

УДК 576.312.32 + 576.316.2 : 595.727

© 1991 г.

А.Г. БУГРОВ, А.М. ГУСАЧЕНКО, Л.В. ВЫСОЦКАЯ

**КАРИОТИПЫ И С-ТЕТЕРОХРОМАТИНОВЫЕ РАЙОНЫ
САРАНЧОВЫХ ТРИБЫ GOMPHOCERINI (ORTHOPTERA, ACRIDIDAE,
GOMPHOCERINAE) ФАУНЫ СССР**

Приведены сведения о хромосомных наборах и локализации С-гетерохроматина у 42 видов саранчовых трибы Gomphocerini, в пределах которой прослежены основные направления структурной эволюции хромосомного набора от исходного для саранчовых семейства Acrididae 23-хромосомного кариотипа до преобладающего в трибе Gomphocerini 17-хромосомного.

В настоящее время объем трибы Gomphocerini (=Chorthippini, Шумаков, 1963) понимается неоднозначно и рассматривается в диапазоне от расширенной трактовки (роды *Docicostaurus* Fieb., *Notostaurus* B.-Bienko, *Stenobothrus* Fisch., *Omocestus* Bol., *Aeropedellus* Heb., *Aeropus* Gistel., *Chorthippus* Fieb. и близкие к ним) (Шумаков, 1963) до выделения в пределах этой совокупности родов триб *Docicostaurini* (Мищенко, 1974), *Chorthippini* s. ang. (Harz, 1975), *Gomphocerini* (s.s.) и *Stenobothrini* (Стороженко, 1986).

В настоящей работе сделана попытка на основе сравнительно-кариотипического анализа обсудить филогенетические взаимоотношения в трибе Gomphocerini, объем которой принят нами по Сергееву (1986) и соответствует объему трибы Gomphocerini (=Chorthippini, sensu Шумаков, 1963) без трибы Docicostaurini.

Необходимость цитогенетического исследования указанной трибы обусловлена слабой изученностью с этой точки зрения фауны такого крупного региона, как СССР, на территории которого обитает большая часть родов и около половины видов мировой фауны этой трибы (Бей-Биенко, Мищенко, 1951). В то же время фауна Gomphocerini Западной Европы изучена относительно хорошо (Hewitt, 1964, 1972; John, Hewitt, 1966; Hewitt, John, 1968, 1970; Gosalwez, Lopez-Fernandez, 1981; Santos et. al., 1983; Cabrero, Camacho, 1986 и др.).

Многочисленные исследования показали исключительную консервативность хромосомных наборов Gomphocerini, состоящих из 17 хромосом у самцов ($NF = 23$) и 18 у самок ($NF = 24$) (определение пола $XO\delta: XX\eta$), из которых три пары самых крупных хромосом двуплечие, а остальные, в том числе и половая, — одноплечие. Возникновение такого типа хромосомного набора связывают обычно с робертсоновскими перестройками, трансформировавшими исходный для Acrididae 23-хромосомный ($NF = 23$) кариотип (Robertson, 1916; White, 1973; Hewitt, 1979). Однако пути становления такого кариотипа на материале из Западной Европы не прослеживаются. Впервые отличный от стандартного 17-хромосомного кариотипа в трибе Gomphocerini набор хромосом был обнаружен Кикнадзе и Высоцкой (1970) у *Chorthippus hammarstroemi* из Южной Сибири. Позднее были приведены данные и о 23-хромосомных видах (Бугров, Высоцкая, 1981; Бугров и др., 1987). Эти факты позволяют надеяться, что именно в фауне Восточной Палеарктики находятся такие виды, информация о хромосомных наборах которых

сможет пролить свет на проблему эволюции и филогении саранчовых трибы Gomphocerini.

В основу настоящего исследования положен материал, собранный в основных ландшафтах юга Дальнего Востока СССР, Забайкалья, Сибири, Казахстана, Средней Азии и Кавказа. Всего исследовано 42 вида из 14 родов (всего в нашей фауне 15 родов, Бей-Биенко, Мищенко, 1951).

Отловленным насекомым (6–20 экз. каждого вида) вводили 0,1–0,2 мл 0,1%-ного раствора колхицина на 1,5–2 ч. Отпрепарированные семенники и яичники фиксировали смесью 96%-ного этанола и ледяной уксусной кислоты (3:1) в течение 15 мин. Фиксированный материал отмывали и хранили в 70%-ном этаноле. Сухие давленные препараты окрашивали 2%-ным ацетоорсеином и с помощью С-метода дифференциального окрашивания (по Gallagher et al., 1972; Jones et al., 1975 с оригинальными модификациями).

