

*Л. Высоцкая*

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ  
ИНСТИТУТ ЦИТОЛОГИИ И ГЕНЕТИКИ

---

На правах рукописи

Высоцкая  
Людмила Васильевна

УДК 575.3 : 595.727

ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА  
ACRIDIDAE (ORTHOPTERA)

Цитология - 03.00.17

А в т о р е ф е р а т  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Новосибирск - 1983

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность проблемы.** Семейство Acrididae – Настоящих саранчовых – принадлежит отряду Прямокрылых (Orthoptera). Как вредители сельского хозяйства саранчовые с давних пор были объектами пристального изучения. С общебиологической точки зрения они исследованы гораздо лучше многих других групп насекомых. Особенно хорошо изучен адаптогенез саранчовых. Это, вместе с широким распространением многочисленных видов семейства, делает Acrididae весьма перспективной группой для изучения цитогенетических механизмов адаптогенеза. В свою очередь, кариологические исследования могли бы внести свой вклад в решение спорных вопросов систематики и филогении саранчовых, необходимость всестороннего изучения которых диктуется тем, что в последнее время происходит активизация их как вредителей сельскохозяйственных растений.

В настоящее время, несмотря на то, что на саранчовых проводятся цитогенетические исследования многих направлений и описаны кариотипы нескольких сотен видов семейства, кариосистематика этой группы практически не разработана. Причиной этого, с одной стороны, является видимое единообразие кариотипов. Диплоидные наборы самцов подавляющего числа изученных видов представлены 23 акроцентрическими хромосомами. При уменьшении числа хромосом число хромосомных плеч, как правило, остаётся неизменным, т.е. имеют место перестройки Робертсоновского типа. С другой стороны, отсутствие кариосистематики объясняется тем, что цитогенетически изученные виды принадлежат систематически очень далёким группам и это затрудняет поиски закономерностей эволюционных изменений кариотипов видов семейства.

Единообразие хромосомных наборов саранчовых способствовало установлению мнения о том, что эволюция семейства идёт на фоне стабильных кариотипов и связана с другими механизмами, в первую очередь, с изменением содержания ядерной ДНК, которое внутри семейства варьирует в трехкратных пределах (White, 1973). Случайный подбор и немногочисленность изученных видов не позволили обнаружить какие-либо тенденции в изменениях размеров геномов. Немногие попытки связать вариабельность в содержании ДНК с ге-

гетерохроматином или с какой-либо из фракций нуклеотидных последовательностей до сих пор были безуспешными. Другими словами, в настоящее время нет определенных представлений о путях и направлениях эволюционных преобразований карิโอ типов и геномов саранчовых.

Цель и задачи исследования. Целью настоящей работы были поиски закономерностей изменений геномов и карิโอ типов саранчовых сем. Acrididae для того, чтобы полученные данные можно было использовать в целях уточнения филогенетических связей в семействе Acrididae и развития представлений о путях эволюционных преобразований геномов и карิโอ типов саранчовых. Для этого было предпринято цитогенетическое исследование большого числа видов разной степени систематической близости, специально подобранных таким образом, чтобы таксоны различного ранга были представлены как можно многочисленнее. В конкретные задачи работы входило:

1. Изучение карิโอ типов большого числа видов семейства рутинными методами и с применением С-метода дифференциального окрашивания хромосом.

2. Использование для анализа кариотипических различий в семействе таких нетрадиционных цитогенетических критериев, как средняя частота хиазм и их локализация в бивалентах.

3. Установление размаха изменчивости в содержании ядерной ДНК в пределах семейства.

4. Выяснение того, с какой из фракций нуклеотидных последовательностей связана изменчивость в содержании ядерной ДНК и как содержание и состав ДНК коррелируют с количеством С-гетерохроматина.

5. Использование полученных данных для решения вопросов систематики и филогении саранчовых.

Научная новизна работы определяется прежде всего тем, что она является первым цитогенетическим исследованием саранчовых фауны Советского Союза. В ходе этого исследования изучены кариотипы 58 видов, для 32 из них это сделано впервые. Впервые проанализировано распределение С-гетерохроматина в кариотипах большого числа видов, подобранных таким образом, чтобы были представлены не только подсемейства и трибы, но и несколько родов внутри отдельных триб, а также несколько видов внутри некоторых родов. Такой подбор видов позволил впервые обнаружить у

саранчовых некоторые закономерности распределения в их каристипах С-гетерохроматинных районов. Изучение С-гетерохроматина проводили не только на метафазных хромосомах, но и в профазе мейоза. В качестве видовых цитогенетических признаков в данной работе впервые широко использованы такие параметры, как средняя для вида частота хиазм и их локализация в бивалентах.

