

# Особенности организации мейотических хромосом

Ю.Ф. Богданов

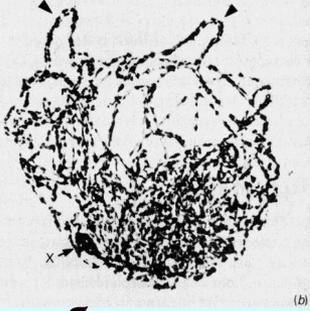
Институт общей генетики им Н.И. Вавилова  
РАН, Москва

e-mail: [yubogdanov@vigg.ru](mailto:yubogdanov@vigg.ru)

# Мейоз у кузнечика

## *Chorthippus parallelus*

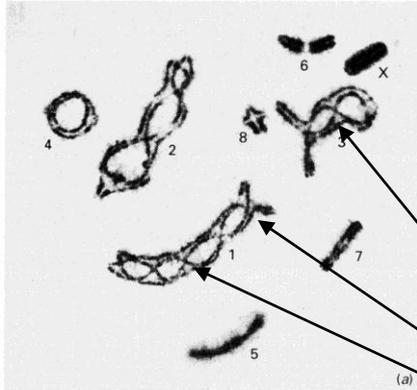
Лептотена (a)



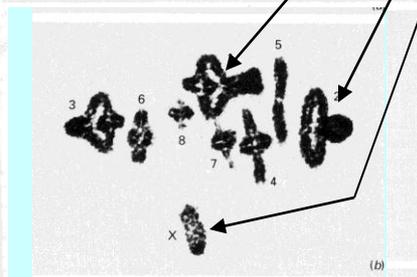
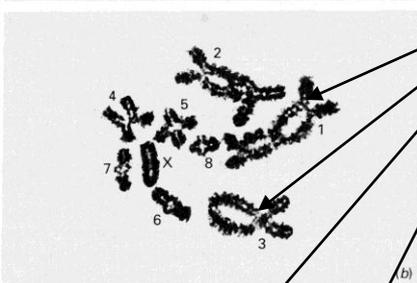
«букет»  
Зиготена (b)



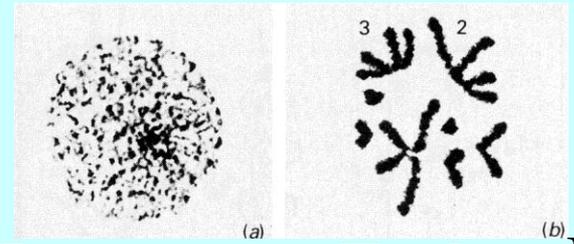
Пахитена  
(полный  
синапсис)



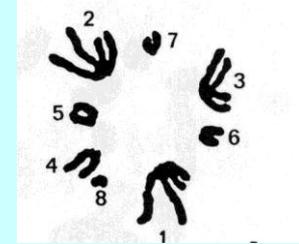
Диплотена



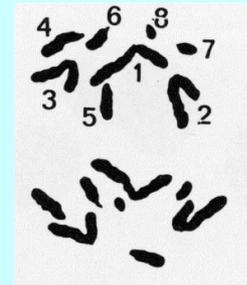
### ХИАЗМЫ



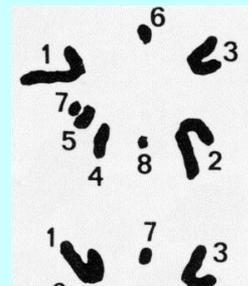
Интеркитнез Профаза II



М II



А II



Т II

М I

А I

Т I

Цель моего доклада – рассказать об особенностях организации хромосом

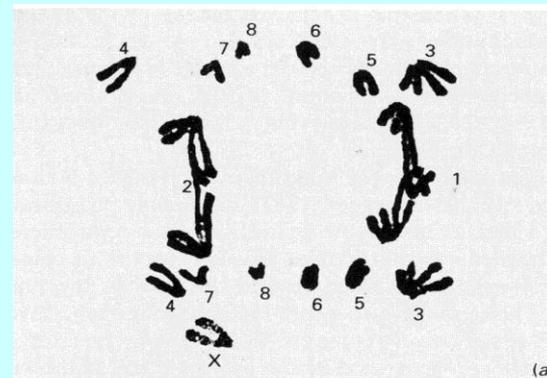
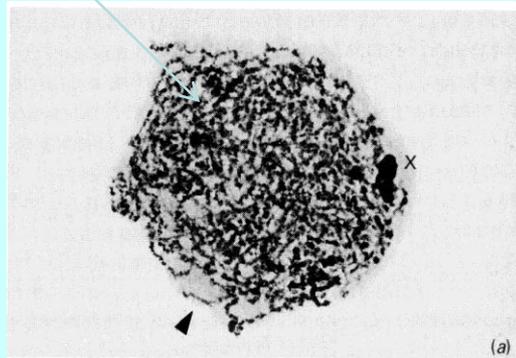
на первых

и

последних

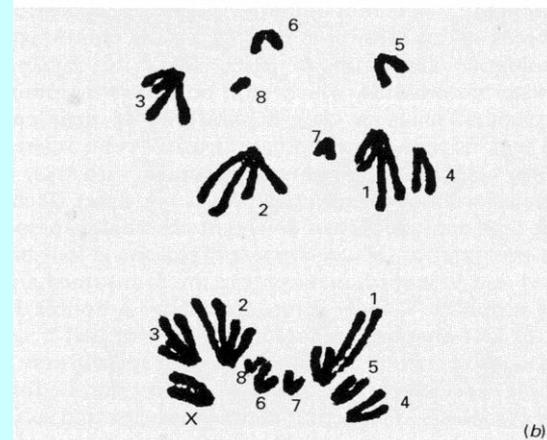
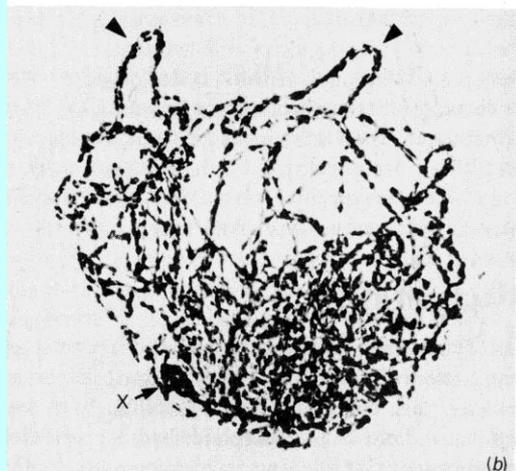
стадиях первого деления мейоза (мейоза I)

LEPTOTENE



AI

ZYGOTENE



TI

## **ЧАСТЬ 1**

**Почему на стадии лептотены хромосомы очень тонкие, но видны в микроскопе?**

**Почему в ранней профазе I мейоза хромосомы длиннее, чем в профазе митоза?**

**Для ответов на эти вопросы надо рассказать о белках когезинах и их роли в структуре хромосом**

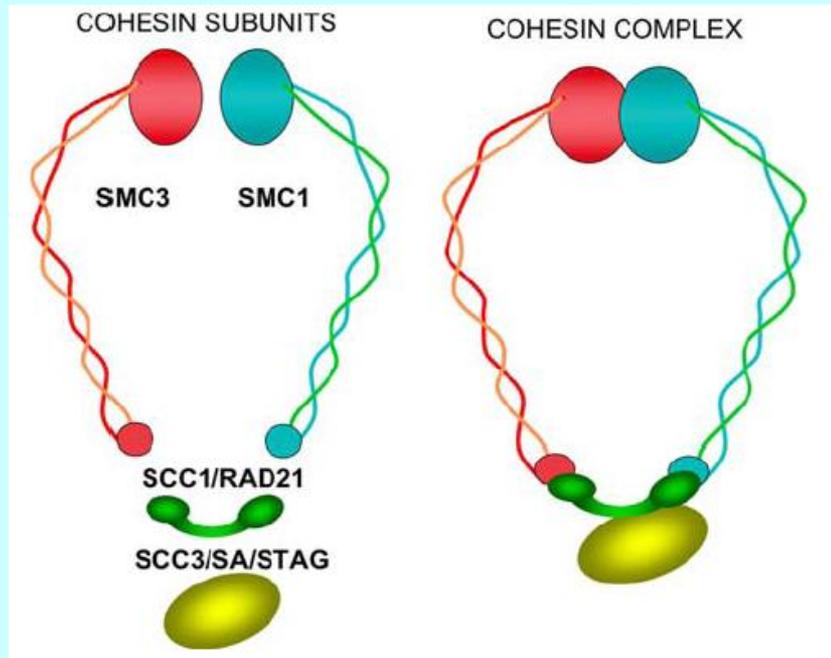
Средняя длина хромосом в **мейозе I** и митозе – разный диапазон изменения их длины ( и конденсации) в профазе и метафазе (по Sax & Sax, 1935).

**Average chromosome length**

<i>Lilium regale</i>	Prophase	Metaphase
Mitosis	35 μ	22 μ
<b>MEIOSIS I</b>	<b>83 μ</b>	<b>12 μ</b>

П профазе I хромосомы очень длинные. **Причина** – появились ультраструктурные **хромосомные оси (axial elements, axial. cores)** .

# КОГЕЗИНОВЫЙ КОМПЛЕКС



Barbero, 2009

Нуклеосомные нити ДНК проходят через когезиновое кольцо

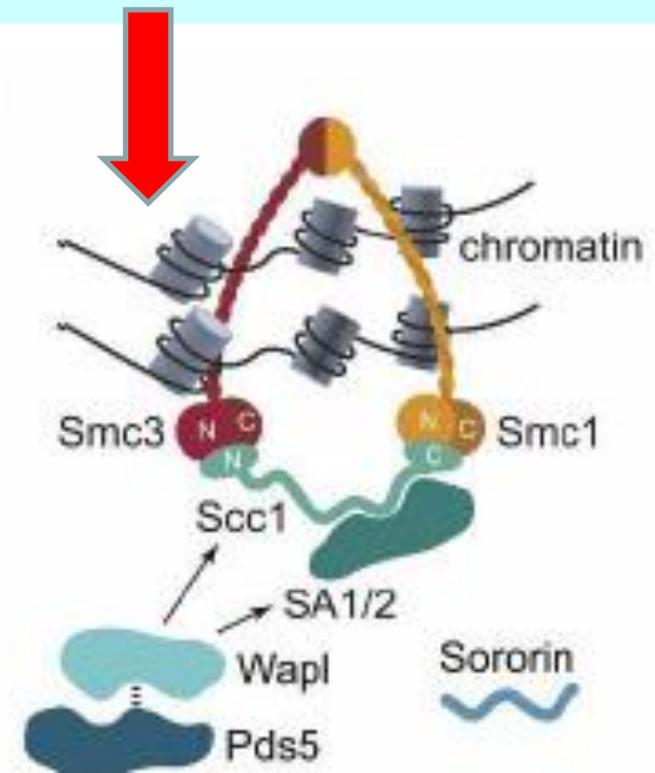
Материалом для построения белковых осей служат белки когезинового комплекса ..

Когезиновый комплекс – это кольцо из двух  $\alpha$ -спиралей , соединённых верхним «шарниром» и нижним «замком».

