

Рис. 10. Мейоз у лука *Allium fistulosum* (фото Г. П. Ямной)

а — лептотена, б — зиготена, стадия сжатия, в — пахитена, г — диплотена, д — диакinesis, е — метафаза I

Характер бивалентов в значительной степени также зависит от типа центромера (локализованный и диффузный центромеры) (рис. 13).

Как видно из рис. 13, все организмы с локализованным центромером обладают коориентацией<sup>1</sup> центромеров в метафазе I (MI) и аутоориентацией в метафазе II (MII). Организмы с не локализованными центромерами, напротив, имеют аутоориентацию в MI и коориентацию в MII. Родс (Rhoades, 1961) подчеркивает в качестве одного из основных различий мейоза у форм с разным типом локализации центромеров эту характерную инверсию мейотической последовательности.

<sup>1</sup> Коориентация — в данном случае такая ориентация центромеров бивалентов в экваториальной плоскости веретена, которая приводит к расхождению гомологов в дочерние ядра. При аутоориентации центромеров к полюсам расходятся сестринские хроматиды.

Рис. 11. Терминализация хиазм в ходе мейоза у разных видов растений (Darlington, 1937)

*a* — *Fritillaria*, *б* — *Campanula*;  
1 — диплотена, 2 — диакinesis, 3 — метафаза

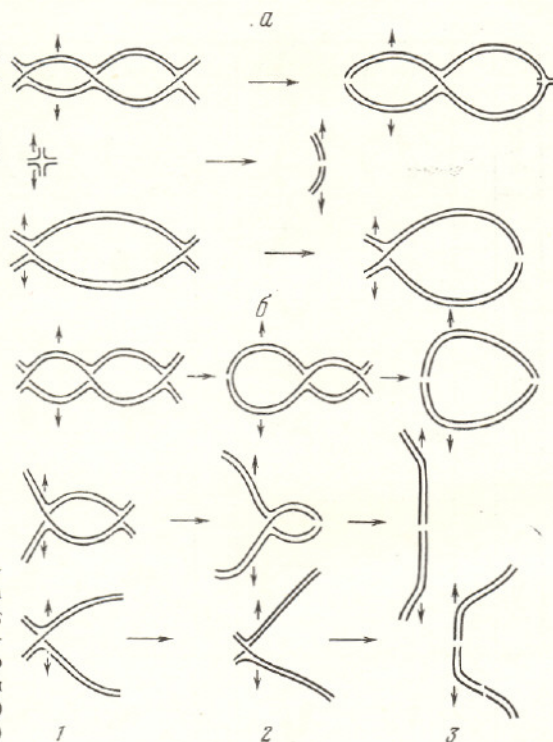
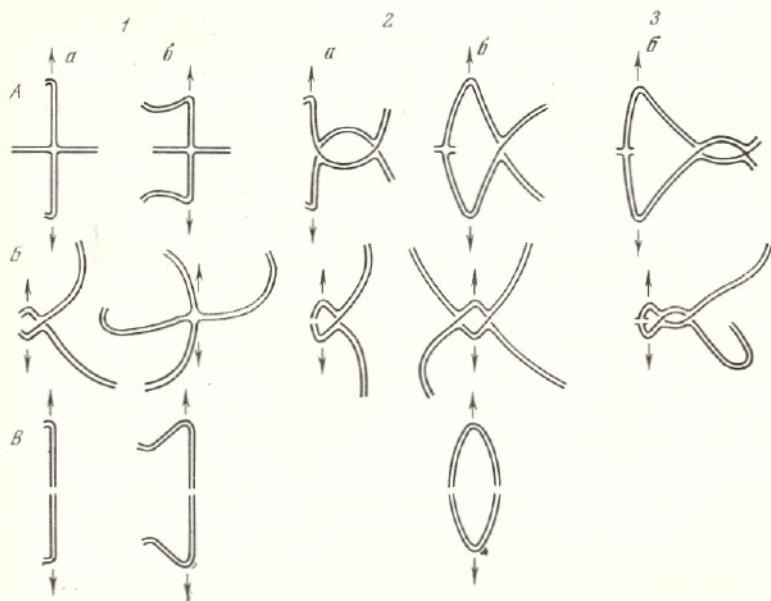


Рис. 12. Классификация бивалентов в зависимости от числа хиазм (1 — одна хиазма, 2 — две; 3 — три хиазмы); терминального или субметацентрического положения центромера (*a*, *б*) и нетерминализирующихся (*A*, *Б*) или терминализирующихся (*B*) хиазм (Darlington, 1937)



