

УДК: 575:595.773.4

**ИЗУЧЕНИЕ СПОНТАННОГО АСИНАПСИСА ПОЛИТЕННЫХ ХРОМОСОМ СЛЮННЫХ ЖЕЛЕЗ
DROSOPHILA MELANOGASTER У ВЫСОКОИНБРЕДНЫХ ЛИНИЙ, КОМБИНИРОВАННЫХ
ЛИНИЙ И ИХ ГИБРИДОВ
О.В.Таглина**

Харьковский национальный университет имени В.Н.Каразина (Харьков, Украина)

Исследовали особенности спонтанного асинапсиса у высокоинбредных линий НА, ВА, их гетерозисных гибридов и комбинированных линий с различным сочетанием пар хромосом линий НА и ВА. Полученные данные свидетельствуют о том, что линии, полученные при последовательной интеграции хромосом линии ВА в геном линии НА, характеризуются новой картиной распределения спонтанного асинапсиса и изменением показателей адаптивной ценности. При скрещивании этих комбинированных линий с линией НА образуются гетерозиготы только по одной паре хромосом, которые ни в одном из трех вариантов не проявляют гетерозисного эффекта. Показано, что гетерозисный эффект проявляется только в случае гетерозиготности по всем трем изучаемым парам хромосом что, вероятно, связано с интегральными характеристиками хромосомного комплекса.

Ключевые слова: *политенные хромосомы, спонтанный асинапсис, дрозофила, гетерозис.*

Введение

Спонтанный асинапсис давно привлекает цитогенетиков, в том числе и в связи с эффектом гетерозиса. В ряде работ (Лапта, Шахбазов, 1976; Петрухина, Кайданов, 1972; Гвоздев, 2000; Шакина и др., 2005) изучалась структурно-функциональная организация политенных хромосом, были подробно исследованы особенности взаимодействия гомологичных хромосом у гомо- и гетерозиготных организмов, изучен спонтанный асинапсис у высокоинбредных линий и их гибридов. Показаны различия в частоте нарушения конъюгации политенных хромосом у селектируемых инбредных линий, коррелирующие с их различной приспособленностью (Таглина, 1992).

Изучение спонтанного асинапсиса у гетерозисных и негетерозисных гибридов и их родительских линий показало, что существуют межлинейные различия в частоте встречаемости асинаптических участков хромосом, обнаружено увеличение частоты встречаемости асинаптических участков хромосом у гетерозисного гибрида и доминирование типа асинапсиса одной из родительских линий у негетерозисного гибрида (Таглина, 1991).

Многие работы по изучению спонтанного асинапсиса в связи с гетерозисом были выполнены на специально отселектированных линиях НА и ВА (Кайданов, 1979). Целью данной работы является изучение спонтанного асинапсиса в связи с эффектом гетерозиса на специально полученных комбинированных линиях с различным сочетанием пар хромосом линий НА и ВА.

Объекты и методы исследования

В работе использованы высокоинбредные линии дрозофилы: НА (низкоактивная) и ВА (высокоактивная) из коллекции Леонида Зиновьевича Кайданова. Линия НА получена из природной популяции Ессентуки в результате длительного инбридинга и отбора на низкую половую активность самцов. Линия ВА получена из линии НА в результате отбора на высокую половую активность самцов при инбредном разведении линии (Кайданов, 1979).

Для изучения особенностей спонтанного асинапсиса в связи с эффектом гетерозиса были специально получены в результате последовательных скрещиваний линии с различным сочетанием пар хромосом НА и ВА. Генотипы таких линий обозначали, указывая происхождение каждой пары хромосом в порядке принятой их нумерации. Например, линия с генотипом НА; НА; ВА – содержит X-хромосому и хромосому 2 из линии НА, а хромосому 3 из линии ВА. В качестве запирателей кроссинговера использовали маркированные хромосомы с множественными инверсиями. Сведения об использованных мутациях и хромосомах приведены в каталоге (Lindsley, Grell, 1968). Схема скрещиваний предложена ранее Пасюковой Е.Г. с соавторами (Пасюкова и др., 1984).

Политенные хромосомы исследовали на давленных ацетоорсеиновых препаратах, приготовленных по методике, описанной Полуэктовой и Евгеньевым (Полуэктова, Евгеньев, 1974).

Районы хромосом идентифицировали по уточненным картам Бриджеса (Lindsley, Grell, 1968).