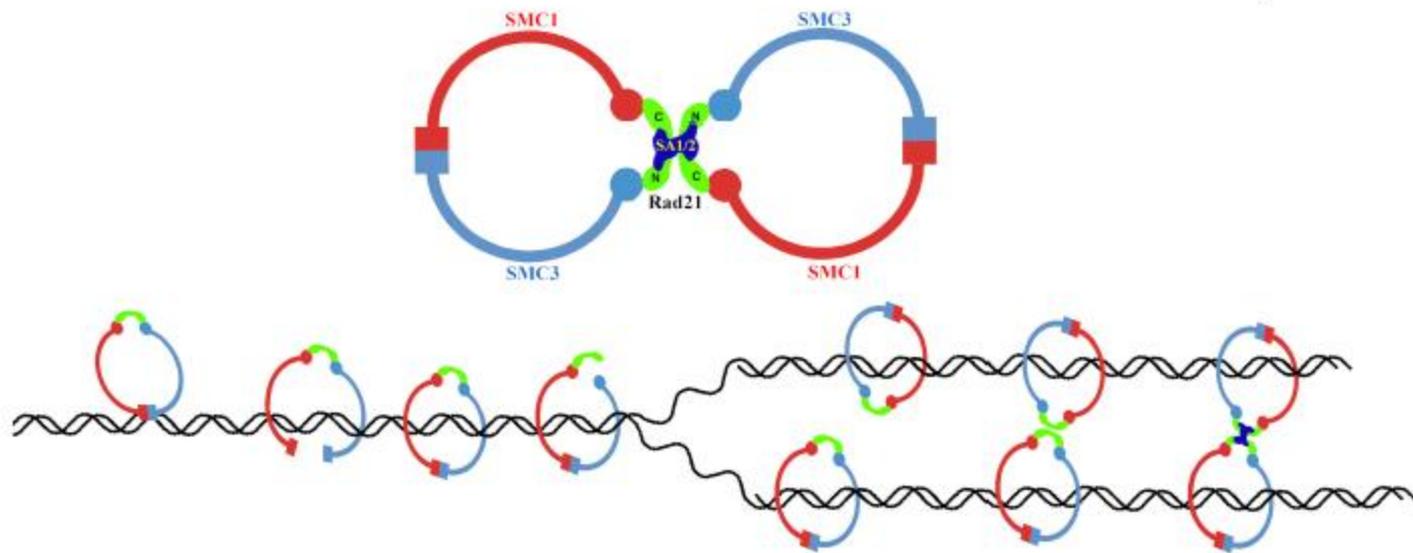
Всего – от 4 до 7 белков

Peters, 2010

A

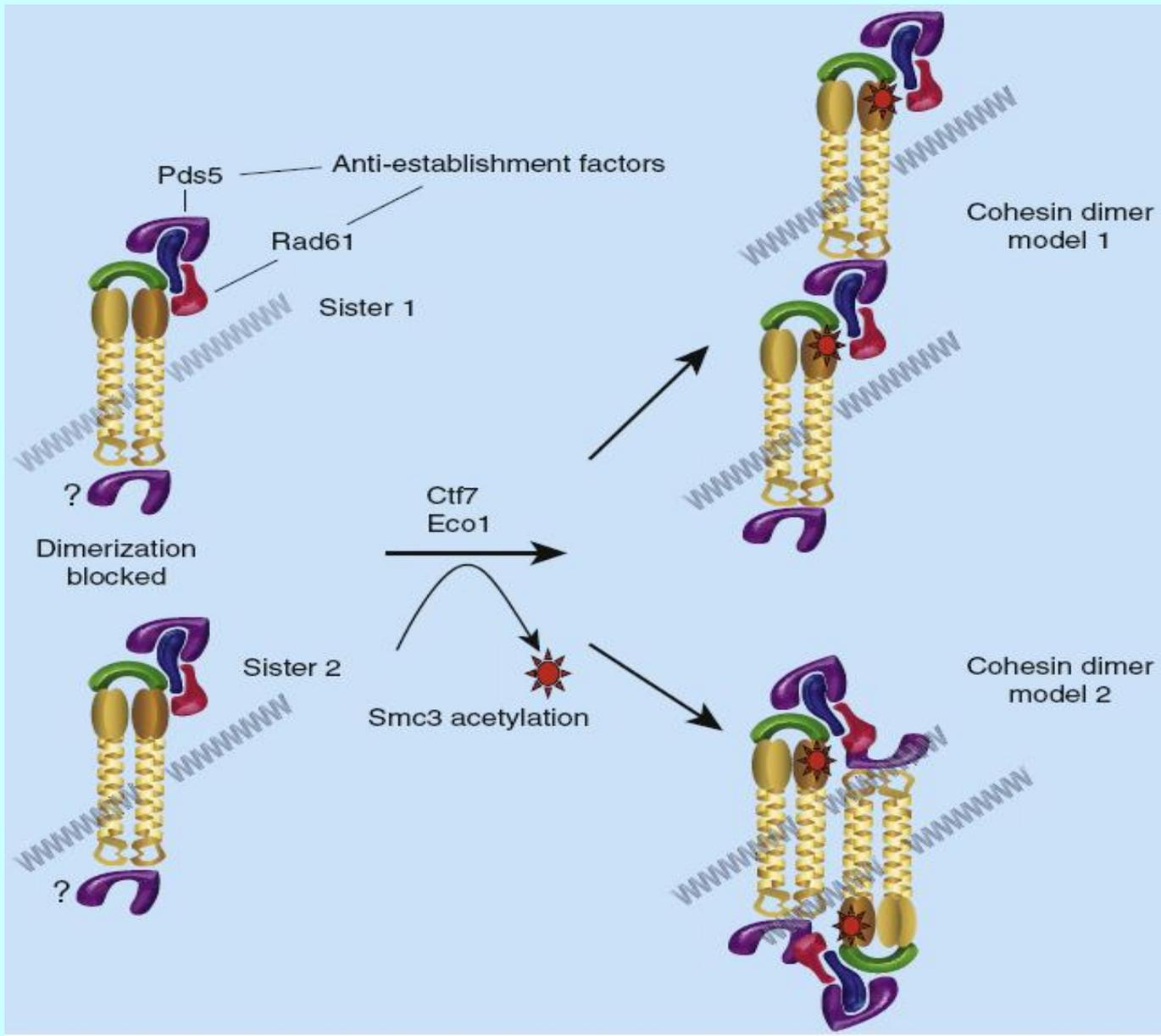


# Когезины соединяют сестринские хроматиды

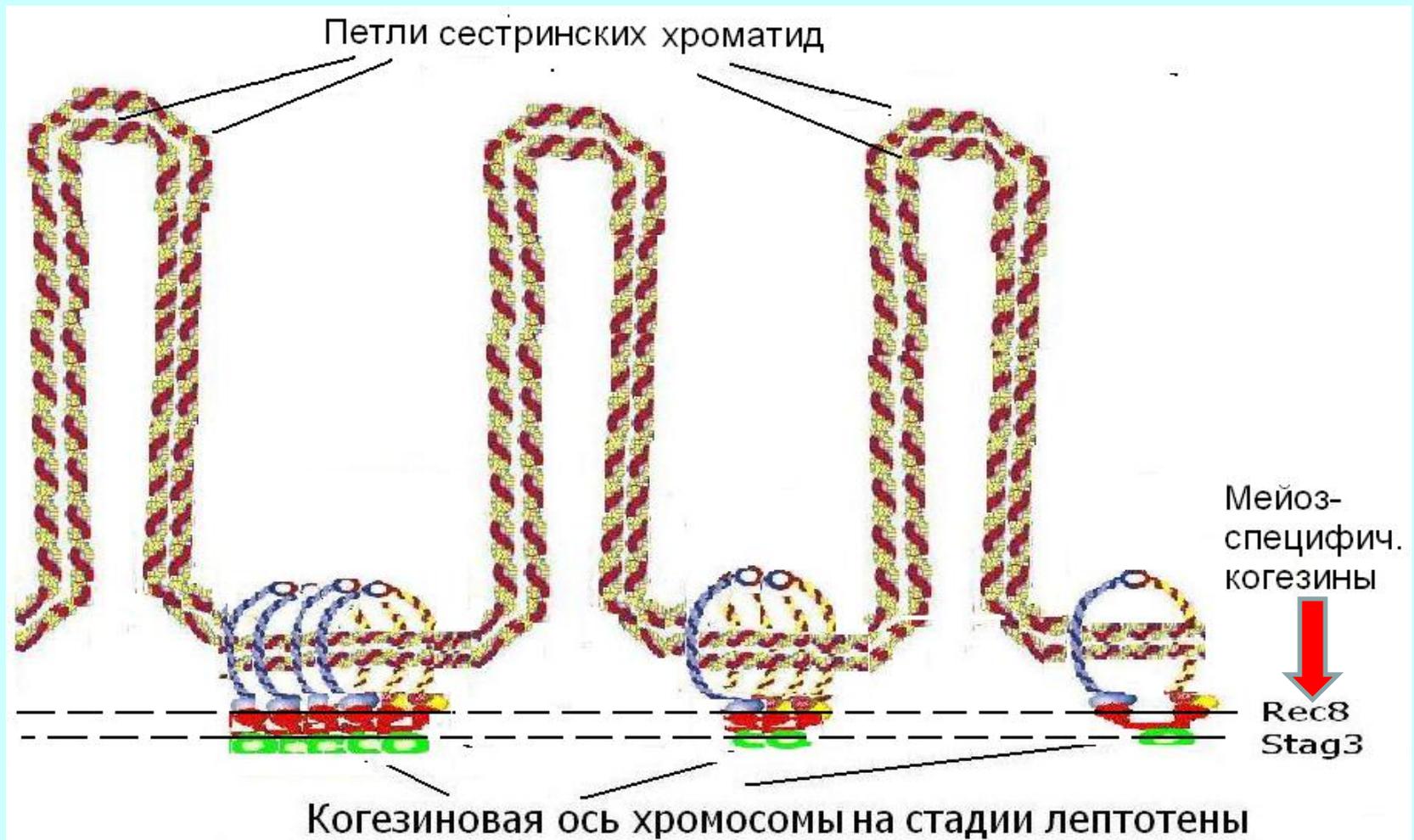


**После репликации ДНК когезиновые кольца соединяют сестринские молекулы (сестринские хроматиды).**

# МОДЕЛИ АССОЦИАЦИИ КОГЕЗИНОВ



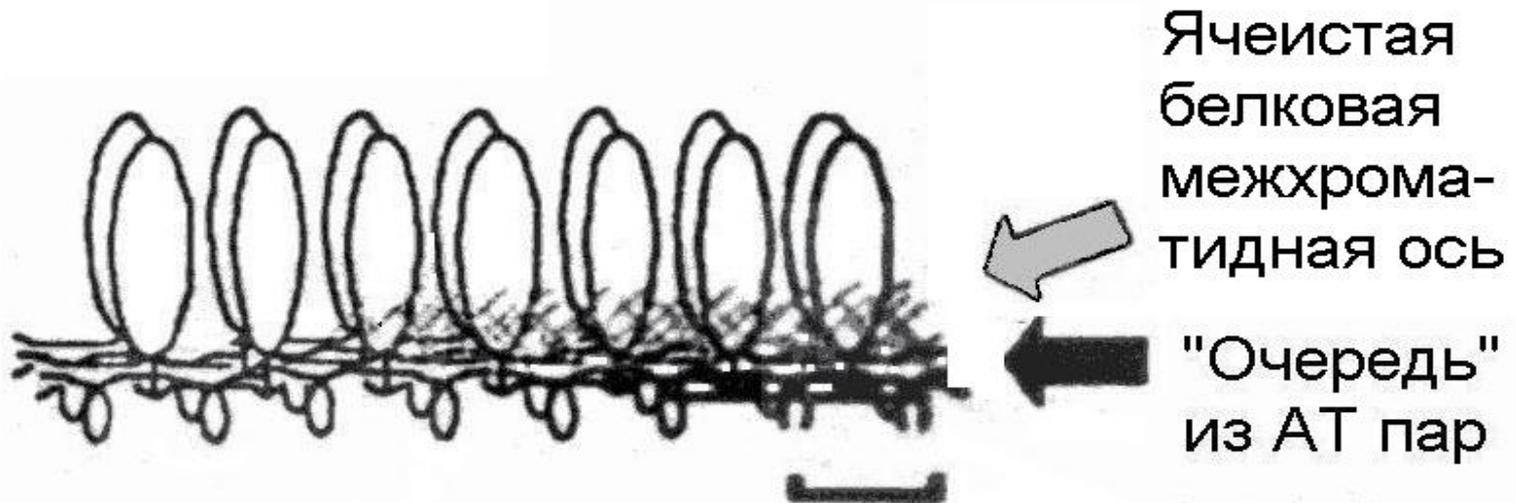
Skibbens  
2010



**Хромосомные оси в профазе I мейоз формируются на основе когезиновых колец. К ним добавляются новые мейоз-специфичные когезины. Появляются новые (дополнительные ?) кольца.**

# Модель организации петель хроматина в профазе I мейоза.

Формирование межхроматидной белковой оси  
( по Kleckner, 2006)

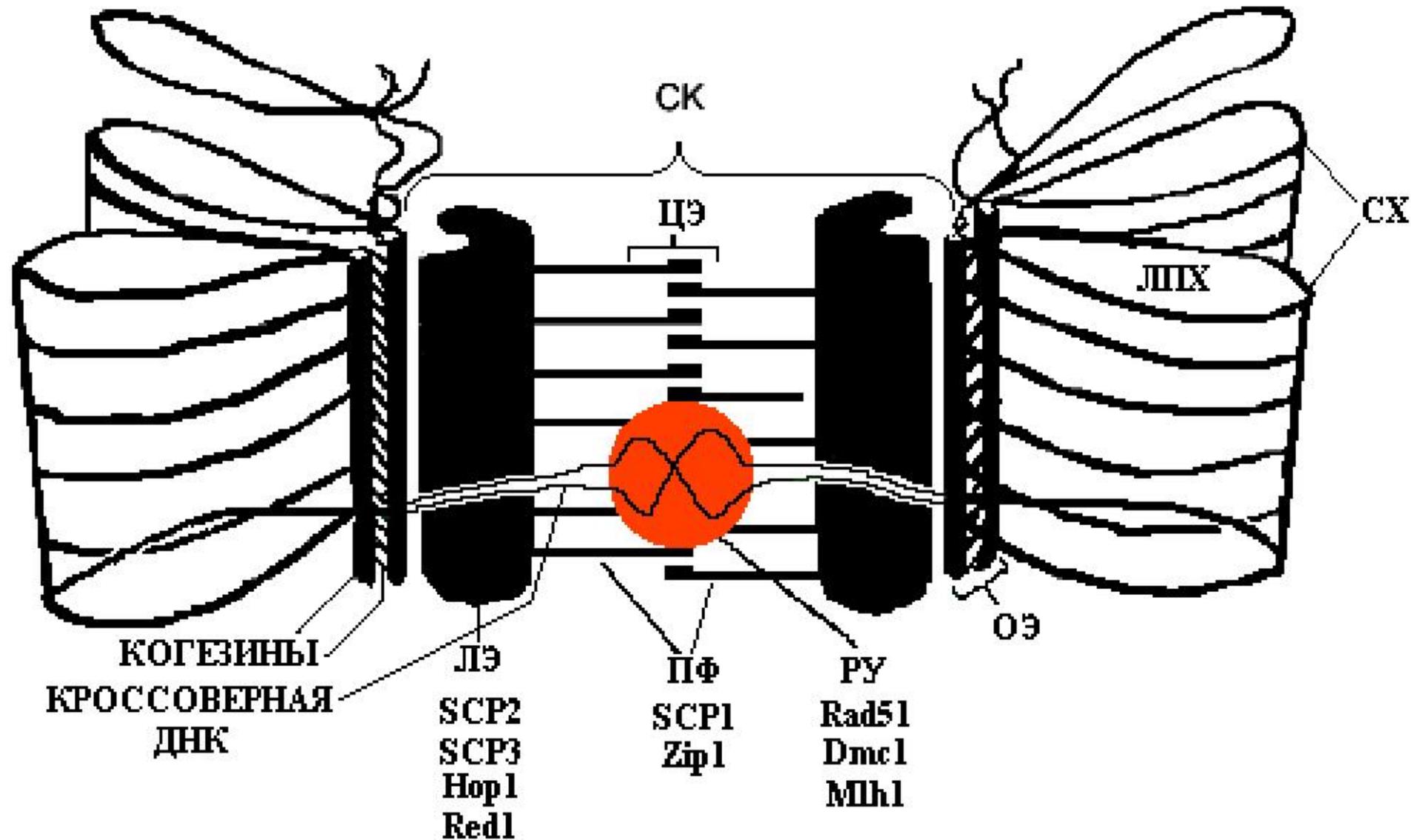


Появление новых когезинов:  $Rec8$ ,  $Rec8 + SMC1\beta + STAG3$



**Утолщение когезиновой оси хромосомы по мере прибавления белков при переходе из интерфазы в профазу I мейоза. Рекрутируются белки латеральных элементов синаптонемных комплексов**

# Структура синаптонемного комплекса



## Мейоз- специфические когезины удлиняют хромосому

Длина хромосом в профазе I мейоза зависит от присутствия когезинов, специфичных для мейоза.

Это выявляется и при нокауте гена *smc1 $\beta$*  у мыши: Хромосомы, лишённые белка SMC1 $\beta$ , становятся в два раза короче, чем в «диком» типе.

