



УДК 575.3

Людмила ТИМОФЕЕВА*

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ КОНЪЮГАЦИИ ХРОМОСОМ У ПОЛИПЛОИДОВ

Поведение хромосом в мейозе регулируется специфическими мейотическими генами (Kaul, Murthy, 1985). У полиплоидных организмов, имеющих в отличие от обычных диплоидных сложный геном, состоящий из нескольких элементарных геномов, поведение хромосом в мейозе определяется, кроме того, генами, подавляющими в различной степени конъюгацию хромосом, принадлежащими разным элементарным геномам. Выяснение механизмов осуществления генетического контроля за строго попарной конъюгацией хромосом у полиплоидов имеет огромный теоретический интерес. Применение современных цитологических методов при изучении характера мейоза позволяет более точно установить влияние генов диплоидизации на конъюгацию хромосом. Понимание же тонких механизмов диплоидизации мейоза необходимо при создании новых полиплоидных форм, поскольку правильное течение мейоза является предпосылкой формирования нормальных гамет и жизнеспособного потомства. К настоящему времени накоплен обширный фактический материал, касающийся поведения хромосом у полиплоидов — представителей различных таксономических групп — позволяющий сделать некоторые обобщения относительно возможных механизмов диплоидизации мейоза.

Полиплоидные организмы можно условно разделить на аутополиплоидные и аллополиплоидные. У аутополиплоидных организмов элементарные геномы, составляющие сложный полиплоидный геном, идентичны, т. е. гомологичны. Как правило, аутополиплоидные организмы возникают в результате одноразового или многократного естественного или искусственного удвоения числа хромосом. Наличие в геноме больше двух полностью гомологичных хромосом создает условия для их конкуренции между собой при спаривании. Участие же в конъюгации больше двух хромосом должно привести к образованию мультивалентов.

У естественных и искусственных аллополиплоидов элементарные геномы в большей или меньшей степени различаются между собой, ввиду их происхождения хоть и от близкородственных, но разных исходных (родительских) форм. Именно из-за филогенетического родства и наличия некоторой гомологии, гомеологичные хромосомы различаются между собой все же не так сильно как негомологичные, и поэтому потенциально могут также конкурировать с гомологичными хромосомами в процессе конъюгации.

* Eesti Teaduste Akadeemia Eksperimentaalbioloogia Instituut (Институт экспериментальной биологии Академии наук Эстонии). Instituudi tee 11, EE3051 Narku, Harjuma, Estonia.

Изучение поведения хромосом в метафазе I деления мейоза у аутополиплоидов показало значительную вариабельность в образовании мультивалентов и бивалентов (Kuspira и др., 1985). Оказалось, что присутствие мультивалентов в MI отражается на фертильности этих организмов. Доказано, например, что у индуцированных аутотетраплоидов фертильность обусловлена высоким числом бивалентов и низким числом мультивалентов в MI (Lavania, 1986). При свободном выборе партнера спаривания и наличии в MI мультивалентов при расхождении хромосом к полюсам есть риск неравного распределения генетического материала, приводящего к стерильности. Иногда полиплоидные половые клетки погибают еще до MI. Так, в тетраплоидных сперматоцитах мыши возникновение кваддивалентов во время синапсиса вызывает арест этих клеток на стадии пахитены и дальнейшую их деградацию (Solari, Moses, 1977). Таким образом, возникновение и эволюция системы подавления образования мультивалентов у полиплоидов имеют в конечном итоге адаптивный характер.

У целого ряда полиплоидов, несмотря на присутствие нескольких идентичных или сходных геномов, мультиваленты в MI отсутствуют вовсе — хромосомы конъюгируют исключительно попарно, формируя только биваленты. Так, у аутотетраплоидного вида пырея *Agropyron elongatum*, возникшего из диплоидного вида в результате удвоения хромосом, и следовательно, имеющего полную гомологию элементарных геномов, в MI присутствуют только биваленты. По диплоидному типу конъюгируют хромосомы и у других полиплоидных видов пырея (Charpentier и др., 1986). У всех естественных полиплоидных японских видов *Chrysanthemum* (тетраплоидов, гексаплоидов, октоплоидов и декаплоидов), за исключением *Ch. yoshinaganthum*, нормой является формирование бивалентов, мультиваленты же редки (Watanabe, 1983). У колхицинированных полиплоидов (с удвоенным числом хромосом) *Ch. japonese* (6X) и *Ch. boreale* (2X) хромосомы также спариваются преимущественно попарно с образованием бивалентов, хотя из-за полной гомологии имеется возможность образования мультивалентов (Watanabe, 1983). Исключительно попарное спаривание с образованием в MI бивалентов наблюдается и у тетраплоидных самок *Meloidogyne hapla* (Goldstein, Triantaphyllou, 1981).

У аллополиплоидов: мягкой пшеницы *Triticum aestivum* (AABBDD), райграса *Lolium*, овсяницы *Festuca* (AABBCC) и овса *Avena* (AACCCDD), в сложный геном которых входят три частично родственных генома, а также у культурных видов хлопчатника *Gossypium* (AADD) и у твердой пшеницы *T. durum* (AABB), имеющих два элементарных генома, в MI также присутствуют только биваленты (Riley, Chapman, 1958; Kimber, 1961; Jauhar, 1975, 1977).

Попарный тип конъюгации хромосом у этих организмов предполагает существование генетической системы контроля диплоидизации хромосом. У мягкой (*T. aestivum* $2n=42$) и у твердой (*T. durum* $2n=28$) пшениц бивалентный тип спаривания хромосом обуславливается наличием гена *Ph* (*Pairing homoeology*), локализованного в длинном плече 5B-хромосомы (Wall и др., 1971; Dvořák и др., 1984). У растений с делецией этого локуса или у нуллисомных по 5B-хромосоме растений в MI присутствуют мультиваленты, в образовании которых доказано участие гомеологичных хромосом (Riley and Kempanna, 1963; Sears, 1977; Giorgi, Barbera, 1981). У райграса гены диплоидизации находятся главным образом в добавочных B-хромосомах и в незначительной мере в хромосомах A-генома (Jenkins, 1986). У других аллополиплоидов и аутоплоидов с диплоидным типом спаривания хромосом в MI локализация генов, контролирующих образование бивалентов, пока не установлена.

