

УДК 575.116. 12:576.312.36:595.727

НЕСЛУЧАЙНОЕ ИЗМЕНЕНИЕ ЧАСТОТЫ ХИАЗМ В ПРИСУТСТВИИ В-ХРОМОСОМ У *BRYODEMA HOLDERERI* (ORTHOPTERA, OEDIPODINAE)

ВЫСОЦКАЯ Л. В.

Изучены частота и локализация хиазм и десяти особей *Bryodema holdereri* ($2n\sigma = 22 + X0$). В кариотипе четырех из них обнаружены одна или две добавочные хромосомы. Показано, что в присутствии В-хромосом увеличивается средняя частота хиазм с $11,24 \pm 0,022$ до $11,49 \pm 0,038$. Это увеличение связано только с возрастанием частоты образования хиазмы в дистальном районе первого бивалента. Частота образования хиазм в других районах остается неизменной. Обсуждаются возможные причины различной реакции разных районов хромосом на хиазообразование в присутствии В-хромосом.

Известно, что средняя частота хиазм от особи к особи, от популяции к популяции в пределах вида может незначительно меняться в зависимости от разных факторов. Одним из таких факторов является наличие добавочных, или В-хромосом, в присутствии которых частота хиазм обычно увеличивается. Однако неясно, для всех ли районов хромосом изменение частоты хиазм одинаково или различные районы по-разному отвечают на появление В-хромосом.

Для выяснения этого удобно исследовать организмы с невысокой частотой хиазм и, главное, с их неслучайной локализацией по длине бивалента. Примером таких организмов являются саранчовые трибы *Bryodemini* (Orthoptera, Oedipodinae), у которых, как правило, в каждом биваленте формируется только одна хиазма, причем в большинстве бивалентов она строго локализована [1, 2].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе проанализированы частота и распределение хиазм у центральноазиатского вида трибы *Bryodemini* *Bryodema holdereri* Krauss. Диплоидный набор самцов этого вида представлен одиннадцатью парами аутосом и одной половой хромосомой. Все хромосомы акроцентрические [3]. Применение С-метода дифференциального окрашивания [4] позволяет идентифицировать большинство хромосом диплоидного набора. Исключение составляют хромосомы 6–8, которые одинаковы по размерам и сходны по рисунку С-окраски (рис. 1, а).

Число хиазм в большинстве клеток минимальное — 11, т. е. по одной на бивалент. Число мест локализации хиазм ограничено. В первом — восьмом бивалентах хиазма всегда расположена проксимально, в одиннадцатом — всегда дистально, в девятом — дистально или субдистально. Единственный бивалент, в котором хиазма формируется в любом районе, — десятый. Этот бивалент можно подразделить на пять частей; положение хиазмы в каждой из них легко определить по форме бивалента (см. рис. 1, а, б). Проксимальная хиазма в первом — восьмом бивалентах локализована в районе, не превышающем по длине пятую часть десятой хромосомы.

Иногда можно обнаружить биваленты с двумя хиазмами. В девятом биваленте вторая хиазма располагается субпроксимально, рядом с гетерохроматиновым блоком. Вторая хиазма может формироваться в дистальном районе первого бивалента и также в дистальном районе одного из трех средних (6–8) бивалентов (см. рис. 1, б, в).

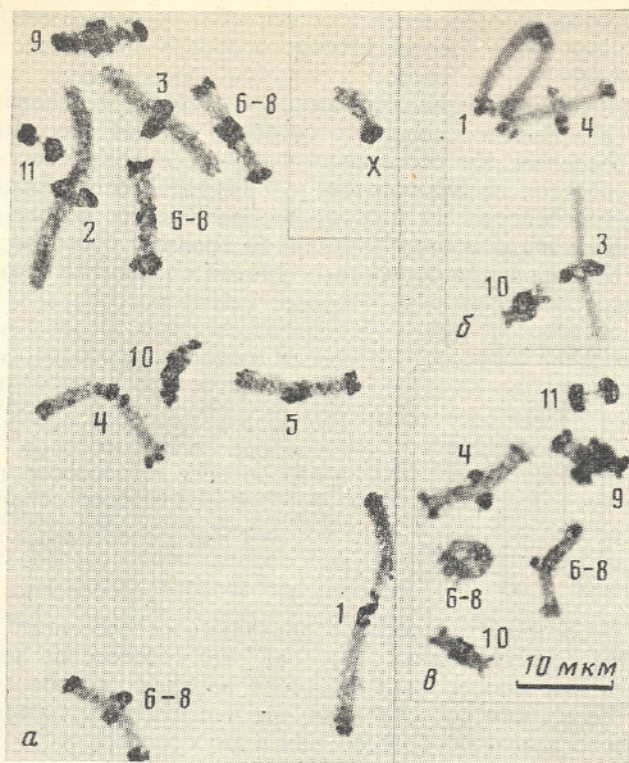


Рис. 4. С-дифференциально окрашенные хромосомы на стадии первой метафазы мейоза у *Br. holdereri*. Цифрами указаны номера бивалентов, X — половой унивалант: *a* — каждый бивалент формирует только одну хиазму, в десятом биваленте хиазма проксимальная; *б* — фрагмент клетки с двумя хиазмами в первом биваленте, в десятом биваленте хиазма субпроксимальная; *в* — фрагмент клетки с двумя хиазмами в одном из средних бивалентов

