

KOÇLARDA SİNAPTONEMA KOMPLEKSİ'NİN HİSTOMORFOLOJİSİ ÜZERİNDE ARAŞTIRMALAR¹

Emel ERGÜN²

Investigations on the histomorphology of synaptonemal complex in the ram

Summary: *The principal aim of this study was to investigate chromosome pairing behaviour by synaptonemal complex analysis in the ram's primer spermatocytes. A modification of the Counce and Meyer microspreading technique for primary spermatocytes was applied. This process was disrupted the cell membranes; the synaptonemal complex was appeared as three parallel threads in a two dimensional image. A tripartite proteinaceous complex had formed along the bivalents. After phosphotungstic acid staining, the lateral elements were stained densely and between them the weaker central element was distinguished. After silver staining, the lateral elements were only stained. In this study, two prophase stages-zygotene and pachytene- were identified. The sex chromosomes started pairing at late zygotene.*

Key words: *Meiosis, ram, synaptonemal complex.*

Özet: *Bu çalışmanın amacı, koçların primer spermatositlerinde sinaptonema kompleksi analizi ile kromozomların eşleşme davranışını incelemektir. Primer spermatositler için Counce ve Meyer'e ait mikroyayma tekniğinin modifikasyonu uygulandı. Bu uygulama ile hücre membranının yapısı bozularak, sinaptonema kompleksi'nin, iki boyutlu olarak üç paralel iplik şeklinde görülmesi sağlandı. Protein yapısındaki bu üçlü kompleks, bivalanlar boyunca şekillenmişti. Fosfotungstik asit boyamasından sonra, lateral elementler yoğun olarak boyandı ve bunların arasında daha zayıf boyanan sentral element ayırt edildi. Gümüş boyamasından sonra ise sadece lateral elementler görüldü. Bu çalışmada, iki profaz aşaması-zigoten ve pakiten- tanımlandı. Seks kromozomları geç zigotende eşleşmeye başladı.*

Anahtar kelimeler: *Koç, mayoz, sinaptonema kompleksi.*

1. Aynı başlıklı doktora tezinden özetlenmiş olan bu çalışma AÜ Araştırma Fonu tarafından desteklenmiştir (Proje no: 95-30-00-11).
2. Yrd. Doç. Dr., KÜ Veteriner Fakültesi, Histoloji-Embriyoloji Bilim Dalı, Kırkkale.

Giriş

Mantardan insana kadar değişik canlılarda kromozom eşleşmesi üzerinde yapılan sitogenetik çalışmaların çoğu, kromozomların morfolojik nitelikleri üzerinde yoğunlaşmış ve sinaptonema kompleksi adı verilen üçlü bir yapının gözlemlerine dayandırılmıştır. (1,18,29).

Sinaptonema kompleksi, iki lateral ve bir sentral elementten oluşur (1,3,23,24,30). Lateral elementler, homolog kromozomların eşleşme yüzeyinde yerleşir (25). Sitokimya ve enzim çalışmaları ile bu elementlerin protein yapısında olduğu gösterilmiştir (2,16,18,19,24). Lateral elementlerde proteinlerle birlikte DNA da bulunur, ama kromatindekinden çok daha düşük konsantrasyondadır; sentral elementte ise DNA yok denecek kadar azdır (18,19).

Sinaptonema kompleksi'ni ilk defa 1956 yılında Moses (17) kerevitte, Fawcett (8) güvercin, insan ve kedi primer spermatositlerinde ince kesitte tanımlamışlardır. İnce kesit tekniği zor ve çok zaman gerektirdiğinden pratik değeri sınırlıdır. Böylece, alışılmış elektron mikroskopik tekniklere alternatif olarak "mikroyayma" adı verilen yeni bir teknik geliştirilmiştir (2,3,18). Tekniğin esası, yüzey geriliminden yararlanarak aköz bir zemin üzerinde mayotik hücrelerin yayılmasına dayanır (2,20). Hücre ile çekirdek membranları parçalanır ve nükleer unsurların üç boyutlu düzeni bozulur. Böylece yayılmış çekirdek materyali içinde spesifik boyanan sinaptonema kompleksleri de iki boyutlu olarak üç paralel iplik şeklinde görülür (21,22,27).

Kompleks'in yapılarını göstermede kullanılan tekniklerin çoğu, bu elementlerin immunositokimyasal nitelikleri ile boyanma özelliklerine dayandırılır. Bu amaçla etanollü fosfotungstik asit (PTA) ve gümüş impregnasyonundan yararlanılır. Formol tespitinden sonra PTA ile boyanan spermatositlerdeki sinaptonema kompleksleri'nin lateral elementleri, homojen olarak görülür; sentral element ise zayıf boyanır (27,29).

Lateral elementler ve nükleolus organizatörleri (NOR) gümüşleme ile de boyanırlar (29,30). Eksenler üzerinde gümüşün birikimi granüler tarzdadır. Sentral element bu teknikle görülmez (6,18).

Leptotenin sonunda ve zigotenin başlangıcında homolog kromozomlar arasında sinapsis başlar ve lateral elementler biraraya gelir (15). Erken zigoten, otozomal kromozomların tam olarak sinaps yapmaması ile karakterizedir. Geç zigoten çekirdeği, daha ilerlemiş bir sinaps ile karakterizedir (10,11). Pakitende sinaptonema kompleksi tüm uzunlukları boyunca, kardeş olmayan iki kromatit'in homolog DNA segmentlerini birleştirerek fermuar şeklinde kesintisiz ilerler (27,29). Bunun sayısı otozomların haploid sayısına karşılıktır (18,20).

