

<https://doi.org/10.3176/biol.1982.2.04>

УДК 575.116

Людмила ТИМОФЕЕВА, Юрий БОГДАНОВ

ПЕРСПЕКТИВЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ЭЛЕКТРОННОЙ МИКРОСКОПИИ МЕЙОТИЧЕСКИХ ХРОМОСОМ ДЛЯ ПРИКЛАДНОЙ ЦИТОГЕНЕТИКИ

Деления мейоза можно сравнить со строгими пропускными воротами, через которые проходят хромосомы накануне формирования гаплоидных клеток — гамет или спор. Процессом проверки является попарная конъюгация (синапсис) гомологичных хромосом. Отсутствие или преждевременное прекращение конъюгации (асинапсис и десинапсис) приводят к нарушению правильной сегрегации гомологичных хромосом в ходе мейоза и к анеуплоидии гамет.

Единственным путем к расшифровке причин и механизмов гомологичной конъюгации хромосом является изучение ультраструктуры и молекулярной организации мейотических хромосом. Электронная микроскопия за последние годы расширила возможности изучения процесса конъюгации хромосом. Ряд приемов — распластывание клеточных ядер на поверхности гипотонической среды, получение тотальных препаратов хромосом, пригодных для электронной микроскопии, цитохимическая ультраструктурная техника, широкое использование методов реконструкции серийных срезов в сочетании с компьютерным анализом изображения и другие — позволяет вплотную подойти к расшифровке фундаментальной ультраструктуры мейотических хромосом и ультраструктурной картины их конъюгации в мейозе. Эти исследования не только представляют академический интерес, но имеют и важное прикладное значение. Исследование закономерностей конъюгации гомологичных хромосом открывает возможности идентификации гомологичных и негомологичных локусов в хромосомах гибридов и позволяет осуществлять таким образом цитологический контроль результатов скрещиваний в селекции и тонкую диагностику в медицине. Высокая разрешающая способность метода позволяет диагностировать незначительные нарушения конъюгации и мелкие транслокации (до 0,2 мкм по длине хромосомы), которые не обнаруживаются под световым микроскопом, однако вызывают существенные аномалии у потомства. Такие исследования представляют особую ценность для медицинской цитогенетики. Так, например, у отца, ребенок которого болен синдромом «*cri du chat*», с помощью электронной микроскопии синаптонемных комплексов была обнаружена маленькая транслокация, послужившая причиной заболевания ребенка. Установлено, что хромосомный фрагмент, имеющий длину всего 0,2 мкм и видимый только под электронным микроскопом, транслоцирован с 22-й на 5-ю хромосому, а большой фрагмент 5-й хромосомы реципрочно транслоцирован на 22-ю хромосому (Holm, Rasmussen, 1978). Отец больного ребенка имеет сбалансированную внутригеномную перестройку, а сын получил лишь одну из этих транслоцированных хромосом, и его геном оказался несбалансированным. Это исследование позволило довольно точно подсчитать степень риска при появлении следующих детей у

этого отца и дать обоснованную медико-генетическую консультацию семье. Аналогичная диагностика возможна и в сельскохозяйственной цитогенетике.

Синаптонемный комплекс, его структура, функция и методы исследования

Исследования ультраструктурного строения мейотических хромосом ведутся в нескольких направлениях:

на тотальных метафазных хромосомах мейоцитов исследуются тонкая структура хромосомы, способ упаковки элементарной нити ДНП в теле хромосомы (Rattner и др., 1981);

на диплотенных хромосомах типа «ламповых щеток» изучаются линейная организация хромосом и механизм действия генов (Перов, 1971; Зыбина, 1975; Босток, Самнер, 1981);