<i>Диакinesis</i>	<i>Метафаза I</i>	<i>Анафаза I</i>	<i>Телофаза I</i>	<i>Профаза I</i>	<i>Метафаза I</i>	<i>Анафаза I</i>	<i>Телофаза I</i>
<i>Тип с локализованной центромерой</i>							
<i>Тип коцци</i>							
<i>Тип ожилки</i>							

Рис. 13. Особенности поведения бивалентов у организмов с локализованным и нелокализованным центромерами (Rhoades, 1961)  
 При наличии нелокализованного центромера наблюдается тандемное расположение гомологов в диплоте — метафаза I, ауто-ориентация бивалентов в плоскости веретена и вторичная конъюгация перед профазой II

## ЗАВЕРШЕНИЕ РЕДУКЦИИ И СЕГРЕГАЦИЯ ХРОМОСОМ

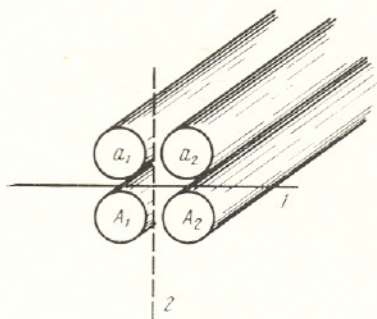
Апа- и телофаза I. Редукция числа хромосом подготавливается всем ходом мейоза и завершается в двух, быстро следующих один за другим, мейотических делениях (см. рис. 9, 10). В течение многих лет велись дискуссии о том, какое из этих делений в действительности является редукционным. В связи с этим в бивалентах различают две щели: *редукционную*, по которой происходит отталкивание гомологов и совершается так называемая прередукция, и *эквационную*, по которой могут отталкиваться сестринские хроматиды (постредукция) (рис. 14).

Если иметь в виду уменьшение числа хромосом вдвое, то естественно признать редукционным делением расхождение гомологов в первом делении мейоза. Но поскольку в ходе мейоза происходит обмен участками между гомологами (кроссинговер), то, имея в виду распределение отдельных генов, следует говорить о том, что некроссоверные гены сегрегируют в первом делении мейоза (прередукция), а кроссоверные — во втором (постредукция) (см. рис. 82).

У многих организмов, имеющих систему определения пола Х0—ХХ, в мейозе у самцов единственная Х-хромосома может делиться эквационно в первом делении мейоза, а во втором делении она уже не делясь отходит к одному из полюсов, как это происхо-

Рис. 14. Строение бивалента

$a_1 - a_2$ ,  $A_1 - A_2$  — сестринские хроматиды; 1 — редукционная щель, 2 — эквационная щель



дит у жука *Photinus*. У *Hymenoptera* в мейозе у самцов для ХУ-бивалента первое деление также оказывается эквационным, а следующее — редукционным. Для аутосом в указанных случаях нельзя в целом для кариотипа сказать, было редукционным первое или второе деление, — оно оказывается разным для разных хромосом.

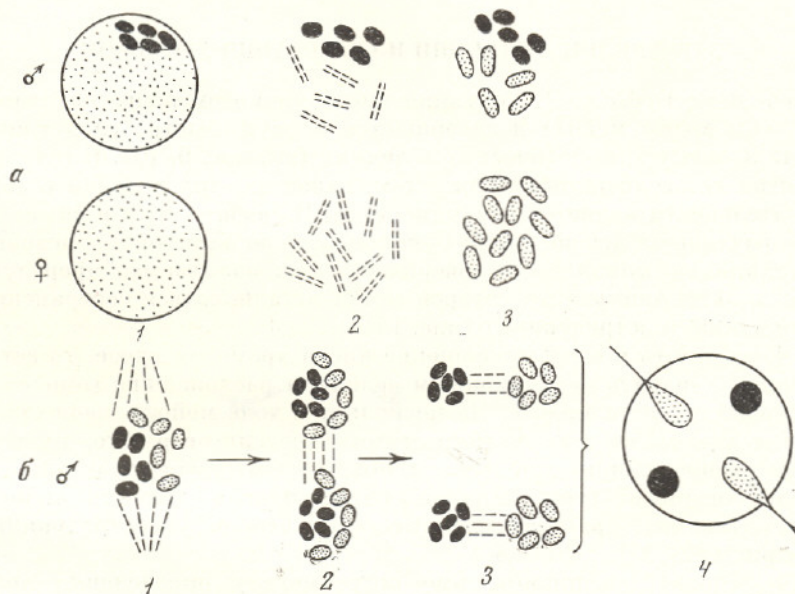


Рис. 15. Специфическое поведение отцовского генома в митозе (а) и мейозе (б) у коцид (система mealy bug)