Определение содержания ДНК у 35 видов, проведенное в работе, увеличило число видов сем. Acrididae с известными размерами геномов до 56, а в результате исследования кинетик реассоциации фрагментов ДНК у 5 видов число изученных в этом отношении видов саранчовых стало равно 11.

Теоретическая и практическая ценность. Полученные в работе данные об изменении числа хромосом, распределении С-гетерохроматина и локализации хиазм в бивалентах у саранчовых могут быть использованы при изучении систематических и филогенетических взаимоотношений в сем. Acrididae. Кроме этого, настоящая работа показывает возможность использования саранчовых как модельного объекта при изучении закономерностей преобразования геномов и кариотипов в ходе эволюции.

Апробация работы. Материалы работы демонстрировались на II Симпозиуме по структуре и функционированию хромосом (7-13 января 1970 г., г.Новосибирск), на VII Всесоюзном симпозиуме по структуре и функциям клеточного ядра (28-30 мая 1980 г., г.Харьков), на VI Всесоюзном совещании эмбриологов (26-30 января 1981 г., г.Москва), докладывались на Выездной сессии Секции эволюционной и популяционной генетики Научного совета по проблемам генетики и селекции АН СССР (1-4 февраля 1977 г., г.Томск) и на IV Всесоюзном совещании по структуре и функциям хромосом (15-17 июня 1982 г., г.Пушино).

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, четырех глав, заключения и выводов. Список литературы включает 303 наименования, из них 55 на русском языке. Общий объем работы 174 страницы, 30 рисунков, 5 таблиц.

## ГЛАВА I. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКИ ИССЛЕДОВАНИЯ.

Настоящее исследование проведено на материале 58 видов саранчовых из 40 родов. Один вид принадлежит сем. Gomphomastacidae, 57 - трем подсемействам сем. Acrididae: 29 видов - под-

сем. Acridinae, 18 видов - подсем. Oedipodinae и 10 видов - подсем. Catantopinae (см. таблицу). Насекомые были собраны в 1968-81 г.г. на территории Новосибирской, Иркутской, Алма-Атинской областей, Хабаровского края, Тувинской АССР и Горно-Алтайской автономной области. Определение видовой принадлежности проводили по определителю саранчовых Г.Я.Бей-Биенко и Л.Л.Миценко (1951). Один вид, полученный из Института энтомологии (Чехословакия, г. Прага), разводили в лабораторных условиях.

Для кариологического анализа использовали давленные препараты или препараты суспензии клеток из семенных и яйцевых фолликулов, нервной трубки и отростков кишки. Выделенные ткани обрабатывали гипотоническим раствором и фиксировали уксусно-кислым спиртом (1:3). Большей части животных предварительно вводили раствор колхицина. Кроме окраски ацето-орсеином и фуксинсернистой кислотой по Фельгену использовали модифицированный нами С-метод дифференциального окрашивания хромосом (Высоцкая, 1979). Локализацию С-гетерохроматина изучали на хромосомах мейотических и соматических клеток.

Подсчет средней частоты хиазм для каждого вида проводили на 5-10 особях, взятых из одной или нескольких популяций. У каждой особи подсчитывали хиазмы в 25-30 клетках на стадии диплотены.

При определении содержания ядерной ДНК использовали материал, фиксированный уксусно-кислым спиртом и окрашенный реактивом Шиффа (Роскин, Левинсон, 1957) после гидролиза в 5 н. соляной кислоте при комнатной температуре в течение оптимального для каждого вида времени гидролиза. Цитофотометрию ядер сперматид второго возраста проводили двухволновым методом на однолучевом цитоспектрофотометре конструкции А.И.Шерудило (1964).

Для выделения ДНК применяли метод фенольной экстракции в модификации, предложенной Г.Е.Сулимовой и А.Г.Слюсаренко (1972) для тканей растений. ДНК фрагментировали ультразвуком. Размеры фрагментов (0,2 - 0,5 т.н.п.) определяли при помощи электрофореза в агарозо-полиакриламидном геле, используя в качестве маркеров препараты 4S-тРНК, 16S- и 23S-рРНК E. coli. Реассоциацию вели при 60°C с последующей хроматографией на гидроксипапирате. Для каждой точки кинетической кривой делали не менее трех измерений.