Это служит доказательством растягивания профазных мейотических хромосом **за счёт добавления к ним новых колец, содержащих мейотический когезин SMC1 $\beta$**

Мутация *afd1*, не позволяющая клеткам проходить **профазу I** мейоза у *Zea mays*, оказалась мутацией гена, кодирующего **мейоз-специфичный когезин Rec8**

Установлено, что открытый Голубовской в 1975 г. ген *Afd1* (*absence of first division*) кукурузы – это и есть ген *Rec8* (Golubovskaya, Hamant, et al., 2006. *J. Cell Sci.* 119: 3306-3315)

**Сильный мутантный аллель гена *Afd1* превращает первое деление мейоза в митоз, так как он предотвращает элонгацию когезиновой оси лептотенных хромосом и не даёт клеткам вступить в стадию зиготены (хотя этот ген действует после инициации экспрессии генов, кодирующих мажорные белки латеральных элементов *Asy1* и *Hop1*).**

## **ИТОГ ЧАСТИ I**

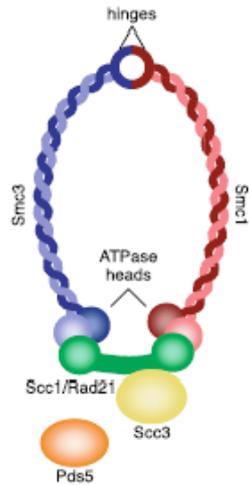
**Итак, в профазе I мейоза хромосомы длиннее, чем в профазе митоза, из-за появления белковой оси, которая, кстати, видна на ультратонких срезах хромосом (not shown here).**

**Биологическая роль, функция chromosome axial core**

**Максимальная линейаризация хромосом в профазе I  
– выгодна для их синапсиса и рекомбинации**

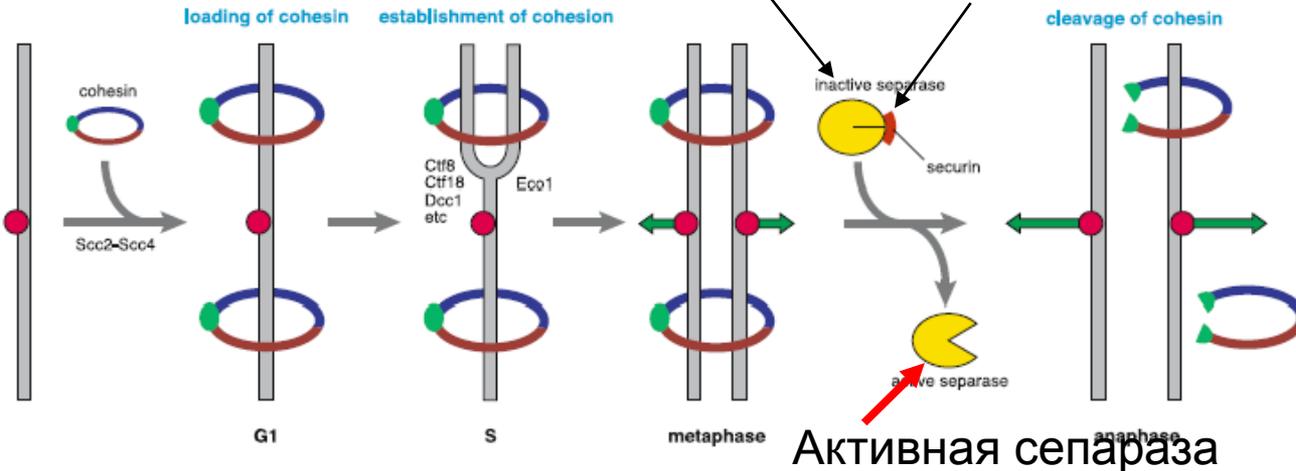
## **Часть 2**

**Почему сестринские хроматиды не расходятся  
в анафазе I ?**

**A**

В цикле митоза когезины удерживают реплицированные молекулы ДНК (сестринские хроматиды) до тех пор пока в метафазе митоза фермент сепараза не разрежет когезиновые кольца

Неактивная сепараза  
Секурин

**B**

Активная сепараза

**Fig. 2** Sister chromatid cohesion is mediated by cohesin. **A** Schematic model of cohesin complex. ATPase head domains of Smc1–Smc3 dimer are bound by different ends of the Scc1/Rad21 kleisin subunit, thereby forming a large proteinaceous ring. **B** The regula-

# Открытие белка SGO1 - регулятора сегрегации гомологов в мейозе I

T.S.Kitajima et al. (2004) Nature 427: 495-497

**В мейотических хромосомах дрожжей обнаружен белок SGO1. SGO1 плотно ассоциирован с мейоз-специфичным когезином Rec8 в центромере.**

**Дефосфорилированная форма SGO1 сохраняется в районе центромеры во время метафазы и анафазы 1-го деления мейоза и не позволяет гидролитическим ферментам разрушать Rec8.**

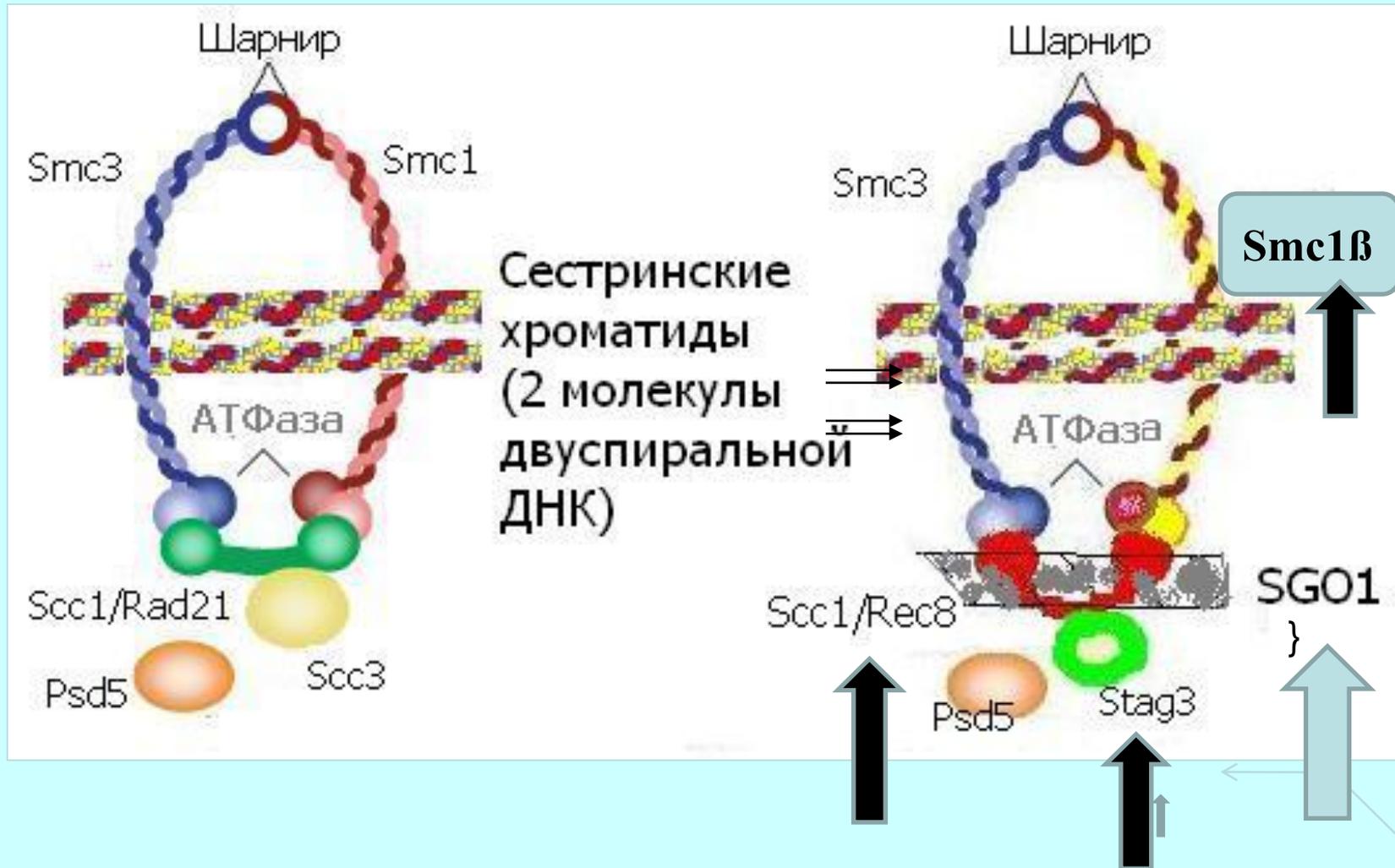
**Поэтому центромеры сестринских хроматид не могут разъединиться в анафазе I.**

**SGO1 – это аббревиатура белка Shugoshin (от японск. **Shugosi** – «дух защитника»).**

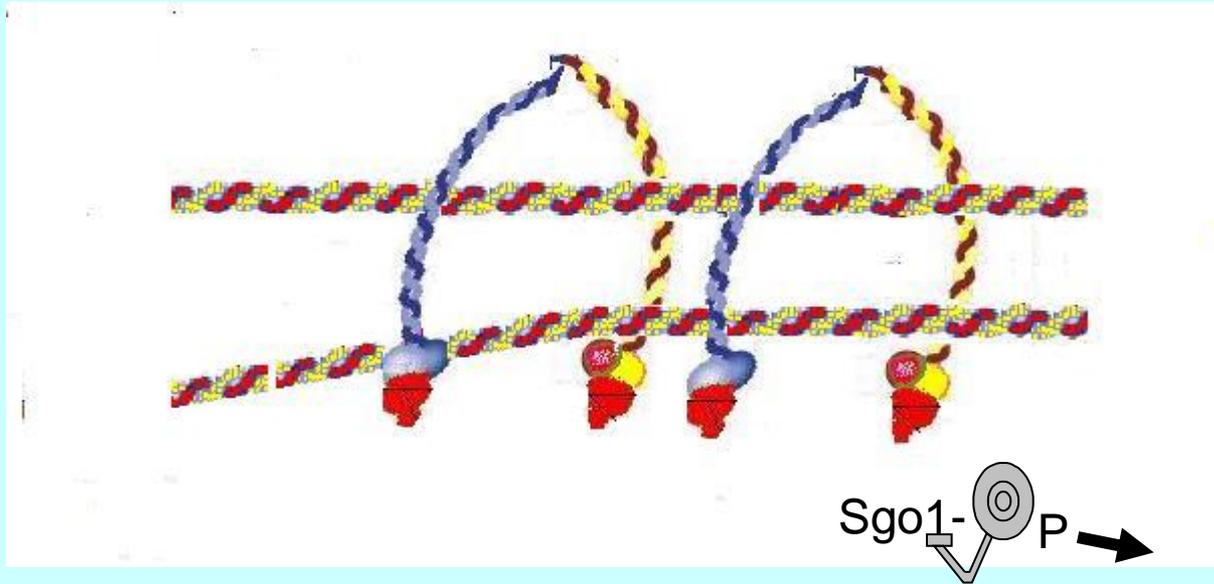
***Шугошин обнаружен у дрожжей, человека. Он обнаружен у кукурузы (O.Hamant, I.N. Golubovskaya, et al. 2005, Curr. Biol. 15: 948-954). Эта работа выполнена с участием И.Н. Голубовской У Drosophila роль шугошина выполняет белок MeiS332.***

***Другие белки, ассоциированные с центромерой в метафазе I придают центромерным районам монополярность.***

# Защита когезина Rec8 белком Sgo1 в области центромеры в метафазе I мейоза



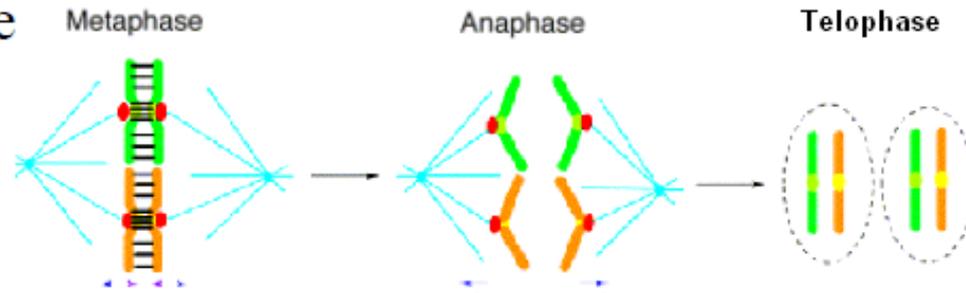
II



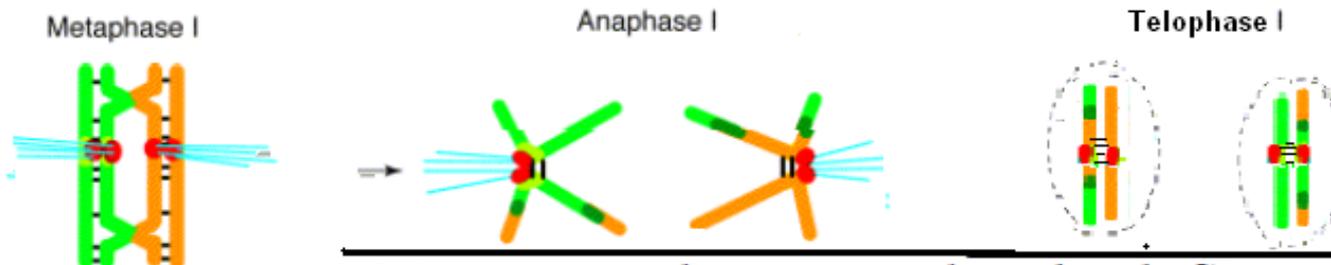
После завершения 1-го деления мейоза SGO1 фосфорилируется и гидролизуется. Rec8 теряет защиту. Поэтому когезинги подвергаются гидролизу и сестринские хроматиды получают возможность разойтись в анафазе II как в обычном митозе .

.