Mayotik hücre bölünmesi sırasında meydana gelen ikinci önemli olay, genetik rekombinasyondur (2,19,23). Sinaptonema kompleksi boyunca, rekombinasyonu katalize eden multienzim kompleks yerlerini gösteren rekombinasyon nodülleri bulunmaktadır (23). Erken rekombinasyon nodülleri, zigotende kromozomlar eşleşmeye başladığı zaman bulunurlar (4,23). Sinapsisin başlangıç yerlerinde bunların varlığı, homolog kromozomların eşleşmesinde rol oynadıklarını gösterir (7,23,28). Geç rekombinasyon nodülleri, pakitende kromozomlar tamamen sinaps yaptığı zaman bulunurlar. Pakitendeki bir rekombinasyon nodülü, krosing over'ın gerçekleştiği yeri gösterir (23,27).

Memeli seks kromozomları gametogeneziste seksüel dimorfizm gösterir. Oogeneziste X kromozomları bütünüyle eşleşir ve rekombinasyona katılır. Oysa spermatogeneziste, heteromorfik ve büyük bir kısmı homolog olmayan X ve Y kromozomlarının eşleşmesi ve rekombinasyonu spesifik bir alanda sınırlandırılmıştır. X ve Y kromozomları arasındaki bu segmente pseudotozomal bölge (PAR) adı verilir (5,13). Eşleşme ve krosing over, bu homolog segmentte meydana gelir (12).

Pakiten mayotik profazda uzun bir aşamadır. Bu zaman içinde spermatositler ve özellikle XY kromozomları bir takım morfolojik değişiklikler geçirirler (6,19,25,26). X ve Y farklılaşmaları, ilerleyen yapısal karmaşıklığa göre gruplandığı zaman bir dizi şekillendirir. Bu morfolojik tiplere göre zigoten ve pakitenin alt aşamalarını tanımlamak mümkün olur (10,13,21,25,27). XY çiftindeki değişiklikler türe özgüdür (21). Araştırmacılar tarafından bu konuda farklı kriterler sunulmaktadır (5,12).

Bu çalışmada koç spermatositlerinde, sinaptonema kompleksi anomalilerinin tanımlanması için bir standart geliştirebilme gayretiyle, ışık ve elektron mikroskop düzeyinde normal sinaptik dönem ve otozomal kromozomlar ile XY kromozomlarının aşamaya bağlı olarak şekillenen farklılaşmaları araştırılmıştır.

Materyal ve Metot

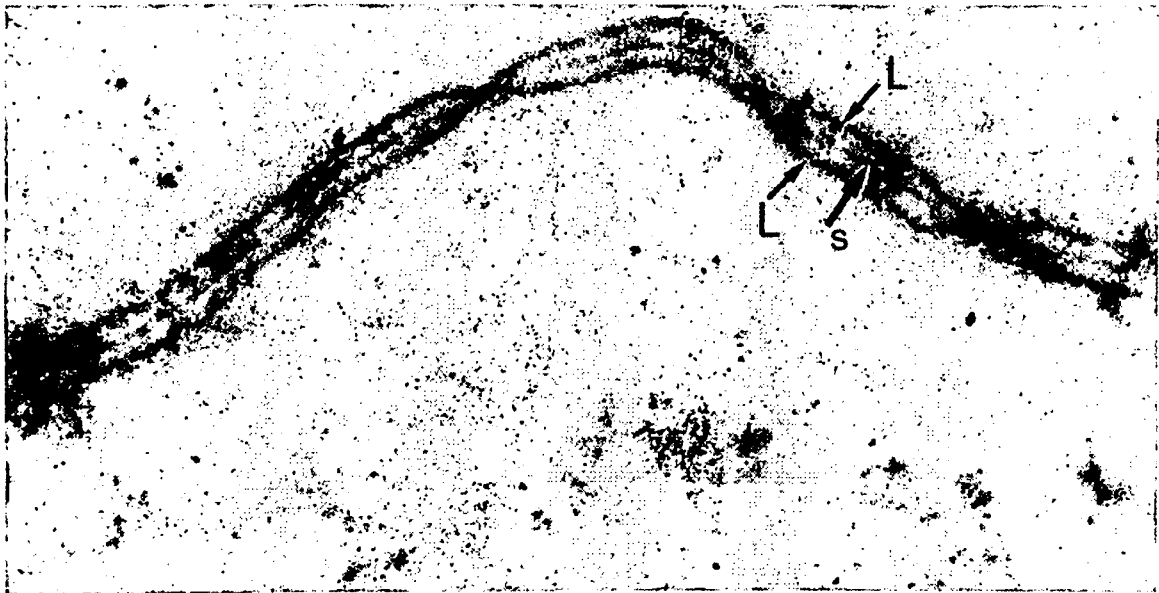
Çalışma için gerekli materyal, Ankara Et ve Balık Kurumu ile Sincan Belediyesi mezahalarından sağlandı. Araştırmada, puberteye ulaşmış çeşitli yaş gruplarından 25 koçun testisleri materyal olarak kullanıldı.

Sinaptonema kompleksi'nin elektron mikroskopik olarak incelenmesi amacıyla testis parçaları Hank's dengeli tuz solüsyonuna aktarıldı. Counce ve Meyer'e (3) ait mikroyayma yönteminin modifikasyonu ile hazırlanan ve etanolü fosfotungstik asit (PTA) ile boyanan preparatlar Carl-Zeiss EM 9S-2 model transmission elektron mikroskobunda incelendi.

Sinaptonema kompleksi'nin ışık mikroskobunda incelenmesi amacıyla aynı şekilde testis parçaları Hank's dengeli tuz solüsyonuna alındı. Boyama için, Howell ve Black'in (9) kolloidal gümüş tekniği uygulandı.

Bulgular

Mikroyayma tekniğinin uygulanması sırasında, testis dokusunun tiftiklenmesi ile hücreler patlatıldığında ve yayma medyumunun yüzeyine değdirilmek suretiyle aktarıldığında, yüzey gerilimi değişikliklerinden dolayı, farklı çaplarda yayılan primer spermatosite ait çekirdek materyali görüldü. Membranların lize olmasıyla şekillenen nükleoplazma uniform, yoğun boyanmış bir zemin oluşturdu. Bu şekilde yayılmış çekirdek materyalinde sinaptonema kompleksi iki lateral ve bir sentral



Şekil 1. Bir sentral element (s) ve daha yoğun boyanmış iki lateral elementten (L) oluşan sinaptonema kompleksi. PTA.x 27708.

