

ЧАСТОТА ХИАЗМ КАК ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ КРИТЕРИЙ  
ЭВОЛЮЦИОННЫХ ОТНОШЕНИЙ В СЕМЕЙСТВЕ ACRIDIDAE

Л. В. ВЫСОЦКАЯ, А. Г. БУГРОВ, И. В. СТЕБАЕВ

Проведен анализ изменений средней частоты хиазм у самцов 44 видов сем. Acrididae. Показано, что в ходе эволюции саранчовых происходит уменьшение как средней для вида частоты хиазм, так и внутривидового разнообразия по количеству хиазм на клетку. Предполагается, что это отражение процессов возникновения и дальнейшего увеличения в размерах групп генов, тесное сцепление которых поддерживается специальными механизмами. Группы, внутри которых отсутствует рекомбинация, могут образовываться в разных районах различных хромосом. Обнаружить их можно, анализируя закономерности локализации хиазм на бивалентах. У филогенетически близких видов частота хиазм и их распределение по длине бивалента оказываются сходными, поэтому эти признаки можно использовать для изучения эволюционных взаимоотношений в сем. Acrididae.

Саранчовые — один из традиционных объектов многих направлений цитогенетических исследований. Крупные размеры хромосом и сравнительно невысокое их число (не больше 24) способствовали интенсивному изучению этой группы насекомых. Однако несмотря на то, что в настоящее время описаны карiotипы нескольких сотен видов, принадлежащих к сем. Acrididae, цитогенетические данные практически не используются в целях систематики и филогении. Причина этого кроется в удивительном единообразии карiotипов саранчовых. Диплоидные хромосомные наборы самцов подавляющего большинства изученных видов представлены 23 акроцентрическими хромосомами  $2n\sigma = 22 + XO$ ; у некоторых видов —  $2n\sigma = 17$ , при этом в карiotипе появляются три пары двуплечих хромосом, т. е. число хромосомных плеч остается равным 23 ( $NF = 23$ ). Иногда встречаются виды с хромосомными наборами  $2n\sigma = 19$  или 21 с четырьмя или двумя двуплечими хромосомами соответственно. Такие перестройки, при которых число хромосом в карiotипе меняется без изменения числа хромосомных плеч, в настоящее время многими авторами признаются главным, если не единственным, механизмом преобразования карiotипов саранчовых (White, 1957, 1968; John, Hewitt, 1968; John, Freeman, 1975). При этом отмечается «стабильность» карiotипов в сем. Acrididae, поскольку одинаковые числа хромосом характеризуют не только виды одного рода, но и трибы и даже подсемейства. Обнаружить, какие хромосомы вступают в слияния, как правило, не удастся. Это связано с трудностями идентификации хромосом, которые в большинстве случаев можно различать только по размерам и расположению первичной перетяжки. Методы дифференциального окрашивания хромосом, так много давшие для кариосистематики млекопитающих, у саранчовых позволяют выявлять лишь районы, содержащие С-гетерохроматин, что дает возможность идентифицировать хромосомы и их отдельные участки по характерному расположению С-дисков (Webb, 1976; Webb, Westerman, 1978). Между тем распределение С-гетерохроматиновых районов также не отличается большим разнообразием, и часто виды, принадлежащие к разным подсемействам, имеют одинаковое расположение С-дисков на хромосомах (King, John, 1980).

Таким образом, традиционные кариосистематические подходы — установление числа и морфологии хромосом, выявление дифференциально окрашенных участков на хромосомах — не дают информации о закономерностях изменений карiotипов саранчовых. Следовательно, необходимо искать другие цитогенетические критерии для выявления сходства и различий карiotипов и установления основных путей вероятных

хромосомных изменений с тем, чтобы данные цитогенетики можно было использовать в целях изучения систематики и эволюции сем. Acrididae.

В настоящей работе мы рассматриваем возможность применения для оценки эволюционного положения вида такого цитогенетического признака, как частота и локализация хиазм.