Таким образом, по поведению хромосом в М1 — образованию мультивалентов или только бивалентов, полиплоидные организмы можно разделить на две группы. У полиплоидов, формирующих биваленты, имеются гены диплоидизации, отсутствующие или неэффективные у полиплоидов с мультивалентами в М1. Однако и при наличии этих генов в геноме их эффективность неодинакова у разных полиплоидов, поскольку у аллополиплоидов диплоидизация достигается подавлением участия в конъюгации частично родственного хромосом из гомеологичных геномов, так что в М1 конъюгируют только строго гомологичные хромосомы, тогда как у аутоплоидов частично подавляется конъюгация идентичных гомологичных хромосом. Можно предположить, что в какой-то мере разное проявление генов диплоидизации обусловлено неодинаковой их силой. Так, у мягкой пшеницы достаточно всего одной дозы гена *Ph*, чтобы в М1 конъюгировали только гомологичные хромосомы. У линии пшеницы, моносомной по 5В-хромосоме, несущей этот ген (Feldman, 1966; Sears, 1977), у эуплоидных пшенично-ржаных гибридов (Шнайдер, 1987) и у тригаплоидной пшеницы (Riley, 1960) в присутствии одной дозы хромосомы 5В гомеологи в М1 почти не конъюгируют. У полигаплоидов аллогексаплоидного овса, так же как и у полигаплоидов мягкой пшеницы, обнаруживается очень незначительное хиазообразование, что свидетельствует о высокой эффективности генетического контроля гомологичной конъюгации хромосом у овса (Jauhar, 1977).

У овсяницы высокой и у райграса, напротив, механизм диплоидизации эффективен только при двух дозах гена, контролирующего гомологичную конъюгацию хромосом. В гемизиготном состоянии он неэффективен. У всех гибридов между *Lolium* и *Festuca* в М1 имеет место обширное гомеологичное спаривание, подобное тому, что наблюдается у пшеницы при полном отсутствии гена *Ph* (т. е. нулевой его дозе). И у гибридов между *Lolium* и *Festuca*, и у межвидовых гибридов *Festuca* имеется по одной дозе гена (или генов) диплоидизации от каждого исходного вида. Но даже два регулятора в единственной дозе не дополняют друг друга. Ген (ы) диплоидизации одной из родительских форм доминирует или эпистатирует над геном диплоидизации другой исходной формы. При удвоении числа хромосом амфиплоидов, т. е. у амфидиплоидов, когда оба регулятора присутствуют в двойной дозе, восстанавливается диплоидный тип спаривания хромосом (Thomas, 1990). Именно удвоение числа хромосом у возникших в результате межвидовой гибридизации гибридов, ведет к возникновению аллополиплоидов.

Гены диплоидизации полиплоидных видов пырея, частично подавляющие спаривание гомологичных хромосом, принадлежащих идентичным геномам (E_1 и E_2), также эффективны только в двойной дозе. В гемизиготном состоянии они оказываются недейственными (Charpentier и др., 1986). У гибридов тетраплоидного *Agropyron* с мягкой пшеницей при отсутствии 5В-хромосомы, в которой находится ген *Ph*, хромосомы пырея (E_1 - и E_2 -геномов) спариваются с гомеологичными хромосомами пшеницы, хотя у каждой хромосомы E -генома есть гомологичный двойник. У гибридов пырея с пшеницей в присутствии гена *Ph* спаривание ограничено хромосомами E_1 и E_2 геномов *Agropyron*. Генетическая система диплоидизации пырея не может компенсировать отсутствие гена *Ph* (Charpentier и др., 1988). До недавнего времени считалось, что более эффективный механизм диплоидизации имеется у сравнительно давно возникших полиплоидов. Напротив, недостаточная эффективность этого механизма, вызывающая нарушения мейоза, обусловлена относительно недавним возникновением этих полиплоидов (см. Шкутина, 1975).

Однако, как показало ультраструктурное изучение профазы мейоза, в ходе которой осуществляется собственно процесс синапсиса хромосом, механизм осуществления диплоидизации мейоза у различных полиплоидов неодинаков. Диплоидизация может достигаться как полным подавлением формирования мультивалентов, так и невозможностью их сохранения до МI. Так, было установлено, что у мягкой пшеницы в зиготене формируются мультивалентные синаптонемные комплексы (СК), которые, однако, к началу пахитены распадаются, так что в конце пахитены выявляются только бивалентные СК (Hobolth, 1981; Jenkins, 1983; Holm, 1986). Следовательно, гомеологичные хромосомы участвуют в процессе конъюгации, формируя мультиваленты, но последние не сохраняются до МI.

Существует несколько гипотез о механизме действия гена *Ph*. Согласно одной из них (Hobolth, 1981), этот ген задерживает прохождение кроссинговера до конца пахитены, когда коррекция мультивалентов уже закончилась; при его отсутствии кроссинговер проходит рано и мультивалентные СК закрепляются хиазмами. По другой гипотезе (Holm, Wang, 1988), ген *Ph* запрещает кроссинговер между гомеологичными участками хромосом, допуская его только между строго гомологичными хромосомами. Согласно третьей гипотезе, ген *Ph* определяет положение теломеров на мембране ядерной оболочки (Feldman и др., 1966; Тимофеева, 1986). При отсутствии 5В-хромосомы, несущей этот ген, нарушается нормальное положение теломеров на ядерной мембране. В результате при спаривании хромосом в теломерных районах происходит смещение гомологичных районов относительно друг друга и нарушается характер синапсиса. Такое смещение противоположащих участков конъюгирующих хромосом относительно друг друга, может привести и к смещению хиазм, а это в свою очередь — к закреплению возникших в пахитене мультивалентов.

Ещё более интенсивный гомеологичный синапсис наблюдается в профазе мейоза при отсутствии в геноме мягкой пшеницы гомологичных хромосом. Так, у полигаплоидов сортов 'Kedon' (Wang, 1988) и 'Ogofen' (Priillinn и др., 1991) СК формируется почти полностью, а у сорта 'Chinese Spring' лишь наполовину (Wang, 1988). Однако, несмотря на такой интенсивный синапсис, он не закрепляется хиазмами, так как в МI выявляются униваленты (Riley, 1960).

