



**TURUN
YLIOPISTO**

Matemaattis-luonnontieteellinen
tiedekunta

Univalenttien kromosomien segregatiomekanismit meioosissa

Pinja Kärkäs

Biologia

LuK-tutkielma

Laajuus: 6 op

21.8.2024

Turku

Turun yliopiston laatujärjestelmän mukaisesti tämän julkaisun alkuperäisyys on tarkastettu Turnitin OriginalityCheck -järjestelmällä.

Meioosin eli sukusolujen solujakautumisen tehtävä on muodostaa haploideja gameetteja ituradan diploideista soluista. Meioosin ensimmäisessä jaossa, vähennysjaossa, vastinkromosomit muodostavat bivalentti -rakenteen. Useasti mukana on myös univalentteja, jotka ovat yksittäisiä kromosomeja ilman vastinkromosomeja. Bivalentissa vastinkromosomien välillä tapahtuu tekijäinvaihtoa, joka puuttuu univalenteilta. Vähennysjaossa sekä bivalentit että univalentit segregoituvat toisistaan. Meioosin tasausjaossa eli toisessa jaossa kromosomit jakautuvat ja muodostuu haploidit solut, joista kehittyvät gameetit. Meioosissa vastinkromosomeista muodostuneet bivalentti -rakenteet varmistavat vastinkromosomien säännöllisen segregatian. Kahden univalentin segregoitumisen varmistaa meioosin eri vaiheissa toimivat mekanismit. Tässä tutkielmassa keskitytään univalenttien segregatiomekanismeihin, jotka ovat varmistamassa kahden re-orientoitumattoman univalentin säännöllisen segregatian. Univalenttien asema, molemmissa meioosin jaoissa, on metafasiin tumasukkulassa joko lähellä jakotasoja tai vastakkaisissa pooleissa. Kosketuspariutuminen viittaa univalenttien olevan vierekkäin lähellä jakotasoja ja etäispariutumisessa univalentit ovat vastakkaisissa pooleissa. Univalentteina esiintyy yleensä sukupuolikromosomit eli X- ja Y-kromosomit, mutta muitakin tapauksia on, esimerkiksi m-kromosomit ja B-kromosomit. Segregoitumista on X- ja Y-kromosomin sekä X- ja B-kromosomin välillä tai kahden m-kromosomin ja kahden B-kromosomin välillä. Y-kromosomin puuttuessa X-kromosomi voi segregoitua B-kromosomista, joka on muuttunut Y-kromosomiksi. *Drosophila* -kärpäsiltä on löydetty ovogeneesistä omanlainen segregatiomekanismi nimeltään distributiivinen segregatio. Distributiivinen segregatio perustuu univalenttien kokoon eikä homologiaan eli samankokoiset univalentit segregoituvat varmemmin. Kyseisen segregatian havainnot ovat tulleet geneettisistä kokeista, missä esimerkiksi kaksi X-kromosomia segregoituvat säännöllisesti ilman tekijäinvaihdunnan esiintymistä.

Avainsanat: meioosi, bivalentti, univalentti, B-kromosomit, m-kromosomit, kosketuspariutuminen, etäispariutuminen

SISÄLLYS

| | | |
|-----|---|----|
| 1 | JOHDANTO | 1 |
| 2 | TAUSTAA | 2 |
| 2.1 | Segregaation määräytyminen | 2 |
| 2.2 | Sukkularihmojen vaikutukset segregoitumiseen | 4 |
| 3 | B-KROMOSOMIT | 6 |
| 3.1 | B-kromosomit A-kromosomeiksi | 7 |
| 4 | KOSKETUSPARIUTUMINEN | 9 |
| 4.1 | X- ja Y-kromosomit kosketuspariutumisessa | 10 |
| 5 | ETÄISPARIUTUMINEN | 11 |
| 5.1 | B-kromosomit mukana etäispariutumisessa | 12 |
| 6 | ENSIMMÄISEN ANAFAASIN AIKANA TOIMIVA SEGREGAATIOMEKANISMI | 13 |
| 7 | MEIOOSIN TOISEN JAON SEGREGAATIOMEKANISMIT | 15 |
| 8 | DISTRIBUTIIVINEN SEGREGAATIO | 17 |
| 9 | Y-KROMOSOMIEN EVOLUUTIO | 18 |
| 10 | YHTEENVETO | 19 |
| 11 | LÄHDELUETTELO | 20 |

1 JOHDANTO

Yksilön ituradassa, sukusoluissa, tapahtuu meioosia. Meioosin jakautumisia on kaksi, vähennys- ja tasausjako. Näiden jakautumisen lopputuloksena kromosomimäärä on puolittunut. Meioosin aikana tapahtuu tekijäinvaihduntaa (eng. crossing over), joka tuottaa erilaisia kromosomeja ja tämä tuottaa muuntelua. Tekijäinvaihduntaa tapahtuu ainoastaan silloin, kun vastinkromosomit pariutuvat muodostaen bivalentti -rakenteen. Bivalentissa vastinkromosomien välille muodostuu kiasma tai kiasmoja, jotka vaihtavat genejä vastinkromosomien välillä. Vastinkromosomit ovat useasti bivalentteina metafasiin jakotasossa, jossa sentrosomien muodostamat mikrotubulukset kiinnittyvät kromosomeissa oleviin kinetokoreihin tai sentrosomeihin.

Meioosin ensimmäisessä jaossa, vähennysjaossa, vastinkromosomit segregoituvat eli eroavat toisistaan vastakkaisiin pooleihin ja täten eri tytärsoluihin. Toinen jako, vähennysjako, on mittoosin kaltainen solujakautuminen. Toisen jaon anafaasissa kromosomit jakautuvat toisistaan, jonka tuloksena muodostuu neljä haploidista solua eli gameettia. Jos kromosomit segregoituvat ensimmäisessä jaossa diploidista kromosomiluvusta haploidiksi, sitä kutsutaan prereductioksi (Ueshima & John, 1979). Postreduktiossa kromosomit segregoituvat meioosin toisessa jaossa ja jakautuvat meioosin ensimmäisessä jaossa (Ueshima & John, 1979). Postreduktio on siis päinvastainen prereductiosta.

Meioosin onnistuminen riippuu suurilta osin siitä, segregoituuko kromosomit oikein vai ei. Jos segregoituminen ei onnistu, kromosomimäärä ei puolitu tasaisesti ja syntyneissä tytärsoluissa on eri määrä kromosomeja. Tämä vaikuttaa viimeistään hedelmöitymisvaiheessa, kun kahdella eri gameetilla on eri määrät kromosomeja tai jopa eri kromosomit. Kromosomien segregoitumiseen vaikuttaa myös univalentit. Univalentit ovat kromosomeja, jotka eivät muodosta meioosissa vastinkromosomien kanssa bivalentteja, eikä tällöin kiasmoja (John, 1990). Sukupuolikromosomit eli X- ja Y-kromosomit tai/ja B-kromosomit ovat monilla lajeilla yleiset esimerkit univalenteista (NOKKALA, 1986b; John, 1990). Univalenteilla on erilaisia segregatiomekanismeja, jotka takaavat niiden segregoitumisen. Univalenttien segregatiomekanismit ovat erilaiset kuin bivalenttien segregatiomekanismit ja näkyvät myös erilaisena solujakautumisessa. Näiden lisäksi parittomat kromosomimäärät ja myös parittomat univalenttimäärät tuovat muutoksia meioosiin. Joko pariton määrä edesauttaa tai häiritsee muiden kromosomien ja univalenttien segregoitumista (NOKKALA, 1986b; Nokkala ym., 2003).

