

Ключевыми событиями профазы I мейоза являются: 1) специфическая коориентация хромосом, приводящая к формированию букета и обеспечивающая возможность синаптиса гомологов; 2) компактизация хромосом и формирование осевых элементов хромосом; 3) синаптис гомологов, сопровождающийся формированием синаптонемных комплексов (СК); 4) кроссинговер; 5) десинаптис хромосом с обязательным формированием хиазм. Необходимыми условиями нормального прохождения профазы I мейоза у самцов млекопитающих являются формирование на стадии поздней пахитены полового тельца и перемещение его на периферию ядра. Прохождение клеток через мейоз контролируется сотнями генов. Одни из них задействованы и в митозе, и в мейозе, другие специфичны только для мейоза. Большинство генов мейоза выделено у низших организмов — дрожжей, дрозофилы. Однако консерватизм мейоза у эукариот и постепенно накапливающиеся данные о мейотических генах высших эукариот позволяют говорить о существовании рядов гомологической изменчивости генов мейоза (Богданов, 2001). К дрожжей описаны гены, отвечающие за формирование СК, синаптис и десинаптис хромосом. Выделены и описаны мутации этих генов и соответственно фенотипические проявления этих мутаций в мейозе. При электронно-микроскопическом анализе тотальных препаратов СК, полученных от мужчин, страдающих бесплодием неясной этиологии (не имеющих хромосомных нарушений и патологии урогенитальной сферы), нами был описан ряд нарушений в структуре и поведении СК, приводящих к блоку мейоза на разных стадиях профазы I мейоза. Морфология нарушений структуры осевых элементов и СК позволяет предполагать наличие у таких пациентов мутаций мейотических генов, отвечающих за процессы формирования осевого элемента, СК и десинаптиса хромосом. Нами выделены три основные группы пациентов, у которых выявлены следующие нарушения мейоза и сперматогенеза: 1) нарушение формирования осевых элементов хромосом, приводящее к блоку мейоза на стадиях прелептотены и лептотены; 2) частичный асинаптис хромосом, обуславливающий нарушение формирования полового тельца и арест мейоза на стадии пахитены; 3) блок десинаптиса хромосом, сопровождающийся выраженной декомпактизацией хромосом и арестом мейоза на стадии диплотены. Ранее блок десинаптиса хромосом описан у мутантов дрожжей по гену ДНК-топоизомеразы II типа — *top2/top2*. Для выяснения функции ДНК-топоизомеразы II типа в мейозе млекопитающих проведено исследование мейоза у самцов мышей после введения ингибитора ДНК-топоизомеразы II вепезида. Показано, что следствием ингибирования ДНК-топоизомеразы II являлись нарушения мейоза, аналогичные описанным у мутантов дрожжей: декомпактизация хромосом на стадиях поздней пахитены—диплотены, блок десинаптиса хромосом и арест мейоза на стадии диплотены. Кроме того, известной причиной блока мейоза на стадии пахитены может служить частичный асинаптис хромосом у гетерозигот по хромосомным аберрациям. В этих случаях наблюдаются ассоциация X-хромосомы с асинаптическими участками аутосом, нарушение формирования полового тельца. Второй причиной нарушения течения мейоза у гетерозигот по хромосомным аберрациям может служить нарушение коориентации хромосом, приводящее к нарушению синаптиса хромосом и формирования хиазм. Частичный блок мейоза на стадии профазы

мейоза может быть индуцирован различными мутагенами, в частности антибиотиками, вызывающими концевые делеции мейотических хромосом. Кроме того, частичный асинаптис хромосом индуцирует неоаквасент, введение которого приводит к нарушению синаптиса 2—3 пар хромосом.

#### СРАВНИТЕЛЬНЫЕ АСПЕКТЫ ПОВЕДЕНИЯ ПОЛОВОГО ХРОМАТИНА В СПЕРМАТОГЕНЕЗЕ ПРЯМОКРЫЛООБРАЗНЫХ НАСЕКОМЫХ. © О. С. Корниенко,<sup>1</sup> С. И. Байгородин,<sup>2</sup> Л. В. Высоцкая.<sup>1, 2</sup> Новосибирский государственный университет и <sup>2</sup> Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск.