При изучении нарушений конъюгации политенных хромосом на каждом препарате исследовали в среднем по 80 ядер. Процент асинапсиса для хромосом с нарушенной конъюгацией рассчитывали по отношению количества хромосом с нарушенной конъюгацией к количеству исследованных ядер на

препарат. Статистический анализ при изучении распределения асиапсиса среди ядер и хромосом проводили по Стьюденту.

Для характеристики приспособленности линии использовали индекс конкуренции, определяемый по методу Юнгена-Хартла (Jungen, Hartl, 1979), для чего использовали тестерную линию, несущую маркированные сцепленные плечи второй пары аутосом $C/2L/RM, dp; C/2R/RM, rx$.

Результаты и обсуждение

При изучении политенных хромосом линий НА и ВА автором было обнаружено, что политенные хромосомы линий НА и ВА различаются по морфологии терминальных концов 2L хромосомы. Линия НА характеризуется недорепликацией дисков 21 A1-3 во второй хромосоме. У линии ВА эти диски полностью политенизированы. Гибриды ВАхНА находятся в гетерозиготном состоянии по морфологии теломерного конца 2 хромосомы, поскольку последние диски гомолога, происходящие от линии НА, недореплицированы (см. рис.)

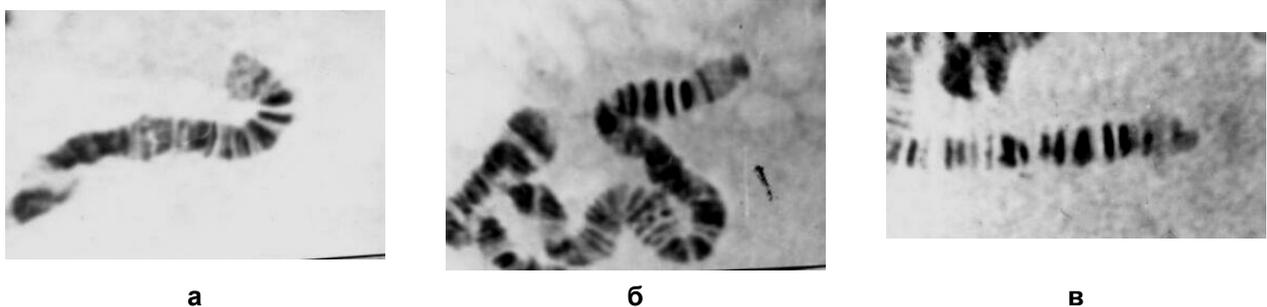


Рис. Различия в морфологии теломерных концов 2L хромосомы у линий НА, ВА и гибрида НАхВА

а – гомозиготное состояние «коротких» недореплицированных концов теломер (линия НА);
б – гомозиготное состояние «длинных» полностью реплицированных концов теломер (линия ВА);
в – гетерозиготное состояние теломер, конец одного из гомологов недореплицирован (гибрид НАхВА)

Подобные морфологические отличия наблюдаются и у некоторых других линий *Drosophila melanogaster* (Лапта, Шахбазов, 1986; Lefevre, 1976). В данной работе они служили для дополнительного цитологического контроля при исследовании комбинированных и гибридных линий.

В табл. 1 представлены показатели адаптивной ценности линий НА и ВА, а также линий с комбинированными генотипами. Кроме того, были исследованы гибриды, полученные в результате скрещиваний комбинированных линий с линией НА, т.е. гетерозиготы только по первой хромосоме – ВА/НА; НА/НА; НА/НА, только по второй хромосоме НА/НА; ВА/НА; НА/НА и только по третьей хромосоме НА/НА; НА/НА; ВА/НА, а также полные гетерозиготы ВАхНА.

Как видно из табл. 1, комбинированные линии по всем рассматриваемым показателям превосходят линию НА. Замена любой из пар хромосом линии НА на хромосомы линии ВА приводит к некоторому повышению индекса конкуренции. Наибольшие различия наблюдаются при замене второй пары хромосом, что соответствует полученным ранее данным об особенностях вклада второй хромосомы в определение высокого уровня приспособленности особей у *Drosophila melanogaster* (Пасюкова и др., 1984; Кайданов и др., 1983).

Вместе с тем, показатели всех компонентов адаптивной ценности у комбинированных линий свидетельствуют о том, что замена одной пары хромосом, с одной стороны, приводит к изменениям показателей адаптивной ценности, а с другой – к увеличению спонтанного асиапсиса во всех парах хромосом. Это, скорее всего, связано с единством структурно-функциональной организации политенных хромосом.

