

УДК 631.523:635.64

## ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МЕЙ-МУТАНТОВ ТОМАТА

С.В. ИВАНОВА, Л.И. ДОЛГОДВОРОВА, М.В. КИРЦОВА,  
С.В. ЗВЕРКОВА, С.А. ВАРАКИНА

(Кафедра генетики)

Описаны мей-мутации томатов  $as_1$ ,  $as_5$ ,  $as_7$ ,  $dsm$  по морфометрическим показателям цветков и растений в сравнении с фертильными гомо- и гетерозиготами. Впервые использован показатель пыльцеобразующей способности цветков, методика определения которой разработана на кафедре генетики Тимирязевской академии. Показано, что пыльцеобразующая способность мей-мутантов томата в 1,5—2,0 раза ниже, чем у фертильных растений из популяции  $F_2$ . Изучены особенности мейоза у мей-мутантов  $as_1$  и  $dsm$ .

Репродуктивное развитие растений контролируется серией специфических генов, и мейоз является генетически строго детерминированным процессом. Обнаружен целый ряд мутаций, которые останавливают или нарушают нормальный ход мейоза и последовательность развития пыльца на различных стадиях начиная с профазы мейоза в микроспороцитах до стадии зрелых микроспор.

Все разнообразие таких мутаций, выделенных к настоящему времени у разных организмов. И.И. Голубовская [3] соотносит с ключевыми цитогенетическими этапами мейоза: вступление в мейоз, конъюгация гомологичных хромосом, рекомбинация, хиазмообразование, расхождение хромосом, цитокинез, второе деление мейоза.

Поведение хромосом при нормальном мейозе у томатов изучено достаточно подробно, сводка результатов многих исследований и их анализ приводятся в ряде работ [5, 7 и др.].

Известно 43 гена *ms*, вызывающих полную или частичную мужскую стерильность у томата и ряд асинаптических и десинаптических мутаций как у томата, так и у других культур [1—3, 8, 9, 12, 14—16].

Одним из центральных цитогенетических событий по значимости в мейозе является конъюгация (синапис) гомологичных хромосом. Среди генов, контролирующих конъюгацию хромосом, выделяют такие мутации, которые ведут к асинапису или десинапису гомологов. Действие мутантных генов проявляется в наруше-

нии образования синаптонемного комплекса или его преждевременном разрушении, отсутствии хиазм и появлении унивалентов в диакинезе — метафазе I при нормально сформированном синаптонемном комплексе. Следствием таких нарушений может быть случайное расхождение хромосом в анафазе I и образование анеуплоидных микро- и мегаспор, что приводит к частичной или полной мужской и женской стерильности. Гены асинаписиса и десинаписиса влияют на частоту рекомбинации. Однако пока не описано ни одного вида, у которого были бы выделены все типы мей-мутаций, специфические для основных ключевых этапов мейоза, а описание часто имеет фрагментарный характер, поэтому необходимо изучать уже выделенные мей-мутации и индуцировать новые для пополнения коллекций и дальнейшего развития теории генетического контроля мейоза.

### Методика

В качестве объекта исследования были использованы мей-мутанты томата *as<sub>1</sub>*, *as<sub>2</sub>*, *as<sub>3</sub>*, *dsm*, семена  $F_2$  которых были любезно предоставлены Т.П. Лисовской из МолдНИИ экологической генетики. В качестве стандарта служил сорт Марглоб. Работа проводилась в 1993—1995 гг. на кафедре генетики Тимирязевской академии. Растения выращивали в теплице.

Характеристику генеративной сферы давали по 3 кистям с 3 растений. Пыльцеобразующую способность оценивали по одному цветку каждой кисти одного рас-

тения. На 2-м растении определяют морфометрические показатели цветка: число и длину чашелистиков, лепестков, тычинок, пестика; жизнеспособность и фертильность пыльцы, размер пыльцевых зерен.

