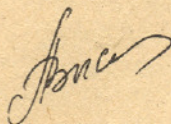


РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ИНСТИТУТ ЦИТОЛОГИИ И ГЕНЕТИКИ

На правах рукописи
УДК 575.8:595.727



ВЫСОЦКАЯ
Людмила Васильевна

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ
КАРИОТИПОВ САРАНЧОВЫХ

Генетика-03.00.15

Диссертация на соискание ученой степени
доктора биологических наук
в форме научного доклада

Новосибирск
1988

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Изучение хромосомных наборов различных организмов ведется с прошлого века. Однако мы по-прежнему далеки от понимания того, какие причины определяют формирование групп сцепления, чем определяется число хромосом, их размеры, морфология. Очевидно поэтому, что исследование кариотипов как надмолекулярного уровня организации геномов остается актуальным и в настоящее время.

Специфику анализа кариотипов как нельзя лучше характеризуют слова Э.Майра: "Едва ли можно до конца понять какую-нибудь структуру или функцию в организме, не изучив ее становления в ходе эволюции" (1970, с. 48). Следует подчеркнуть, что речь идет об изучении именно хромосомных наборов, а не отдельных хромосом. Перед лицом эволюции кариотип предстает как единое целое, следовательно, сравнительно-эволюционный анализ кариотипов необходимо проводить, оценивая интегральные кариотипические характеристики.

Очевидно также, что кариотип как эволюционирующий признак реализуется на уровне популяций. Поэтому и изучение кариотипов необходимо вести с учетом внутривидового кариотипического разнообразия.

Полифункциональность хромосом определяет важность комплексного изучения кариотипа с учетом, прежде всего, тех хромосомных характеристик, которые проявляются на популяционно-видовом уровне, а именно рекомбинационно-сегрегационных.

Сказанное выше определяет ряд требований к модельному объекту сравнительно-эволюционного изучения кариотипов и всем этим требованиям как нельзя лучше отвечают саранчовые семейства Acrididae (Orthoptera).

Они обладают наибольшим числом хромосом (не выше 23 у самцов и 24 у самок), что позволяет с легкостью анализировать кариотип в целом. Хромосомные наборы видов семейства удивительно однообразны и на этом фоне изменения кариотипических параметров диагностируются достаточно просто.

Хромосомы крупные. Неудивительно, что саранчовые издавна привлекали внимание цитогенетиков. Именно на этом объекте В. Робертсон (Robertson, 1916) установил закономерности эволюционных преобразований хромосом, известных в литературе как ро-

бертсоновские перестройки. Особенно удобны для анализа хромосомы на стадиях сперматогенеза.

Использование половых клеток для сравнительно-эволюционного исследования кариотипов обладает рядом преимуществ перед изучением хромосом соматических клеток. Прежде всего, мы непосредственно изучаем именно эволюционирующий признак, что немаловажно при существовании различий кариотипов соматических клеток и клеток зародышевого пути по числу хромосом и количеству гетерохроматина. К тому же мы анализируем все варианты кариотипов, продуцируемых одной особью. Кроме этого, только в половых клетках возможно оценить интегральные рекомбинационные параметры хромосом. Наконец, мейотическая конъюгация облегчает сравнение гомологичных хромосом и обнаружение их гетероморфности.

В качестве объекта сравнительно-эволюционных исследований саранчовые являются перспективным объектом. Многочисленные виды семейства распространены по всему миру, их филогения и систематика достаточно полно разработаны с использованием традиционных биологических методов. Это создает хорошую основу для интерпретации цитогенетических данных. Представители фауны Африки, Южной и Северной Америки и, особенно, Австралии в настоящее время неплохо изучены цитогенетически, что дает возможность для сравнительного анализа.

Цель и задачи исследований. Целью настоящей работы было выяснение закономерностей эволюционных преобразований кариотипов саранчовых по комплексу цитогенетических параметров.

Конкретные задачи исследования можно сформулировать следующим образом:

1. Выявить разнообразие чисел хромосом в семействе Acrididae и установить направление их изменения в эволюции.
2. Используя С-метод дифференциального окрашивания хромосом, определить основные эволюционные закономерности распределения гетерохроматических районов с учетом их внутривидового разнообразия.
3. Оценить частоты хиазм у разных видов и установить тенденции их изменения в эволюции.
4. Проанализировать распределение хиазм по длине бивалентов у разных видов.

5. Провести сравнительный анализ распределения хиазм и особенностей формирования синаптонемных комплексов.

6. Определить взаимосвязь между характером распределения рекомбинационных обменов и локализацией С-гетерохроматических блоков.

7. Сопоставить изменение частоты и локализации хиазм с хромосомными перестройками Робертсоновского типа.

8. Установить эволюционные тенденции в изменении характера распределения хиазм по длине хромосом.

Научная новизна и теоретическая значимость. Впервые проведено комплексное цитогенетическое исследование большого числа видов саранчовых (118), подобранных таким образом, чтобы каждый таксон был представлен по возможности несколькими подтаксонами. Кариотипы 66 видов описаны впервые.

Обнаружено разнообразие чисел хромосом у видов триб Gomphocerini и Docioptaurini, которое позволяет сделать предположение о том, что серия Робертсоновских слияний хромосом в разных трибах происходила независимо и это отражает общую тенденцию в эволюции хромосомных наборов видов подсем. Acridinae.

Впервые широко и целенаправленно изучались такие нетрадиционные кариотипические параметры, как частота рекомбинационных обменов и их распределение по длине хромосом.

Продемонстрировано, что в ходе эволюции саранчовых происходит уменьшение частоты рекомбинационных обменов и возрастание степени их локализованности по длине хромосомы, что приводит к возникновению участков хромосом, с разной вероятностью участвующих в кроссинговере, вплоть до полного сцепления.

Показано, что участки с ограниченной рекомбинационной способностью или полным ее отсутствием различны по величине и локализации в разных ветвях сем. Acrididae. В ходе эволюции реализуется тенденция к увеличению рекомбинационно инертных районов. Это, на наш взгляд, отражает процесс упорядочения рекомбинации, выражающийся в возникновении пределов кариотипа двух подсистем: рекомбинирующей и стабильной.

Такое же разграничение на стабильную и варьирующую части кариотипа обнаружено при анализе локализации полиморфных хроматинных сегментов. Вариабельными в отношении гетерохроматина и рекомбинирующими по всей своей длине оказываются короткие

хромосомы, мономорфными и содержащими районы с ограниченной рекомбинацией выступают длинные хромосомы набора.

Установлено, что распределение рекомбинационных обменов по длине хромосом полностью совпадает с характером формирования синаптонемных комплексов. В нерекombинирующих участках конъюгация гомологов отсутствует.

Обнаружено, что снижение рекомбинационного индекса в эволюции саранчовых подсем. Acrididae происходит не только за счет уменьшения количества групп сцепления при центрических слияниях, но и в результате снижения количества обменов в хромосомах, вступивших в слияние. Более того, показано, что изменение характера распределения обменов по длине хромосомы от акроцентрического типа к метацентрическому предшествует вступлению хромосом в перестройки Робертсоновского типа.

Все вышесказанное свидетельствует о важной, а возможно, и главенствующей роли рекомбинационных параметров хромосом в эволюции кариотипов.

Практическая ценность работы. Проведенный цитогенетический анализ выявил ряд закономерностей изменений кариотипов сем. Acrididae, которые используются для уточнения и пересмотра систематического и филогенетического положения некоторых таксонов саранчовых.

Успешное применение сведений о частоте и локализации хиазм у саранчовых продемонстрировало важность этих параметров для характеристик кариотипов и в настоящее время они стали применяться в кариосистематике других групп организмов.

Материалы работы используются при чтении теоретических курсов и проведении практических занятий в учебных заведениях страны.

Апробация результатов работы. Результаты докладывались на Всесоюз. совещ. "Зоологическая систематика и филогения" (1983 г., Ленинград); I, II Всесоюз. конф. по проблемам эволюции (1985, 1989 гг., Москва); VI совещ. энтомологов Сибири (1985 г., Новосибирск); Всесоюз. конф. "Рекомбинация: его значение в эволюции и селекции" (1985 г., Кишинев); V, VI, VII Всесоюз. совещ. "Структура и функции хромосом" (1985, 1988, 1991 гг., Пушкино); V, VI Всесоюз. симп. "Молекулярные механизмы генетических процессов" (1983, 1987 гг., Москва); V съезде Всесоюзн.

общ. генетиков и селекционеров им. Н.И Вавилова (1987 г., Москва); 11, 111 Всесоюз. конф. "Экологическая генетика растений и животных" (1984, 1987 гг., Кишинев); Ортоптерологическом симп. (1989 г., Новосибирск); X съезде Всесоюз. энтомологического общества (1989 г., Ленинград); 11 Всесоюз. конф. по генетике и цитологии мейоза (1990 г., Новосибирск); 11 Всесоюз. симп. по кариосистематике беспозвоночных (1991 г., Чебоксары); 1 Всесоюз. конф. по генетике насекомых (1991 г., г. Москва); VI International Meeting of the Orthopterists' Society (1993, Hilo, Hawaii, USA).

Объем и структура работы. В качестве диссертации представляется совокупность из 27 опубликованных работ общим объемом 14 печ.с. Ссылки на них даны в начале соответствующих разделов в косых скобках.

Основные результаты и вытекающие из них выводы изложены в форме научного доклада.

Фактический материал диссертации получен автором лично и в коллективных исследованиях совместно с соавторами опубликованных работ. Всем им автор выражает глубокую признательность.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

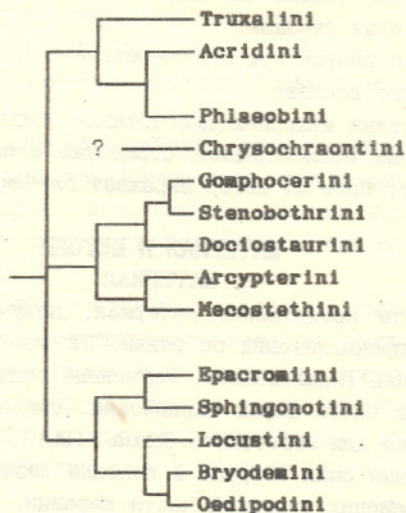
МАТЕРИАЛ

В работе представлен материал, полученный при изучении 118 видов, принадлежащих 56 родам, 22 трибам трех подсемейств сем. Acrididae (Приложение). Изученные виды составляют примерно четвертую часть фауны саранчовых, описанных Г.Я.Бей-Биенко и Л.Л.Мищенко для Советского Союза (1951).

Насекомые были собраны в полевые сезоны 1968-1992 г.г. в различных районах северной части Евразии. Определение видовой принадлежности проводилось по определителю Г.Я.Бей-Биенко и Л.Л. Мищенко (1951) при участии сотрудников каф. общей биологии Новосибирского госуниверситета. Коллекционный материал хранится в музее Института систематики и экологии животных СО РАН и на кафедре общей биологии Новосибирского госуниверситета.

Систематика саранчовых неплохо разработана. И хотя в настоящее время не существует единого взгляда на филогенетические отношения в семействе (Бей-Биенко, Мищенко, 1951; Uvarov, 1966; Dirsh, 1975), тем не менее, между тремя подсемействами:

Catantopinae, Oedipodinae и Acridinae, в тех рамках, в которых они определены Г.Я.Бей-Биенко и Л.Л.Мищенко (1951), филогенетические связи установлены. Можно с большой долей уверенности утверждать, что, во-первых, современные Oedipodinae и Acridinae берут свое начало в недрах Catantopinae; во-вторых, - среди Acridinae наименее продвинутыми являются виды трибы Arcypterini, а наиболее продвинутыми (специализированными) - виды триб Gomphocerini и Chrysochraontini. Среди Oedipodinae соответственно Locustini и Bryodemini (Бей-Биенко, Мищенко, 1951; Бей-Биенко, 1952; Dirsh, 1975; Стебаев и др., 1984). Филогенетические отношения триб в подсемействах Acridinae и Oedipodinae более детально можно представить следующей схемой (по Буглову, 1988):



МЕТОДЫ

/4, 9, 21, 23, 25/*

Приготовление препаратов для анализа числа и морфологии хромосом, распределения гетерохроматина, локализации хиазм. Семенники или яичники насекомых, предварительно

* порядковые номера публикаций, по материалам которых написана данная работа.

обработанных колхицином, после гипотонии в 0,1%-ном растворе цитрата натрия фиксировали в уксусно-спиртовой смеси (1:3). Фиксированный материал отмывали и хранили в 70%-ном этиловом спирте. Сухие давленные препараты окрашивали 2%-ным раствором ацетоорсеина или с помощью С-метода дифференциального окрашивания хромосом (Jones et al., 1975) с некоторыми модификациями, заключающимися во времени обработки препаратов в различных растворах и способах промывки между процедурами, которые варьировали от вида к виду.

Размерные классы хромосом выделяли, пользуясь традиционной классификацией, различая длинные, средние и короткие хромосомы. Относительные размеры С-гетерохроматических блоков определяли в соответствии с работами испанских исследователей (Santos et al., 1983; Cabrero, 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.

