

- Научно-техн.бюлл. ВИР – 1985 - N 150 - с.53-57.
17. *Ростова Н.С., Брач Н.Б.* Генотипические и экологические корреляции некоторых признаков льна-долгунца// Тр. по прикл.ботанике, генетике и селекции – 1989 - т.125 - с.56-64.
 18. *Ростова Н.С., Бурляева М.О.* Изменчивость структуры корреляций морфологических и хозяйственных признаков у сои разных направлений кормового использования //Генетические ресурсы культурных растений в XXI веке. Материалы II международной конференции. СПб. 26-30 ноября 2007 - С.342-344.
 19. *Ростова Н.С., Пороховинова Е.А., Брач Н.Б.* Изучение хозяйственно ценных признаков линий генетической коллекции льна. Сообщение I. Корреляции и их изменчивость// Научно-информ. Бюлл. ВИР им. Н.И.Вавилова – 2002 - Вып. 241 - с. 37-43.
 20. *Ростова Н.С., Пороховинова Е.А., Брач Н.Б.* Изучение хозяйственно ценных признаков линий генетической коллекции льна. Сообщение II. Комплексная оценка линий// Научно-информ. Бюлл. ВИР им. Н.И.Вавилова – 2002 - вып. 241 - с. 44-50.
 21. *Ростова Н.С., Седловский А.И.* Взаимосвязи элементов продуктивности у разных сортов риса в зависимости от условий выращивания// Сельскохозяйственная биология .- 1986 - № 7 - с.13-20.
 22. *Ростова Н.С., Седловский А.И.* Изменчивость взаимосвязей компонентов продуктивности разных сортов риса после обработки мутагенами// Сельскохозяйственная биология – 1991 - № 3 - с.100-107.
 23. *Терентьев П.В.* Метод корреляционных плеяд// Вестн. Ленингр. Ун-та, 1959 - №9 – с.137-141,
 24. *Терентьев П.В.* Дальнейшее развитие метода корреляционных плеяд// Применение математических методов в биологии – Л – 1960 – с.27-36,
 25. *Flury B.N.* Common Principal Components in “k” groups// J. Amer. Stat. Assoc. – 1984 - v.84 – pp. 892-898.
 26. *Flury B.N.* Common Principal Components and related multivariate models. 1988 – NY – 258 pp.
 27. *Mantel N.* The detection of disease clustering and a generalized regression approach// Cancer Res. -1967 - v.27 - P. 209-220.
 28. *Sokal R., Rolf F.* Biometry. 1995 - N-Y – (3 ed.) - 888 pp

Резюме

Описаны результаты применения эвристических приемов сравнения матриц корреляции по структуре и силе связей (в исследованиях генетических ресурсов в естественных и экспериментальных условиях). Метод позволяет оценить степень изменчивости связей по множеству матриц, а также для отдельных признаков.

Results of heuristic comparisons of correlation matrices measuring differences in structure and strength of correlations are presented (in studies of genetic resources from natural and experimental conditions). Method allows one to estimate amount of variation in correlations for a set of complete matrices, as well as for characters.

СТРАШНЮК В.Ю., ТАГЛИНА О.В., ГОРЕНСКАЯ О.В., ШАКИНА Л.А.

*Харьковский национальный университет имени В.Н.Каразина,
Украина, 61077, Харьков, пл. Свободы, 4, e-mail: strashnyuk@univer.kharkov.ua*

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПОЛИТЕННЫХ ХРОМОСОМ *DROSOPHILA MELANOGASTER* ПРИ ГЕТЕРОЗИСЕ

Разработка теоретических основ гетерозиса имеет важное значение в связи с широким практическим применением этого явления. Удобным модельным объектом для этого является

плодовая мушка – дрозофила, и в особенности большой интерес представляют исследования политенных хромосом, являющихся модификацией активно функционирующих интерфазных хромосом. На этом объекте удастся исследовать основные проявления функциональной активности ядерного генома, такие как синтез ДНК и РНК, что отражается, соответственно, в степени умножения генома и пуфовой активности. Наряду с этим исследования политенных хромосом дают возможность изучить некоторые вопросы, связанные с пространственной организацией генома в клеточном ядре, что, по современным представлениям, является существенным в выполнении его генетических функций.

Целью данной работы было исследовать особенности структуры и функции политенных хромосом у инбредных линий и гибридов дрозофилы, важные для понимания механизмов гетерозиса.

Материалы и методы

Исследования проведены на инбредных, селективируемых линиях и межлинейных гибридах *F₁ Drosophila melanogaster* Meig. Политенные хромосомы исследовали на давленных ацетоорсеиновых препаратах слюнных желез [1].