Определение пыльцеобразующей способности цветков проводили по методике, разработанной на кафедре генетики Тимирязевской академии С.В. Ивановой. Для анализа берут цветки с целыми нелопнувшими пыльниками, препарируют цветок, оставляя одни пыльники, определяют их число и опускают в стеклянную пробирочку (пузырек из-под пенициллина) для подсушивания. Открытый пузырек держат в течение суток (можно и больше) в комнатных условиях или в термостате при температуре 20° С. На следующий день пыльники, не вынимая из пузырька, разрывают и раздавливают пинцетом или препаровальной иглой. Не вынимая пинцет из пузырька, наливают в него 2 мл 1,5% сахарозы, все тщательно размешивают и берут микропипеткой 4 мкл взвешенной смеси.

Микропипеткой работают следующим образом: устанавливают барабан на отметке 40 (что соответствует 4 мкл), делают нажим до первого упора и опускают в сахарозу, отпускают палец, раствор поднимается по наконечнику пипетки примерно на 5 мм и останавливается. Пипетку вынимают из пузырька и каплю переносят на предметное стекло, при этом нажимают до второго упора. На предметном стекле предварительно очерчивают восковым

карандашом (стеклографом) 2 кружка диаметром около 1 см (чтобы капля не растекалась). Каплю накрывают окуляр-микрометром с сеткой (сеткой вниз), предметное стекло помещают на предметный столик микроскопа (объектив 9х, окуляр 7х) и подсчитывают количество пыльцевых зерен челночным способом по рядам начиная с верхнего или нижнего. Такой же подсчет проводят и по 2-й капле. Если разница превышает 50, то берут 3-ю каплю. Два близких результата суммируют и определяют среднее значение, которое умножают на 500 и делят на количество пыльников. В результате получается количество пыльцевых зерен в одном пыльнике.

Жизнеспособность пыльцы определяли по проценту проросшей пыльцы в растворе сахарозы [2], фертильность пыльцы — ацетокарминовым методом [10]. Приготовление препаратов для изучения мейоза проводили по методике, разработанной для томатов [6].

## Результаты

Поскольку рецессивные мей-мутации ( $as_1$ ,  $as_2$ ,  $as_3$ ,  $dsm$ ) сохраняются только в гетерозиготном состоянии, в  $F_2$  выделяли мей-мутанты по фертильности пыльцы. Из популяции  $F_2$  было выделено по 3 мей-мутанта и 3 фертильных растения для изучения генеративной сферы. Необходимо отметить, что доминантные гомозиготы и гетерозиготы фенотипически и по фертильности пыльцы не различались, поэтому для изучения могло быть использовано как гомо-

зиготное, так и гетерозиготное по этому гену растение.

В результате анализа морфометрических показателей было установлено, что рецессивные гомозиготные мей-мутанты не отличаются от гетеро- и гомозиготных фертильных растений по внешнему виду (габитусу, облиственности, форме и окраске листьев, типу соцветий, сочленению цветков, форме и окраске плодов).

Морфология цветков у них была в пределах нормы для томата: 5—6 чашелистиков, 5—6 лепестков, 5—6 тычинок и 1 пестик. Не обнаружено различий по длине элементов цветка между стерильными и фертильными растениями в пределах одной мутации, но наблюдались некоторые различия между разными мутациями, что, вероятно, связано с проис-

хождением мей-мутантов, так как они были выделены из разных сортов. Длина чашелистиков составляла 9,0—12,6 см, лепестков — 9,0—13,4, тычинок — 8—10, пестика — 6,5—10,0 см.

Нами впервые проводилось изучение пыльцеобразующей способности мей-мутантов и фертильных растений томата, и оно показало, что число пыльцевых зерен на один пыльник у них значительно меньше, чем у фертильных растений. Пыльца стерильных растений отличалась от пыльцы сестринских фертильных также и более низкой фертильностью, меньшими размерами и была нежизнеспособна, что говорит о сильном отрицательном влиянии этих мутаций на прохождение микроспоро- и гаметогенеза (табл. 1).