#### ЧАСТОТА ХИАЗМ КАК ВИДОВОЙ ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПРИЗНАК

Доступность обнаружения и подсчета хиазм в бивалентах и, главное, отсутствие у саранчовых их «терминализации» во время профазной конденсации хромосом в мейозе (Henderson, 1969; Fox, 1973) позволили широко использовать этот показатель в цитогенетических исследованиях как характеристику степени рекомбинационной изменчивости при анализе внутри- и межпопуляционных различий. (В настоящее время считается установленным однозначное соответствие между хиазмами и кроссинговером — см. Кушев, 1971.) То, что разные популяции одного и того же вида могут различаться по средней частоте хиазм, известно давно (Helwig, 1929, 1941). Изучению причин изменчивости частоты хиазм посвящены многочисленные исследования. Так, в ряде работ продемонстрирована зависимость средней частоты хиазм от климатических факторов (Barker, 1960; Hewitt, 1964; John, Hewitt, 1966; Hewitt, John, 1968; Hewitt, Brown, 1970). Обнаружено, что средняя частота хиазм увеличивается при образовании стадной формы (Nolte, 1964; Nolte et al., 1970). Показано ее увеличение в присутствии В-хромосом и добавочных гетерохроматиновых сегментов (John, Hewitt, 1965, 1966; Hewitt, John, 1968; Shaw, 1970, 1971a, b; Westerman, Fontana, 1973; Rowe, Westerman, 1974; Fletcher, Hewitt, 1980a).

Однако различия в средней частоте хиазм между отдельными популяциями оказываются не очень большими (таблица). Колебания средних значений для большого количества популяций, исследованных в разные годы, лишь у одного вида превышают 2,5 хиазмы на клетку. Это заставляет предполагать существование определенных границ, в которых может меняться частота хиазм. И действительно, для ряда видов саранчовых известны пределы изменчивости частоты хиазм для всех бивалентов и выявлена видоспецифическая зависимость их максимально возможного количества от длины бивалента (John, Henderson, 1962;

Изменчивость средней частоты хиазм в различных популяциях нескольких видов саранчовых

Вид	Количество изученных популяций	Максимальное значение средней частоты хиазм среди популяций	Минимальное значение средней частоты хиазм среди популяций	Источник данных
<i>Chorthippus brunneus</i> (Thunb.)	12	14,01	13,09	Hewitt, 1964
<i>Chorthippus parallelus</i> (Zett.)	23	16,76	14,50	Barker, 1960; Hewitt, 1964; John, Hewitt, 1966; Southern, 1967; Hewitt, John, 1968
<i>Myrmeleotettix maculatus</i> (Thunb.)	35	15,66	13,60	Barker, 1960; Hewitt, 1964; John, Hewitt, 1965; Hewitt, Brown, 1970
<i>Plaulacridium vittatum</i> Sjöstedt	23	14,61	12,84	Rowe, Westerman, 1974
<i>Schistocerca gregaria</i> (Forsk.)	6	20,05	17,50	John, Henderson, 1962; Nolte, 1964; Westerman, 1968; Shaw, 1971b; Fox, 1973
<i>Stethophyma grossum</i> (L.)	5	11,62	11,28	Shaw, 1971b; Perry, Jones, 1974



Рис. 1. Различные варианты расположения хиазм (обозначены стрелками) у саранчовых: а — случайное расположение хиазм у *Argemone fusca*; б — проксимальная локализация хиазм на крупных бивалентах у *Bryodemata tuberculatum*; в — дистальная локализация хиазм на трех крупных бивалентах у *Chrysochraon dispar*. X — половой унивалент, Ц — центромерный район. Окраска по Фельгену

Фох, 1973). Для некоторых видов определено не только предельное для каждого бивалента число хиазм, но и наиболее вероятные места их возникновения, в ряде случаев зависящие от расположения гетерохроматинных районов (Fox et al., 1973; Klášterská et al., 1974; Fontana, Vickers, 1974; Santos, Giraldez, 1978).

Известны виды, у которых хиазмы в большинстве бивалентов всегда образуются в строго определенных участках, дистальных или проксимальных (Helwig, 1941; Henderson, 1969; Klášterská et al., 1974) (см. рис. 1). У таких видов распределение хиазм по длине бивалентов давно используют в качестве одной из характеристик кариотипа (McClung, 1917; Helwig, 1929; White, 1968).

В тех случаях, когда отмечается увеличение средней частоты хиазм у особей в присутствии В-хромосом и в экспериментальных условиях под действием X-лучей (Westerman, 1968), установлено, что наблюдается не появление дополнительных хиазм, а возрастание доли клеток с большим числом хиазм (Southern, 1967; Shaw, 1971b; Westerman, Fontana, 1973). Другими словами, число хиазм в каждом биваленте, как правило, не превышает максимального значения, определенного для особей данного вида, независимо от принадлежности к той или иной популяции, т. е. увеличение или уменьшение рекомбинационной изменчивости осуществляется в пределах, характерных для данного вида<sup>1</sup>.