Приготовление препаратов "распластанных" сперматоцитов и ооцитов для светомикроскопического анализа проводили по методу Дрессера и Мозеса (Dresser, Moses, 1980), модифицированному нами. Окрашивали 50%-ным азотнокислым серебром, применяя для ускорения окраски специальную смесь желатин и муравьиной кислоты (Howell, Black, 1980).

Определение частоты и локализации хиазм. Подсчет частоты хиазм проводили на стадиях поздней диплотены-диакинеза, используя материал после гипотонической обработки, после которой биваленты в клетках достаточно обособлены друг от друга и хорошо расправлены. Это, на наш взгляд, исключает возможность принять за хиазму "перекручивание" бивалента. Особенно хорошо биваленты расправляются на препаратах "распластанных" сперматоцитов, окрашенных азотнокислым серебром. Среднюю для особи частоту хиазм определяли, анализируя не менее 20 клеток. При подсчете средней для вида частоты хиазм использовали не менее 5 особей. В ряде случаев объем проанализированного материала был большим.

Для определения локализации хиазм плечо хромосомы условно разбивали на 5 частей и фиксировали нахождение хиазмы в прок-

симальном, субпроксимальном, срединном, субдистальном и дистальном районах плеча. В дифференциально окрашенных бивалентах такое определение было безошибочным. Мелкие хромосомы иногда разбивали на три или четыре части.

Статистическая обработка результатов проводилась с использованием стандартных методов: критерия χ^2 , t-критерия, преобразования $2 \arcsin \sqrt{x}$. (Большев, Смирнов, 1988; Урбах, 1983; Янко, 1961).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Глава 1

ЦЕНТРИЧЕСКИЕ СЛИЯНИЯ – ОСНОВНОЙ МЕХАНИЗМ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ХРОМОСОМ В ЭВОЛЮЦИИ САРАНЧОВЫХ

/1, 5, 12-14, 20/

В настоящее время описаны хромосомные наборы нескольких сотен видов сем. Acrididae (White, 1954; Hewitt, 1979). Для подавляющего большинства из них характерно наличие 28 акроцентрических хромосом в кариотипе самцов и 24 у самок (определение пола $XO^f:XXq$).

У видов триб Chrysochraontini и Gomphocerini подсем. Acridinae найдено 17 хромосом у самцов и 18 у самок, из которых три пары самых крупных хромосом двуплечие, а остальные, в том числе и половая, – одноплечие ($NO^f=23$). Возникновение такого типа хромосомного набора объяснили центрическими слияниями, трансформировавшими исходный для Acrididae 28-хромосомный кариотип (Robertson, 1916). То что, 17-хромосомные виды появились в эволюции позднее 28-хромосомных, сомнения ни у кого не вызывает (White, 1954; Hewitt, 1979).

Было постулировано, что серия центрических слияний произошла у общего для Chrysochraontini и Gomphocerini предка до дивергенции этих триб (Hewitt, 1979). Хотя еще в 1958 году было высказано предположение о том, что в центрические слияния в разных группах саранчовых могли вступать акроцентрики в различных сочетаниях (Helwig, 1958), а в 1975 году был обнаружен вид в трибе Chrysochraontini с 19-хромосомным кариотипом ($NO^f=23$) (Rothfels, Procunier, 1975) и описан вид из трибы Gomphocerini с 28-хромосомным кариотипом, эти данные не привлекали внимание цитогенетиков и не обсуждались.

Когда мы описали 21-хромосомный кариотип (NF=23) у *Chorthippus hammarstroemi* - представителя трибы Gomphocerini (подсем. Acridinae), то он был интерпретирован как результат центрического разделения хромосом в группе родов с типичным 17-хромосомным набором (Hewitt, 1979).

Позднее были описаны 28-хромосомные кариотипы у целой серии видов трибы Gomphocerini: *Chorthippus schmidti*, *Dasychippus barbipes*, *Aeropedellus baliolus*, *Mesaspippus kozhevnikovi*, *M. tarbagataicus*, *Peschippus callosus*, а также 17 и 19-хромосомные виды рода *Eremippus* из ранее не изучавшейся трибы Dociostaurini, другие представители которой имеют стандартный 28-хромосомный кариотип (см. Приложение).

Разнообразие чисел хромосом в трибах Gomphocerini, Dociostaurini и Chrysochraontini имеет как минимум три возможных объяснения. Первое - дивергенция триб произошла на уровне 28-хромосомного кариотипа и центрические слияния происходили в каждой из триб независимо. Второе - дивергенция триб произошла после возникновения 17-хромосомного кариотипа у общего для трех триб предка, и числа хромосом больше 17 являются результатом центрических разделений, которые происходили в разных трибах независимо. Наконец, третье объяснение заключается в том, что слияния происходили постепенно у общего для всех триб предка и виды с одинаковыми числами хромосом дивергировали с соответствующего этапа слияния хромосом.

Если для подтверждения первого и второго объяснений необходимы данные об относительном эволюционном возрасте видов с разными числами хромосом, то третья возможность интерпретации не соответствует никакому известному варианту систем подсем. Acridinae и требует, как минимум, кардинального пересмотра всей системы подсемейства.

На наш взгляд, предпочтительным объяснением является первое, свидетельствующее о независимом уменьшении числа хромосом в разных трибах подсемейства. Оно хорошо согласуется с системой эволюционных отношений видов изученных триб, основанной на морфоадаптационных, экологических и зоогеографических данных.

В подтрибе *Stenobothrina*, принадлежавшей также подсем. Acridinae, мы обнаружили вид *Stenobothrus eurasius*, в кариотипе самцов которого 16 хромосом. Это результат слияния половой

хромосомы с коротким акроцентриком, в результате которого возникает так называемая нео-XV-система определения пола. Известны еще два вида этого же рода: *S. rubicundus* и *S. nigromaculatus*, с $2n^d=14+XV$ (John, Hewitt, 1970).

Возникновение нео-XV-системы определения пола встречается также и в подсем. *Catantopinae* (Hewitt, 1979). Это свидетельствует, на наш взгляд, о том, что тенденция акроцентрических хромосом вступать в центрические слияния является всеобщей для саранчовых. Она распространяется и на половую хромосому и неоднократно реализуется в ходе эволюции семейства.

Надо подчеркнуть, что в подсем. *Oedipodinae* также зафиксировано уменьшение числа хромосом, но за счет слияния хромосом дистальными районами (John, Weissman, 1977).

Таким образом, уменьшение числа хромосом за счет слияний является общей тенденцией для карิโอ типов саранчовых. В подсем. *Oedipodinae* она реализуется за счет теломерно-теломерных слияний коротких хромосом. В подсем. *Catantopinae* встречаются как перестройки, сопровождающиеся изменением основного числа, так и те, которые происходят за счет центрических слияний самых разных хромосом в различных родах подсемейства. В трех трибах подсем. *Acridinae* мы наблюдаем серию робертсоновских слияний хромосом, которые происходят независимо в каждой из триб, причем во всех случаях в слияния вступают шесть пар самых крупных акроцентриков набора. На наш взгляд, это может быть результатом предыдущей эволюции хромосом, определившей "готовность" хромосом к центрическим слияниям.

Глава 11

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЛОКАЛИЗАЦИИ С-ГЕТЕРОХРОМАТИНА В КАРИОТИПАХ САРАНЧОВЫХ

Согласно Шоу (Shaw, 1971), у саранчовых принято выделять "стандартный" или облигатный гетерохроматин, распределение и количество которого характеризует карิโอ тип вида, и "добавочный" или варьирующий, определяющий внутривидовой кариотипический полиморфизм.

У саранчовых выделяют прицентромерную, теломерную и интеркалярную локализацию гетерохроматина (King, John, 1980).

II.1. Сложная структура теломерных и прицентромерных блоков облигатного гетерохроматина.

/1-4, 8, 20/

Окраску на С-гетерохроматин принято использовать для анализа метафазных хромосом. Вместе с тем известно, что высокая степень конденсации хроматина в метафазных хромосомах может маскировать отдельные С-блоки или уменьшать их разрешение (Ray, Venkateswaran, 1978). Мы столкнулись с этим явлением, сравнивая распределение С-гетерохроматинового материала в метафазных и профазных мейотических хромосомах.

У ряда видов саранчовых в ядрах на стадии первой профазы мейоза мы обнаружили многочисленные очень мелкие интеркалярные узелки, выявляющиеся только при С-методе окрашивания и не выявляющиеся при окраске ацетоорсеином или по Фельгену. Контролем того, что это именно С-гетерохроматиновый материал, а не просто более конденсированные участки хромосом, служила дифференциальная окраска X-хромосомы. В сперматоцитах саранчовых половая хромосома положительно гетеропикнотична, но при дифференциальной окраске в ней выявляется прицентромерный и у некоторых видов теломерный гетерохроматин. Интеркалярные гетерохроматиновые узелки можно обнаружить только в тех клетках, где дифференциально окрашена X-хромосома.

Распределение С-узелков по длине хромосом различно у разных видов. Один из вариантов - более или менее равномерное распределение по всей длине хромосом (*Conophyma semenovi*). При конденсации хроматина такой гетерохроматиновый материал не выявляется. В результате в метафазных хромосомах обнаруживаются только блоки прицентромерного С-гетерохроматина, как правило, не очень крупные.

Второй вариант (*Dericorys albidula*) - некоторая концентрация узелков на одном из полюсов профазного ядра. В ходе конденсации хроматина концентрация гетерохроматинового материала усиливается, узелки сближаются и формируют довольно крупные С-блоки. При неполной конденсации хромосом в диплотене видно, что эти блоки состоят из двух частей: собственно прицентромерного гетерохроматина и С-материала, собранного из интеркалярных узелков. В метафазных хромосомах сложная структура блока может не проявляться.

Двойные прицентромерные блоки С-гетерохроматина в митотических хромосомах описаны для ряда австралийских видов саранчовых (King, John, 1980). Можно предполагать, что один из блоков также является составным, собранным в результате конденсации хроматина из мелких узелков.

Третий вариант - очень высокая степень концентрации С-гетерохроматинового материала (*Stauroderus scalaris*, *Aeropus sibiricus*). Составной характер таких блоков обнаруживается только на стадии прелептотены. Начиная же с лептотены гетерохроматин, например у *S. scalaris*, выявляется в виде крупных блоков, число которых соответствует диплоидному числу хромосом. Размеры блоков в лептотене соответствуют таковым в диакинезе-метафазе. В пахитене С-блоки выглядят более длинными и менее плотными. Это объясняется тем, что в ходе профазы меняется степень конденсации эухроматиновых участков, чередующихся с гетерохроматином в составе прицентромерного блока. То, что в составе блока имеется эухроматин, подтверждается включением ³H-уридина в прицентромерные С-гетерохроматические блоки на стадии зиготены-пахитены /3/.

Концентрация гетерохроматиновых узелков обнаружена не только в проксимальных, но и в дистальных районах хромосом, например, у *Arcyptera fusca*. Так же как гетерохроматин проксимальной области хромосом *S. scalaris*, теломерные С-блоки хромосом *A. fusca* проходят через состояние частичной деконденсации на стадии зиготены-пахитены.

Следует специально отметить, что гетерохроматин половых хромосомы в сперматогенезе у саранчовых всех видов не обнаруживает сложной организации и на протяжении всей профазы выявляется в виде единого блока. Возможная причина этого в том, что половая хромосома в мейозе у самцов транскрипционно неактивна (Henderson, 1963; Fox et al., 1975). Не обнаруживают сложного строения облигатные интеркалярные и добавочные гетерохроматиновые блоки любой локализации, найденные у некоторых видов.

С-гетерохроматиновые узелки, выраженные в той или иной степени, найдены нами в профазе мейоза у всех исследованных видов. Несмотря на отсутствие точной оценки доли ДНК, содержащейся в этих узелках, можно считать, что эта доля, особенно у некоторых видов, весьма значительна. Возможно, что большие раз-

меры геномов, установленные для саранчовых сем. Acrididae, определяются огромным количеством гетерохроматинового материала, диспергированного по хромосомам.

Следует подчеркнуть, что при сравнительно сходном содержании С-гетерохроматина, выявляемого в профазных мейотических ядрах, количество его, обнаруживаемое в метафазных хромосомах, у разных видов оказывается различным. Это зависит от распределения гетерохроматина по длине хромосом. Если интеркалярные гетерохроматиновые узелки рассредоточены по всей длине хромосом, то они могут не выявиться в метафазных хромосомах. Если же интеркалярные узелки сконцентрированы в части профазной хромосомы, то конденсация хроматина приведет к их дальнейшей концентрации и формированию гетерохроматинового блока. Это явление необходимо учитывать при определении суммарного содержания С-гетерохроматинового материала, которое, как правило, проводится на метафазных хромосомах.

