

Ю.Ф. Богданов, Т.М. Гришаева

Консерватизм, изменчивость и эволюция МЕЙОЗА



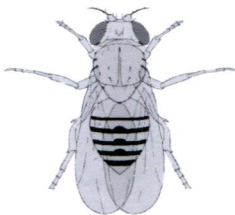
*Schizosaccharomyces
pombe*



Arabidopsis thaliana



Caenorhabditis elegans



Drosophila melanogaster



Mus musculus



Homo sapiens

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова
Российской академии наук

Ю.Ф. Богданов, Т.М. Гришаева

КОНСЕРВАТИЗМ, ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ЭВОЛЮЦИЯ МЕЙОЗА

**Товарищество научных изданий КМК
Москва ❖ 2020**

УДК 575.8:576.354.4

ББК 28.02+28.05

Б73

Ю.Ф. Богданов, Т.М. Гришаева. Консерватизм, изменчивость и эволюция мейоза. — Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2020. 345 с., ил.

Книга посвящена изложению знаний о молекулярных и клеточных механизмах мейоза — особого клеточного деления, лежащего в основе полового размножения эукариотических организмов — и поиску предполагаемых путей его формирования в ходе биологической эволюции. Проведен анализ проблемы, каким образом единообразие схемы и метаболических основ деления клеток путем мейоза (консерватизм мейоза) во всех филогенетических линиях растений, грибов и животных сочетается с изменчивостью цитологических (микроскопических и ультраструктурных) картин мейоза. Приводятся доказательства существования «стержневого» комплекса белков рекомбинации ДНК, на основе которого эволюционно сформировался мейоз, и описана изменчивость белков, формирующих вспомогательные структуры мейоза, — мейоз-специфичные белковые оси хромосом, синаптонемные комплексы, а также доказательства существования мейоз-специфичных модификаций центромерных белков хромосом. Тип книги — сводка мировой литературы с добавлением глав оригинальных исследований авторов.

Книга предназначена для исследователей, преподавателей биологических вузов и студентов старших курсов.

© Ю.Ф. Богданов, Т.М. Гришаева,
С.А. Симановский, текст, иллюстрации,
2020

© Товарищество научных изданий КМК,
издание, 2020

ISBN 978-5-907213-73-9

Vavilov Institute of General Genetics
Russian Academy of Sciences

Yu.F. Bogdanov, T.M. Grishaeva

**CONSERVATION, VARIATION
AND EVOLUTION OF MEIOSIS**

**KMK Scientific Press
Moscow ❖ 2020**

UDC 575.8:576.354.4

Yu.F. Bogdanov, T.M. Grishaeva. Conservation, variation and evolution of meiosis. Moscow: KMK Scientific Press. 2020. 345 p., Il.

The book is devoted to a description of modern knowledge of molecular and cellular mechanisms, as well as to hypotheses of evolution of meiosis, a special type of cell division and one of the basic parts of sexual reproduction of eukaryotic organisms. The book analyzes how the uniformity of the plan and metabolic basis of meiotic cell division (conservation of meiosis) over all phylogenetic lineages of plant, fungi, and animals is compatible with variation in the cytological (microscopic and ultrastructural) patterns of meiosis. Evidence is provided that a core set of DNA recombination proteins reveals an ancient evolutionary origin to meiosis; that variation is characteristic of the proteins that form accessory meiotic structures, such as meiosis-specific protein axes of chromosomes and synaptonemal complexes, and that meiosis-specific modifications occur in chromosome centromere proteins. The world literature on the problem is reviewed and summarized, while some of the chapters describe the authors' original studies.

The book is intended for researchers, high school biology teachers, and senior students.

ISBN 978-5-907213-73-9

© Bogdanov Yu.F., Grishaeva T.M.,
Simanovsky S.A., 2020
© KMK Scientific Press, 2020