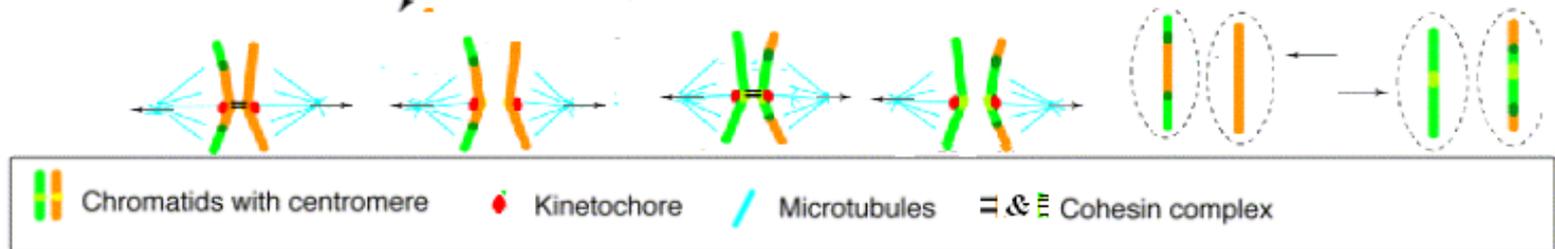
Mitosis: cohesin complex is dissolved at meta-to anaphase:  
Sisters separate



Meiosis I: the cohesion between sisters at centromeres remains,  
homologues segregate



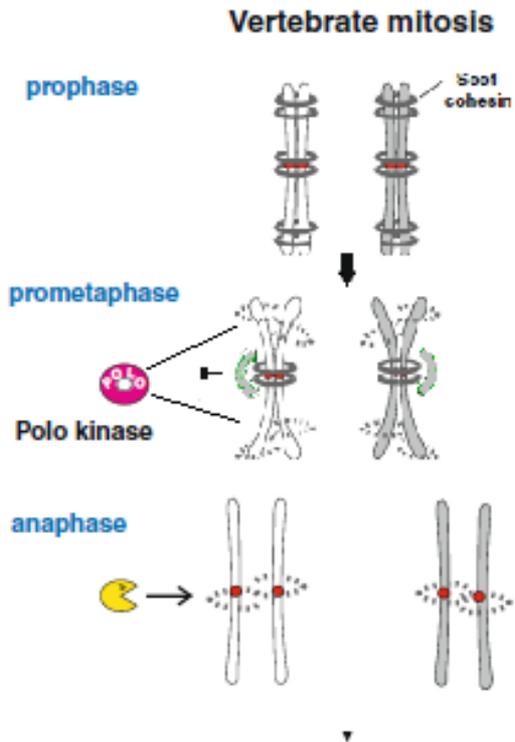
Meiosis II: cohesins are dissolved. Sisters separate



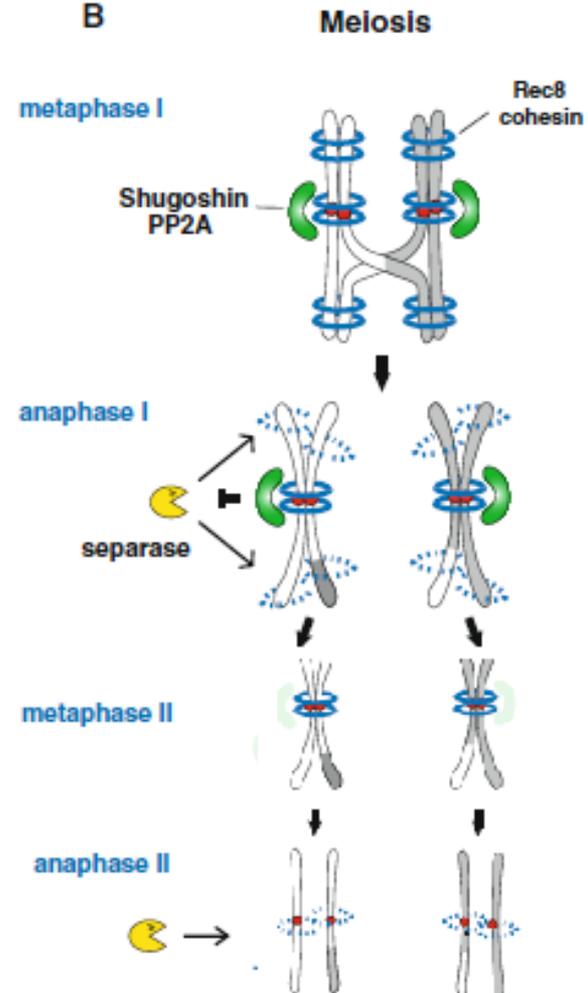
Chromatids with centromere    
  Kinetochores    
  Microtubules    
  &  Cohesin complex

# Шугошины в митозе и мейозе (Sakuno, 2009)

A



B



## РЕЗЮМЕ ЧАСТИ 2

Сегрегация гомологичных хромосом (каждая с 2 сестринскими хроматидами) в первом делении мейоза - т.е. гаплоидизация клеток, обеспечена защитой когезинового контакта сестринских хроматид в их центромерах

Соматические и мейотические когезины – это паралоги. Также паралогами являются митозная и мейозная формы шугошинов.

Таким образом, существенные различия в организации и поведении хромосом в митозе и мейозе определяются паралогами генов и их белков.

Эти паралоги должны иметь древних предшественников

Целый ряд особенностей **мейотических** паралогов этих белков подсказывает, что в эволюционном плане они являются более молодыми ... хотя тем и другим – более **2 миллиардов** лет (возраст эукариот).

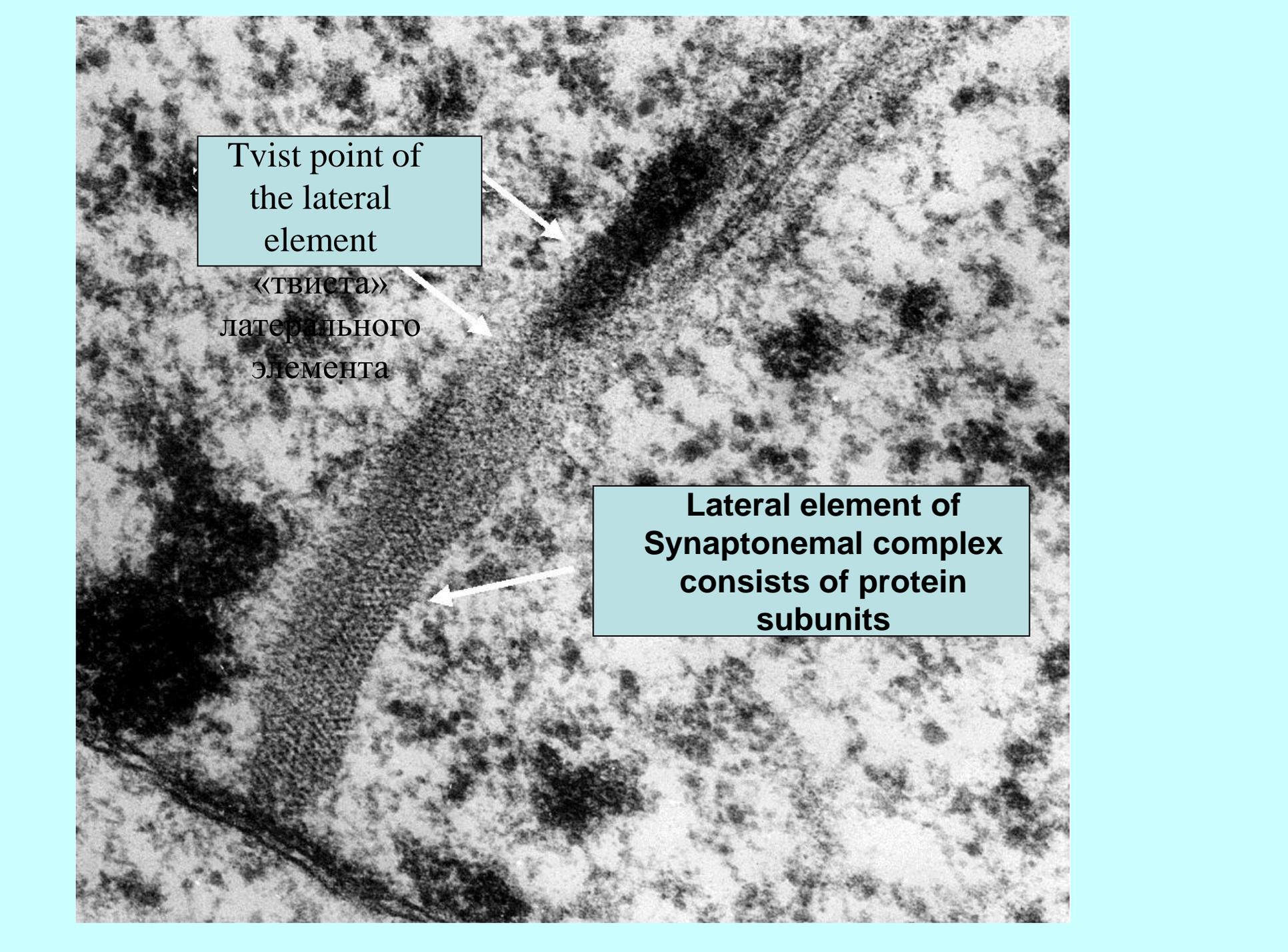
Vogdanov et al, Int. Rev. Cytol. 2007, vol. 257;

Богданов. Ж.общ. биологии 2008;

Гришаева и др. Вестник ВОГИС 2010

# Консервативные мотивы в функциональных доменах белков RAD21 и REC8

Name	Combined p-value	Motifs
RAD21CE	8.35e-63	2 3 1 7
RAD21DR	3.16e-76	2 3 1 3
RAD21HS	6.38e-76	2 3 1 3
RAD21MM	6.38e-76	2 3 1 3
RAD21SC	3.43e-59	2 3 1 7
RAD21AT	2.41e-45	2 3 1 12 8
REC8AT	5.45e-53	2 8 10 1 9 13 11
REC8HS	1.23e-72	2 3 4 1 5 13
REC8MM	1.90e-70	2 3 4 1 5 15
REC8SC	5.45e-40	2 3 1 10 6
REC8CE	6.69e-36	14 11 9 3 12 1 14
REC8DR	3.43e-59	2 3 4 1 6
<b>SCALE</b>		1 25 50 75 100 125 150



The image is a black and white electron micrograph showing a complex, fibrous structure, likely a synaptonemal complex. It consists of multiple parallel lines of varying thickness and electron density, creating a ladder-like appearance. The lines are interconnected by smaller, more diffuse structures. Three white arrows point from text boxes to specific features: one points to a dark, dense region, another points to a lighter, more granular region, and a third points to a dark, dense region. The text boxes are light blue with black borders and contain text in English and Russian.

**Twist point of  
the lateral  
element**

«ТВИСТА»  
латерального  
элемента

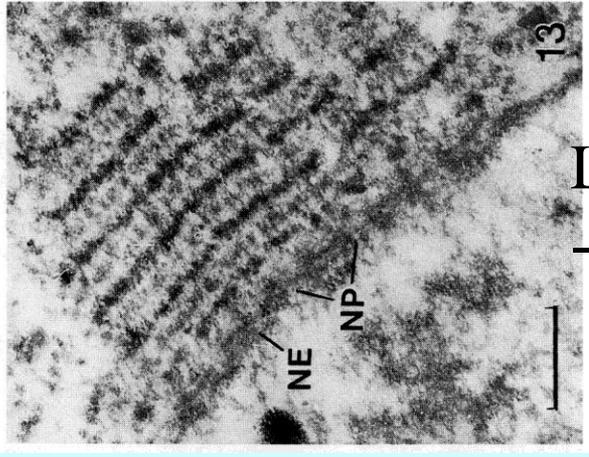
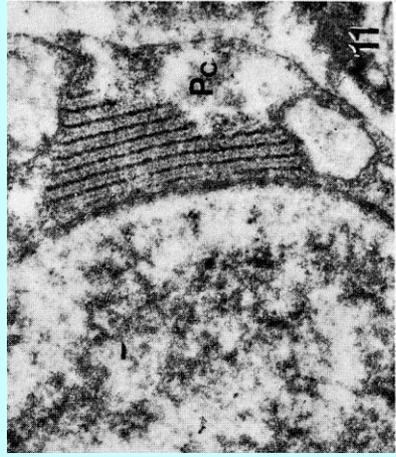
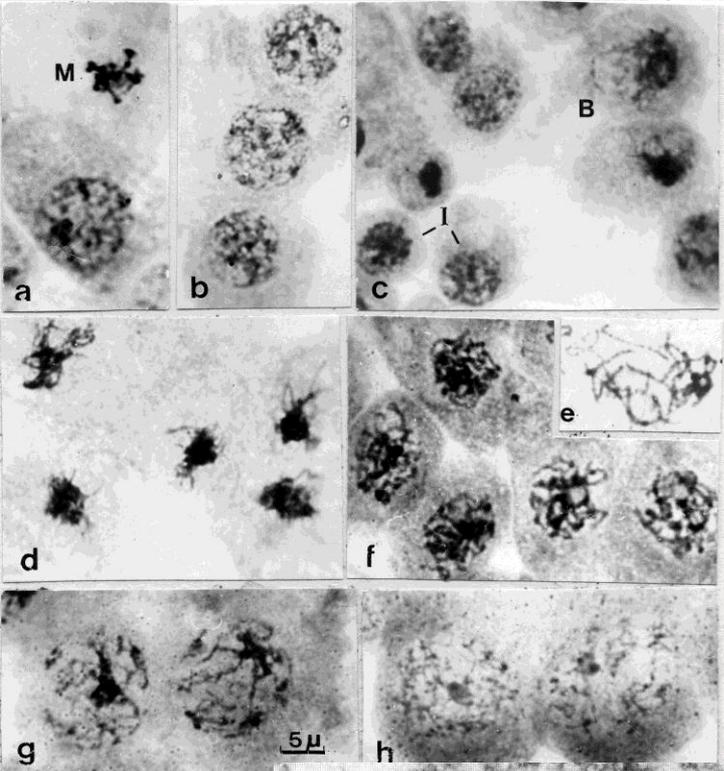
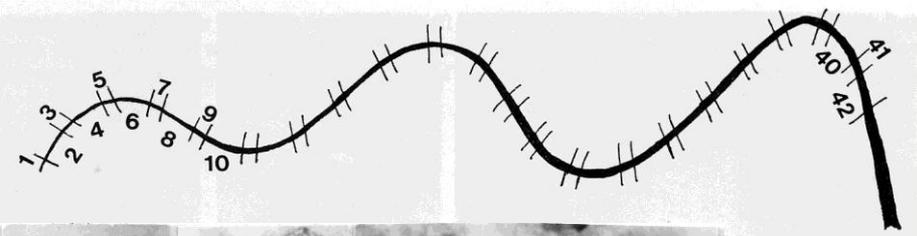
**Lateral element of  
Synaptonemal complex  
consists of protein  
subunits**

# У аскариды сначала появляются поли-СК в цитоплазме (!), а потом - СК в ядре

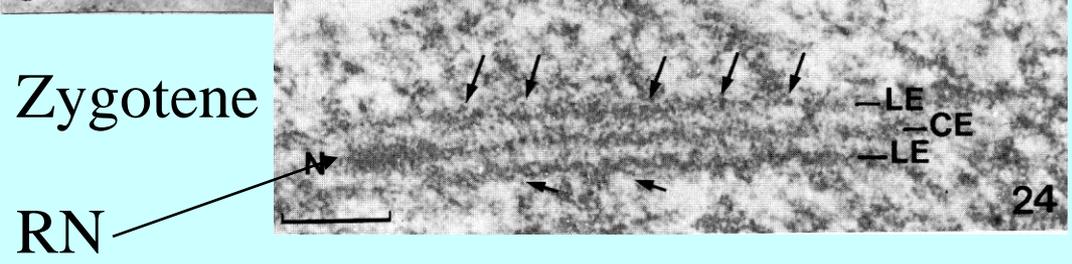
**Yu.F. Bogdanov**

**Formation of Cytoplasmic Synaptonemal-Like Polycomplexes at Leptotene and Normal Synaptonemal Complexes at Zygotene in *Ascaris suum* Male Meiosis**

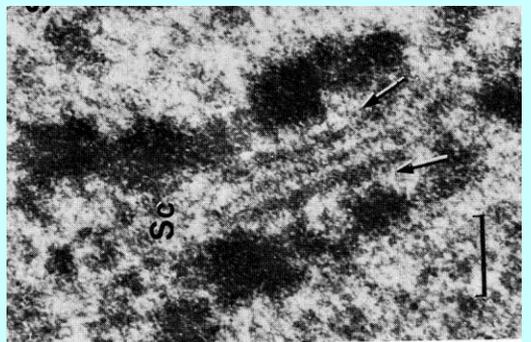
**Chromosoma (Berl.) 61, 1-21 (1977)**



Lepto-  
-tene



Pachytene



**Соматические** клетки COS-7 **трансформированы мейотическим геном SCP1** (под сильным промотором), кодирующим белок поперечных филаментов СК.