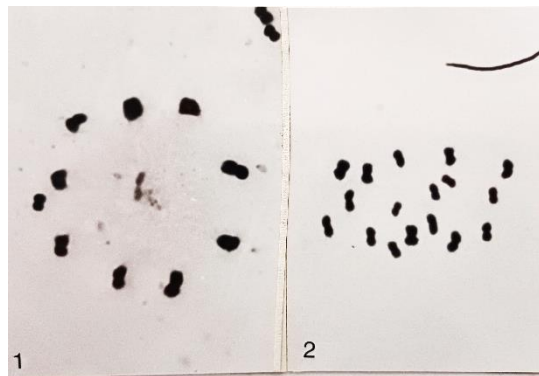
2 TAUSTAA

2.1 *Segregaation määräytyminen*

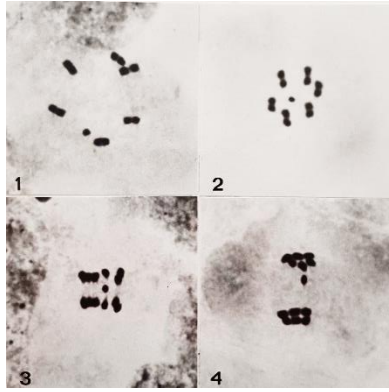
Prometafaasissa bivalenttien kinetokoreihin kiinnittyy sukkularihmat, jolloin kromosomiparit segregoituvat toisistaan vastakkaisiin pooleihin eli niillä on säännöllinen segregaatio. Virheorientaatiota tapahtuu ajoittain, jonka tuloksena vastinkromosomit orientoituvat samaan pooliin. Tällöin toinen kromosomi vastinkromosomeista re-orientoituu vastakkaiseen pooliin. Bivalentit segregoituvat myös preferentiaalisella orientaatiolla, jossa bivalentti on lähempänä toista poolia kuin toista. Tällaisessa asemassa oleva bivalentti on hieman vinossa, jolloin kromosomien kinetokorit eivät ole kohtisuorassa pooleja kohti. Silti vastinkromosomit segregoituvat vastakkaisiin pooleihin. Initiaalinen orientaatio määrää kromosomien segregoitumisen vastakkaisiin pooleihin, mikä on suuressa osassa mukana preferinaalisessa orientaatiossa. (Nicklas, 1974.)

Univalentit ovat joko re-orientoutuvia tai re-orientoutumattomia. Re-orientoitumattoman univalentin initiaalinen orientaatio, joka muodostuu prometafaasin alussa, on univalenttien lopullinen orientaatio, eikä sitä voi sen jälkeen muuttaa (John, 1990; NOKKALA, 1986b, 2008). Toisin kuin bivalentit, jotka re-orientoutuvat, jos niiden initiaalinen orientaatio on monopolaarinen eli orientaatio on samaan pooliin (Nicklas, 1974; John, 1990). Vaikka meioosin aikana monet mekanismit ovat varmistamassa univalenttien segregaation vastakkaisiin pooleihin, mekanismit eivät takaa segregaation menevän aina oikein. Tällöin univalentit voivat joutua samaan pooliin, koska ovat orientoituneet siten ja tätä kutsutaan nondisjunktiksi (John, 1990). Jos initiaalinen orientaatio on mennyt oikealla tavalla, ja prometafaasissa sukkularihmat ovat kiinnittyneet univalenttien sentromeereihin, univalentit kulkevat vastakkaisiin pooleihin eli tapahtuu disjunktio (John, 1990). Segregaation ollessa sattumanvarainen disjunktioilla ja nondisjunktioilla on 50 prosentin todennäköisyys. Kuitenkin ennen lopullista siirtymistä pooleihin eli segregaatiota, alkaa vaihe nimeltään kongressiovaihe. Kongressiovaiheessa kromosomit liikkuvat kohti jakotasoa ja kongressiovaihe päättyy kromosomien ollessa jakotasossa (John, 1990). Vielä ennen metafaasin alkua on metafaasin stabilisoituminen, tarkoittaen metafaasirakenteen kypsymistä, jolloin univalentit liikkuvat jakotason suuntaisesti paikoilleen (NOKKALA, 1986a).

Joskus kromosomit eivät ole metafasisen jakotasossa tasaisesti jakautuneena koko metafasisilevyn alueelle, vaan metafasisilevy on ympyrämäinen eli radiaalinen. Radiaalisessa metafasisissa autosomaaliset bivalentit muodostavat kehän, jonka keskellä sijaitsee univalentit, muun muassa sukupuolikromosomit (kuva 1 ja 2). Radiaalista metafasiaa on löydetty esimerkiksi *Calocoris quadripunctatus* -luteelta meioosin ensimmäisestä jaosta (NOKKALA, 2008). Sukupuolikromosomien (X- ja Y-kromosomien) ja B-kromosomien lisäksi autosomaaliset kromosomit voivat esiintyä univalentteina, kuten *Calocoris quadripunctatus* -luteella on tutkimuksen perusteella huomattu (NOKKALA, 1986a). Kuitenkaan autosomaalisten univalenttien esiintyminen ei ole samankaltainen kuin X- ja Y-kromosomeilla. Nokkala (1986a) totesi tutkimuksessaan mahdollisesta syystä, miksi autosomaaliset kromosomit voivat esiintyä univalentteina. Syynä voi olla, että autosomaalisten kromosomien homologiset kromosomit eivät jostain syystä voi muodostaa bivalenttia, jolloin ne esiintyvät univalentteina metafasisissa.



Kuva 1 1-2. Radiaalisen ja ei-radiaalisen metafasisen erot. 1. Radiaalinen metafasi *Coreus marginatus* (L.) -luteella, jossa autosomaaliset bivalentit ovat muodostaneet kehän, jonka sisällä sijaitsee univalentit. 2. Ei-radiaalinen metafasi *Calocoris quadripunctatus* (Vil.) -luteella, jossa autosomaaliset bivalentit sekä univalentit ovat tasomaisesti. (NOKKALA, 1986a, 2008.)



Kuva 2 1-4. *Acalypta parvula* (Fallén) -kääpiösammalluteen meioosin vaihteita: 1. Prometafaasi I, univalentti X-kromosomi ja autosomaaliset bivalentit kongressoituvat kehälle. 2. Metafaasi I, univalentti X-kromosomi sijaitsee radiaalisen metafaasin keskellä. 3. Varhainen anafaasi I, puolibivalenttien liikkussa kohti pooleja X-kromosomi jää jakotasoon. 4. Telofaasi I, X-kromosomi liikkuu kohti toista poolia. (Grozeva & Nokkala, 2001.)

2.2 Sukkularihmojen vaikutukset segregoitumiseen

Autosomaalisten univalenttien segregatioon, erityisesti metafaasissa, vaikuttaa, miten sukularihmat kiinnittyivät kromosomeihin. Sukkularihmat voivat kiinnittyä kahdella eri tavalla synteelisesti (eng. syntelic) tai amfiteelisesti (eng. amphitelic) (NOKKALA, 1986a). Synteelisessä kiinnittymisessä sisarkinetokoreihin kiinnittyneet sukularihmat ovat samasta poolista. Amfiteelisessä kiinnittymisessä sisarkinetokoreihin kiinnittyy sukularihmat vastakkaisista pooleista. Sukkularihmojen kiinnittymisellä on tärkeä merkitys univalenttien segregaatiossa. Esimerkiksi *Calocoris quadripunctatus* -luteella autosomaaliset univalentit eivät siirtyneet muiden kromosomien mukana vastakkaisiin pooleihin ensimmäisen anafaasin aikana, vaan jäivät jakotasoon pidemmäksi aikaa (kuva 3) (NOKKALA, 1986a). Tähän vaikutti se, että kromosomeihin oli kiinnittynyt sukularihmat amfiteelisesti. Amfiteelinen kiinnittyminen kromosomeihin ei välttämättä vaikuta pelkästään kromosomien jäämiseen jakotasoon, mutta myös kromosomien segregoitumiseen eli liikkumiseen kohti eri pooleja. *Calocoris quadripunctatus* -luteelta on löydetty myös tapauksia, joissa univalentit eivät jakautuneet tasaisesti tytärsoluihin eli molemmat univalentit liikkuvat samaan pooliin anafaasissa (NOKKALA, 1986a).