Для установления транскрипционной активности некоторых районов хромосом в ходе профазы мейоза применяли метод авторадиографии.

#### ГЛАВА II. ПРЕОБРАЗОВАНИЯ КАРИОТИПОВ В СЕМЕЙСТВЕ ACRIDIDAE.

У 58 использованных в работе видов определены числа хромосом и хромосомных плеч (таблица).

Таблица.

Содержание ДНК, числа хромосом и хромосомных плеч у видов саранчовых фауны Сибири и сопредельных территорий.

В и д	2n <sup>♂</sup> nF <sup>♂</sup>		Содержание ДНК в пкг на геном
	2	3	
Gomphomastacidae			
1. Gomphomastax s. clavata (Ostr.)	19	21	13.69 ± 0.16
Acrididae			
Catantopinae			
Dericorythini			
2. Dericorys albidula Serv.	23	23	-
Conophymatini			
3. Conophyma s. semenovi Zub.	23	23	18.60 ± 0.16
4. Conophyma sokolovi Zub.	23	23	-
Podismini			
5. Primnoa primnoa F.-W.	23	23	-
6. Podisma p. pedestris (L.)	23	23	-
7. Melanoplus f. frigidus (Boh.)	23	23	5.88 ± 0.07
8. Eirenephilus longipennis (Shir.)	23	23	8.71 ± 0.16
Cyrtacanthacridini			
9. Schistocerca gregaria (Forsk.)	23	23	8.71 ± 0.08
Calliptamini			
10. Calliptamus abbreviatus Ikonn.	23	23	9.60 ± 0.18
11. Calliptamus barbarus cephalotes F.-W.	23	23	-
Acridinae			
Chrysochraontini			
12. Chrysochraon d. dispar (Germ.)	17	23	11.50 ± 0.16

## Продолжение таблицы

1	2	3	4
13. <i>Euthystira b. brachyptera</i> (Oesk.)	17	23	12.34 ± 0.16
14. <i>Mongolotettix japonicus vittatus</i> (Uv.)	17	23	14.08 ± 0.14
15. <i>Podismopsis altaica</i> (Zub.)	17	23	16.11 ± 0.25
Arcypterini			
16. <i>Arcyptera f. fusca</i> (Pall.)	23	23	13.45 ± 0.14
17. <i>Pararcyptera microptera crassiuscula</i> (Zub.)	23	23	10.15 ± 0.13
18. <i>Ramburiella turcomana</i> (F.-W.)	23	23	-
Dociostaurini			
19. <i>Dociostaurus kraussi nigrogeniculatus</i> Tarb.	23	23	-
20. <i>Eremippus s. simplex</i> (Ev.)	17	23	-
21. <i>Eremippus mistshenkoi</i> I. Steb.	19	23	14.29 ± 0.21
Gomphocerini			
22. <i>Stenobothrus eu. eurasius</i> Zub.	17	23	10.57 ± 0.17
23. <i>Stenobothrus lineatus</i> (Panz.)	17	23	11.42 ± 0.13
24. <i>Omocestus viridulus</i> (L.)	17	23	14.45 ± 0.17
25. <i>Myrmeleotettix palpalis</i> (Zub.)	17	23	9.05 ± 0.05
26. <i>Aeropedellus v. variegatus</i> (F.-W.)	23	23	-
27. <i>Gomphocerus s. sibiricus</i> (L.)	17	23	15.43 ± 0.16
28. <i>Stauroderus scalaris</i> (F.-W.)	17	23	15.39 ± 0.13
29. <i>Chorthippus aethalinus</i> (Zub.)	17	23	-
30. <i>Chorthippus a. apricarius</i> (L.)	17	23	9.18 ± 0.17
31. <i>Chorthippus b. biguttulus</i> (L.)	17	23	11.29 ± 0.08
32. <i>Chorthippus intermedius</i> (B.-Bienko)	17	23	10.44 ± 0.15
33. <i>Chorthippus h. hammarstroemi</i> (Mir.)	21	23	11.50 ± 0.08
34. <i>Chorthippus montanus</i> (Charp.)	17	23	10.11 ± 0.17
35. <i>Chorthippus l. longicornis</i> (Latr.)	17	23	11.67 ± 0.17
36. <i>Chorthippus dichrous</i> (Ev.)	17	23	-
37. <i>Chorthippus a. albomarginatus</i> (De G.)	17	23	8.79 ± 0.17
38. <i>Euchorthippus p. pulvinatus</i> (F.-W.)	17	23	-
Mecostethini			
39. <i>Mecostethus grossus</i> (L.)	23	23	12.92 ± 0.22
40. <i>Parapleurus a. alliaceus</i> (Germ.)	23	23	8.20 ± 0.21