С большим количеством диспергированного гетерохроматинового материала, по-видимому, можно связать невысокую контрастность окраски хромосом при использовании С-метода, что характерно для ряда видов саранчовых. Среди изученных нами видов — это большинство представителей триб Gomphocerini, Dociostaurini и Sphingonotini. В то же время у видов триб Chrysochraontini, Podismini, Arcypterini и Bryodemini контрастность окрашенных с помощью С-метода препаратов очень высокая. У некоторых видов контрастность окраски различна в разных хромосомах набора. Например, у *S. semenovi* контрастность окраски X-хромосомы и коротких аутосом много выше, чем у остальных хромосом набора. Логично предположить, что это результат неравномерного распределения С-гетерохроматина между хромосомами.

Следует отметить, что у таксономически близких видов степень контрастности окраски хромосом, как правило, одинакова. Если имеются исключения, то они обязательно сопровождаются различиями в распределении С-узелков по длине хромосом. Так, в трибе Gomphocerini высокая контрастность окраски характерна для *S. scalaris*, *Ae. sibiricus*, *Aeropedellus variegatus* и т.д. Это те виды, которые отличаются высоким содержанием гетерохроматина в прицентромержной области хромосом. Складывается впечатление, что гетерохроматиновые узелки, разбросанные по всей

длине хромосом, у названных видов собраны в проксимальной области хромосом. Такая же связь между количеством гетерохроматина в метафазных хромосомах и степенью контрастности их окраски при использовании С-метода у представителей трибы *Brugodini*. Различие только в том, что С-узелки у них концентрируются в дистальной области хромосом.

Таким образом, анализ поведения С-гетерохроматинового материала в профазе мейоза у саранчовых позволил установить различные типы его распределения по длине хромосом. Удалось обнаружить, что крупные С-блоки, выявляемые в метафазных хромосомах как единые, состоят из расположенных рядом гетерохроматиновых узелков.

II.2. Эволюционные закономерности распределения облигатных гетерохроматических блоков.

/ 4, 8, 10, 13, 19, 20, 22, 24, 26, /

Несмотря на большое количество работ, посвященных анализу особенностей локализации и содержания гетерохроматина, до сих пор не сложилось определенного мнения относительно эволюционных закономерностей изменения этого хромосомного признака у саранчовых. Одни исследователи считают гетерохроматические 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 основывается 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 С-гетерохроматина у большого числа видов разной степени дивергенции как связанных, так и не связанных общностью происхождения. Это дает возможность проследить некоторые закономерности, не обнаруживаемые на случайно подобранном материале.

Разнообразие локализации С-гетерохроматина у саранчовых невелико. У большого числа видов С-блоки обнаруживаются только в центромерных районах, причем эти блоки часто бывают одного размера на всех хромосомах набора, а у видов с двуплечими хромосомами одинаковы на всех плечах так, что суммарный С-блок двуплечей хромосомы оказывается в два раза крупнее прицентро-

мерного С-блока акроцентрика. Это касается и нес-Х хромосомы *S. eurasius*.

Теломерные блоки облигатного гетерохроматина мы обнаружили только у некоторых 28-хромосомных видов подсем. *Acridinae* и среди видов подсем. *Oedipodinae*. Интересно, что теломерные блоки не выявлены на трех самых длинных хромосомах набора ни у одного из видов.

Интеркалярный гетерохроматин встречается крайне редко и обычно он связан с районом ядрышкового организатора.

Как уже сказано выше, размеры блоков гетерохроматина, как прицентромерных, так и теломерных (если они есть) часто бывает одинаковы в пределах кариотипа. Иногда члены одного хромосомного набора различаются по размерам С-блоков, но в этом случае близкие по размеру хромосомы (длинные и средние), как правило, ведут себя одинаково. Что же касается коротких хромосом, то они могут значительно отличаться друг от друга как по размерам прицентромерных и теломерных С-блоков, так и по наличию-отсутствию последних.

Несмотря на небольшое разнообразие картин локализации гетерохроматина, обращает на себя внимание тот факт, что филогенетически близкие виды, как правило, имеют одинаковый характер локализации С-блоков, хотя размеры этих блоков у разных видов могут значительно отличаться. Например, в трибе *Argypterini* все хромосомы, кроме трех самых длинных, имеют кроме прицентромерного, еще и теломерный С-блок. Размеры теломерных блоков различны у разных видов трибы. И хотя у одного из изученных видов трибы, *Ramburiella turcomana*, теломерные блоки в метафазных хромосомах не выявляются, в профазных мейотических хромосомах видна небольшая концентрация С-узелков на полюсе ядра, где сосредоточены дистальные концы хромосом. Другими словами, родственные виды характеризуются сходным расположением на хромосомах участков, где может быть выявлен гетерохроматин.

Интересно отметить, что в трибе *Gomphocerini* среди 17-хромосомных представителей обнаружен ряд видов, размеры прицентромерных гетерохроматиновых блоков у которых явно превышают типичные для саранчовых (*Sturoderus scalaris*, *Aeropus sibiricus*, *Chorthippus abchasicus*, *Ch. saxatilis*, *Ch. jacobsoni*). То, что эти виды принадлежат к различным родам и даже

подтрибам, еще раз указывает на эволюционную лабильность признака "количество гетерохроматина" в отличие от признака локализации гетерохроматинового материала. Кроме того, на наш взгляд, этот факт свидетельствует о том, что, увеличение содержания прицентромерного гетерохроматина отражает какую-то общую для видов трибы Gomphocerini тенденцию.

II.3. Эволюционные закономерности распределения варьирующих гетерохроматических блоков.

/4, 8, 10, 13, 16, 19, 20, 22, 26/

Внутривидовой полиморфизм по наличию эу- и гетерохроматических добавочных блоков в хромосомах саранчовых интенсивно изучается многими исследователями (см. Hewitt, 1979). Этому способствует анализ мейотических хромосом: на стадии конъюгации гомологов асимметричные биваленты обязательно обращают на себя внимание.

Полиморфные блоки гетерохроматина обнаружены нами у подавляющего большинства изученных видов. Чаще всего - это теломерный гетерохроматин, но встречаются и варьирующие по размерам блоки прицентромерного гетерохроматина. Интеркалярные блоки гетерохроматина, как правило, всегда варьируют от особи к особи в пределах вида. Связаны они обычно с ядрышковым организатором и могут располагаться на любой из хромосом набора.

Что же касается теломерных и прицентромерных варьирующих блоков гетерохроматина, то у изученных нами видов они расположены чаще в коротких, реже в средних хромосомах набора и, как правило, не встречаются в длинных хромосомах.

Локализация варьирующих блоков на коротких и средних хромосомах набора характерна только для видов сем. Acrididae, распространенных в Палеарктике. У австралийских видов саранчовых полиморфные блоки гетерохроматина могут быть обнаружены на любой из хромосом набора (Shaw et al., 1976; Webb, 1976; Webb, Westerman, 1978 и др.). Если встречаются стабильные хромосомы, то это одна-две самых длинных (John, King, 1977). Надо отметить, что для австралийских видов характерно широкое распространение инверсионного полиморфизма (Shaw, 1976), который практически не обнаруживается у палеарктических видов.

В связи со сказанным выше уместно вспомнить общеэволюционные представления о более низкой скорости эволюции

фаун Неотропической и Австралийской областей по сравнению с фауной Голарктики (Шмальгаузен, 1968). Если эти представления экстраполировать на саранчовых, то можно сделать вывод о том, что палеарктические виды сем. Acrididae дальше отошли от предковых для саранчовых форм и, следовательно, их эволюция сопровождалась уменьшением кариотипического разнообразия. Длинные хромосомы стали монотипными, короткие и средние сохранили свое полиморфное состояние, хотя и уменьшили его степень. Другими словами, кариотип разделился на две части в отношении локализации полиморфных блоков гетерохроматина: стабильную и варьирующую.

Глава 111.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ РЕКОМБИНАЦИОННЫХ ПАРАМЕТРОВ КАРИОТИПОВ САРАНЧОВЫХ

Мейотическая рекомбинация - одна из важнейших функций хромосом. Интегральную оценку рекомбинационных свойств хромосом можно получить, определяя число хиазм в клетке и их локализацию в бивалентах на стадии поздней профазы I мейоза. Такой подход позволяет учесть не только все рекомбинационные обмены, но и оценить их распределение по длине хромосом.

Правомочно ли использовать данные о частоте и локализации хиазм для оценки рекомбинационных параметров генома? Этот вопрос встает в связи с широко распространенным представлением о "терминализации хиазм" - явлении, первоначально описанном Дарлингтоном, как направленное к концам бивалентов движение хиазм, которое начинается в диплотене и продолжается до первой метафазы включительно (Darlington, 1929, 1937).

То, что хиазмы являются следствием кроссинговера, было неоднократно продемонстрировано на ряде объектов и не оспаривалось (Mather, 1933, 1936; Brown, Zohary, 1955). Но считалось, что количество наблюдаемых в поздней профазе хиазм и их распределение по длине бивалентов не соответствуют тому, которое было в момент возникновения обменов.

Детальный анализ распределения хиазм в первой профазе мейоза, проведенный многими исследователями с использованием различных методов и разных объектов, продемонстрировал отсутствие движения хиазм вдоль бивалента в ходе его конденсации.

Особенно много работ, подтверждающих отсутствие явления терминализации хиазм, выполнено на саранчовых (Darlington, Dark, 1932; Taylor, 1965; Southern, 1967; Henderson, 1969; Jones, Craig-Cameron, 1969; Peacock, 1970; Jones, 1971; Fox, 1973; Solari, Counce, 1977; Tease, Jones, 1979, 1978; Wallace, Jones, 1978; Esponda, Krimer, 1979; Moens, Church, 1979; Jones, Tease, 1981; Moens, Short, 1983; Rufas et al., 1983; Bernelot-Moens, Moens, 1986; Santos et al., 1989).

Детально проанализировав литературные данные и собственный материал мы пришли к выводу, что терминализация в том виде, в каком она постулирована Дарлингтоном, отсутствует, по крайней мере, у саранчовых /18/.

Другими словами, частота хиазм, подсчитанная в конце первой профазы у саранчовых отражает частоту рекомбинации, а распределение хиазм по длине хромосомы соответствует распределению кроссоверных обменов. Следовательно, анализируя частоту и распределение хиазм, мы можем получить интегральную характеристику рекомбинационных параметров кариотипа. В тексте доклада выражения "частота и локализация хиазм" и "частота и локализация рекомбинационных обменов" используются как синонимы.

III.1. Уменьшение частоты хиазм — общая тенденция

В ЭВОЛЮЦИИ СЕМ. *Acrididae*

/8, 7, 15-17/

В качестве одной из характеристик кариотипа хиазмы стали использовать в цитогенетике саранчовых давно (McClung, 1917; Helwig, 1929; White, 1968). Было также показано, что таксономически близкие виды мало отличаются по частоте рекомбинационных обменов и имеют сходный тип их локализации по длине хромосом (Fontana, Vickery, 1974).

Мы определили частоту хиазм у видов разной степени таксономической близости и обнаружили, что размах изменчивости этого признака между видами, родами, трибами, как правило, соответствует рангу таксона (рис. 1). Следовательно, изменение этого цитогенетического параметра не является случайным, а отражает закономерные эволюционные преобразования хромосом саранчовых. Наши данные однозначно свидетельствуют о том, что в эволюции сем. *Acrididae* происходит уменьшение частоты хиазм на клетку, поскольку виды подсем. *Catantopinae* имеют в целом

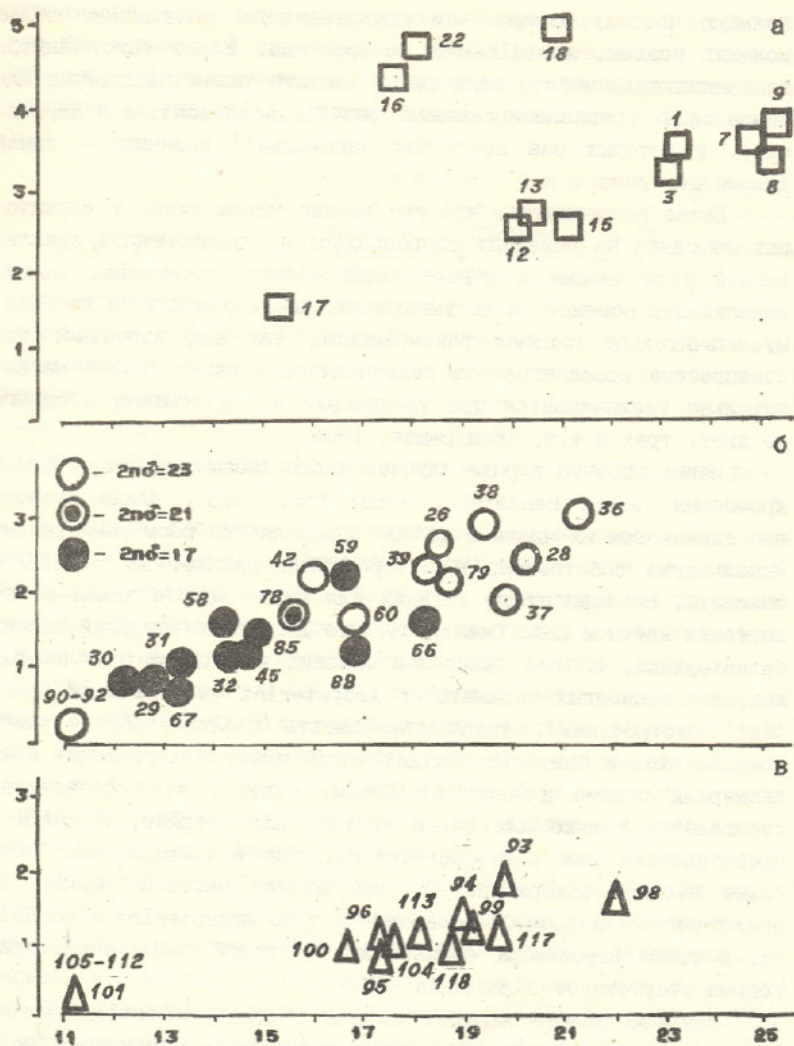


Рис. 1. Распределение видов подсемейств *Catantopinae* (а), *Acridinae* (б) и *Oedipodinae* (в) в зависимости от средней частоты тлазм и её внутривидового разнообразия.

