

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ХИАЗМ И СИНАПСИС ХРОМОСОМ
У ВИДОВ САРАНЧОВЫХ ПОДСЕМЕЙСТВА *OEDIPODINAE*

© 1995 г. Л. В. Высоцкая, О. А. Агапова, Д. Ч. Олимова

Новосибирский государственный университет, кафедра цитологии и генетики, Новосибирск 630090

Поступила в редакцию 12.04.94 г.

Изучены распределения хиазм и образование синаптонемных комплексов (СК) у 12 видов саранчовых, принадлежащих трем трибам подсем. *Oedipodinae*. Обнаружено три типа распределения обменов в длинных и средних бивалентах.

1. Хиазмы образуются по всей длине бивалентов с некоторым преобладанием в дистальном районе (*Oedaleus decorus* и *Celes variabilis*).

2. Хиазмы преимущественно локализируются в дистальном и проксимальном районах бивалентов (*Pyrgoderma armata*).

3. Хиазмы обязательно образуются в проксимальном районе. В некоторых клетках иногда формируются дистально расположенные хиазмы, и полностью отсутствуют обмены в центральной части бивалентов (триба *Bryodemini* и *C. skalozubovi*).

При сопоставлении характера хиазмотипии с филогенетическим положением видов сделано предположение о том, что эволюция саранчовых сопровождается формированием протяженных участков хромосом с ограниченной рекомбинационной способностью вплоть до полного сцепления. Род *Celes* является переходным в этом процессе. Это проявляется как в том, что два вида рода имеют принципиально разный тип формирования хиазм, так и в том, что у *C. variabilis* наблюдается значительное внутривидовое разнообразие распределения обменов по длине бивалентов.

Распределение обменов полностью соответствует характеру формирования СК. В участках бивалентов с пониженной частотой хиазм или их полным отсутствием СК формируется нерегулярно или вообще не образуется.

У саранчовых известно явление локализации хиазм, которое проявляется в том, что некоторые биваленты образуют хиазму в строго определенном районе. В частности, в трибах *Mecostethyni* и *Bryodemini* в восьми крупных бивалентах единственная хиазма всегда локализуется проксимально, тогда как в трех коротких может формироваться по всей длине бивалента [1, 2]. Установлено, что ограничение рекомбинации у *Mecostethyni* вызвано отсутствием синапсиса гомологов в средних и дистальных районах крупных бивалентов, в то время как в трех коротких бивалентах синаптонемный комплекс (СК) формируется по всей длине хромосом [3, 4].

В настоящей работе предпринята попытка проанализировать формирование СК у видов трибы *Bryodemini* и сопоставить его с распределением рекомбинационных обменов и, кроме того, выяснить, каким образом процессы синапсиса и рекомбинации гомологичных хромосом реализуются у других видов подсемейства *Oedipodinae*. Известно, что тип распределения хиазм по длине крупных бивалентов, одинаковый с *Bryodemini*, имеет вид *C. skalozubovi* [5]. Характер распределения обменов у других видов подсемейства и процесс формирования СК у них ранее не изучались.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе представлены результаты изучения частоты и распределения хиазм и процесса формирования синаптонемных комплексов в распластанных сперматоцитах у 12 видов саранчовых, принадлежащих трем трибам подсем. *Oedipodinae* (табл. 1).

Насекомые были собраны в полевые сезоны 1987 - 1992 гг. в Западной Сибири и Туве.

Методики, использованные в работе, описаны ранее [6]. Распластанные сперматоциты исследовали под световым микроскопом.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Все изученные виды имеют 23 акроцентрические хромосомы в диплоидном наборе у самцов (22 + X0). По размерам хромосомы можно разделить на несколько групп. В первую попадают хромосомы 1 и 2, во вторую - 3 и 4, в третью - 5 - 8. У большинства видов хромосомы внутри группы невозможно идентифицировать, поэтому данные для них суммированы. Хромосомы 9, 10 и 11 хорошо отличаются друг от друга и от остальных хромосом набора, как по длине, так и по размерам

Таблица 1. Список изученных видов, их таксономическая принадлежность и средняя частота хиазм