электронномикроскопически исследуются пахитенные хромосомы, что привело к открытию важной хромосомной структуры, специфичной для мейоза — синаптонемного комплекса (СК) (Moses, 1956). Эта субмикроскопическая структура существует в профазе I мейоза на стадиях зиготены и пахитены и входит в состав бивалентного хромосом, являясь непременным атрибутом гомологичной конъюгации (Богданов, 1975; Босток, Самнер, 1981). СК исчезает на стадии диплотены мейоза. Считается, что СК нужен для того, чтобы конъюгация гомологичных хромосом в мейозе была обратимой (Богданов, 1975). Действительно, на стадии диплотены одновременно с исчезновением СК начинается отталкивание гомологичных хромосом и они сохраняют контакт только в точках хиазм. Оказалось, что в тех локусах бивалента, где видны хиазмы, сохраняются короткие отрезки СК и видна перемычка между боковыми элементами СК (Moens, 1980). Гены, ответственные за образование СК, активируются только в клетках, вступивших на путь мейоза. Ни в каких других клетках СК не формируется. Так, при необратимой конъюгации хромосом в соматических клетках, например, в слюнных железах личинок мух и комаров, СК отсутствует.

В электронном микроскопе СК выглядит как трехслойная лента, протянувшаяся по оси бивалента в плоскости конъюгации гомологичных хромосом. Два наружных электронноплотных слоя этой ленты носят название боковых элементов СК (БЭ), а центральный, более прозрачный для электронов слой — центрального пространства с тонкой продольной полосой — центральным элементом (ЦЭ). Предшественники СК появляются на стадии лептотены в виде осевых тяжей вдоль неспаренных гомологичных хромосом. Когда гомологичные хромосомы сближаются в ходе зиготены и расстояние между ними сокращается до 3000Å , между осевыми тяжами путем самосборки формируется ЦЭ, а осевые тяжи гомологичных хромосом становятся БЭ. Вся структура «застегивается» как «застежка-молния», хроматин при этом выталкивается по обе стороны наружу (Богданов, 1975, 1976).

Синаптонемный комплекс к настоящему времени сделался предметом небывало широких исследований. Для изучения этой ультраструктуры применяются следующие методы:

морфологические исследования ультратонких срезов в электронном микроскопе (La Cour, Wells, 1973а, б; Jones, 1974);

трехмерная реконструкция всего ядра по серийным срезам (Gillies, 1972, 1973; Holm, 1977; Rasmussen, 1977; Carmi и др., 1978; Fletcher, 1978);

цитохимическая ультраструктурная техника (Debus, 1978; Dresser, Moses, 1979);

изучение полутонких срезов при высоком напряжении электронного микроскопа (Colman, Stockert, 1979);

изоляция СК методом распластывания ядер на поверхности гипотонического раствора и последующее изучение этих СК при малых увеличениях электронного микроскопа (Moses, Solari, 1976; Moses, 1977а, б) или даже под световым микроскопом (Dresser, Moses, 1979).

Тонкая морфология СК оказалась видоспецифичной (Westergaard, Wettstein, 1972). Размеры СК могут варьировать у разных видов растений и животных, но в определенных пределах. Общая толщина трехчленной ленты СК составляет 1600—2400 Å. СК и его аналоги с некоторыми морфологическими модификациями описаны к настоящему времени у многих растений и животных, от грибов и простейших до человека (Roth, 1966; Westergaard, Wettstein, 1970; Moens, 1972; Byers, Goetsch, 1975; La Cour, Wells, 1977; Wettstein, 1977; Holm, Rasmussen, 1978). По серийным срезам была сделана трехмерная реконструкция СК в пахитенных ядрах грибов (Carmi и др., 1978), лилии (Holm, 1977), шелкопряда (Rasmussen, 1977), человека (Холм, Расмуссен, 1978) и других объектов. Обнаружено, что длина СК соответствует длине бивалентов, установлены места прикрепления концов СК к ядерной оболочке (Holm, 1977). Они совпадают с теломерами хромосом. Кинетохоры хромосом прикрепляются к СК, причем относительное расстояние от кинетохора до концов СК (теломера) равно относительному расстоянию от центромера до теломера в метафазных хромосомах соматических клеток. Это позволило кариотипировать мейотические клетки на основе СК, т. е. составлять кариотип по электронно-микроскопическим или светомикроскопическим фотографиям изолированных из ядра и очищенных от хроматина СК (Moses и др., 1977; Solari, Councse, 1977) или составлять идиограмму по зарисовкам СК, реконструированных на основе серийных срезов ядер (Gillies, 1979). У млекопитающих такие кариотипы включают и половой бивалент, состоящий из гетероморфных X и Y хромосом, так как между гомологичными локусами X и Y хромосом тоже образуется СК, а негомологичные сегменты этих хромосом имеют неспаренные боковые элементы (Solari, Tres, 1970; Tres, 1977). Для объектов с мелкими хромосомами кариотипирование клеток на основе СК более выгодно, чем на основе метафазных хромосом соматических клеток, так как СК почти в 2 раза длиннее последних.