Половая хромосома у самцов насекомых с ХО-определением пола в ранней профазе мейоза выделяется среди аутосом с наибольшей степенью конденсации хроматина, отсутствием заметной транскрипционной активности и обособленностью положения в ядре. Половой бивалент самок не отличается по этим признакам от аутосомных бивалентов. С помощью светового и электронного микроскопов изучали особенности поведения половой хромосомы в сперматогониях и сперматоцитах первого порядка у 20 видов саранчовых, 2 видов тараканов и 3 видов кузнецов. Особое внимание обращали на формирование осевого элемента в отсутствие гомолога, сравнивали с характером синаптиса аутосом. Использовали давленые препараты, распластанные мейоциты и срезы. Половая хромосома у разных изученных видов различается как по размерам (от самой длинной до одной из самых коротких в наборе), так и по относительному содержанию С-гетерохроматинового материала. У одних видов она стабильно формирует ось хромосомы, неотличимую от оси аутосом. У других осевой элемент оказывается более тонким, прерывистым и выявляется не во всех клетках, у третьих его не удалось обнаружить совсем. Для половой хромосомы ряда изученных видов характерно расщепление оси — образование сетчатой или линзоподобной структуры, причем у одних видов сетчатая структура формируется в области С-гетерохроматина, у других — в эухроматине. Известно, что в эволюции прямокрылообразных происходили неоднократные слияния хромосом, в том числе и половой хромосомы с аутосомами (White, 1973). Сопоставление характера образования осевого элемента X-хромосомы с другими кариотипическими признаками и с таксономическим положением изученных видов позволяет предположить, что обычное или аномальное поведение осевого элемента X-хромосомы отражает степень ее гомологии с аутосомами. Образование сетчатых структур оси половой хромосомы можно объяснить, если предположить, что формирование осевого элемента начинается одновременно во многих местах с последующим слиянием образовавшихся фрагментов. Точки начала формирования оси могут служить участки связывания хроматина с ядерной мембраной. Основанием для такого предположения служат результаты анализа ультратонких срезов семенников, продемонстрировавших особые взаимоотношения X-хромосомы с ядерной оболочкой у ряда видов. Наиболее ярко это обнаруживается в предмейотической интерфазе, где половой хроматин занимает отдельный компартмент, окруженный несколькими слоями ядерной мембранны и частично пронизанный ею. В ранней профазе мейоза

X-хромосома сохраняет свое периферическое положение в ядре, хотя ее связь с мембраной не так очевидна.

## ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ РАЗЛИЧИЯ МЕЖДУ ДВУ- И ЧЕТЫРЕХСПОРОВЫМИ ШТАММАМИ КУЛЬТИВИРУЕМОГО ШАМПИНЬОНА В ПРОФАЗЕ I МЕЙОЗА.

© И. С. Мажайка,<sup>1</sup> О. Л. Коломиец.<sup>2</sup> <sup>1</sup>Биологический факультет Московского государственного университета, mycol@yandex.ru, и <sup>2</sup>Институт общей генетики РАН, Москва, kolomiets@vigg.ru.

Вид культивируемого шампиньона *Agaricus bisporus* (Lange) Imbach включает в себя как гетероталличную так и вторично-гомоталличную формы. Среди базидий гетероталличной формы *A. bisporus* доминируют базидии, несущие по четыре споры, которые способны давать гетероталличный гомокариотический мицелий. В гимении двуспоровой формы шампиньона (именно эту форму широко используют в сельском хозяйстве) преобладают двуспоровые базидии. Споры этих базидий прорастают самофертильным гетерокариотическим мицелием за счет того, что несут преимущественно по два несестринских постмейотических ядра, различающиеся по состоянию локуса спаривания. С помощью изоферментного и молекулярного анализа ДНК показано, что по некоторым локусам генотипа две формы шампиньона имеют разную частоту мейотической рекомбинации (наблюдают супрессию рекомбинации у двуспоровых штаммов). Известно, что нарушения мейотической рекомбинации могут быть обусловлены аномалиями формирования синаптонемных комплексов (СК). СК — нуклеопротеидная структура, специфичная для профазы I мейоза и играющая важную роль в процессах синаптиза, рекомбинации и десинаптиза гомологичных хромосом. В связи с вышеизложенным нами предпринято сравнительное электронно-микроскопическое исследование СК у двух форм шампиньона на разных стадиях профазы I мейоза. Нами впервые (для мицелиальных грибов) был разработан и применен метод распластывания ядер протопластов, выделенных из базидий плодовых тел шампиньона с помощью липтических ферментов. Метод позволяет получать тотальные препараты СК или осевых элементов хромосом и проводить их электронно-микроскопический анализ. Установлено наличие на препаратах двух типов распластанных профазных ядер. Ядра первого типа — нормальные — характеризуются наличием полного набора СК или осевых элементов (в зависимости от стадии профазы). Ядра второго типа — аномальные — характеризуются наличием более плотного, чем в норме, хроматина, менее четко дифференцируемыми СК или осевыми элементами, неполным набором СК или осевых элементов (вплоть до того, что в распластанном ядре присутствует только один СК), фрагментами СК или осевых элементов. При выявлении распластанных ядер обоих типов на препаратах, полученных из плодовых тел двух форм шампиньона, находящихся на разных стадиях зрелости (использовали только свежесобранные плодовые тела), было установлено, что у четырехспорового штамма Bs94 до вскрытия частного покрывала плодового тела (ЧППТ) присутствуют только ядра аномального типа, после вскрытия ЧППТ — ядра обоих типов; у двуспоровых штаммов как до вскрытия ЧППТ, так и после его вскрытия присутствуют ядра только аномального типа. Таким обра-

