Stauroderus scalaris* ($2n=16+X_0$), видны крупные блоки гетерохроматина. Здесь и на рис. 5, 8, 9 тонкие стрелки показывают центромерные районы, толстые стрелки — половую хромосому

того, во время телофазы последнего деления, предшествующего мейозу, формируется и в дальнейшем отчетливо сохраняется характерное для телофазы расположение хромосом в ядре (рис. 4, *е, д*). Каждая хромосома занимает в ядре хорошо ограниченный район и нередко наблюдаются случаи значительной инвагинации ядерной мембраны.

Во время предшествующей мейозу интерфазы центромерные районы остаются сконцентрированными на одном полюсе ядра, это расположение центромеров отчетливо видно вплоть до зиготены (рис. 4, *в, ж, з*). Телофазная ориентация хромосом сохраняется в прелептотене, где хромосомы необычным образом спирализуются и приобретают весьма своеобразный вид, в связи с чем они получили название прохромосом (рис. 4, *д*). В прелептотене следует отметить характерное поведение половой хромосомы, она сильно укорачивается (почти до размеров метафазной хромосомы) и интенсивно окрашивается (рис. 4, *з*). Прелептотена — одна из наименее изученных стадий — привлекает к себе большое внимание в связи с тем, что является по существу стартовой точкой мейоза и характеризуется весьма специфической формой укладки хромосом. К тому же, некоторые исследователи предполагают возможность существования конъюгации отдельных участков хромосом в премейотической интерфазе и лептотене (эффективное спаривание), и детальное изучение этих стадий разными методами цитологического, цитохимического и генетического анализа весьма важно (Pritchard, 1960; Grell, 1967, 1969; Walters, 1970, 1972; Palmer, 1974; Church, 1972).

При переходе к лептотене происходит как бы «развертывание прохромосом» (Вильсон, 1936; Соколов, 1960, 1966). Теломерные участки хромосом ориентируются в этот период на один из полюсов ядра. Благодаря вращению ядра около этого полюса оказывается центриоль (Вильсон, 1936; Fritz-Niggli, Suda, 1972). Развертывающиеся хромосомы приобретают определенную полярную ориентацию, но они теперь оказываются как бы соединенными в единый клубок, различить в котором отдельные хромосомы невозможно.

В начальный период исследования мейоза многие авторы предполагали существование на этой стадии единой системы, состоящей из хромосом, соединенных конец в конец. В настоящее время при помощи электронного микроскопа установлено, что теломерные участки гомологичных хромосом локализованы на определенных местах ядерной мембраны (Comings, Okada, 1970 a, b).

В лептотене (рис. 4, *е, ж*; см. также рис. 8, *а*) хромосомы уже имеют вид тонких, слабо извитых нитей, заполняющих все ядро. На них видны мелкие хромомеры. У видов саранчовых с крупными блоками гетерохроматина, как, например, у *Stauroderus scalaris*,

эти блоки четко выявляются (рис. 4, е). У саранчовых лептотена не всегда хорошо идентифицируется и трудна для изучения морфологии хромосомом.

Таким образом, лептотена, или стадия тонких нитей, представляет собой переход от своеобразного состояния прохромосом («первичная спирализация») в развернутое состояние перед конъюгацией. При электронно-микроскопических исследованиях в этот период обнаруживается формирование характерных осевых структур в каждом из гомологов, необходимых для построения в зиготене синантономального комплекса (см. гл. 3). После развертывания хромосомом начинается конъюгация гомологов в отдельных участках. Эту стадию называют зиготеной. В ней нередко наблюдается характерная картина «букета» хромосомом, когда часть хромосомом уже завершила конъюгацию (чаще всего в теломерных областях, прилежащих к мембране ядра), другая еще имеет вид «тонких нитей», заполняющих ядро (рис. 4, з; 8, б). У многих растений и насекомых в этот период наблюдается сжатие хромосомом в клубок (синезис).