Цитохимические исследования природы СК, изучение влияния метаболизма нуклеиновых кислот и белков на образование СК показали, что БЭ в основном состоят из белков. В составе СК выявляются некоторое количество РНК и полисахаридов и очень небольшое количество ДНК, которое по расчетам соответствует одной продольно расположенной молекуле ДНК в каждом БЭ (Богданов, 1975). В центральном элементе СК были найдены электронноплотные утолщения, так наз. рекомбинационные узелки (Zickler, 1977). Их число на ядро и на бивалент равно или приблизительно равно числу хиазм (Carpenter, 1979; Gillies, 1979). Предполагается, что рекомбинационные узелки представляют собой инкапсулированные отработанные ферменты рекомбинации. При обработке ДНК-азой они растворяются (Debus, 1978). Это свидетельствует о том, что в узелках центрального элемента СК должна содержаться ДНК, т. е., по-видимому, те сегменты молекул хромосомной ДНК, которые вступают в рекомбинацию.

Известно, что положение хиазм изменяется по мере развития диплотенной стадии мейоза. В поздней диплотене хиазмы терминализируются: «сползают» к теломерам. Имеются серьезные доказательства, что кроссинговер, следствием которого является возникновение хиазм, осуществляется в конце зиготены — начале пахитены (Богданов, 1975).

Возникает вопрос: как найти места первичных хиазм до начала их терминализации? Помощь в решении этого вопроса может оказать метод исследования изолированных СК. Если будет доказано, что у какого-либо организма рекомбинационные узелки возникают в точках первичных хиазм, то локализация этих узелков под электронным микроскопом позволит картировать места кроссинговера на пахитенных хромосомах и на цитологических картах хромосом у любых видов организмов.

В последние годы, благодаря выделению мейотических мутаций становится возможным выяснение вопроса генетического контроля образования СК и, соответственно, поведения хромосом в мейозе (Golubovskaja, 1979). Выделены генетические факторы, полностью выключающие мейоз, гены, автономно регулирующие первое и второе деление мейоза, а также гены, регулирующие такие процессы, как конъюгация, рекомбинация и сегрегация хромосом. Мейотические мутации позволяют разбить сложные процессы мейоза на элементарные события, контролируемые определенными генами, и установить последовательность включения и соподчинения генов в ходе мейоза (Голубовская и др., 1980). Ультраструктурный анализ мейотических мутаций, нарушающих конъюгацию гомологов, позволяет выявить два принципиально различных типа мутаций: асинаптические и десинаптические. Асинаптические гены блокируют развитие СК, а десинаптические — нет (Golubovskaja, 1979). Мейотические мутанты получены у пшеницы, кукурузы, томата, дрозофилы и т. д. У рецессивного асинаптического мутанта пшеницы в лептотене микроспороцитов наблюдаются нормальные осевые тяжи, но никогда не образуется нормальных СК. Предполагается, что мутация затрагивает механизм образования центрального элемента, который формируется автономно, и что СК не образуется именно по этой причине. В результате все хромосомы мутантной пшеницы унивалентны (La Cour, Wells, 1970).