Размерные классы хромосом выделяли, пользуясь традиционной классификацией, различая крупные, средние и мелкие хромосомы. Относительные размеры С-гетерохроматиновых блоков определяли в соответствии с работами испанских исследователей (Santos et al., 1983; Cabreto, Camacho, 1986). Но, отдавая себе отчет в несовершенстве предложенной классификации, выделяли не три, а два класса С-блоков по размеру: мелкие, диаметр которых сопоставим с поперечником хроматиды или меньше его, и крупные, длина которых превышает их ширину.

ЧИСЛО И МОРФОЛОГИЯ ХРОМОСОМ

Сведения о хромосомных наборах 42 видов представлены в таблице. Большинство видов имеет карิโอтип, состоящий из 17 хромосом¹, три первые пары из которых мета- или субметацентрические, а остальные — акроцентрические (рис. 1, а).

Деять видов из шести родов имеют отличные от считающегося типичным для Gomphocerini 17-хромосомного набора (таблица). Один из таких видов — *Chorthippus hammarstroemi* имеет 21 хромосому в наборе, из которых одна самая крупная метацентрическая, а остальные акроцентрические (рис. 1, б). Кариотипы семи видов представлены 23 акроцентрическими хромосомами (рис. 1, в). И, наконец, один вид *Stenobothrus eurasius* имеет 16 хромосом в диплоидном наборе и XY-систему определения пола (рис. 1, г).

Таким образом, в трибе, ранее считавшейся исключительно консервативной по морфологии хромосомных наборов, наблюдается существенное разнообразие диплоидных чисел хромосом, в том числе имеется значительное число видов с 23-хромосомным карิโอтипом, считающимся исходным для саранчовых.

Это позволяет нам коснуться проблемы направления эволюции карิโอטיפа в трибе Gomphocerini.

Первое описание 21-хромосомного вида этой трибы (Кикнадзе, Высоцкая, 1970) на фоне известных 17-хромосомных позволило объяснить этот факт как возможное разделение двух пар двуплечих хромосом на одноплечие (Hewitt, 1979). Обнаружение значительного числа 23-хромосомных видов в трибе Gomphocerini может служить доказательством того, что становление 17-хромосомного набора в трибе Gomphocerini шло через ряд промежуточных этапов, соответствующих одной, двум или трем робертсоновским транслокациям. Таким образом, 21-хромосомный набор *Ch. hammarstroemi* является промежуточным этапом в эволюции карิโอטיפа представителей этой трибы по пути робертсоновских транслокаций².

¹ Здесь и далее имеется в виду число хромосом у самцов.

² Следующий, не представленный в Gomphocerini этап в становлении 17-хромосомного карิโอטיפа могут иллюстрировать представители рода *Eretippus* (триба Dociostaurini), среди которых есть 19- и 17-хромосомные ($NF = 23$) виды (Бугров, Высоцкая, 1981; Сергеев, Бугров, 1988, 1990).

