

АХИАЗМАТИЧЕСКИЙ МЕЙОЗ: ОБЗОР

В.Г. Кузнецова¹, С. Грозева²

¹ Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: karyo@zin.ru;

² Институт зоологии Болгарской академии наук, София, Болгария, e-mail: sgrozeva@yahoo.com

Статья представляет собой обзор литературных данных по проблеме ахиазматического мейоза. Перечислены простейшие, растения и беспозвоночные животные, у которых он обнаружен. Показано, что в эволюции живых организмов ахиазматический мейоз возник независимо и многократно, однако в некоторых группах этот признак является хорошим таксономическим маркером, позволяющим устанавливать родственные связи и выявлять монофилетические группы. Обсуждаются приуроченность ахиазматического мейоза к гетерогаметному полу; наличие в большинстве случаев синаптонемного комплекса и его роль как структуры, обеспечивающей правильную сегрегацию гомологичных хромосом в анафазе мейоза при отсутствии хиазм и кроссинговера; разнообразие типов ахиазматического мейоза и его эволюционное значение.

Ключевые слова: мейоз, гетерогаметный пол, хиазмы, синаптонемный комплекс, коллохоры, простейшие, растения, беспозвоночные животные.

Статья посвящена 80-летию юбилею профессора Ии Ивановны Кикнадзе

Введение

В типичном мейозе между гомологичными хромосомами формируются хиазмы, т. е. физические перекресты несестринских хроматид. Хиазмы удерживают гомологичные хромосомы вместе вплоть до их расхождения (сегрегации) в редукционном делении.

У организмов с моноцентрическими хромосомами количество хиазм, которое может сформироваться в биваленте, зависит от его размера. Например, у прямокрылых насекомых (Orthoptera) в мелких бивалентах обычно имеются 1–2 хиазмы, в то время как в крупных бивалентах их число может достигать 8 (White, 1973; Jones, 1987). У организмов с голокинетическими (голоцентрическими) хромосомами, как правило, в биваленте формируется не более двух хиазм (Halkka, 1964; White, 1973). Это связано со специфическими структурными особенностями голоцентрических бивалентов, что приводит к элиминации клеток, несущих биваленты с тремя и более хиазмами, и, как следствие, жесткому отрицательному отбору

против формирования в голоцентрических бивалентах большого числа хиазм (Nokkala *et al.*, 2004).

Ахиазматический мейоз и синаптонемный комплекс

У некоторых организмов гомологичные хромосомы конъюгируют и расходятся в профазе мейоза без формирования хиазм и рекомбинации. Такой мейоз называется ахиазматическим (другие употребляемые названия – ахиазмия, мейоз без рекомбинации, нерекомбинантный мейоз), и в этих случаях правильное прохождение мейоза и регулярная сегрегация гомологов в первой анафазе обеспечиваются другими, так называемыми ахиазматическими механизмами (Gassner, 1969; Welsch, 1973; Rasmussen, 1976, 1977). В большинстве случаев (наиболее известное исключение составляют некоторые Diptera (см. White, 1973; John, 1990) в ахиазматических бивалентах между гомологичными хромосомами имеется синаптонемный комплекс (Gassner, 1969; Rasmussen, 1976, 1977;

Debus, 1978; Marec, Traut, 1993; Rego, Marec, 2003; Schneider *et al.*, 2009a, b). Преобладает мнение, что формирование синаптонемного комплекса в ранней профазе мейоза является необходимым условием для последующего формирования хиазм, однако его роль в мейозе этим не ограничивается и, по существу, остается до конца не выясненной (Богданов, Коломиец, 2007). Наличие синаптонемного комплекса в ахиазматических бивалентах показывает, что прямой связи между этой структурой и хиазмообразованием и кроссинговером нет. У *Ephestia kuehniella* и у некоторых других видов Lepidoptera (Marec, Traut, 1993) синаптонемный комплекс формируется как в хиазматическом мейозе самцов, так и ахиазматическом мейозе самок. Однако в синаптонемном комплексе самцов имеются также рекомбинационные узелки (recombination nodules), число и распределение которых в пахитенных хромосомах соответствует числу и распределению хиазм, а у самок рекомбинационные узелки отсутствуют (Marec, Traut, 1993; Богданов, Коломиец, 2007). В цитированной работе эти факты рассматриваются как не прямое доказательство роли рекомбинационных узелков в мейотической рекомбинации (Marec, Traut, 1993). Стоит в этой связи добавить, что тот же феномен, т. е. наличие синаптонемного комплекса и отсутствие рекомбинационных узелков в ахиазматическом мейозе, недавно был описан для самцов скорпионов *Tityus bahiensis* (Schneider *et al.*, 2009a).

Хотя синаптонемные комплексы формируются как в хиазматическом, так и в ахиазматическом мейозе, между ними (комплексами) существуют структурные и поведенческие отличия. Например, в хиазматическом мейозе синаптонемный комплекс формируется в зиготене и поэтапно разрушается в диплотене (Богданов, Коломиец, 2007). В ахиазматическом мейозе синаптонемный комплекс может сохраняться, обычно в структурно модифицированной форме, вплоть до первой метафазы или даже анафазы, что косвенно подтверждает его роль в осуществлении и поддержании синапсиса гомологичных хромосом и их последующей правильной сегрегации в отсутствие хиазм и кроссинговера (Gassner, 1969; Rasmussen, 1976, 1977).

Распространение ахиазматического мейоза

В широко известном обзоре «Animal Cytology and Evolution» (White, 1973) ахиазматическому мейозу посвящен небольшой раздел (С. 476–490), в котором перечислены одноклеточные и многоклеточные организмы с этим типом мейоза.