Сопоставление данных цитогенетики и ультраструктуры мейотических мутантов показало, что время существования СК тесно связано с процессами конъюгации и кроссинговера (Golubovskaja, 1979). Исследование мейотических мутантов и их взаимодействия с помощью электронного микроскопа — эффективный путь познания мейоза, позволяющий раскрыть генетическую программу мейоза, развертывающуюся в строгой онтогенетической последовательности (Голубовская и др., 1980).

Перспективы исследования СК у гибридов

Особый интерес представляет исследование морфологии СК, его видоизменений и нарушений в мейоцитах гибридов. Как правило, у гибридов нарушена попарная конъюгация хромосом, что приводит к нарушению хода мейоза и, следовательно, к понижению или отсутствию плодовитости. В большинстве случаев нарушения конъюгации обусловлены частичными или полным отсутствием попарной гомологии хромосом родительских форм. Так, неполная конъюгация свидетельствует о частичной гомологии хромосом, полное отсутствие конъюгации, приводящее к асинапсису, — об отсутствии всякой гомологии. Напротив, парная гомологичная конъюгация означает полную гомологию хромосом.

При светооптическом анализе мейоза у гибридов в основном изучаются поздний диакinesis и метафаза I; присутствие значительного числа унивалентов в это время может быть результатом действия десинаптических генов, которые приводят к преждевременному и несинхронному расхождению партнеров отдельных бивалентов, появлению

псевдоунивалентов, в то время, как накануне этого в пахитене наблюдалась полная конъюгация хромосом. Наличие псевдоунивалентов, как и истинных унивалентов, нарушает протекание мейоза: оба случая приводят к появлению анеуплоидных гамет. Однако появление псевдоунивалентов возможно при полной гомологии хромосом, которые способны конъюгировать между собой, но затем претерпевают десинапсис. Присутствие же истинных унивалентов свидетельствует об отсутствии гомологии для некоторых хромосом скрещиваемых видов. Таким образом, достоверным критерием степени гомологии хромосом может служить наличие конъюгации хромосом в пахитене, а именно, образование синаптонемного комплекса между ними. Только отсутствие СК между парными хромосомами родительских видов свидетельствует об истинном асинапсисе — об отсутствии попарной гомологии между ними.

При отдаленной гибридизации и искусственной полиплоидии гомологичные локусы могут не только находиться в парных хромосомах, но и быть разбросанными в нескольких хромосомах (Жуковский, Хвостова, 1971; Sears, 1966). Как правило, это ведет к образованию мультивалентов. Лишь с помощью электронного микроскопа можно выявить места истинной конъюгации. У большинства организмов в каждой точке мультивалента СК образуется всегда только между двумя хромосомами, причем партнеры могут меняться по принципу «третий — лишний» (Moens, 1969; 1970; Solari, Moses, 1977). У тетраплоидных дрожжей и тетраплоидных гусениц тутового шелкопряда обнаружены тетравалентные СК, но они существуют недолго, так как диссоциируют, и остаются лишь бивалентные СК (Byers, Goetsch, 1975; Rasmussen, 1977).

Мелкие структурные различия между двумя геномами при близком родстве родительских форм могут быть замаскированы. Биваленты могут возникать и при неполной гомологии хромосом. Хромосомы двух родственных видов могут иметь лишь гомологичные участки, но образование хиазм внутри этих участков сохраняет биваленты в диакинезе и метафазе I. Так, например, у межвидовых гибридов лилии (La Cour, Wells, 1973b) или у гибридов томата с пасленом (Menzel, Price, 1966) может иметь место только локальное отсутствие или нарушение СК, выражающееся в образовании несимметричных утолщений или колец, в то время как в световом микроскопе выявляется полное спаривание и образование бивалентов. Такие нарушения хотя и неспособны мешать конъюгации, могут препятствовать кроссинговеру генов, локализованных внутри этих участков, и служить тем самым основой для таксономического различия видов (Шкутина, 1975).