Результаты и обсуждение

В предшествующих исследованиях показано увеличение частоты спонтанного асинопсиса у межлинейных гибридов дрозофилы по сравнению с инбредными родительскими линиями [2, 3]. Гибриды *F₁* отличаются более быстрой активацией пуфов теплового стресса в условиях *in vivo* и экдизонстимулируемых пуфов при действии экдистерона *in vitro* [4, 5]. . Нами установлено также превосходство гетерозисных гибридов над инбредными линиями по степени политении хромосом [6], что характеризует репликативную функцию хромосом. Приведенные результаты свидетельствуют не только об общем увеличении уровня экспрессии генов, но также характеризуют особенности регуляции генной активности у гетерозисных гибридов.

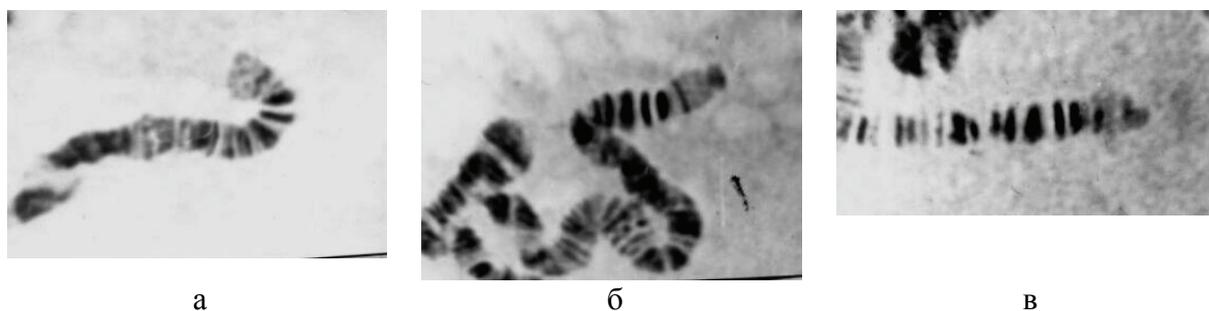


Рис. 1. Различия в морфологии теломерных концов хромосомы 2L у линий и гибридов дрозофилы: а – гомозиготное состояние «коротких» недореплицированных концов теломер в линии НА; б - гомозиготное состояние «длинных» концов теломер в линии ВА; в – гетерозиготное состояние теломер у гибридов *F₁* НА × ВА

Наряду с приведенными данными мы наблюдали влияние генотипа на некоторые структурные характеристики хромосом. Показаны отличия в морфологии теломерных концов хромосомы 2L у селективируемых инбредных линий НА (низкоактивная) и ВА (высокоактивная) селекции Л.З. Кайданова [7]. Линия НА характеризуется недорепликацией нескольких концевых дисков. У гибридов морфология теломеры отличается от исходных линий, у них сохраняются терминальные диски гомолога, происходящего от линии ВА, и остается недореплицированным теломерный конец хромосомы от линии НА. В результате мы наблюдаем промежуточный фенотип (рис. 1).

Как уже было сказано, гибридизация влияет на частоту спонтанного асинопсиса гомологов. Показано, что терминальные точки асинопсиса соотносятся с гетерохроматиновыми районами, которые, как известно, отличаются высоким полиморфизмом [8]. Характер взаимодействия гомологичных хромосом определенным

образом влияет на генную активность. На рис. 2 приведены примеры гетерозиготности по пуфам на участках асиапсиса у межлинейных гибридов дрозофилы.



Рис. 2. Гетерозиготность по пуфам в районах асиапсиса политенных хромосом: а – межлинейный пуф 25AC (гибрид F_1 ВА × НА); б – поздний экдизоновый пуф 71CE (гибрид F_1 Or-R × C-S)