а: 1 — интерфаза, 2 — средняя профаза, 3 — поздняя профаза; б: 1 — метафаза I, 2 — интеркинез, 3 — телофаза II, 4 — спермиогенез; черным закрашены хромосомы отцовского генома

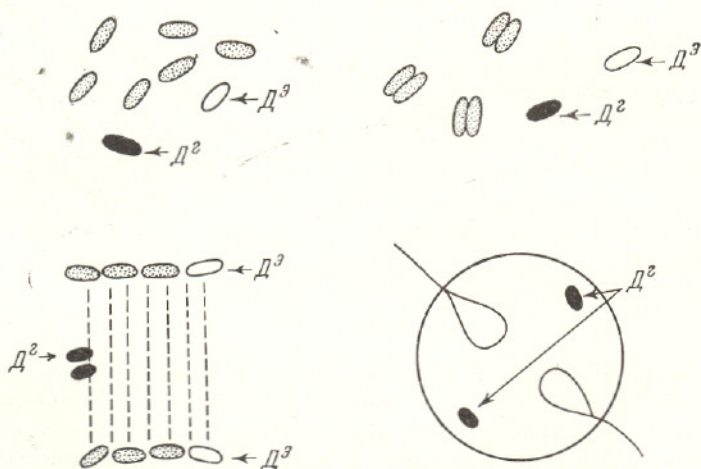


Рис. 16. Ход сперматогенеза у коцид (система Comstockiella) (Brown, Nur, 1964)  
D<sub>g</sub> — гетерохроматинизированная хромосома, D<sub>2</sub> — ее эухроматинизированный гомолог

Следует также отметить случаи, когда первое деление мейоза целиком является эквационным. В связи с этим выделяют несколько типов мейоза (см. рис. 13) (Rhoades, 1961): классический, тип ожиги и тип кокцид. У последних двух групп организмов наблюдается тандемная связь гомологов в метафазе I, в результате чего в первом делении мейоза происходит эквационное деление. Особенностью этих типов мейоза является также кратковременная вторичная конъюгация гомологов в профазе II.

Кроме того, на характер распределения гомологов в метафазе I может оказывать влияние функциональное состояние гомологов. Так, у некоторых кокцид (система mealy bug) по Хьюз-Шрадер (Hughes-Schrader, 1948), самцы и самки имеют одинаковое число хромосом, но в эмбриональном развитии у самцов половина хромосом (геном отца) гетерохроматизируется и остается в таком состоянии в течение всей жизни организма. В сперматогенезе как эухроматический, так и гетерохроматический наборы делятся эквационно, а в метафазе II каждый набор отходит к своему полюсу. Только эухроматический набор формирует сперму, гетерохроматический набор дегенерирует (Brown, Nur, 1964). Таким образом, при системе mealy bug нет ни конъюгации хромосом, ни кроссинговера, а редукция осуществляется за счет дегенерации отцовского генома (рис. 15).

У других видов кокцид (система Comstokiella) гетерохроматизированный отцовский геном в сперматогенезе эухроматизируется, исключая пару D-хромосом. Последние отстают в анафазе II и отбрасываются (рис. 16) (Hughes-Schrader, 1948; Brown, Nur, 1964).

Второе мейотическое деление отделяется от первого обычно весьма кратковременной стадией — птеркинезом. Хромосомы после телофазы I слабо деспирализуются, одеваются ядерной оболочкой (см. рис. 9, *д*), но в этой интерфазе не происходит редупликации хромосом.

В профазе 2 хромосомы часто выявляются в виде характерных фигур креста, так как сестринские хроматиды, отталкиваясь друг от друга, продолжают удерживаться вместе лишь в области центромера.

Метафаза II — телофаза II у саранчовых протекает, как в обычном митозе (см. рис. 9).