Основные цитогенетические признаки саранчовых трибы Gomphocerini

Вид	2n♂	Величина и локализация C-блоков				В-хромосомы	
		центромерный		интеркалярный	теломерный		
		мелкий	крупный				
1	2	3	4	5	6	7	
<i>Stenobothrus carbo-</i> <i>bonarius</i> (Ev.)	17	1-8, X	-	-	-	5*	-
<i>S. neuskii</i> Zub.	17	1-8, X	-	-	-	-	+
<i>S. eurasius</i> Zub.	16	1-7, X, Y	-	-	-	-	-
<i>S. lineatus</i> (Panz.)	17	1-8, X	-	5*, X*	-	5*-8*	+
<i>S. fischeri</i> (Ev.)	17	1-8, X	-	4*	-	4*	-
<i>Omocestus viridulus</i> (L.)	17	1-8, X	-	3I, 4*	-	4*, 6*-8*	-
<i>O. haemorroidalis</i> (Charp.)	17	1-8, X	-	-	-	-	-
<i>O. petraeus</i> (Bris.)	17	1-8, X	-	3s*, 4*, 7*, X	-	4*-8*	-
<i>Myrmeleotettix palpalis</i> (Zub.)	17	1-8 X	-	3s*, 4*, X	-	5*-8*	-
<i>M. maculatus</i> (Thunb.)	17	1-8, X	-	X*	-	X*	+
<i>M. pallidus</i> (Br.-W.)	17	1-8, X	-	X	-	X, 7*	+
<i>Gomphocerippus rufus</i> (L.)	17	1-8, X	-	5* 7*	-	5*-7*	-
<i>Aeropus sibiricus</i> (L.)	17	-	1-8, X, 7*	3I*, X*	-	7*, 8*	+
<i>Dasychippus barbipes</i> (F.-W.)	23	1-11, X	-	6	-	11*	-
<i>Aeropedellus variegatus</i> (F.-W.)	23	1-11, X	-	6*	-	-	+
<i>Ae. haliolus</i> Mistsh.	23	1-11, X	-	6	-	-	-
<i>Mesasippus kozhevnikovi</i> (Tarb.)	23	(4-11, X**)	1-3	-	-	9	-
<i>M. tarbagataicus</i> Sergeev et Bugrov	23	(2,3,5,7-11, X)**	1,4	6,8	-	9*	+
<i>Pezohippus callosus</i> (Uv.)	23	1-11, X	-	8*	-	X*	-
<i>Stauroderus scalaris</i> (F.-W.)	17	-	1-8, X	-	-	5*, 6*	+
<i>Chorthippus aethalinus</i> (F.-W.)	17	1-8, X	-	X	-	-	-
<i>Ch. apricarius</i> (L.)	17	(1-8, X)**	-	2 s*, 3 s*	-	-	+
<i>Ch. biguttulus</i> (L.)	17	1-8, X	-	2 s*, 4*, X	-	3 s*, 4*-8*, X	-
<i>Ch. dubius</i> (Zub.)	17	(1-8, X)**	-	-	-	7*	+
<i>Ch. abchasicus</i> Rme.	17	-	1-8, X	-	-	5*-7*	-
<i>Ch. macrocerus</i> (F.-W.)	17	(1-8, X)**	-	X*	-	6*	+
<i>Ch. saxatilis</i> B.-Bienko	17	-	1-8, X	-	-	-	-
<i>Ch. vicinus</i> Mistsh.	17	(1-8, X)**	-	2 s	-	-	-
<i>Ch. ferganensis</i> Um.	17	(1-8, X)**	-	2 s	-	-	-
<i>Ch. jacobsoni</i> (Ikonn.)	17	-	1-8, X	-	-	3 s*, 7*, 8*	-
<i>Ch. intermedius</i> (B.-Bienko)	17	-	-	-	-	-	-

1	2	3	4	5	6	7
<i>Ch. hammarstroemi</i> (Mir.)	21	1-10, X	-	2*	8*-10*	-
<i>Ch. schmidti</i> (Ikonn.)	23	1-11, X	-	-	-	-
<i>Ch. fallax</i> (Zub.)	17	1-8, X	-	X*	6*-8*	-
<i>Ch. montanus</i> (Charp.)	17	1-8, X	-	-	6*-8*	-
<i>Ch. parallelus</i> (Zett.)	17	1-8, X	-	X, 4*	3s*, 4*-8*, X*	-
<i>Ch. loratus</i> (F.-W.)	17	1-8, X	-	X, 1*s, 5*	4*-8*	+
<i>Ch. dichrous</i> (Ev.)	17	-	-	-	-	-
<i>Ch. albomarginatus</i> (De G.)	17	(1-8, X)**	-	2s	31*, 4*-8*, X*	-
<i>Ch. angulatus</i> Tarb.	17	(1-8, X)**	-	6*, 7*	5*-8*	-
<i>Euchorthippus</i> <i>unicolor</i> (Ikonn.)	17	1-6, X	7,8	1s*	7,7*, 8*	-
<i>E. pulvinatus</i> (F.-W.)	17	1-8, X	11*, 21*, 31*, X	11*, 21*, 31*, X	31*, 8*, 5s*	+

* Гетерохроматический блок обнаружен не у всех исследованных особей.