## Продолжение таблицы

1	2	3	4
Oedipodinae			
Epacromiini			
41. Epacromius tergestinus (Charp.)	23	23	-
42. Aiolopus thalassinus (F.)	23	23	-
Locustini			
43. Locusta migratoria migratoria L.	23	23	-
44. Oedaleus asiaticus B.-Blenko	23	23	9.13 ± 0.17
45. Psophus stridulus (L.)	23	23	14.84 ± 0.17
46. Pyrgodera armata (F.-W.)	23	23	-
Oedipodini			
47. Celes v. variabilis (Pall.)	23	23	-
48. Celes skalozubovi Adel.	23	23	10.82 ± 0.21
49. Oedipoda coerulescens (L.)	23	23	12.39 ± 0.21
Bryodemini			
50. Bryodema holdereri occidentale B.-Blenko	23	23	20.17 ± 0.21
51. Bryodema tuberculatum (F.)	23	23	19.45 ± 0.21
52. Bryodema g. gebleri (F.-W.)	23	23	22.33 ± 0.21
53. Angaracris rhodopa (F.-W.)	23	23	12.90 ± 0.17
54. Angaracris barabensis (Pall.)	23	23	16.41 ± 0.21
Sphingonotini			
55. Sphingonotus maculatus Uv.	23	23	-
56. Sphingonotus bey-bienkoi Mistsh.	23	23	12.01 ± 0.26
57. Sphingonotus savignyi Sauss.	23	23	-
58. Sphingoderus carinatus (Sauss.)	23	23	-

Полученные данные подтверждают распространённое в литературе представление о стабильности хромосомных наборов видов сем. Acrididae. У всех изученных видов подсемейств Catantopinae и Oedipodinae в карิโอטיפах самцов обнаружено 23 акроцентрических хромосом. Среди видов подсем. Acridinae найдены различия по числу хромосом при одинаковом числе хромосомных плеч. В двух трибах у исследованных видов установлено  $2n\sigma = 23$ . В трибе Chrysochraontini четыре изученных нами вида имеют в карิโอטיפе самца



17 хромосом. В трибе Gomphocerini кроме видов с  $2n^{\sigma} = 17$  обнаружены виды с  $2n^{\sigma} = 21$  и 23. Эта триба считалась хорошо изученной и число хромосом у её представителей равным 17. Разные числа хромосом (17, 19 и 23) обнаружены у трех представителей ранее не исследовавшейся трибы Dociostaurini. Следует отметить, что во всех трибах двуплечие хромосомы образованы самыми крупными элементами.

Данные по варибельности чисел хромосом, обнаруженные нами в двух трибах и известные по литературным данным для трибы Chrysoschraontini, свидетельствуют о том, что хромосомные перестройки, ведущие к изменению числа хромосом, происходят независимо в разных трибах и, по-видимому, отражают общую для этой группы видов тенденцию к уменьшению числа хромосом за счет центральных слияний самых длинных из них.

При определении чисел хромосом мы обнаружили  $2n^{\sigma} = 21$  у *Chorthippus hammarstroemi*. Это оказалось неожиданным не только потому, что для изученных до этого видов рода были установлены диплоидные числа, равные 17, но и потому, что  $2n^{\sigma} = 17$  характерно для ряда представителей родов, близких к роду *Chorthippus*. Если в ходе дальнейших исследований выяснится, что во всей группе видов, близких к *Ch. hammarstroemi*,  $2n^{\sigma} = 21$ , то это даст в руки систематиков дополнительный материал, позволяющий обсуждать таксономический статус рода *Chorthippus* и правомочность нахождения в нем *Ch. hammarstroemi* и близких к нему видов.

Единообразие кариотипов саранчовых по числу хромосом заставляет придавать особое значение применению методов дифференциального окрашивания хромосом, в частности, С-метода, позволяющего использовать в качестве кариотипической характеристики распределение С-гетерохроматина. Изучение с помощью этого метода большого числа видов разной степени систематической близости позволило нам обнаружить следующие особенности в распределении С-гетерохроматиновых районов:

1. Размеры прицентромерного блока С-гетерохроматина у одних видов одинаковы на всех хромосомах набора, у других могут отличаться. На трех самых длинных хромосомах блок прицентромерного гетерохроматина не бывает больших размеров, чем на коротких и средних.