Т а б л и ц а 1

Показатели генеративной сферы мей-мутантов и фертильных растений  
(среднее по 3 цветкам с 3 кистей)

| Тип растения               | Пыльцеобразующая способность, шт. | Фертильность пыльцы, % | Жизнеспособность пыльцы, % | Диаметр пыльцы, мкм |
|----------------------------|-----------------------------------|------------------------|----------------------------|---------------------|
| Фертильное ( $As_1$ -)     | 32938                             | 97,1                   | 55                         | 25,1                |
| Стерильное ( $as_1 as_1$ ) | 14429                             | 1,8                    | 0                          | 19,5                |
| $HCP_{05}$                 | 14432                             | —                      | —                          | 2,02                |
| Фертильное ( $As_3$ -)     | 28083                             | 96,0                   | 80                         | 24,4                |
| Стерильное ( $as_3 as_3$ ) | 16033                             | 0,8                    | 0                          | 18,9                |
| $HCP_{05}$                 | 5521                              | —                      | —                          | 1,17                |
| Фертильное ( $As_6$ -)     | 23500                             | 95,9                   | 25                         | 24,5                |
| Стерильное ( $as_6 as_6$ ) | 15433                             | 0,3                    | 0                          | 20,3                |
| $HCP_{05}$                 | 5413                              | —                      | —                          | 0,40                |
| Фертильное ( $Dsm$ -)      | 24500                             | 95,0                   | 87                         | 24,6                |
| Стерильное ( $dsm dsm$ )   | 15993                             | 0,9                    | 0                          | 18,9                |
| $HCP_{05}$                 | 2685                              | —                      | —                          | 1,31                |

Мейоз у стандарта проходил сравнительно нормально. В диакинезе наблюдали 12 бивалентов. В метафазе I все биваленты выстраивались на экваторе и в анафазе I происходило редукционное деление. В некоторых клетках в анафазе I было обнаружено задерживание бивалентов на экваторе, но такие клетки были единичные. Во 2-м делении отклонений не наблюдалось.

При изучении мейоза у  $as_1$  были обнаружены следующие особенности: лептотена и зиготена проходили нормально. На стадии

пахитены наблюдалась нормальная конъюгация хромосом, но при диакинезе в бивалентном состоянии была только часть хромосом. При анализе метафазы I обнаружены клетки с 12 открытыми бивалентами, однако процент таких клеток был невысок (2,0). В большинстве клеток часть хромосом была в унивалентном, а часть — в бивалентном состоянии (72% клеток). В 26,7% клеток все хромосомы находились в унивалентном состоянии. Наибольшее количество составляли клетки с 5—7 бивалентами (табл. 2 и рис. 1).

Т а б л и ц а 2

Анализ нарушений в метафазе I у  $as_1$

| Вид нарушения                                       | Число клеток | %     | Доверительный интервал ( $p = 0,95$ ), % |
|---|--------------|-------|--|
| Норма ( $2n = 12$ II)                               | 3            | 2,0   | 0,38—4,9                                 |
| $2n = 24$ I   | 40           | 26,7  | 19,9—34,1                                |
| 4 II + 16 I   | 8            | 5,3   | 2,3—9,5                                  |
| 5 II + 14 I   | 22           | 14,7  | 9,5—20,9                                 |
| 6 II + 12 I   | 25           | 16,7  | 11,2—23,1                                |
| 7 II + 10 I   | 25           | 16,7  | 11,2—23,1                                |
| 8 II + 8 I  | 20           | 13,3  | 8,4—19,3                                 |
| 10 II + 4 I   | 7            | 4,7   | 2,4—9,7                                  |
| Всего клеток с открытыми бивалентами и унивалентами | 108          | 72,0  | 64,5—78,9                                |
| Всего проанализировано клеток                       | 150          | 100,0 |  |

Такое различное количество бивалентов в клетке, возможно, обусловлено неодинаковой экспрессивностью гена  $as_1$  в разных условиях, так как бутоны для анализа мейоза собирались в различные дни при разной температуре у нескольких растений. Soost R.K. [16] также наблюдал различное количество бивалентов при разной температуре сбора бутонов у  $as_1$  и  $as_4$  и указывал на то, что уве-

личение температуры приводит к увеличению среднего числа бивалентов на клетку. В среднем на метафазу I мутанта  $as_1$  приходится 5 бивалентов.