Размеры пуфов отличаются на асиаптирующих участках гомологичных хромосом, происходящих от разных родителей. Существует достаточно много таких примеров, они также характерны для межвидовых гибридов, у которых наряду со спонтанным часто встречается регулярный асиапсис [9]. В литературе обсуждаются различные причины этих явлений. Среди них возможны мутации регуляторных последовательностей, разное время активации локусов гомологичных хромосом. Эшбернер указывает на влияние наличия или отсутствия физического контакта гомологов на генную активность. В условиях асиапсиса, по его мнению, возможна коррекция повреждений, приводящая к восстановлению генной активности, что отражается на морфологии пуфов [10]. В настоящее время доказана возможность восстановления нормального фенотипа в результате взаимодействия поразному поврежденных генов, находящихся в гомологичных хромосомах при условии их физического спаривания. Это явление получило название трансвекции [11]. Наряду с гомологичным возможно также негомологичное, или эктопическое спаривание хромосом. В работе [12] показана зависимость спонтанного асиапсиса теломерных районов от неспецифических межтеломерных ассоциаций хромосом. Показано уменьшение частоты межтеломерных эктопических конъюгаций у гибридов по сравнению с лучшей из родительских линий, чему сопутствует увеличение частоты расхождений теломер гомологов. Наши новые данные касаются зависимости асиапсиса гомологов от внутривидового эктопического контакта [13]. Мы обнаружили наличие эктопической конъюгации между районными 100F и 92 EF в хромосоме 3R в линии *Oregon-R* (Or) со 100-процентной частотой, и его отсутствие в линии *Canton-S* (C-S) (рис. 3). У гибрида F_1 C-S × Or и Or × C-S частота эктопического спаривания составляла, соответственно 60,00 и 77,78 %, что отличает гибриды от обеих родительских линий. В то же время показано влияние генотипа и наличия эктопического контакта на частоту асиапсиса в исследуемом участке хромосомы 3R: в линии C-S он встречался с частотой 1,67 %, в линии Or – 21,65 %, а у гибридов – 68,12 %.



Рис. 3. Эктопическая конъюгация и асиапсис гомологов в хромосоме 3R: а – эктопическая конъюгация между районами 100F и 92 EF; б- нарушение асиапсиса при эктопической конъюгации между районами 100F и 92 EF; в – нарушение асиапсиса в отсутствие эктопической конъюгации между районами 100F и 92 EF

Приведенные в настоящем исследовании данные свидетельствуют о том, что в механизмах гетерозиса существенную роль могут играть некодирующие последовательности, в частности, относящиеся к областям гетерохроматина. Именно гетерохроматиновые районы, как правило, транскрипционно неактивные, обуславливают упорядоченность пространственной организации клеточного ядра, обеспечивая связь хромосом с внутренней ядерной мембраной, эктопические контакты хромосом, локальные изменения гомологии, обуславливающие явление асинапсиса. Гетерозиготность по этим районам, как показывают приведенные данные, может существенным образом влиять на пространственную организацию клеточного ядра. В свою очередь, указанные факторы являются весьма существенными в обеспечении взаимодействия функционально связанных локусов, включая взаимодействие генов с регуляторными последовательностями. Эктопические контакты, кроме того, могут участвовать в формировании жизнеспособных перестроек хромосом, через них могут также осуществляться транспозиции мобильных генетических элементов, что служит дополнительным источником генетической изменчивости.

Необходимость учитывать интегральные свойства ядерного генома при объяснении механизмов гетерозиса неоднократно подчеркивал в своих работах В.Г. Шахбазов [14]. На возможную роль гетерохроматиновых районов в эффекте гетерозиса указывала А.А. Прокофьева-Бельговская в связи с теорией гетероцикличности клеточного ядра [8].

Выводы. В работе приведены данные, свидетельствующие о том, что механизмы гетерозиса определенным образом связаны со структурными особенностями хромосом гибридов, имеющих отношение к их пространственной организации и способных влиять на проявление генетических функций клеточного ядра.

Литература

1. Полужктова Е.В., Евгеньев М.Б. Техника приготовления препаратов политенных хромосом // Методы биологии развития – М.: Наука, 1974. – С. 517–519.
2. Ланга Г.Е., Шахбазов В.Г. Нарушение конъюгации политенных хромосом инбредных линий и межлинейных гибридов *Drosophila melanogaster* // Генетика.- 1976.- Т. 12, № 2.- С. 121-125.
3. Таглина О.В. Изучение спонтанного асинапсиса политенных хромосом слюнных желез *Drosophila melanogaster* у высокоинбредных линий, комбинированных линий и их гибридов // Вісник Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна: Серія біологія.- 2006.- № 729.- С. 136 – 140.
4. Шахбазов В.Г., Таглина О.В. Особенности динамики пуфов теплового шока у высокоинбредных линий и гетерозисных гибридов *Drosophila melanogaster* // Генетика.- 1990.- Т. 26, № 1.- С. 43-47.
5. Страшнюк В.Ю., Таглина О.В., Шахбазов В.Г. Экдизонзависимые изменения активности пуфов онтогенеза в слюнных железах дрозофилы, культивируемых *in vitro*, в связи с эффектом гетерозиса и отбором по адаптивно важным признакам // Генетика. - 1991. - Т. 27, № 9. - С. 1512-1518.
6. Страшнюк В.Ю., Ненейвода С.Н., Шахбазов В.Г. Цитоморфометрическое исследование политенных хромосом *Drosophila melanogaster* Meig. в связи с эффектом гетерозиса, отбором по адаптивно важным признакам и полом Генетика. - 1995. - Т. 31, № 1. - С. 24-29.
7. Кайданов Л.З., Мыльников С.В., Галкин А.П., Иовлева О.В., Кузнецова О.В., Зимица Н.В. Генетические эффекты дестабилизирующего отбора при селекции по адаптивно важным признакам в линиях НА *Drosophila melanogaster* II Генетика. - 1997. - Т. 33, №8. - С. 1102-1109.
8. Прокофьева-Бельговская А.А. Гетерохроматические районы хромосом.- М. : Наука, 1986.- 432 с.
9. Жимулев И.Ф. Хромомерная организация политенных хромосом.- Новосибирск: ВО Наука. Сибирская издательская фирма, 1994.- 565 с.