Интенсивный гомеологичный синапсис с формированием СК наблюдается у пшенично-ржаных гибридов (Шнайдер, Тимофеева, 1987; Тимофеева, 1988; Wang, Holm, 1988), в геноме которых также отсутствуют гомологичные хромосомы. Причем, как оказалось, степень синапсиса и в гибридном (Тимофеева, 1988; Wang, Holm, 1988) и в полигаплоидном геномах (Wang, 1988) почти не зависит от присутствия или отсутствия гена *Ph*. При отсутствии 5В-хромосомы, несущей этот ген, увеличивается частота обменов партнерами спаривания. Однако также как у полигаплоидов, интенсивный гомеологичный синапсис, наблюдаемый в профазе мейоза у пшенично-ржаных гибридов при наличии гена *Ph* в геноме (в единственной дозе), не закрепляется хиазмами, так что в МI выявляются преимущественно униваленты, тогда как при его отсутствии у гибридов нуллисомной по 5В-хромосоме пшеницы с рожью (Wang, Holm, 1988) или у пшенично-ржаных гибридов с участием т. н. мутанта *ph* (линия пшеницы, имеющая делецию локуса *Ph*), в МI присутствуют мультиваленты и биваленты (Шнайдер, 1987), а у нуллисомного по 5В-хромосоме полигаплоида в МI присутствуют биваленты (Wang, 1988). Следовательно, при отсутствии гена *Ph* негомологичный синапсис закрепляется хиазмами. Поскольку в норме хиазмы являются цитологическим эквивалентом генетического кроссинговера, то вполне правомерно предположение, что при отсутствии гена *Ph*

кроссинговер допускается между частично родственными гомеологичными хромосомами *A*, *B* и *D* геномов, а в его присутствии — только между строго гомологичными хромосомами. Однако до тех пор пока нет экспериментального подтверждения осуществления контроля у пшеницы на уровне кроссинговера, нельзя исключить влияния на характер конъюгации хромосом процесса хиазмообразования или терминализации хиазм, контролируемых геном *Ph*.

Диплоидный тип конъюгации хромосом у мягкой пшеницы определяется, таким образом, не запрещением негомологичного синапсиса как такового, а контролем процесса кроссинговера или сохранения хиазм.

Как уже отмечалось, на характер конъюгации хромосом у райграса влияют т. н. добавочные *B*-хромосомы (Jenkins, 1986). У тетраплоидных гибридов, содержащих два гаплоидных генома *Lolium perenne* и два гаплоидных генома *L. temulentum* при отсутствии хромосом, несущих гены диплоидизации, в МI подобно аутотетраплоидам образуются мультиваленты. У тетраплоидных гибридов с добавочными *B*-хромосомами в МI, как и у аллополиплоидов, образуются только биваленты (Jenkins, 1986). Геномы двух видов *Lolium* ввиду близкого родства являются гомеологичными. Поэтому искусственно созданные полиплоидные гибриды *Lolium* представляют собой прекрасную модель для изучения механизма конъюгации гомологичных и гомеологичных хромосом. При ультраструктурном изучении этих гибридов выявилось, что в зиготене у обеих форм присутствуют мультивалентные СК, включающие гомологичные, гомеологичные и гетерологичные хромосомы. При наличии генов диплоидизации в сложном геноме происходит трансформация мультивалентов в строго гомологичные биваленты. Таким образом, механизм диплоидизации у полиплоидных *Lolium*, так же как и у мягкой пшеницы, основан не на ограничении спаривания в профазе мейоза гомологичными хромосомами, а на коррекции мультивалентов в биваленты.

Кроме того, оказалось, что процесс коррекции есть и у гибридов без *B*-хромосом, поскольку в профазе мейоза мультивалентные ассоциации могут включать СК до десяти хромосом, тогда как сохранившиеся в МI мультиваленты включают только четыре гомеологичные хромосомы. Процесс коррекции у этих гибридов ограничивает спаривание в МI гомологами и гомеологами, не допуская негомологичную конъюгацию гетерологичных хромосом. Однако эта коррекция происходит позже, чем трансформация мультивалентов в биваленты у гибридов, имеющих добавочные хромосомы с генами диплоидизации, так как негомологичные мультивалентные ассоциации сохраняются у них до поздней пахитены.

Аналогичное ограничение спаривания хромосом в МI гомеологами, т. е. запрещение конъюгации в МI гетерологичных хромосом при отсутствии в геноме *B*-хромосом происходит у диплоидных гибридов райграса *L. perenne* ($2n=14$) и *L. temulentum* ($2n=14$), у которых в зиготене имеет место обширный синапсис не только между гомеологичными, но и гетерологичными хромосомами с образованием мультивалентных СК. Однако в пахитене в результате коррекции мультиваленты распадаются и сохраняются только гомеологичные бивалентные СК (Jenkins, 1985a; Jenkins, White, 1990). Генетическая система, контролирующая образование бивалентов у диплоидных гибридов райграса отличается от системы диплоидизации у пшеницы и тетраплоидного райграса, поскольку у пшеницы в присутствии гена *Ph*, а у райграса — добавочных *B*-хромосом, сохраняются биваленты, состоящие из строго гомологичных хромосом и распадаются сегменты с гомеологичным синапсисом, тогда как у диплоидных гибридов райграса сохраняются биваленты, состоящие из гомеологичных хромосом и распадаю-

тся сегменты с гетерологичным синапсисом. Причем гомеологичные хромосомы исходных форм райграса, формирующие биваленты, сильно различаются между собой и структурно, и генетически. Хромосомы *L. temulentum* значительно длиннее, чем хромосомы *L. perenne*. По содержанию ДНК эти виды различаются на 50%. И все же, несмотря на это различие, биваленты характеризуются высокой частотой хиазм (Jenkins, 1985a). Это может означать, что при отсутствии в геноме райграса *B*-хромосом допускается кроссинговер в сегментах с частичной гомологией, т. е. с гомеологичным синапсисом. Сходная ситуация наблюдается у мягкой пшеницы при отсутствии гена *Ph*.

Присутствие в геноме у диплоидных гибридов добавочных *B*-хромосом сильно снижает спаривание, что проявляется в появлении в МI унивалентов. Ультраструктурное изучение ранней профазы у гибридов между *L. perenne*, имеющих добавочные хромосомы ($2n=14+2B$), и *L. temulentum* ($2n=14$) показало, что в зиготене и пахитене происходит гомеологичный и негомологичный синапсис с образованием мультивалентных ассоциаций. Однако к концу пахитены они элиминируют, так что уже в диплотене спаривание между гомеологичными хромосомами практически отсутствует (Jenkins, Scanlon, 1987).