Kuva 3 1-4. *Calocoris quadripunctatus* (Vil.) -luteen autosomaalisten univalenttien erilaiset käyttäytymiset anafaasissa ja telofaasissa. 1. Anafaasi I, univalentit jäävät jakotasoon autosomaalisten puolibivalenttien liikkua vastakkaisiin pooleihin. 2. Myöhäinen anafaasi I, univalentit liikkuvat kohti vastakkaisia pooleja autosomaalisten puolibivalenttien kanssa. 3. Telofaasi I, univalentit ovat lähellä vastakkaisia pooleja sekä autosomaalisia puolibivalentteja. 4. Telofaasi I, univalentit jäävät jakotasoon ja autosomaaliset puolibivalentit liikkuvat kohti vastakkaisia pooleja. (NOKKALA, 1986a.)

3 B-KROMOSOMIT

B-kromosomit ovat niin sanottuja ylimääräisiä kromosomeja, mutta niitä ei esiinny populaatioiden kaikilla yksilöillä. B-kromosomit eivät myöskään kuulu varsinaisiin lajin kromosomeihin, joita kutsutaan A-kromosomeiksi. A-kromosomit ovat siis ne kromosomit, jotka luokitellaan elion kromosomistoon. Koska B-kromosomit ovat ylimääräisiä kromosomeja yksilöissä, tai joissakin eläin ja kasvilajeissa, ne voivat itsessään jo aiheuttaa muutoksia muun muassa solujen jakautumiseen. Kuitenkin joissain tapauksissa B-kromosomit voivat olla vuorovaikutuksessa A-kromosomien kanssa tai muiden B-kromosomien kanssa. B-kromosomin ollessa vuorovaikutuksessa toisen B-kromosomin kanssa tai A-kromosomin kanssa, on myös oma merkityksensä solun jakautumisen aikana oleviin tapahtumiin. (NOKKALA, 1986b.)

Kaikki B-kromosomit eivät kuitenkaan vaikuta samalla tavalla meioosin vaiheisiin, muihin kromosomeihin tai kromosomien välisiin vuorovaikutuksiin. B-kromosomeja on eri kokoisia ja erilaisia sekä muodoltaan että geeneiltään. Esimerkiksi *Rhinovola aceris* -kempiltä on löydetty eri kokoisia B-kromosomeja eri populaatioista (Nokkala ym., 2000a). *Rhinovola aceris* -kempillä eri kokoisten B-kromosomien lisäksi on huomattu tietyn B-kromosomin erittäin säännöllinen segregoituminen X-kromosomista (Nokkala ym., 2000a). Jotkut B-kromosomit eivät kuitenkaan segregoidu X-kromosomista (Nokkala ym., 2000a). Tämä tarkoittaa sitä, että joissain tapauksissa B-kromosomi valikoi segregoituuko se X-kromosomin kanssa vastakkaisiin pooleihin vai ei.

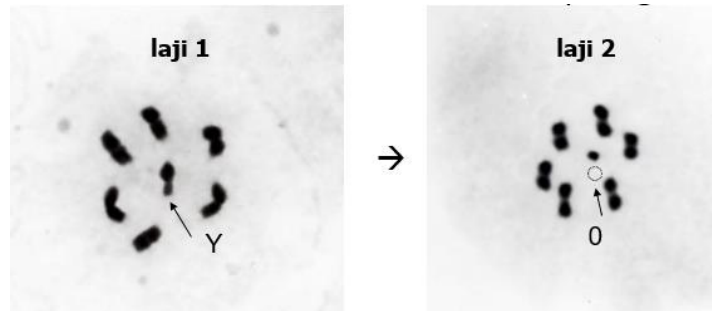
Y-kromosomeja on kahdenlaisia. Joko Y-kromosomi ei sisällä lainkaan X-kromosomissa olevia geenejä, eikä tällöin ole määrittämässä sukupuolta tai Y-kromosomi sisältää X-kromosomissa olevia geenejä ja määrää sukupuolta. Esimerkiksi banaanikärpäsen Y-kromosomi ei määritä yksilön sukupuolta, jolloin X0 yksilö on koiras ja XXY yksilö on naaras. A-kromosomeilla on usein vastinkromosomit, jotka muodostavat kromosomiparin, mutta monilla B-kromosomeilla tätä ominaisuutta ei ole. Tämä ei kuitenkaan tarkoita etteikö, esimerkiksi kahta samanlaista B-kromosomia voi löytää eri yksilöiltä tai jopa samalta yksilöltä.

3.1 B-kromosomit A-kromosomeiksi

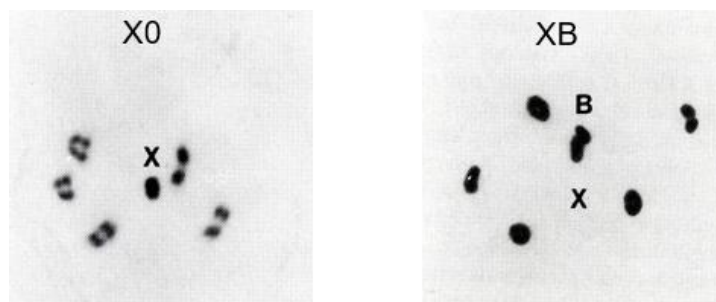
Ylimääräiset kromosomit eli B-kromosomit voivat muuttua kromosomeiksi, jotka ovat olleet ennestään yksilön perimässä. Useasti B-kromosomi ottaa A-kromosomeista Y-kromosomin paikan eli X0-sukupuolikromosomisysteemi muuttuu XY-sukupuolikromosomisysteemiksi. Y-kromosomiksi muuttumisen myötä, B-kromosomi pystyy segregoitumaan X-kromosomista samalla tavoin kuin alkuperäinen Y-kromosomi pystyi. Tällöin B-kromosomin vaikutukset X-kromosomin segregoitumiseen ovat pienemmät eli disjunktion tapahtumisen todennäköisyys on siis hyvin pieni. Jotkut B-kromosomit voivat jopa sisältää X- ja Y-kromosomien segregoitumiseen tarvittavia NOR-geenit, jotka edesauttavat säännöllisessä segregoitumisessa X-kromosomista (Nokkala ym., 2003).

Cacopsylla peregrina -orapihlajakempillä on yleensä X0-systeemi, joka toimii sukupuolenmääräytymismekanismina. Kuitenkin orapihlajakempillä B-kromosomin sisältyminen kromosomistoon on muodostanut kempille XY-sukupuolikromosomisysteemin kaltaisen systeemin, jossa Y-kromosomi on vain morfologisesti mukana (Nokkala ym., 2003). Joillakin kemprien yksilöillä on myös B-kromosomi, joka segregoituu X-kromosomista säännöllisesti lähes 100 prosentin todennäköisyydellä. *Drosophila* -kärpäsiltäkin on löydetty Y-kromosomi, joka on alun perin B-kromosomi (Nokkala ym., 2003). Näiden lisäksi luteilla, muun muassa *Tingis cardui* -ohdakeluteella voi hävitä sukupuolikromosomeista Y-kromosomi, jolloin B-kromosomi voi ottaa vapaan paikan muuttuessa Y-kromosomiksi (kuva 4) (Golub ym., 2022).

B-kromosomin säännöllinen segregoituminen X-kromosomista Y-kromosomin tavoin on mahdollista silloin, kun B-kromosomi on ottanut puuttuvan Y-kromosomin paikan akiasmaattisissa segregatiomekanismeissa. Tällainen vaikutus on huomattu muun muassa *Rhinocola aceris* -vaahterakempillä (kuva 5) (Nokkala & Nokkala, 2004). Aikaisemmissa tutkimuksissa on myös tullut ilmi, että B-kromosomi on voinut kehittyä alun perin Y-kromosomista esimerkiksi *Leiopelma hochstetteri* -sammakolla (Y-kromosomi on tässä tapauksessa Z-kromosomi) (Nokkala ym., 2003). Evoluution vaikutukset voivat siis toimia molempiin suuntiin.