По горизонтали - средняя для вида частота тлазм; по вертикали - варианса. Нумерация видов та же, что и в Приложении.

большую частоту хиазм, чем представители эволюционно более молодых подсем. *Acridinae* и *Oedipodinae*. Более того, внутри названных подсемейств наименьшая частота хиазм характерна для видов самых специализированных триб *Chrysochraontini* и *Bryodemini*, у которых она достигает минимальной величины — одной хиазмы на плечо.

Важно подчеркнуть, что уменьшение числа хиазм у саранчковых до одной на бивалент сопровождается одновременной локализацией этой хиазмы в определенной области хромосомы. Именно локализация обменов, а не уменьшение числа обменов на хромосому значительно снижает рекомбинацию, так как известно, что создаваемое кроссинговером генотипическое разнообразие незначительно увеличивается при увеличении числа обменов с одного до двух, трех и т.д. (Кондрашов, 1984).

Известно, что в ряде случаев число хиазм зависит от длины хромосомы (John, Henderson, 1962; Fox, 1973). Длина хромосом при одинаковом их числе в наборе определяется размерами генома. Используя собственные и литературные данные, мы попытались выяснить, не зависит ли средняя для вида частота хиазм от содержания ядерной ДНК. Оказалось, что для представителей подсем. *Catantopinae*, и триб, наиболее близких к *Catantopinae* по ряду морфоадаптационных параметров: *Arcypterini* (*Acridinae*) и *Locustini* (*Oedipodinae*), такая зависимость наблюдается. В трибах *Gomphocerini* и *Chrysochraontini* также имеется корреляция между размерами генома и частотой хиазм, однако, это соответствие соблюдается только для видов внутри каждой трибы. В целом же представители как *Chrysochraontini*, так и *Gomphocerini* имеют более высокое содержание ДНК при низких частотах хиазм, чем представители подсем. *Catantopinae* и триб *Arcypterini* и *Locustini*. В трибе *Bryodemini* связь между частотой хиазм и размерами генома отсутствует полностью.

Все это вместе взятое, на наш взгляд, свидетельствует о существовании разнообразных ограничивающих рекомбинацию механизмов, которые сложились в ходе эволюции семейства *Acrididae*, причем, можно предполагать, что эти механизмы различны в разных трибах.

Об этом свидетельствует анализ изменчивости частоты хиазм с учетом ее распределения по бивалентам, проведенный на пред-

ставителях триб *Chrysochaontini* и *Gomphocerini*. Установлено, что при одинаковой суммарной на клетку частоте хиазм отдельные биваленты могут отличаться, причем у *C. dispar* длинные биваленты образуют меньше, а средние больше хиазм, чем у *Ch. biguttulus*:

В и д	Среднее число хиазм			
	в длинном (1-3) биваленте	в среднем (4-5) биваленте	в 8 биваленте*	на клетку
<i>Chorthippus biguttulus</i>	2,65±0,05	1,22±0,04	1,0	13,37±0,24
<i>Chrysochaeon dispar</i>	2,08±0,09	1,65±0,05	1,09±0,04	12,68±0,13
Уровень значимости	0,001	0,001	0,05	0,01-0,05

* 7-й и 8-й биваленты у обоих видов всегда образуют одну хиазму

Другими словами, в отношении рекомбинационного процесса различные хромосомы в кариотипе могут вести себя по-разному. Уменьшение частоты обменов, хотя и не обнаруживаемое на уровне клетки, на самом деле проявляется на уровне отдельных групп хромосом, а именно, в трех парах длинных субметацентриков.

При сравнительном анализе процессов конъюгации и рекомбинации в мейозе у *C. dispar* и *C. biguttulus* было обнаружено еще одно явление. При незначительных различиях в размерах геномов (11,5 и 11,29 пг, соответственно) длины СК у этих видов отличаются почти вдвое (811 и 432 мкм). Это свидетельствует о различной плотности упаковки при образовании боковых элементов.

Известно, что более плотная упаковка хроматина при образовании боковых элементов СК характерна для гетерохроматических районов хромосом (Stack, 1984, наши данные). Можно предполагать, что именно с гетерохроматином связаны различия в длинах СК у изучаемых видов. А конкретно, более короткие СК *C. biguttulus* могут быть результатом насыщенности хромосом этого вида интеркалярными гетерохроматиновыми узелками, обнаруживаемыми на профазных хромосомах ряда видов саранчовых.

Нельзя исключить и возможность того, что при образовании боковых элементов у *C. biguttulus* формируются петли ламповых щеток более длинные, чем у *C. dispar* и, следовательно, едини-

цами рекомбинации у *C. biguttulus* являются более длинные участки ДНК.

Таким образом, в случае с *C. biguttulus* мы также имеем дело с некоторым ограничением рекомбинации, которое заключается в создании более протяженных единиц рекомбинации во всех хромосомах набора.

Сравнение частот хиазм, чисел хромосом и длин синаптонемных комплексов, проведенное нами на разных видах прямокрылообразных, показало, что ограничение рекомбинации, по-видимому, является общей тенденцией, хотя реализуется она различными способами у разных организмов (Агапова, Высоцкая, 1988).

III.2. Уменьшение частоты хиазм в хромосомах при центрических слияниях

/8, 17, 28/

На рис. 1 хорошо видно, что в подсем. Acridinae виды с 17 хромосомами в наборе имеют в целом меньшую частоту хиазм, чем 28-хромосомные виды. Возникает вопрос, является ли это случайным совпадением двух тенденций изменения кариотипических параметров или же центрические слияния и уменьшение числа рекомбинационных обменов — взаимосвязанные явления.

Оказалось, что плечи двуплечих хромосом обычно образуют меньше обменов, чем соответствующие им по длине акроцентрики. Пример тому *C. hammarstroemi* ($2n^b=21$), у которого первая пара хромосом является двуплечей, причем ее длинное плечо сравнимо по длине со второй-третьей, а короткое с четвертой-пятой. Второй и третий биваленты формируют 1-3 хиазмы (средняя — 1,9), на четвертом-пятом, образуется 1-2 хиазмы (средняя — 1,3). Двуплечая хромосома, по размерам равная сумме второй-третьей и четвертой-пятой, могла бы образовывать 4 или 5 хиазм, однако, больше 3 мы никогда не наблюдали (средняя — 2,1).

Аналогичные результаты были получены при анализе частоты хиазм (2,1) в биваленте, образованном метацентрическими хромосомами, с числом хиазм (3,2), в двух бивалентах, состоящих из близких по длине акроцентриков, у австралийского вида саранчовых (John, Freeman, 1975) и у мыши (Горлов, 1989), где сравнивали частоту обменов у акроцентриков и образовавшегося из них метацентрика.

Несомненно, что уменьшенная частота хиазм у видов с дву-

плечими хромосомами и центрические слияния связаны причинно-следственными взаимоотношениями.

III.3. Неравномерность распределения обменов по длине хромосом

/6, 11, 14, 23/

Неравномерность распределения обменов по длине хромосом в настоящее время является надежно установленным фактом. Следствием ее является несовпадение генетических и физических расстояний между генами, выявляемое при сопоставлении генетических и цитологических карт хромосом у многих организмов.

Прежде всего, следует подчеркнуть, что распределение обменов в акроцентрических хромосомах и плечах метацентриков, как правило, отличается. В акроцентриках часто мы наблюдаем два пика обменов: в проксимальном и дистальном районе. В плечах двуплечих хромосом проксимальный пик отсутствует, более того, обычно в прицентромержной области хромосомы частота киазм ниже, чем в интерстициальной (рис. 2).

Рис. 2. Примеры

распределения киазм по длине акроцентриков (слева) и близки по рекомбинационной длине плеч субметацентрики хромосом (справа).

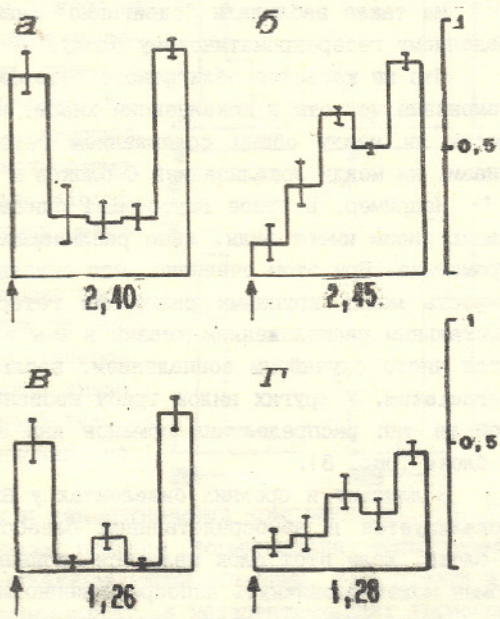
а - 1-2-я хромосома *Paracoryptera microptera*;

б - длинное плечо 2-й хромосомы *Stauroderus scalaris*;

в - 7-8-я хромосома *Dociostaurus brevicollis*;

г - длинное плечо 3-й хромосомы *Chorthippus parallelus*.

Указан 95 %ный доверительный интервал. Здесь и далее стрелкой показано положение центромеры.



положение центромеры. По вертикали отложена частота киазм.

III.4. Механизмы ограничения рекомбинации

Когда были описаны виды саранчовых с локализованными обменами: *Stetophyma grossum* и *Bryodemina tuberculatum*, сразу возник вопрос и о возможных механизмах ограничения рекомбинации. Прежде всего была проанализирована возможность влияния гетерохроматина и авторы пришли к выводу, что именно гетерохроматин определяет расположение хиазмы в строго фиксированном положении на биваленте (White, 1954; Klusterska et al., 1975).

Позднее был изучен процесс формирования синаптонемных комплексов (СК) в распластанных мейоцитах *S. grossum* и показано, что главную роль в ограничении рекомбинации у этого вида играет отсутствие конъюгации в той части бивалентов, где хиазмы никогда не наблюдаются (Fletcher, 1977; Wallace, Jones, 1978).

III.4.1. Хиазмы и гетерохроматин /6, 19, 25/

Влияние блоков гетерохроматина на образование хиазм изучается давно. Постулируется, что гетерохроматиновый блок "отдвигает" хиазму (White, 1954; Hewitt, 1967, 1979).

Мы также наблюдали "сдвигание" хиазм у гетерозигот по добавочному гетерохроматиновому блоку.

Что же касается облигатного гетерохроматина, то анализируя изменение частоты и локализации хиазм, мы не обнаружили зависимости ни между общим содержанием гетерохроматина и частотой хиазм, ни между локализацией С-блоков и расположением хиазм.

Например, в трибе *Bryodemini* одинаковую частоту и локализацию хиазм имеют виды, явно различающиеся количеством гетерохроматина. При этом очевидно, что описанная Уайтом (1954) зависимость между крупными размерами гетерохроматинового блока и дистальным расположением хиазмы в 9-м и 11-м бивалентах, является чисто случайным совпадением, наблюдаемым только у *B. tuberculatum*. У других видов трибы названные биваленты имеют такой же тип распределения обменов вне зависимости от размеров С-блока (рис. 3).

В длинных и средних бивалентах у *Bryodemini* хиазма всегда локализуется в непосредственной близости от прицентромерного С-блока. Если этот блок является двойным (см. раздел 11.1), то обмен может возникнуть непосредственно между двумя блоками.

Таким образом, среди анализируемых видов саранчовых мы не обнаружили влияния облигатного гетерохроматина на локализацию

хиазм, которое проявлялось бы в уменьшении частоты хиазм или их смещении. Скорее наоборот, у видов с высоким содержанием прицентромерного гетерохроматина (*Ae. sibiricus* и *S. scalaris*) мы

Рис. 3. Распределение хиазм и относительные размеры блоков С-гетерохроматина в 10-м (слева) и 11-м (справа) бивалентах у трех видов трибы *Bryodemini*: *B. tuberculatum* (а), *A. barabensis* (б) и *B. gebleri* (в).