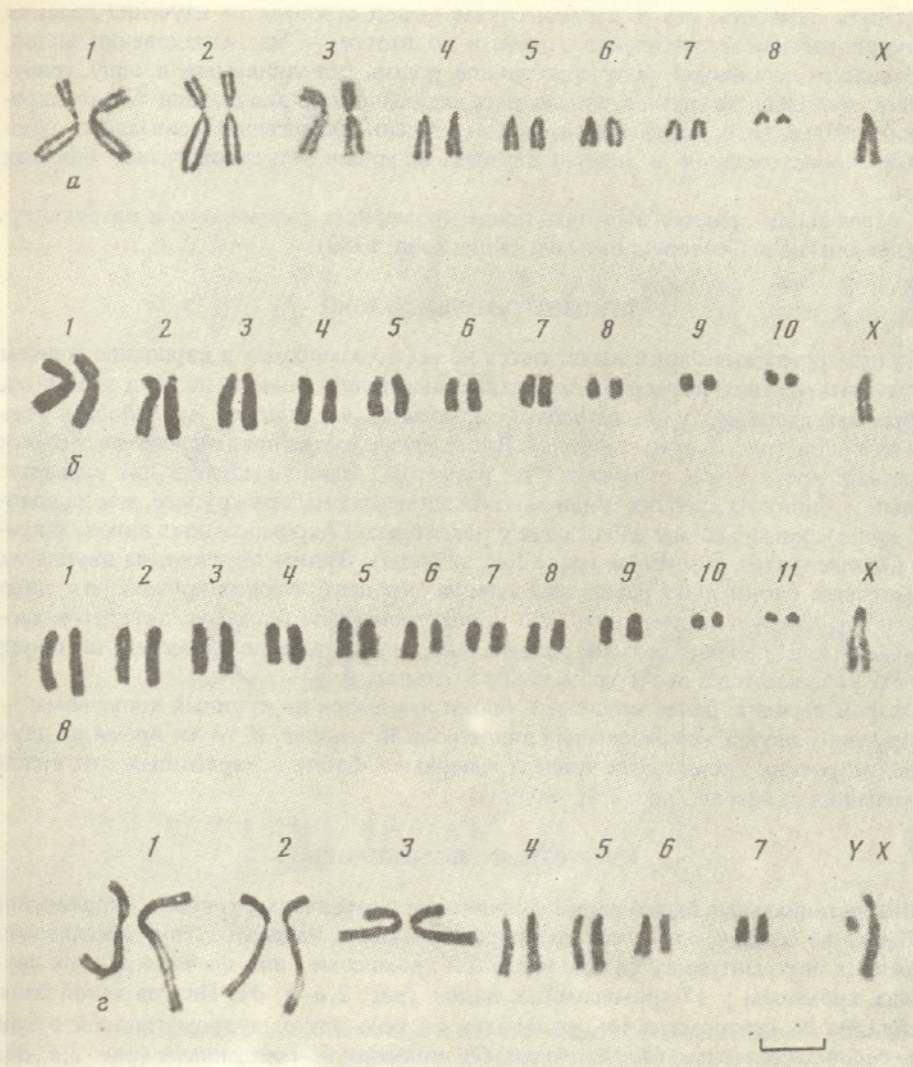
** Разная величина гетерохроматических блоков в пределах указанных размеров. s, l - короткое и длинное плечи субметацентрических хромосом.

На основании полученных данных эволюция кариотипа в трибе Gomphocerini представляется следующим образом.

Наиболее архаичным для Acrididae 23-хромосомным кариотипом обладают приведенные в таблице представители родов *Dasychippus*, *Aeropedellus*, *Pezochippus* и *Mesasippus*. Близкие к ним по комплексу морфо-адаптационных признаков виды родов *Aeropus*, *Gomphocerus* и подавляющее большинство представителей рода *Chorthippus* являются уже типичным 17-хромосомными видами, причем род *Chorthippus* иллюстрирует разные этапы возникновения этого типичного для Gomphocerini кариотипа, обладая 23- и 21-хромосомными "кариотипическими реликтами".

Дальнейшего изменения кариотипов по пути Робертсоновских транслокаций не происходит, но полиморфизм по взаимным транслокациям пятой и восьмой пар хромосом в популяциях *Chorthippus jucundus* из Испании, описанный Лопес-Фернандесом с соавторами (Lopez-Fernandez et al., 1984), дает основание считать, что в пределах этого одного из самых крупных родов саранчовых могут впоследствии быть найдены виды с меньшим, нежели 17, числом хромосом.

Среди представителей родов *Omocestus*, *Stenobothrus*, *Myrmeleotettix* не обнаружено переходных типов хромосомных наборов и поэтому они являются, на наш взгляд, производной группой от типичных 17-хромосомных видов. Отсутствие так называемых "кариотипических реликтов" у этой достаточно полно изученной к настоящему времени группы родов, а также наличие таких продвинутых в кариотипическом отношении видов саранчовых как *Stenobothrus rubicundus* и *S. nigromaculatus* ($2n\delta = 14 + XY$) (John, Hewitt, 1970) и *S. eurasius* (наши данные) свидетельствует, вероятно, об относительной генеалогической молодости этой совокупности родов в пределах принятого нами объема трибы Gomphocerini. Эти



1. Кариотипы с разными числами хромосом у саранчовых трибы Gomphocerini: а - *Chorthippus albomarginatus* ($2n\delta = 16 + XO$), б - *Chorthippus hammarstroemi* ($2n\delta = 20 + XO$), в - *Aeropedellus variegatus* ($2n\delta = 22 + XO$), г - *Stenobothrus eurasius* ($2n\delta = 14 + XY$). Окраска ацетоорсеином. Масштаб 10 мкм

цитологические особенности могут служить, на наш взгляд, подтверждением самостоятельности трибы Stenobothrini, выделяемой иногда из трибы Gomphocerini (Стороженко, 1986).