Результатом существования внутривидовых границ изменчивости числа хиазм является то, что при довольно значительном размахе межклеточной изменчивости различия между особями оказываются гораздо меньшими; еще меньше размах межпопуляционной изменчивости (Hewitt, 1964; Southern, 1967; Westerman, 1968; Shaw, 1971b). Таким образом, ошибка средней для вида частоты хиазм оказывается незначительной.

Неизвестно, существуют ли закономерности изменения частоты хиазм на уровне надвидовых таксонов, хотя сравнительное изучение средней частоты хиазм у разных видов саранчовых уже проводилось. Однако выводы, сделанные в результате этих исследований, свелись к признанию того, что «за формирование хиазм у саранчовых ответственны как генетические факторы, так и факторы окружающей среды» (Hewitt, 1964; Nolte, 1964; Shaw, 1971b). Закономерности изменений этого признака обнаружены не были, так как исследование проводили на ограниченном числе видов: в одном случае на видах, принадлежащих одной трибе (Hewitt, 1964), в другом — на четырех филогенетически далеких друг от друга видах (Nolte, 1964; Shaw, 1971b).

#### ИЗМЕНЕНИЯ ЧАСТОТЫ ХИАЗМ У РАЗНЫХ ВИДОВ САРАНЧОВЫХ

В настоящей работе исследованы самцы 44 видов саранчовых, принадлежащих 35 родам трех подсемейств сем. Acrididae, входящих в состав 15 триб. 11 триб представлены двумя и более родами, что дает нам возможность проследить тенденции изменений частоты хиазм на надродовом уровне. Материал собран в районах Западной Сибири, Средней Азии, Тувы и Дальнего Востока. Подсчет средней частоты хиазм для каждого вида проводили на 5—10 особях, взятых из одной или нескольких популяций. Для каждой особи было проанализировано 25—30 клеток на стадии диплотены. Данные для каждого вида суммировали.

Поскольку размах изменчивости по числу хиазм на клетку у особей разных видов может отличаться весьма значительно (в то время как у разных особей одного вида минимальные и максимальные значения количества хиазм на клетку практически одни и те же), мы сравнили не только средние значения частоты хиазм, но и внутривидовое разнообразие по числу хиазм на клетку.

В результате измерений, представленных на рис. 2, видно, что между видами сем. Acrididae имеются различия как в средней частоте хиазм, так и в размахе внутривидовой изменчивости по количеству хиазм на клетку. Эти различия незначительны между видами одного рода. Из шести родов, представленных в нашем материале двумя и большим числом видов, пять характеризуются очень близкими значениями средней частоты и варианты. На рис. 2 они располагаются рядом. Исключение составляет род *Geles*, в котором один из видов, а именно *S. variabilis*,

<sup>1</sup> Известно, что частоту хиазм можно в значительной степени уменьшить в экспериментальных условиях, например длительным воздействием высокой температуры, и даже добиться того, что хиазмы вообще не будут образовываться (Rees, 1957; Henderson, 1966). Однако такого рода воздействия никогда не встречаются в природных условиях и следовательно, не являются адаптивно значимыми. У особей, взятых из природных популяций, частота хиазм, как правило, меняется незначительно даже в тех случаях, когда имеются хромосомные перестройки (White, Morley, 1955; Hewitt, John, 1965).

имеет среднюю частоту хиазм 16, 57, а другой вид, *C. skalozubovi*,—11, т. е. для него характерно наличие только одной хиазмы на каждом биваленте. Такая степень различий наблюдается в пределах больших триб. И наконец, наибольшие различия наблюдаем на уровне подсемейств: между подсем. *Catantopinae*, с одной стороны, и *Acridinae* и *Oedipodinae*— с другой.

Филогенетические связи внутри сем. *Acrididae* не совсем установлены, часто одни и те же трибы разные систематики относят к разным подсемействам (Бей-Биенко, Мищенко, 1951; Uvarov, 1966; Dirsh, 1975). Однако не вызывает сомнения, что подсем. *Catantopinae* ближе всего стоит к истокам семейства, являясь наиболее древним среди представленных в нашем материале (Мищенко, 1952). Следовательно, высокой частотой хиазм и большим внутривидовым разнообразием в их числе на клетку характеризуются наиболее близкие к предковым формам виды саранчовых.