Простейшие

У простейших (Protozoa) упоминаются солнечники (*Actinophrys sol*), кокцидии (*Aggregata eberthi*), гипермастигиды (*Trichonypha*), грегарины (*Stylocephalus longicollis*) и фораминиферы. Виды фораминифер не указаны, однако даны ссылки на две оригинальные публикации, в которых отсутствие хиазм приписывается *Rubratella intermedia* (Le Calvez, 1950), *Patellina corrugate* и *Discorbis vilardeboanus* (Grell, 1958).

Растения и беспозвоночные животные

Приуроченность к гетерогаметному полу и исключения

Абсолютное большинство примеров многоклеточных «высших» эукариот с ахиазматическим мейозом относится к животным, причем исключительно беспозвоночным. Из растений упоминаются виды рябчиков, относящиеся к *Fritillaria japonica* group (Liliaceae), которые характеризуются отсутствием рекомбинации в микроспорогенезе (Noda, 1975). Эта группа близких видов вплоть до настоящего времени является единственной среди растений, демонстрирующей этот тип мейоза (Noda, 1975; Ito *et al.*, 1983).

За десятилетия, прошедшие со времени опубликования монографии Уайта (White, 1973), были выявлены десятки новых видов и надвидовых таксонов беспозвоночных животных с ахиазматическим мейозом. Имеющиеся данные показывают, что этот тип мейоза встречается в филогенетически далеких группах и почти всегда приурочен к одному гетерогаметному полу (рекомбинационный диморфизм), независимо от того, какой тип хромосомной полоопределяющей системы (XY, XO или ZW,

в том числе множественные типы половых хромосом) ему свойствен. Для объяснения этого феномена, известного как «правило Холдейна–Хаксли» («Haldane–Huxley rule») (Haldane, 1922; Huxley, 1928), были предложены две гипотезы. Согласно «гипотезе плейотропии» («the pleiotropy hypothesis»), связь между ахиазмией и гетерозиготностью по половым хромосомам представляет собой плейотропный эффект отбора против рекомбинации между X и Y (Z и W) хромосомами. Согласно «гипотезе отсутствия рекомбинации» («no-recombination hypothesis»), эта связь является результатом эволюции Y (W) хромосомы у пола, который изначально не имел рекомбинации. Обе гипотезы имеют слабые стороны, в частности (первая) – наличие ахиазмии при механизме XO (Lenormand, 2003).

Исключение составляют некоторые гермафродитные животные, которые, как правило (а возможно, всегда), не имеют специализированных половых хромосом. Например, у олигохет из родов *Buchholzia*, *Fridericia*, *Enhytronia*, *Marionina* и *Henlea* (Annelida, Oligochaeta, Enchytraeidae) хиазмы не формируются в мужской и женской зародышевых линиях (Christensen, 1961). Уникальная ситуация описана у гермафродитных планарий *Mesostoma ehrenbergii ehrenbergii* с $2n = 10$ (Turbellaria, Rhabdocoela). У них женский мейоз всегда ахиазматический, в то время как в сперматогенезе 6 хромосом образуют биваленты, каждый с единственной дистально локализованной хиазмой, а 4 хромосомы остаются унивалентными, что, однако, не препятствует их регулярной сегрегации в первой анафазе (Oakley, 1982, 1985; Oakley, Jones, 1982). Некоторые авторы полагают, что и у раздельнополых видов мейоз может быть ахиазматическим у обоих полов, как, например, у южно-американского скорпиона *Tityus bahiensis* (Scorpiones) (Shanahan, 1989a, b; Schneider *et al.*, 2009a, b). Однако если вывод о том, что в мейозе самцов этого вида хиазм нет, подтверждается цитологическими картинками, то доказательства отсутствия хиазм у самок недостаточно убедительны или их пока нет (Shanahan, 1989a, b) и заменяются умозрительными рассуждениями, не поддерживаемыми никакими цитологическими или генетическими наблюдениями (Schneider *et al.*, 2009a, b).

Помимо упомянутых ранее групп, ахиазматический мейоз описан у некоторых моллюсков

(Mollusca), ракообразных (Crustacea), тихоходок (Tardigrada), клещей (Acari), пауков (Araneae), скорпионов Scorpiones (не *T. bahiensis*), псевдоскорпионов (Pseudoscorpiones) и насекомых (Insecta).

Моллюски

У моллюсков хиазмы отсутствуют в сперматогенезе двустворок *Sphaerium corneum* (Keyl, 1956) и гастропод *Bithynia leachi* и *B. tentaculata* (Debus, 1978).

Ракообразные

Среди ракообразных ахиазматический мейоз описан у копепод (Copepoda) (Ar-Rushdi, 1963; Chinnappa, Victor, 1979). Примечательно, что у Copepoda гетерогаметным полом являются самки, и в полном соответствии с указанным выше правилом Холдейна–Хаксли, ахиазматический мейоз наблюдается у самок, а не у самцов. У морских копепод *Tigriopus californicus* отсутствие мейотической рекомбинации в овогенезе было подтверждено генетическим анализом (Burton *et al.*, 1981).

Тихоходки

Недавно были опубликованы первые цитогенетические данные для энigmatической группы Tardigrada (тихоходки, они же water-bears) (Altiero, Rebecchi, 2003), предположительно сестринской по отношению к членистоногим (Arthropoda) (Giribet *et al.*, 1996). У изученных видов *Richtersius coronifer* и *Macrobotus richtersi* (Eutardigrada) не удалось выявить половые хромосомы, но было показано, что у самок имеются хиазмы, а у самцов мейоз ахиазматический (Altiero, Rebecchi, 2003).