У *Sch. gregaria*, исследованной нами, конъюгация начинается, прежде всего, в центромерных и теломерных областях, а затем проходит сразу во многих местах (рис. 4, з). Формирование бивалентов завершается к началу пахитены.

Пахитена (рис. 5, а — з) у животных одна из наиболее длительных фаз мейоза (см. табл. 3). Объем ядра в пахитене начинает постепенно увеличиваться, а хромосомы после завершения конъюгации заметно укорачиваются, составляя $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{6}$ их длины в лептотене (см. табл. 7). В этот период полностью завершается формирование синантономального комплекса (см. гл. 3). Другой характерной чертой пахитены является четко выраженная хромомерная структура хромосомом. В этот период строго выявляется индивидуальность каждого хромомера, что позволило составить цитологические карты пахитенных хромосомом для некоторых организмов и использовать их для цитогенетического анализа (пахитенный анализ) (рис. 6, 7) (Lima-de-Faria, 1952; Lima-de-Faria, Jaworska, 1972; Linnert, 1955, 1961; Shastry, Misra, 1961; Ford et al., 1968; Khush, Rick, 1968; Burnham et al., 1972; Lima-de-Faria, Daskaloff, Enell, 1973).

Недавно карта пахитенных хромосомом была составлена и для человека (Bordjadze, Prokofieva-Belgovskaya, 1971; Hungerford, 1971).

Общее число хромомеров, обнаруживаемое в пахитенных хромосомах, у различных организмов значительно варьирует. Так, у тритона оно составляет около 2,5 тысяч (Callan, 1963); у рипса — 645 (Shastry, Misra, 1961); у сверчка (*Acheta domesticus*) — около 200 (Lima-de-Faria, Daskaloff, Enell, 1973). При помощи сканирующего цитофотометра удалось определить среднюю массу ДНК, входя-

щуюся на один хромомер. У сверчка средний гаплоидный хромомер в пахитене содержит около 10^7 нуклеотидных пар (Lima-de-Faria, Gustafsson, Jaworska, 1973).

У *Sch. gregaria* и других видов саранчовых в ходе пахитены происходит набухание ядер, хромосомы приобретают «ершистый» вид. Половая хромосома отчетливо выявляется в виде плотного гетеропикнотического тела, но тоже несколько набухает. В пахитене хромосомы еще связаны с мембраной ядра.

Итак, конъюгация завершена в пахитене. У многих организмов в конце пахитены — начале диплотены происходит реверсия к интерфазе (диффузной стадии), которая подробнее будет описана в гл. 4.

Вопрос о силах конъюгации гомологов рассматривается в главе 7. В данной главе мы остановимся на общих морфологических характеристиках процесса конъюгации.

В настоящее время с очевидностью установлено, что основным правилом конъюгации гомологичных хромосом является их соединение бок о бок (парасинапсис). Конъюгация хромосом концами (end-to-end) или по типу «игры в пятнашки» (touch-and-go) имеет место лишь у некоторых организмов. В этих случаях хромосомы не способны к кроссинговеру, или он идет только в конъюгирующих участках хромосом. Чаще всего конъюгация концами встречается у половых хромосом, если они гетероморфны (см. рис. 21). Однако в таких случаях возможна также дистанционная конъюгация, когда половые хромосомы лежат на определенном расстоянии друг от друга. Если в половых хромосомах имеются крупные гетерохроматизированные участки, то возможно одновременное наличие в половом биваленте истинной конъюгации (эухроматический район) и дистанционной конъюгации (гетерохроматический район). Конъюгация концами имеет место также в метафазе I у организмов с нелокализованным центромером (см. рис. 13).