Figure 1. The synaptonemal complex consists of a central element (s) and densely stained two lateral elements (L).PTA.x 27708.

elementten oluşan üç paralel iplik biçiminde görüldü (Şekil 1 L,s).

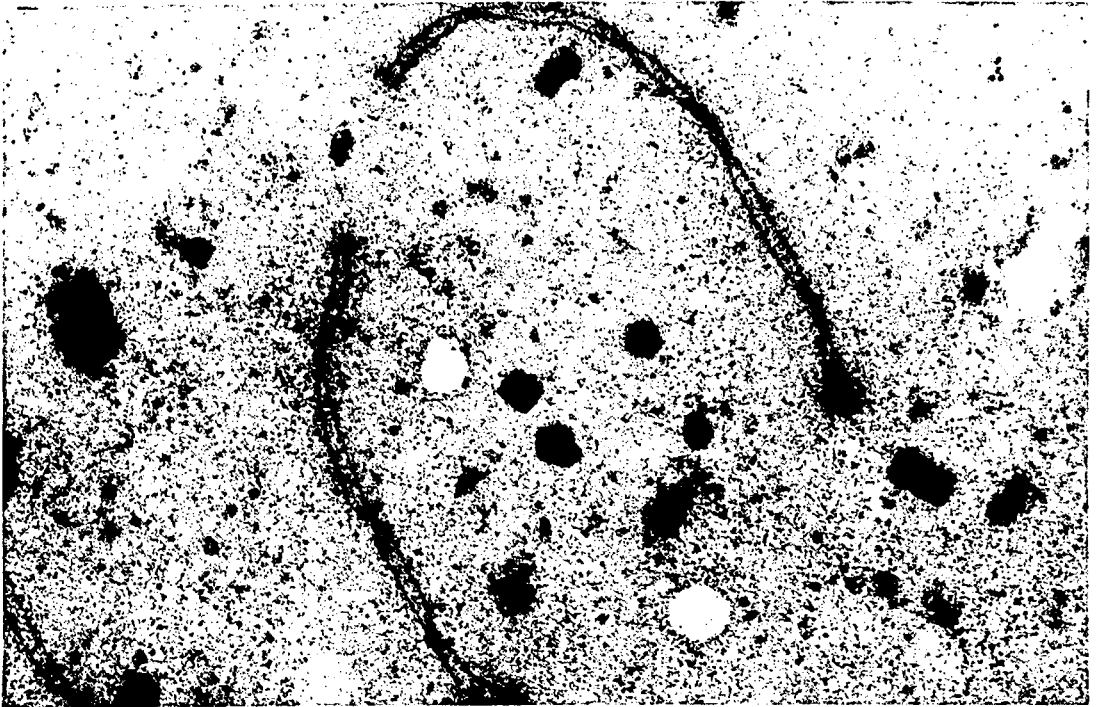
Etanollü fosfotungstik asit boyamasından sonra lateral elementler sentral elementten daha yoğun gözlendi (Şekil 1). Bu boyaya hem lateral hem de sentral element pozitif yanıt verirken, gümüş nitrat ile sadece lateral elementler boyandı. Eksenler üzerinde gümüşün birikimi granülerdi (Şekil 2).

Hücre populasyonunda profaz aşamalarından zigoten ve pakiten görüldü. Ototomal kromozomların eşleşme durumuna göre, zigotenin iki alt aşaması tanındı. Erken zigotende bivalan kromozomlar sinapsise başladı, ancak eşleşmemiş lateral elementler (aksiyal elementler) çoğunlukta idi (Şekil 3 ok başları). Ancak, bu aşamada seks kromozomları, otosomal kromozomlardan ayırt edilemedi. Homologların eşleşmesinde rol oynadığı ileri sürülen erken rekombinasyon nodülleri de görüldü (Şekil 3 oklar).

Geç zigoten çekirdeği ise otozomların ilerleyen sinapsisi ile karakterizydi (Şekil 4). Erken zigoten aşamasında XY çifti ayırt edilememesine karşın, geç zigotende XY'nin homolog bölgeleri arasında sinapsis belirgindi (Şekil 4 X,Y).

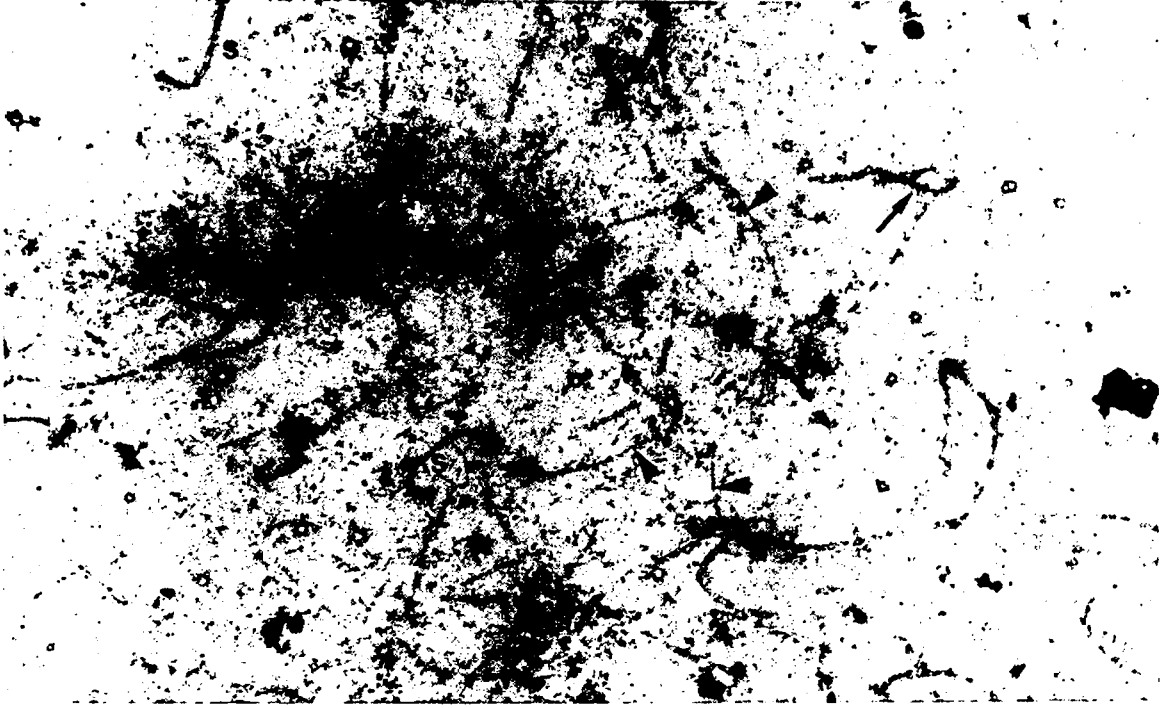
Mikroyayma tekniği kullanılarak gümüşün lateral elementlerde biriktiği elektron mikroskopta olduğu gibi ışık mikroskopunda da görüldü (Şekil 5).