обнаруживаем повышенную частоту хиазм по сравнению с видами, имеющими меньшие блоки гетерохроматина (рис. 1), причем хиазмы локализируются непосредственно в гетерохроматическом районе и не наблюдается уменьшения частоты обменов в области рядом с С-блоком (рис. 4). Высокая частота обменов у видов с широкими адаптационными возможностями, каковыми и являются *Ae. sibiricus* и *S. scalaris*, вполне объяснима.

Таким образом, широко распространенное убеждение об ограничивающем действии гетерохроматина на образование хиазм на материале облигатного гетерохроматина у саранчовых не подтверждается.

III.4.2. Хиазмы и синаптонемный комплекс /17, 19, 27/

Мы проанализировали процесс формирования синаптонемных комплексов у видов с локализованными обменами. Это, прежде всего, виды трибы *Chrysoschraontini*, в метацентрических хромосомах которых, хиазмы имеют преимущественно дистальную локализацию.

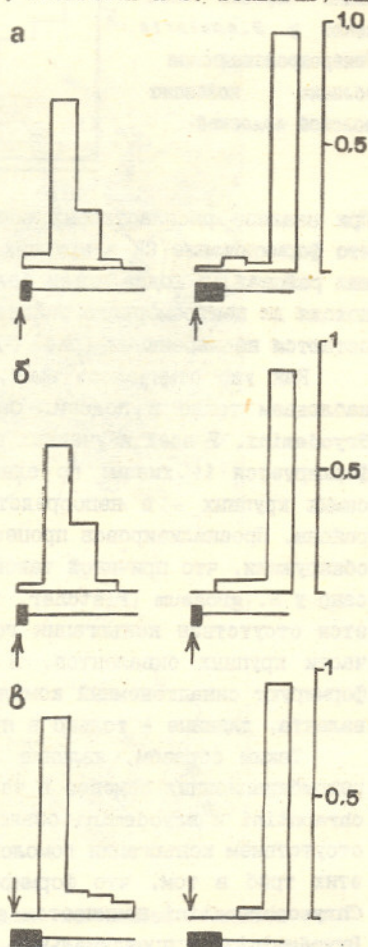
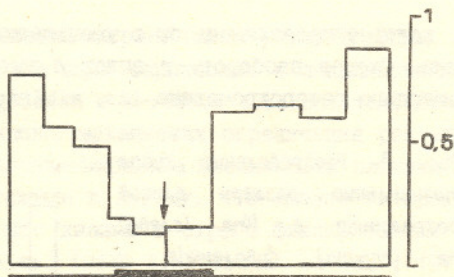


Рис. 4. Распределение *хиазм* по длине первого бивалента у *S. scalaris*. Гетеротропическая область показана толстой полоской.



При анализе распластанных сперматозоидов этих видов оказалось, что формирование СК в крупных бивалентах, начинаясь в дистальных районах, в подавляющем большинстве клеток заканчивается, не доходя до центромерного района: проксимальные районы бивалентов остаются неспаренными (рис. 5).

Как уже отмечалось выше, строго локализованные обмены мы наблюдаем также в подсем. *Oedipodinae* у представителей трибы *Bryodemini*. У всех изученных видов трибы, как правило, в клетке формируется 11 хиазм: по одной на бивалент, причем, в восьми самых крупных - в непосредственной близости от центромерного района. Проанализировав процесс образования СК у этих видов, мы обнаружили, что причиной такой локализации, так же как это описано у *S. grossum* (Fletcher, 1977; Wallace, Jones, 1978), является отсутствие конъюгации гомологов в срединной и дистальной части крупных бивалентов. В то время как короткие биваленты формируют синаптонемный комплекс практически по всей длине бивалента, длинные - только в проксимальной части (рис. 5).

Таким образом, явление локализации хиазм, или отсутствия рекомбинационных обменов в части бивалента у видов триб *Chrysoschraentini* и *Bryodemini* объясняется одним и тем же механизмом: отсутствием конъюгации гомологов. Разница между представителями этих триб в том, что формирование СК в крупных бивалентах у *Chrysoschraentini* начинается с дистальных районов хромосом, а у *Bryodemini* - с проксимальных.

Изучение процесса конъюгации гомологов у 28-хромосомных видов с двухликовым распределением обменов показало, что синаптонемный комплекс у них начинает формироваться одновременно с двух концов бивалента: дистального и проксимального. Таким об-

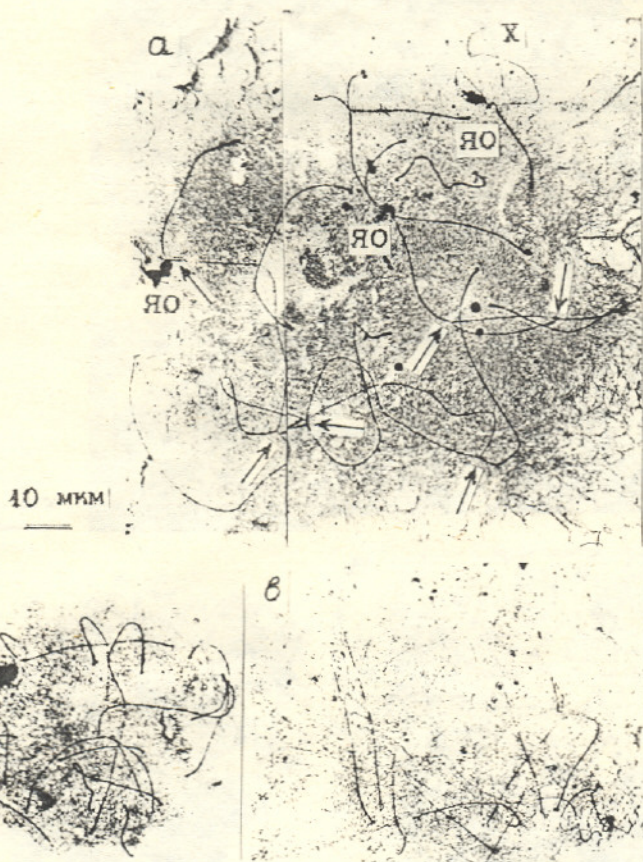


рис. 4. Распластанные сперматоциты на стадии паттены: а - *Chrysochraon dispar*; б - *Anacridium aegyptium* (СК образуется по всей длине бивалентов); в - *Angaracris barabensis*. Х - половой унивалент, ЯО - ядрышко. Стрелки указывают на границы синапсиса ооцитов элементов.

разом, можно предполагать, что и кроссинговер в этих бивалентах происходит независимо в двух концах бивалента до того, как

конъюгация закончится.

В то же время у видов, в бивалентах которых концентрация обменов наблюдается только в дистальном районе хромосомы, конъюгация гомологов начинается также в дистальном районе.

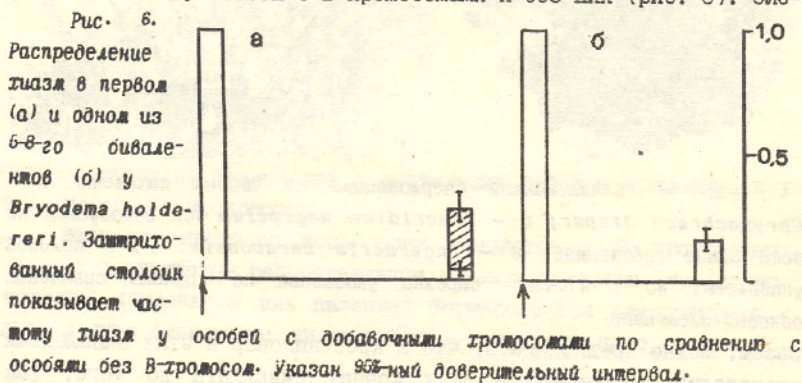
Таким образом, неравномерность распределения рекомбинационных обменов у саранчовых полностью объясняются особенностями спаривания гомологов, которое мы обнаруживаем при анализе СК.

III.4.3. Хиазмы и добавочные хромосомы /9, 10, 11/

Наличие локализованных обменов у видов трибы *Bryodemini* делает их очень удобным объектом изучения влияния на рекомбинацию различных факторов. Одним из них, как известно, являются В-хромосомы, в присутствии которых часто увеличивается частота хиазм и меняется их распределение по длине бивалентов.

Мы проанализировали распределение хиазм у особей *B. holdereri* с добавочными хромосомами в кариотипе и без них. Как уже говорилось, у *Bryodemini* обычно образуется одна хиазма на бивалент. В восьми крупных бивалентах она локализована строго проксимально. Иногда формируется дополнительная хиазма в дистальной области того или иного крупного бивалента. У *B. holdereri* - это первый и один из 5-8 бивалентов.

Оказалось, что, действительно, в присутствии В-хромосом частота хиазм повышалась с $11,24 \pm 0,22$ до $11,49 \pm 0,04$. Самое интересное то, что это увеличение происходило за счет возрастания частоты обменов в дистальном районе только первого бивалента, частота хиазм в дистальном районе одного из средних бивалентов не отличалась у особей с В-хромосомами и без них (рис. 6). Сле-



довательно, в присутствии В-хромосом у *B. holderegii* увеличивается частота рекомбинантов вполне определенного спектра.

Не исключена возможность того, что генетическое содержание дистального района первой хромосомы, реагирующего на наличие В-хромосом увеличением рекомбинации, является не случайным, а сформировалось в результате эволюционных преобразований кариотипа и отвечает адаптационным потребностям вида.

III.5. Становление механизмов регуляции рекомбинации в эволюции

/6, 7, 9, 26/

Среди Oedipodinae мы обнаружили проксимально локализованные хиазмы не только в трибе Bryodemini, но и у представителя трибы Oedipodini *C. skalozubovi* (рис. 7). Механизмы ограничения рекомбинации в дистальных районах восьми пар крупных акроцентриков у него такие же, как у Bryodemini: отсутствие СК. Интересно, что у второго вида этого рода, *C. variabilis*, СК образуется по всей длине бивалентов и соответственно хиазмы с той или иной частотой формируются в любом районе бивалентов.

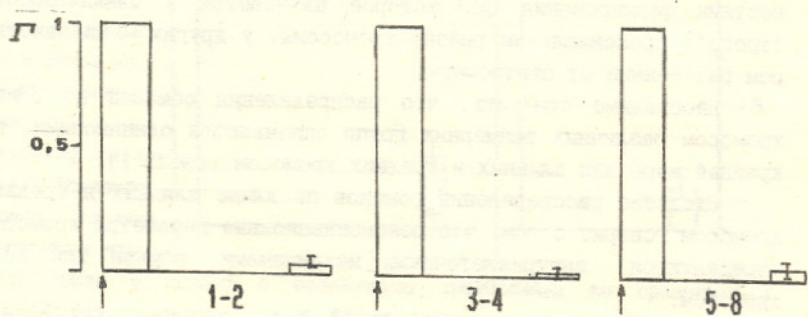
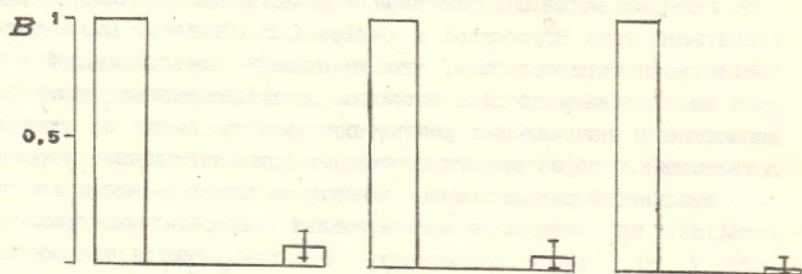
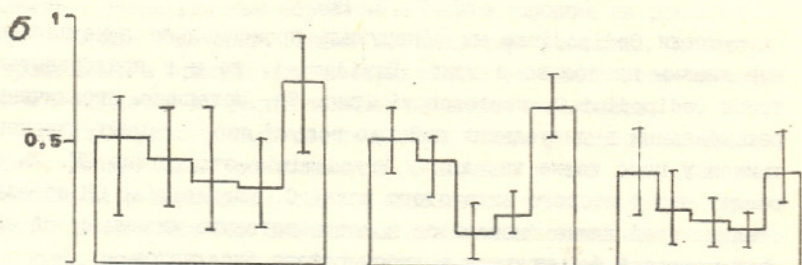
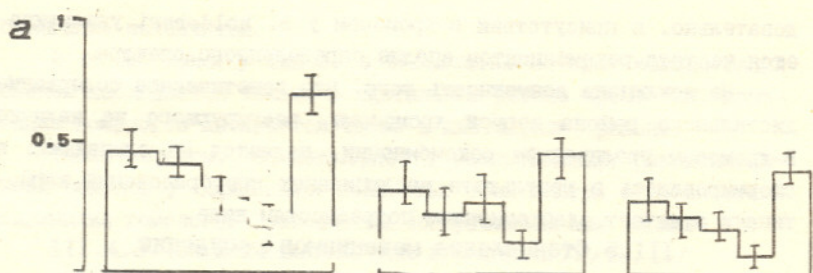
Учитывая морфоадаптационное и экологическое сходство представителей триб Bryodemini и Oedipodini (Стебаев, Омельченко, 1981), можно предполагать, что на примере представителей этих триб мы наблюдаем процесс эволюции рекомбинационных параметров кариотипа в направлении уменьшения частоты хиазм за счет их локализации и образования протяженных групп сцепленных локусов.