Паукообразные

Среди паукообразных (Arachnida) убедительные цитологические доказательства ахиазматического сперматогенеза имеются для некоторых акариформных клещей (Acariformes) (Keyl, 1957; Oliver, 1977), для очень многих семейств скорпионов (Schneider *et al.*, 2009a, b) и для псевдоскорпионов из родов *Chthonius* и *Mundochthonius*

(Stahlavsky, Kral, 2004). У скорпионов ахиазматический мейоз, кажется, является синапоморфией нескольких семейств (Schneider *et al.*, 2009a), и аналогичное предположение ранее было высказано в отношении семейства псевдоскорпионов Chthoniidae, к которому относятся упомянутые выше роды (Kral *et al.*, 2006). Стоит отметить, что в отличие от псевдоскорпионов, имеющих полоопределяющую систему XX/X0, у скорпионов цитологически дифференцированных половых хромосом нет (во всяком случае их не удается пока идентифицировать), но ахиазматический мейоз встречается у самцов. Скорее всего, у скорпионов самцы являются гетерогаметным полом. Имеются также данные об отсутствии хиазм у пауков из родов *Dysdera* (Dysderidae) и *Segestria* (Segestriidae) (Benavente, Wettstein, 1980; Rodriguez Gil *et al.*, 2002). Однако Крал с соавт. (Kral *et al.*, 2006) полагают, что биваленты у этих видов на самом деле хиазматические, а кажущееся отсутствие хиазм связано с наличием в сперматогенезе пауков очень длительной диффузной стадии и, как следствие, поздней и кратковременной визуализацией хиазм – в самом конце профазы или только в первой метафазе. Можно предположить, что обсуждаемые виды пауков имеют атипичный, так называемый криптохиазматический мейоз, как у некоторых кузнечиков африканского подсемейства Thericleinae (Eumastacidae) (White, 1965a, 1973) или у растений *Alstroemeria andina var. venustula* (Alstroemeriaceae) (Sanso, Wulff, 2007). При этом типе хиазматического мейоза стадии диплотены и диакинеза отсутствуют (как в настоящем ахиазматическом мейозе), переход от стадии пахитены к первой метафазе происходит без раскрытия («opening-out») бивалентов, которое происходит позже, уже в зрелой метафазе или даже в анафазе, и хиазмы видны в течение очень короткого времени (White, 1965a). Криптохиазматический мейоз рассматривается как промежуточный, переходный, этап между «нормальным» мейозом и мейозом ахиазматического типа (Noda, 1975).

Насекомые

Среди насекомых имеется множество видов и надвидовых таксонов, характеризующихся ахиазматическим мейозом у одного из полов. Стоит, однако, отметить, что такие примеры не

найлены у коллембол (Collembola) и тизанур (Thysanura), входящих в комплекс первично бескрылых насекомых (Apterygota). Не найдены они также в обоих отрядах когорты Palaeoptera (древнекрылые) – Ephemeroptera (поденки) и Odonata (стрекозы), наиболее рано отделившихся от общего ствола крылатых насекомых (Pterygota). Можно высказать предположение, что тенденция к переходу к ахиазматическому мейозу проявляется только у «высших» крылатых насекомых. Однако в отношении мейоза изучено немного видов, а для многих групп такие данные отсутствуют полностью. Учитывая, что насекомые представляют собой самую большую, богатую видами и наиболее разнообразную группу животных, их дальнейшее цитогенетическое изучение должно привести к выявлению новых видов и надвидовых групп с ахиазматическим мейозом. В настоящее время такой тип мейоза описан у представителей 9 отрядов Pterygota: Mantodea, Blattoptera, Orthoptera, Homoptera, Heteroptera, Lepidoptera, Trichoptera, Mecoptera и Diptera. Во всех случаях этот ахиазматический мейоз оказывается характерным для гетерогаметного пола. Так как у подавляющего большинства насекомых гетерогаметны самцы, то и ахиазматический мейоз встречается у самцов. Исключение составляют два близкородственных отряда: чешуекрылые (Lepidoptera) и ручейники (Trichoptera). У чешуекрылых и ручейников, как и у упомянутых выше копепоид, гетерогаметны самки, а не самцы, и в соответствии с правилом Холдейна–Хаксли (Haldane, 1922; Huxley, 1928) ахиазматический мейоз свойствен самкам. Исходя из правила Холдейна–Хаксли, можно также предположить, что у скорпионов и тихоходок, не имеющих морфологически дифференцированных половых хромосом, ахиазматические самцы являются гетерогаметным полом. Среди насекомых чешуекрылые и ручейники уникальны еще и тем, что у них ахиазматическим мейозом характеризуются самки всех без исключения видов (Suomalainen, 1966, 1969; Soumalainen *et al.*, 1973; Traut, 1977; Wolf *et al.*, 1992; Marec, Traut, 1993). У богомоловых (Mantodea) ахиазматический мейоз найден по крайней мере в 14 родах, представляющих несколько филогенетических линий, что свидетельствует об его многократном (не менее 8 раз)

(White, 1973) и независимом происхождении в эволюции отряда (Hughes-Schrader, 1943; White, 1965b, 1973, 1975; Gassner, 1969; Welsch, 1973). У других ортоптероидных насекомых (надотряд Orthopteroidea) ахиазматический мейоз обнаружен у двух представителей африканского подсемейства Tericleinae (Orthoptera, Eumastacidae) (White, 1965a, 1973) и у таракана *Periplaneta americana* (Blattoptera) (Sharma *et al.*, 1956, 1959), однако отсутствие хиазм в сперматогенезе *P. americana* было поставлено под сомнение (Lewis, John, 1957; John, Lewis, 1960). Стоит отметить, что среди Orthoptera позже не было описано ни одного вида с ахиазматическим мейозом. Эта группа характеризуется крупными и легкодоступными хромосомами и поэтому является модельной для изучения разных аспектов цитогенетики, в том числе (или прежде всего) мейоза (John, 1976; Viera *et al.*, 2004). Поэтому отсутствие других находок ахиазматического мейоза можно рассматривать как указание на его весьма ограниченный эволюционный успех у прямокрылых насекомых.