Среди *Acridinae* наиболее близкими к *Catantopinae* по морфоадапационным признакам считаются представители трибы *Arcypterini*

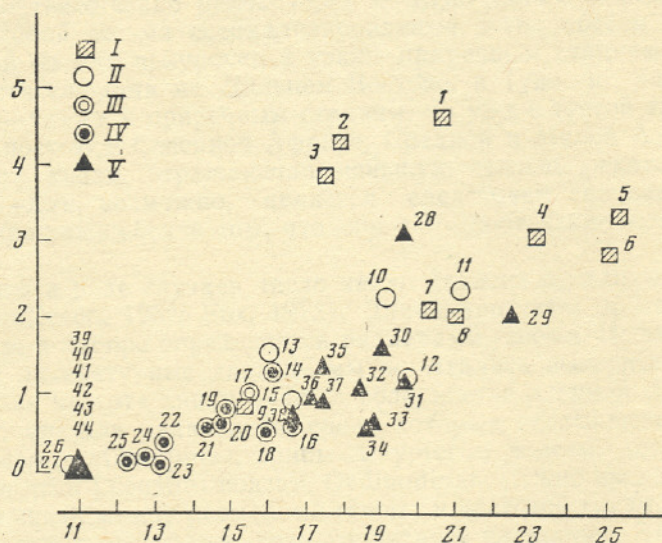


Рис. 2. Распределение видов сем. *Acrididae* в зависимости от средней частоты хиазм и внутривидового разнообразия по количеству хиазм на клетку. По горизонтали — средняя для вида частота хиазм, по вертикали — варианса. I. Подсемейство *Catantopinae* ( $2n\sigma=23$ ): 1—*Schistocerca gregaria* (Forsk.), *Cyrtacanthacridini*; 2—*Calliptamus barbarus cephalotes* F.-W., *Calliptamini*; 3—*Melanoplus frigidus frigidus* (Boh.), *Podismini*; 4—*Dericorys albidula* Serv., *Dericorytini*; 5—*Conophyma sokolovi* Zub., *Conophymatini*; 6—*C. semenovi semenovi* Zub.; 7—*Primnoa primnoa* F.-W., *Podismini*; 8—*Podisma pedestris pedestris* (L.), *Podismini*; 9—*Eirenephilus longipennis* (Shir.), *Podismini*. II. Подсем. *Acridinae*, (II— $2n\sigma=23$ ; III— $2n\sigma=21$ ; IV— $2n\sigma=17$ ): 10—*Ramburiella turcomana* (F.-W.), *Arcypterini*; 11—*Arcyptera fusca fusca* (Pall.), *Arcypterini*; 12—*Pararcyptera microptera crassiuscula* (Zub.), *Arcypterini*; 13—*Dociostaurus kraussi nigrogeniculatus* Tarb., *Dociostaurini*; 14—*Chorthippus intermedius* (B.-Bienke), *Gomphocerini*; 15—*Aeropedeilus variegatus variegatus* (F.-W.), *Gomphocerini*; 16—*Euchorthippus pulvinatus pulvinatus* (F.-W.), *Gomphocerini*; 17—*Ch. hammarstroemi hammarstroemi* (Mir.), *Gomphocerini*; 18—*Stauroderus scalaris* (F.-W.), *Gomphocerini*; 19—*Ch. dichrous* (Ev.); 20—*Eremippus simplex simplex* (Ev.), *Dociostaurini*; 21—*Podismopsis altaica* (Zub.), *Chrysochraontini*; 22—*Mongolotettix japonicus vittatus* (Uv.), *Chrysochraontini*; 23—*Ch. aethalinus* (Zub.); 24—*Chrysochraon dispar dispar* (Germ.); 25—*Euthystira brachyptera brachyptera* (Oesck.), *Chrysochraontini*; 26—*Mecostethus grossus* (L.), *Mecostethini*; 27—*Parapleurus alliaceus alliaceus* (Germ.), *Mecostethini*. V. Подсем. *Oedipodinae* ( $2n\sigma=23$ ): 28—*Epacromius tergestinus* (Charp.), *Epacromiini*; 29—*Psophus stridulus* (L.), *Locustini*; 30—*Aiolopus thalassinus* (F.), *Epacromiini*; 31—*Sphingonotus savignyi* Sauss., *Sphingonotini*; 32—*S. maculatus* Uv.; 33—*Pyrgoderma armata* (F.-W.), *Locustini*; 34—*Sphingoderus carinatus* (Sauss.), *Sphingonotini*; 35—*Oedaleus asiaticus* B.-Bienko, *Locustini*; 36—*Locusta migratoria migratoria* L.; 37—*Oedipoda coeruleascens* (L.), *Oedipodini*; 38—*Celes variabilis variabilis* (Pall.), *Oedipodini*; 39—*C. skalozubovi* Adel.; 40—*Bryodema holdereri occidentale* B.-Bienko, *Bryodemini*; 41—*Br. tuberculatum* (F.); 42—*Br. gebleri gebleri* (F.-W.); 43—*Angaracris rhodopa* (F.-W.), *Bryodemini*; 44—*A. barabensis* (Pall.)