2. Теломерный гетерохроматин имеется не у всех видов. Если

в кариотипе вида присутствуют хромосомы с блоками теломерного гетерохроматина, то это или короткие, или средние хромосомы. Не найдено видов, у которых теломерный С-гетерохроматин выявлялся бы на трех самых длинных хромосомах.

3. От вида к виду, от рода к роду в пределах трибы может меняться количество гетерохроматина, но характер его распределения по хромосомам остаётся неизменным.

Последнее оказывается важным для уточнения филогенетических связей в семействе. Например, в трибе *Brüodemiini* для *Br. tuberculatum* характерно отсутствие теломерного гетерохроматина на всех хромосомах и наличие на девятой хромосоме большего, чем на других блока прицентромерного гетерохроматина. В то же время, морфологически близкий ему вид *Br. holderegi* по распределению и размерам С-блоков практически не отличается от *Br. gebleri* - вида, который рассматривается систематиками как далекий от первых двух. Между тем, теломерный гетерохроматин, более широко распространенный, можно обнаружить у представителя другого рода этой трибы *Angaracris barabensis*. Все это может указывать на особое положение вида *Br. tuberculatum* в трибе *Brüodemiini*, во всяком случае, на противопоставление его двум другим видам рода *Brüodema*.

Локализация С-гетерохроматиновых блоков обычно изучается на метафазных хромосомах. Мы, работая с подготовленными из семенных фолликулов препаратами, имели возможность наблюдать поведение С-гетерохроматина в профазе I мейоза. Это позволило нам обнаружить у ряда видов на пахитенных хромосомах многочисленные очень мелкие С-гетерохроматиновые узелки. У некоторых видов эти узелки располагаются более или менее равномерно по длине хромосом и в этом случае в метафазных хромосомах они не выявляются. У других видов узелки сконцентрированы в прицентромерных и теломерных районах хромосом. Такой С-гетерохроматин при конденсации хромосом в метафазе выявляется в виде крупных прицентромерных или теломерных блоков гетерохроматина. Иногда концентрация интеркалярных узелков в прицентромерной области настолько велика и они так близко прилежат к истинно прицентромерному гетерохроматину, что в метафазных хромосомах и тот и другой гетерохроматин выявляются в виде единого очень крупного блока. Сложный состав такого блока можно обнаружить при анализе поведения С-гетерохроматиновых рай-

онов хромосом в первой профазе мейоза. Включение <sup>3</sup>H-уридина в эти блоки на стадиях зиготены и пахитены подтверждает присутствие в них эухроматиновых участков.

Таким образом, в результате анализа числа хромосом и распределения С-гетерохроматина у большого числа видов обнаружены некоторые закономерности, которые можно использовать при оценке степени сходства или различий кариотипов тех или иных групп саранчовых. Однако традиционных кариотипических характеристик явно недостаточно для того, чтобы применять их для установления филогенетических связей в семействе, поскольку одинаковые числа хромосом и сходная картина распределения С-гетерохроматиновых блоков часто характеризуют не только виды в пределах рода, но и целые роды внутри некоторых триб и даже разные трибы саранчовых. Необходимо искать другие цитогенетические критерии для установления путей вероятных хромосомных преобразований с тем, чтобы данные цитогенетики можно было применять для решения задач систематики и филогении саранчовых. В качестве таких критериев мы предлагаем использовать частоту хиазм и их локализацию в бивалентах.

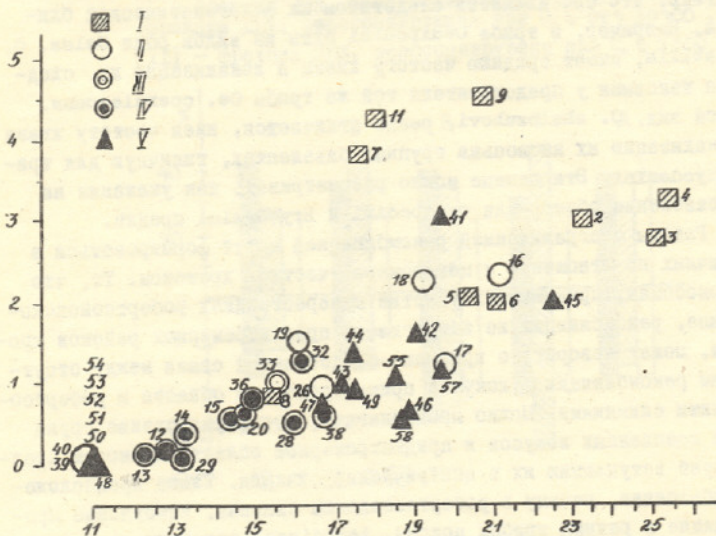
### ГЛАВА III. ЧАСТОТА ХИАЗМ И ИХ ЛОКАЛИЗАЦИЯ КАК КРИТЕРИИ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ОТНОШЕНИЙ В СЕМЕЙСТВЕ ACRIDIDAE.