Pakiten aşamasındaki pek çok spermatositte tüm otosomal kromozomlarda uzunlukları boyunca sinaptonema kompleksi şekillenmişti (Şekil 6). Sinaptonema kompleksi karyotipi, $2n=54$ diploid sayı ile, bir çift seks kromozomu (XY), 3 submetasentrik çift ve 23 akrosentrik otosomal bivalandan oluşmuştu. Bütün preparatlarda özellikle 3 submetasentrik kromozom çifti uzunluğu, submedian kinetokorları (Şekil 6 oklar) ve NOR (Şekil 6 n) taşıma durumu ile dikkati çekti. NOR'lar sinaptonema kompleksleri'nin uçlarına tutunmuştu.



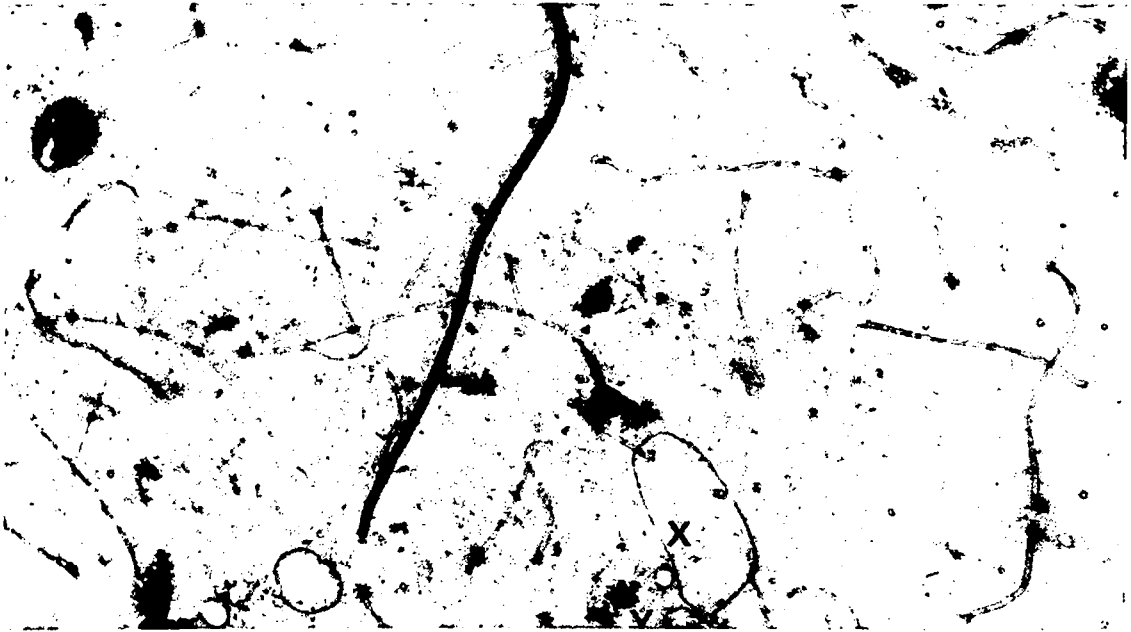
Şekil 2. Sinaptonema kompleks'lerinde sadece lateral elementler granüler tarzda pozitif reaksiyon göstermekte. Gümüş nitrat.x 11250.

Figure 2. The only lateral elements showed granular positive reaction in the synaptonemal complexes. Silver nitrate.x 11250.



Şekil 3. Erken zigotende aksiyal elementler (ok başları), eşleşmiş bivalanlar (s) ve erken rekombinasyon nodülleri (oklar) görülmekte. PTA. x 3428.

Figure 3. The axial elements (arrow heads), synapsed bivalents (s) and early recombination nodules (arrows) in the early zygotene. PTA. x 3428.