У триплоидных гибридов, содержащих два гаплоидных набора хромосом *L. perenne* и один набор хромосом *L. temulentum*, в присутствии добавочных *B*-хромосом в зиготене наблюдается гомеологичный синапсис в виде тривалента и очень незначительный на этой стадии негомологичный синапсис. В пахитене, напротив, наблюдаются отсутствие гомеологичного синапсиса и полный синапсис гомологичных хромосом двух наборов *L. perenne*, а хромосомы *L. temulentum* обнаруживают интенсивный негомологичный синапсис как между собой, так и сами с собой. Но в МI, как и следовало ожидать в присутствии добавочных хромосом, выявляются 7 гомологичных бивалентов *L. perenne* и 7 унивалентов *L. temulentum* (Jenkins, 1985b). «Исправление» синапсиса у триплоидных гибридов включает, таким образом, два этапа или два разных процесса: коррекцию гомеологичного синапсиса в зиготене, в результате которой мультивалент распадается на бивалент и унивалент, и разрушение негомологичного синапсиса в конце пахитены — ранней диплотене. Гомологичный синапсис затем закрепляется хиазмами, тогда как негомологичный, сформировавшийся между гетерологичными хромосомами гаплоидного набора *L. temulentum*, диссоциирует, вероятно, ввиду невозможности его закрепления хиазмами. Во всех случаях возникновения синапсиса между гетерологичными хромосомами неизвестно ни одного факта закрепления гетерологичного синапсиса хиазмами. Генетические обмены между негомологичными сегментами невозможны из-за несходства сопоставляемых молекул ДНК. Хиазмы в таких участках негомологичного синапсиса не образуются из-за отсутствия синтеза специфического *R*-белка, необходимого для прохождения кроссинговера, т. е., чтобы включились ферменты кроссинговера, нужна истинная гомологичная конъюгация (Hotta и др., 1984).

При отсутствии генов диплоидизации у райграса, так же как и у пшеницы, происходит ослабление требования гомологичности при кроссинговере. Однако снижение степени гомологии, при которой может происходить кроссинговер, вероятно, ограничено.

У тетраплоидных растений *Scilla autumnalis*, геном которых состоит из двух диплоидных гомеологичных геномов (*AA**B**7**B**7*), возникшие в зиготене мультиваленты полностью диссоциируют в ранней пахитене, так что в МI присутствуют только гомоморфные биваленты, образовавшиеся между строго гомологичными хромосомами, а у тетраплоидов, имеющих *AB**7**B**7**B**7*-геном (т. е. один гаплоидный *A* набор и три гаплоидных набора *B**7*), не происходит полной элиминации мультивален-

тов (Jenkins и др., 1988). Но только немногие из возникших в зиготене мультивалентов сохраняются до МI. Большинство же мультивалентов трансформируется в гомологичные и гомеологичные биваленты. Причем хиазмы могут образовываться как в гомоморфных (гомологичных), так и в гетероморфных бивалентах, хотя предполагается некоторое снижение частоты хиазм между гомеологами. Однако, если у тетраплоидов с геномом *AAB7B7* в процессе коррекции происходит разрушение гомеологичного синاپсиса и восстановление строго гомологичного синাপсиса, то у тетраплоидов с геномом *AB7B7B7* и у триплоидов — *AB7B7* (White и др., 1988) разрушается в мультивалентах частично и гомологичный синাপсис между хромосомами *B7*-генома и преобразуется в гомеологичный синাপсис между *A*- и *B7*-хромосомами в гетероморфных бивалентах, которые сохраняются до МI (Jenkins и др., 1988). Таким образом, трансформация мультивалентов у *Scilla* при недостатке в геноме гомологичных партнеров не требует выборочного сохранения определенного типа синাপсиса или прохождения кроссинговера в участках хромосом с определенным типом синাপсиса. Предполагается, что у этих тетраплоидов мультиваленты сами по себе обладают неустойчивостью. При наличии у каждой хромосомы гомологичного партнера (у тетраплоидов *Scilla* с геномом *AAB7B7*) спаривание происходит по типу мягкой пшеницы.

У аллополиплоидных видов *Avena*, имеющих также диплоидный тип спаривания хромосом в МI, в отличие от полиплоидных видов *Triticum*, *Lolium* и *Scilla*, в профазе мейоза наблюдается синাপсис только гомологичных хромосом с образованием бивалентных СК и не обнаружено мультивалентных ассоциаций (Jones и др., 1989). Следовательно, у овса диплоидизация осуществляется уже на уровне синাপсиса. Известно, что у полиплоидных видов овса очень значительные структурные различия между гомеологичными хромосомами *A*, *C* и *D* геномов. Поэтому, предполагается, что из-за этого различия у *Avena* и нет необходимости в специальных генах диплоидизации, чтобы обеспечивать образование бивалентов в МI, но не исключается и возможность большей эффективности генов диплоидизации у овса по сравнению с таковыми у *Triticum* и *Lolium* (Jones и др., 1989). В пользу последнего предположения свидетельствует обнаружение гомеологичной конъюгации хромосом *A*, *C* и *D* геномов у полигаплоида *A. sativa* при утере определенной хромосомы (Rajhathy, Thomas, 1972). С другой стороны, известны примеры синাপсиса и формирования СК между хромосомами, имеющими более значительные структурные различия. Так, у упоминаемых уже диплоидных гибридов между двумя близкородственными видами *Lolium* (*L. perenne* и *L. temulentum*) даже 50%-ный уровень различия по содержанию ДНК и значительное различие в длине хромосом у этих видов (являющихся гомеологичными друг другу) не препятствуют конъюгации этих хромосом и образованию бивалентов. Существует специальный механизм «пригонки» — выравнивания длин осевых тяжей гомеологов, ставших латеральными элементами СК, в результате чего происходит полный синাপсис хромосом от одного теломера до другого (Jenkins, White, 1990). Гомеологичные хромосомы ввиду близкого родства имеют некоторую (большую или меньшую) степень гомологии между собой. При выравнивании длин конъюгирующих хромосом, вероятно, происходит некоторое смещение участков гомеологичных хромосом относительно друг друга. В результате такого смещения противолежащих участков конъюгирующих хромосом, вызванного синаптической пригонкой, синাপсис становится еще менее гомологичным. Но и это не является препятствием для образования бивалентов. Напротив, именно процесс выравнивания длин конъюгирующих хромосом обуславливает сохранение гетероморфных бивалентов