### РЕГУЛЯЦИЯ ЧИСЛА ХРОСОМ В МЕЙОЗЕ У ПАРТЕНОГЕНЕТИЧЕСКИ И АПОМИКТИЧЕСКИ РАЗМНОЖАЮЩИХСЯ ФОРМ

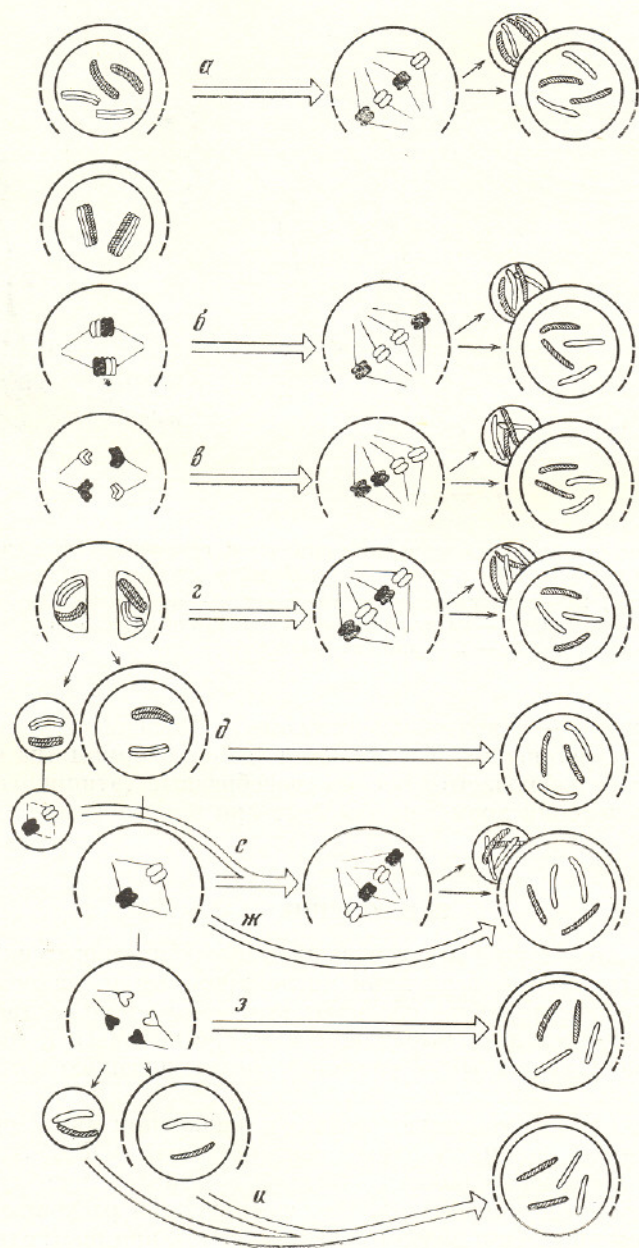
У организмов, размножающихся партеногенетически или имеющих чередование полового и партеногенетического поколений, выработались специальные механизмы регуляции числа хромосом. Многие из них связаны с модификациями мейоза как в женских, так и в мужских половых клетках.

Так, при гаплоидном партеногенезе мейоз у самок идет нормально, образуются гаплоидные гаметы. При оплодотворении таких яиц получают самки, из неоплодотворенных развиваются самцы. Вместо мейоза у таких гаплоидных самцов происходит лишь одно деление, обычно выпадает первое редукционное деление, а совершается лишь эквационное. При диплоидном партеногенезе существует несколько модификаций мейоза для восстановления числа хромосом (рис. 17): 1) отсутствие конъюгации; 2) нарушение расхождения хромосом (объединение пластинок хромосом в анафазе I, слияние двух метафаз II, объединение пластинок хромосом в анафазе II; 3) выпадение второго деления мейоза; 4) эндоредупликация хромосом в интеркинезе (Вильсон, 1936, Narbel-Hofstetter, 1964; Петров 1964; Rutishauser, 1967).

У некоторых организмов с чередующимся половым и партеногенетическим поколением существуют специальные модификации мейоза, обеспечивающие специфическое распределение половых хромосом для определения пола у партеногенетических особей. Так, у тлей (Morgan, 1913, 1915), в частности у *Phylloxera caucasculus*, партеногенетические самки развиваются из крупных яиц, имеющих  $2n = 8$  (4 аутосомы +  $X_1X_1X_2X_2$ ), самцы — из мелких яиц с  $2n = 6$  (4 аутосомы +  $X_1X_2$ ). Две X-хромосомы во время формирования в мейозе яиц «на самца» отстают в анафазе I и элиминируются (рис. 18). При переходе к сингамному определению пола у филлоксеры гаплоидная яйцеклетка сливается с гаплоидным спермием. Образуется зимующее оплодотворенное яйцо, которое весной дает только самок. Это определяется тем, что в анафазе I хромосомы распределяются неравномерно между сперматоцитами второго порядка. Так, из шести хромосом сперматоцита 1 четыре идут в один сперматоцит второго порядка ( $2$  аутосомы +  $X_1X_2$ ),

Рис. 17. Модификации мейоза при партеногенезе для восстановления диплоидного числа хромосом в овогенезе (ориг.)