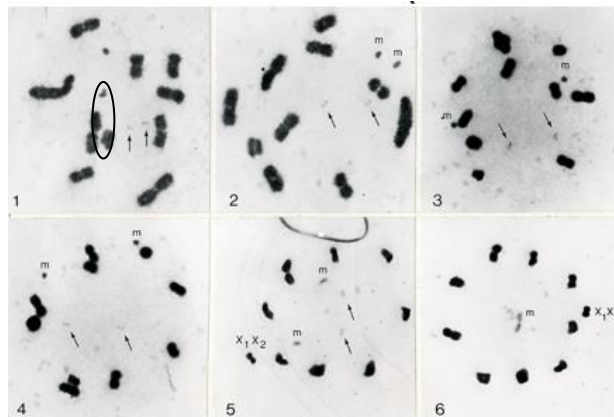
Kuva 4 lajit 1-2. Verkkoluteiden (Tingidae) Y-kromosomin häviämisen vaikutus sukupuolikromosomeihin radiaalisessa metafasisse meioosin ensimmäisessä jaossa. Laji 1. Ohdakeluteen (*Tingis cardui* L.) X- ja Y-kromosomit radiaalisen metafasin keskellä. Laji 2. Kääpiösammalluteella (*Acalypta parvula* Fallén) on XO-sukupuolikromosomisysteemi, jolloin jäljelle on jäänyt X-kromosomi (puuttuva Y-kromosomin paikka on ympyröity). (Grozeva & Nokkala, 2001; Nokkala, 2023.)



Kuva 5. *Rhinocola aceris* (L.) -vaahterakempillä voi esiintyä B-kromosomi XO-sukupuolikromosomisysteemissä. X- ja B-kromosomi voivat muodostaa kosketuspariutuneen parin radiaalisen metafasin keskelle. (Nokkala ym., 2000b.)

4 KOSKETUSPARIUTUMINEN

Kosketuspariutuminen näkyy, kun univalenteilla on ennen segregoitumista stabiili asema radiaalisen metafaasin keskellä molemmilla puolilla jakotaso (NOKKALA, 1986a). Esimerkiksi *Coreus marginatus* -luteella esiintyy m-kromosomi univalenttien kosketuspariutuminen spermatogeneesissä (kuva 6) (NOKKALA, 2008). Kyseisellä luteella olevat univalentit m-kromosomit segregoituvat hieman eri tavalla kuin samalta luteelta löydetty m-kromosomien bivalentti. Kromosomit pariutuvat pakyteenissa, jolloin ne ovat lähellä toisiaan, mutta eivät muodosta kiasmoja keskenään. Univalentit m-kromosomit ovat univalentteina selvästi erillään toisistaan profaasin loppupuolella, diakineesissä, jos univalentit ovat olleet kongressivaiheessa eri puolella solua. Jos ovat olleet samalla puolella solua, ne muodostavat metafaasissa pseudobivalentin, joka ei eroa m-kromosomien bivalentista. Kongressiossa univalentit m-kromosomit liikkuvat kohti jakotaso. Samanaikaisesti bivalentit ja m-kromosomit muodostavat kehän. Metafaasin stabilisoitumisen aikana m-kromosomit kulkeutuvat muodostuneelta kehältä radiaalisen metafaasilevyn keskelle. Metafaasilevyn keskellä univalentit m-kromosomi muodostavat m-kromosomiparin, jossa m-kromosomit ovat jakotason vastakkaisilla puolilla. Ensimmäisessä anafaasissa univalentit m-kromosomit segregoituvat vastakkaisiin pooleihin prometafaasin aikana tapahtuneen initiaalisen orientaation määräämänä. (NOKKALA, 2008.)

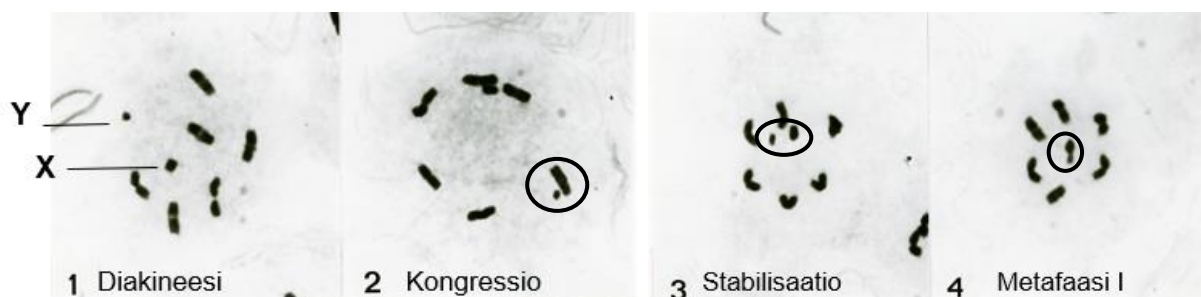


Kuva 6 1-6. *Coreus marginatus* (L.) -luteen univalenttien m-kromosomien liike metafaasiin saakka meioosin ensimmäisessä jaossa. Kuvissa 1-5 olevat nuolet osoittavat sentriolipareja. 1. Diakeneesi, univalentit (ympyröitynä) sekä autosomaaliset bivalentit. 2. Varhainen prometafaasi I, univalentit ovat lähekkäin ja sentrioliparit liikkuvat kauemmas toisistaan. 3. Kongressio, univalentit ovat vastakkaisilla puolilla. 4. Kongression päätyminen, bivalentit ja univalentit muodostavat kehän. 5. Metafaasin stabilisoituminen, univalentit kulkeutuvat kehän keskelle. 6. Metafaasi I, muodostuneen radiaalisen metafaasin keskellä univalentit muodostavat m-kromosomiparin samalla tapahtuen kosketuspariutuminen. (NOKKALA, 2008.)

4.1 X- ja Y-kromosomit kosketuspariutumisessa

Kempeillä tavallisesti esiintyy XO-systeemi (Nokkala ym., 2003). Tästä poikkeuksena esiintyy *Cacopsylla peregrina* -orapihlajakemppi, jonka kaikilla yksilöillä on X- ja Y-kromosomit (Nokkala ym., 2003). Nokkala ym. (2003) pohtivat *Cacopsylla peregrina* -orapihlajakemppin akiasmaattisen Y-kromosomin olevan B-kromosomi alkuperää, koska B-kromosomi segregoituu X-kromosomista erittäin säännöllisesti. Kyseisellä orapihlajakempillä univalentit X- ja B-kromosomit ovat hetkellisesti lähekkäin radiaalisen metafaasin keskellä, jakotasossa, ja lyhyen kosketuspariutumisen jälkeen irtautuvat toisistaan ensimmäisessä anafaasissa.

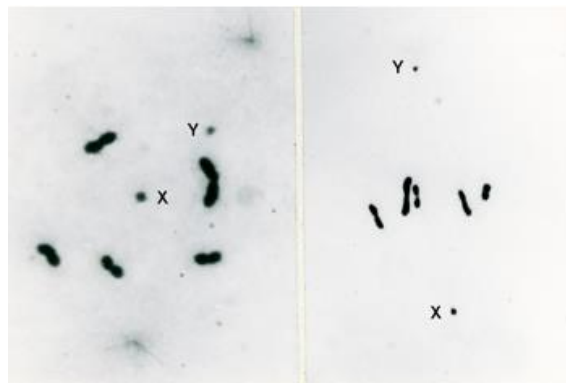
Tingis cardui -ohdakeluteen X- ja Y-kromosomeilla ja m-kromosomeilla esiintyy kosketuspariutumista samalla tavalla kuin *Coreus marginatus* -luteen m-kromosomien kosketuspariutumisessa (kuva 7) (Nokkala S, julkaisematon). Mainitun ohdakeluteen X- ja Y-kromosomit ovat diakineesin aikana tumakalvon pinnalla melko kaukana toisistaan. Metafaasin stabilisointumisen aikana, ne kulkeutuvat lähekkäin keskemälle kohti jakotasoa. Ensimmäisessä metafaasissa nähdään niiden olevan jakotasossa melkein kiinni toisissaan, mutta silti ei tapahdu kiasmojen syntyä eli ne muodostavat pseudoparin. Molemmissa tapauksissa initiaalinen orientaatio tapahtuu prometafaasissa, ja metafaasissa autosomaaliset bivalentit ovat ympyrämuotoisesti eli radiaalisesti m-kromosomien sekä X- ja Y-kromosomien ympärillä.