Оглавление

ПРЕДИСЛОВИЕ	13
Часть I. ВВЕДЕНИЕ В ПРОБЛЕМУ	16
<i>Глава 1. БИОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ МЕЙОЗА, ЕГО ОСНОВНЫЕ ПРАВИЛА И МАТЕРИАЛ ДЛЯ ЕГО ИЗУЧЕНИЯ</i>	16
Биологическая роль мейоза.....	16
Место мейоза в жизненном цикле организмов	17
Основные закономерности мейоза	17
Консервативные (универсальные) механизмы мейоза	20
Изменчивые механизмы мейоза	21
Биологический материал для изучения мейоза	22
<i>Глава 2. КРАТКИЙ ИСТОРИЧЕСКИЙ ОЧЕРК ИССЛЕДОВАНИЯ МЕЙОЗА</i>	24
Часть II. КОНСЕРВАТИЗМ МЕЙОЗА	29
<i>Глава 3. КАНОНИЧЕСКИЙ МЕЙОЗ</i>	29
Хромосомы в премейотической интерфазе и профазе I.....	30
Метафаза I и анафаза I. Их отличие от метафазы и анафазы митоза.....	38
Сегрегация гетероморфных половых хромосом в мейозе I.....	40
Мейоз II.....	40
Заключение	42
<i>Глава 4. МЕЙОТИЧЕСКАЯ РЕКОМБИНАЦИЯ, КРОССИНГОВЕР, ХИАЗМЫ</i>	43
Кроссоверный и некроссоверный пути рекомбинации в мейозе.	
История исследований	44
Два ферментативных пути кроссинговера	47
Инициация рекомбинации	49
Инвазия однострессовой ДНК и D-петля	52
Структуры Холлидея	53
Комплекс белков ZMM и кроссинговер I типа.....	54
Регуляция кроссинговера	56
Генный контроль сопряженных процессов рекомбинации и синапсиса (построения синаптонемного комплекса)	57
Подробности «выбора» кроссоверного или некроссоверного пути мейотической рекомбинации	59
Горячие и холодные точки двунитевых разрывов ДНК	61
Интерференция кроссинговера.....	63
Рекомбинационные узелки на синаптонемных комплексах и их роль в кроссинговере.....	67
Хиазмы.....	72
Заключение	74

Глава 5. ОРГАНИЗАЦИЯ МЕЙОТИЧЕСКИХ ХРОМОСОМ, ИХ ТРАНСКРИПЦИОННАЯ АКТИВНОСТЬ И ПРОБЛЕМА ВЗАИМНОГО УЗНАВАНИЯ ГОМОЛОГИЧНЫХ ЛОКУСОВ	76
Сравнение физических параметров хромосом в митозе и мейозе	76
Общие закономерности организации мейотических хромосом	81
Транскрипция хромосом в мейозе	82
Проблема взаимного узнавания гомологичных локусов хромосом	86
Заключение	90
Глава 6. ОСОБЕННОСТИ МЕЙОЗА В ХОДЕ ООГЕНЕЗА	92
Дифференцировка оогониев и появление ооцитов и трофоцитов	93
Особенности мейоза в ходе оогенеза	95
Стадия диплотены при солитарном типе развития ооцита	97
Стадия диплотены (диктиотены) при нутриментарном типе оогенеза	102
Кариосфера/кариосома и сайленсинг хромосом в оогенезе	103
I и II деления мейоза в ходе оогенеза	109
Глава 7. МЕЙОЗ И ЕГО ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ У ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ (С.А. Симановский, Ю.Ф. Богданов)	112
Место мейоза в жизненном цикле растений	112
Мужской мейоз в ходе микроспорогенеза	113
Женский мейоз в ходе мегаспорогенеза	114
Краткая история исследования генов мейоза у растений	116
Генетический контроль дифференциации и формирования мейоцитов	118
Генный контроль вступления в мейоз	119
Генный контроль когезии сестринских хроматид	122
Гены формирования фигуры «букета»	124
Мейотическая рекомбинация	125
Ранние гены мейотической рекомбинации	126
Генный контроль спаривания и синапсиса гомологичных хромосом	128
Генный контроль сборки синаптонемных комплексов	129
Гены спаривания и синапсиса хромосом у полиплоидов	131
Освобождение от когезии сестринских хроматид и роль белков-шугошинов	132
Гены вступления в мейоз II	132
Заключение	133
Глава 8. ХРОНОЛОГИЯ МЕЙОЗА (Ю.Ф. Богданов, Н.А. Ляпунова, С.А. Симановский)	135
Часть III. ИЗМЕНЧИВОСТЬ МЕЙОЗА	143
Глава 9. МЕЙОЗ У ДЕЛЯЩИХСЯ ДРОЖЖЕЙ <i>SCHIZOSACCHAROMYCES</i> <i>POMBE</i>	143
Жизненный цикл <i>S. pombe</i>	143
Смена фаз жизненного цикла	144
Необычная профазы I мейоза. «Конский хвост»	147
Ультраструктура клеточных ядер в профазе I	152