В отряде жуков (Coleoptera) ахиазматический мейоз найден в разных филогенетических линиях надсемейства Caraboidea (подотряд Aderphaga) (Serrano, 1981) и у австралийского вида *Distocupes varians* из семейства Cupedidae (подотряд Archostemata) (Galian, Lawrence, 1993). Интересно, что все изученные до настоящего времени представители самого крупного (около 90 % всех видов жуков) и разнообразного подотряда Polyphaga имеют «нормальный» хиазматический мейоз. В небольшом (около 300 видов) отряде Mecoptera (скорпионовые мухи), по крайней мере в 5 родах, в том числе в роде *Panorpa* (Panorpidae), сперматогенез ахиазматический (Ullerich, 1961), в то время как у видов двух других семейств, Bittacidae и Boreidae, хиазматический (White, 1973). У двукрылых насекомых (Diptera) ахиазматический мейоз встречается очень часто. Он обнаружен в нескольких семействах «низших» (подотряд Nematocera) и, по-видимому, является характерным свойством «высших» двукрылых (подотряд Brachicera). Однако и у них в некоторых случаях хиазматический и ахиазматический мейоз встречается в близких родах одного семейства или даже у разных видов одного рода (Suomalainen, 1966), а семейство Phoridae, возможно, целиком ха-

рактеризуется нормальным хиазматическим мейозом (White, 1965a, b). Стоит отметить, что самцы *Drosophila* представляют собой наиболее полно изученный пример ахиазматического мейоза среди эукариот в целом (White, 1973; Gethman, 1988).

У гемиптероидных насекомых (Hemipteroidea, или когорты Paraneoptera) ахиазматический мейоз не найден в относительно примитивных отрядах Psocoptera (сеноеды) и Thysanoptera (трипсы), однако для последнего отряда цитологические данные практически отсутствуют. Отряд Phthiraptera (вши и пухоеды, эктопаразиты птиц и млекопитающих) характеризуется уникальным высокоабберрантным сперматогенезом, и отсутствие хиазм представляет собой лишь одну из его специфических особенностей (Bayreuther, 1955; Scholl, 1955; Tombesi, Papeschi, 1993; Tombesi *et al.*, 1999). Наиболее убедительные цитологические картины ахиазматического мейоза были опубликованы для пухоедов *Bovicola limbata*, *B. caprae* и *Menacanthus stramineus* (Mallophaga) и вшей *Haematopinus suis* (Anoplura) (Tombesi, Papeschi, 1993; Tombesi *et al.*, 1999). В отряде Homoptera ахиазматический мейоз найден у самцов кокцид *Protortonia primitiva* (Schrader, 1931) и *Parlatoria oleae* (Nur, 1965) (Coccinea) и у самцов нескольких видов тлей (Blackman, 1976, 1987), включая самцов *Myzus persicae*, у которых отсутствие кроссинговера было подтверждено также генетическим анализом (Spence, Blackman, 2000; Sloane *et al.*, 2001). У полужесткокрылых насекомых или клопов (Heteroptera) большинство видов и надвидовых групп характеризуются «нормальным» хиазматическим мейозом, однако в некоторых семействах все изученные виды имеют ахиазматический мейоз. В отряде выделяют 7 филогенетических линий в ранге инфраотрядов (Stys, Kerzhner, 1975). Ахиазматический мейоз найден в семействах Saldidae из инфраотряда Leptopodomorpha (Nokkala S., Nokkala C., 1983), Micronectidae из инфраотряда Nepomorpha (Ituarte, Papeschi, 2004; Grozeva *et al.*, 2008), Nabidae, Miridae, Anthocoridae, Microphysidae и Cimicidae из Cimicomorpha (Nokkala S., Nokkala C., 1984, 1986a, b; Kuznetsova, Maryańska-Nadachowska, 2000; Nokkala, Grozeva, 2000; Grozeva, Nokkala, 2002; Kuznetsova *et al.*, 2004, 2007; Poggio *et al.*, 2009).

Приведенные примеры показывают, что у насекомых так же, как и у других групп беспозвоночных животных, ахиазматический мейоз имеет полифилетическое происхождение. Тем не менее ясно, он возник монофилетически у ближайшего предка чешуекрылых и ручейников и у ближайшего предка пухоедов и вшей (см. выше). Ахиазматический мейоз рассматривается как синапоморфия нескольких семейств скорпионов (Schneider *et al.*, 2009a), как аутапоморфия семейства псевдоскорпионов Chthoniidae (Stahlavsky, Kral, 2004) и используется как таксономический маркер для установления родственных связей и выявления монофилетических групп в отряде клопов (Nokkala S., Nokkala C., 1984, 1986a, b; Лухтанов, Кузнецова, 2009). Полагают, что в эволюции живых организмов ахиазматический мейоз возникал 25–30 раз (Burt *et al.*, 1991), однако, по нашему мнению, эта цифра занижена, и количество эволюционных событий, приведших к возникновению ахиазматического мейоза, значительно выше. Только среди насекомых он возникал много раз в подотряде жуков Adephaga (Serrano, 1981), 8 раз у богомоловых (Mantodea) (White, 1973) и несколько раз у клопов (наши неопубл. данные).