Таким образом только на основе электронномикроскопического изучения СК в мейоцитах гибридов можно выяснить причины и время возникновения аномалий в мейозе, т. е. установить, происходят ли нарушения на ранних стадиях мейоза вследствие отсутствия гомологии между хромосомами, приводящего к изменению функционирования генов, ответственных за образование элементов СК, или позже, в диплотене — диакинезе, т. е. имеет место генетически обусловленное снижение частоты хиазм, ведущее к преждевременному расхождению отдельных бивалентов (асинапсис или десинапсис). Однако, наличие гомологии между хромосомами необходимое, но еще не достаточное условие для протекания конъюгации и образования СК. Так, у мягкой пшеницы (естественного аллополиплоида) хромосома 5B предотвращает синапсис между частично гомологичными хромосомами разных геномов, т. е. гомеологичными хромосомами. Предполагается, что за данное свойство отвечает локус *Ph*, для которого доказана принадлежность к хромосоме 5B (Feldman, 1966; Sears, 1976). Нуллисомик по этой хромосоме имеет в мейозе мультиваленты различной сложно-

сти (Riley и др., 1966). При отсутствии хромосомы 5В может происходить гомеологичная конъюгация хромосом и у гибридов (Lacadena, 1967). С менее выраженным эффектом в реализации конъюгации участвуют и другие хромосомы пятой гомеологичной группы. Хромосома 5D обеспечивает сохранение нормального синapsиса при низкой температуре, действие хромосомы 5А еще слабее, чем хромосомы 5D (Feldman, 1966; Riley и др., 1966). Кроме указанных хромосом в генетическом контроле мейоза у гексаплоидных пшениц участвуют хромосомы третьей гомеологичной группы (Жуковский, Хвостова, 1971; Mello-Sampayo, Lorente, 1969). У нуллисомика по хромосоме 3В наблюдается частичный асинapsис. Установлено, что ген (гены), локализованный в 3В хромосоме мягкой пшеницы активно регулирует образование хиазм в бивалентах (Гайдаленок, 1980).

Электронномикроскопическое исследование пахитенных ядер нуллисомиков по тем хромосомам, которые участвуют в осуществлении нормального синapsиса, а также гибридов, полученных от скрещивания нуллисомиков с дисомными формами другого вида, позволило бы выяснить причины нарушения конъюгации, вызванные отсутствием той или иной пары гомологичных хромосом, и установить, связаны ли они с хотя бы частичным блокированием образования элементов СК.

Дальнейший успех исследования СК у гибридов зависит от разработки метода изоляции СК. В некоторых зарубежных лабораториях он уже применен на ряде животных: на саранче (Counce, Meyer, 1973), кузнечике (Solari, Counce, 1977), китайском хомячке (Moses, 1977b), мыши (Tres, 1977), цыпленке (Solari, 1977) и др. Метод изоляции СК позволяет проводить быстрое карiotипирование гибридов, анеуплоидов, искусственных полиплоидов (Moses и др., 1979), дает возможность тестировать полноту конъюгации хромосом в первом поколении гибридов, а следовательно, достаточно точно идентифицировать гомологичные и негомологичные локусы в хромосомах родительских видов и устанавливать, таким образом, степень родства между исходными формами гибридов, выявлять хромосомы, которые подлежат замещению путем селекционного процесса. Выявление частично родственных групп хромосом у различных видов растений и гибридов между ними особенно важно, если данные виды используются для улучшения культурных растений путем гибридизации.

На изолированных СК можно выявлять хромосомные перестройки: деления, вставки, транслокации, инверсии порядка 0,1 мкм, поскольку СК строго следует за ДНК, образуя кресты и петли.

Наконец, метод изоляции СК позволяет проводить быстрый анализ мест локализации рекомбинационных узелков на тотальных препаратах СК (Debus, 1978), что, как указано выше, имеет существенное значение для анализа кроссинговера.