Kuva 7 1-4. *Tingis cardui* (L.) -ohdakeluteen univalenttien sukupuolikromosomien eli X- ja Y-kromosomien segregatio meioosin ensimmäisessä jaossa. Kuvissa 2-4 sukupuolikromosomit ovat ympyröitynä. 1. Diakineesi, X- ja Y-kromosomit esiintyvät univalentteina. 2. Prometafaasi, univalentit ja autosomaaliset bivalentit kongressoituvat kehälle. 3. Myöhäinen prometafaasi, stabilisaation aikana sukupuolikromosomit liikkuvat kehän keskelle. 4. Metafaasi I, X- ja Y-kromosomi muodostavat ko-orientoituneen kosteuspariutuneen parin radiaalisen metafaasin keskellä. (Nokkala, 2023.)

5 ETÄISPARIUTUMINEN

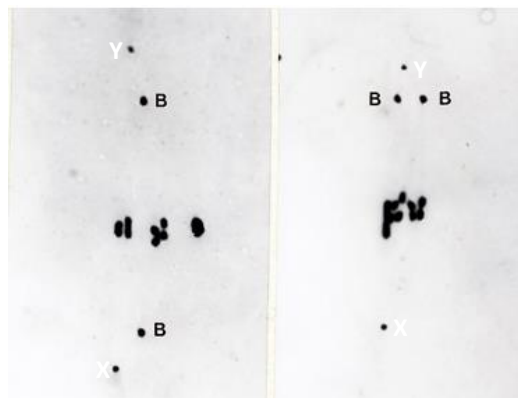
Meioosin ensimmäisen jaon metafaasissa univalenteilla sekä univalenttiparilla voi olla stabiili asema lähellä sukkulan pooleja. Tällainen ilmiö tunnetaan etäispariutumisenä. Etäispariutumisessa univalentit eivät ole lähellä tai kosketuksessa toisiinsa ennen segregoitumista, jolloin voivat olla vastakkaisissa pooleissa (kuva 8). Etäispariutuminen näkyy esimerkiksi *Hemerobius marginatus* -reunuskirvakorennolla, jolla kongressivaiheen lopussa, prometafaasissa, X- ja Y-kromosomit ovat erillään toisistaan lähellä jakotasoa (NOKKALA, 1986c). Kuitenkaan X- ja Y-kromosomit eivät mahdollisesti ole koko aikaa erillisinä univalentteina ennen segregoitumista. Positiivisesti heteropyknoottiset X- ja Y-kromosomit ovat pakyteenissa löyhästi pariutuneina (NOKKALA, 1986c). Sukupuolikromosomit liikkuvat sekä lähemmäksi toisiaan että kohti jakotasoa prometafaasin aikana. Prometafaasin alussa sukkularihmat alkavat muodostua sentrosomeista ja kiinnittyvät univalentteihin. Kongressiossa X- ja Y-kromosomit liikkuvat univalentteina kohti jakotasoa. Metafaasin stabiloitumisen aikana univalentit sukupuolikromosomit kulkeutuvat lähelle vastakkaisia pooleja, jolloin näkyy etäispariutuminen (NOKKALA, 1986c).



Kuva 8. *Hemerobius marginatus* (Steph.) -reunuskirvakorennon meioosin ensimmäisen jaon kaksi eri vaihetta. Diakineesi (vasen), jossa X- ja Y-kromosomit esiintyvät univalentteina. Metafaasi I (oikea), univalentit sukupuolikromosomit ovat vastakkaisissa pooleissa, jolloin etäispariutuminen tapahtuu univalenttien välillä. Autosomaaliset bivalentit pysyvät ensimmäiseen anafaasiin saakka jakotasossa. (NOKKALA, 1986c.)

5.1 B-kromosomit mukana etäispariutumisessa

B-kromosomien univalentit pystyvät meioosin aikana muodostamaan etäispariutumisen samanaikaisesti X- ja Y-kromosomien etäispariutumisen kanssa, mikä on löydetty *Hemerobius marginatus* -reunuskirvakorennolta (NOKKALA, 1986b). Kyseiseltä korennolta on etäispariutumisen lisäksi löydetty kosketuspariutumista B-kromosomin ja X-kromosomin väliltä (NOKKALA, 1986b). B-kromosomien segregatioon sekä samalla sukupuolikromosomien segregatioon vaikuttaa se, miten B-kromosomit ovat jakautumishetkellä. Toisin sanoen ovatko ne bivalentteina vai univalentteina. *Hemerobius marginatus* -reunuskirvakorennolla univalentit B-kromosomit selvästi muuttivat X- ja Y-kromosomien segregatiota, jolloin sukupuolikromosomit eivät segregoituneet kunnolla ja päätyivät samaan pooliin (NOKKALA, 1986b). Täten univalentit B-kromosomit laskevat X- ja Y-kromosomien disjunktioita 76 prosenttiin, jolloin nondisjunktio prosentuaalinen osuus nousee 24 prosenttiin (kuva 9). Nokkala (1986b) pohtii, että univalentti B-kromosomi häiritsee X- ja Y-kromosomien välistä segregoitumista, jolloin sukupuolikromosomeilla havaitaan disjunktioita enemmän. B-kromosomien välistä segregatiota kutsutaan preferentiaaliseksi segregatioksi, jossa segregatio on selvästi yleisempää kuin sattuma edellyttää (Nokkala ym., 2000b).

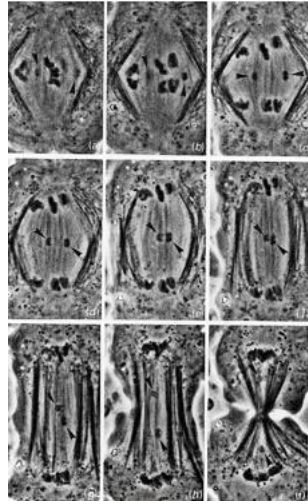


Kuva 9. *Hemerobius marginatus* (Steph.) -reunuskirvakorennon univalenttien B-kromosomien segregoituminen meioosin ensimmäisen jaon metafaasissa. Kahden B-kromosomin univalentin disjunktio (vasen) ja nondisjunktio (oikea). (NOKKALA, 1986b.)

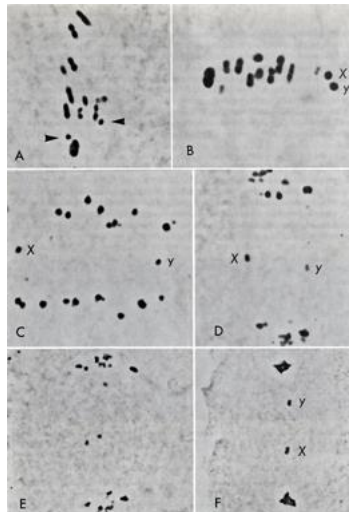
6 ENSIMMÄISEN ANAFAASIN AIKANA TOIMIVA SEGREGAATIOMEKANISMI

Ajoittain meioosin ensimmäisen jaon anafaasissa univalentit eivät segregoidu kuten pitäisi, vaikka ne ovat jo orientoituneet vastakkaisiin pooleihin. Ne jäävät jakotasoon jakautumiskyvyttöminä, kun autosomaaliset bivalentit segregoituvat vastakkaisiin pooleihin anafaasissa. Anafaasin segregatiomekanismit pitävät huolen jakotasoon jääneiden kromosomien segregatiosta, jolloin ne segregoituvat pooleihin telofaasissa. Jakotasoon jääneisiin kromosomeihin kuuluu muun muassa vaaksiaisten ja joidenkin kovakuorilajien X- ja Y-kromosomit, jotka ovatkin yllättävän pitkään jakotasossa (kuva 10 ja 11) (John, 1990). Sukupuolikromosomit segregoituvat anafaasissa vasta silloin, kun autosomien segregatio on päättynyt. X- ja Y-kromosomien segregatio alkaa sillä, että toinen univalenteista alkaa liikkumaan kohti poolia, joka on määrätynyt initiaalisessa orientaatioissa. Jäljelle jäänyt univalentti alkaa liikkumaan kohti vastakkaista poolia vasta, kun ensimmäinen on liikkunut hieman erilleen. Jos jostain syystä molempien univalenttien initiaalinen orientaatio on määrätynyt samaan pooliin, ne alkavat liikkumaan segregatiossa kohti samaa poolia, mutta toinen niistä vaihtaa suuntaa vastakkaiseen pooliin. Univalenttien segregoituminen voi alkaa telofaasissa jopa niin myöhää, että univalentit segregoituvat sytokineesin aikana, kun jakautuvassa solussa on jo muodostunut krouma. (John, 1990.)