Типы ахиазматического мейоза

Как любой признак, возникающий повторно, ахиазматический мейоз не одинаков в разных группах беспозвоночных животных. Известны два основных типа ахиазматического мейоза. Чаще встречается так называемый тип «alignment» (alignment – выравнивание; трудно найти адекватный русский эквивалент этому названию – выровненный?), при котором гомологичные хромосомы объединяются (спариваются) друг с другом плотно по всей длине в ранней профазе и остаются в этом состоянии вплоть до начала анафазы. Этот тип ахиазматического мейоза встречается в разных группах – среди насекомых он описан у Mecoptera (Ullerich, 1961), Orthoptera (White, 1965a, b), Trichoptera (Suomalainen, 1966), Lepidoptera (Suomalainen *et al.*, 1973), Coleoptera (Serrano, 1981) и во всех перечисленных выше семействах Heteroptera, за исключением Miridae и Cimicidae. Для другого, «коллохорного», типа мейоза характерно

объединение гомологичных хромосом в одном участке посредством так называемых коллохор («гипотетических» структур (Cooper, 1964); этот термин используется для обозначения участков спаривания в гетерохроматине X-хромосомы *Drosophila*). Цитологические картины коллохорного мейоза напоминают таковые при хиазматическом мейозе, однако в ахиазматическом мейозе отсутствуют стадии диплотены и диакинеза, а вместо них имеются длительная диффузная стадия и стадия конденсации (condensation stage), после которых сразу наступает стадия первой метафазы. Коллохорный мейоз впервые был описан у *Drosophila melanogaster* (Cooper, 1964) и позже найден у клопов семейств Miridae и Cimicidae (Nokkala S., Nokkala C., 1986a; Grozeva, Nokkala, 2002; Poggio *et al.*, 2009) и у тихоходок *Richtersius coronifer* и *Macrobiotus richtersi* (Altiero, Rebecchi, 2003). Недавно описан еще один вариант ахиазматического мейоза, который рассматривается как промежуточный между двумя основными типами: у самцов клопов *Arachnocoris trinitatus* (сем. Nabidae; тип «alignment») в первой метафазе гомологичные хромосомы связаны друг с другом в нескольких точках (несколькими коллохорами) (Kuznetsova *et al.*, 2007). Природа коллохор до сих пор неизвестна. Возможно, они представляют собой остатки синаптонемного комплекса или какие-то связанные с ним структуры (Gassner, 1969; Welsch, 1973; Rasmussen, 1977). Если это так, то все известные варианты ахиазматического мейоза могут представлять собой этапы последовательного разрушения в мейотической профазе синаптонемного комплекса, закрепившиеся в эволюции разных групп животных. Однако этому противоречит наличие коллохоров у ахиазматических самцов *Drosophila melanogaster*, у которых синаптонемного комплекса нет (Mayer, 1964; см. также Nokkala S., Nokkala C., 1986a).

Эволюционное значение ахиазматического мейоза

Вопрос об эволюционном значении ахиазматического мейоза активно обсуждается в литературе (White, 1973; Serrano, 1981; Nokkala S., Nokkala C., 1983; Altiero, Rebecchi, 2003; Ituarte, Papeschi, 2004; Schneider *et al.*, 2009a). Преобладает мнение, что отсутствие хиазм у одного из

полов имеет адаптивное значение, так как снижает уровень рекомбинационной изменчивости и способствует сохранению коадаптированных генных комплексов (супергенов). Однако этой гипотезе противоречит тот факт, что ахизматический мейоз встречается в группах с самыми разными адаптивными стратегиями.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 08-04-00787-а), программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Генофонды и генетическое разнообразие природных популяций», программы фундаментальных исследований ОБН РАН «Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем» и Болгарского национального научного фонда (проект ДО-02-259/08).