Доступность хиазм для обнаружения и подсчета и, главное, отсутствие у саранчовых их "терминализации" в ходе профазной конденсации хромосом в мейозе способствовали тому, что частоту хиазм давно используют в цитогенетических исследованиях как характеристику степени рекомбинационной изменчивости при анализе внутри- и межпопуляционных различий. Мы проследили изменения частоты хиазм на надвидовом уровне. Поскольку размах изменчивости по числу хиазм на клетку у разных видов может отличаться весьма значительно, то мы сравнили виды не только по средней частоте хиазм, но и по внутривидовому разнообразию в их количестве на клетку. (рис. I).

Оказалось, что существует соответствие между степенью вариабельности этих признаков и рангом сравниваемых таксонов. Высокая частота хиазм и большое внутривидовое разнообразие в их количестве на клетку характерны для видов саранчовых, наиболее близких к предковым формам. У этих видов имеется корреляция ( $r = 0,86$ ) между частотой хиазм и размерами геномов. Виды, возник-

шие в ходе эволюции позднее, имеют меньшую частоту хиазм, не зависящую от размеров генома. Среди последних имеются виды, число хиазм у которых минимально — одна хиазма на бивалент. Более того, у этих видов в ряде бивалентов хиазмы являются локализованными, т.е. всегда образуются только в определенных участках: дистальных или проксимальных.

Рис. 1. Распределение видов сем. Acrididae в зависимости от средней частоты хиазм и внутривидового разнообразия по количеству хиазм на клетку. По горизонтали — средняя для вида частота хиазм, по вертикали — варiances. I — подсем. Catantopinae ( $2n\phi=23$ ); II — IV — подсем. Acridinae (II —  $2n\phi=23$ , III —  $2n\phi=24$ , IV —  $2n\phi=17$ ); V — подсем. Oedipodinae ( $2n\phi=23$ ). Обозначение видов соответствует их нумерации в таблице.



Изучение изменений частоты и локализации хиазм позволяет предполагать, что в основе эволюционных преобразований кариотипов саранчовых лежит дифференциация хромосом по отношению к про-

цессу кроссинговера, выражающаяся в том, что в некоторых районах хромосом рекомбинация ограничена или совсем отсутствует. У филогенетически близких видов расположение хиазм на бивалентах оказывается сходным, так как, по-видимому, отражает степень возникшей в ходе эволюции дифференциации хромосом. Так, в трибе *Vryodemini* восемь крупных бивалентов всегда имеют проксимальную, а одиннадцатый — дистальную локализацию хиазм. В расположении хиазм на девятом и десятом бивалентах имеются небольшие различия между видами. Наибольшее сходство обнаруживают *Vr. holdereri* и *Vr. gebleri* — виды, которые очень близки и по распределению С-гетерохроматина.

Как правило, сходный тип локализации хиазм наблюдается у видов, принадлежащих к одной трибе. Если имеется сходство по этому признаку между представителями различных триб, то можно предположить, что оно является следствием их филогенетической близости. Например, в трибе *Oedipodini* один из видов рода *Celes*, *C. variabilis*, имеет среднюю частоту хиазм и локализацию их, сходные с таковыми у представителя той же трибы *Oe. coerulea*. Другой вид, *C. akalozubovi*, резко отличается, имея частоту хиазм и локализацию их на восьми крупных бивалентах, типичную для трибы *Vryodemini*. Эти данные можно рассматривать как указание на существование общего для *Oedipodini* и *Vryodemini* предка.