Иерархия распределения частот асиапсиса для отдельных плечей хромосом 2 и 3 и X-хромосомы (2L, X, 3R, 2R, 3L в порядке возрастания) у комбинированных линий сохраняется. Фактически же частота нарушений конъюгации каждого плеча второй и третьей хромосом, а также X-хромосомы меняется у каждой комбинированной линии, о чем свидетельствуют данные в табл. 2.

Так, например, в X-хромосоме линии ВА, оказавшейся в результате последовательных скрещиваний в комбинированной линии ВА; НА; НА, частота нарушений конъюгации увеличилась на 1%. Но одновременно повысился процент асиапсиса во второй и третьей хромосомах,

происходящих из линии НА (для плеча 2L это повышение составляет 3%). Если учесть, что порог частоты встречаемости спонтанного асинапсиса для отдельных плечей хромосом *Drosophila melanogaster* не превышает 20%, то подобные изменения можно считать существенными.

Таким образом, было установлено, что при интеграции хромосом линии ВА в геном линии НА образуется комбинированная линия, которая характеризуется новой картиной распределения спонтанного асинапсиса, а также изменившимися показателями адаптивной ценности (табл. 1, табл. 2). Но, поскольку ни одна из трех возможных комбинированных линий не превосходит по этим параметрам линию ВА, нет оснований связывать произошедшие изменения с эффектом гетерозиса. Вместе с тем, как видно из табл. 1, гибрид НАхВА является гетерозисным, поскольку значительно превосходит лучшую из родительских линий ВА по скорости развития, теплоустойчивости, продуктивности. Индекс конкуренции у этого гибрида более чем в два раза выше, чем у линии ВА.

Таблица 1.
Некоторые показатели адаптивной ценности линий НА, ВА, комбинированных линий и гибридов дрозофилы

Линии и гибриды	Вылет имаго через 245 часов развития (в %)	Количество потомков на стадии куколки на семью	Теплоустойчивость имаго, оживших после термотеста (в %)		Индекс конкуренции F ₁
			самки	самцы	
ВА	40,9±2,6	114,0±4,6	6,2±0,3	4,7±0,1	14,8±2,1
НА	12,5±2,0	58,0±4,1	2,5±0,7	2,3±0,2	2,1±0,9
ВА; НА; НА	33,7±0,6	103,0±0,2	4,5±0,3	4,3±0,4	7,3±0,4
НА; ВА; НА	36,6±0,3	99,0±0,8	4,2±0,8	4,1±0,1	10,1±1,1
НА; НА; ВА	32,5±0,4	104,0±0,7	3,9±0,5	4,6±0,8	8,5±0,9
ВА×НА	89,5±1,5	167,0±5,9	34,3±0,4	32,7±0,5	42,1±3,3
ВА/НА; НА/НА; НА/НА	32,8±0,3	102,0±0,7	5,1±0,1	5,0±0,1	7,5±0,3
НА/НА; ВА/НА; НА/НА	37,5±0,7	100,0±0,4	4,3±0,9	4,3±0,4	11,7±0,4
НА/НА; НА/НА; ВА/НА	31,8±0,7	103,0±0,9	4,1±0,3	4,6±0,7	9,3±0,5

Таблица 2.
Частота нарушений конъюгации политенных хромосом у самок линий НА, ВА, комбинированных линий и гибридов дрозофилы

Линии и гибриды	Плечи хромосом					Количество исследованных ядер
	X	2L	2R	3L	3R	
ВА	8,3±0,3	5,7±0,4	12,7±0,3	13,5±0,2	12,0±0,2	1300
НА	7,5±0,4	4,9±0,2	10,2±0,3	12,2±0,3	9,8±0,2	1260
ВА; НА; НА	9,3±0,2	5,9±0,7	13,5±0,4	13,9±0,4	11,9±0,9	900
НА; ВА; НА	9,8±0,4	6,2±0,3	13,7±0,8	14,2±0,1	12,3±0,1	1100
НА; НА; ВА	9,7±0,3	6,9±0,1	13,9±0,1	14,7±0,3	12,9±0,4	900
ВА×НА	9,5±0,4	6,4±0,1	13,8±0,3	14,5±0,4	12,4±0,4	1100
ВА/НА; НА/НА; НА/НА	9,3±0,4	6,3±0,8	13,5±0,4	14,2±0,1	9,8±0,8	990
НА/НА; ВА/НА; НА/НА	9,3±0,7	6,5±0,4	13,8±0,5	14,9±0,2	12,4±0,7	900
НА/НА; НА/НА; ВА/НА	9,8±0,3	6,6±0,8	12,8±0,7	13,8±0,9	12,0±0,7	900

Поскольку при скрещивании комбинированных линий с линией НА образуются гетерозиготы только по одной паре хромосом, то есть возможность оценить вклад гетерозиготного состояния каждой хромосомы в эффект гетерозиса.