В анафазе I (табл. 3) характерным отклонением было отставание унивалентов и их случайное распределение, вследствие чего в телофазе было различное число хромосом на полюсах. Однако не всегда все униваленты распреде-

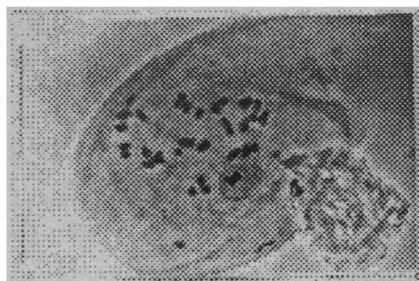


Рис. 1. Метафаза I у  $as_1 as_1$ .

лялись между полюсами, в некоторых клетках они оставались нераспределенными и в телофазе I

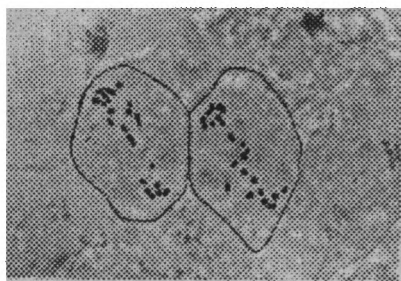


Рис. 2. Анафаза I у  $as_1 as_1$ . Отставание унивалентов.

не включались в ядра, оставаясь в цитоплазме и образуя микроядра (рис. 2).

Т а б л и ц а 3

Анализ нарушений в анафазе I и телофазе I у  $as_1$

| Вид нарушения                            | Число клеток | %    | Доверительный интервал ( $p = 0,05$ ), % |
|--|--------------|------|--|
| <i>Анафаза I</i>                         |              |      |  |
| Нормальное расхождение хромосом          | 3            | 4,3  | 0,82—10,35                               |
| Отставание унивалентов                   | 67           | 95,7 | 89,66—99,19                              |
| Всего                                    | 70           | 100  |  |
| <i>Телофаза I</i>                        |              |      |  |
| Норма                                    | 2            | 3,3  | 0,30—6,00                                |
| Различное количество хромосом на полюсах | 52           | 86,7 | 76,95—94,08                              |
| Наличие микроядер                        | 6            | 10,0 | 3,74—18,88                               |
| Всего                                    | 60           | 100  |  |

Во 2-м делении мейоза характерным отклонением было отставание хромосом. В клетках, где униваленты не распределялись между полюсами, проходило их отдельное деление на хроматиды (рис. 3).

Итак, мей-мутация  $as_1$  вызывает преждевременное разъединение хромосом, а не полное отсутствие синапсиса, что вытекает из ее названия. Наши наблюдения подтверждают данные других ис-

следований [13]. Вследствие этого в диакинезе и метафазе I наблюдают хромосомы в унивалентном состоянии. Последующие отклонения в мейозе приводят к формированию гамет с неполноценным набором хромосом, что и является причиной стерильности пыльцы.

Небольшой процент клеток, где мейоз протекал нормально, по-видимому, и обеспечивает образование у мей-мутантов  $as_1$  некото-

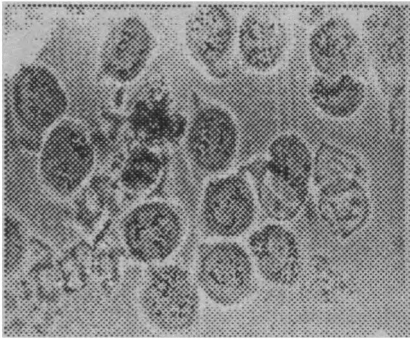


Рис. 3. Метафаза II у  $as_1as_1$ . Видна неравномерность деления генетического материала в мейозе I.