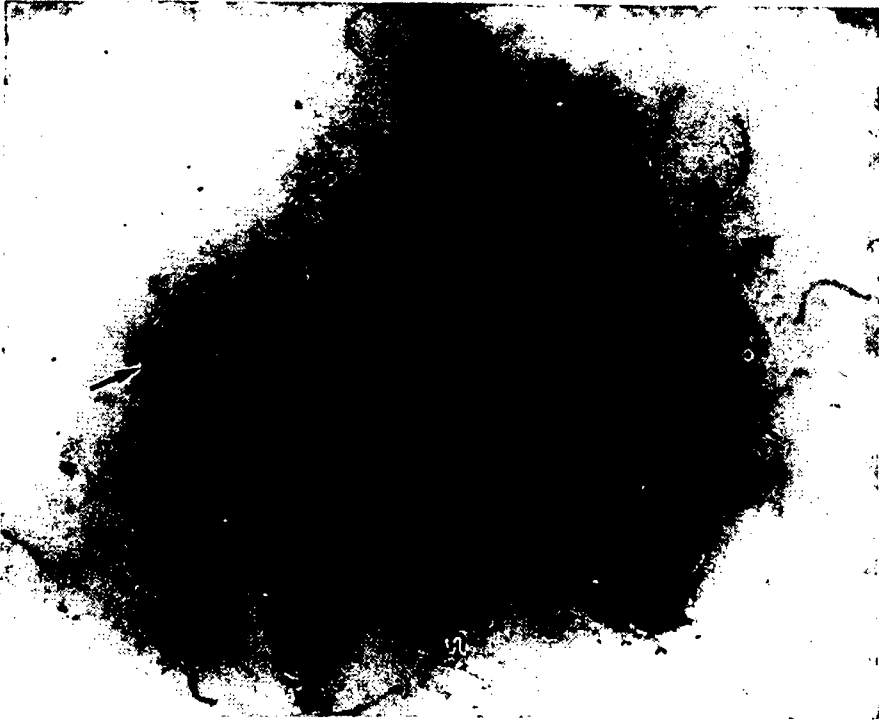


Şekil 4. Geç zigotende bivalanlar ve seks kromozomları (X,Y) görülmekte. PTA. x 4628.

Figure 4. The bivalents and the sex chromosomes (X,Y) were seen in the late zygotene. PTA. x 4628.



Şekil 5. Sinaptonema kompleksi'ni oluşturan lateral elementler (ok). Gümüş nitrat.x800.
Figure 5. The lateral elements of the synaptonemal complex (arrow). Silver nitrate.x 800.



Şekil 6. Otozomal kromozomlar normal bir sinaptonema kompleksi yapısında ve üç submetasentrik çiftin kinetokorları (oklar) ile NOR bölgeleri (n) görülmekte.PTA.x 2750.
Figure 6. The autosomal chromosomes showed a normal synaptonemal complex structure and the kinetochores of 3 sub-metacentric pairs (arrows) and nucleolus organiser regions (NOR) (n) were seen. PTA.x 2750.

Primer spermatositler, otozomal kromozomların sinaptik durumuna ve XY çiftinin morfolojisine göre profaz alt aşamalarına ayrıldı. Otozomal bivalanlar aynı uzunluktaki homologlar arasında tam bir sinapsis gösterirken, X ve Y kromozomları bir uçta eşleşmiş, eşit uzunlukta olmayan iki kromozom olarak tanımlandı. X ve Y'nin farklı olan uzunlukları, bunları tanımlamak için güvenilir bir kriter oldu. X ve Y kromozomlarının eşleşmemiş eksenleri ise pakitenin başından sonuna kadar morfolojik değişiklikler geçirdi. Seks kromozomu eksenlerinin sinapsisi, desinapsisi ve morfolojik farklılaşması ile geç zigoten ve pakitende seks bivalanının 5 tipi tanımlandı.

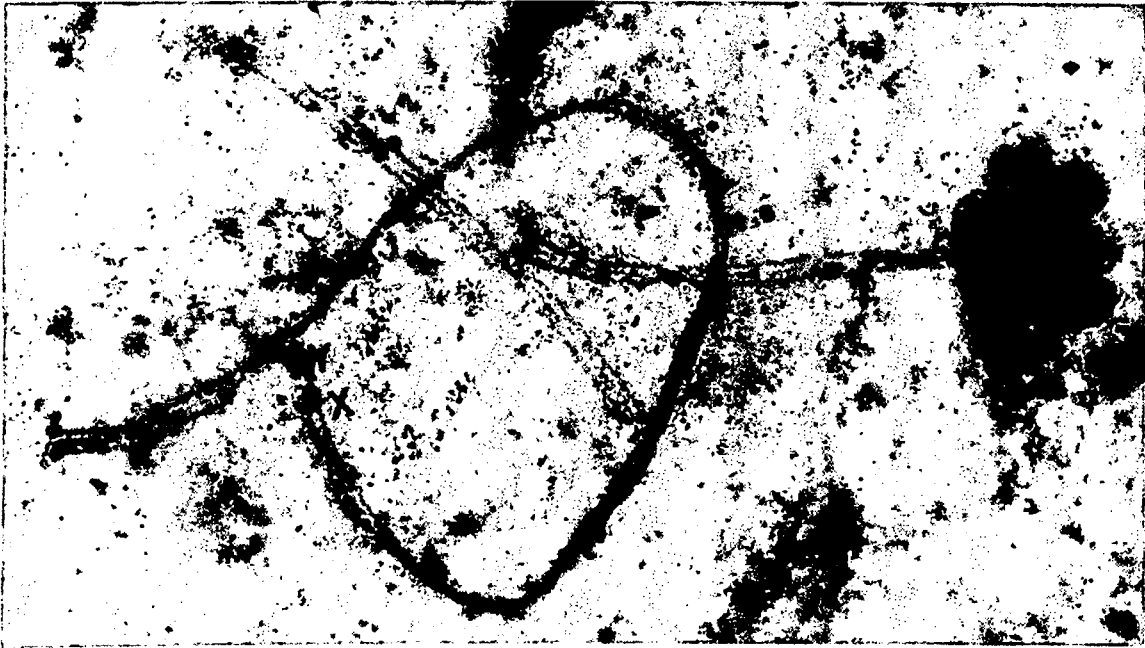
Tip 1 seks bivalanı geç zigotende meydana geldi (Şekil 4 XY). Bu aşamada otozomlar henüz eşleşmeyi tamamlamamışken, X ve Y eksenleri arasında sinaptonema kompleksi mevcuttu. Y'nin toplam uzunluğunun yaklaşık %50'si X ile eşleşti ve bu alt aşamada seks kromozomlarının eşleşmemiş lateral elementleri herhangi bir farklılaşma göstermedi.