В результате в цитоплазме этих клеток, где нет мейотических хромосом возникли поликомплексы, состоящие из белка SCP1 – основного синаптического белка пахитенных мейотических ядер

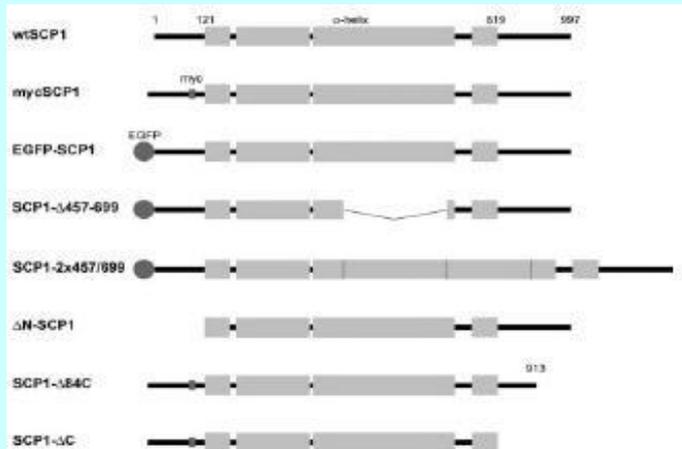
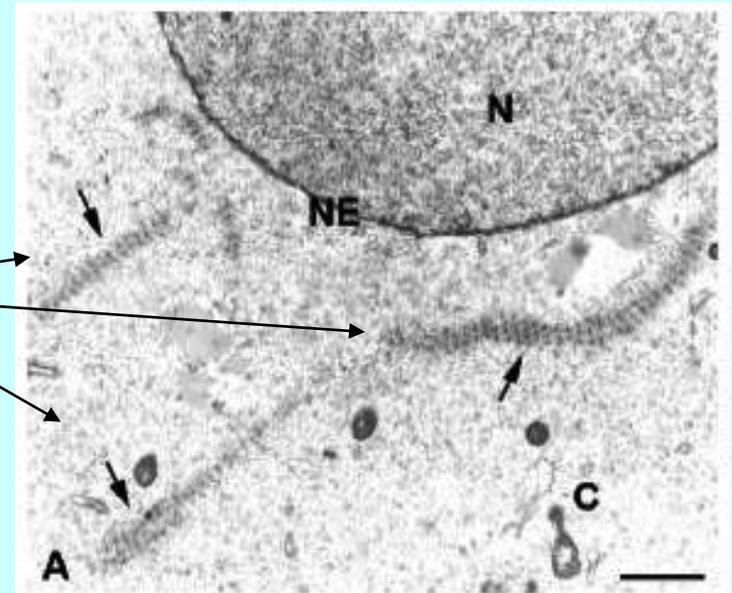
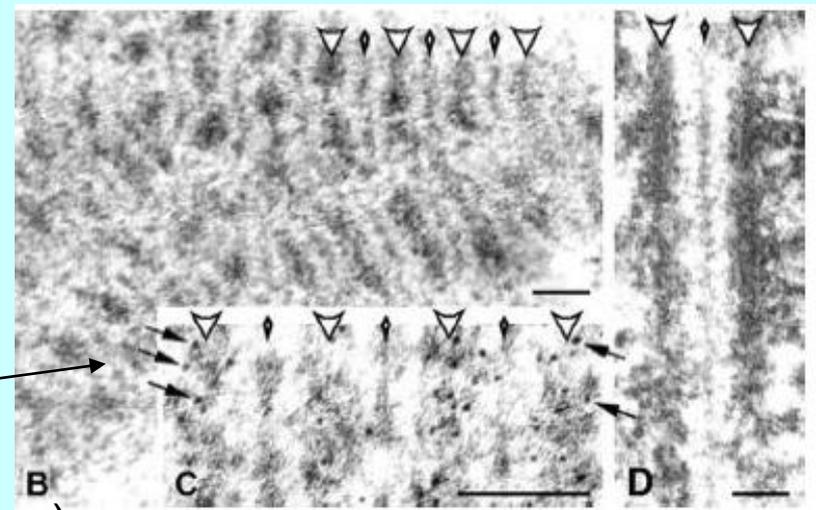


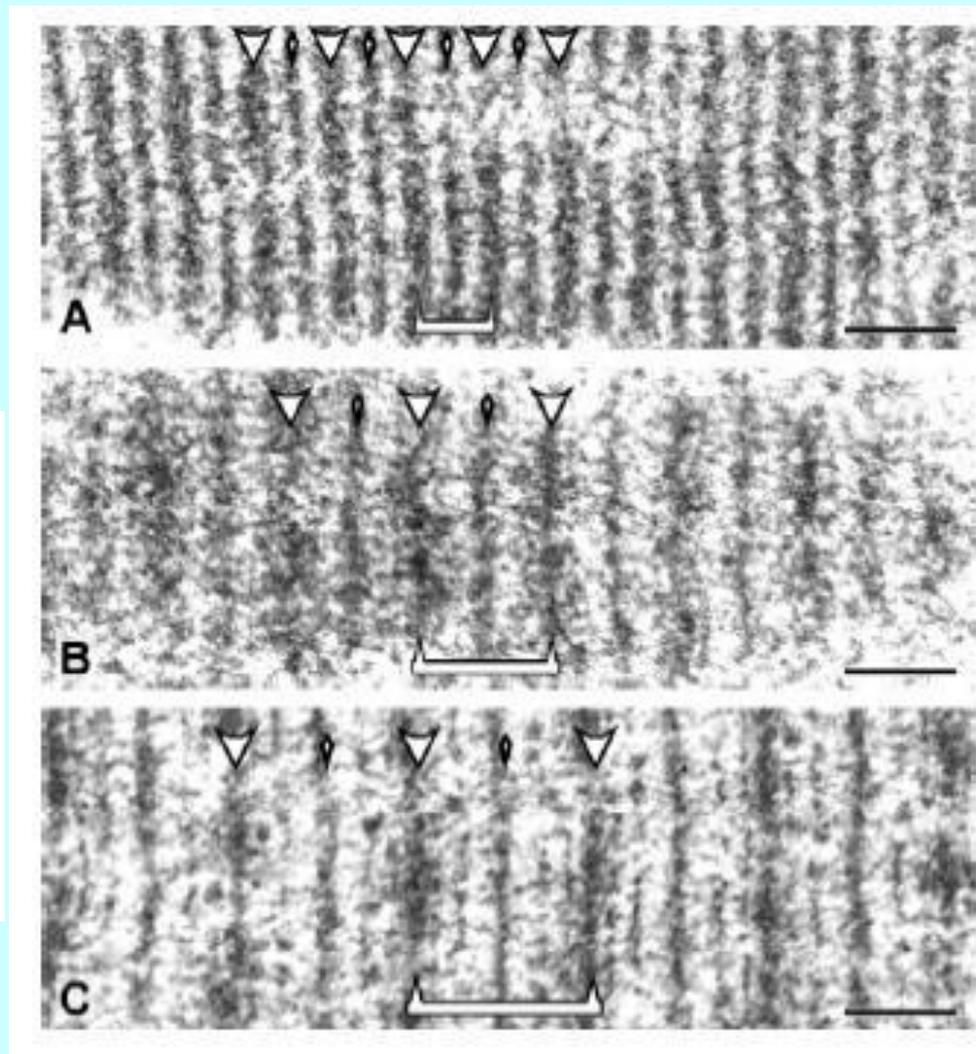
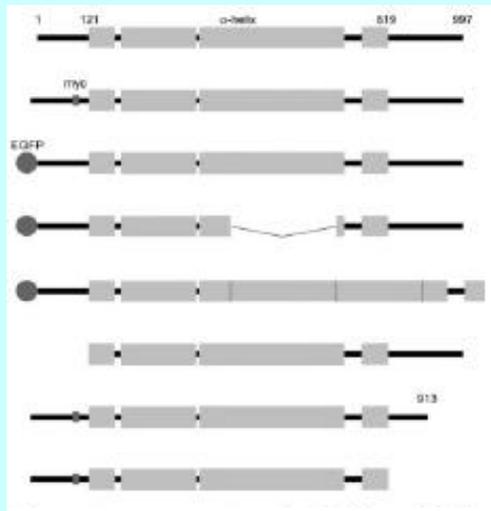
Figure 1. Schematic representation of rat SCP1 and SCP1 mutants expressed in COS-7 cells. Wild-type SCP1 of the rat is 997 amino acids long; 121 and 819 indicate the first and last amino acids of the  $\alpha$ -helical domain.



Иммунодетекция белка SCP1, меченного коллоидным золотом (электронная микроскопия)

Варьируя размер генного конструкта (и размер кодируемого белка), удалось получить поликомплексы с разной шириной искусственного «центрального пространства» СК

- wt SCP1
- mycSCP1
- EGFP-SCP1
- Δ457-699 SCP1
- X2 457-699 –”-
- ΔN-SCP1
- SCP1- Δ84C
- SCP1- ΔC



Wt белок SCP1 содержит 997 аминокислотных остатка.  
α-спираль занимает зону 121-819 а.к.

А – поликомплекс из белка Δ457-699 SCP1  
С – поликомплекс из белка X2 457-699 SCP1

О ПРОИСХОЖДЕНИИ БЕЛКОВ СИНАПТОМЕМНОГО  
КОМПЛЕКСА:  
НЕКОТОРЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ  
АНАЛИЗА IN SILICO

ON THE ORIGIN OF THE  
SYNAPTONEMAL COMPLEX PROTEINS:  
SOME RESULTS OF  
IN SILICO ANALYSIS

Т.М. Гришаева  
Лаборатория цитогенетики  
Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН  
г. Москва

Ранее мы показали, что некоторые структурные белки мейоза тяготеют к бактериальным белкам, тогда как другие – к архейным. Однако сходство этой группы белков с прокариотическими белками весьма низкое, часто на уровне такового для случайных наборов аминокислот [Захаров и др., 2010]. Задачей настоящего исследования явился поиск в протеомах примитивных эукариот и кишечнополостных животных белков, сходных с известными белками синаптонемного комплекса – белковой структуры, формирующейся между конъюгирующими гомологами в профазе I мейоза.

**Материалы и методы.** Были исследованы практически все известные к настоящему времени белки синаптонемного комплекса (СК) семи модельных видов эукариот от дрожжей до мыши (всего 33 белка, табл. 1; белки человека в анализ не брали, т.к. они очень похожи на соответствующие белки мыши). Аминокислотные последовательности белков СК искали в базах данных NCBI и UniProtKB/TrEMBL. В качестве контроля использовали случайные аминокислотные последовательности, генерированные из оригинальных белков программой RandSeq. С помощью программы Protein BLAST (NCBI) вели поиск сходных последовательностей в протеомах водорослей, низших грибов, простейших и кишечнополостных животных (подробности см. в табл. 2, 3). Параметры поиска: Max. target sequences – 5000, Expect threshold – 100, остальные – по умолчанию. Показатель сходства Score (результат работы программы BLAST) учитывал три параметра: число совпадений аминокислот, число аминокислот одного типа и число так называемых gaps, т.е. тех случаев, когда в одном белке на данном месте есть аминокислота, а в другом она отсутствует. При анализе каждого белка СК сравнивали средние показатели (Score) сходства этого белка с 10 белками из протеома изучаемой группы эукариот и 10 случайными последовательностями, показавшими наибольшее сходство с соответствующим белком СК (с помощью программы STATISTICA).

**Таблица 1. Известные белки синаптонемного комплекса (СК),  
их функциональные домены**

<b>Белки центрального пространства СК (в скобках – функциональные домены)</b>	<b>Белки латеральных элементов СК и другие белки (в скобках – функциональные домены)</b>
Zip1 Sc (SMC бактериальный, Smc, AAA_13) C(3)G Dm (2 бактериальных домена SMC) CORONA Dm SYP-1 Ce (Smc) SYP-2 Ce SYP-3 Ce (SGNH-гидролаза) SYP-4 Ce ZYP1a At (2 бактериальных домена SMC) ZYP1b At (2 бактериальных домена SMC, PRK00409) SYCP1 Dr (SCP-1) SYCP1 Mm (SCP-1) SYCE1-like Dr SYCE1 Mm (SMC бактериальный) SYCE2 Dr SYCE2 Mm SYCE3 Mm TEX12 Af TEX12 Mm	Hop1 Sc ( <b>HORMA</b> ) Hop1 Sp – белок линейного элемента хромосом (RING finger) Red1 Sc (Red1) Rec10 Sp – белок мейотической рекомбинации (Red1) C(2)M Dm (Rad21/Rec8 когезиновый) HIM-3 Ce ( <b>HORMA</b> ) ASY1 At ( <b>HORMA</b> , SWIRM) ASY2 At ( <b>HORMA</b> ) SYCP2 Dr SYCP2 Mm (COG4399) SYCP3-like Dr (Cor1) SYCP3 Mm (Cor1)  SC65 Dr – белок синаптонемного комплекса (proC2_супер бактериальный) SC65 Mm FKBP6 Mm – пептидилпролил цис-транс изомераза (FKBP_C, TPR)

Домен **HORMA** узнаёт состояние хроматина и способствует взаимодействию разных белков. Домены SMC, Smc, SCP-1, Cor1, Rad21/Rec8 характерны для белков, структурирующих хромосомы. Цис-транс изомеразы катализируют изомеризацию молекул при наличии в них двойных связей. Остальные домены не имеют отношения к мейозу.