рого количества фертильной пыльцы.

Для мей-мутации  $dsm$  характерны следующие особенности: лептотена и зиготена типичны для томатов. В пахитене проходит нормальное конъюгирование хромосом. Однако анализировать пахитену достаточно сложно, поскольку хромосомы томата в этой стадии еще очень длинные и, кроме того, на световом микроскопе трудно отличить участки с нормальной и нарушенной конъюгацией.

Первые аномалии на цитологическом уровне обнаруживаются на стадии диплотены и диакине-

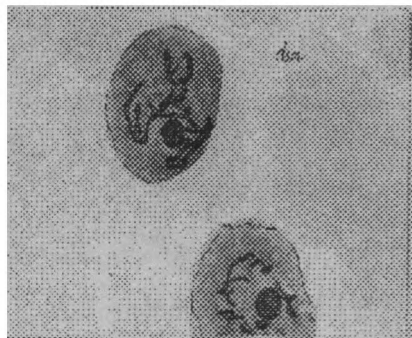


Рис. 4. Пахитена у  $dsm dsm$ .

за. К стадии диакинеза часть гомологов расположены порознь (рис. 4).

При изучении метафазы I были обнаружены униваленты, однако большинство хромосом было в бивалентном состоянии. Биваленты открыты.

В анафазе I у  $dsm$  наблюдали отставание унивалентов и бивалентов, образование мостов (табл. 4). Второе деление шло правильно. Центромеры сестринских хроматид делились в анафазе 2-го деления независимо от того, сколько хромосом находилось на полюсах в 1-м делении мейоза.

Т а б л и ц а 4

Поведение хромосом в анафазе I у  $dsm$

| Вид нарушения                   | Число клеток | %    | Доверительный интервал ( $p = 0,95$ ), % |
|---------------------------------|--------------|------|--|
| Нормальное расхождение хромосом | 50           | 66,7 | 47,33—52,67                              |
| Отставание унивалентов          | 8            | 10,7 | 4,7—18,8                                 |
| Задержка бивалентов             | 10           | 13,3 | 6,5—22,1                                 |
| Образование мостов              | 7            | 9,3  | 3,7—20,6                                 |
| Всего                           | 75           | 100  |  |

При проведении тетрадного анализа у  $dsm$  были обнаружены

полиады (пентады, гексады), но процент таких спорочитов был

ниже, чем у нормальных тетрад (табл. 5). Известно, что и у нормальных растений возможны отклонения при формировании тетрад (диады, триады, пентады и др.). У стандарта был обнаружен 1% аномальных тетрад, у *dsm* — 3%. По-видимому, некоторые микроспоры у *dsm* претерпевают митотические деления, что и приводит к образованию полиад.

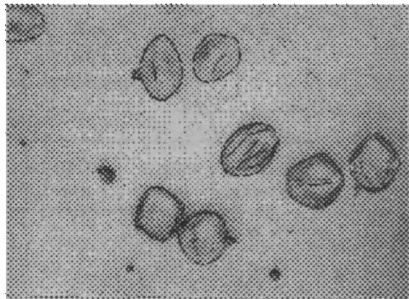


Рис. 5. Стерильная пыльца *dsm dsm*.

Т а б л и ц а 5

Тетрадный анализ у *dsm*

| Типы                       | Число | %    | Доверительный интервал ( $p = 0,95$ ), % |
|----------------------------|-------|------|--|
| Нормальные тетрады         | 582   | 97,0 | 95,5—98,3                                |
| Полиады (пентады, гексады) | 18    | 3,0  | 1,7—4,5                                  |
| Всего                      | 600   | 100  |  |

Для изучения стадий развития пыльцы у *dsm* использовали бутоны различной спелости — зеленые, зелено-желтые, желтые (табл. 6). Было установлено, что чаще происходит формирование одноядерной пыльцы. Ядро у таких пыльцевых зерен просматри-

валось очень слабо, цитоплазма не окрашивалась ацетокармином. У незначительного количества 2-ядерной пыльцы (3%) ядра также окрашивались слабо. Впоследствии происходили разрушение ядер и стерилизация пыльцы (рис. 5).