(Стебаев, Омельченко, 1981). Как видно из рис. 2, виды этой трибы имеют значения средней частоты и дисперсии, наиболее близкие к *Catantopinae* и самые большие среди *Acridinae*.

Сопоставление цитогенетических данных с эволюционно-систематическими представлениями свидетельствует о том, что в ходе эволюции саранчовых происходит уменьшение частоты хиазм. Надо специально отметить, что уменьшение средней частоты хиазм не всегда сопровождается сближением границ внутривидовой изменчивости по количеству хиазм на клетку. При одинаковых средних значениях размах изменчивости у видов подсем. *Catantopinae* выше, чем у представителей подсем. *Acridinae* и *Oedipodinae* (рис. 2).

Естественно, что не все вышесказанное относительно общей характеристики *Catantopinae* в равной мере относится ко всем представителям подсемейства. Например, такие виды, как *Eirenephilus longipennis* (рис. 2) и *Eurgrospemis plogans*, средняя частота хиазм у двух подвигов которого соответственно равна 13,33 и 13,95 (John, Lewis, 1965), представляют собой весьма специализированные ветви подсем. *Catantopinae*. Первый из них приручен к узким приречным стациям густой древесной растительности на Дальнем Востоке, в Туве и Западном Алтае; второй — также к приречным стациям, но уже с густой травянистой растительностью в Северной Африке, Средней и Малой Азии. Не высокая частота хиазм, отражающая меньшую степень рекомбинационной изменчивости, возможно, является следствием специализации этих видов, выражающейся в том, что они занимают узкие экологические ниши.

Известно, что в ряде случаев число хиазм зависит от длины хромосом (John, Henderson, 1962; Fox, 1973). Длина хромосом при одном и том же их числе в наборе определяется размерами генома. Используя собственные и литературные данные, мы попытались выяснить, не зависит ли средняя частота хиазм вида от содержания ядерной ДНК. Из рис. 3 следует, что для ряда видов, среди которых оказываются представители подсем. *Catantopinae*, трибы *Argypterini* подсем. *Acridinae* и трибы *Erasmodini* и *Locustini* подсем. *Oedipodinae*, можно предполагать существование связи между размерами генома и частотой хиазм. Однако имеются виды, у которых такая связь отсутствует полностью. Это в первую очередь виды триб *Mecostethini* подсем. *Acridinae* и *Bryodemini* подсем. *Oedipodinae*. Для этих видов характерны одинаковая частота хиазм и в то же время значительные различия в размерах генома.

Для большинства представителей трибы *Gomphocerini* наблюдаются незначительные вариации в частоте хиазм при почти двукратных различиях в содержании ядерной ДНК.

Интересно, что в трибе *Chrysochraontini*, где так же, как и в группе видов, в которую входят *Catantopinae*, возрастание размеров генома сопровождается увеличением частоты хиазм, хотя минимальные значения частоты хиазм у *Chrysochraontini* ниже и им соответствует более высокое содержание ДНК.

Таким образом, среди изученных саранчовых можно выделить по крайней мере две группы видов. В первой группе обнаружена довольно высокая частота хиазм, величина которой коррелирует с размерами генома. Виды этой группы принадлежат к подсем. *Catantopinae* и тем трибам подсем. *Acridinae* и *Oedipodinae*, которые наиболее близки к *Catantopinae* по ряду морфоадаптационных параметров (Стебаев, Омельченко, 1981).

Виды второй группы характеризуются меньшей частотой хиазм при более высоком содержании ядерной ДНК. К ним относятся трибы подсем. *Acridinae* и *Oedipodinae*: *Gomphocerini*, *Oedipodini*, *Chrysochraontini*, *Bryodemini* и *Mecostethini*. У представителей последних наблюдается минимально возможное число хиазм — по одной на бивалент.