Литература

- Богданов Ю.Ф., Коломиец О.Л. Синаптонемный комплекс – индикатор динамики мейоза и изменчивости хромосом. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. 358 с.
- Лухтанов В.А., Кузнецова В.Г. Молекулярно-генетические и цитогенетические подходы к проблемам видовой диагностики, систематики и филогенетики // Журн. общ. биологии. 2009. Т. 70. № 5. С. 415–437.
- Altiero T., Rebecchi L. First evidence of achiasmatic meiosis in the water bears *Richtersius coronifer* and *Macrobiotus richtersi* (Tardigrada, Microbiotidae) // *Hereditas*. 2003. V. 139. P. 116–120.
- Ar-Rushdi A.H. The cytology of achiasmatic meiosis in the female *Tigriopus* (Copepoda) // *Chromosoma*. 1963. V. 13. P. 526–539.
- Bayreuther K. Holokinetische Chromosomen bei *Haematopinus suis* (Anoplura, Haematopinidae) // *Chromosoma*. 1955. V. 7. P. 260–270.
- Benavente R., Wettstein R. Ultrastructural characterization of the sex chromosomes during spermatogenesis of spiders having holocentric chromosomes and a long diffuse stage // *Chromosoma*. 1980. V. 77. P. 69–81.
- Blackman R. Cytogenetics of two species of *Eucera* (Homoptera, Aphididae) // *Chromosoma*. 1976. V. 56. P. 393–408.
- Blackman R. Reproduction, cytogenetics and development // *Aphids, their biology, natural enemies and control 2A* / Ed. A.K. Minks, P. Harrewijn. Amsterdam: Elsevier, 1987. P. 163–195.
- Burt A., Bell G., Harvey P.H. Sex differences in recombination // *J. Evol. Biol.* 1991. V. 4. P. 259–277.
- Burton R.S., Feldman M.W., Swisher S.G. Linkage relationships among five enzyme-coding gene loci in the copepod *Tigriopus californicus*: a genetic confirmation of achiasmatic meiosis // *Biochem. Genet.* 1981. V. 19. P. 1237–1245.
- Chinnappa C.C., Victor R. Achiasmatic meiosis and complex heterozygosity in female cyclopoid copepods (Copepoda, Crustacea) // *Chromosoma*. 1979. V. 71. P. 227–236.
- Christensen B. Studies on cytotaxonomy and reproduction in the Enchytraeidae with notes on parthenogenesis and polyploidy in the animal kingdom // *Hereditas*. 1961. V. 47. P. 387–450.
- Cooper K.W. Meiotic conjunctive elements not involving chiasmata // *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. 1964. V. 52. P. 1248–1255.
- Debus B. «Nodules» in the achiasmatic meiosis of *Bithynia* (Mollusca, Prosobranchia) // *Chromosoma*. 1978. V. 69. P. 81–92.
- Galian J., Lawrence J.F. First karyotypic data on a cupped beetle (Coleoptera: Archostemata) showing achiasmatic meiosis // *Entomol. News*. 1993. V. 104. P. 83–87.
- Gassner G. Synaptonemal complex in the achiasmatic spermatogenesis of *Bolbe nigra* Giglio-Tos (Mantodea) // *Chromosoma*. 1969. V. 26. P. 22–34.
- Gethman R.C. Crossing over in males of higher Diptera (Brachycera) // *J. Hered.* 1988. V. 79. P. 344–350.
- Giribet G., Carranza S., Bagui J. *et al.* First molecular evidence for the existence of a Tardigrada + Arthropoda Clade // *Mol. Biol. Evol.* 1996. V. 13. № 1. P. 76–84.
- Grell K.G. Untersuchungen über die Fortpflanzung und Sexualität der Foraminiferen. II. *Rubratella intermedia* // *Arch. Protistenk.* 1958. V. 102. P. 291–308.
- Grozeva S., Nokkala S. Achiasmatic male meiosis in *Cimex* sp. (Heteroptera, Cimicidae) // *Caryologia*. 2002. V. 55. N 3. P. 189–192.
- Grozeva S., Simov N., Nokkala S. Achiasmatic male meiosis in three *Micronecta* species (Heteroptera: Nepomorpha: Micronectidae) // *Comp. Cytogenet.* 2008. V. 2. № 1. P. 73–78.
- Haldane J.B.S. Sex ratio and unisexual sterility in hybrid animals // *J. Genet.* 1922. V. 12. P. 101–109.
- Halkka O. Recombination in six homopterous families // *Evolution*. 1964. V. 18. P. 81–88.
- Hughes-Schrader S. Meiosis without chiasmata in diploid and tetraploid spermatocytes of the mantid *Callimantis antillarum* Saussure // *J. Morph.* 1943. V. 73. P. 111–141.
- Huxley J. Sexual difference of linkage in *Gammarus chevreuxi* // *J. Genet.* 1928. V. 20. P. 145–156.
- Ito M., Takegami M.H., Noda S. Achiasmatic meiosis