Tip 2'de X ve Y eksenleri arasında sinapsis maksimum uzunluğa ulaştı (Şekil 7). Tip 3 X ve Y kromozomunun desinapsisi ile karakterize oldu. Sinaptonema kompleksi tip 2'den daha kısaydı (Şekil 8). Tip 4 XY çiftinde sinaptonema kompleksi mevcut değildi (Şekil 9 yıldız), uç uca bir ilişki sözkonusuydu. Tip 5 XY çiftinde ise eksenlerde bölünmeler, dallanmalar gözlemlendi (Şekil 10). XY'nin eşleşmemiş segmentlerinin, pakitenin ilerleyen aşamalarına bağlı olarak görünümü ve boyutları değişti. X ve Y eksenlerini ayırt etmek zordu.

Tartışma ve Sonuç

Homolog kromozomların eksenlerini meydana getiren, iki lateral ve bir sentral elementten oluşan sinaptonema kompleksi'nin genel yapısı pek çok organizmada önemli ölçüde benzerdir (1,3,23,24,30).

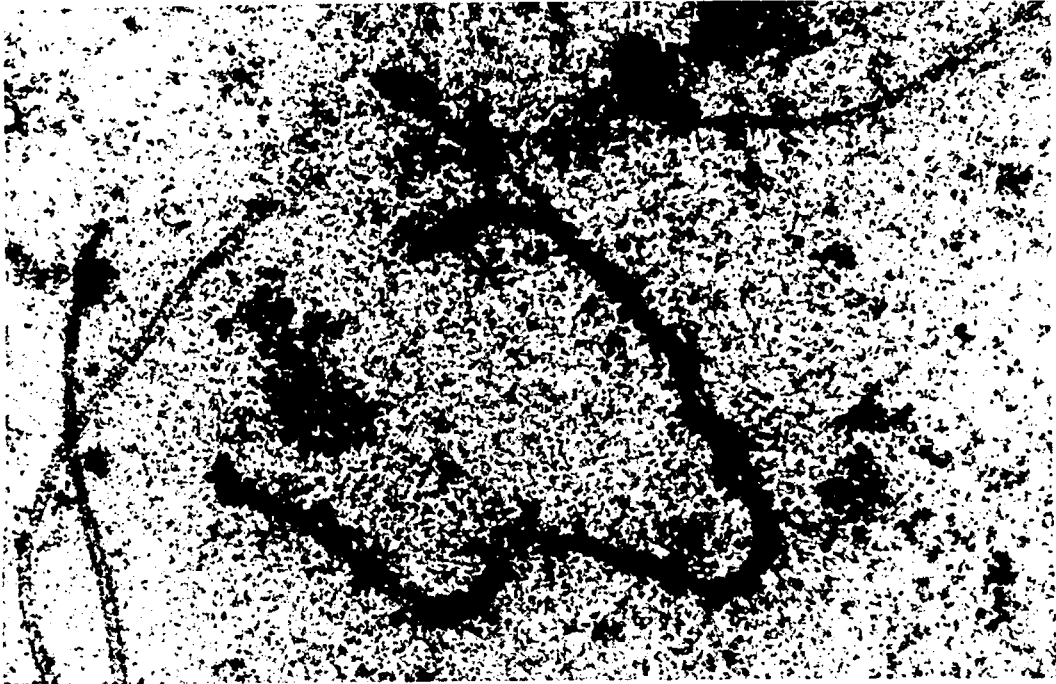
Sinaptonema kompleksi, protein yapısındadır (2,16,18,19,24). Sitokimyasal reaksiyonlar sentral bölge proteinlerinin lateral element proteinlerinden farklı olduğunu göstermiştir (6,29,30). Bu çalışmada, bir protein



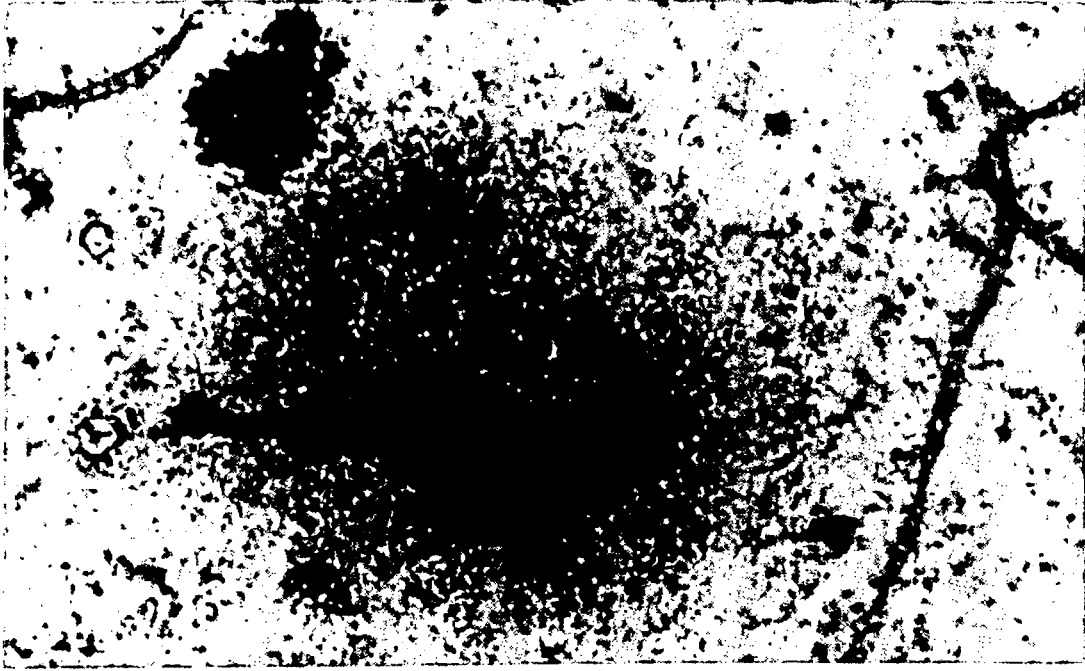
Şekil 7. Tip 2 XY kromozomu. PTA.x 13500.
Figure 7. Type 2 XY chromosome. PTA.x 13500.