Анализируя распределение обменов по длине хромосом у *C. variabilis*, мы обнаружили значительные внутривидовые различия (рис. 7, 8). Следует подчеркнуть, что определяются они особенностями формирования СК, которое начинается у одних особей строго в проксимальном районе хромосомы, у других - на некотором расстоянии от центромеры.

Необходимо отметить, что распределения обменов по длине хромосом различных размерных групп оказываются одинаковыми, по крайней мере для длинных и средних хромосом (табл. 1).

Сходство распределений обменов по длине длинных и средних хромосом говорит о том, что рекомбинационные параметры хромосом определяются внутриклеточными механизмами, общими для всех хромосом.

Обращает на себя внимание, что по распределению обменов



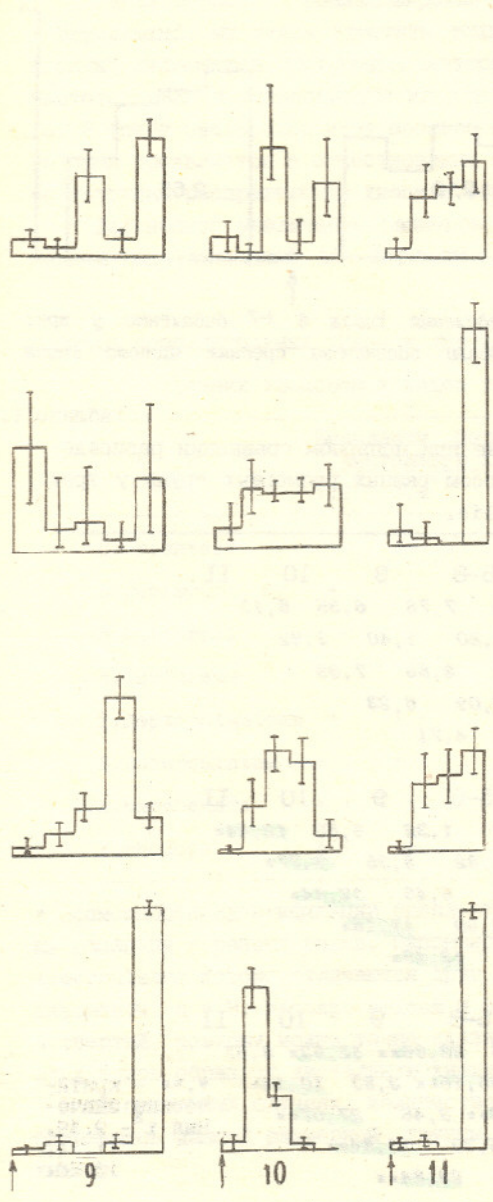


Рис. 7. Распределение тиазм по длине хромосом в разных видах подсем. *Oedipodinae*: *Oedaleus decorus* (а), *Celes variabilis* (б), *C. skalozubovi* (в) и *Bryodema tuberculatum* (г). Обозначения прежние.

выделяются 9 и 11 бивалент, т.е. именно те, которые и у *Bryodemini* резко отличаются от остальных.

Внутривидовые различия распределения обменов у представителя трибы *Locustini* *Oedaleus decorus* не столь велики (рис.9), как у *C. variabilis*, так же как и у другого вида из этой трибы *Purgodera armata*.

(Внутривидовые различия распределений в 9 и 10 бивалентах объясняются наличием ядрышкообразующего района в средней части хромосом.)

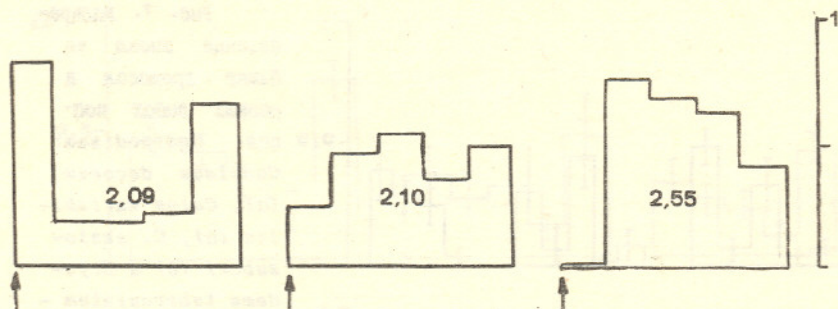


Рис. 8. Примеры распределения гиазм в I-2 биваленте у трех особей *C. variabilis*. Цифры обозначена средняя частота гиазм на биваленте.

Таблица 1.

Значения χ^2 , полученные при попарном сравнении распределений гиазм по длине хромосом разных размерных групп у трех особей (рис. 8) *C. variabilis*.

Размерные группы хромосом	I-2	3-4	5-8	9	IO	II
	4,02	2,00	7,76	6,36	6,13	
		1,72	5,80	1,40	2,92	
			5,34	2,56	7,09	
			3,09	6,23		
				4,71		

Размерные группы хромосом	I-2	3-4	5-8	9	IO	II
	1,83	1,00	1,32	5,50	12,44*	
		3,04	1,82	8,36	9,77*	
			3,01	5,45	12,84*	
			3,90	11,18*		
				12,49*		

Размерные группы хромосом	I-2	3-4	5-8	9	IO	II
	8,20	6,26	22,86**	12,52*	8,57	
		6,72	26,16**	3,83	10,14*	
			46,33**	3,46	27,07**	
			5,32	13,84**		
				28,84**		
						11,14.
						13,28.

*,** - критическое значение χ^2 - 9,49, 11,14, 13,28.

Таким образом, проанализировав ряд *Locustini* - *Oedipodini* - *Bryodemini*, мы можем отметить тенденцию изменения рекомбинационных параметров кариотипа, которая выражается в уменьшении частоты хиазм и установления их строгой локализации в биваленте. В трибе *Oedipodini* этот процесс отличается неустойчивостью, которая проявляется в существовании внутривидового разнообразия по картинам распределения хиазм и образования СК.

Дальнейшее увеличение размеров районов хромосом с ограниченной рекомбинацией мы наблюдаем внутри трибы *Bryodemini*.

Таблица 2.

Наличие дополнительных хиазм в дистальных районах длинных и средних хромосом у видов трибы *Bryodemini*

В и д	Биваленты, формирующие дистальную хиазму		
	1,2*	3,4*	5 - 8
<i>B.orientale</i>	+	-	+
<i>B.gebleri</i>	+	-	+
<i>B.holdereri</i>	+ -	-	+
<i>B.luctuosum</i>	+	-	++
<i>B.heptapotamicum</i>	+	+ -	++
<i>B.tuberculatum</i>	+ -	+ -	++
<i>A.barabensis</i>	++	+	++
<i>A.rhodopa</i>	++	+	++++

* Возможности идентификации бивалентов внутри размерной группы различны у разных видов. Например, у *B. holdereri* и *B. tuberculatum* хорошо отличаются друг от друга первый и второй биваленты, а у *B. heptapotamicum* и *B. tuberculatum* - третий и четвертый, поэтому можно точно сказать, какой из бивалентов у этих видов образует дистальную хиазму.

В остальных случаях количество плюсов означает число бивалентов данной размерной группы, формирующих дистальную хиазму.

Проксимально расположенная хиазма в восьми крупных бивалентах у видов трибы *Bryodemini* является обязательной хиазмой. Кроме нее некоторые биваленты с невысокой частотой могут формировать еще одну, дополнительную хиазму в дистальном районе (рис. 7, табл. 2). Число таких бивалентов у разных видов трибы различно.

Сопоставляя представленные данные с эволюционными взаимоотношениями в трибе (Beu-Bienko, 1930), можно сделать вывод о том, что число бивалентов, способных формировать вторую хиазму в ходе эволюции трибы уменьшается. Другими словами, на уровне трибы, также как и на уровне семейства *Acrididae* в целом, мы наблюдаем процесс уменьшения частоты рекомбинационных обменов.

В трибе *Bryodemini* с очевидностью проявляется то, что с уменьшением количества обменов увеличиваются размеры нерекombирующих участков, которые могут достигнуть размеров целой хромосомы. Продолжая рассуждение о складывающейся в ходе эволюции дифференциации хромосом в отношении рекомбинационного процесса, можно сказать, что на примере видов трибы *Bryodemini*, мы наблюдаем переход участков хромосом от состояния с пониженной рекомбинационной активностью к полному сцеплению.

III.6. Дифференциация хромосом в отношении рекомбинационного процесса.

/6, 16, 26/

Как показано выше (табл. 1), у *S. variabilis* короткие биваленты могут отличаться от длинных и средних.

Отдельные особи *S. variabilis*, отличающиеся по характеру распределения от остальных представителей вида, тем не менее, демонстрируют полное сходство распределений между отдельными хромосомами из группы длинных и средних. Это говорит о существовании "рекомбинационной машины", которая заставляет все хромосомы конъюгировать, а затем и рекомбинировать одинаково. Различия между хромосомами этой группы заключаются только в рекомбинационной длине.

У *S. skalozubovi* 10-й и 11-й биваленты образуют хиазмы по всей длине. В 1-9-м бивалентах хиазмы локализованы, причем в 9-м биваленте дистально, а в 1-8-м - проксимально. У *Bryodemini* происходит дальнейшая дифференциация хромосом: 9-й и 11-й биваленты формируют преимущественно дистальные обмены, и только

10-й сохраняет способность образования хиазмы в любом районе.

Таким образом, у видов с локализованными хиазмами не все хромосомы набора ограничивают рекомбинацию. В некоторых хромосомах наблюдается формирование хиазмы с той или иной частотой по всей их длине. Как правило, это одна или несколько коротких хромосом. Они образуют одну хиазму в любом месте бивалента и, таким образом обеспечивают случайную рекомбинационную изменчивость.

Другими словами, мы наблюдаем, как и в случае с добавочным гетерохроматином, разделение кариотипа на две подсистемы: случайно рекомбинирующие короткие хромосомы, определяющие внутривидовой полиморфизм, и длинные, рекомбинация в которых ограничена, т.е. более стабильные.

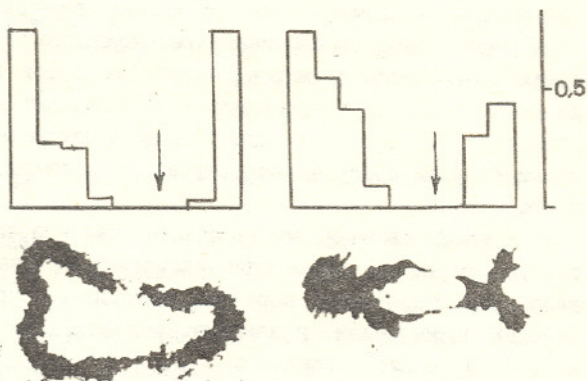
Вопрос о том, каково генетическое содержание районов с ограниченной рекомбинацией, остается открытым. Это могут быть полигенные комплексы, которые с необходимостью возникают, если предмет отбора является определенное гетерозиготное состояние наследственной системы (Дубинин, 1948; Шеппард, 1970). Не исключена возможность нахождения в этих районах полицистронных локусов, защищенных от неравного кроссинговера. Наконец, учитывая большие размеры геномов саранчовых, можно предполагать, что в этих районах сосредоточена генетически инертная ДНК.

Несомненно то, что участки хромосом с ограниченной рекомбинацией действительно существуют, и, вполне возможно, что они отличаются и по каким-либо другим параметрам от районов, участвующих в кроссинговере с высокой частотой. Указанием на это служит обнаруженное нами в крупных субметацентриках у видов трибы *Chrysocraontini* морфологическое различие проксимальных и дистальных районов хромосом, с разной частотой участвующих в рекомбинационном процессе (рис. 9).

Если районы с ограниченной рекомбинацией действительно возникают в ходе эволюции, то они с необходимостью должны концентрироваться, собираясь под защиту единого механизма, препятствующего кроссинговеру. Механизмом концентрации являются хромосомные перестройки, тасующие группы сцепления. О существовании многочисленных хромосомных перестроек, в частности транслокаций, которые не приводят к очевидным изменениям кариотипов, свидетельствуют результаты анализа конъюгации хромосом у межви-

Рис. 9.

Морфология первого бивалента на стадии дипломены и распределение тиаза в нем у *Chrysochraon dispar* (слева) и *Mongolotettix japonicus* (справа). Окраска ацетоорсеином.



довых и межподвидовых гибридов саранчовых (John, Lewis, 1965; John, Weissman, 1977).