Psylla foersteri -kempillä amfiteeliset X- ja B-kromosomit pysyvät jakotasossa anafaasissa, kunnes telofaasin aikana liikkuvat vastakkaisiin pooleihin. *Psylla foersteri* -kempiltä löytyy myös tapauksia, jossa B-kromosomin ja X-kromosomin välinen segregatio on johtanut niiden siirtymisen samaan pooliin. (Nokkala ym., 2000a). Jos X-kromosomi on meioosissa ilman Y-kromosomia, se käyttäytyy anafaasissa hieman eri tavalla kuin Y-kromosomin ollessa mukana. Yleisesti sanoen X-kromosomin ja Y-kromosomin välillä tapahtuu etäis- tai kosketuspariutuminen ennen segregoitumista. Ilman Y-kromosomia, X-kromosomi jää metafasisin jakotasoon pidemmäksi aikaa kuin verrattaessa Y-kromosomin kanssa (Nokkala ym., 2000a). X-kromosomin jäämistä jakotasoon on huomattu Tingidae -verkkoluteilla, joilla ei ole kromosomistosaa Y-kromosomia eli on X0-systeemi (Nokkala ym., 2000a).



Kuva 10. Vaaksiaisen (Tipulidae) univalenttien X- ja Y-kromosomien segregatio ja käyttäytyminen meioosin ensimmäisen jaon anafaasissa. Nuolet osoittavat sukupuolikromosomeja. Anafaasissa autosomaaliset puolibivalentit segregoituvat vastakkaisiin pooleihin ja univalentit jäävät jakotasoon. Puolibivalenttien segregoitumisen päättyessä univalentit segregoituvat vastakkaisiin pooleihin. (John, 1990.)



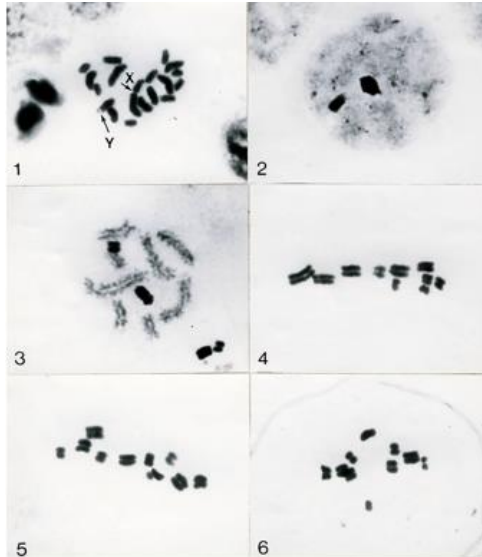
Kuva 11 a-f. Kovakuoriaisen (Coleoptera) univalenttien X- ja Y-kromosomien käyttäytyminen meioosin ensimmäisessä jaossa. A. Diakineesi, sukupuolikromosomit (nuolilla osoitettu) esiintyvät univalentteina. B. Metafaasi I, univalentit ja autosomaaliset bivalentit ovat jakotasossa. C-E. Anafaasi I, univalentit jäävät jakotasoon puolibivalenttien segregoituessa vastakkaisiin pooleihin. F. Telofaasi I, univalentit segregoituvat vastakkaisiin pooleihin. (Smith ym., 1978.)

7 MEIOOSIN TOISEN JAON SEGREGAATIOMEKANISMIT

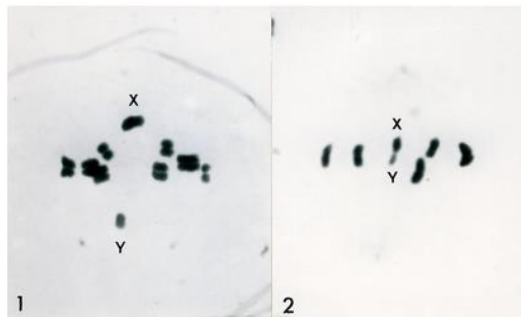
Meioosin toisessa jaossa on muutamia mekanismeja, jotka varmistavat kromosomien segregaaation. Ensimmäinen mekanismeista on anafaasisilta. Anafaasisillan tapauksessa, univalenttien initiaalinen orientaatio vastakkaisiin pooleihin on tapahtunut ensimmäisessä metafasisissa. Ne jakautuvat ensimmäisessä anafaasisissa, jolloin niiden väliin jää nimensä mukainen silta (kromatiinisilta), joka katkeaa solun jakautuessa loppuun telofasisissa (Smith ym., 1978). Kyseisten kromosomien segregatio tapahtuu vasta toisessa jaossa, jota kutsutaan postreduktioksi, jota usein tapahtuu sukupuolikromosomeilla esimerkiksi X- ja Y-kromosomeilla (Ueshima & John, 1979). Näitä tapauksia esiintyy muun muassa nivelkärsäisillä, luteilla ja kovakuoriaisilla (kuva 12 ja 13) (Smith ym., 1978; Ueshima & John, 1979; NOKKALA & NOKKALA, 1984; Nokkala & Grozeva, 2000). Prereduktio jakautuminen on päinvastainen postreduktion jakautumiseen. Tarkoittaen sitä, että prereduktiossa univalentit segregoituvat ensimmäisessä meioosin jaossa ja jakautuvat toisessa jaossa (Ueshima & John, 1979).

Univalenttien segregoituminen meioosin toisessa jaossa voi tapahtua kahdella eri tavalla. Yleisin tapa on kosketuspariutuminen, jota on löydetty *Myrmedobia coleoprata* -sammalhituluteelta ja *Anthocoris nemorum* -lehtoluteelta (NOKKALA & NOKKALA, 1986; Nokkala & Grozeva, 2000). Kyseisillä luteilla X- ja Y-kromosomien välinen kosketuspariutuminen näkyy, kun sukupuolikromosomit ovat radiaalisessa jakotasossa toisessa metafasisissa (NOKKALA & NOKKALA, 1986; Nokkala & Grozeva, 2000). Toisen jaon anafaasin aikana X- ja Y-kromosomit kulkeutuvat vastakkaisiin pooleihin ja sukupuolikromosomien segregoituminen tapahtuu toisen jaon metafasisissa. *Myrmedobia coleoprata* -ja *Anthocoris nemorum* -luteilla univalentit autosomit segregoituivat prereduktionaalisesti, mutta meioosin ensimmäisen jaon metafasin jakotaso ei ole radiaalinen (NOKKALA & NOKKALA, 1986; Nokkala & Grozeva, 2000).

Meioosin toisen jaon vähemmän yleisempi vaihtoehto on kromosomien segregoituminen etäispariutumisen kautta (kuva 13). Etäispariutumista X- ja Y-kromosomien välillä toisessa metafasisissa on löydetty kolmella *Nabis* -suvun luteilla – *Nabis brevis*, *Nabis flavomarginatus* ja *Nabis limbatus*. Myös kyseisillä luteilla esiintyy toisessa jaossa radiaalinen jakotaso. Toisessa metafasisissa X- ja Y-kromosomit kulkeutuvat radiaalisen jakotason keskelle, joita ympäröi autosomaaliset bivalentit. (NOKKALA & NOKKALA, 1984a.)