ОТНОСИТЕЛЬНАЯ ВЕЛИЧИНА И ЛОКАЛИЗАЦИЯ С-ГЕТЕРОХРОМАТИНОВЫХ РАЙОНОВ

Несмотря на большое количество работ, направленных на выяснение особенностей локализации и содержания гетерохроматина, в настоящее время не сложилось определенного мнения о возможности использования этих характеристик для выяснения вопросов таксономии, эволюции, фило- и адаптогенеза саранчовых.

Одни исследователи считают гетерохроматиновые районы сильно варьирующими качественно и количественно (King, John, 1980). Другие же, наоборот, подчеркивают их малоизменчивость (Santos et al., 1983; Cabrero, Camacho, 1986).

Следует отметить, что в первом случае вывод строится на изучении далеких в таксономическом отношении видов, а во втором — на исследовании видов, относящихся к одному роду или группе родов, объединяемых в одну трибу.

Наш материал позволяет рассмотреть особенности локализации *C*-гетерохроматина у большого числа видов разной степени дивергенции, связанных общностью происхождения и принадлежащих к группе таксономически близких родов.

У саранчовых принято выделять прицентромерную, теломерную и интеркалярную локализацию *C*-гетерохроматина (King, John, 1980).

ПРИЦЕНТРОМЕРНЫЕ БЛОКИ

Прицентромерные блоки выявляются на всех хромосомах в кариотипе, причем могут быть разных размеров, но одинаковыми по величине на всех элементах набора, как например, у *Ch. aethalinus*, *S. scalaris*, *Ae. sibiricus*, *Ae. baliolus* и ряда других видов (рис. 2, а-в; таблица). В том случае, когда прицентромерные блоки на разных хромосомах отличаются по размерам, можно выделить два варианта: первый — блоки на средних и/или мелких элементах набора крупнее, чем на длинных хромосомах. Его мы наблюдаем у некоторых 17-хромосомных видов, например *Ch. macrocerus*, *E. unicolor* (рис. 2, г; таблица). Таким образом, на двуплечих хромосомах блски либо равны таковым на акроцентрических хромосомах, либо мельче их. Следует подчеркнуть, что прицентромерные блоки на двуплечих хромосомах, как правило, симметричные, т.е. одинаковые по размерам на обоих плечах. Это касается и нео-*X*-хромосомы *S. eurasius*.

Второй вариант: более крупные *C*-блоки находятся на крупных хромосомах — обнаружен у двух 23-хромосомных видов рода *Mesaspippus*. В то же время на двух самых коротких хромосомах прицентромерные *C*-блоки в кариотипах этих видов наименьших размеров (рис. 2, д; таблица).

ИНТЕРСТИЦИАЛЬНЫЕ БЛОКИ

Интерстициальные блоки редко выявляются у саранчовых трибы *Gomphocerini* и обычно не более чем в одной-двух парах хромосом. Чаще этот блок локализован в средних акроцентриках (в том числе и *X*-хромосоме) или плечах крупных двуплечих хромосом у 17-хромосомных видов (рис. 2, а-в, д). Иногда такой блок приближен к центромерному, отделяясь от него узкой эухроматиновой зоной (*Ae. baliolus*, *Ch. vicinus*, *Ch. ferganensis*, *Ch. apricarius*, *M. tarbagataicus* (рис. 2, в, д).

ТЕЛОМЕРНЫЕ БЛОКИ

Теломерные блоки также редко встречаются у саранчовых трибы *Gomphocerini* (таблица). В том случае, когда они есть, локализованы обычно на средних (в том числе и *X*-хромосоме) и мелких хромосомах набора. Общее число (с учетом полиморфных) блоков может быть от шести, как у *Ch. parallelus* до одного, как у *Ae. sibiricus*, *M. kozhevnicovi* (рис. 2, а, г; таблица). Облигатных блоков бывает не более двух.

ГЕТЕРОХРОМАТИН ДОБАВОЧНЫХ ХРОМОСОМ

Один из вариантов изменения общего содержания *C*-гетерохроматина связан с добавочными (или *B*-) хромосомами, в которых он локализован преимущественно в прицентромерном районе в виде блока средней или крупной величины, по размерам сходного с остальными хромосомами. Часто добавочные хромосомы имеют интеркалярный гетерохроматиновый блок, реже — теломерный (рис. 2, б). Найдены *B*-хромосомы с очень крупными теломерными блоками (рис. 2, д).