Вид, триба	Средняя частота хиазм
<i>Locustini</i>	
1. <i>Oedaleus decorus</i> (Germ.)	15.13 ± 0.07
2. <i>Pyrgodera armata</i> F.-W.	19.11 ± 0.09
<i>Oedipodini</i>	
3. <i>Celes variabilis</i> (Pall.)	16.90 ± 0.15
4. <i>C. skalozubovi</i> Adel.	11.75 ± 0.03
<i>Bryodemini</i>	
5. <i>Bryodema holdereri</i> Krauss	11.34 ± 0.02
6. <i>B. tuberculatum</i> (F.)	11.15 ± 0.01
7. <i>B. orientale</i> B.-Bien.	11.45 ± 0.02
8. <i>B. gebleri</i> (F.-W.)	11.08 ± 0.01
9. <i>B. heptapotamicum</i> B.-Bien.	11.42 ± 0.04
10. <i>B. luctuosum</i> (Stoll.)	11.09 ± 0.02
11. <i>Angaracris barabensis</i> (Pall.)	11.24 ± 0.01
12. <i>A. rodopa</i> (F.-W.)	11.32 ± 0.03

и(или) локализации С-гетерохроматических блоков [2].

На рис. 1 приведены распределения хиазм у представителей триб *Locustini* и *Oedipodini* и одного из видов трибы *Bryodemini*, *Bryodema tuberculatum*. Остальные виды трибы *Bryodemini* имеют такой же характер распределения обменов.

Обращает на себя внимание то, что в пределах вида распределения хиазм в длинных и средних бивалентах очень похожи. Распределения в коротких бивалентах в той или иной степени отличаются как между собой, так и от распределений в крупных бивалентах. Причины этого, по-видимому, различны у разных видов. Например, повышенную частоту хиазм в срединной части 9-го и 10-го бивалентов у *Oe. decorus* можно связать с наличием ядрышек в этом районе хромосом. Считается, что слияние ядрышек, расположенных в гомологичных хромосомах, способствует пространственному сближению гомологов, в результате которого их синапсис начинается в непосредственной близости от ядрышкового организатора и там же происходит образование хиазмы [7].

Что касается длинных и средних бивалентов, то полученные для них распределения четко разделяются на три типа: первый – распределение

хиазм по всей длине бивалента с некоторым преобладанием в дистальном районе, второй – локализация хиазм в проксимальном и дистальном районах с небольшим числом хиазм в центральной части бивалента и, наконец, третий – проксимальная локализация хиазм во всех крупных и средних бивалентах и лишь небольшое их количество в дистальных районах. Три коротких бивалента формируют хиазму практически по всей длине, иногда с преобладанием в каком-то определенном районе.

Анализ распластанных сперматоцитов на разных стадиях профазы показал, что полный синаптонемный комплекс формируется только у *Oe. decorus* и *C. variabilis* (рис. 2, а). В ранней зиготене у этих видов можно наблюдать картину типа букета: на одном полюсе собраны дистальные и проксимальные районы хромосом. Именно в этих районах начинается формирование СК (см. рис. 2, б). К концу зиготены можно наблюдать полностью сформированные СК на мелких бивалентах и еще не спаренные боковые элементы в центральных районах крупных и средних бивалентов. Однако такие картины встречаются достаточно редко по сравнению с клетками, имеющими полные комплексы.

У *Pyrgodera armata* в зиготене наблюдается картина, сходная с описанной выше для *Oe. decorus* и *C. variabilis*, т.е. формирование СК начинается одновременно с дистальных и проксимальных районов хромосом. Однако у этого вида практически не встречаются клетки на стадии пахитены, в которых можно проследить СК по всей длине крупных и средних бивалентов. Обычно центральная часть крупных и средних бивалентов выявляется нечетко. Она более тонкая и слабее окрашивается, чем СК концов этих бивалентов и СК мелких бивалентов. При этом не просматриваются неспаренные боковые элементы. Можно предположить, что эти биваленты не образуют полноценный латеральный элемент в центральных частях.

У *C. skalozubovi* и видов трибы *Bryodemini* (см. рис. 2, г, д) только самые короткие биваленты могут формировать СК по всей длине, тогда как на всех остальных он образуется только в проксимальных районах хромосом. В небольшом количестве клеток некоторые биваленты образуют СК еще и в дистальных районах, но при этом никогда не наблюдается формирование СК по всей длине этих бивалентов.