Т а б л и ц а 6

Анализ развития пыльцы у *dsm* (зелено-желтые бутоны)

| Тип пыльцы   | Число пыльцевых зерен | %     | Доверительный интервал ( $p = 0,95$ ), % |
|--------------|-----------------------|-------|--|
| Одноядерная  | 200                   | 66,7  | 64,6—68,8                                |
| Двухъядерная | 10                    | 3,3   | 1,5—5,5                                  |
| Безъядерная  | 90                    | 30,0  | 27,9—32,1                                |
| Всего        | 300                   | 100,0 |  |

Из данных табл. 6 видно, что в большинстве случаев микрогаметогенез останавливается на стадии одноядерной пыльцы. Возможно, неполноценный набор хромосом в ядрах нарушает ход дальнейшего развития пыльцевых

зерен и приводит к их отмиранию.

Для уточнения отношений между доминантными и рецессивными аллелями мей-мутаций была проведена их гибридизация с сортом Марглоб, получены и изучены гибриды  $F_1$  (табл. 7).



Т а б л и ц а 7

Показатели генеративной сферы растений томата F<sub>1</sub>  
(в среднем по 3 цветкам с 3 кистей)

| Название          | Число        |           |         |          | Пыльцеобразующая способность, тыс. шт | Фертильность пыльцы, % | Число семян в плоде, шт. |
|-------------------|--------------|-----------|---------|----------|---------------------------------------|------------------------|--------------------------|
|                   | чашелистиков | лепестков | тычинок | пестиков |                                       |                        |                          |
| Марглоб           | 5,8          | 5,8       | 5,8     | 1        | 32                                    | 95                     | 50,0                     |
| <u>+</u>          | 5,8          | 5,8       | 5,8     | 1        | 30                                    | 96                     | 40,0                     |
| as <sub>1</sub>   |              |           |         |          |                                       |                        |                          |
| <u>+</u>          | 5,9          | 5,9       | 5,9     | 1        | 28                                    | 94                     | 46,0                     |
| as <sub>5</sub>   |              |           |         |          |                                       |                        |                          |
| <u>+</u>          | 6,0          | 6,0       | 6,0     | 1        | 27,5                                  | 93                     | 67,0                     |
| as <sub>6</sub>   |              |           |         |          |                                       |                        |                          |
| <u>+</u>          | 6,0          | 6,0       | 6,0     | 1        | 26                                    | 95,7                   | Нет данных               |
| dsm               |              |           |         |          |                                       |                        |                          |
| HCP <sub>05</sub> | —            | —         | —       | —        | 17,43                                 | 3,08                   | 25,74                    |

По внешнему виду (габитусу растений, форме листа, типу соцветия, сочленению цветков и др.) гетерозиготы не отличались от Марглоба. Морфология цветков у гетерозигот была в пределах нормы (5—6-членные цветки). По фертильности пыльцы, пыльцеобразующей способности, количеству завязавшихся семян в плодах существенных различий между Марглобом и F<sub>1</sub> не было обнаружено.

Мейоз у F<sub>1</sub> проходил без отклонений. Лептотена, зиготена и пахитена были типичными для томата. В метафазе I наблюдали 12 бивалентов. Нормальное прохождение мейоза и высокая фертильность пыльцы у гетерозигот подтверждают полную рецессивность мутантных генов и спорофитную обусловленность фертильности пыльцы.

## Выводы

1. Мей-мутации (рецессивные гомозиготы по генам as<sub>1</sub>, as<sub>5</sub>, as<sub>6</sub>,

dsm) не отличаются от сестринских фертильных гомо- и гетерозигот по морфометрическим показателям растений и цветков. Только по гену dsm в отличие от других генов проявляется плейотропный эффект в отношении длины тычинок и пестика.