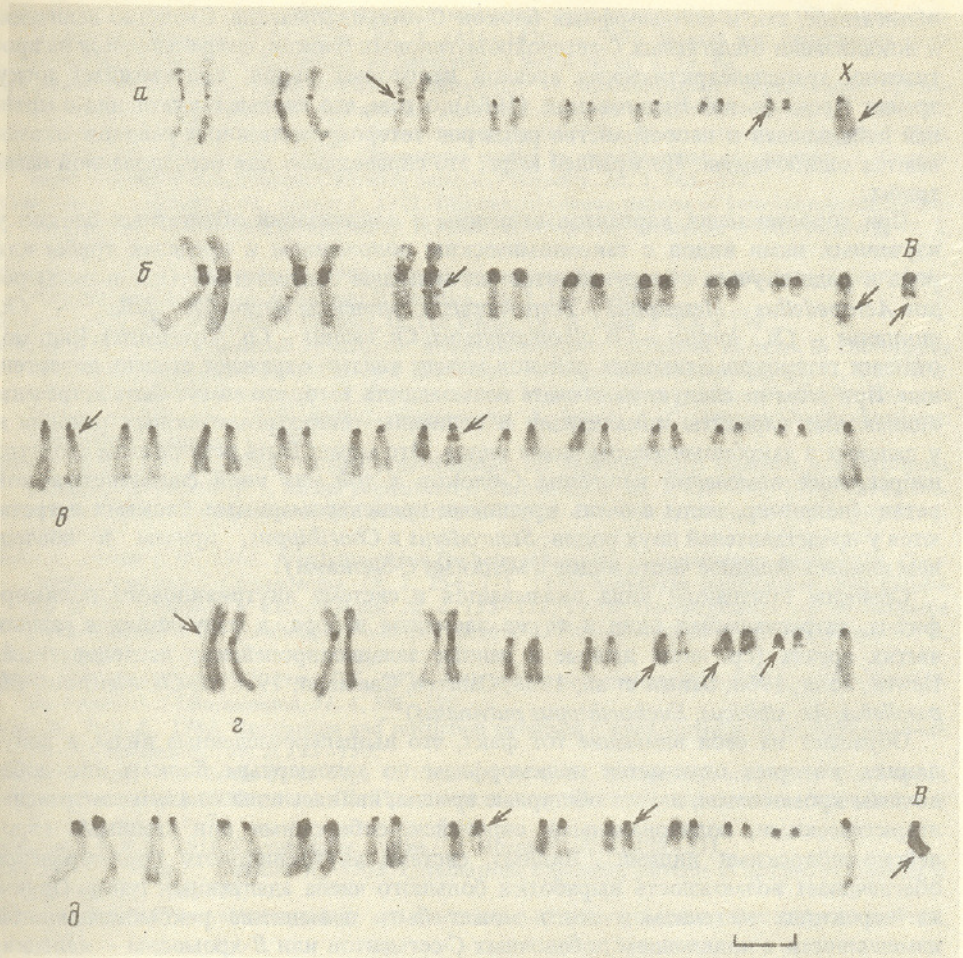


Рис. 2. С-гетерохроматин в кариотипах некоторых видов трибы Gomphocerini: а — *Chorthippus fallax*, б — *Aeropus sibiricus*, в — *Aeropedellus balliolus*, г — *Euchorthippus unicolor*, д — *Mesasiippus tarbagataicus*. Одиночными стрелками отмечены теломерные блоки, двойными — интеркалярные. В — добавочные хромосомы. С-метод дифференциального окрашивания хромосом. Масштаб 10 мкм

Добавочные хромосомы обнаружены нами у *M. palpalis*, *Ae. sibiricus*, *Ch. parallelus*, *S. nevskii* (таблица).

Таким образом, у изученных нами Gomphocerini С-гетерохроматин локализован преимущественно в прицентромерном районе всех хромосом набора. При этом размеры облигатных блоков видоспецифичны и практически не подвержены внутривидовой изменчивости, но в разной степени отличаются между собой у различных видов. Теломерные и интеркалярные блоки отмечаются значительно реже. Полученные нами сведения о распределении С-гетерохроматина в общих чертах совпадают с результатами исследования, проведенного на большом числе видов Gomphocerini из Испании (Santos et. al., 1983; Cabrero, Camacho, 1986), что позволяет считать выявленные особенности характерными для этой трибы.