Таким образом, мы наблюдаем полное соответствие между характером синапсиса гомологов и особенностями распределения хиазм. Другими словами, отсутствие хиазообразования определяется отсутствием синапсиса боковых элементов, а возможно, и нарушением образования

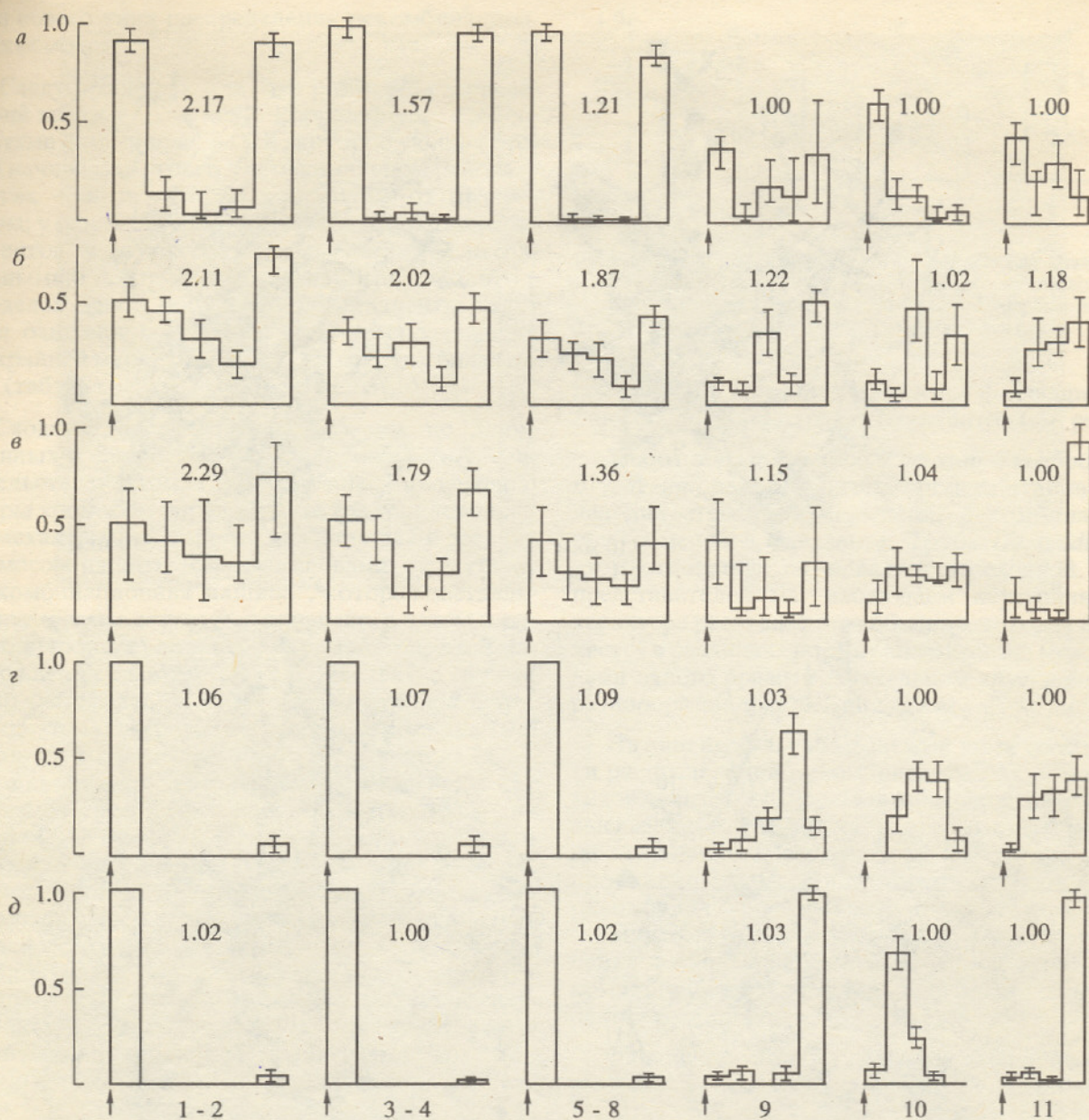


Рис. 1. Распределение хиазм в бивалентах разных видов подсем. *Oedipodinae*: а – *Pyrgodera armata*, б – *Oe. decorus*, в – *C. variabilis*, г – *C. skalozubovi*, д – *Bryodema tuberculatum*. По оси ординат – частота хиазм. Указан 95%-ный доверительный интервал. Стрелкой обозначено положение центромерного района. Цифры показывают среднюю частоту хиазм для бивалентов данного размера.

латеральных элементов в соответствующих районах хромосом.