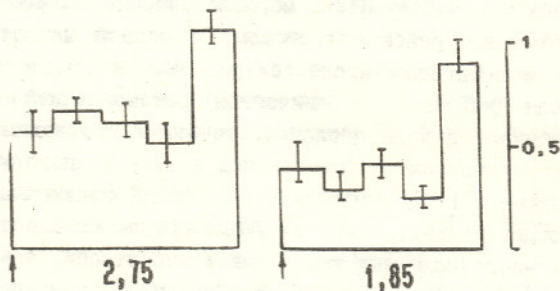
III.7. Распределение тиаза и робертсоновские перестройки /8, 19, 23, 26, 27/

Как уже говорилось выше (111.8), характер распределения рекомбинационных обменов у саранчовых различен в акроцентриках и плечах двуплечих хромосом.

Интересно, что в длинных акроцентрических хромосомах у *Chorthippus schmidtii* ($2n^{\sigma} = 23$) и *C. hammarstroemi* ($2n^{\sigma} = 21$) мы обнаруживаем распределения, характерные для плечей двуплечих хромосом (рис. 10). Следует подчеркнуть, что все остальные изученные виды данного рода имеют 17-хромосомные кариотипы.

Рис. 10.

Распределение тиаза по длине I-2-го (слева) и 3-6-го (справа) бивалентов у *Chorthippus schmidtii*. Обозначения прежние.



Мы предполагаем, что формирование механизмов, ведущих к

наблюдаемому распределению обменов, предшествует вступлению акроцентриков в центрические слияния.

Такое предположение объясняет, почему в трех трибах подсем. *Acridinae* параллельно происходит процесс образования двухплечих хромосом за счет центрических слияний длинных акроцентриков. Это определяется предшествующей эволюцией хромосом, в ходе которой сформировался определенный тип распределения обменов по длине хромосом, при котором в проксимальном районе частота обменов понижена. Образование двухплечей хромосомы приведет к закреплению такого распределения за счет интерферирующего действия центрального района.

Не исключено, что в разных трибах подсемейства в центрические слияния могут вступать акроцентрики в различных сочетаниях. Ограничивающее или стимулирующее влияние на то или иное сочетание может оказать открытое нами у *C. biguttulus* явление хиазменной интерференции через центромеру /23/.

Можно предполагать, что формирование групп тесно сцепленных локусов в дистальном районе хромосом служит ограничением на вступление хромосом в робертсоновские слияния, так как при этом должен резко измениться характер распределения рекомбинационных обменов по длине хромосом. Возможно, что именно это является причиной того, что в подсем. *Oedipodinae*, где высокой частотой рекомбинации отличаются проксимальные районы хромосом, мы не наблюдаем центрических слияний. Уменьшение числа хромосом, описанное в роде *Trimerotropis* (*Oedipodinae*), произошло за счет слияния хромосом дистальными районами (John, Weissman, 1977).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, анализ частоты и локализации хиазм в качестве интегральной характеристики рекомбинационных свойств кариотипа позволил обнаружить у саранчовых эволюционную тенденцию уменьшения частоты рекомбинации и увеличения неслучайности распределения рекомбинационных обменов по длине хромосом. Эта тенденция является общей для двух независимо эволюционирующих подсемейств: *Acridinae* и *Oedipodinae*, и, на наш взгляд, определяет все кариотипические преобразования.

Рекомбинационные параметры хромосом складываются в ходе эволюции постепенно и являются очень устойчивыми. Предположение

о том, что они являются ведущими в эволюционных преобразованиях кариотипов подтверждается, прежде всего, на примере видов подсем. *Acridinae*, где центрическим слиянием хромосом предшествует формирование типа распределения хиазм, характерного для плеч метацентриков. Само по себе центромерно-центромерное слияние хромосом приводит к снижению рекомбинационного индекса не только за счет уменьшения числа групп сцепления, но и за счет снижения частоты рекомбинации в плечах метацентриков по сравнению с соответствующими по размерам акроцентрическими хромосомами.

Неравномерность распределения обменов по длине хромосом и, следовательно, формирование групп более или менее тесно сцепленных локусов свидетельствует о том, что уменьшение частоты рекомбинации сопровождается упорядочением рекомбинационного процесса. Это проявляется в появлении участков хромосом с ограниченной рекомбинационной способностью. Таким образом, геном разделяется на две подсистемы: случайно рекомбинирующую и содержащую крупные блоки полностью или частично сцепленных локусов. Другими словами, рекомбинация является эволюционирующим признаком и меняется она от случайной к более упорядоченной.

Возникает вопрос, насколько явления, обнаруженные нами у саранчовых, характерны для кариотипов других организмов.

Примеры полного отсутствия кроссинговера хорошо известны. Это - гетерогаметный пол у дрозофилы и тутового шелкопряда. В сперматогенезе же саранчовых мы наблюдаем многообразие картин распределения обменов. Возможно, что детальный сравнительно-эволюционный анализ интегральных рекомбинационных параметров кариотипов, проведенный на представителях других групп организмов, обнаружит подобное явление. Но может оказаться и так, что в каких-то группах мы не найдем того разнообразия рекомбинационных свойств кариотипов, которое обнаружилось у саранчовых. Эта группа насекомых является в какой-то мере уникальной, поскольку большое видовое разнообразие в ней сочетается с богатым эволюционным прошлым. Современные саранчовые возникли в юрском периоде (Шаров, 1968). Их эволюция, сопровождавшаяся длительными периодами, во время которых преобладала стабилизирующая форма отбора, по-видимому, способствовала созданию и закреплению стабильных генных сочетаний в районах хромосом с ограниченной рекомбинацией.

Вопрос о том, каково генетическое содержание районов хромосом с ограниченной рекомбинацией требует дальнейших исследований. Несомненно, что эти исследования необходимо проводить с использованием данных о распределениях рекомбинационных обменов в оогенезе. В настоящее время мы располагаем лишь отдельными свидетельствами того, что локализация хиазм в ооцитах может отличаться от их локализации в сперматоцитах. Изучение изменения распределения хиазм в мейоцитах обоих полов у саранчовых в ходе эволюции позволит лучше понять процесс становления рекомбинационных параметров хромосом.

ВЫВОДЫ

1. Проведен комплексный цитогенетический анализ кариотипов 118 видов саранчовых сем. *Acrididae*. Изучены число и морфология хромосом, распределение С-гетерохроматина в метафазных и профазных хромосомах, частота и локализация хиазм в бивалентах на стадиях диплотены-диакинеза, а также процесс формирования синаптонемных комплексов. Кариотипы 66 видов описаны впервые.

2. Обнаружено, что подавляющее число изученных видов подсем. *Oedipodinae* и *Catantipinae* имеют типичные для семейства кариотипы, содержащие 28 акроцентрические хромосомы в наборе у самцов, 24 у самок.

В трибе *Gomphocerini* подсем. *Acridinae*, большинство видов которой имеют 17-хромосомный кариотип, найден один вид с 21 хромосомой в наборе и 6 видов с 23-хромосомным кариотипом.

В ранее не изучавшейся трибе *Dociostaurini* описаны виды с 17, 19 и 23 хромосомами в кариотипе самцов.

Обнаружено, что у всех видов с мета- и субметацентрическими хромосомами, плечи двуплечих хромосом, как правило, длинее самого длинного из акроцентриков набора.

На основании этих фактов и известных родственных взаимоотношениях анализируемых видов сделано предположение о том, что центрические слияния происходили в этих трибах после их дивергенции от общего предка и были предопределены предыдущей эволюцией крупных акроцентриков.

3. В профазных мейотических ядрах обнаружены многочисленные мелкие С-гетерохроматические узелки, различной степени концентрации у разных видов. У одних видов узелки рассеяны по всей

длине хромосом и такой гетерохроматин не выявляется в метафазных конденсированных хромосомах. У других - наблюдается конденсация С-узелков в проксимальной или дистальной области хромосом и тогда конденсация хроматина приводит к тому, что в метафазной хромосоме обнаруживается крупный С-блок.

Составной характер имеют крупные аутомсомные С-блоки теломерной и прицентромерной локализации. Интеркалярные С-блоки аутомсом, блоки Х-унивалента в сперматогенезе и добавочные С-блоки сложную структуру не обнаруживают.

4. Показано, что филогенетически близкие виды обладают сходным характером локализации С-гетерохроматических блоков в метафазных хромосомах. Размеры С-блоков при этом могут различаться.

Установлено, что внутривидовой кариотипический полиморфизм по гетерохроматину у изученных видов определяется прицентромерными и теломерными С-блоками, локализованными на коротких и средних хромосомах набора.

5. Показано, что различия средней частоты хиазм у видов семейства, как правило, соответствуют рангу сравниваемых таксонов.

Установлено, что в ходе эволюции саранчовых происходит уменьшение частоты хиазм, сопровождающееся появлением протяженных участков хромосом с пониженной рекомбинацией или полным ее отсутствием. Этот процесс наблюдается как на уровне семейства *Acrididae*, в целом, так и на уровне отдельных триб.

Участки с ограниченной рекомбинацией локализуются у представителей разных подсемейств различно: проксимально у *Acridinae* и дистально у *Oedipodinae*.

6. Обнаружено, что близкородственные виды характеризуются одинаковым типом распределения хиазм по длине бивалентов. Можно выделить три типа: первый - с концентрацией обменов в дистальном районе хромосом и более или менее пониженной их частотой (вплоть до полного отсутствия) в проксимальном районе; второй - с повышенной частотой обменов как в проксимальном, так и дистальном районах; третий - с концентрацией обменов в проксимальном районе и их отсутствием в остальной части бивалента.

7. При анализе процесса формирования синаптонемных комплексов установлено, что особенности распределения обменов по

длине хромосом полностью определяются закономерностями спаривания гомологов, которые также можно свести к трем типам: спаривание начинается в дистальном районе хромосом и заканчивается в проксимальном или не доходя до него; спаривание начинается одновременно в дистальном и проксимальном районах, гомологи при этом конъюгируют полностью, либо центральная часть бивалента может остаться неспаренной; конъюгация гомологов начинается в проксимальном районе и заканчивается не доходя до дистального.

8. Сравнение картины распределения хиазм с локализацией С-гетерохроматических блоков продемонстрировало, что в ряде случаев репрессирующее действие гетерохроматина на кроссинговер отсутствует.

Установлено, что тип распределения хиазм является эволюционно более консервативным признаком хромосомы, чем размер гетерохроматического блока.

9. На примере изменения процесса хиазообразования у особей *Bryodema holdereri* с добавочными хромосомами продемонстрирована принципиальная возможность увеличения доли рекомбинантов определенного типа в конкретных условиях.

10. Показано, что виды с двуплечими хромосомами в целом имеют меньшую частоту хиазм, чем 23-хромосомные виды, причиной этому является то, что плечи двуплечих хромосом образуют меньше хиазм, чем соответствующие им по размерам акроцентрики.

Распределения обменов по длине плеч у метацентриков и акроцентриков различны, за исключением 23-хромосомных видов трибы *Gomphocerini*, где крупные акроцентрики демонстрируют тип распределения обменов, типичный для двуплечих хромосом.

На этом основании сделано предположение о том, что становление характера распределения обменов, определяемое типом конъюгации, предшествует вступлению хромосом в центрические слияния, а возможно, и предопределяет их.

11. На основании сопоставления особенностей распределения хиазм и локализации варьирующих блоков С-гетерохроматина с филогенетическим положением видов сделано предположение о том, что в ходе эволюции происходит разграничение генома на две подсистемы: консервативную и лабильную.

Список основных публикаций по теме 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. 1100-1107.
2. Кикнадзе И.И., Высоцкая Л.В. Микроскопическая морфология мейоза и его модификаций // Цитология и генетика мейоза. М.: Наука. 1975. С. 15-41.
3. Высоцкая Л.В. Поведение С-гетерохроматиновых районов хромосом в первой профазе мейоза у саранчового *Stauroderus scalaris* // Цитология. 1979. Т. 21. № 11. С. 1279-1282.
4. Высоцкая Л.В., Тутурова К.Ф. Повторяющиеся нуклеотидные последовательности, гетерохроматин и содержание ДНК у некоторых видов саранчовых // Известия СО АН СССР. 1981. Серия биол. наук. № 10. Вып. 2. С. 95-101.
5. Бугров А.Г., Высоцкая Л.В. Кариологические особенности некоторых саранчовых (Orthoptera, Acridoidea) Сибири, Средней Азии и Дальнего Востока // Вопросы экологии. Новосибирск, 1981. С. 3-12.
6. Высоцкая Л.В., Бугров А.Г., Стебаев И.В. Частота хиазм как цитогенетический критерий эволюционных отношений в семействе Acrididae // Ж. общ. биол. 1983. Т. 44. № 4. С. 480-490.
7. Стебаев И.В., Бугров А.Г., Высоцкая Л.В. Анализ филогенетических отношений короткоусых прямокрылых (Orthoptera, Caelifera, Eumastacoidea и Acridoidea) фауны СССР на основе синтеза цитогенетических, таксономических и экологических данных // Ж. общ. биол. 1984. Т. 45. № 4. С. 456-471.
8. Высоцкая Л.В., Бугров А.Г. Распределение С-гетерохроматина в профазе мейоза у саранчовых // Цитология. 1985. Т. 27. № 10. С. 1118-1122.
9. Высоцкая Л.В. Неслучайное изменение частоты хиазм в присутствии В-хромосом у *Bryodema holdereri* (Orthoptera, Oedipodinae) // Генетика. 1986. Т. 22. № 9. С. 2272-2275.
10. Высоцкая Л.В., Бугров А.Г. Система внутривидового кариотипического полиморфизма у саранчовых трибы *Bryodemini* // Молекулярные механизмы генетических процессов. Тез. докл. М. 1986. С. 68-69.
11. Высоцкая Л.В. Влияние В-хромосом на образование хиазм у саранчового *Bryodema holdereri* // Рекомбинаогенез: его значе-

ние в эволюции и селекции. Материалы Всесоюзн. конф. Клишиев: Штинца. 1986. с. 48-50.