Ряд видов, общих как для нашего, так и для западноевропейского региона — *Ch. biguttulus*, *Ch. parallelus*, *S. scalaris* и др. имеют сходный тип локализации как

облигатных, так и полиморфных блоков С-гетерохроматина. Сходство величины и локализации облигатных С-гетерохроматинных блоков, сохраняющееся на протяжении транспалеарктических ареалов некоторых видов, подтверждает точку зрения Прокофьевой-Бельговской (1986) о том, что первые впечатления о крайней лабильности и непостоянстве размеров гетерохроматинных районов оказываются ошибочными. По крайней мере, это справедливо для исследованной нами трибы.

При сопоставлении вариантов величины и локализации облигатных блоков у изученных нами видов с таксономическим положением в пределах трибы или рода в ряде случаев обнаруживается значительное соответствие (комплексы родов *Aeropedellus* — *Mesasippus* — *Pezochippus*; комплексы видов *Ch. fallax* — *Ch. montanus* — *Ch. loratus* — *Ch. albomarginatus*; *Ch. vicinus* — *Ch. ferganensis*). Видимо, отличия гетерохроматинных районов между видами отражают степень дивергенции. При этом не следует исключать возможность того, что могут быть встречены одинаковые варианты локализации и величины гетерохроматинных районов и у далеких в таксономическом плане видов. Это может быть результатом сходства направлений изменений величины С-блоков в той или иной филогенетической ветви (например, виды с очень крупными прицентроммерными блоками встречаются у представителей двух родов: *Stauroderus* и *Chorthippus*, причем в последнем имеется большое число видов с мелкими С-блоками).

Стойким признаком вида оказывается и система внутривидового полиморфизма, затрагивающая одни и те же элементы набора, в популяциях в разных частях ареала (ср. наши данные и данные западноевропейских исследователей, Hewitt, John, 1968; Santos et al., 1983; Cabrero, Camacho, 1986; по *Ch. bigittulus*, *Ch. parallelus*, *Ae. sibiricus*, *Euchorthippus pulvinatus*)³.

Обращает на себя внимание тот факт, что вышеперечисленные виды, в популяциях которых отмечается полиморфизм по теломерным блокам или добавочным хромосомам, имеют обширные ареалы, являясь полизональными транспалеарктическими, полизональными европейско-сибирскими или степными европейско-сибирскими видами⁴. Видимо, система внутривидового полиморфизма обеспечивает возможность выработки большого числа адаптивных типов. Одним из вероятных механизмов этого может быть повышение рекомбинационной изменчивости с появлением добавочных С-сегментов или В-хромосом — явления, широко известного для саранчовых.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бей-Биенко Г.Я., Мищенко Л.Л., 1951. Саранчовые фауны СССР. Ч. I и II. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1—667.
- Бугров А.Г., Высоцкая Л.В., 1981. Кариологические особенности некоторых саранчовых (Orthoptera, Acrididae) Сибири, Средней Азии и Дальнего Востока // Вопр. экол. Поведение и экология насекомых, связанных с агробиоценозами. Новосибирск: Новосибирск. ун-т, 3—12.
- Бугров А.Г., Гусаченко А.М., Высоцкая Л.В., 1987. Сравнительный цитогенетический анализ саранчовых триб Gomphocerini, Chrysochaontini (Orthoptera, Acrididae) // Экология и география членистоногих Сибири. Новосибирск: Наука, Сибирск. отд., 32—34.
- Кикнадзе И.И., Высоцкая Л.В., 1970. Измерение массы ДНК на ядро у видов саранчовых с разным числом хромосом // Цитология, 12, 9, 1100—1108.
- Мищенко Л.Л., 1974. К познанию саранчовых рода *Doclostaurus* Fieb. (Orthoptera, Acrididae). 1 // Энтомол. обзор., 53, 2, 334—342.
- Прокофьева-Бельговская А.А., 1986. Гетерохроматические районы хромосом. М.: Наука, 1—431.
- Сергеев М.Г., 1986. Закономерности распространения прямокрылых насекомых Северной Азии. Новосибирск: Наука, Сибирск. отд., 1—237.

³ Частота того или иного полиморфного признака может быть различной в разных частях ареала, однако в данной работе мы не затрагиваем этого аспекта.

⁴ Использована классификация ареалов по Сергееву (1986).