до МI. Там, где его нет пахитенные биваленты распадаются. У межвидовых гибридов овсяницы *Festuca drymeja* × *F. scariosa* при сходном уровне различия в содержании ДНК между этими двумя видами (т. е. около 50%), только в части гетероморфных бивалентов происходило выравнивание длин конъюгирующих хромосом. Эти биваленты сохранялись до МI. В других бивалентах выравнивания не было и они распадались (Thomas, Morgan, 1990). Таким образом, регуляция спаривания хромосом может осуществляться в процессе синапсиса путем дифференцированного сокращения определенных участков хромосом. Причем, процесс регуляции может распространяться только на отдельные биваленты генома, как у гибридов овсяницы, или на все биваленты без исключения, как у гибридов райграса. И все же, предел различия между хромосомами исходных видов, при котором хромосомы конъюгируют, по всей видимости, существует. Так, при 66%-ном уровне различия в содержании ДНК между *L. multiflorum* и *F. drymeja* и 80%-ном — между *F. drymeja* и *F. pratensis* почти полностью отсутствовало спаривание у гибридов между этими видами из-за невозможности выравнивания хромосом (Thomas, Morgan, 1990).

У аутотетраплоидных самок *Meloidogyne hapla* формирование в пахитене исключительно бивалентных СК, напротив, происходит при полной структурной и генетической идентичности четырех гомологичных хромосом (Goldstein, Triantaphyllou, 1981). Диплоидизация мейоза у этого вида осуществляется также как и у полиплоидных видов овса на уровне синапсиса, однако механизм ее, вероятно, иной, чем у овса, поскольку у овса подавляется конъюгация гомеологов, а у *M. hapla* — гомологов.

При ультраструктурном исследовании других аутополиплоидов, формирующих в МI биваленты, в профазных мейоцитах были обнаружены мультивалентные СК. Так, в ооцитах триплоидов *Bombyx mori* в профазе мейоза сначала в результате строго гомологичного синапсиса образуются триваленты, затем они распадаются на биваленты и униваленты. Позже униваленты объединяются между собой, образуя также биваленты, но уже вследствие негомологичного синапсиса (Rasmussen, 1977). Здесь также как и у аллополиплоидов с диплоидным типом спаривания хромосом в МI, формирующих, однако, в профазе мейоза мультиваленты, происходит коррекция спаривания. Таким образом, у шелкопряда диплоидизация мейоза достигается трансформацией мультивалентов в биваленты. Также как и у мягкой пшеницы, она представляет собой двухфазный процесс. Но у шелкопряда на первом этапе происходит строго гомологичная конъюгация хромосом, а после коррекции в результате ослабления требования строго гомологичного синапсиса конъюгируют гетерологичные хромосомы. У мягкой пшеницы, напротив, ослабление требования строго гомологичного спаривания хромосом происходит на первом этапе, когда могут конъюгировать гомеологичные хромосомы, а на втором этапе спаривание ограничено гомологичными хромосомами. Трансформация мультивалентов в биваленты у полиплоидных самок шелкопряда возможна благодаря отсутствию у них кроссинговера. Осуществление кроссинговера у самцов шелкопряда препятствует распаду мультивалентов и они сохраняются до МI (Rasmussen, 1987). Следовательно, наличие или отсутствие кроссинговера определяет у *B. mori* тип спаривания хромосом. С другой стороны, отсутствие кроссинговера ещё не является гарантией трансформации мультивалентов в биваленты. У ахиазматических самцов скорпионов, возникшие в профазе мейоза мультиваленты сохраняются до МI, хотя кроссинговер не препятствует их коррекции (Shanahan, Nauman, 1990). У пшеницы такая трансформация мультивалентов в биваленты в присутствии гена (ов) диплоидизации осуществляется либо

благодаря ограничению прохождения кроссинговера только в гомологичных участках хромосом (Holm, Wang, 1988), либо, что менее вероятно, благодаря задержке кроссинговера до завершения коррекции (Hobolth, 1981). Как уже отмечалось, из-за отсутствия кроссинговера диссоциирует гетерологичный синапсис. Таким образом, на уровне кроссинговера также может осуществляться контроль за типом спаривания хромосом в MI.

Тип спаривания может, вероятно, определяться и присутствием хиазм, обусловленным возможностью их сохранения или терминализации в определенных участках мультивалентов. Преждевременное разрушение или сползание хиазм к теломерам могут привести к отсутствию или снижению числа хиазм в этих участках, что в свою очередь вызывает разрушение мультивалентов. Существование такой регуляции синапсиса у полиплоидов подтверждается разным расположением хиазм у двух линий аутотетраплоидов *T. longissimum*, различающихся между собой по частоте формирования мультивалентов в MI: у линии с более высокой частотой мультивалентов хиазмы расположены более интерстициально (Avivi, 1976).

У тетраплоидного *Allium vineale* причиной снижения числа мультивалентов в MI по сравнению с таковым в зиготене или пахитене может быть снижение частоты хиазм, поскольку у этого вида в MI наиболее часты открытые биваленты (Loidl, 1986).

Невозможность образования хиазм (равно как и невозможность прохождения кроссинговера) в определенных участках мультивалентов в ряде случаев вызвана недостаточностью синапсиса в этих участках. Например, у аутотетраплоидной пшеницы *T. monococcum* (AAAA) даже в наиболее полно спаренных мультивалентах в местах обменов партнерами спаривания наблюдается обширный асинапсис, который вызывает диссоциацию части возникших в зиготене мультивалентов (Gillies и др., 1987). Влияние гена диплоидизации, обуславливающего трансформацию мультивалентов в биваленты в данном случае исключается ввиду отсутствия у этого вида пшеницы B-генома.