ЛИТЕРАТУРА

- Богданов Ю. Ф. Ультраструктура хромосом в мейозе и синаптонемальный комплекс. — В кн.: Цитология и генетика мейоза. М., 1975, 58—94.
- Богданов Ю. Ф. Как хромосомы узнают друг друга? — Природа, 1976, 5, 10—16.
- Босток К., Самнер Э. Хромосома эукариотической клетки. М., 1981, 347—430.
- Гайдаленок Р. Ф. Изучение мейоза и морфологии хромосом мягкой пшеницы методом моносомного анализа. — Автореф. канд. дис. Новосибирск, 1980.
- Голубовская И. Н. Генетический контроль поведения хромосом в мейозе. — В кн.: Цитология и генетика мейоза. М., 1975, 312—343.
- Голубовская И. Н., Христолюбова Н. Б., Сафонова В. Т., Шамина Н. В. Мейоз как генетически регулируемый онтогенетический процесс. — Тез. докл. I Всесоюз. совещ. по генетике развития растений. Ташкент, 1980, 154—155.

- Жуковский П. М., Хвостова В. В. Цитогенетика пшеницы и ее гибридов. М., 1971, 120—144.
- Зыбина Е. В. Электронномикроскопическое исследование хромосом типа «ламповых щеток» и продуктов их активности в оогенезе кролика. — Цитология, 1975, 17, 875—881.
- Перов Н. А. Электронномикроскопическое изучение активных локусов хромосом на примере политенных хромосом двукрылых и хромосом типа «ламповых щеток» амфибий. — Автореф. канд. дис. М., 1971.
- Холм П. Б., Расмуссен С. В. Электронномикроскопический анализ спаривания хромосом и хиазмобразования у мужчин. — Тез. докл. XIV Междунар. генет. конгр. М., 1978.
- Шкутина Ф. М. Мейоз у отдаленных гибридов и амфидиплоидов. — В кн.: Цитология и генетика мейоза. М., 1975, 292—310.
- Byers, B., Goetsch, L. Electron microscopic observation on the meiotic karyotype of diploid and tetraploid *Sacharomyces cerevisiae*. — Proc. Nat. Acad. of Sci. USA, 1975, 72, 5056—5060.
- Carmi, P. et al. The pachytene karyotype of *Schizophyllum commune* analyzed by three-dimensional reconstruction of synaptonemal complexes. — Carlsberg Res. Commun., 1978, 43, 117—132.
- Carpenter, A. T. C. Synaptonemal complex and recombination nodules in wild-type *Drosophila melanogaster* females. — Genetics, 1979, 92, 511—541.
- Colman, O. D., Stockert, J. C. Electron microscopy of synaptonemal complexes in semithin sections. — Z. Naturforsch., 1979, C34, 299—300.
- Counce, S. J., Meyer, G. F. Differentiation of the synaptonemal complex and the kinetochore in *Locusta* spermatocytes studies by whole mount electron microscopy. — Chromosoma, 1973, 44, 231—253.
- Debus, B. «Nodules» in the achiasmatic meiosis of Bithynia. — Chromosoma, 1978, 69, 81—92.
- Dresser, M. E., Moses, M. J. Silver staining of synaptonemal complexes in surface spreads for light and electron microscopy. — Exp. Cell Res., 1979, 121, 416—419.