- Сергеев М.Г., Бугров А.Г., 1988. Новые и малоизвестные прямокрылые (Orthoptera) из Западной Киргизии // Зоол. ж., 67, 9, 1416–1420. — 1990. Новый вид саранчовых рода *Eremippus* (Orthoptera, Acrididae) из Дагестана // Вестн. зоол., 1, 59–61.
- Стороженко С.Ю., 1986. Отряд Orthoptera (Saltatoria) — Прямокрылые (прыгающие прямокрылые) // Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Л.: Наука, 1, 214–317.
- Шумаков Е.М., 1963. Саранчовые Афганистана и Ирана // Тр. Всес. энтомол. о-ва, 49, 3–248.
- Cabrero J., Camacho J.P.M., 1986. Cytogenetic studies in gomphocerine grasshoppers. 1. Comparative analysis of chromosome C-banding pattern // Heredity, 56, 3, 365–372.
- Gallagher A.C., Hewitt G.M., Gibson I., 1972. Differential Giemsa staining of heterochromatic B-chromosomes in *Myrmeleotettix maculatus* (Thunb.) (Orthoptera, Acrididae) // Chromosoma, 40, 2, 167–172.
- Gosalwez J., Lopez-Fernandes C., 1981. Extra heterochromatin in natural populations of *Gomphocerus sibiricus* (Orthoptera, Acrididae) // Genetica, 56, 3, 197–204.
- Harz K., 1975. Die Orthopteren Europas. II, The Hague; Dr. W. Junk, I—XX + 739.
- Hewitt G.M., 1964. Population cytology of British grasshoppers. 1. Chiasma variation in *Chorthippus brunneus*, *Chorthippus parallelus* and *Omocestus viridulus* // Chromosoma, 15, 2, 212–230. 1972. The structure and role of B-chromosomes in the Mottled grasshopper // Chromosomes Today, 3, 208–222. 1979. Animal cytogenetics. 3. Insecta 1. Orthoptera. Berlin, Stuttgart: Gebrüder Borntraeger, 1–170.
- Hewitt G.M., John B., 1968. Parallel polymorphism for supernumerary segments in *Chorthippus parallelus* (Zetterstedt). 1. British populations // Chromosoma, 25, 3, 319–342. 1970. The B-chromosome system of *Myrmeleotettix maculatus* (Thunb.). IV. The dynamics // Evolution, 24, 1, 169–180.
- John B., Hewitt G.M., 1966. A polymorphism for heterochromatic supernumerary segments in *Chorthippus parallelus* // Chromosoma, 18, 2, 254–271. 1970. Karyotype stability and DNA variability in the Acrididae // Chromosoma, 20, 2, 155–172. 1970a. Interpopulation sex chromosome polymorphism in the grasshopper *Podisma pedestris*. 1. Fundamental facts // Chromosoma, 31, 3, 291–308.
- Jones G.H., Stamford W.K., Perry P.E., 1975. Male and female meiosis in grasshoppers II. *Chorthippus brunneus* // Chromosoma, 51, 4, 381–390.
- King M., John B., 1980. Regularities and restriction governing C-band variation in acridoid grasshoppers // Chromosoma, 76, 2, 123–150.
- Lopez-Fernandes C., Garcia de la Vega C., Gosalwez J., 1984. Cytogenetic studies on *Chorthippus jucundus* (Fisch.) (Orthoptera). III. The meiotic consequences of a spontaneous centric fusion // Genetica, 63, 1, 3–7.
- Robertson W.R.B., 1916. Chromosome studies // J. Morphol., 27, 1, 179–331.
- Santos J.L., Arana P., Giraldez R., 1983. Chromosome C-banding patterns in Spanish Acridoidea // Genetica, 61, 1, 65–74.
- White M.G.B., 1973. Animal cytology and evolution. 3-rd edition. London: Cambridge Univ. Press, 1–961.

Биологический институт СО АН СССР,
Новосибирск;
Новосибирский университет

Поступила в редакцию
13 мая 1991 г.

A.G. BUGROV, A.M. GUSACHENKO, L.V. VYSOTSKAYA

KARYOTYPES AND C-HETEROCHROMATIN REGIONS OF GRASSHOPPERS
OF THE TRIBE GOMPHOCERINI (ORTHOPTERA, ACRIDIDAE,
GOMPHOCERINAE) IN THE USSR FAUNA

Institute of Biology, Siberian Division, USSR Academy of Sciences, Novosibirsk,
Novosibirsk State University

Summary

The information on karyotypes and C-heterochromatin localization in 42 species of grasshoppers of the tribe Gomphocerini is given. The main trends of structural evolution of karyotypes from the original for grasshoppers of the family Acrididae 23-chromosome karyotype to the predominant in the tribe Gomphocerine 17-chromosome karyotype were traced within tribe.