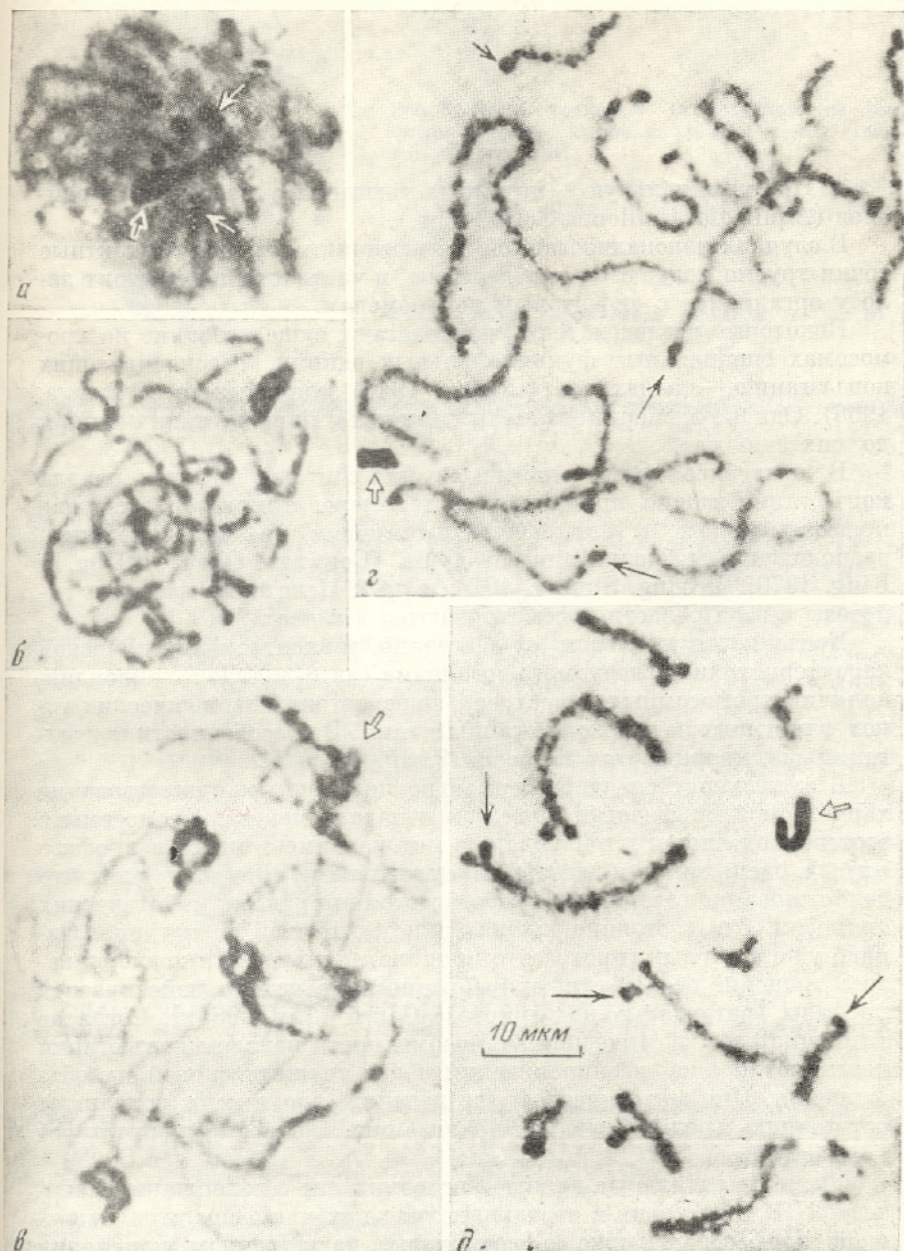
Начальные точки конъюгации носят название *контактных*. Чаще всего контактными точками являются центромеры и теломеры. Если контактные точки могут быть выявлены четко, то говорят о локализованной конъюгации и в зависимости от их расположения различают следующие ее типы (John, Lewis, 1965; Sybenga, 1966).

1. Медианную конъюгацию — контактные точки расположены в срединных участках плеч хромосом (*Zea*, *Drosophila*).

2. Процентрическую — начало конъюгации у центромера (*Aquilegia*, *Lotus*, *Phleum*).