Отсутствие корреляции между частотой хиазм и размерами генома, особенно ярко проявляющееся у *Bryodemini* и *Mecostethini*, свидетельствует о существовании специальных механизмов, ограничивающих ре-

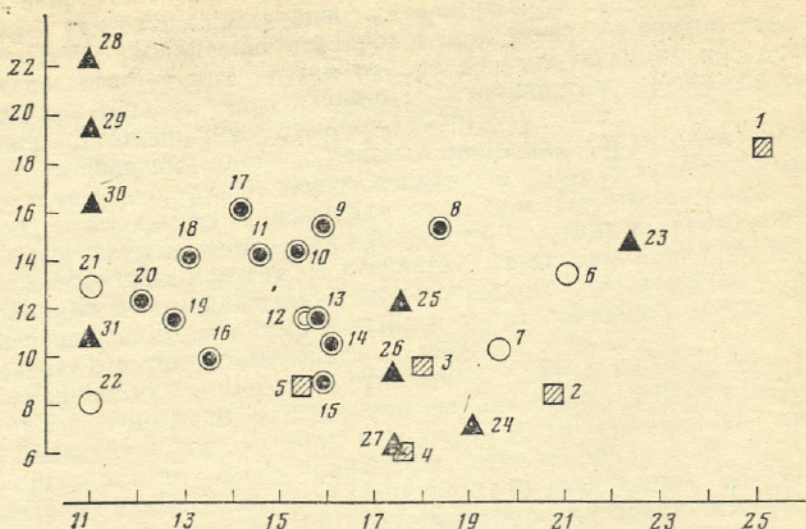


Рис. 3. Распределение видов сем. Acrididae в зависимости от средней частоты хиазм и размеров генома. По горизонтали — средняя для вида частота хиазм; по вертикали — содержание ДНК в пкр на геном. Обозначения подсемейств такие же, как и на рис. 2. 1 — *Conophyma semenovi semenovi* Zub.; 2 — *Schistocerca gregaria* (Forsk.); 3 — *Calliptamus barbarus cephalotes* F.-W.; 4 — *Melanoplus frigidus frigidus* (Boh.); 5 — *Eirenephilus longipennis* (Shir.); 6 — *Arcyptera fusca fusca* (Pall.); 7 — *Pararcyptera microp- tera crassiuscula* (Zub.); 8 — *Omocestus viridulus* (L.); 9 — *Stauroderus scalaris* (F.-W.); 10 — *\*Chorthippus parallelus* (Zett.); 11 — *\*Myrmeleotettix maculatus* (Thunb.); 12 — *Ch. hammarstroemi hammarstroemi* (Mir.); 13 — *\*Stenobothrus lineatus* (Panz.); 14 — *Ch. intermedius* (B.-Bienko); 15 — *\*Ch. albomarginatus* (De G.); 16 — *\*Ch. brunneus* (Thunb.); 17 — *Podismopsis altaica* (Zub.); 18 — *Mongolotettix japonicus vittatus* (Uv.); 19 — *Chrysochraon dispar* (Germ.); 20 — *Euthystira brachyptera brachyptera* (Ocsk.); 21 — *Mecostethus grossus* (L.); 22 — *Parapleurus alliaceus alliaceus* (Germ.); 23 — *Pso- phus stridulus* (L.); 24 — *\*Aiolopus thalassinus* (F.); 25 — *Oedipoda coerulea* (L.); 26 — *Oedaleus asiaticus* B.-Bienko; 27 — *\*Locusta migratoria migratoria* L.; 28 — *Bryodema gebleri gebleri* (F.-W.); 29 — *Br. tuberculatum* (F.); 30 — *Angaracris barabensis* (Pall.); 31 — *Celex skalozubovi* Adel. Звездочкой отмечены виды, для которых данные по содержанию ДНК взяты из работы Риса с сотрудниками (Rees et al., 1978), а результаты измерения средней частоты хиазм — из работы Хевита (Hevitt, 1964)

комбинацию. Одним из таких механизмов несомненно является отсутствие синাপтонемального комплекса в части бивалентов, наблюдаемое у *Mecostethus grossus* (*Stethophyma grossum*) (Fletcher, 1977; Wallace, Jones, 1978). У этого вида на восьми крупных бивалентах хиазмы всегда локализованы строго проксимально, тогда как на трех мелких они расположены более или менее равномерно. Электронно-микроскопический анализ убедительно показывает, что синাপтонемальный комплекс в восьми крупных бивалентах располагается только в прицентромерном районе, а в трех мелких — по всей длине бивалента. В результате оказывается, что дистальные районы крупных хромосом не принимают участия в рекомбинации, т. е. внутри крупных хромосом существует дифференциация в отношении процесса кроссинговера в отличие от мелких хромосом, где обмен происходит более или менее случайно.