Данные, приведенные в табл. 1, показывают, что ни один из гибридов, полученных путем скрещивания комбинированных линий с линией НА, не является гетерозисным, значительно уступая по всем показателям адаптивной ценности полному гибриду НАхВА. Гетерозиготы только по одной паре хромосом ни в одном из трех вариантов не превосходят по изучаемым параметрам линию ВА. Вместе с тем, индексы конкуренции гибридов, гетерозиготных по одной из пар хромосом, выше

индексов конкуренции родительских комбинированных линий и линии НА, т.е. в данных скрещиваниях адаптивность полученных линий повышается.

Полученные данные подтверждают высказанное ранее предположение, что увеличение спонтанного асинапсиса у гибридов, вероятно, находится в определенной зависимости от комбинационной способности линий. Из табл. 2 видно, что у комбинированных линий и гибридов, гетерозиготных по одной хромосоме, нарушение конъюгации политенных хромосом происходит чаще, чем у линий НА и ВА. Это характерно как для X-хромосомы, так и для 2 и 3 хромосом. Замена одной пары хромосом приводит к увеличению асинапсиса во всех парах, что, вероятно, связано с единством структурно-функциональной организации генома, который в данном случае реагирует как единое целое.

Полученные данные свидетельствуют о том, что линии, полученные при последовательной интеграции хромосом линии ВА в геном линии НА, характеризуются новой картиной распределения спонтанного асинапсиса и изменением показателей адаптивной ценности. При скрещивании этих комбинированных линий с линией НА образуются гетерозиготы только по одной паре хромосом, которые ни в одном из трех вариантов не проявляют гетерозисного эффекта. Показано, что гетерозисный эффект проявляется только в случае гетерозиготности по всем изучаемым парам хромосом что, вероятно, связано с интегральными характеристиками хромосомного комплекса и говорит о том, что гетерозис не проявляется при гетерозиготности только по одной паре хромосом.

Выводы

В работе показано, что замена одной пары хромосом линии НА на хромосому линии ВА, с одной стороны, приводит к изменению показателей адаптивной ценности линий, а с другой – к некоторому увеличению спонтанного асинапсиса во всех парах хромосом, что подтверждает связь изученных показателей с комбинационной способностью линий.

Изучение гетерозигот только по одной из трех пар хромосом и полных гетерозигот показало, что эффект гетерозиса проявляется только в том случае, когда все три пары хромосом находятся в гетерозиготном состоянии, что, вероятно, связано с особенностями взаимодействия в определенной степени дифференцированных хромосом в гетерозиготном клеточном ядре.