- in the *Fritillaria japonica* group. II. Formation of synaptonemal complexes in microsporocytes // Jap. J. Genet. 1983. V. 58. P. 377–381.
- Ituarte S., Papeschi A.G. Achiasmatic male meiosis in *Tenagobia (Fuscagobia) fuscata* (Stål) (Heteroptera, Corixoidea, Micronelectidae) // Genetica. 2004. V. 122. P. 199–206.
- John B. Myth and mechanisms of meiosis // Chromosoma. 1976. V. 54. P. 295–325.
- John B. Meiosis. Melbourn: Cambridge University Press, 1990. 396 p.
- John B., Lewis K.R. Chromosome structure in *Periplaneta americana* // Heredity. 1960. V. 15. P. 47–54.
- Jones G.H. Chiasmata // Meiosis / Ed. P.B. Moens. Orlando: Academic Press, 1987. P. 213–244.
- Keyl H.-S. Beobachtungen über die ♂-Meiose der Muschel *Sphserium corneum* // Chromosoma. 1956. V. 8. P. 12–17.
- Keyl H.-S. Zur Karyologie der Hydrachnellen (Acarina) // Chromosoma. 1957. V. 8. P. 719–729.
- Kral H., Musilova J., Stahlavsky F. *et al.* Evolution of the karyotype and sex chromosomes systems in basal clades of araneomorph spiders (Araneae: Araneomorphae) // Chromosome Res. 2006. V. 14. P. 859–880.
- Kuznetsova V.G., Grozeva S., Nokkala S. New cytogenetic data on Nabidae (Heteroptera: Cimicomorpha), with a discussion of karyotype variation and meiotic patterns, and their taxonomic significance // Eur. J. Entomol. 2004. V. 101. P. 205–210.
- Kuznetsova V.G., Grozeva S., Sewlal J.N., Nokkala S. Cytogenetic characterization of the endemic of Trinidad, *Arachnocoris trinitatus* Bergroth: the first data for the tribe Arachnocorini (Heteroptera: Cimicomorpha: Nabidae) // Folia Biol. (Krakow). 2007. V. 55. № 1/2. P. 17–26.
- Kuznetsova V.G., Maryańska-Nadachowska A. Autosomal polyploidy and male meiotic pattern in the bug family Nabidae (Heteroptera) // J. Zool. Syst. Evol. Res. 2000. V. 38. P. 87–94.
- Le Calvez J. Recherches sur les Foraminifères. II. Place de la méiose et sexualité // Arch. Zool. Exptl. Genet. 1950. V. 87. P. 211–244.
- Lenormand T. The evolution of sex dimorphism in recombination // Genetics. 2003. V. 163. P. 811–822.
- Lewis K.R., John B. Bivalent structure in *Periplaneta americana* // Nature. 1957. V. 179. P. 973.
- Marec F., Traut W. Synaptonemal complexes in female and male meiotic prophase of *Ephestia kuehniella* (Lepidoptera) // Heredity. 1993. V. 71. P. 394–404.
- Mayer G.F. A possible correlation between the submicroscope structure of meiotic chromosomes and crossing-over // III. Reg. Conf. on Electron Microscopy in Prague. 1964. P. 461–462.
- Noda S. Achiasmatic meiosis in the *Fritillaria japonica* group. I. Different modes of bivalent formation in the two sex mother cells // Heredity. 1975. V. 34. P. 373–380.
- Nokkala S., Kuznetsova V.G., Maryanska-Nadachowska A., Nokkala C. Holocentric chromosomes in meiosis. I. Restriction of the number of chiasmata in bivalents // Chromosome Res. 2004. V. 12. P. 733–739.
- Nokkala S., Nokkala C. Achiasmatic male meiosis in two species of *Saldula* (Saldidae, Hemiptera) // Hereditas. 1983. V. 99. P. 131–134.
- Nokkala S., Nokkala C. Achiasmatic male meiosis in the Heteropteran genus *Nabis* (Nabidae, Hemiptera) // Hereditas. 1984. V. 101. P. 31–35.
- Nokkala S., Nokkala C. Achiasmatic male meiosis of collochore type in the heteropteran family Miridae // Hereditas. 1986a. V. 105. P. 193–197.
- Nokkala S., Nokkala C. Achiasmatic male meiosis in *Anthocoris nemorum* (L.) (Anthocoridae, Hemiptera) // Hereditas. 1986b. V. 105. P. 287–289.
- Nokkala S., Grozeva S. Male meiosis of achiasmatic type in *Myrmedobia coleoprata* (Fn.) (Heteroptera, Microphysidae) // Caryologia. 2000. V. 53. № 1. P. 5–8.
- Nur U. A modified Comstockiella chromosome system in the olive scale insect *Parlatoria oleae* (Coccoidea: Diaspididae) // Chromosoma. 1965. V. 17. P. 104–120.
- Oakley H.A. Meiosis in *Mesostoma ehrenbergii ehrenbergii* (Turbellaria, Rhabdocoela). II. Synaptonemal complexes, chromosome pairing and disjunction in achiasmatic oogenesis // Chromosoma. 1982. V. 87. P. 133–147.
- Oakley H.A. Meiosis in *Mesostoma ehrenbergii ehrenbergii* (Turbellaria, Rhabdocoela) 3: Univalent chromosome segregation during the first meiotic division in spermatocytes // Chromosoma. 1985. V. 91. P. 95–100.
- Oakley H.A., Jones G.H. Meiosis in *Mesostoma ehrenbergii* (Turbellaria, Rhabdocoela). I. Chromosome pairing, synaptonemal complexes and chiasma localization in spermatogenesis // Chromosoma. 1982. V. 85. P. 311–322.
- Oliver J.H. Cytogenetics of mites and ticks // Annu. Rev. Entomol. 1977. V. 22. P. 407–429.
- Poggio M.G., Bressa M.J., Papeschi A.G. *et al.* Insects found in birds' nests from Argentina: cytogenetic studies in Cimicidae (Hemiptera) and its taxonomical and phylogenetic implications // Zootaxa. 2009. № 2315. P. 39–46.
- Rasmussen S.W. The meiotic prophase in *Bombyx mori* females analyzed by three-dimensional reconstruction of synaptonemal complexes // Chromosoma. 1976. V. 54. P. 245–293.
- Rasmussen S.W. Meiosis in *Bombyx mori* females // Philos. Trans. Roy Soc. Lond. B Biol. Sci. 1977. V. 277. P. 343–350.
- Rego A., Marec F. Telomeric and interstitial telomeric sequences in holokinetic chromosomes of Lepidop-