а — отсутствие конъюгации хромосом, б — выпадение второго деления созревания, в — слияние пронуклеуса со вторым полярным тельцем, г — и — объединение хромосомных пластинок после анафазы I, телофазы I, метафазы II и анафазы II





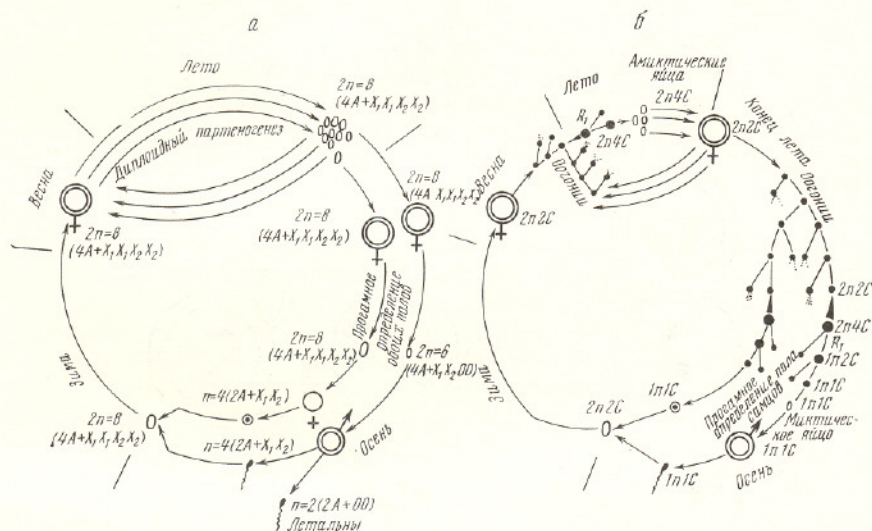


Рис. 18. Изменение числа хромосом при сингамном и прогамном определении пола в жизненном цикле тлей (а) и келовраток (б) (Воронцов, 1966)

$n$  — гаплоидное,  $2n$  — диплоидное число хромосом;  $C$  — количество ДНК, приходящееся на гаплоидный,  $2C$  — на диплоидный наборы хромосом;  $R_1$  — первое деление мейоза;  $A$  — аутосомы;  $X_1$  —  $X_2$  — половые хромосомы

две хромосомы — в другой (2 аутосомы). Последний маленький сперматоцит дегенерирует и остаются только спермии «на самку». У насекомых наблюдаются весьма своеобразные (атипичные) случаи распределения хромосом в мейозе при партеногенезе (см. Воронцов, 1966).

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основные характеристики мейоза как специфического типа деления половых клеток (редукция числа хромосом и рекомбинация генетического материала) обладают высокой степенью стабильности и находят сходное выражение в микроскопической морфологии мейоза у животных и растений, размножающихся половым путем.

Независимо от положения мейоза в жизненном цикле организмов (зиготный, промежуточный или гаметный мейоз) известно два типа последовательности событий в мейозе: прередукция и постредукция числа хромосом. При прередукции расхождение гомологов совершается в первом делении мейоза, при постредукции — во втором делении. Однако редукция числа генов в кроссоверных участках хромосом совершается во втором делении мейоза.

Для прередуки характерна латеральная конъюгация гомологов в профазе I, формирование типичных хиазм, коориентация центромеров в метафазе I и отсутствие деления центромеров на сестринские центромеры в анафазе I. При постредуки гомологи конъюгируют в профазе I по типу «конец к концу», в метафазе наблюдается ауториентация гомологов — тип, характерный для метафазы митоза. В этом случае сестринские центромеры расходятся в I делении мейоза.

Прередука свойственна подавляющему большинству животных и растений, и этот тип мейоза назван классическим.

У организмов, размножающихся партеногенетически или имеющих чередование полового и партеногенетического поколений, выработались специальные механизмы регуляции числа хромосом, многие из них связаны с модификациями мейоза.