**Таблица 2. Белки синаптонемного комплекса (СК), показавшие максимальное сходство с белками из протеомов водорослей (в скобках даны максимальные показатели сходства)**

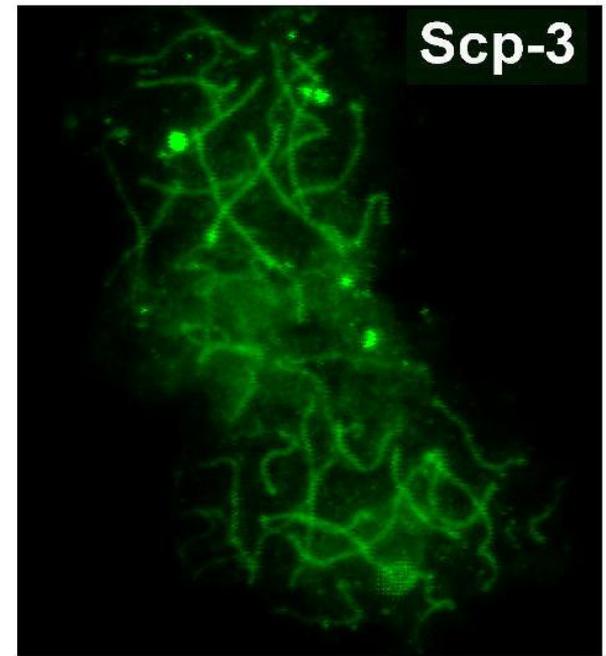
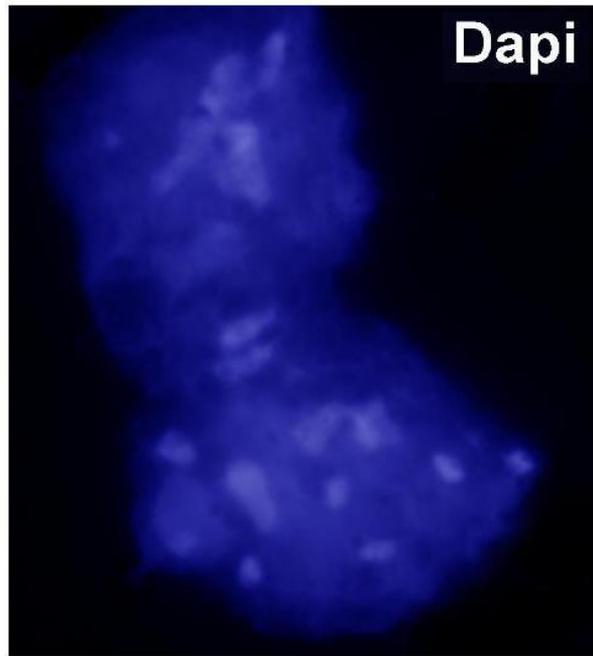
<b>Группы эукариот</b>	<b>Количество белков в базе данных NCBI*</b>	<b>Белки центрального пространства СК</b>	<b>Белки латеральных элементов и другие белки СК</b>
Chlorophyta (зелёные водоросли)	<b>156803</b>	<b>SYCP1 Mm (50)</b>	<b>HIM-3 Ce (54), FKBP6 Mm (87), Hop1 Sc (99), ASY2 At (117), ASY1 At (163)</b>
Phaeophyceae (бурые водоросли)	<b>27435</b>	<b>SYCP1 Mm (53)</b>	<b>ASY2 At (65), Hop1 Sc (71), FKBP6 Mm (85) ASY1 At (124) (найден гомолог Hop1)</b>
Cryptophyta (криптофитовые водоросли)	<b>4591</b>	<b>Очень низкое сходство</b>	<b>FKBP6 Mm (97)</b>
Diatoms (диатомовые водоросли, они же Bacillariophyta)	<b>48555</b>	<b>Очень низкое сходство</b>	<b>FKBP6 Mm (97)</b>
Rhodophyta (красные водоросли)	<b>21815</b>	<b>Очень низкое сходство</b>	<b>Очень низкое сходство</b>
Euglenophytes (эвгленовые), Chrysophytes (золотистые), Charophytes (харовые), Xanthophyceae (жёлто-зелёные), Dinoflagellates (динофлагелляты)	<b>7517</b>	<b>Очень низкое сходство</b>	<b>Очень низкое сходство</b>

\* На момент начала исследования

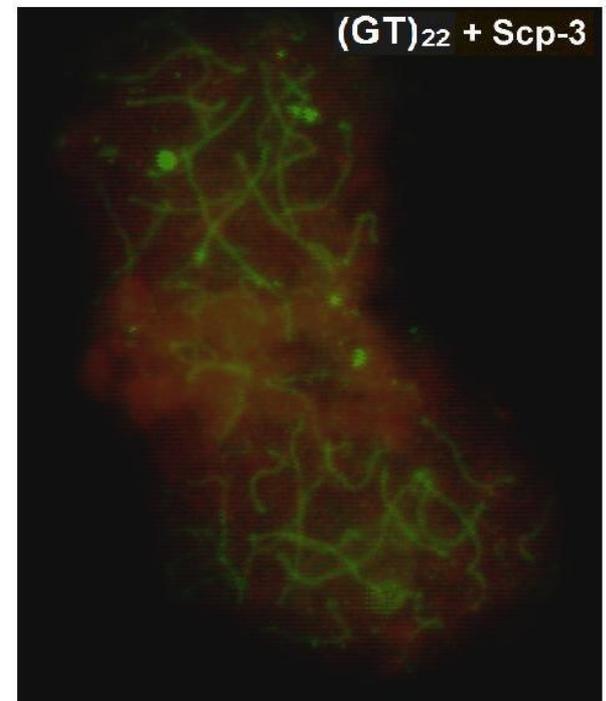
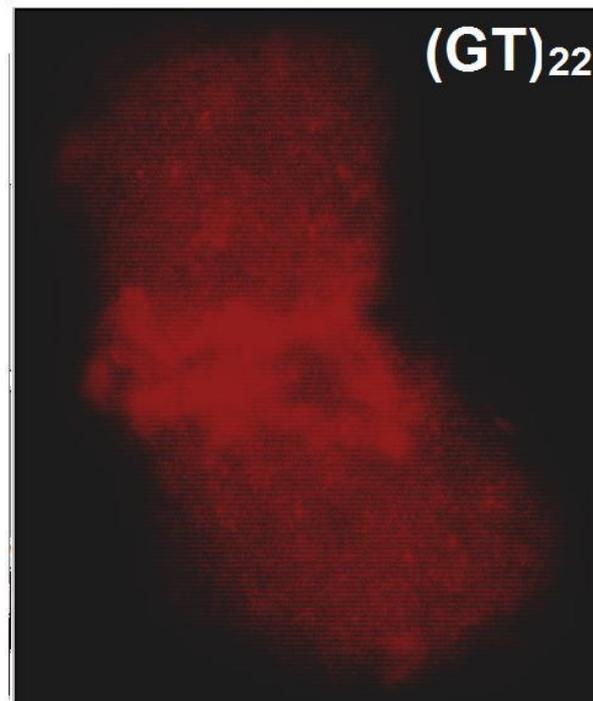
Material	<b>DNA</b> length ( $\mu$ ). Haploid (A)	<b>SC</b> length ( $\mu$ ) (B)	<b>SC</b> in % of <b>DNA</b> length	<b>Com-</b> <b>compact</b> <b>factor</b> (A/B)	Authors 1 – for DNA 2 - for SC
<i>Saccharomyces cerevisiae</i>	<b>2.8x 10<sup>3</sup></b>	28	<b>1</b>	<b>100</b>	1. Byers, Goetsch, 1975 2. <i>ibidem</i>
<i>Neurospora crassa</i>	<b>1.6 x10<sup>4</sup></b>	50	<b>0.3</b>	<b>320</b>	1. Gillies, 1972 2. <i>ibidem</i>
<i>Drosophila melanogaster</i>	<b>5.4 x10<sup>4</sup></b>	100	<b>0.2</b>	<b>540</b>	1. Laird, 1973 2. Carpenter, 1975
<i>Ascaris suum</i>	<b>9 x10<sup>4</sup></b>	137	<b>0.15</b>	<b>660</b>	1. Moritz, Roth, 1976 2. Goldstein, Moens, 1976
<i>Bombyx mori</i>	<b>1.7 x 10<sup>5</sup></b>	212	<b>0.12</b>	<b>800</b>	1. Rasmussen, 1976 2. <i>ibid.</i>
<i>Zea mays</i>	<b>2.6 x 10<sup>5</sup></b>	353	<b>0.13</b>	<b>740</b>	1. Gillies, 1973 2. <i>ibid.</i>
Orthopteran <i>Locusta migratoria</i>	<b>1.9 x 10<sup>6</sup></b>	<b>314</b>	<b>0.017</b>	<b>~6000</b>	1. Buss, Henderson, 1971 2. Moens, 1973
Hamster <i>Cricetulus griseus</i>	<b>1.1 x 10<sup>6</sup></b>	130	<b>0.013</b>	<b>~8800</b>	1. Huberman, Rigs, 1966 2. Moses et al., 1977
Big Hamster <i>Homo sapiens</i>	<b>0.9x10<sup>6</sup></b>	198	<b>0.022</b>	<b>~4500</b>	1. Heller, Clermon, 1963 2. Moses et al., 1977
Lily * <i>Lilium longiflorum</i>	<b>1.6x10<sup>7</sup></b>	3700	<b>0.023</b>	<b>~4300</b>	1. Taylor, McMaster, 1954 2. Holm, 1977

\* - In lily,  
SC was  
measured  
at  
zygotene  
stage

**Mouse. Spread  
pachytene  
spermatocyte;  
FISH:  
(GT)22 – TAMRA .  
Anti-Sycp3 – FITC .**



**Results:  
(GT)22 focuses  
are spread  
over  
the chromatin**

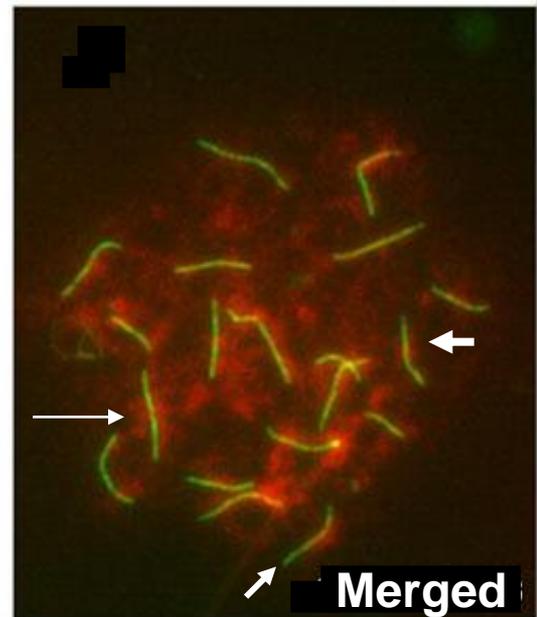
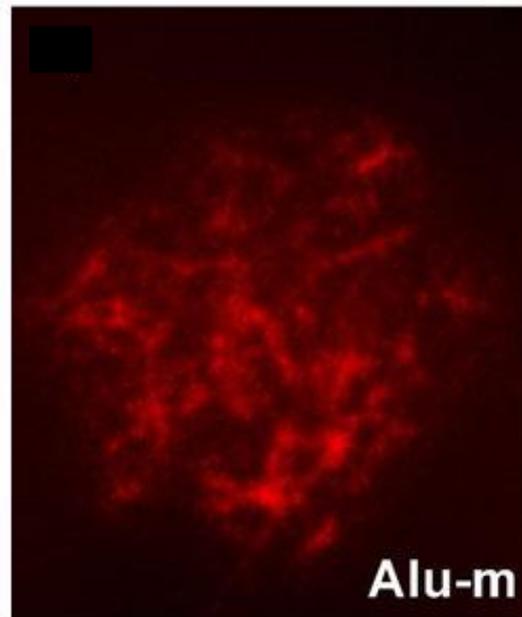
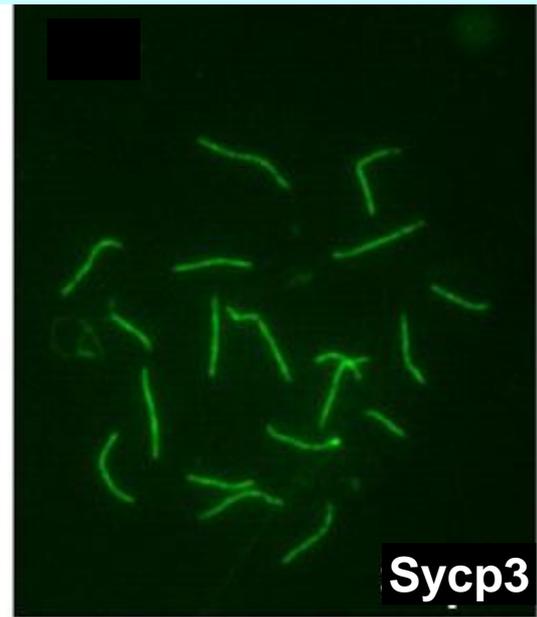
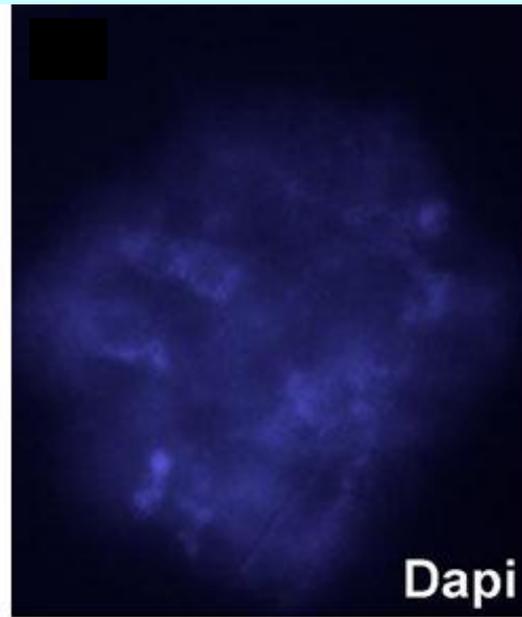
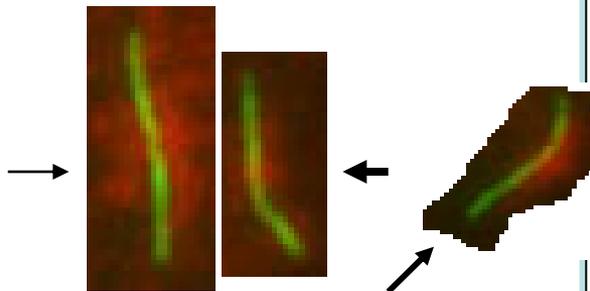