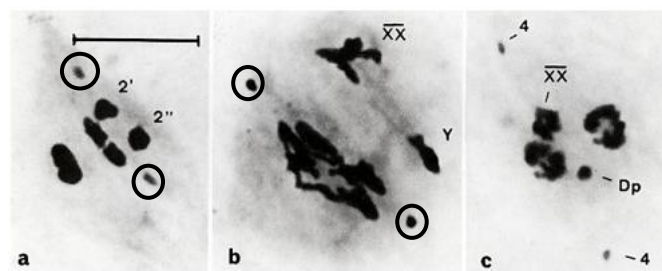
Kuva 12 1-6. *Nabis flavomargiatus* (Sch.) -juovanaskaliluteen X- ja Y-kromosomin käyttäytyminen eri mitoosin ja meioosin vaiheissa. 1. Mitoosin metafaasi, $2n=16 + XY$. 2. Koiraan meioosin diffuusiivaihe, X- ja Y-kromosomit ovat positiivisesti heteropyknoottisia. 3. Kondensaatiovaihe, autosomaaliset bivalentit kondensoituneena ja sukupuolikromosomit heteropyknoottisina. 4. Metafaasi I, bivalenteissa vastinkromosomit sekä X- ja Y-kromosomien sisarkromatidit ovat orientoituneet vastakkaisiin pooleihin. 5. Metafaasi I, yksi heteromorfinen bivalentti muiden autosomaalisten bivalenttien joukossa. 6. Metafaasi II, X- ja Y-tytärkromosomit esiintyvät etäispariutuneina parina. (NOKKALA & NOKKALA, 1984.)



Kuva 13 1-2. Nivelkärsäisen (Hemiptera) univalentit X- ja Y-kromosomit meioosin toisen jaon metafaaseissa. Univalenttien sukupuolikromosomien etäispariutuminen (1) ja kosketuspariutuminen (2) toisen jaon metafaasissa sekä autosomaaliset bivalentit ovat jakotasossa. (Ueshima & John, 1979; NOKKALA & NOKKALA, 1984.)

8 DISTRIBUTIIVINEN SEGREGAATIO

Drosophila melanogaster -banaanikärpäseltä on löydetty univalentteihin liittyvä segregaatio-mekanismi nimeltään distributiivinen segregatio. Distributiivinen segregatio tapahtuu banaanikärpäsen ovogeneesissä, joka varmistaa ei-homologisten, akiasmaattisten, kromosomien säännöllisen segregatian (Nokkala & Puro, 1976; Puro & Nokkala, 1977; John, 1990). Osassa banaanikärpäsen X-kromosomien bivalenteissa ei tapahdu tekijäinvaihduntaa, eikä myöskään missään 4-kromosomien bivalenteissa (Puro & Nokkala, 1977). 4-kromosomien bivalentti - rakenne katkeaa prometafaasin alussa, jolloin 4-kromosomit esiintyvät vierekkäin univalentteina (Puro & Nokkala, 1977). Kummassakin on kuitenkin segregatio säännöllistä ja nondisjunktio on niin harvinaista, että voidaan sanoa sitä ei tapahdu (kuva 14). Toisin sanoen distributiivinen segregatio nostaa säännöllisen segregoitumisen mahdollisuuksia ei homologisten kromosomien välillä tai kahden homologisen kromosomin nondisjunktioita (John, 1990). Jos lisätään kolmas kromosomi X-kromosomien kanssa, esimerkiksi Y-kromosomi, niiden nondisjunktioon prosentuaalinen mahdollisuus nousi 75 prosenttiin. Jos X-kromosomien kanssa samanaikaisesti orientoituu univalentit 4-kromosomit, myös tällöin segregatio ei ole säännöllinen (Puro & Nokkala, 1977). Univalenttien 4-kromosomien segregoitumessa tapahtuu nondisjunktio, mutta X-kromosomien välillä ei. Tässä mekanismissa on vielä paljon kohtia, jotka eivät ole tiedossa. Toisaalta on ajateltu, että kromosentrin muodostus on hyvin tärkeä osa tätä mekanismia, varsinkin, jos se pysyy meioosin ensimmäiseen prometafaasiin asti (John, 1990).



Kuva 14 a-c. *Drosophila melanogaster* -banaanikärpäsen autosomaalisten univalenttien segregoituminen meioosin ensimmäisessä jaossa. Kuvissa a ja b 4-kromosomit ovat ympyröitynä. A. Univalenttien 4-kromosomien säännöllinen segregatio. B. XX-yhdyskromosomien segregatio Y-kromosomista ja univalenttien 4-kromosomien segregoituminen toisistaan vastakkaisiin pooleihin. C. XX-yhdyskromosomien segregatio duplikaatiosta ja univalenttien segregatio. (Puro & Nokkala, 1977.)

9 Y-KROMOSOMIEN EVOLUUTIO

Y-kromosomeissa ei ole paljoa erilaisia geenejä, kun taas autosomeissa ja X-kromosomeissa on hyvin paljon vaihtelua geenien suhteen. Y-kromosomit sisältävät pitkälti vain sukupuolen määräytymiseen liittyviä geenejä, muutamia muita geenejä sekä mahdollisesti toistojaksoja (Bernardo Carvalho ym., 2009). Poikkeuksena on *Drosophila*-kärpäsilta löydetty Y-kromosomit, jotka eivät sisällä sukupuolen määräytymiseen liittyviä geenejä. Carvalho ym. (2009) pohtivat, että Y-kromosomissa yli puolet geneeistä ovat muinaisajasta, jotka ovat myös homologeja X-kromosomista löydettyihin geeneihin. Tämän tapauksen lisäksi samankaltaisuutta on huomattu Y-kromosomin ja autosomien geenien kanssa. Samankaltaisuus on voinut syntyä vaihtoehtoisilla tavoilla. Esimerkiksi *Drosophila melanogaster* -banaanikärpäsen Y-kromosomin muodostuminen on mahdollisesti tapahtunut autosomaalisten geenien dublikaation seurauksena (Bernardo Carvalho ym., 2009). Tai vaihtoehtoisesti on voinut tapahtua muutos Y-kromosomista autosomiksi, mutta tällaista muutosta ei ole havaittu *Drosophila melanogaster* -banaanikärpäsellä vaan muilla lajeilla (Bernardo Carvalho ym., 2009).

Drosophila pseudoobscura -kärpäsellä Y-kromosomin muodostuminen on tapahtunut hieman eri tavalla kuin *Drosophila melanogaster* -banaanikärpäsellä. *Drosophila pseudoobscura* -kärpäsellä on siis luultavammin tapahtunut kahden vaiheinen muutos sukupuolikromosomistossa; peritty Y-kromosomi on muuntunut autosomiksi, jonka jälkeen uusi Y-kromosomi on syntynyt neo-Y-järjestelmästä (Bernardo Carvalho ym., 2009). Carvalho ym. (2009) nostivat myös esiin toisenlaisen lähestymistavan *Drosophila* -kärpästen Y-kromosomien muodostumiseen. Heidän mukaansa on kannattavaa miettiä Y-kromosomin olleen alkujaan B-kromosomi, joka alkoi segregoitua X0-systeemin X-kromosomista.

Tingidae -verkkoluteilla on *Drosophila* -kärpästen lisäksi tapahtunut Y-kromosomin evoluutiota (NOKKALA & NOKKALA, 2008). Yleisesti ottaen luteilla (Heteroptera) on sukupuolikromosomistoinaan joko XY- tai X0-systeemi. Nokkalan ym. (2008) mukaan on vielä epäselvää, kumpi näistä kromosomistoista on alkuperäinen ja kumpi on muuntunut kromosomisto. Kuitenkin on löydetty monia tapauksia myös monista eri heimoista, missä Y-kromosomi on hävinnyt tai sisältyy lajin kromosomistoon, kuten *Dictyonota tricornis* -verkkoluteella (NOKKALA & NOKKALA, 2008). Nokkala ym. (2008) pohtii, että XY-systeemi olisi ensimmäinen eli esivanhemmilta tullut, koska Y-kromosomi voi joissain tapauksissa herkästi hävitä lajin kromosomistosta. Tällöin X0-systeemi olisi seuraus Y-kromosomin häviämisestä.