Таким образом, различия между клетками в диакинезе и метафазе I мейоза у *Br. holdereri* определяются разницей в положении хиазмы в десятом и девятом бивалентах и наличием или отсутствием второй хиазмы в дистальном районе первого и среднего бивалентов в субпроксимальном районе девятого бивалента.

В данной работе изучена локализация хиазм у десяти особей, четыре из которых имели в кариотипе одну или две В-хромосомы. При определении сходства и различия распределений с помощью χ^2 -критерия использовано преобразование $2 \arcsin \sqrt{x}$ [5]. Гипотеза о независимости образования дистальных хиазм на первом и среднем бивалентах проверялась с использованием гипергеометрического распределения [6].

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты анализа локализации хиазм в девятом и десятом бивалентах суммированы на рис. 2, а данные по частоте образования дистальной хиазмы в первом и среднем бивалентах приведены в таблице.

По частоте образования хиазм в различных районах девятого и десятого бивалентов группа особей с В-хромосомами не отличалась от группы, особи которой не содержали добавочных хромосом. Внутри группы отмечены небольшие различия между отдельными насекомыми.

Клетки с двумя хиазмами в девятом биваленте обнаружены не у всех особей. Анализ препаратов позволяет заключить, что образование субпроксимальной хиазмы происходит независимо от присутствия В-хромосом у особей, гомозиготных по вторичной перетяжке, которая расположена в интерстициальной области девятой хромосомы. У гетерозиготных по

вторичной перетяжке особей не удалось обнаружить девятый бивалент с двумя хиазмами даже при достаточно большом количестве проанализированных клеток.

Не обнаружено достоверных различий в частотах образования дистальной хиазмы в среднем биваленте у всех десяти изученных особей. На основе допущения, что эта хиазма с равной вероятностью может формироваться в каждом из бивалентов 6–8 (трудно идентифицируемых цитологически) или в двух из них, проведена оценка вероятного участия этих бивалентов в образовании дистальной хиазмы. Оказалось, что в этом случае среди 674 проанализированных клеток с вероятностью больше 0,99

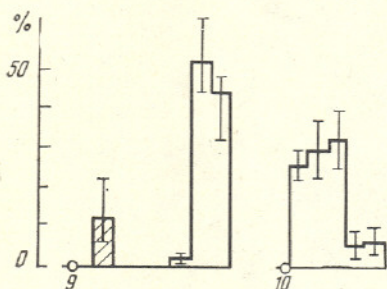


Рис. 2. Частота образования хиазм в разных районах девятого и десятого бивалентов. Кругом обозначено положение центромерного района. Заштрихованный столбик показывает частоту образования второй хиазмы в девятом биваленте только у особей, гомозиготных по вторичной перетяжке. Указан 95%-ный доверительный интервал

можно было бы встретить клетку с дистальными хиазмами в двух средних бивалентах одновременно. Так как это событие не реализовалось, надо полагать, что только один бивалент из трех способен формировать дистальную хиазму или во всяком случае частота ее возникновения в одном биваленте во много раз больше, чем в двух других.

Если частота образования дистальной хиазмы в среднем биваленте не менялась в присутствии В-хромосом, то для первого бивалента ситуация оказалась иной. Группа особей с добавочными хромосомами имела достоверно более высокую частоту образования дистальной хиазмы. Не-

Частота образования дистальной хиазмы в первом и среднем бивалентах у *Vg. holdereri* в присутствии В-хромосом и без них

Номер особи	Число В-хромосом	Проанализировано клеток	Доля клеток с двумя хиазмами			Средняя частота хиазм
			в первом биваленте	в среднем биваленте	в первом и среднем бивалентах одновременно	
1	2	57	0,211	0,175	0,035	11,42
2	2	144	0,319	0,194	0,069	11,59
3	1	31	0,161	0,161	0	11,41
4	1	36	0,333	0,194	0,138	11,52
5	0	109	0,055	0,202	0,018	11,26
6	0	113	0,009	0,159	0	11,24
7	0	39	0	0,179	0	11,18
8	0	29	0	0,138	0	11,13
9	0	73	0,041	0,137	0	11,28
10	0	43	0,023	0,116	0	11,23

однородность частот внутри группы не показана ($p < 0,95$), хотя при попарном сравнении параметров распределения частот обнаружилось, что в пределах группы особей без В-хромосом насекомые № 5 и 6 различались между собой ($0,95 < p < 0,99$).