Формирование мультивалентов, кроме наличия полной или частичной гомологии хромосом, полноты синапсиса, а также присутствия и эффективности генов диплоидизации зависит еще, как оказалось, от длины конъюгирующих хромосом (Rasmussen, Holm, 1979; Gillies и др., 1987), поскольку у полиплоидных организмов, характеризующихся длинными хромосомами, частота мультивалентов выше по сравнению с организмами, имеющими короткие хромосомы, и внутри полиплоидного генома более длинные хромосомы формируют квадриналенты чаще, чем более короткие хромосомы. В аутополиплоидных ооцитах цыплят мультиваленты формируются только при определенной пороговой длине осевых тяжей гомологичных хромосом, а именно не меньше 2,5 мкм. Хромосомы, с меньшей длиной вообще не образуют квадриналенты. В данном случае исключается участие хиазм в регулировании числа мультивалентов (Solari, Fehheimer, 1988). Предполагается, что наблюдаемая корреляция между длиной хромосом и формированием мультивалентов связана с числом точек инициации синапсиса на хромосоме. Очевидно, более длинные хромосомы, должны иметь наибольшее число точек инициации и, вследствие этого, они чаще могут участвовать в образовании мультивалентов, чем короткие хромосомы с единственной точкой инициации синапсиса (Gillies и др., 1987). Так, формирование в пахитене у *M. hapla* исключительно бивалентных СК объясняется именно наличием только одной точки инициации спаривания, расположенной в той теломерной части хромосомы, которая прикреплена к мембране ядерной оболочки.

Согласно гипотезе Ватанабэ (Watanabe, 1983), процесс цитогенети-

ческой диплоидизации предполагает снижение в ходе эволюции числа т. н. зигомеров (точек инициации синапсиса) на хромосому и дифференциацию последовательности оснований в ДНК зигомеров, что должно ограничить обмена между гомеологами. Однако на основании светомикроскопического изучения М1 оказалось неправомерным выведение зависимости типа спаривания хромосом от числа точек инициации синапсиса, приходящихся на одну хромосому. Так, оказалось ошибочным утверждение о том, что диплоидный тип спаривания в М1 у мягкой пшеницы определяется наличием одного единственного зигомера (Watanabe, 1983). Ультраструктурное исследование распластанных мейоцитов пшеницы на ранней стадии профазы мейоза показало, что синапсис хромосом и формирование СК начинается (иницируется) одновременно во многих точках хромосомы (Тимофеева и др., 1988). Кроме того, как уже отмечалось, у пшеницы формируются мультиваленты в профазе мейоза.

Тем не менее, вполне вероятно, что характер инициации синапсиса может влиять на тип спаривания хромосом в профазе мейоза у аутополиплоидов. Причем, очевидно, важна локализация этих точек на хромосоме. Установлено, что интеркалярные точки инициации синапсиса могут включать в синапсис негомологичные осевые тяжи, способствуя тем самым образованию мультивалентных СК. При теломерной инициации синапсиса более предпочтителен попарный синапсис хромосом (Gillies и др., 1987). Однако и в данном случае нельзя исключить существования специфических генов, обуславливающих попарный синапсис и подавляющих формирование мультивалентных СК. Доказательством существования такого генетического контроля может служить обнаружение мультивалентных СК у мутанта кукурузы *dsy₁* (Тимофеева, Голубовская, 1991) и отсутствие таковых в норме при нормальном аллеле гена *dsy₁*, где образуются только бивалентные СК (Тимофеева и др., 1991). Поскольку каждая хромосома представлена в геноме кукурузы только парой гомологов, то наличие мультивалентных образований СК свидетельствует об участии в синапсисе гетерологичных хромосом. Мутации одного гена оказываются достаточно, чтобы нарушилась строго попарная конъюгация гомологичных хромосом. Тип синапсиса — строго гомологичный или негомологичный определяется, таким образом, также генетически. Нормальный аллель гена *Dsy₁* контролирует попарный синапсис, допуская его только между строго гомологичными хромосомами, тогда как мутантный ген *dsy₁* в гомозиготном состоянии, напротив, допускает негомологичный синапсис.

Генетический контроль диплоидизации может осуществляться на уровне синапсиса хромосом не только ограничением попарного синапсиса при наличии более двух гомологов в геноме или подавлением какого-то конкретного (гомеологичного или гетерологичного) типа синапсиса, а также разрешением негомологичного синапсиса, как это наблюдается у триплоидов, например у *B. mori*, при формировании гетероморфных бивалентов (Rasmussen, 1977). Биваленты, состоящие из негомологичных униввалентов, при этом удерживаются вместе до М1, в отличие от других известных случаев возникновения негомологичного синапсиса. В анафазе I они расходятся аналогично гомоморфным бивалентам. В данном случае явление негомологичного синапсиса играет определенную роль в процессе стабилизации мейоза у аутополиплоидов (Семенов, 1975). Таким образом, на уровне синапсиса диплоидизация мейоза может достигаться несколькими путями.

Как уже отмечалось, диплоидный тип мейоза и некоторых полиплоидов может обуславливаться особенностями процесса кроссинговера. Генетический контроль на этом уровне осуществляется также несколькими путями: «запрещением» или «разрешением» его между

гомеологичными хромосомами, задержкой прохождения кроссинговера до завершения трансформации мультивалентов в биваленты или отсутствием процесса кроссинговера как такового.

Диплоидизация мейоза может осуществляться на уровне образования и сохранения хиазм. Доказано существование генетического контроля этих процессов независимое от регуляции процесса кроссинговера (Maguire, 1978).

Итак, генетический контроль диплоидизации имеет полигенный и многоэтапный характер. Включение определенных генов диплоидизации на разных этапах конъюгации хромосом обуславливает различное поведение хромосом в мейозе. По крайней мере у некоторых полиплоидных организмов процесс диплоидизации предполагает последовательное включение нескольких генов диплоидизации.