зом, вскрытие плодового тела у четырехспорового штамма Bs94 приводит к появлению ядер нормального типа, а для исследованных двуспоровых штаммов не является переломным моментом мейоза. У двуспоровых штаммов на препаратах не обнаружено ядер нормально-го типа, что дает основания предполагать, что аномальный тип ядер (нарушение компактизации хроматина и атипия структуры СК) сопряжен с супрессией мейотической рекомбинации.

Работа частично выполнена на средства, предоставленные Российской фондом фундаментальных исследований (проект 00-04-48080).

## ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ КЛЮЧЕВЫХ ЭТАПОВ МЕЙОЗА У РЖИ. © Е. И. Михайлова,<sup>1</sup> С. П. Соснихина,<sup>1</sup> О. А. Тихолиз,<sup>1</sup> В. Г. Смирнов,<sup>1</sup> Х. Х. Оффенберг,<sup>2</sup> К. Хейтинг,<sup>2</sup> Р. Н. Джонс,<sup>3</sup> Г. Дженкинс.<sup>3</sup> <sup>1</sup> Кафедра генетики и селекции С.-Петербургского государственного университета, <sup>2</sup> Кафедра генетики Исследовательского университета Вагенингена, Нидерланды, и <sup>3</sup> Группа цитогенетики Университета Уэльса, Аберистуит, Великобритания, Elena.Mikhailova@paloma.spbu.ru.

В профазе I мейоза должен произойти определенный ряд событий, чтобы число хромосом уменьшилось вдвое и образовались гаплоидные ядра с уникальными комбинациями генов. В число таких событий входят передислокация центромеров и теломеров, гомологичное спаривание хромосом, сборка синаптонемного комплекса (СК), рекомбинация на молекулярном уровне, компактизация хроматина, образование кроссоверов и хиазм. Изучение мейотических мутаций, сходных по проявлению у разных видов растений животных и грибов, показало, что молекулярные механизмы, лежащие в основе ключевых событий мейоза, очень консервативны. С другой стороны, известно, что последовательность этих событий может быть различной у разных видов, а полный их спектр не является абсолютно необходимым для успешного завершения мейоза у каждого конкретного вида. Коллекция мейотических мутантов ржи Научно-исследовательского биологического института С.-Петербургского государственного университета является уникальной мутационной моделью, позволяющей с помощью методов молекулярной цитогенетики изучать реализацию ключевых этапов мейоза у этого злака. Нами изучены расположения субтеломерных и перицентромерных доменов хромосом, выявляемых с помощью метода флуоресцентной *in situ* гибридизации ДНК (FISH), а также распределение рекомбиногенного белка Rad51/Dmc1, выявляемого иммунологически, в профазе I микроспороцитов ржи у трех мутантов с дефектами синаптиза. Гомозиготы по двум неспецифическим асинаптическим мутациям *sy1* и *sy9* образуют только осевые элементы и не имеют зрелого СК, в то время как десинаптический мутант *sy10* характеризуется сменой партнеров спаривания. Большое число унивалентов в метафазе I мейоза у этих мутантов, по-видимому, является следствием нарушения рекомбинации. FISH-гибридизация ДНК с использованием двух ДНК-зондов — центромерного CCS1 и субтеломерного pSc200 — позволила выявить образование плотных кластеров субтеломерных и перицентромерных доменов при переходе материнских клеток пыльцы к мейозу. Агрегация этих доменов была обнару-