Таким образом, увеличение средней частоты хиазм в группе особей с В-хромосомами ($11,49 \pm 0,038$ по сравнению с $11,24 \pm 0,022$) связано только с возрастанием частоты образования дистальной хиазмы в первом биваленте.

Полученные данные прежде всего демонстрируют возможность неслучайного изменения спектра рекомбинантов в присутствии В-хромосом. Кроме этого, они показывают, что имеется несколько типов хромосомных районов, в которых по-разному осуществляется контроль рекомбинации.

К первому типу относятся проксимальные районы первого — восьмо-

го, дистальный район одиннадцатого, дистальный и субдистальный район девятого бивалентов и весь десятый бивалент. Образование хиазм в этих районах является обязательным событием.

Второй тип хромосомных районов — это все те, где образования хиазм не наблюдается вообще. По-видимому, отсутствие кроссинговера в большей части бивалентов у *Br. holdereri* определяется отсутствием синаптонемного комплекса в этих районах, как это показано для другого вида саранчовых с аналогичной локализацией хиазм [7].

К третьему типу относится дистальный район одного из средних бивалентов, в котором образование хиазмы происходит с невысокой постоянной частотой.

Наконец, к четвертому типу следует отнести дистальный район первого бивалента, на частоту образования хиазмы в котором влияет наличие В-хромосом, и субпроксимальный район девятого бивалента, где хиазма наблюдается с невысокой частотой только у гомозиготных по вторичной перетяжке особей. Можно предполагать, что синаптонемный комплекс в этих районах может возникать, но образование его каким-то образом затруднено. При увеличении длительности профазы мейоза, что, возможно, происходит в присутствии В-хромосом [8], конъюгация осуществляется с большей вероятностью и приводит к рекомбинации. Это наблюдается в первом биваленте. Что касается девятого бивалента, то конъюгация его субпроксимального района, очевидно, происходит только тогда, когда сближению этих районов способствует предварительное слияние ядрышек, расположенных на обеих гомологичных хромосомах [9].

В заключение автор благодарит Э. Х. Гинзбурга за помощь при выполнении математической обработки результатов.

ЛИТЕРАТУРА

1. White M. J. D. An extreme form of chiasma localization in a species of *Bryodema* (Orthoptera, Acrididae).— *Evolution*, 1954, v. 8, № 4, p. 350.
2. Высоцкая Л. В., Бугров А. Г., Стебаев И. В. Частота хиазм как цитогенетический критерий эволюционных отношений в семействе Acrididae.— *Журн. общ. биологии*, 1983, т. 44, № 4, с. 480.
3. Бугров А. Г., Высоцкая Л. В. Кариологические особенности некоторых саранчовых (Orthoptera: Acridoidea) Сибири, Средней Азии и Дальнего Востока.— В кн.: Вопросы экологии. Новосибирск, 1981, с. 3.
4. Jones G. H., Stamford W. K., Perry P. E. Male and female meiosis in grasshoppers. II. *Chorthippus brunneus*.— *Chromosoma*, 1975, v. 51, № 4, p. 381.
5. Янко Я. Математико-статистические таблицы. М.: Госстатиздат ЦСУ СССР, 1961. 243 с.
6. Большев Л. Н., Смирнов Н. В. Таблицы математической статистики. 3-е изд. М.: Наука, 1983. 416 с.
7. Fletcher H. L. Localised chiasmata due to partial pairing: A 3D reconstruction of synaptonemal complexes in male *Stethophyma grossum*.— *Chromosoma*, 1977, v. 65, № 3, p. 247.
8. Rees H., Hutchinson J. Nuclear DNA variation due to B-chromosomes.— *Cold Spring Harbor Sympos. Quant. Biol.*, 1974, v. 38, p. 175.
9. Semeshin V. F., Sherudilo A. I., Belyaeva E. S. Nucleoli formation under inhibited RNA synthesis.— *Exptl Cell Res.*, 1975, v. 93, № 2, p. 458.

Новосибирский государственный университет имени Ленинского комсомола

Поступила в редакцию 4.XI.1985

NON-RANDOM CHANGE OF CHIASMA FREQUENCY IN BRYODEMA HOLDERERI (ORTHOPTERA, OEDIPODINAE) WITH B-CHROMOSOMES

VYSOTSKAYA L. V.

Lenin Komsomol Novosibirsk State University, Department of Cytology and Genetics

Summary

Bryodema holdereri is one of grasshopper species, noted for proximal localisation of chiasmata in the majority of bivalents in spermatogenesis. Chiasma frequency and distribution were studied in ten samples of *Br. holdereri*. Four individuals were found to carry one or two supernumerary B-chromosomes. The mean chiasma frequency increased in the presence of B-chromosomes (from 11.24 ± 0.022 to 11.49 ± 0.038). This elevation is connected with the increase in distal chiasma frequency, in the first bivalent only. The chiasma frequency in other regions was constant.