Рис. 5. Мейоз у Acrididae

1, 2 — пахитена и 3 — ранняя диплотена у *Schistocerca gregaria*, 4 — пахитена у *Psophus stridulus* ($2n=22+X0$), 5 — пахитена у *Stauroderus scalaris*



3. Протерминальную — начало конъюгации у теломерных районов (*Aquilegia*, *Hordeum*, *Secale* и др.).

В случаях нелокализованной конъюгации исходные контактные точки трудно поддаются определению, в частности так обстоит дело у организмов с диффузным центромером.

Некоторые исследователи предполагают существование на хромосомах специальных функциональных единиц, обеспечивающих конъюгацию, — коллахоров (Cooper, 1944) или зигомер (Sybenga, 1966). Однако экспериментальных данных о природе таких единиц до сих пор нет.

В последнее время многие авторы считают, что для начала конъюгации важно прикрепление теломеров гомологов в начале профазы мейоза к специфическим точкам на мембране ядра, расположенным близко друг от друга (Comings, Okada, 1970a, b; King, 1970; Davring, Sunner, 1973; и др.). Некоторые факты и гипотезы в этой области рассматриваются в главах 7 и 10.

Конъюгация хромосом существенно зависит от генетической характеристики исследуемого организма (авто- и аллополиплоидии, наличия хромосомных перестроек, присутствия специфических генов, влияющих на ход конъюгации и т. д.). Эти особенности конъюгации рассматриваются в главах 9, 10, 11 и 12.

В заключение следует специально подчеркнуть существование характерной морфологии хромосом в начале мейоза. Хромосомы в этот период лишены той укладки, которая имеет место в профазе митоза, очень тонки и своеобразно уложены по мембране ядра, что дало основание говорить об особом состоянии ранних мейотических хромосом. Это состояние хромосом детально еще не изучено. Однако уже в первых гипотезах о причинах конъюгации подчеркивалось значение особой структуры хромосом в начале мейотической профазы [ретардационная гипотеза Сакса (Sax, 1931)]. Согласно этой гипотезе мейотические хромосомы перед началом конъюгации достигают полной деспирализации и это служит основой их объединения. При митотическом же делении хромосомы сохраняют остаточную (реликтовую) спирализацию, которая препятствует конъюгации.

Экспериментальные данные последних лет о задержанном синтезе ДНК и гистонов в отдельных участках хромосом в мейотической профазе, а также о возможном качественном изменении некоторых фракций гистонов в этот период и образовании осевых элементов синаптонемального комплекса (см. гл. 3,6) дают