ЛИТЕРАТУРА

- Тимофеева Л. 1986. Активность ядерной оболочки у нулли-тетрасомной линии мягкой пшеницы в профазе мейоза. — Изв. АН ЭССР. Биол., 35, 2, 91—98.
- Тимофеева Л. П. 1988. Изучение синапсиса хромосом у пшенично-ржаных гибридов методом распластывания мейоцитов. — Тез. докл. Киев, 30.
- Тимофеева Л. П., Коломиец О. Л., Воронцова Н. И., Богданов Ю. Ф. 1988. Электронно-микроскопическое исследование синаптонемного комплекса мягкой пшеницы. I. Инициация синапсиса. — Цитология, 30, 4, 390—394.
- Тимофеева Л. П., Голубовская И. Н. 1991. Новый тип дисинаптического гена у кукурузы, выявленный методом распластывания синаптонемных комплексов. — Цитология, 33, 7, 3—8.
- Тимофеева Л. П., Гребенникова З. К., Гафт М. С., Голубовская И. Н. 1991. Ультраструктурные особенности синаптонемных комплексов у кукурузы в норме. — Цитология, 33, 6, 12—19.
- Семенов В. И. 1975. Мейоз у автополиплоидов. — В кн.: Цитология и генетика мейоза. Москва, 263—291.
- Шкутина Ф. М. 1975. Мейоз у отдаленных гибридов и амфидиплоидов. — В кн.: Цитология и генетика мейоза. Москва, 292—311.
- Шнайдер Т. М. 1987. Повышение частоты рекомбинации хромосом в мейозе у пшенично-ржаных гибридов. — Цитология и генетика, 21, 3, 175—179.
- Шнайдер Т. М., Тимофеева Л. П. 1987. Свето- и электронномикроскопическое изучение мейоза у пшенично-ржаных гибридов F_1 , полученных с участием мутанта *ph*. — Тез. докл. Москва, 4, 4, 305.
- Avivi, L. 1976. The effect of genes controlling different degrees of homologous pairing on quadrivalent frequency in induced autotetraploid lines of *Triticum longissimum*. — Can. J. Genet. Cytol., 18, 357—364.
- Charpentier, A., Feldman, M., Cauderon, Y. 1986. Genetic control of meiotic chromosome pairing in tetraploid *Agropyron elongatum*. I. Pattern of pairing in natural and induced tetraploids and in F_1 triploid hybrid. — Can. J. Genet. Cytol., 28, 783—788.
- Charpentier, A., Feldman, M., Canderon, Y. 1988. The effect of different doses of *Ph1* on chromosome pairing in hybrids between tetraploid *Agropyron elongatum* and common wheat. — Genome, 30, 974—977.
- Dvořák, J., Chen, K.-C., Giorgi, B. 1984. The C-band pattern of a *Ph*⁻ mutant of durum wheat. — Can. J. Genet. Cytol., 26, 360—363.
- Feldman, M. 1966. The effect of chromosomes 5B, 5D and 5A on chromosomal pairing in *Triticum aestivum*. — Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 55, 6, 1447—1453.

- Feldman, M., Mello-Sampayo, T., Avtoi, L. 1966. Somatic association in *Triticum aestivum*. — Proc. Nat. Acad. Sci. USA, **56**, 4, 1192—1199.
- Gillies, C. B., Kuspira, J., Bhambhani, R. N. 1987. Genetic and cytogenetic analysis of the A genome of *Triticum monococcum*. IV. Synaptonemal complex formation in autotetraploids. — Genome, **29**, 309—318.
- Giorgi, B., Barbera, F. 1981. Increase of homoeologous pairing in hybrids between a *ph* mutant of *T. turgidum* L. var. *durum* and two tetraploid species of *Aegilops*: *Aegilops kotschyi* and *Ae. cylindrica*. — Cereal Res. Commun., **9**, 3, 205—211.
- Goldstein, P., Triantaphyllou, A. C. 1981. Pachytene karyotype analysis of tetraploid *Meloidogyne hapla* females by electron microscopy. — Chromosoma, **84**, 3, 405—412.
- Hobolth, P. 1981. Chromosome pairing in allohexaploid wheat var. Chinese Spring. Transformation of multivalents into bivalents, a mechanism for exclusive bivalent formation. — Carlsberg Res. Commun., **46**, 129—173.
- Holm, P. B. 1986. Chromosome pairing and chiasma formation in allohexaploid wheat, *Triticum aestivum* analyzed by spreading of meiotic nuclei. — Carlsberg Res. Commun., **51**, 239—294.
- Holm, P. B., Wang, X. 1988. The effect of chromosome 5B on synapsis and chiasma formation in wheat *Triticum aestivum* cv. Chinese Spring. — Carlsberg Res. Commun., **53**, 191—208.
- Hotta, Y., Tabata, S., Stern, H. 1984. Replication and nicking of zygotene DNA sequences control by a meiosis specific protein. — Chromosoma, **90**, 243—253.
- Jauhar, P. P. 1975. Genetic control of diploid-like meiosis in hexaploid tall fescue. — Nature, **254**, 5501, 595—597.
- Jauhar, P. P. 1977. Genetic regulation of diploid-like chromosome pairing in *Avena*. — Theor. Appl. Genet., **49**, 287—295.
- Jenkins, G. 1983. Chromosome pairing in *Triticum aestivum* cv. Chinese Spring. — Carlsberg Res. Commun., **48**, 255—283.
- Jenkins, G. 1985a. Synaptonemal complex formation in hybrids of *Lolium temulentum* × *L. perenne* (L.). I. High chiasma frequency diploid. — Chromosoma, **92**, 81—88.
- Jenkins, G. 1985b. Synaptonemal complex formation in hybrids of *Lolium temulentum* × *Lolium perenne* (L.) II. Triploid. — Chromosoma, **92**, 387—390.
- Jenkins, G. 1986. Synaptonemal complex formation in hybrids of *Lolium temulentum* × *Lolium perenne* (L.). III. Tetraploid. — Chromosoma, **93**, 413—419.
- Jenkins, G., Scanlon, M. J. 1987. Chromosome pairing in a *Lolium temulentum* × *Lolium perenne* diploid hybrid with a low chiasma frequency. — Theor. Appl. Genet., **73**, 4, 516—522.
- Jenkins, G., White, J., Parker, J. S. 1988. Elimination of multivalents during meiotic prophase in *Scilla autumnalis*. II. Tetraploid. — Genome, **30**, 6, 940—946.
- Jenkins, G., White, J. 1990. Elimination of synaptonemal complex irregularities in a *Lolium* hybrid. — Heredity, **64**, 1, 45—53.
- Jones, M., Rees, H., Jenkins, G. 1989. Synaptonemal complex formation in *Avena* polyploids. — Heredity, **63**, 2, 209—219.
- Kaul, M. L. H., Murthy, T. G. K. 1985. Mutant genes affecting higher plant meiosis. — Theor. Appl. Genet., **70**, 449—466.
- Kimber, G. 1961. Basis of the diploid-like meiotic behaviour of polyploid cotton. — Nature, **191**, 4783, 98—100.
- Kuspira, J., Bhambhani, R. N., Shimada, T. 1985. Genetic and cytogenetic analyses of the A genome of *Triticum monococcum*. I. Cytology, breeding behaviour, fertility, and morphology of induced autotetraploids. — Can. J. Genet. Cytol., **27**, 51—63.
- Lavana, U. C. 1986. High bivalent frequencies in artificial autotetraploids of *Hioscyamus muticus* L. — Can. J. Genet. Cytol., **28**, 7—11.
- Loidl, J. 1986. Synaptonemal complex spreading in *Allium*. II. Tetraploid *A. vineale*. — Can. J. Genet. Cytol., **28**, 754—761.
- Maguire, M. P. 1978. Evidence for separate genetic control of crossing over and chiasma maintenance in maize. — Chromosoma, **65**, 173—183.