Районы с ограниченной рекомбинацией могут формироваться в различных по отношению к центромере участках хромосом. То, что в хромосомах, принимающих участие в перестройках робертсоновского типа, рекомбинация не затрагивает прицентромерных районов хромосом, может говорить о причинно-следственной связи между отсутствием рекомбинации в локусах прицентромерной области и робертсоновскими слияниями. Можно предполагать, что формирование групп тесно сцепленных локусов в прицентромерной области хромосом предшествует вступлению их в центрические слияния. Такое предположение объясняет, почему в робертсоновские слияния, независимо происходящие в разных трибах подсем. *Acridinae*, вступают одни и те же хромосомы.

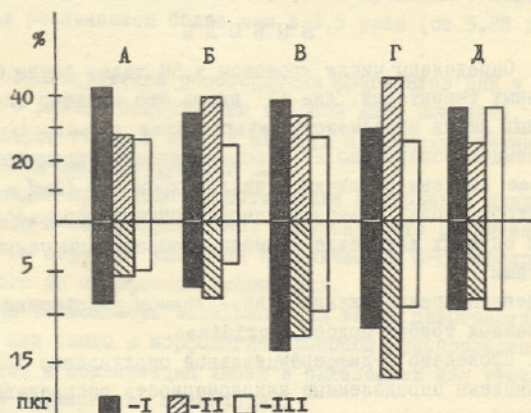
#### ГЛАВА IV. ИЗМЕНЕНИЯ СОДЕРЖАНИЯ ДНК В ЭВОЛЮЦИИ САРАНЧОВЫХ.

Консерватизм в числе и морфологии хромосом у саранчовых сочетается со значительной вариабельностью в размерах геномов. Ре-

зультаты измерения содержания ядерной ДНК у 38 видов показывают, что в пределах семейства размеры геномов меняются от 5,9 до 22,33 пкг, т.е. более чем в 3,5 раза (таблица). Естественно возникает вопрос, с какой из фракций ДНК связано изменение содержания ДНК.

Мы провели анализ кинетик реассоциации фрагментов ДНК у 5 видов (рис. 2) и обнаружили, что нельзя связать изменения в размерах геномов у этих видов с преимущественным изменением содержания какой-либо из фракций нуклеотидных последовательностей.

Рис. 2. Содержание фракций, реассоцирующих с различной скоростью, в ДНК саранчовых: *Chorthippus montanus* (А), *Paracurptera microptera crassiuscula* (Б), *Conophyma s. semenovi* (В), *Bryodemta tuberculatum* (Г) и *Gomphomastax s. clavata* (Д). По оси ординат вверх - доля ДНК в %, по оси ординат вниз - содержание ДНК в пкг на геном. I - фракция ДНК, реассоцирующая при  $C_0t < 1$ , II - фракция ДНК, реассоцирующая при  $C_0t$  от 1 до 100, III - фракция ДНК, реассоцирующая при  $C_0t > 100$ .



Известно, что в ряде случаев возрастание содержания ДНК можно объяснить увеличением количества гетерохроматина. Наши данные для 7 видов саранчовых, вместе с данными других авторов еще для 10 видов сем. *Acrididae* показывают, что изменения количества С-

гетерохроматина не отражают различий в содержании ядерной ДНК. У видов с небольшими размерами геномов С-гетерохроматин может занимать значительную часть хромосом и, наоборот, при высоком содержании ДНК доля хроматина, окрашивающаяся по С-методу, может быть небольшой. В последнем случае нельзя исключать того, что, измеряя долю С-гетерохроматиновых районов в метафазных хромосомах, мы учитываем не весь С-гетерохроматин, так как у ряда видов имеются множественные С-гетерохроматиновые узелки, разбросанные по всей длине хромосом. Эти узелки не выявляются в метафазных хромосомах и оценить их содержание можно только приблизительно.

Отсутствие связи между изменениями количества гетерохроматина и состава ДНК, с одной стороны, и вариабельностью размеров геномов, с другой, свидетельствует о том, что изменение содержания ядерной ДНК у саранчовых шло различными путями. Установить эти пути на небольшом материале не представляется возможным.

#### ВЫВОДЫ

1. Определены числа хромосом у 58 видов фауны Сибири и сопредельных территорий. Для 32 видов это сделано впервые. У всех изученных видов подсемейств Catantopinae и Oedipodinae в кариотипах самцов обнаружено 23 акроцентрических хромосомы. В подсем. Acridinae найдены различия в числе хромосом ( $2n\sigma = 17, 19, 21$  и  $23$ ), которые можно объяснить перестройками Робертсоновского типа. Во всех случаях двулучие хромосомы образованы самыми крупными элементами.