Şekil 8. Tip 3 XY kromozomu. PTA.x 13500.
Figure 8. Type 3 XY chromosome. PTA.x 13500.



Şekil 9. Tip 4 XY çiftinde uç uca ilişki (yıldız). PTA.x 10500.
Figure 9. End to end association in the type 4 XY pairs. (asterisks). PTA.x 10500.



Şekil 10. Tip 5 XY çifti eksenlerindeki dallanmalar. PTA.x 12300.
Figure 10. Branches in the type 5 XY pair'axes. PTA.x 12300.

boyası olan fosfotungstik asite hem lateral hem de sentral elementler pozitif yanıt verirken, gümüş nitrat ile sadece lateral elementler boyanmıştır. Moses'e (18) göre gümüşün sentral bölgede görülememesi, burada DNA'nın olmadığını gösterir.

Bu alanda yapılan çalışmalar, sinapsis ve desinapsiste sinaptonema kompleksi'nin kalitatif ve kantitatif özelliklerinin bivalana paralel olduğunu ve eşleşme sırasında homolog kromozomları bir araya getirdiğini göstermektedir (1,18,20). Bu çalışmada, 26 otozomal kromozom ve 1 XY çiftine sahip olduğu bilinen koçlarda, haploid kromozom sayısına eşit 26 otozomal sinaptonema kompleksi ve 1 XY çiftinin mevcut olduğu görülmüştür.

Sinaptik dönemin tanımlanması, infertil erkeklerdeki mayotik mutasyon olaylarında, sinaptik anomalilerin tanısı için bir standart oluşturması açısından gereklidir. Sinaptik anomaliler sadece pakitende tanınabilir. Presinaptik konfigürasyonlar, pakitendeki sinaptik anomaliler ile karışmaz. Çünkü sinaptonema kompleksleri'nin morfolojisi tamamen farklıdır ve

erken aşamalarda seks kromozomları ayırt edilemez (26). Çalışmadaki gözlemler de, koçlarda mayozun farklı aşamalarının karakterizasyonunu sağlamıştır. Erken zigotende seks kromozomlarının tanımlanamamasıyla, bunun diploten aşamasıyla karıştırılmayacağını düşündürmüştür.

Solari (25), fare XY çiftinde hem eşleşen hem de farklı bölgeler olduğunu bildirmiştir. Eşleşme bölgesinde sinaptonema kompleksi şekillenirken, diğer bölgede kromozomal eksenler serbesttir. İnsan, rat, hamster, köpek gibi değişik memeli türlerinin XY çifti üzerindeki çalışmalar parsiyal sinapsis olduğunu göstermektedir (21,22). Bu çalışmada da XY'nin parsiyal sinapsisi desteklenmektedir.

Memelilerde pakiten alt aşamalarını belirlemedeki esas kriter, seks kromozomlarının eşleşme durumu ve morfolojisidir (10,13,21,25,27). X ve Y kromozomları gerek morfolojik farklılaşmaları, gerekse eşleşme ve desinapsis zamanıyla otozomal kromozomlardan farklıdır. Bu özellikler türlere özgüdür (21,23,28). Bu çalışmada, X ve Y kromozomları, Villagomez'in

(28) domuzlardaki bulgularıyla benzer olarak, geç zigotende uzunluklarının büyük bir bölümünde eşleşmişti ve eşleşmemiş eksenlerde farklılaşma yoktu.

Çalışmada tanımlanan 5 tip XY çifti, Joseph ve Chandley'in (12) rat'larda, Dai ve ark.'nın (5) koçlardaki bulguları ile bağdaşmaktadır. Bu, geç zigotenden geç pakitene kadar olan aşamaları kapsar.

Araştırmada, başlıca iki mayotik profaz aşaması -zigoten ve pakiten- gözlemlendi. Villagomez (28) tarafından yabancı domuzlarda yapılan çalışmada olduğu gibi, tamamen eşleşmemiş aksiyal element gösteren hücre yoktu. En çok görülen aşama pakitendi. Zigotenin erken ve geç aşamaları gözlemlendi. Erken zigotende aksiyal elementler çoğunlukta, geç zigotende eşleşme hemen hemen tamamlanmıştı. Bu gözlemler, Moses'in (20) hamsterde, Jimenez ve ark.'nın (10) köstebekte, Jones ve Croft'ın (11) çekirgedeki bulgularıyla tam uygunluk göstermiştir.

Mayotik rekombinasyon, sinaptonema kompleksi ile ilişkili, rekombinasyon nodüllerinin varlığı ile karşılıklı ilişkilidir. Araştırmacılara göre, zigotende gözlenen erken rekombinasyon nodülleri, homologların eşleşmesinde rol oynar; pakitendeki nodüller ise krosing over bölgeleridir (7,23,28). Bu çalışmada, zigotende aynı nodüller izlenmiştir. Ancak, diğer nodüllerin krosing over bölgelerini gösteren kıyasma sayısı ile uygunluk gösterip göstermediğini belirlemek zordur.

Sonuç olarak elde edilen bulgular, bivalan kromozomlar ile sinaptonema kompleks'leri arasındaki paralelliği ve kromozomların eşleşmesinde kompleks'in önemini bir kez daha göstermiştir. Ayrıca "mikroyayma" tekniği, gerek normal gerekse anormal kromozom eşleşmesi durumlarını incelemek için uygun bir teknik olarak görülmüştür. Bu teknik ile poliploidi, asinapsis, XY anormallikleri gibi kromozomal düzensizlikler, kromozomların eksenlerine karşılık gelen lateral elementlerin incelenmesi ile ortaya çıkarılabilecektir.