- tera: Telomeric DNA mediates association between postpachytene bivalents in achiasmatic meiosis of females // *Chromosome Res.* 2003. V. 11. P. 681–694.
- Rodriguez Gil S.G., Mola L.M., Papeschi A.G., Scioscia C.L. Cytogenetic heterogeneity in common haplogyne spiders from Argentina (Arachnida, Araneae) // *J. Arachnology.* 2002. V. 30. P. 47–56.
- Sanso A.M., Wulff A.F. Meiotic irregularities in *Alstroemeria andina* var. *venustula* (Alstroemeriaceae) // *Bot. Studies.* 2007. V. 48. P. 311–317.
- Schneider M.C., Zacaro A.A., Pinto-da-Rocha R. *et al.* Complex meiotic configuration of the holocentric chromosomes: the intriguing case of the scorpion *Tityus bahiensis* // *Chromosome Res.* 2009a. V. 17. № 7. P. 883–898.
- Schneider M.C., Zacaro A.A., Pinto-da-Rocha R. *et al.* A comparative cytogenetic analysis of 2 Bothriuridae species and overview of the chromosome data of scorpions // *J. Hered.* 2009b. V. 100. № 5. P. 545–555.
- Scholl H. Ein Beitrag zur Kenntnis der Spermatogenese der Mallophagen // *Chromosoma.* 1955. V. 7. P. 271–274.
- Schrader F. The chromosomes cycle in *Protortonia primitiva* (Coccidae) and a consideration of the meiotic division apparatus in the male // *Z. Wiss. Zool.* 1931. V. 138. P. 386–408.
- Serrano J. Male achiasmatic meiosis in Caraboidea (Coleoptera, Adephaga) // *Genetica.* 1981. V. 57. P. 131–137.
- Shanahan C.M. Cytogenetics of Australian scorpions. I. Interchange polymorphism in the family Buthidae // *Genome.* 1989a. V. 32. P. 882–889.
- Shanahan C.M. Cytogenetics of Australian scorpions. II. Chromosome polymorphism in species of *Urodacus* (family Scorpionidae) // *Genome.* 1989b. V. 32. P. 890–900.
- Sharma G.P., Parshad R., Sehgal P. Meiosis without chiasmata in *Periplaneta americana* // *Nature.* 1956. V. 178. P. 1004–1005.
- Sharma G.P., Parshad R., Sehgal P. Cytological analysis of the male meiosis in *Periplaneta americana* // *J. Genet.* 1959. V. 56. P. 1–7.
- Sloane M.A., Sunnucks P., Wilson A.C.C. Microsatellite isolation, linkage group identification and determination of recombination frequency in the peach-potato aphid, *Myzus persicae* (Sulzer) (Hemiptera: Aphididae) // *Genet. Res. Camb.* 2001. V. 77. P. 251–260.
- Spence J.M., Blackman R.L. Inheritance and meiotic behaviour of a *de novo* chromosome fusion in the aphid *Myzus persicae* (Sulzer) // *Chromosoma.* 2000. V. 109. P. 490–499.
- Stahlavsky F., Kral H. Karyotype analysis and achiasmatic meiosis in pseudoscorpions of the family Chthoniidae (Arachnida: Pseudoscorpiones) // *Hereditas.* 2004. V. 140. P. 49–60.
- Stys P., Kerzhner I. The rank and nomenclature of higher taxa in recent Heteroptera // *Acta Entomol. Bohem.* 1975. V. 72. P. 65–79.
- Suomalainen E. Achiasmatische Oogenese bei Trichopteren // *Chromosoma.* 1966. V. 18. P. 201–207.
- Suomalainen E. On the sex chromosome trivalent in some Lepidoptera females // *Chromosoma.* 1969. V. 28. P. 298–308.
- Suomalainen E., Cook M.L., Turner R.G.J. Achiasmatic oogenesis in Heliconiinae butterflies // *Hereditas.* 1973. V. 74. P. 302–304.
- Tombesi M.L., Papeschi A.G. Meiosis in *Haematopinus suis* and *Menacanthus stramineus* (Phthiraptera, Insecta) // *Hereditas.* 1993. V. 119. P. 31–38.
- Tombesi M.L., Papeschi A.G., Mola A.M. Spermatogenesis in *Bovicola limbata* Gervais, 1844 and *B. caprae* Gurlt, 1843 (Phthiraptera, Ischnocera) // *Cytologia.* 1999. V. 64. P. 25–27.
- Traut W. A study of recombination, formation of chiasmata and synaptonemal complexes in female and male meiosis of *Ephestia kuehniella* (Lepidoptera) // *Genetica.* 1977. V. 47. P. 135–142.
- Ullerich F.H. Achiasmatische Spermatogenese bei der Scorpionsfliege *Panorpa* (Mecoptera) // *Chromosoma.* 1961. V. 12. P. 215–232.
- Viera A., Santos J.L., Page J. *et al.* DNA double-strand breaks, recombination and synapsis: the timing of meiosis differs in grasshoppers and flies // *EMBO Rep.* 2004. V. 5. № 4. P. 385–391.
- Welsch B. Synaptonemal complex and Chromosomenstruktur in der achiasmatischen Spermatogenese von *Panorpa communis* // *Chromosoma.* 1973. V. 43. P. 19–74.
- White M.J.D. Chiasmatic and achiasmatic meiosis in African Eumastacid grasshoppers // *Chromosoma.* 1965a. V. 16. P. 271–307.
- White M.J.D. Sex chromosomes and meiotic mechanisms in some African and Australian mantids // *Chromosoma.* 1965b. V. 16. P. 521–547.
- White M.J.D. *Animal Cytogenetics and Evolution.* Cambridge Univ. Press, 1973. 961 p.
- White M.J.D. Chromosomal repatterning – regularities and restrictions // *Genetics.* 1975. V. 79. P. 63–72.
- Wolf K.W., Novak K., Marec F. Chromosome structure in spermatogenesis of *Anabolia furcata* (Trichoptera) // *Genome.* 1992. V. 35. № 1. P. 46–52.

ACHIASMATIC MEIOSIS: A REVIEW

V.G. Kuznetsova¹, S. Grozeva²

¹ Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia,

e-mail: karyo@zin.ru;

² Institute of Zoology of Bulgarian Academy of Sciences, Sofia, Bulgaria,

e-mail: sgrozeva@yahoo.com

Summary

Literature data on achiasmatic meiosis are reviewed. Protozoan, plant, and invertebrate taxa in which meiosis has been found are listed. Independent and repeated origin of achiasmatic meiosis in the evolution of living organisms is shown. However in some groups this pattern is a good taxonomic marker allowing us to establish relationships and recognize monophyletic groups. Association of achiasmatic meiosis with heterogametic sex, presence of the synaptonemal complex in the majority of cases and its role as a structure providing for correct segregation of homologous chromosomes in the meiotic anaphase in the absence of chiasmata and crossing over, diversity of types of achiasmatic meiosis, and its evolutionary significance are discussed.

Key words: meiosis, heterogametic sex, chiasmata, synaptonemal complex, collochores, Protozoa, plants, invertebrates.