Известно, что близкородственные виды характеризуются одинаковым характером синапсиса и распределения рекомбинационных обменов [1, 5, 6]. Виды рода *Celes* в этом отношении являются исключением. В то время как у *C. variabilis* хиазмы образуются по всей длине бивалентов, у *C. skalozubovi* длинные и средние биваленты вступают в синапсис и рекомбинируют только в проксимальной своей части (см. рис. 1, 2, а - в). Такой тип фор-

мирования СК и распределения хиазм характерен для всех изученных видов трибы *Bryodemini*. Учитывая морфоадаптивное и экологическое сходство представителей триб *Bryodemini* и *Oedipodini* [8], мы предполагаем, что род *Celes* является переходным в отношении становления нового типа распределения обменов.

Наличие небольшого количества дистально расположенных хиазм в длинных и средних бивалентах свидетельствует о том, что тип хиазмообразования, наблюдаемый у *C. skalozubovi* и *Bryodemini*, произо-

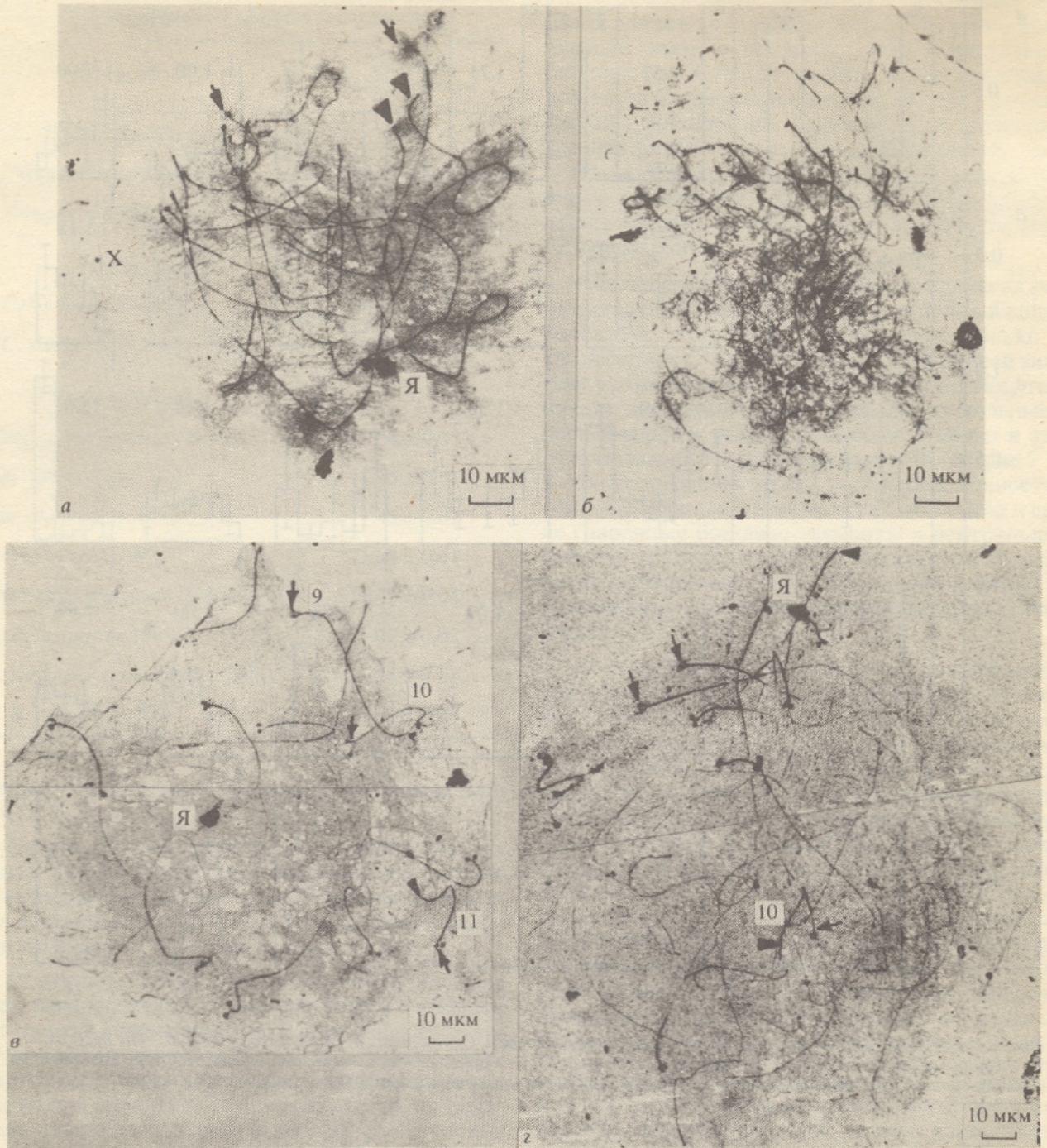


Рис. 2. Синаптомемные комплексы в распластанных сперматоцитах разных видов: а, б — *C. variabilis* (а — пахитена; б — зиготена); в — *C. skalozubovi*; г — *B. tuberculatum*. Длинные стрелки указывают на проксимальные, короткие — на дистальные районы хромосом. Цифрами обозначены номера некоторых бивалентов. X — половой унивалент, Я — ядрышко.