Молекулярная организация и ультраструктура линейных элементов	153
Функция линейных элементов, их роль в рекомбинации	156
Глава 10. МЕЙОЗ У НЕМАТОДЫ <i>CAENORHABDITIS ELEGANS</i> — МОДЕЛЬ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ СВЯЗИ СИНАПСИСА ХРОМОСОМ И КРОССИНГОВЕРА	
<i>C. elegans</i> как объект для изучения мейоза	159
Премейотические хромосомы	161
Лептотена и зиготена в «транзитной зоне» гонады	162
Синапсис и построение СК.....	166
Инициация рекомбинации.....	169
Мейотический кроссинговер	170
Особенности событий рекомбинации у <i>C. elegans</i>	171
Пахитена	174
Ремоделирование хромосом в поздней профазе I.....	175
Редукционное деление хромосом в мейозе I.....	177
Заключение. Эволюционный аспект изучения мейоза у <i>C. elegans</i>	177
Глава 11. НЕСТАНДАРТНЫЙ МЕЙОЗ У ДРОЗОФИЛЫ — КЛАССИЧЕСКОГО ОБЪЕКТА ГЕНЕТИКИ	
Общая морфология гонад у дрозофилы.....	179
Начало мейоза: инициация спаривания гомологичных хромосом.....	183
Синаптонемный комплекс у самок дрозофилы.....	183
Кроссинговер, рекомбинационные узелки, хиазмы	187
Хромоцентр	189
Особенности делений мейоза у дрозофилы	191
Заключение	194
Глава 12. АХИАЗМАТИЧЕСКИЙ МЕЙОЗ У САМОК ТУТОВОГО ШЕЛКОПРЯДА <i>BOMBYX MORI</i> И ОСОБЕННОСТИ МЕЙОЗА У ЕГО ПОЛИПЛОИДОВ.....	
Мейоз у диплоидов. Профаза I	197
Метафаза I и анафаза I у самцов	202
Первое деление мейоза и завершение мейоза у самок.....	202
Мейоз у полиплоидов	203
Глава 13. ИНВЕРТИРОВАННЫЙ МЕЙОЗ И ЕГО МЕСТО В ЭВОЛЮЦИИ	
Суть инверсии мейоза	208
Холоцентрические хромосомы.....	208
Инверсия мейоза у растений.....	211
Доказательство эквационного характера мейоза I у <i>Luzula</i>	217
Инвертированный мейоз у <i>Rhynchospora</i> , семейство Cyperaceae.....	218
Инвертированный мейоз у насекомых.....	220
Смешанный тип мейоза у полужесткокрылых насекомых (Hemiptera, Heteroptera).....	224
Решённые и нерешённые вопросы	225

Попытки ревизии представлений об инвертированном мейозе	227
Место инвертированного мейоза в эволюции путей полового размножения	228
Глава 14. КОНСЕРВАТИЗМ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ БЕЛКОВ	
СИНАПТОНЕМНОГО КОМПЛЕКСА	231
Эволюционная загадка белков синаптонемных комплексов и ее решение	236
Самосборка простых белков — принцип построения	
синаптонемного комплекса	241
Часть IV. ЭВОЛЮЦИЯ МЕЙОЗА	246
Глава 15. КОНСЕРВАТИЗМ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЯДЕРНЫХ БЕЛКОВ.	
БИОИНФОРМАТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ.....	246
Сравнение отдельных групп ядерных белков с белками прокариот.....	247
Многообразие белков, формирующих синаптонемные комплексы у эукариот.....	251
Эволюционный консерватизм белков рекомбинации	
и изменчивость мейоз-специфичных белков хромосом.....	254
Глава 16. СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СТРУКТУРНЫХ БЕЛКОВ	
МЕЙОЗА МЕТОДАМИ БИОИНФОРМАТИКИ.....	260
Стратегия поиска белков синаптонемного комплекса	260
Когезины: сравнение мейотических и митотических форм белков.....	262
Мейотические формы пугошинов — протекторов когезии центромер —	
не являются консервативным семейством белков	273
Глава 17. ПРОБЛЕМА ЭВОЛЮЦИИ МЕЙОЗА	
Предыстория мейоза.....	279
Нетрадиционный взгляд на роль кроссинговера в биологической эволюции	283
Исследование мейоза у одноклеточных организмов —	
ресурс для изучения эволюции мейоза.....	284
Реликтовые механизмы мейоза.....	287
Заключение	290
ОБЩЕЕ ЗАКЛЮЧЕНИЕ	291
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	295
ПРИЛОЖЕНИЕ	331
ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ	341
Указатель основных латинских названий	
биологических родов и видов.....	344
Указатель биологических таксонов	
разного ранга выше, чем род	345
Указатель аббревиатур международных	
названий белков и структур ДНК.....	345