- Feldman, M. The effect of chromosomes 5B, 5D and 5A on chromosomal pairing in *Triticum aestivum*. — Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1966, 55, 1447—1453.
- Fletcher, H. L. Localised chiasmata due to partial pairing: a 3D reconstruction of SC in male *Stethophyma grossum*. — Chromosoma, 1978, 65, 247—269.
- Gillies, C. B. Reconstruction of the *Neurospora crassa* pachytene karyotype from serial sections of synaptonemal complexes. — Chromosoma, 1972, 36, 119—130.
- Gillies, C. B. Ultrastructural analysis of Maize pachytene karyotypes by three-dimensional reconstruction of the synaptonemal complexes. — Chromosoma, 1973, 43, 145—176.
- Gillies, C. B. The relationship between synaptonemal complexes recombination nodules and crossing over in *Neurospora crassa* bivalents and translocation quadrivalents. — Genetics, 1979, 91, 1—17.
- Golubovskaja, I. N. Genetic control of meiosis. — Int. Rev. Cytol., 1979, 58, 247—290.
- Holm, P. B. Three-dimensional reconstruction of chromosome pairing during the zygotene stage of meiosis in *Lilium longiflorum*. — Carlsberg Res. Commun., 1977, 42, 103—126.
- Holm, P. B., Rasmussen, S. W. Electron microscopical analysis of chromosome pairing in an individual with a balanced translocation 46X, Y, t(5p-, 22p+) (Human meiosis III). — Carlsberg Res. Commun., 1978, 43, 329—350.
- Jones, G. H. Modified synaptonemal complexes in spermatocytes of *Stethophyma grossum*. — Cold Spring Harbor symp. on quantitative biology, 1974, 38, 109—115.
- Iacadena, J. R. Introduction of alien variation into wheat by gene recombination. I. Crosses between mono 5B *Triticum aestivum* L. and *Secale cereale* L. and *Aegilops columnaris* Zhuk. — Euphytica, 1967, 16, 221—230.
- La Cour, L. F., Wells, B. Meiotic prophase in anthers of asynaptic wheat. — Chromosoma, 1970, 29, 419—427.
- La Cour, L. F., Wells, B. Deformed lateral elements in SC of *Phaedranassa viridiflora*. — Chromosoma, 1973a, 41, 289—296.
- La Cour, L. F., Wells, B. Abnormalities in synaptonemal complexes in pollen mother cells of Lily hybrid. — Chromosoma, 1973b, 42, 137—144.
- La Cour, L. F., Wells, B. Some morphological aspects of the synaptonemal complex in higher plants. — Phil. Trans. R. Soc. Lond., 1977, B277, 259—266.
- Mello-Sampayo, T., Lorente, R. The role of chromosome 3D in the regulation of meiotic pairing in hexaploid wheat. — Ewac. Newsletter, 1969, 2, 19—24.
- Menzel, M. Y., Price, J. M. Fine structure of synapsed chromosomes in F₁ *Lycopersicon esculentum* — *Solanum lycopersicoides* and its parents. — J. Bot., 1966, 53, 1079—1086.
- Moens, P. B. The fine structure of meiotic chromosome pairing in the triploid *Lilium tigrinum*. — J. Cell Biol., 1969, 40, 273—279.