12. Высоцкая Л.В., Бугров А.Г. Сравнительно-кариологический анализ саранчовых триб Bryodemini (Orthoptera, Acrididae, Oedipodinae) фауны СССР // Зоол.ж. 1987. Т. 66. Вып. 8. С. 1189-1195.

13. Бугров А.Г., Гусаченко А.М., Высоцкая Л.В. Сравнительный цитогенетический анализ саранчовых триб Gomphocerini, Chrysocraontini (Orthoptera, Acrididae) // Экология и география членистоногих Сибири. Новосибирск: Наука. 1987. С. 32-34.

14. Высоцкая Л.В., Бугров А.Г. Цитогенетическое исследование видов триб Bryodemini (Orthoptera, Acrididae) // Там же. С. 40-42.

15. Бугров А.Г., Высоцкая Л.В. Частота и локализация хиазм как показатель степени экологической специализации вида на примере саранчовых (Orthoptera, Acrididae) // Ландшафтная экология насекомых. Новосибирск: Наука. 1988. С. 56-63.

16. Высоцкая Л.В. Полифункциональность хромосом и эволюционные направления преобразований кариотипов // Известия СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1989. Вып. 2. С. 46.

17. Высоцкая Л.В., Агапова О.А., Гусаченко А.М. Особенности образования синаптомемных комплексов и распределения хиазм у двух видов саранчовых // Генетика. 1990. Т. 26. № 11. С. 1953-1959.

18. Высоцкая Л.В. Терминализация хиазм. Есть или нет? // Известия СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1990. Вып. 2. С. 11.

19. Высоцкая Л.В., Агапова О.А., Гусаченко А.М. Гетерохроматин, конъюгация гомологов и локализация хиазм // Там же. С. 12.

20. Бугров А.Г., Гусаченко А.М., Высоцкая Л.В. Кариотипы и С-гетерохроматиновые районы саранчовых триб Gomphocerini (Orthoptera, Acrididae, Gomphocerinae) фауны СССР // Зоол.ж. 1991. Т. 70. № 12. С. 55-63.

21. Astachova N.M., Vysotskaya L.V., Graphodatsky A.S. Detailed analysis of a new translocation in pig // Genet. Sel. Evol. V. 23. Suppl. 1. P. 65-69.

22. Gusachenko A.M., Warchalowska-Sliwa E., Maryanska-Nadachowska A., Bugrov A.G., Vysotskaya L.V. Cytogenetic analy-

sis of populations of *Chorthippus albomarginatus* (De Geer) (Acrididae: Orthoptera) // *Folia biologica* (Krakow). 1992. V. 40. № 1-2. P. 27-31.

23. Горлов И.П., Гусаченко А.М., Высоцкая Л.В. Цитогенетический анализ рекомбинционных взаимодействий // *Генетика*. 1993. Т. 29. № 2. С. 288-295.

24. Гусаченко А.М., Высоцкая Л.В., Бугров А.Г. Цитогенетический анализ сибирской кобылки (Orthoptera, Acrididae) из Горного Алтая // *Докл. Академии наук*. 1978. Т. 328. № 2. С. 250-252.

25. Агапова О.А., Высоцкая Л.В. Синаптонемные комплексы и гетерохроматин у таракана // *Цитология*. 1993. Т. 35. № 8. С. 10-16.

26. Sergeev, M.G., L.V.Vysotskaya, A.G.Bugrov, O.A. Agarova, A.M.Gusachenko, I.G.Kazakova. The karyotypic and phenotypic features as the markers of grasshopper evolution // *Metaleptea*. 1993. V. 14. № 3. P.21.

27. Гусаченко А.М., Агапова О.А., Высоцкая Л.В. Рекомбинционные параметры некоторых 23-хромосомных видов саранчовых // *Генетика* (в печати).

Приложение

Числа хромосом и хромосомных плеч у изученных видов саранчовых

Т а к с о н	2n♂	NP♂
1	2	3
CATANTOPINAE		
Dericorythini		
1. <i>Dericorys albidula</i> Aud.-Serv. *	23	23
2. <i>D.tibialis</i> (Pall.) *	23	23
3. <i>D.annulata</i> (Fieb.)	23	23
Egnatiini		
4. <i>Egnatius apicalis</i> Stål. *	23	23
Oxyini		
5. <i>Oxya fuscovittata</i> (Marsch.)	23	23
6. <i>O.maritima</i> L. Mistsh.*	23	23

1	2	3
Conophymatini		
7 . <i>Conophyma przewalskii</i> B.-Bien.	23	23
8. <i>C.semenovi</i> Zub. *	23	23
9. <i>C.sokolowi</i> Zub. *	23	23
10. <i>C.turkestanicum</i> Sergeev	23	23
Podismini		
11. <i>Zubovskya koeppeni parvula</i> (Ikonn.) *	21	21
12. <i>Primmoa primnoides</i> (Ikonn.)	23	23
13. <i>P.primmoa</i> F.-W. *	23	23
14. <i>P.ussuriensis</i> (Serg.Tarb.)	23	23
15. <i>Podisma pedestris</i> (L.)	23	23
16. <i>Melanoplus frigidus</i> (Boh.) *	23	23
17. <i>Eirenephilus longipennis</i> (Shir.)	23	23
Cyrtacanthacridini		
18. <i>Schistocerca gregaria</i> (Forsk.)	23	23
19. <i>Anacridium aegyptium</i> (L.)	23	23
Calliptamini		
20. <i>Calliptamus abbreviatus</i> Ikonn. *	23	23
21. <i>C.italicus</i> (L.)	23	23
22. <i>C.barbarus</i> (Costa)	23	23
Eypreocnemidini		
23. <i>Eypreocnemis unicolor</i> Serg.Tarb.	23	23
24. <i>Shirakiacris shirakii</i> (I.Bol.) *	23	23
ACRIDINAE		
Acridini		
25. <i>Acrida oxycephala</i> (Pall.)	23	23
Truxalini		
26. <i>Truxalis eximia</i> Eich.	23	23
Ohrilidini		
27. <i>Ohrilida hebetata</i> (Uv.) *	23	23
Phlaeobini		
28. <i>Duroniella gracilis</i> Uv.	23	23
Chrysochraontini		
29. <i>Chrysochraon dispar</i> (Germ.)	17	23
30. <i>Euthystira brachyptera</i> (Ocsk.)	17	23
31. <i>Mongolotettix japonicus</i> (I.Bol.)	17	23

1	2	3
32. <i>Podismopsis altaica</i> Zub. *	17	23
33. <i>P.jacuta</i> Mir. *	17	23
34. <i>P.poppiusi</i> (Mir.) *	17	23
35. <i>P.ussuriensis</i> Ikonn. *	17	23
Arcypterini		
36. <i>Arcyptera fusca</i> (Pall.) *	23	23
37. <i>Pararcyptera m.microptera</i> (F.-W.) *	23	23
38. <i>Ramburiella turcomana</i> (F.-W.) *	23	23
Doclostaurini		
39. <i>Doclostaurus maroccanus</i> (Thnb.)	23	23
40. <i>D.brevicollis</i> (Ev.)	23	23
41. <i>D.plotnikovi</i> Uv.	23	23
42. <i>D.kraussi</i> (Ingen.) *	23	23
43. <i>Notostaurus albicornis</i> (Ev.)	23	23
44. <i>N.popovi</i> Mir.	23	23
45. <i>Eremippus simplex</i> (Ev.) *	17	23
46. <i>E.mistshenkoi</i> I.Steb. *	19	23
Gomphocerini		
47. <i>Stenobothrus lineatus</i> (Panz.)	17	23
48. <i>S.fischeri</i> (Ev.)	17	23
49. <i>S.carbonarius</i> (Ev.)	17	23
50. <i>S.neuskii</i> Zub. *	17	23
51. <i>S.eurasius</i> Zub. *	16	23
52. <i>Omocestus viridulus</i> (L.)	17	23
53. <i>O.haemorrhoidalis</i> (Charp.)	17	23
54. <i>O.petraeus</i> (Bris.)	17	23
55. <i>Myrmeleotettix palpalis</i> (Zub.) *	17	23
56. <i>M.maculatus</i> (Thnb.)	17	23
57. <i>M.pallidus</i> (Br.-W.)	17	23
58. <i>Gomphocerus rufus</i> (Thnb.) *	17	23
59. <i>Aeropus sibiricus</i> (L.) *	17	23
60. <i>Aeropedellus variegatus</i> (F.-W.)	23	23
61. <i>A.baliolus</i> L. Mistsh.*	23	23
62. <i>Dasypippus barbipes</i> (F.-W.) *	23	23
63. <i>Mesasippus kozhevnikovi</i> (Serg.Tarb.)	23	23
64. <i>M.tarbagataicus</i> Sergeev et Bugrov	23	23

1	2	3
65. <i>Pezohippus callosus</i> (Uv.) *	23	23
66. <i>Stauroderus scalaris</i> (F.-W.)	17	23
67. <i>Chorthippus aethalinus</i> (Zub.) *	17	23
68. <i>Ch. apricarius</i> (L.)	17	23
69. <i>Ch. biguttulus</i> (L.)	17	23
70. <i>Ch. dubius</i> (Zub.) *	17	23
71. <i>Ch. abchasicus</i> Rme. *	17	23
72. <i>Ch. macrocerus</i> (F.-W.) *	17	23
73. <i>Ch. saxatilis</i> B.-Bien. *	17	23
74. <i>Ch. vicinus</i> Mistsh. *	17	23
75. <i>Ch. ferganensis</i> Um. *	17	23
76. <i>Ch. jacobsoni</i> (Ikonn.) *	17	23
77. <i>Ch. intermedius</i> (B.-Bien.) *	17	23
78. <i>Ch. hammarstroemi</i> (Mir.) *	21	23
79. <i>Ch. schmidti</i> (Ikonn.) *	23	23
80. <i>Ch. fallax</i> (Zub.)	17	23
81. <i>Ch. montanus</i> (Charp.) *	17	23
82. <i>Ch. parallelus</i> (Zett.)	17	23
83. <i>Ch. loratus</i> (F.-W.) *	17	23
84. <i>Ch. dorsatus</i> (Zett.)	17	23
85. <i>Ch. dichrous</i> (Ev.) *	17	23
86. <i>Ch. albomarginatus</i> (DeG.) *	17	23
87. <i>Ch. angulatus</i> Serg. Tarb. *	17	23
88. <i>Euchorthippus pulvinatus</i> (F.-W.) *	17	23
89. <i>E. unicolor</i> (Ikonn.) *	17	23
Mecostethini		
90. <i>Stethophyma grossum</i> (L.)	23	23
91. <i>S. tsherskii</i> Ikonn.	23	23
92. <i>Mecostethus alliaceus</i> (Germ.)	23	23
OEDIPODINAE		
Epacromiini		
93. <i>Epacromius tergestinus</i> (Charp.) *	23	23
94. <i>Ailopus thalassinus</i> (F.)	23	23
Locustini		
95. <i>Locusta migratoria</i> L.	23	23
96. <i>Oedaleus infernalis</i> Sauss. *	23	23

1	2	3
97.Oe.decorus (Germ.) *	23	23
98.Psophus stridulus (L.)	23	23
99.Pyrgodera armata F.-W.	23	23
Oedipodini		
100.Celes variabilis (Pall.) *	23	23
101.C.skalozubovi Adel.	23	23
102.Mioscirtus wagneri (Kitt.)	23	23
103.Oedipoda caerulescens (L.) *	23	23
104.Oe. miniata (Pall.)	23	23
Bryodemini		
105.Bryodema holdereri Krauss *	23	23
106.B.tuberculatum (F.)	23	23
107.B.orientale B.-Bien. *	23	23
108.B.gebleri (F.-W.) *	23	23
109.B.heptapotamicum B.-Bien. *	23	23
110.B.luctuosum (Stoll) *	23	23
111.Angaracris barabensis (Pall.) *	23	23
112.A.rhodopa (F.-W.) *	23	23
Sphingonotini		
113.Sphingonotus maculatus Uv. *	23	23
114.S.eurasius L.Mistsh. *	23	23
115.S.beybienkoi L.Mistsh. *	23	23
116.S.mongolicus Sauss. *	23	23
117.Pseudosphingonotus savignyi (Sauss.)*	23	23
118.Sphingoderus carinatus (Sauss.) *	23	23

* Звездочками отмечены виды, кариотипы которых описаны впервые.