2. Впервые показано, что пыльцеобразующая способность у меймутантов томата в 1,5-2 раза ниже, чем у фертильных растений из популяции F<sub>2</sub>. Гены as<sub>1</sub>, as<sub>5</sub>, as<sub>6</sub>, dsm в гомозиготе обуславливают высокую стерильность и нежизнеспособность пыльцы.

3. Наличие в профазе I у меймутанта as<sub>1</sub> бивалентов и унивалентов позволяет предположить частичную конъюгацию гомологичных хромосом и отнести данную мутацию к частично асинептическим.

4. Мей-мутация dsm является десинаптической, в отличие от as<sub>1</sub> у нее наблюдается большее число бивалентов в диакинезе и метафа-

зе I. Микроспоры в большинстве случаев развиваются до стадии одноядерной пыльцы.

5. Гетерозиготы  $F_1$  по генам  $as_1$ ,  $as_2$ ,  $as_3$ ,  $dsm$  фенотипически не отличаются от обычного сорта-опылителя. Нормальное прохождение мейоза у них подтверждает полное доминирование генов дикого типа.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Бочарникова Н.И., Козлова В.М. Мутантные формы томатов. Кишинев: Штиинца, 1992. — 2. Голубинский И.Н. Биология прорастания пыльцы. Киев: Наукова думка, 1974. — 3. Голубовская И.И. Генетический контроль мейоза. — Автореф. докт. дис., Новосибирск, 1983. — 4. Голубовская И.И. Мейоз кукурузы и мейогены. — В кн.: Цитогенетика зерновых культур. Таллинн, 1990, с. 32—36. — 5. Жученко А.А., Грати В.Г., Андрущенко В.К. Индуцирование хромосомных перестроек и локализация генов, контролирующих некоторые хозяйственно ценные признаки в геноме томатов. — Изв. АН МССР, Сер. биол. наук, 1980, № 4, с. 324—330. — 7.

Косова В.И., Кику В.Н. Цитозембриология томатов. Кишинев: Штиинца, 1986. — 8. Соснихина С.П., Смирнов В.Г., Михайлова Е.И. и др. Мутация частичного асинаписиса. — Генетика, 1992, т. 28, № 3, с. 128—136. — 9. Федотова Ю.С., Коломиец О.Л., Богданова Ю.Ф. Ультраструктурный анализ профазы I мейоза у синаптического мутанта ржи  $Sy = 3$ . — Генетика, 1992, т. 28, № 3, с. 120—127. — 10. Юрцев В.И., Пухальский В.А. Методическое руководство к лабораторно-практическим занятиям по цитологической и эмбриологической микротехнике. М.: ТСХА, 1968. — 11. Mc Cormick S., Smith A. a. oth. Tomato biotechnology, N.Y., 1987, № 4, p. 255—265. — 12. Moens P.B. — Chromosoma, 1964, vol. 15, № 3, p. 231—242. — 13. Moens P.B. — Canad. J., Genetic. Cytol., 1969, vol. 11, № 4, p. 857—869. — 14. Rick C.M. — Hilgardia, 1948, vol. 18, p. 599—633. — 15. Sawney V.K., Bhadula S.K. — Canadian J. of Botany, 1988, vol. 66, № 10, p. 2013—2027. — 16. Soost R.K. — Genetics, 1951, vol 36, № 4, p. 410—434.

Статья поступила 14 марта  
1996 г.

## SUMMARY

Mei-mutations of tomatoes  $as_1$ ,  $as_2$ ,  $as_3$ ,  $dsm$  by morphometric indicators of flowers and plants is described in comparison with fertile homo- and heterozygotes. For the first time the indicator of pollen-producing ability of flowers has been used, the technique of determining this ability having been developed at genetics department of Timiryazev Academy. It is shown that pollen-producing ability in tomato mei-mutants is 1.5-2 times lower than in fertile plants from  $F_2$  population. Specific features of meiosis in mei-mutants  $as_1$  and  $dsm$  have been studied.