Список литературы

- Гвоздев В.А. Пространственное расположение хромосом в клеточном ядре определяет активность генов // Соросовский образовательный журнал. – 2000. – Т.7, №2. – С. 4–10.
- Кайданов Л.З. Анализ генетических последствий отбора и инбридинга у *Drosophila melanogaster* // Журнал общей биологии. – 1979. – Т.40, №6. – С. 834–843.
- Кайданов Л.З., Хугуто Н., Иовлева О.В. Концентрация мутаций, различающихся по влиянию на жизнеспособность, в селектируемых инбредных линиях *Drosophila melanogaster* // Генетика. – 1983. – Т.19, №9. – С. 1451–1456.
- Лапта Г.Е., Шахбазов В.Г. Анализ специфической эктопической конъюгации теломерных концов политенных хромосом *Drosophila melanogaster* // Генетика. – 1986. – Т.22, №5. – С.787–792.
- Лапта Г.Е., Шахбазов В.Г. Нарушение конъюгации политенных хромосом инбредных линий и межлинейных гибридов *Drosophila melanogaster* // Генетика. – 1976. – Т.12, №2. – С. 121–125.
- Пасюкова Е.Г., Беляева Е.С., Коган Г.Л. и др. Транспозиции мобильных диспергированных генов, коррелирующие с изменением приспособленности // Генетика. – 1984. – Т.20, №11. – С. 1772–1782.
- Петрухина Т.Е., Кайданов Л.З. Исследование нарушений соматической конъюгации хромосом в высокоинбредных селектируемых линиях *Drosophila melanogaster* и у гибридов // Материалы II генетического съезда. – М.: ВОГиС, 1972. – С.64.
- Полуэктова Е.В., Евгеньев М.Б. Техника изготовления препаратов политенных хромосом // Методы биологии развития. – М.: Наука, 1974. – С. 517–519.
- Тяглина О.В. Исследование структурно-функциональных особенностей политенных хромосом *Drosophila melanogaster* в связи с эффектом гетерозиса и различиями по адаптивно важным признакам. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Харьков, 1991. – 16с.
- Тяглина О.В. Некоторые структурно-функциональные характеристики политенных хромосом гетерозисных и негетерозисных гибридов дрозофилы // Природа, проявления и прогнозирование гетерозиса. – Киев: Наукова думка, 1992. – С. 57–62.
- Шакина Л.А., Страшнюк В.Ю., Шахбазов В.Г. Особенности гомологичного и негомологичного спаривания политенных хромосом у инбредных линий и гибридов дрозофилы // Вісник Харківського національного університету ім. В.Н.Каразіна. Серія: біологія. – 2005. – № 709, Вып. 1–2. – С.105–110.
- Jungen D. E., Hartl D. L. Average fitness of populations of *Drosophila melanogaster* as estimated compound autosome strains // Evolution. – 1979. – Vol.33, №1. – P. 359–365.

Lefevre G.A. A photographic representation and interpretation of the polytene chromosomes of *Drosophila melanogaster* salivary glands // The genetics and biology of *Drosophila*. – 1976. – Vol.1a. – P. 31–66.

Lindsley D.L., Grell E.H. Genetic variations of *Drosophila melanogaster* // Carnegie Inst. Wash. Publ. – 1968. – №627. – 472p.

**ВИВЧЕННЯ СПОНТАННОГО АСИНАПСИСА ПОЛІТЕННИХ ХРОМОСОМ СЛИННИХ ЗАЛОЗ
DROSOPHILA MELANOGASTER У ВИСОКОІНБРЕДНИХ ЛІНІЙ, КОМБІНОВАНИХ ЛІНІЙ ТА ЇХ
ГІБРИДІВ
О.В.Тагліна**

Досліджували особливості спонтанного асинапсиса у високоінбредних ліній НА, ВА, їх гетерозисних гібридів і комбінованих ліній з різним сполученням пар хромосом ліній НА і ВА. Дані свідчать про те, що лінії, отримані при послідовній інтеграції хромосом лінії ВА в геном лінії НА, характеризуються новою картиною розподілу спонтанного асинапсиса і зміною показників адаптивної цінності. При схрещуванні цих комбінованих ліній з лінією НА утворюються гетерозиготи тільки по одній парі хромосом, що у жодному з трьох варіантів не виявляють гетерозисного ефекту. Показано, що гетерозисний ефект виявляється тільки у випадку гетерозиготності по усіх трьох досліджуваних парах хромосом що, імовірно, зв'язано з інтегральними характеристиками хромосомного комплексу.

Ключові слова: *політенні хромосоми, спонтанний асинапсис, дрозофіла, гетерозис.*

**INVESTIGATION OF SPONTANEOUS ASYNAPSIS OF SALIVARY GLAND POLYTENE
CHROMOSOMES OF *DROSOPHILA MELANOGASTER* IN HIGHLY INBRED LINES, COMBINED
LINES AND THEIR HYBRIDS
O.V.Taglina**

The peculiarities of spontaneous asynapsis in highly inbred lines LA, HA, their heterosis hybrids and combined lines with the different combinations of chromosome pairs were investigated. Obtained results show, that the lines, by the consequent integration of chromosomes of the lines NA in the genome of the line LA are characterized by the new patterns of distribution of spontaneous asynapsis and changes of adaptively significant traits. The heterozygotes only for one pair of chromosomes obtained as a result of hybridization of the combined line with the line LA did not display the heterosis effect. It was shown that heterosis effect displayed only when all pairs of investigated chromosomes were in heterozygous state that probably is connected with integral characteristics of chromosomal complex.

Key words: *polytene chromosomes, spontaneous asynapsis, drosophila, heterosis.*

Представлено Н.Ф.Тимчук
Рекомендовано до друку В.Ю.Страшнюком