Kaynaklar

1. Chandley AC (1988) *Meiosis in man*. TIG. 4. 79-84.
2. Comings DE, Okada TA (1970) *Whole mount electron microscopy of meiotic chromosomes and the synaptonemal complex*. Chromosoma. 30, 269-286.
3. Counce SJ, Meyer GF (1973) *Differentiation of the synaptonemal complex and the kinetochore in Locusta spermatocytes studied by whole mount electron microscopy*. Chromosoma, 44, 231-253.
4. Croft JA, Jones GH (1986) *Surface spreading of synaptonemal complexes in Locusts. I. Pachytene observations*. Chromosoma, 93, 483-488.
5. Dai K, Dollin AE, Gillies CB (1994) *Synaptonemal complex analysis of domestic sheep (Ovis aries) with Robertsonian translocations. I. Pachytene karyotype substaging of normal sheep*. Genome. 37, 672-678.
6. Dresser ME, Moses MJ (1980) *Synaptonemal complex karyotyping in spermatocytes of the chinese hamster (Cricetulus griseus). IV. Light and electron microscopy of synapsis and nucleolar development by silver staining*. Chromosoma, 76, 1-22.
7. Engebrecht J, Hirsch J, Roeder GS (1990) *Meiotic gene conversion and crossing over: Their relationship to each other and to chromosome synapsis and segregation*. Cell, 62, 927-937.
8. Fawcett DW (1956) *The fine structure of chromosomes in the meiotic prophase of vertebrate spermatocytes*. J Biophys Biochem Cytol. 2. 403-406.
9. Howell WM, Black DA (1980) *Controlled silver staining of nucleolus organizer regions with a protective colloidal developer*. Experientia, 36, 1014-1015.
10. Jimenez R, Burgos M, Sanchez A, de la Guardia RD (1990) *Synaptonemal complex analysis of spermatocytes of Talpa occidentalis (Insectivora, Mammalia): Autosomal synapsis and substaging of zygonema and pachynema*. Cytogenet Cell Genet. 53, 97-102.
11. Jones GH, Croft JA (1986) *Surface spreading of synaptonemal complexes in Locusts. II. Zygotene pairing behaviour*. Chromosoma, 93, 489-495.
12. Joseph AM, Chandley AC (1984) *The morphological sequence of XY pairing in the Norway rat (Rattus norvegicus)*. Chromosoma, 89, 381-386.
13. Koykul W, Basrur PK (1995) *The XY pair of the mink (Mustela vison) during different periods of testicular activity*. Hereditas, 122, 169-176.
14. Loidl J (1994) *Cytological aspects of meiotic recombination*. Experientia, 50, 285-294.
15. Lu BC (1984) *The cellular program for the formation and dissolution of the synaptonemal complex in Coprinus*. J Cell Sci, 67, 25-43.
16. Moriwaki D, Tsujita M (1974) *Synaptonemal complex and male crossing over in Drosophila ananassae*. Cytologia, 39, 829-838.
17. Moses MJ (1956) *Chromosomal structures in crayfish spermatocytes*. J Biophys Biochem Cytol. 2. 215-218.
18. Moses MJ (1968) *Synaptonemal complex*. Ann Rev Genet, 2, 363-412.

19. **Moses MJ** (1975) *The Synaptonemal Complex and Meiosis*. Human Cytogenetics. Department of Anatomy, Duke University Medical Center Durham, North Carolina. p: 101-125.
20. **Moses MJ** (1977b) *Morphology of the autosomal complement in spread preparations. Synaptonemal complex karyotyping in spermatocytes of the Chinese hamster (Cricetus griseus)*. Chromosoma, **60**, 99-125.
21. **Moses MJ** (1977c) *Synaptonemal complex karyotyping in spermatocytes of the Chinese hamster (Cricetus griseus). II. Morphology of the XY pair in spread preparations*. Chromosoma, **60**, 127-137.
22. **Moses MJ, Counce SJ, Paulson DF** (1975) *Synaptonemal complex complement of man in spreads of spermatocytes, with detail of the sex chromosome pair*. Science, **187**, 363-365.
23. **Roeder GS** (1990) *Chromosome synapsis and genetic recombination*. TIG, **6**, 385-389.
24. **Smith A, Benavente R** (1992) *Identification of a structural protein component of rat synaptonemal complexes*. Exp Cell Res, **198**, 291-297.
25. **Solari AJ** (1980) *The Behaviour of the XY Pair in Mammals*. Laboratorio de Biología Celular Instituto de Neurobiología Buenos Aires, Argentina, p: 273-316.
26. **Vidal F, Navarro J, Templado C, Marina S, Egozcue J** (1984) *Development and behaviour of synaptonemal complexes in human spermatocytes by light and electron microscopy*. Hum Genet. **68**, 142-147.
27. **Villagomez DAF** (1993a) *Synaptonemal Complex Analysis of Chromosome Translocations in Pigs and Cattle*. Swedish University of Agricultural Sciences Department of Animal Breeding and Genetics. Printed at SLU info/repro, Uppsala.
28. **Villagomez DAF** (1993b) *Zygotene-pachytene subtaging and synaptonemal complex karyotyping of boar spermatocytes*. Hereditas, **118**, 87-99.
29. **Westergaard M, von Wettstein D** (1972) *The synaptonemal complex*. Ann Rev Genet, **6**, 71-110.
30. **Yanagibashi K, Kusanagi A** (1973) *Electronmicroscopic ammoniacal silver reaction for the synaptonemal complex of the mouse*. Exp Cell Res, **78**, 228-230.

Yazışma Adresi:

Yrd.Doç.Dr.Emel ERGÜN

KÜ Veteriner Fakültesi

Histoloji-Embriyoloji Bilim Dalı

KIRIKKALE