- Prülinn, O., Enno, T., Peusha, H., Tohver, M., Timošejeva, L. 1991. Items from Estonia. — Ann. Wheat Newsletter, **37**, 57—59.
- Rajhathy, T., Thomas, H. 1972. Genetic control of chromosome pairing in hexaploid oats. — Nature New Biol., **239**, 218.
- Rasmussen, S. W. 1977. Chromosome pairing in triploid females of *Bombyx mori* analyzed by three-dimensional reconstructions of synaptonemal complexes. — Carlsberg Res. Commun., **42**, 163—197.
- Rasmussen, S. W. 1987. Chromosome pairing in autotetraploid *Bombyx* males. Inhibition of multivalent correction by crossing over. — Carlsberg Res. Commun., **52**, 211—242.
- Rasmussen, S. W., Holm, P. B. 1979. Chromosome pairing in autotetraploid *Bombyx* females. Mechanism for exclusive bivalent formation. — Carlsberg Res. Commun., **44**, 101—125.
- Riley, R. 1960. The diploidisation of polyploid wheat. — Heredity, **15**, 405—429.
- Riley, R., Chapman, V. 1958. Genetic control of the cytologically diploid behaviour of hexaploid wheat. — Nature, **182**, 713—715.
- Riley, R., Kempanna, C. 1963. The homœologous nature of the nonhomologous meiotic pairing in *Triticum aestivum* deficient for chromosome Y(5B). — Heredity, **18**, 287—306.
- Sears, E. R. 1977. An induced mutant with homœologous pairing in common wheat. — Can. J. Genet. Cytol., **19**, 4, 585—593.
- Shanahan, C. M., Hayman, D. L. 1990. Synaptonemal complex formation in male Scorpions exhibiting achiasmatic meiosis and structural heterozygosity. — Genome, **33**, 6, 914—926.
- Solari, A. J., Fechheimer, N. S. 1988. Quadrivalent formation in a tetraploid chicken oocyte. — Genome, **30**, 900—902.
- Solari, A. J., Moses, M. J. 1977. Synaptonemal complexes in a tetraploid mouse spermatocyte. — Exp. Cell Res., **108**, 2, 464—467.
- Thomas, H. M. 1990. Analysis of synaptonemal complexes in the amphidiploid of *Lolium multiflorum* × *Festuca drymeja*. — Genome, **33**, 903—907.
- Thomas, H. M., Morgan, W. G. 1990. Analysis of synaptonemal complexes and chromosome pairing at metaphase I in the diploid intergeneric hybrid *Lolium multiflorum* × *Festuca drymeja*. — Genome, **33**, 4, 465—471.
- Wall, A. M., Riley, R., Gale, M. D. 1971. The position of a locus on chromosome 5B of *Triticum aestivum* effecting homœologous meiotic pairing. — Genet. Res., **18**, 329—341.
- Wang, X. 1988. Chromosome pairing analysis in haploid wheat by spreading of meiotic nuclei. — Carlsberg Res. Commun., **53**, 135—166.
- Wang, X., Holm, P. B. 1988. Chromosome pairing and synaptonemal complex formation in wheat-rye hybrids. — Carlsberg Res. Commun., **53**, 167—190.
- Watanabe, K. 1983. Studies on the control of diploid-like meiosis in polyploid taxa of *Chrysanthemum*. 4. Colchiploids and the process of cytogenetical diploidization. — Theor. Appl. Genet., **66**, 1, 9—14.
- White, J., Jenkins, G., Parker, J. S. 1988. Elimination of multivalents during meiotic prophase in *Scilla autumnalis*. I. Diploid and triploid. — Genome, **30**, 6, 930—939.

Представил У. Маргна

Поступила в редакцию
16/III 1992

Blood samples for haematological analyses were taken at 15 °C within 5 min after capture from the heart, using a heparinized syringe. Blood smears were prepared immediately, air dried, fixed in ethanol for 15 min.

* Eesti Teaduste Akadeemia Zoologia ja Botaanika Instituut (Institute of Zoology and Botany, Estonian Academy of Sciences), Vanemuise 21, EE2400 Tartu, Estonia.

KROMOSOOMIDE KONJUGATSIOONI GENEETILINE KONTROLL POLÜPLOIDIDEL

Polüploidsete organismide diploidiseerumise probleemidele pühendatud kirjanduse ülevaates on analüüsitud kromosoomide käitumist meioosis erinevate taksonoomiliste gruppide esindajail. On käsitletud kromosoomide konjugatsiooni diploidse tüübi võimalike mehhanisme reduktsioonjagunemise metafaasis ning tehtud järeldus meioosi diploidisatsiooni geneetilise kontrolli olemasolu kohta diploididel mitmel tasemel — sünaptsise, krossingoveri ja kiasmide säilimise tasemel. Igal tasemel esineb samuti mitmeid kromosoomide konjugeerumise regulatsiooni kulgemise teid. See viitab sellise kontrolli polügeensele ja mitmeetapilisele iseloomule. Kindlate diploidisatsioonigenide lülitumine meioosi eri etappidel tingib kromosoomide erisuguse käitumise. Mõningatel polüploidsetel organismidel eeldab diploidiseerumise protsess mitmete diploidisatsioonigenide järjestikust sisselülitumist.

Ljudmila TIMOPHEYEVA

GENETIC CONTROL OF CHROMOSOME PAIRING IN POLYPLIIDS

The diploid-like chromosome pairing at metaphase I of meiosis in polyploid species is conditioned by certain genes which affect different events of meiosis: chromosome synapsis and synaptonemal complexes formation; occurrence of crossing over; chiasmata formation or its maintenance. Possible regulatory mechanisms of diploid-like chromosome behaviour are considered. The effectiveness of diploidizing gene system in several polyploid species is discussed.