Contents

PREFACE	13
Part I. INTRODUCTION TO THE PROBLEM	16
<i>Chapter 1. BIOLOGICAL ROLE OF MEIOSIS, BASIC RULES OF MEIOSIS, AND MATERIAL TO STUDY MEIOSIS</i>	16
Biological role of meiosis	16
Place of meiosis in the life cycles of organisms	17
Main regularities of meiosis	17
Conserved (universal) mechanisms of meiosis	20
Variable mechanisms of meiosis	21
Biological material to study meiosis	22
<i>Chapter 2. A BRIEF HISTORY OF RESEARCH INTO MEIOSIS</i>	24
Part II. CONSERVATION OF MEIOSIS	29
<i>Chapter 3. CANONICAL MEIOSIS</i>	29
Chromosomes in premeiotic interphase and prophase I	30
Metaphase I and anaphase I. Their differences from mitotic metaphase and mitotic anaphase.	38
Segregation of heteromorphic sex chromosomes in meiosis I	40
Meiosis II	40
Conclusions	42
<i>Chapter 4. MEIOTIC RECOMBINATION. CROSSING OVER, CHIASMATA</i>	43
Crossover and nocrossover Recombination Pathways in Meiosis.	
A History of Research.....	44
Two metabolic Pathways of Crossing over	47
Initiation of recombination	49
DNA strand invasion and a D loop	52
Holliday structures	53
Complex of ZMM proteins and type I crossing over	54
Regulation of Crossing over	56
Genetic control of the associated process of recombination and synapsis (synaptonemal complex assembly)	57
Choice between the crossover and non-crossover pathways of meiotic recombination in detail	59
Hot spots and cold spots of double-strand DNA breaks	61
Crossingover interference.....	63
Recombination nodules on synaptonemal complexes and their role in crossing over.....	67
Chiasmata.....	72
Conclusions	74

Chapter 5. ORGANIZATION OF MEIOTIC CHROMOSOMES, THEIR TRANSCRIPTIONAL ACTIVITY, AND THE PROBLEM OF MUTUAL RECOGNITION OF HOMOLOGOUS LOCI	76
Physical parameters of chromosomes compared between mitosis and meiosis	76
Common regularities in the organization of meiotic chromosomes	81
Transcription of meiotic chromosomes	82
The problem of mutual recognition of homologous chromosome loci	86
Conclusions	90
Chapter 6. SPECIFICS OF MEIOSIS IN OOGENESIS	92
Differentiation of oogonia and the origin of oocytes and trophocytes	93
Specifics of meiosis in oogenesis	95
Diplotene in a solitary type of oocyte development	97
Diplotene (dictyotene) in a nutritimentary type of oogenesis	102
Karyosphere/karyosome and chromosome silencing in oogenesis	103
First and second meiotic divisions in oogenesis	109
Chapter 7. MEIOSIS AND ITS GENETIC CONTROL IN ANGIOSPERMS (<i>S.A. Simanovsky and Yu.F. Bogdanov</i>)	112
Place of meiosis in the plant life cycle	112
Male meiosis in microsporogenesis	113
Female meiosis in megasporogenesis	114
A brief history of research into plant meiotic genes	116
Genetic control of meiocyte differentiation and formation	118
Genetic control of entry into meiosis	119
Genetic control of sister chromatid cohesion	122
Genes required for bouquet formation	124
Meiotic recombination	125
Early meiotic recombination genes	126
Genetic control of homologous chromosome pairing and synapsis	128
Genetic control of synaptonemal complex assembly	129
Genes affecting chromosome pairing and synapsis in polyploids	131
Release of sister chromatid cohesion and the role of shugoshins	132
Genes involved in the entry into meiosis II	132
Conclusions	133
Chapter 8. CHRONOLOGY OF MEIOSIS (<i>Yu.F. Bogdanov, N.A. Lyapunova, S.A. Simanovsky</i>)	135
Part III. VARIATION OF MEIOSIS	143
Chapter 9. MEIOSIS IN THE FISSION YEAST SCHIZOSACCHAROMYCES POMBE	143
The <i>S. pombe</i> life cycle	143
Change of life-cycle phases	144
Unusual meiotic prophase I. Horsetail stage	147
Ultrastructure of the cell nucleus in prophase I	152