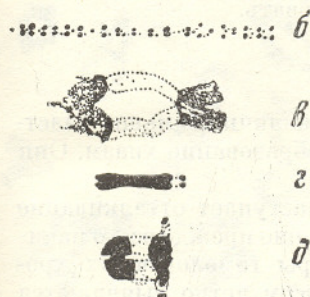
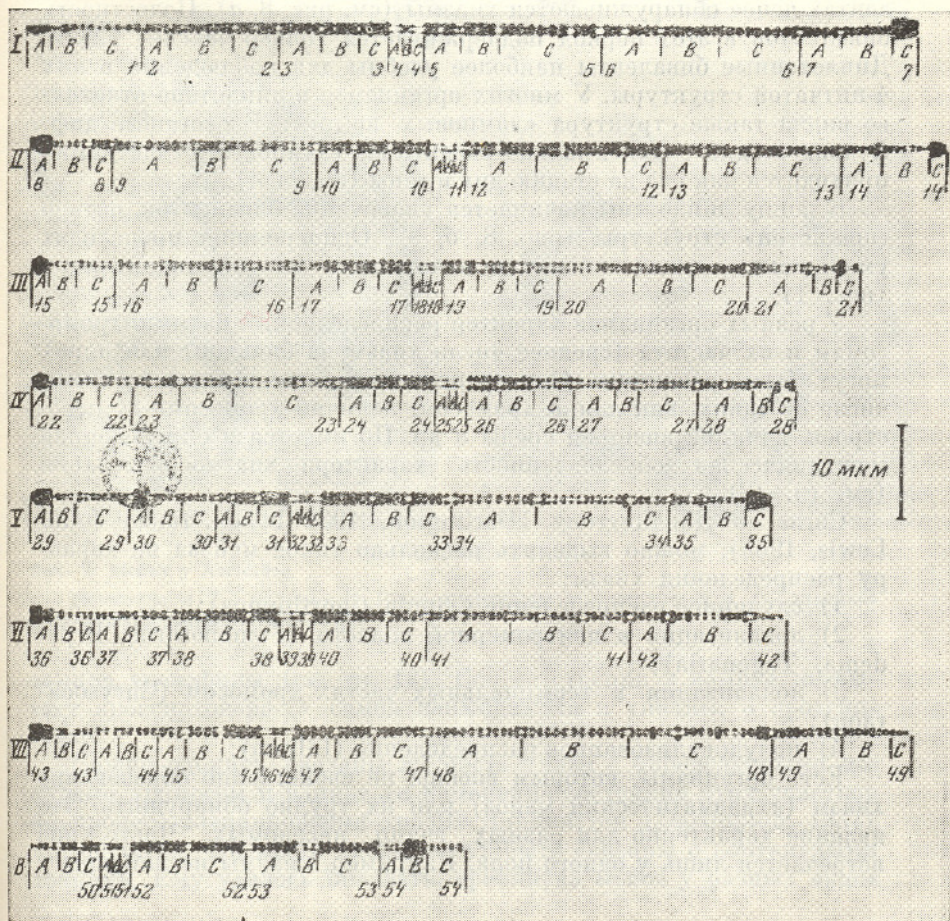


Рис. 6. Первая хромосома *Ornithogallum* на разных стадиях деления клеток из разных тканей (Lima-de-Faria et al., 1959)

а — пахитена, б — профазы II мейоза, в — диакинез, г — метафаза митоза в корешках, д — метафаза I мейоза

Рис. 7. Карта пахитенных хромосом (I—VII, В) ржан (Lima-de-Faria, Jaworska, 1972)



основание предполагать, что своеобразная структура прелептотенных и лептотенных хромосом, может быть, в какой-то степени определяет способность хромосом конъюгировать.

ОБРАЗОВАНИЕ ХИАЗМ

Морфологическим процессом, отражающим наличие обменов участков хромосом между гомологами, является образование хиазм. Они отчетливо различимы на стадии диплотены.

Диплотена. На этой стадии мейоза наступает отталкивание хромосом (рис. 8, а, в; 10, з). У *Sch. gregaria* оно прежде всего начинается в области центромеров. Центромеры гомологичных хромосом отталкиваются и в каждой из хромосом четко выявляются сестринские хроматиды. По мере отталкивания гомологов в бивалентах яснее обнаруживаются хиазмы (см. рис. 8, а). Целостность бивалентов в этот период поддерживается только за счет хиазм. Диплотенные биваленты наиболее удобны для наблюдения в них 4-нитчатой структуры. У многих организмов в диплотене отчетливо видна также структура «ламповых щеток». В овогенезе диффузная стадия с максимально развитыми «ламповыми щетками» приходится как раз на стадию диплотены (см. гл. 4).

К концу диплотены начинается укорочение бивалентов, потеря «ершистой» структуры (рис. 8, б, з). Одновременно происходит уменьшение числа хиазм и начинается их терминализация (рис. 11).

У разных организмов характер распределения хиазм по хромосомам и их частота (среднее число хиазм на бивалент или ядро) могут быть различны. Они зависят от многих факторов, в том числе от таких, как длина хромосом, наличие хромосомных перестроек, влияние внешней среды и др. Но имеется и определенная генотипическая обусловленность характера хиазмообразования (см. гл. 12).