## SEARCH FOR ANCHORING SEQUENCES

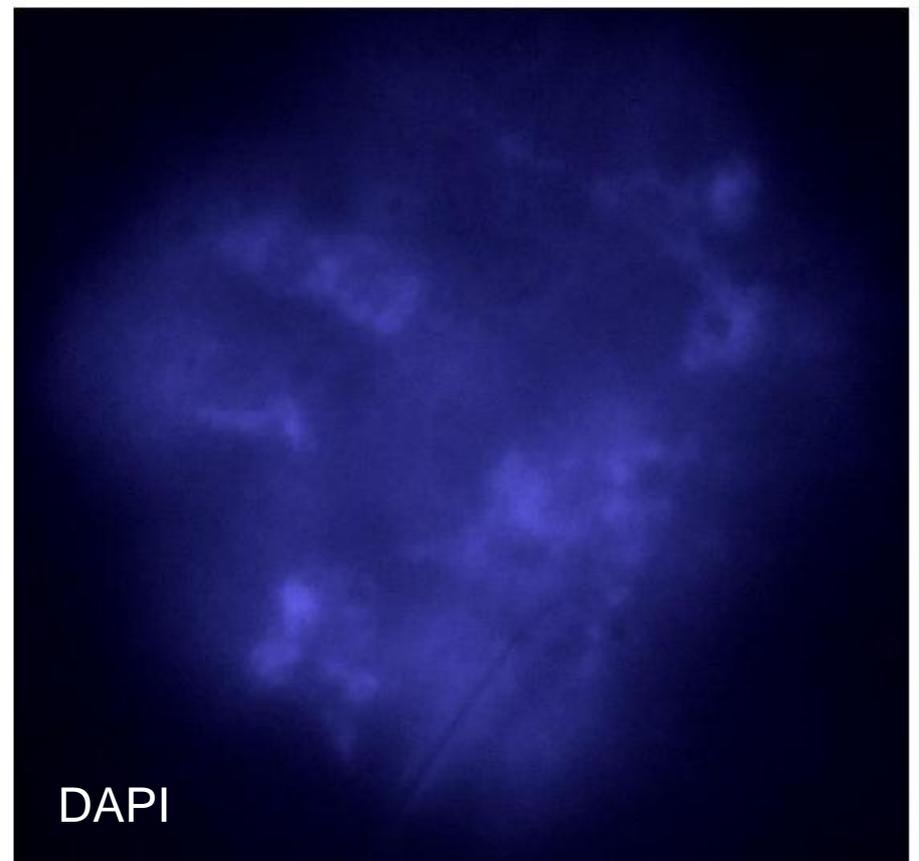
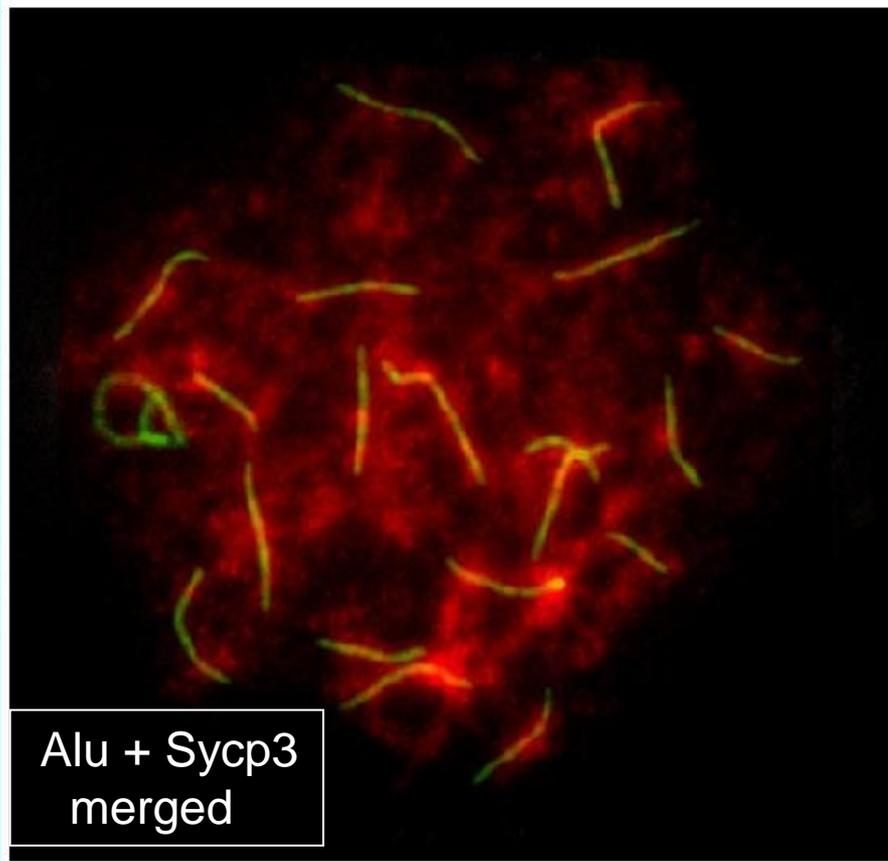
Mouse. A spread of pachytene spermatocyte.

FISH:  
*Alu*, TAMPRA.  
Immunostaining:  
Anti-Sycp3, FITC.

Results: *Alu* are concentrated mostly close to SCs



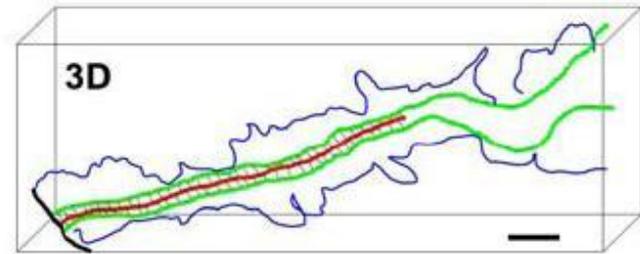
enlarged



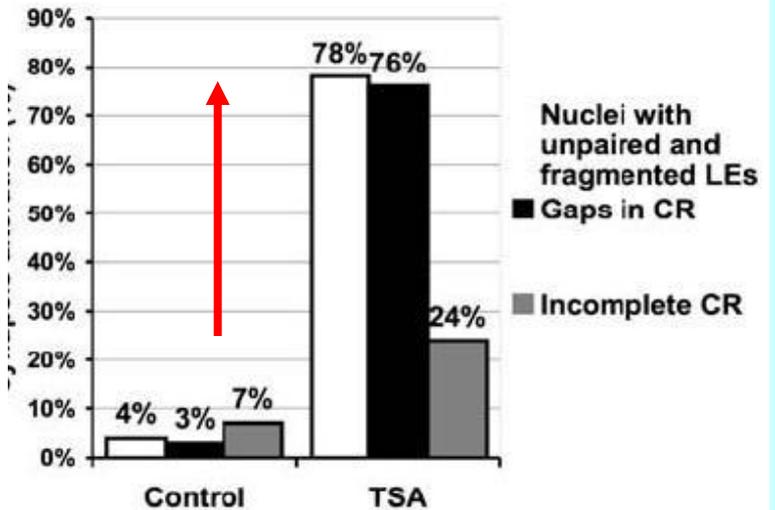
Histone mark associated to SC precursors throughout the meiotic prophase I (%)									Association with LEARS		Effects in SC after TSA-treatment
Histone mark	Axial Elements (presence)		Lateral Elements (presence)		Lateral Elements of mature SC (presence)						
	Leptotene		Zygotene		Early pachytene		Mid-pachytene				
	TSA-treatment								TSA Treatment		
	-	+	-	+	-	+	-	+	-	+	
H3K9me3	100	100	100	100	100	100	100	100	Satellite-	----	
H4K20me3	100	100	100	100	100	100	100	100	LINE-Satellite-	----	
H3K27me3	0	0	0	0	70	48	96	44	SINE-LTR-	----	

Fig. 13 Summarized results. Histone modification marks associated to the SC and their dynamics throughout meiotic prophase I. Percentages of colocalization with the SC during the meiotic prophase I in nuclei from control and TSA-treated rats. Also, the effect of TSA treatment in the association of histone marks with the LEARS and the effect of treatment in the SC structure

По мере «созревания» структуры СК в латеральных элементах увеличивается содержание три-фосфорилированного гистона H3