шел скорее всего от двухпикового распределения в результате редукции дистального пика.

На рис. 1 обращает на себя внимание то, что внутривидовое разнообразие распределения хиазм у *C. variabilis* гораздо выше, чем у других изученных видов. Особь от особи может значительно отличаться по характеру распределения обмен-

нов (рис. 3). Ни у одного из изученных ранее видов мы не встретили подобного внутривидового разнообразия. Можно предполагать, что большие межиндивидуальные различия в распределении обменов являются следствием неустойчивости видового признака "локализация хиазм", естественной для вида, переходного в становле-

лии нового типа распределения рекомбинационных обменов.

Следует подчеркнуть, что различие распределений хиазм у *C. variabilis* коррелирует с особенностями формирования СК, которое у одних особей начинается строго в проксимальном районе, у других – на некотором расстоянии от центромеры; у одних СК формируется по всей длине бивалентов, у других хромосомы остаются неспаренными в центральной части. Интересно, что в пределах одной особи разные биваленты ведут себя одинаково. Это утверждение справедливо, по крайней мере, для длинных и средних бивалентов (табл. 2).

Сходство распределений обменов по длине длинных и средних хромосом, по-видимому, свидетельствует о том, что рекомбинационные параметры хромосом определяются внутриклеточными механизмами, общими для длинных и средних хромосом набора. Другими словами, существует “рекомбинационная машина”, которая заставляет хромосомы вступать в синапсис, а затем и рекомбинировать одинаково. Под действие этой машины не попадают 9-й и 11-й биваленты. Можно было бы думать, что основной причиной этого являются малые размеры хромосом. Однако 10-й бивалент, который короче 9-го, но длиннее 11-го, в отношении хиазмообразования ведет себя как длинные и средние биваленты. Следовательно, не размеры, а какие-то другие свойства хромосом выводят 9-й и 11-й биваленты из-под действия общеклеточной “рекомбинационной машины”. Возможно, что определяющая роль в этом принадлежит районам прикрепления хромосомы к ядерной мембране и эти районы оказываются разными у различных хромосом. Важно то, что мы наблюдаем становление различий между хромосомами набора. Это различие затрагивает 9-ю и 11-ю хромосомы, т.е. именно те, которые и у ви-

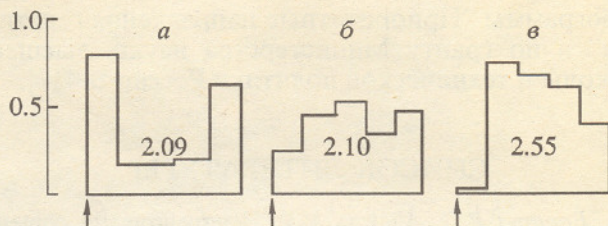


Рис. 3. Примеры различного распределения хиазм в 1-2-м биваленте у трех (а - в) особей *C. variabilis*. По вертикали отложена частота хиазм. Цифрами обозначена средняя частота хиазм на бивалент.

дов трибы *Bryodemini* отличаются по распределению хиазм от всех других бивалентов (см. рис. 1).

Таким образом, в ряду *Locustini* – *Oedipodini* – *Bryodemini* мы наблюдаем процесс становления явления строгой локализации рекомбинационных обменов в биваленте. Триба *Oedipodinae* в этом отношении оказывается переходной. У ее представителей мы наблюдаем неустойчивость характера распределения обменов, которая проявляется в различиях по типу хиазмотипии между видами одного рода и значительном внутривидовом разнообразии локализации хиазм у *C. variabilis*.

На наш взгляд, наблюдаемые нами особенности распределений рекомбинационных обменов у видов подсем. *Oedipodinae* подтверждают ранее высказанное предположение о том, что эволюция саранчовых сопровождается образованием протяженных участков хромосом с ограниченной рекомбинационной способностью, что отражает закономерный эволюционный процесс разграничения генома на две подсистемы: лабильную, рекомбинирующую и стабильную, исключенную из рекомбинационного процесса [5].