10. Эшбернер М. Генетический и гормональный контроль пуффинга политенных хромосом *Drosophila melanogaster* // Онтогенез. - 1974. - Т. 5, №2.-С. 107-121.
11. Гвоздев В.А. Пространственное расположение хромосом в клеточном ядре определяет активность генов // Соросовский образовательный журнал.- 2000.- Т. 7, № 2.- С. 4- 10.
12. Ланга Г.Е., Шахбазов В.Г. Анализ специфичности эктопической конъюгации теломерных концов политенных хромосом *Drosophila melanogaster* // Генетика.-1986.- Т. 22, № 5.- С. 121 – 125.
13. 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 імені В.Н. Каразіна: Серія біологія.- 2005.- № 709.- С. 105-110.
14. Природа, проявления и прогнозирование гетерозиса.- Киев.: Накова думка, 1992.- с.

Резюме

В работе приведены данные о структурных особенностях политенных хромосом у межлинейных гибридов дрозофилы, имеющих отношение к их пространственной организации и способных влиять на проявление генетических функций клеточного ядра.

У роботі приведені дані про структурні особливості політенних хромосом у міжлінійних гібридів дрозофіли, що мають відношення до їх просторової організації і здатні впливати на прояв генетичних функцій клітинного ядра.

Data presented shows the structural peculiarities of polytene chromosomes of drosophila interlinear hybrids, which relates with its space organization and can influence on the genetic function of cell nucleus.

ТЕРНОВСЬКА Т.К.

Національний університет «Києво-Могилянська Академія МОН України,
Україна, 04070, Київ, вул. Г. Сковороди, 2, e-mail: tern@ukma.kiev.ua

ПРОБЛЕМА СПОТВОРЕННЯ РОЗЩЕПЛЕННЯ У ГЕНЕТИЧНОМУ АНАЛІЗІ РОСЛИННОГО МАТЕРІАЛУ З ВКЛЮЧЕННЯМИ ЧУЖИННОГО ХРОМАТИНУ

Встановлення генетичного контролю ознаки завжди починається з встановлення кількості генів, які беруть участь у її контролі. Воно базується на встановленні величини n , яка вказує ступінь поліному $(1:2:1)^n$, що кладеться у основу розрахунку теоретичних співвідношень розщеплення. Сьогодні, коли генетичний аналіз бажано завершувати на рівні встановлення нуклеотидних послідовностей гена, який контролює ознаку, що вивчається, особливо велике наше прагнення мати справу тільки з моногенними розбіжностями, адже в іншому разі ускладнюється процес генетичного маркерування цільового гену та його молекулярної ідентифікації. Ми прагнемо привернути увагу дослідників до фактів спотворення картини розщеплення проти очікуваної на основі моногенних розбіжностей через наявність у геномах компонентів схрещувань чужинного хроматину. Саме цим характеризуються всі інтрогресивні лінії пшениці, які достатньо широко залучаються у процес гібридологічного аналізу. Причому нічого нового немає в тих чинниках, які сприяють формуванню розходжень між емпіричними співвідношеннями фенотипних класів та теоретично очікуваними. Це відхилення у частках формування гамет двох сортів моногетерозиготою від співвідношення 0,5:0,5, різниця у життєздатності гамет з різною кількістю хромосом та різниця у життєздатності зигот на різних стадіях онтогенетичного розвитку, коли оцінювалась ознака, яка вивчається. При використанні для генетичного аналізу інтрогресивних ліній м'якої пшениці, стійких до борошнистої роси і тому надзвичайно привабливих для генетичного аналізу, нами було показано експериментально, як легко можна зробити помилку в інтерпретації результатів генетичного аналізу щодо