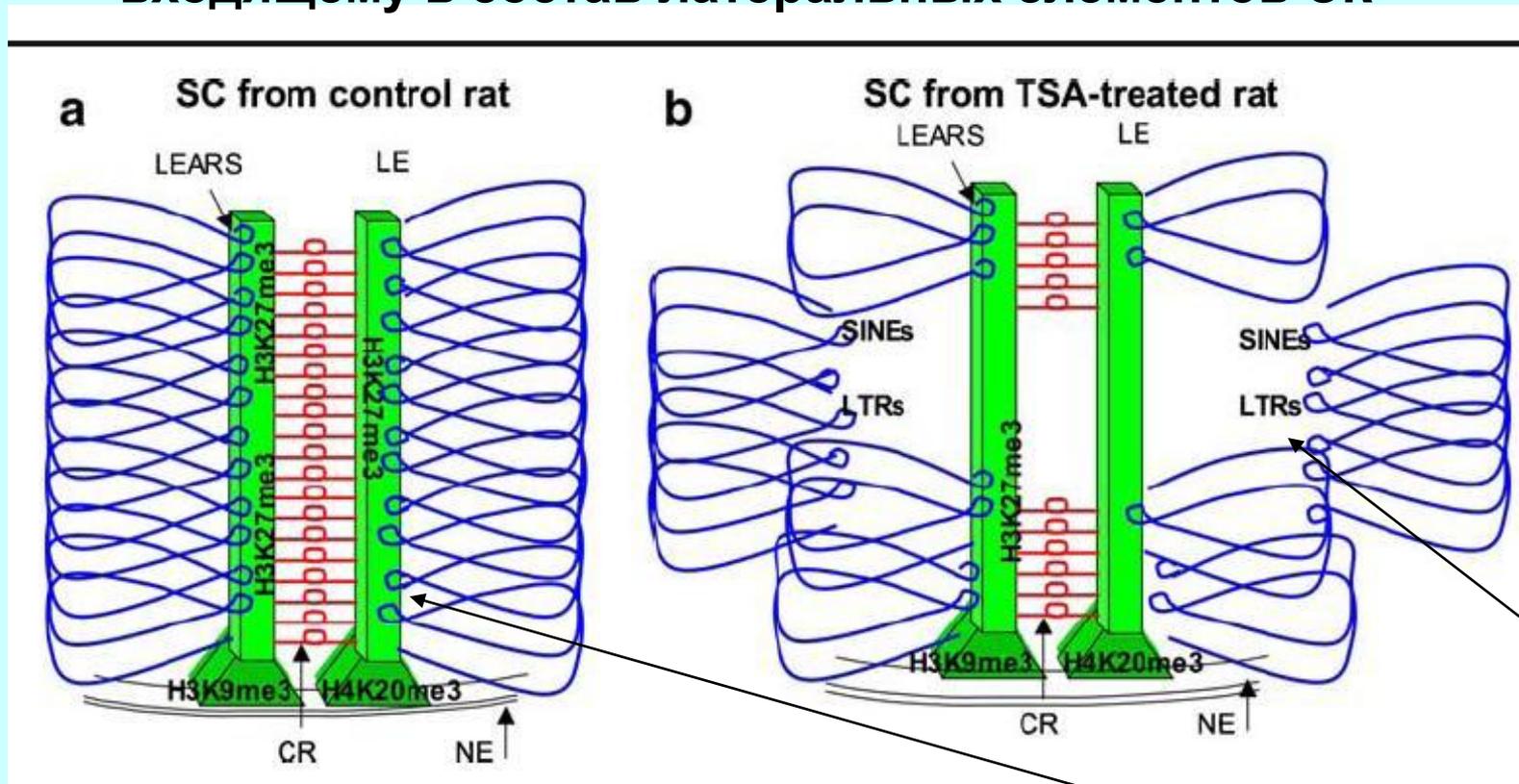


Defects in SC structure



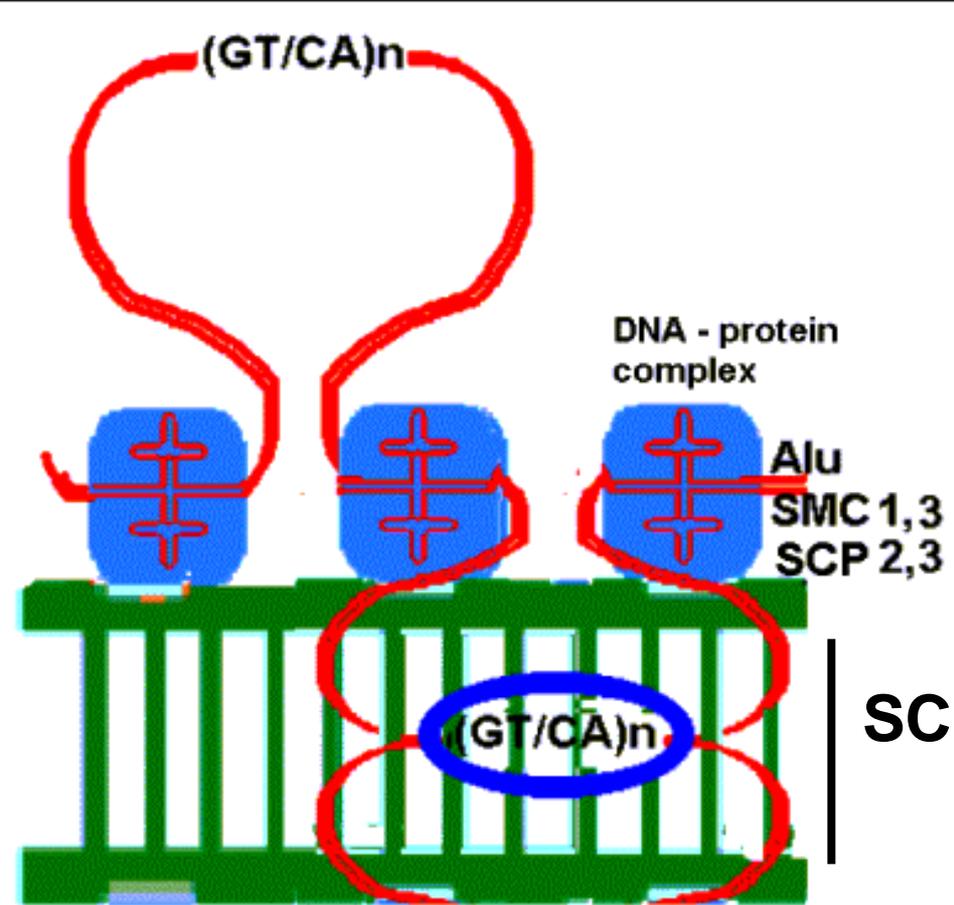
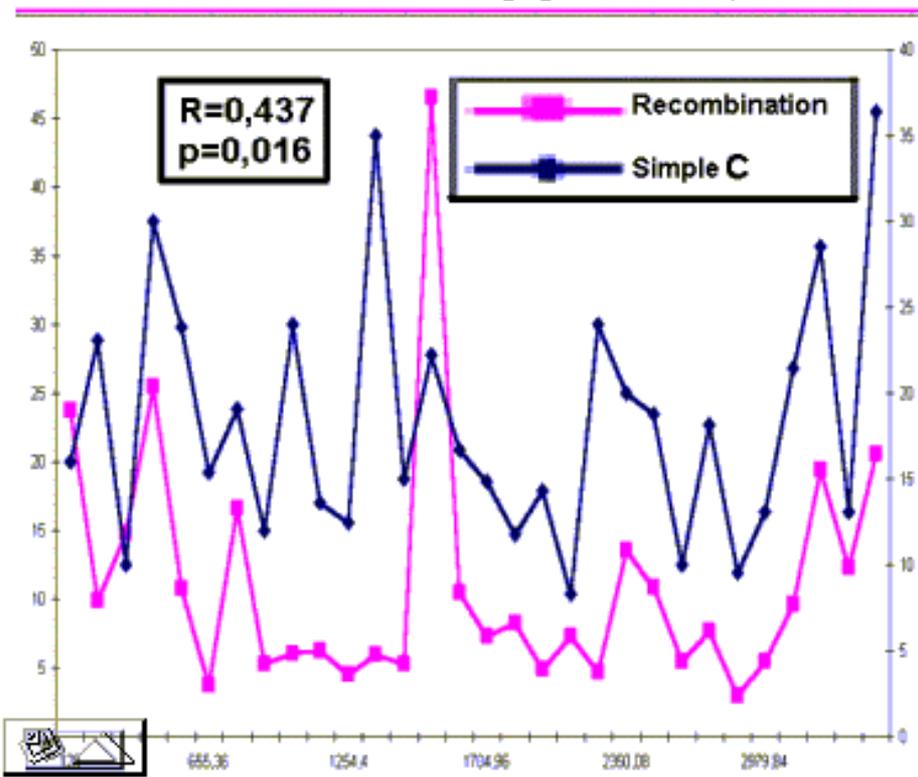
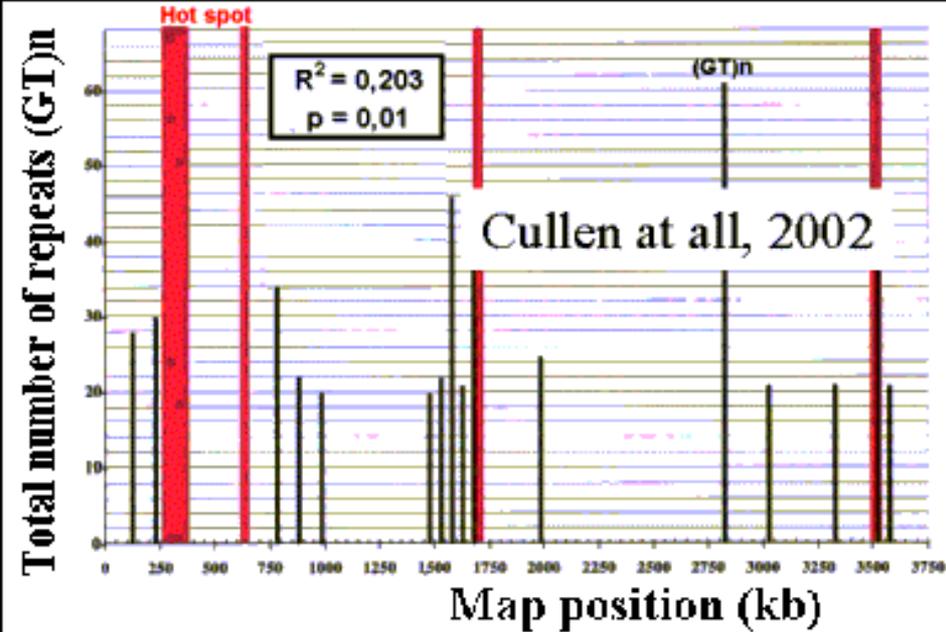
Предотвращение фосфорилирования гистона H3 вызывает рост аномалий в структуре СК

# SINE и LTR-несущие повторы ДНК прикрепляют фибриллы хроматина к три-фосфорилированному гистону H3, входящему в состав латеральных элементов СК



\* В СК латеральные элементы (ЛЭ) содержат три-фосфорилированные лизины в гистоне H3 (H3K27me<sub>3</sub>), а «подошвы» ЛЭ содержат трифосфорилир. гистоны H3K9me<sub>3</sub> и H4K20me<sub>3</sub>. **H3K27me<sub>3</sub>** – «акцепторы» для **SINE** и **LTR**-

\*Ингибирование фосфорилирования гистонов приводит к отсутствию трифосфорилированного лизина 27 в гистоне H3 и потере контактов SINE и LTR- с латеральными элементами СК



Simple model of crossing over and some DNA repeats interrelation based on multiple correlation of hot spots and reiterated sequences map positions (Dadashev et al., 2005)

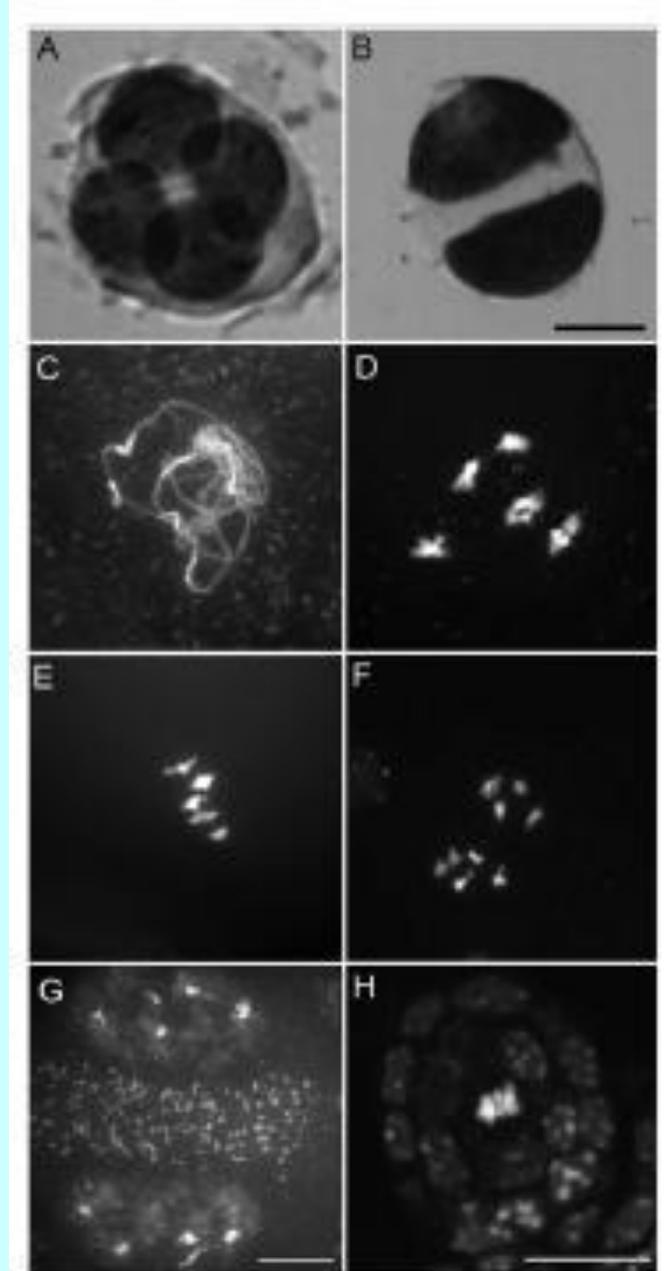
$R=0,915$   $p<0,0001$

## **Часть 3**

**МЕЙОЗ МОЖНО ПОВЕРНУТЬ ВСПЯТЬ**

***Arabidopsis*. У мутантов *osd-1* нормальный мейоз I, но нет мейоза II**

Wt. Тетрада  
микроспор



*osd-1*. Диада после  
телофазы I

*osd-1*. Пахитена

*osd-1*. Диакинез

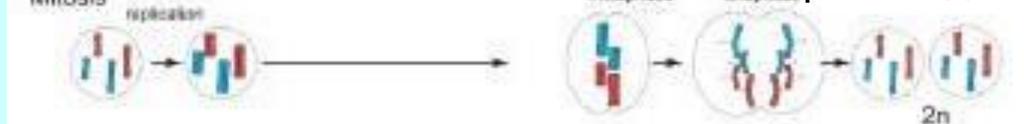
*osd-1*. Метафаза I

*osd-1*. Анафаза I

*osd-1*. Телофаза I  
Два дочерних ядра,  
разделенные поясом  
митохондрий

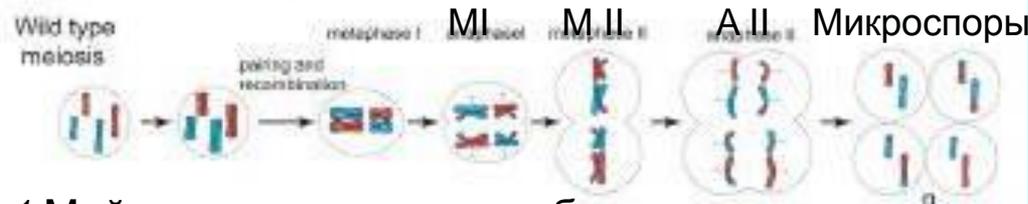
*osd-1*. Метафаза I  
в женском мейозе

Митоз



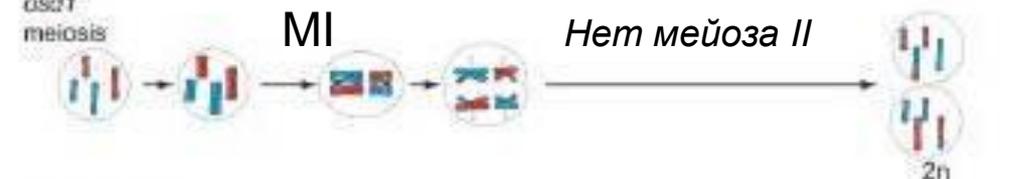
Расхождение хроматид

Wt Мейоз-спаривание-рекомб.

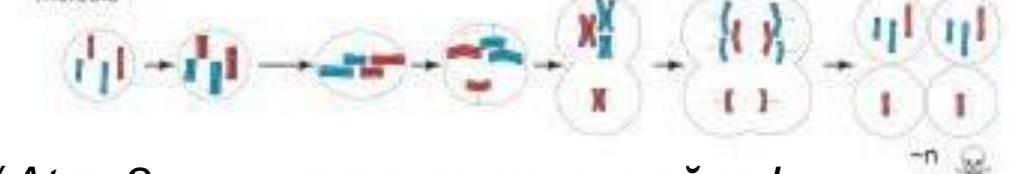


I.d'Erfuth ....R. Mercier, (2009) PloS Biology. V.7.

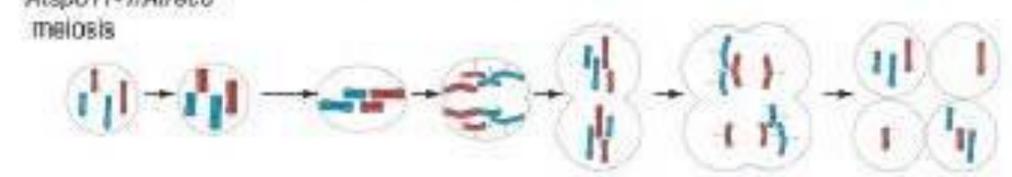
Мутант *osd-1* Мейоз-спаривание-рекомб.



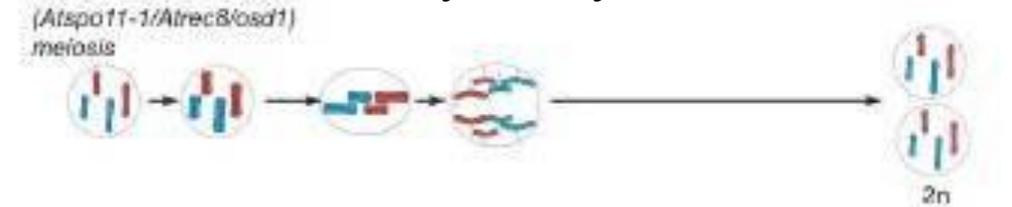
*Atspo11-1* Мейоз с нарушенной рекомбинацией



*Atspo11-1/Atrec8*: отсутствует мейоз I



*Atspo11-1/Atrec8/osd-1*: отсутствует мейоз II



## Краткие выводы

1. Ранний ген мейоза *afd1* у **кукурузы** отвечает за построение когезиновой оси профазных мейотических хромосом.
2. Ключевой мейоз-специфичные когезин Rec8 – весьма консервативен
3. В лептотене у ***S.cerevisiae*** теломеры присоединяются к «мостикам» трансмембранных белков с доменами SUN и KASH, которые соединены с цитоскелетом. Динеин движет теломеры по внутренней ядерной мембране.
4. Спаривание омологов на ядерной мембране – ключевой момент инициации синапсиса у ***C.elegans***
5. Белки центрального и латеральных элементов СК **животных** собираются путем самосборки.
6. В прикреплении хроматина к латеральным элементам СК у мыши участвуют *Alu*-повторы ДНК.
7. Маркером для прикрепления к латеральным элементам является трифосфорилированный лизин 27 гистона H3.
8. Мейоз-специфичный белок шугошин (Sgo1) рекрутируется прицентромерным гетерохроматином и защищает когезин Rec8 от гидролиза в метафазе-анафазе I *S.cerevisiae*, кукурузы и человека. Это – причина нерасхождения сестринских роматид в мейозе I.
9. Тройные гомозиготы по мутациям *spo11*, *afd1-1*, *osd1* у *Arabidopsis* возвращают мейотические клетки на путь митоза.
10. Гены *Spo11*, *Afd1-1*, *Osd1* консервативны

## Различие функций митоза и мейоза

	<b>Цитологическая картина</b>	<b>Биологическая роль</b>	<b>Фигуральный сценарий</b>
Митоз	<b>Упаковка генома и перенос его в дочерние клетки</b>	Наследование генов в ряду диплоидных клеток; вегетативное размножение,	<b>Упаковка карт в чемоданы</b> <b>«Чемоданы и носильщики (хромосомы и веретено митоза)»</b>
Мейоз	<ol style="list-style-type: none"> <li><b>1. Рекомбинация гомологичных хромосом</b></li> <li><b>2. Сегрегация гомологов</b></li> <li><b>3. Избирательная транскрипция</b></li> </ol>	<p>Первая фаза полового размножения.</p> <p>Наследование в поколениях организмов</p> <p>(Запасание мРНК для гаметогенеза и развития зиготы).</p>	<ol style="list-style-type: none"> <li><b>1. Перетасовка двух колод</b></li> <li><b>2. Разделение колод</b></li> </ol> <p><b>«Папины и мамины чемоданы – по разным адресам»</b></p>