Очевидно, что разное участие в рекомбинационном процессе отражает различия в генетической структуре отдельных районов хромосом. По-видимому, все гены можно разделить на гены, вступающие в рекомбинацию с той или иной частотой, и гены, не участвующие в кроссинговере. У *M. grossus* первые расположены в трех парах мелких и, вероятно, проксимальных районах крупных хромосом (если допускать, что хиазма там не совсем точно фиксирована), вторые — в дистальных районах последних.

Существование групп генов, сцепление которых не нарушается в ходе рекомбинационного процесса, впервые обнаруженное у саранчовых (Nabours, 1925; цит. по: Fisher, 1939), впоследствии было продемонстрировано и для других объектов (Дубинин, 1948; Sheppard, 1961). Согласно

эволюционно-генетическим представлениям, стабильные полигенные комплексы непременно должны возникать в ходе эволюции, если предметом отбора является определенное гетерозиготное состояние наследственной системы. Подавление перекреста между генами внутри такого комплекса достигается либо путем отбора соответствующих инверсий, либо благодаря генам, уменьшающим или полностью подавляющим кроссинговер (Дубинин, 1948; Шеппард, 1970).

Процесс уменьшения частоты хиазм в эволюции саранчовых свидетельствует о том, что группы тесно сцепленных локусов увеличиваются в размерах, приближаясь к размерам хромосом. Несомненно, что это является следствием хромосомных перестроек, ведущих к перекомбинированию генетических локусов. В результате гены, рекомбинация которых необходима для поддержания внутривидового полиморфизма, оказываются разобщенными с теми генами, которые собраны в группы под защиту механизма, препятствующего обмену.

Дифференциация хромосом в отношении обмена наблюдается и в трибе *Chrysochraontini*. В мейозе у самцов *Chrysochraon dispar* на трех крупных бивалентах, как правило, отмечены строго терминальные хиазмы, в то время как на мелких бивалентах расположение хиазм варьирует (Henderson, 1969). У другого представителя этой трибы, *Euthystira brachyptera*, специальный анализ продемонстрировал преимущественное расположение хиазм в дистальных районах трех крупных бивалентов, проксимальную и дистальную локализацию в средних и случайное расположение хиазм в мелких бивалентах (Fletcher, Hewitt, 1980b). Таким образом, у двух видов трибы *Chrysochraontini*, так же как и у *M. grossus*, формирование хиазм на трех мелких бивалентах происходит случайно, а крупные и средние хромосомы различно относятся к процессу кроссинговера<sup>2</sup>. Но в то время, как у *M. grossus* на всех крупных бивалентах хиазмы локализируются в проксимальных участках, у *Eu. brachyptera* два средних бивалента формируют хиазмы в проксимальных и дистальных участках, а в трех крупных именно проксимальные районы устранены от участия в рекомбинационном процессе. Другими словами, у разных видов образование групп тесно сцепленных генов может происходить в разных хромосомах и в различных по отношению к центромерному району участках хромосом.

Очевидно, что у видов, филогенетически близких друг другу, распределение хиазм на бивалентах должно быть сходным, так как оно отражает степень возникшей в ходе эволюции дифференциации хромосом в отношении процесса рекомбинации. Наши наблюдения подтверждают это предположение. Как правило, в пределах трибы мы видим не только близкие значения частоты хиазм, но и сходный тип их локализации.

Однако имеются и исключения. Прежде всего это уже упоминавшийся род *Celes*, в котором один из видов, *C. variabilis*, имеет среднюю частоту хиазм и распределение их, сходные с таковыми у представителя той же трибы *Oedipoda coerulea*, а другой вид, *C. skalozubovi*, резко отличается от них, имея минимальную частоту хиазм и локализацию их, типичную для трибы *Bryodemini*. Учитывая древнее происхождение рода *Celes* (Правдин, Мищенко, 1980), можно ставить вопрос о филогенетическом родстве *Oedipodini* и *Bryodemini*.