Сделано предположение о независимом уменьшении числа хромосом в разных трибах подсем. Acridinae.

2. Проведено С-дифференциальное окрашивание хромосом 58 видов. Выявлены определенные закономерности распределения прицентромерного и теломерного гетерохроматина в кариотипах саранчовых. Показано, что характер расположения С-гетерохроматина в пределах триб очень сходен. От вида к виду, от рода к роду меняется количество гетерохроматина. Это позволяет использовать локализацию С-гетерохроматиновых районов хромосом для уточнения систематического положения вида или рода в трибе.

3. Установлено наличие у многих видов саранчовых на хромосомах в профазе мейоза мелких С-гетерохроматиновых узелков. Они

либо располагаются более или менее равномерно по длине хромосом, либо сконцентрированы в прицентромерных и теломерных районах хромосом. У некоторых видов концентрация интеркалярных узелков настолько велика и они так близко прилегают к истинно прицентромерному блоку гетерохроматина, что в метафазных хромосомах и тот и другой гетерохроматин выявляются в виде единого очень крупного блока. Лишь анализ поведения хромосом в профазе мейоза позволяет обнаружить сложный состав этих блоков и присутствие в них эухроматиновых участков.

4. Проанализированы средняя частота хиазм и вариабельность их количества на клетку у 44 видов саранчовых. Установлено, что различия этих параметров соответствуют рангу сравниваемых таксонов. Показано, что локализация хиазм на бивалентах в пределах трибы является сходной. Предложено использовать эти признаки при анализе эволюционных взаимоотношений в семействе Acrididae.

5. Измерено содержание ядерной ДНК у 38 видов, для 35 из них это сделано впервые. Установлено, что в пределах семейства размеры геномов различаются более чем в 3,5 раза (от 5,88 до 22,33 пкг).

6. Исследованы кинетики реассоциации фрагментов ДНК у 5 видов саранчовых с разным содержанием ядерной ДНК. Показано, что увеличение размеров геномов нельзя связать с преимущественным возрастанием какой-либо из фракций ДНК.

7. Для 7 видов проведено сопоставление содержания ядерной ДНК с количеством С-гетерохроматина. Показано, что различия в содержании ДНК не отражают различий в количестве С-гетерохроматина, выявляемого на метафазных хромосомах.

8. Показана возможность использования таких цитогенетических критериев, как число и морфология хромосом, распределение С-гетерохроматина и локализация хиазм в бивалентах для уточнения систематики и филогении саранчовых.

#### СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО МАТЕРИАЛАМ ДИССЕРТАЦИИ.

1. Кикнадзе И.И., Высоцкая Л.В. Измерение массы ДНК на ядро у видов саранчовых с разным числом хромосом. - Цитология, 1970, т. 12, № 9, с. 1100-1108.
2. Высоцкая Л.В. Поведение С-гетерохроматиновых районов хромосом в первой профазе мейоза у саранчового *Stauroderus*



*scalaris*. - Цитология, 1979, т. 21, № 11, с. 1279-1282.

3. Высоцкая Л.В. К вопросу о возможных путях эволюции генома саранчовых. - В кн.: Тезисы VII Всесоюзного симпозиума по структуре и функциям клеточного ядра. Харьков, 1980, с. 32.
4. Высоцкая Л.В. Сравнительный анализ поведения С-гетерохроматина аутосом и половой хромосомы в соматических клетках и клетках зародышевого пути. - В кн.: VI Всесоюзное совещание эмбриологов. Тезисы докладов. М.: Наука, 1981, с. 33.
5. Высоцкая Л.В., Тутурова К.Ф. Повторяющиеся нуклеотидные последовательности, гетерохроматин и содержание ДНК у некоторых видов саранчовых. - Изв. СО АН СССР, сер. биол. наук, 1981, № 10, вып. 2, с. 95-101.
6. Бугров А.Г., Высоцкая Л.В. Кариологические особенности некоторых саранчовых (Orthoptera: Acridoidea) Сибири, Средней Азии и Дальнего Востока. В кн.: Вопросы экологии. Новосибирск, 1982, с. 3-12.
7. Высоцкая Л.В., Бугров А.Г. Особенности локализации С-гетерохроматина у видов саранчовых сем. Acrididae из фауны СССР. - В кн.: Четвертый съезд Всесоюзного общества генетиков и селекционеров им. Н.И.Вавилова: Тезисы докладов. Казань: Штинца, 1982, ч. I, с. 51.

Л. Высоцкая