- Moens, P. B. The fine structure of meiotic chromosome pairing in natural and artificial *Lilium* polyploids. — *J. Cell Sci.*, 1970, 7, 55—64.
- Moens, P. B. Fine structure of chromosomal coiling at meiotic prophase in *Rhoeo discolor*. — *Canad. J. Gen. Cytol.*, 1972, 14, 801—808.
- Moens, P. B. Chromosome pairing recombination nodules and chiasma formation in diploid *Bombyx* males. — *Carlsberg Res. Commun.*, 1980, 45, 483—548.
- Moses, M. J. Chromosomal structures in crayfish spermatocytes. — *J. Biophys. and Biochem. Cytol.*, 1956, 2, 215—217.
- Moses, M. J., Solari, A. J. Positive contrast staining and protected drying of surface spreads: Electron microscopy of the synaptonemal complex by a new method. — *J. Ultrastruct. Res.*, 1976, 54, 109—114.
- Moses, M. J. Microspreading and the synaptonemal complex in cytogenetic studies. — *Abstract Book, Helsinki Chromosome Conference, 1977a*.
- Moses, M. J. Synaptonemal complex karyotyping in spermatocytes of the Chinese hamster (*Cricetulus griseus*). I. Morphology of the autosomal complement in spread preparations. — *Chromosoma*, 1977b, 60, 99—125.
- Moses, M. J., Slatton, G., Gambling, T., Starmer, C. F. Synaptonemal complex karyotyping in spermatocytes of the Chinese hamster (*Cricetulus griseus*). III. Quantitative evaluation. — *Chromosoma*, 1977, 60, 345—375.
- Moses, M. J., Karatsis, P. A., Hamilton, A. E. Synaptonemal complex analysis of heteromorphic trivalents in Lemur hybrids. — *Chromosoma*, 1979, 70, 141—160.
- Rasmussen, S. W. Chromosome pairing in triploid females of *Bombyx mori* analyzed by three-dimensional reconstructions of SC. — *Carlsberg Res. Commun.*, 1977, 42, 163—197.
- Rattner, J. B., Goldsmith, M. R., Hamkolo, B. A. Chromosome organization during male meiosis in *Bombyx mori*. — *Chromosoma*, 1981, 82, 341—351.
- Riley, R., Chapman, V., Young, R. M., Belfield, A. Control of meiotic chromosome pairing by the chromosomes of homologous group 5 of *Triticum aestivum*. — *Nature*, 1966, 212, 1475—1477.
- Roth, T. F. Changes in the synaptonemal complex during meiotic prophase in mosquito oocytes. — *Protoplasma*, 1966, 61, 346—385.
- Sears, E. R. Nullisomic-tetrasomic combinations in hexaploid wheat. — In: *Chromosome manipulations and plant genetics*, Edinburgh, 1966, 29—45.
- Sears, E. R. Genetic control of chromosome pairing in wheat. — *An. Rev. Genet.*, 1976, 10, 31—51.
- Solari, A. J. Ultrastructure of the synaptic autosomes and the ZW bivalent in chicken oocytes. — *Chromosoma*, 1977, 64, 155—165.
- Solari, A. J., Counce, S. J. Synaptonemal complex karyotyping in *Melanoplus differentialis*. — *J. Cell Sci.*, 1977, 26, 229—250.
- Solari, A. J., Moses, M. J. Synaptonemal complexes in a tetraploid mouse spermatocyte. — *Exp. Cell Res.*, 1977, 108, 464—467.
- Solari, A. J., Tres, L. F. The three-dimensional reconstruction of the XY chromosomal pair in human spermatocytes. — *J. Cell Biol.*, 1970, 45, 43—53.
- Tres, L. L. Extensive pairing of the XY bivalent in mouse spermatocytes as visualized by whole-mount electron microscopy. — *J. Cell Sci.*, 1977, 25, 1—15.
- Westergaard, M., Wettstein, D. Studies on the mechanism of crossingover. II. The molecular organization of the synaptonemal complex in *Neottiella saccardo*. — *Compt. rend. trav. lab. Carlsberg*, 1970, 37, 239—268.
- Westergaard, M., von Wettstein, D. The synaptonemal complex. — *An. Rev. Genet.*, 1972, 6, 71—110.
- von Wettstein, D. The assembly of the synaptonemal complex. — *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, 1977, B277, 235—243.
- Zickler, D. Development of the synaptonemal complexes and the «recombination nodules» during meiotic prophase in the seven bivalents of the fungus *Sordaria macrospora* Auersw. — *Chromosoma*, 1977, 61, 289—316.

Институт экспериментальной биологии
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
10/VIII 1981

MEIOOTILISTE KROMOSOOMIDE ELEKTRONMIKROSKOOPIA KASUTAMISE
PERSPEKTIIVID RAKENDUSLIKUS TSÜTOGENEETIKAS

Artiklis on antud ülevaade meiootiliste kromosoomide elektronmikroskoopilist uurimist käsitlevast kirjandusest. On analüüsitud taimehübriidide pähhteensete kromosoomide ultrastruktuuri uurimise perspektiivi nende karütüpiseerimiseks ja kromosoomide konjugatsioonihäirete väljaselgitamiseks.

Ludmila TIMOFEYEVA, Yuri BOGDANOV

THE PROSPECTS OF USING ELECTRON MICROSCOPY OF MEIOTIC
CHROMOSOMES FOR APPLIED CYTOGENETICS

The authors present data of literature on electron microscopic studies of meiotic chromosomes in animals and plants. The possibilities of cytological ultrastructural analysis of pachytenic chromosomes in plant hybrids for karyotyping and elucidating abnormalities in the process of meiosis and conjugation of chromosomes are considered.