Согласно Дарлингтону (Darlington, 1931 b; см. также John, Lewis, 1965), можно выделить несколько типов мейоза по характеру распределения хиазм:

- 1) случайное распределение (*Tipula*, *Chorthippus*);
- 2) локализация в центромерной области (*Stenobothrus*, *Bryodemis*, *Tagenaria*);
- 3) локализация в терминальных частях хромосом (*Chrysopa*);
- 4) полулокализованное распределение (*Lilium*).

Есть организмы, которым вообще не свойственно образование хиазм (ахиазматический мейоз) или их трудно обнаружить. Это явление характерно для разных групп насекомых. Часто оно встречается лишь у одного пола. Например, хиазмы не найдены у



Рис. 8. Мейоз у Acrididae

a — диплотена и *б* — диакинез у *Psophus stridulus*; *в* — диплотена и *г* — диакинез у *Chrysochraon dispar* ($2n=16+X0$)

самцов дрозофилы (см. гл. 12). Соответственно у самцов не бывает кроссинговера. У самок наблюдаются и хиазмы, и кроссинговер.

Важно оценить, связаны ли места хиазм с определенными локусами хромосом и влияет ли изменение состояния этих участков на процесс возникновения хиазм? Дарлингтон (Darlington, 1937) предполагал, что места хиазм могут быть связаны с контактными точками. Ему удалось показать, сравнивая мейоз у разных видов

Fritillaria, что распределение хиазм по хромосомам меняется в зависимости от характера конъюгации хромосом. Рис и Эванс (Rees, Evans, 1966) обнаружили четкую положительную корреляцию между распределением хиазм и поздно редуцирующимися участками в материнских клетках пыльцы у сциллы, ржи и традесканции. Но Каллан и Тейлор не подтвердили этого, изучая сперматоциты *Triturus vulgaris* (Callan, Taylor, 1968). Имеется обширная литература, посвященная также влиянию гетерохроматизации отдельных участков хромосом на частоту хиазм (или кроссинговера) в них. Показано, что в гетерохроматизированных областях число хиазм уменьшено и, возможно, они даже не образуются (John, Lewis, 1965).

У *D. melanogaster* наблюдается низкая частота кроссинговера для центрального гетерохроматина, а с приближением к нему эухроматических районов при помощи инверсии или транслокаций (см. гл. 9) в эухроматических районах уменьшается частота кроссинговера.

Диакинез характеризуется терминализацией и уменьшением числа хиазм и дальнейшим укорочением бивалентов, т. е. является продолжением процессов, начавшихся в диплотене (см. рис. 8, б, г). В диакинезе еще сохраняется ядерная оболочка, но хромосомы, как правило, уже теряют с ней контакт. Эта стадия завершает профазу мейоза. После нее наступает метафаза I. Диакинез и метафаза I весьма удобны для цитологического анализа. В этот период биваленты могут быть четко охарактеризованы по форме, которая определяется размером и морфологией хромосом, образующих биваленты, числом и положением хиазм.

На основании указанных выше признаков Дарлингтоном (Darlington, 1937) предложена следующая классификация бивалентов (рис. 12):

Прямой (открытый) бивалент — хиазма локализована только в одном плече бивалентов.

Кольцевой (закрытый) бивалент — хиазмы расположены терминально в обоих плечах.

Гетероморфные биваленты:

асимметричный — гомологи различаются структурно;

неравный — гомологи различной длины; как правило, в этом случае имеется добавочный гетерохроматин.

Рис. 9. Мейоз у Acrididae (продолжение)

а — метафаза I у *Chrysochiron dispar*, б — метафаза I у *Psophus stridulus*, в — метафаза I, г — телофаза I, д — интеркинез, е — метафаза II, ж — анафаза II, з — телофаза II, и, к, л — сперматиды разного возраста у *Schistocerca gregaria*, при системе X0 определения пола половую хромосому имеют только 50% сперматид