Финансирование исследований проводилось в рамках Государственной научно-технической

Таблица 2. Результаты сравнения распределений хиазм по длине бивалентов у трех особей (рис. 3, а - в) *C. variabilis* с использованием критерия χ^2

Хромосомы	Особь														
	а					б					в				
	Хромосомы														
	1-2	3-4	5-8	9	10	1-2	3-4	5-8	9	10	1-2	3-4	5-8	9	10
3-4	-					-					-				
5-8	-	-				-	-				-	-			
9	-	-	-			-	-	-			***	***	***		
10	-	-	-	-		-	-	-	-		*	-	-	-	
11	-	-	-	-	-	**	**	**	*	**	-	*	***	***	***

Примечание. Различие недостоверно (-); различие достоверно с уровнем значимости 0.05 (*), 0.01 (**) и 0.001 (***).

программы "Приоритетные направления генетики" и по гранту Министерства науки, высшей школы и технической политики России Б-41-4.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Fontana P.G., Vickery V.R. Heterochromatin content and chiasma distribution in the megameric chromosome of *Stethophyma gracile* and *Stethophyma lineatum* (Orthoptera: Acrididae) // *Chromosoma*. 1974. V. 46. P. 375 - 396.
2. Высоцкая Л.В., Бугров А.Г. Сравнительно-кариологический анализ саранчовых трибы *Bryodemini* (Orthoptera, Acrididae, Oedipodinae) фауны СССР // Зоол. журн. 1987. Т. 66. С. 1189 - 1195.
3. Fletcher H.L. Localised chiasmata due to partial pairing: a 3D reconstruction of synaptonemal complexes in male *Stethophyma grossum* // *Chromosoma*. 1977. V. 65. P. 247 - 269.
4. Wallace B.M.N., Jones G.H. Incomplete chromosome pairing and its relation to chiasma localisation in *Stethophyma grossum* spermatocytes // *Heredity*. 1978. V. 40. P. 385 - 396.
5. Высоцкая Л.В., Бугров А.Г., Стебаев И.В. Частота хиазм как цитогенетический критерий эволюционных отношений в семействе *Acrididae* // Журн. общ. биол. 1983. Т. 44. С. 480 - 490.
6. Гусаченко А.М., Агапова О.А., Высоцкая Л.В. Рекомбинационные параметры некоторых 23-хромосомных видов саранчовых // *Генетика*. 1994. Т. 30. С. 669 - 673.
7. Moens P.B. Mechanisms of chromosome synapsis at meiotic prophase // *Intern. Rev. Cytol.* 1973. V. 35. P. 117 - 134.
8. Стебаев И.В., Омельченко Л.В. Общие особенности морфоадаптивных типов, или жизненных форм, саранчовых южной Сибири и сопредельных территорий // *Вопросы экологии*. Новосибирск: Изд. НГУ, 1981. С. 13 - 38.

Distribution of Chiasmata and Chromosome Pairing in Grasshopper Species of Subfamily Oedipodinae

L. V. Vysotskaya, O. A. Agapova, and D. Ch. Olimova

Department of Cytology and Genetics, Novosibirsk State University, Novosibirsk 630090 Russia

Distribution of chiasmata and the formation of the synaptonemal complex (SC) was studied in 12 grasshopper species belonging to three tribes of the family Oedipodinae. Three types of distribution of exchanges in long and middle bivalents were observed: (1) Chiasmata were formed along the whole length of bivalents, being slightly more numerous in their distal segments (*Oedaleus decorus* and *Celes variabilis*); (2) chiasmata were located predominantly in distal and proximal segments of bivalents (*Pyrgoderma armata*); and (3) chiasmata were necessarily formed in the proximal segments and, in certain cells, also in distal segments. Exchanges between medial parts of bivalents were absent (tribe *Bryodemini* and *C. skalozubovi*). The relationship between the type of chiasma distribution and the taxonomic positions of the study species was analyzed. It was concluded that the evolution of grasshoppers was accompanied by the formation of long chromosome segments with restricted recombination capacity, or even with complete linkage. Genus *Celes* can be regarded as a transition taxon, because two species of this genus showed types of chiasma formation that differed in principle, and *C. variabilis* demonstrated a considerable intraspecific variability in the distribution of exchanges over the length of bivalents. A correspondence between distribution of exchanges and the type of SC formation was observed: in parts of bivalents with low chiasma frequencies or without chiasmata, SC were found irregularly or were absent.