Molecular organization and ultrastructure of linear elements	153
Function of linear elements and their role in recombination	156
Chapter 10. MEIOSIS IN THE NEMATODE <i>CAENORHABDITIS ELEGANS</i>: A MODEL TO STUDY THE ASSOCIATION BETWEEN CHROMOSOME SYNAPSIS AND CROSSING OVER	
<i>Caenorhabditis elegans</i> as a model to study meiosis	159
Premeiotic chromosomes	161
Leptotene and zygotene in the transition zone of the gonad	162
Synapsis and synaptonemal complex formation	166
Recombination initiation	169
Meiotic crossing over	170
Specifics of recombination events in <i>C. elegans</i>	171
Pachytene	174
Chromosome remodeling in late prophase I	175
Reduction division in meiosis I	177
Conclusions. The evolutionary aspect of research into <i>C. elegans</i> meiosis	177
Chapter 11. NONCANONICAL MEIOSIS IN <i>DROSOPHILA</i>, A CLASSIC MODEL OF GENETICS	
General morphology of the <i>Drosophila</i> gonads	179
Start of meiosis: Initiation of homologous chromosome pairing	180
Synaptonemal complex in female <i>Drosophila</i>	183
Crossing over, recombination nodules, and chiasmata	187
Chromocenter.....	189
Specifics of meiotic divisions in <i>Drosophila</i>	191
Conclusions	194
Chapter 12. ACHIASMATIC MEIOSIS IN FEMALES OF THE SILKWORM <i>BOMBYX MORI</i> AND SPECIFICS OF MEIOSIS IN ITS POLYPLOIDS	
Meiosis in diploids. Prophase I	197
Metaphase I and anaphase I in males	202
First meiotic division and completion of meiosis in females	202
Meiosis in polyploids	203
Chapter 13. INVERTED MEIOSIS AND ITS PLACE IN EVOLUTION	
What is inverted meiosis?	208
Holocentric chromosomes	208
Inverted meiosis in plants	211
Evidence for the equational mode of meiosis I in <i>Luzula</i>	217
Inverted meiosis in <i>Rhynchospora</i> , family Cyperacea	218
Inverted meiosis in insects	220
Mixed type of meiosis in hemipterans (Hemiptera, Heteroptera)	224
Solved and unsolved problems	225
Attempts to revise the views of inverted meiosis	227
Place of inverted meiosis in evolution of sexual reproduction pathways	228

<i>Chapter 14. CONSERVATION AND VARIATION OF SYNAPTONEMAL</i>	
COMPLEX PROTEINS	231
The evolutionary enigma of synaptonemal complex proteins and its solution	236
Simple protein self-assembly as a principle of synaptonemal complex construction	241
Part IV. EVOLUTION OF MEIOSIS	246
<i>Chapter 15. CONSERVATION AND VARIATION OF NUCLEAR PROTEINS.</i>	
A BIOINFORMATICS ANALYSIS	246
Comparison of particular groups of nuclear proteins with prokaryotic proteins	247
Diversity of synaptonemal complex proteins in eukaryotes	251
Evolutionary conservation of recombination proteins and variation of meiosis-specific chromosome proteins	254
<i>Chapter 16. COMPARATIVE BIOINFORMATICS ANALYSIS</i>	
OF STRUCTURAL MEIOTIC PROTEINS	260
Strategy of searching for synaptonemal complex proteins	260
Cohesins: A comparison of meiotic and mitotic protein forms	262
Meiotic forms of shugoshins, which are centromere cohesion protectors, are not a conserved protein family	273
<i>Chapter 17. THE PROBLEM OF EVOLUTION OF MEIOSIS</i>	278
Pre-History of meiosis	279
Nonconventional views of the role that crossing over plays in biological evolution	283
Studies of meiosis in unicellular organisms as a resource to investigate evolution of meiosis	284
Relic mechanisms of meiosis	287
Conclusions	290
CONCLUDING REMARKS	291
LITERATURE	294
SUPPLEMENT	331
SUBJECT INDEX	341
Index of Latin Names of Genera and Species.....	344
Index of Suprageneric Latin Names	345
Index of International Protein and DNA Structures Abbreviations.....	345