10 YHTEENVETO

Erilaisia segregatiomekanismeja on useita, joiden kaikkia yksityiskohtia ei varmastikaan ole vielä löydetty. Mekanismit havainnollistavat, ettei meioosi ja kromosomien päätyminen tytär-soluihin ole yksinkertainen prosessi. Osa segregatiomekanismeista on kromosomeille, jotka ovat bivalentteina ja osa univalenteille. Segregatioiden aikana univalenttien välillä tapahtuu erilaisia vuorovaikutuksia, jotka voivat näkyä muun muassa univalenttien erilaisina pariutumisi-
sina tai asemina tumasukkulassa. Pariutumiset eivät ole segregoitumisen syy. Ne ovat tulevan segregatioiden ilmentymiä. Kaikkia segregatiomekanismeja ei voi yleistää kaikkiin lajeihin, koska moni niistä on löydetty tietyiltä lajeilta esimerkiksi *Drosophila* -kärpäsilältä löydetty dis-
tributiivinen segregatio.

Univalenttien segregoitumiseen ja pariutumisiin vaikuttaa muut univalentit meioosin aikana. Esimerkiksi sukupuolikromosomien, X- ja Y-kromosomien, segregoitumiseen vaikuttaa onko mukana yksi vai kaksi B-kromosomia ja ovatko B-kromosomit univalentteina vai muodosta-
vatko ne bivalentin. Monissa tapauksissa X- ja Y-kromosomien säännöllinen segregoituminen voi häiriintyä aiheuttaen esimerkiksi nondisjunktioita tai Y-kromosomin häviämisen kromo-
somistosta. Toisin sanoen erilaisten univalenttien välillä voi olla vuorovaikutuksia, jotka muut-
tavat segregatioiden onnistumista.

Koska kaikki segregatiomekanismit eivät toimi kaikilla lajeilla, ei voi myöskään olettaa kos-
ketus- ja etäispariutumisia esiintyvän kaikilla eri univalenteilla. Pariutumisten vaiheissakin on
huomattu joitakin erilaisuuksia eri univalenttien välillä. Esimerkiksi meioosin ensimmäisen
jaon metafaasissa normaalin metafaasilevyn sijaan metafaasilevy voi olla radiaalinen. Tämä
vaikuttaa univalenttien käyttäytymiseen ennen metafaasia, metafaasissa ja sen jälkeen. Tietysti
metafaasilevyn tapauksessa univalenttien lisäksi myös bivalenttien käyttäytyminen on erilai-
nen, riippuen onko kyseessä oleva metafaasi normaali vai radiaalinen. Kokonaisuutena voidaan
todeta, että meioosissa esiintyvien univalenttien segregatioiden ei tarvitse olla samanlainen jo-
kaisella lajilla. Kunhan segregatio on toimiva ratkaisu, joka johtaa haluttuun lopputulokseen.

11 LÄHDELUETTELO

- Bernardo Carvalho, A., Koerich, L. B., & Clark, A. G. (2009). Origin and evolution of Y chromosomes: *Drosophila* tales. Teoksessa *Trends in Genetics* (Vsk. 25, Numero 6, ss. 270–277). <https://doi.org/10.1016/j.tig.2009.04.002>
- Golub, N. V., Golub, V. B., Anokhin, B. A., & Kuznetsova, V. G. (2022). Comparative Cytogenetics of Lace Bugs (Tingidae, Heteroptera): New Data and a Brief Overview. *Insects*, 13(7). <https://doi.org/10.3390/insects13070608>
- Grozeva, S., & Nokkala, S. (2001). Chromosome numbers, sex determining systems, and patterns of the C-heterochromatin distribution in 13 species of lace bugs (Heteroptera, Tingidae). *Folia Biologica-Krakow*, 49(1–2), 29–41.
- John, B. (1990). *Meiosis*. Cambridge University Press.
- Nicklas, R. B. (1974). CHROMOSOME SEGREGATION MECHANISMS. *Genetics*, 78(1), 205–213. <https://doi.org/10.1093/genetics/78.1.205>
- NOKKALA, S. (1986a). THE MECHANISMS BEHIND THE REGULAR SEGREGATION OF AUTOSOMAL UNIVALENTS IN CALOCORIS-QUADRIPUNCTATUS (VIL) (MIRIDAE, HEMIPTERA). *HEREDITAS*, 105(2), 199–204. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1986.tb00662.x>
- NOKKALA, S. (1986b). The meiotic behaviour of B-chromosomes and their effect on the segregation of sex chromosomes in males of *Hemerobius marginatus* L. (Hemerobidae, Neuroptera). *Hereditas*, 105(2), 221–227. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1986.tb00665.x>
- NOKKALA, S. (1986c). The nonsignificance of distance pairing for the regular segregation of the sex chromosomes in *Hemerobius marginatus* male. (Hemerobidae, Neuroptera). *Hereditas*, 105(1), 135–139. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1986.tb00650.x>
- NOKKALA, S. (2008). The mechanisms behind the regular segregation of the m-chromosomes in *Coreus marginatus* L. (Coreidae, Hemiptera). *Hereditas*, 105(1), 73–85. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1986.tb00645.x>
- Nokkala, S., & Grozeva, S. (2000). Achiasmatic male meiosis in *Myrmedobia coleoptrata* (Fn.) (Heteroptera, Microphysidae). *Caryologia*, 53(1), 5–8. <https://doi.org/10.1080/00087114.2000.10589176>
- Nokkala, S., Grozeva, S., Kuznetsova, V., & Maryanska-Nadachowska, A. (2003). The Origin of the Achiasmatic XY Sex Chromosome System in *Cacopsylla peregrina* (Frst.) (Psylloidea, Homoptera). *Genetica*, 119(3), 327–332. <https://doi.org/10.1023/B:GENE.0000003757.27521.4d>

- Nokkala, S., Kuznetsova, V., & Maryńska-Nadachowska, A. (2000a). Achiasmata segregation of a B chromosome from the X chromosome in two species of psyllids (Psylloidea, Homoptera). *Genetica*, *108*(2), 181–189. <https://doi.org/10.1023/A:1004146118610>
- Nokkala, S., Kuznetsova, V., & Maryńska-Nadachowska, A. (2000b). Achiasmata segregation of a B chromosome from the X chromosome in two species of psyllids (Psylloidea, Homoptera). *Genetica*, *108*(2), 181–189. <https://doi.org/10.1023/A:1004146118610>
- NOKKALA, S., & NOKKALA, C. (1984). Achiasmatic male meiosis in the Heteropteran genus *Nabis* (Nabidae, Hemiptera). *Hereditas*, *101*(1), 31–35. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1984.tb00445.x>
- NOKKALA, S., & NOKKALA, C. (1986). Achiasmatic male meiosis in *Anthocoris nemorum* (L.) (Anthocoridae, Hemiptera). *Hereditas*, *105*(2), 287–289. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1986.tb00675.x>
- Nokkala, S., & Nokkala, C. (2004). Interaction of B chromosomes with A or B chromosomes in segregation in insects. *Teoksessa Cytogenetic and Genome Research* (Vsk. 106, Numerot 2–4, ss. 394–397). <https://doi.org/10.1159/000079317>
- NOKKALA, S., & NOKKALA, C. (2008). The occurrence of the X0 sex chromosome system in *Dictyonota tricornis* (Schr.) (Tingidae, Hemiptera) and its significance for concepts of sex chromosome system evolution in Heteroptera. *Hereditas*, *100*(2), 299–301. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1984.tb00130.x>
- Nokkala, S., & Puro, J. (1976). Cytological evidence for a chromocenter in *Drosophila melanogaster* oocytes. *Hereditas*, *83*(2), 265–268. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1976.tb01591.x>
- Puro, J., & Nokkala, S. (1977). Meiotic segregation of chromosomes in *Drosophila melanogaster* oocytes. *Chromosoma*, *63*(3), 273–286. <https://doi.org/10.1007/BF00327454>
- Smith, S. G. (Stanley G.), John, B., & Virkki, N. (1978). *Animal cytogenetics. Vol. 3, Insecta 5 : Coleoptera* (Bernard John, S. G. Smith, & Niilo Virkki, Toim.). Gebrüder Borntraeger.
- Ueshima, N., & John, B. (1979). *Animal cytogenetics. Vol. 3, Insecta 6 : Hemiptera II: Heteroptera* (Bernard John & Norihiro Ueshima, Toim.). Gebrüder Borntraeger.