Интересно отметить, что среди видов с нелокализованными хиазмами 17-хромосомные виды в целом имеют меньшую частоту хиазм (рис. 2), причем уменьшение средней частоты хиазм у вида связано именно с наличием двуплечих хромосом. Это хорошо видно при сравнении числа хиазм в группах, разных по длине хромосом. Группы составлены таким образом, что в группу хромосом с короткими и средними размерами входит одинаковое число членов; в группу длинных хромосом среди 17-хромосомных форм попадают три пары двуплечих хромо-

<sup>2</sup> У *C. dispar*  $2n\sigma = 16 + XO$ , у *M. grossus*  $2n\sigma = 22 + XO$ ,  $NF = 23$ . Это значит, что трем парам самых крупных метацентрических хромосом *C. dispar* соответствуют шесть пар акроцентрических хромосом *M. grossus*.



сом, а среди видов с 23 хромосомами — 6 пар акроцентрических хромосом. Оказывается, что число хиазм на группу одинаково у коротких и средних хромосом, а у длинных хромосом 17-хромосомных видов их значительно меньше, чем у 23-хромосомных видов (Hewitt, 1964; Nolte, 1964).

Влияние робертсоновских слияний на частоту образования хиазм в затронутом перестройкой биваленте хорошо продемонстрировано в работе Джона и Фримена на примере австралийского саранчового *Percasasa rugifrons* ( $2n\sigma=21$ ,  $NF=23$ ). Авторы сравнили число хиазм в биваленте, образованном метацентрическими хромосомами, с числом хиазм в двух бивалентах, состоящих из близких по длине акроцентрических хромосом. Средние числа для 700 просчитанных клеток оказались равными 2,1 в случае центрического слияния хромосом и 3,2 для двух не затронутых перестройкой хромосом (John, Freeman, 1975).

Аналогичную картину наблюдали и мы у 21-хромосомного вида *Ch. hammarstroemi*. В кариотипе у него первая пара хромосом является двуплечей; ее длинное плечо сравнимо по размерам со второй — третьей акроцентрическими хромосомами, а короткое — с четвертой-пятой. Второй и третий бивалент имеют две-три хиазмы, на четвертом-пятом, как правило, формируются две хиазмы. Двуплечая хромосома, по размерам равная сумме второй-третьей и четвертой-пятой, могла бы образовывать четыре или пять хиазм, однако больше трех мы никогда не наблюдали.

Не вызывает сомнения то, что уменьшенная частота хиазм у видов с двуплечими хромосомами в наборе и центрические слияния — взаимосвязанные явления. Можно предполагать, что центрические слияния — это один из механизмов, уменьшающих частоту кроссинговера в прицентромерных районах хромосом. Во всяком случае то, что среди 17-хромосомных форм мы не находим видов с высокими значениями средней частоты хиазм и варианты, свидетельствует о том, что в центрические слияния вступают хромосомы, которые уже достигли определенной степени дифференциации, причем группы тесно сцепленных локусов располагаются в этих хромосомах проксимально.

Если такое предположение верно, то мы получаем хорошее объяснение тому, что в трех разных трибах подсем. *Acridinae* (*Gomphocerini*, *Chrysochraontini*, *Dociostaurini*) совершенно независимо возникают 17-хромосомные формы, причем в слияния вступают шесть самых длинных акроцентрических хромосом (Бугров, Высоцкая, 1981). «Предопределенность» слияния одних и тех же хромосом обусловлена их дифференциацией, достигнутой предковой для данных трех триб формой к моменту дивергенции. Результатом дифференциации явилось образование больших групп тесно сцепленных локусов в проксимальных районах хромосом. Именно эти хромосомы и вступили в слияние в ходе дальнейшей специализации представителей упомянутых трех триб.

Подводя итоги сказанному выше, можно нарисовать картину возможных изменений хромосом в эволюции саранчовых.

Прежде всего возникают группы генов, тесное сцепление которых контролируется какими-то механизмами. В результате хромосомных перестроек эти группы объединяются, увеличиваясь в размерах; при этом происходит дифференциация хромосом: в одних «собираются» локусы, рекомбинация которых осуществляется с той или иной частотой, в других — те, обмен которых не происходит.

Группы тесно сцепленных локусов могут формироваться в различных районах разных хромосом, что показывает проксимальная или дистальная локализация строго фиксированных хиазм у некоторых видов. Филогенетически близкие виды характеризуются как близкими значениями средней частоты хиазм, так и сходной картиной их распределения. Эти признаки можно использовать в целях систематики и филогении саранчовых, о чем будет доложено в следующем сообщении.

В заключение надо отметить, что в данной статье рассмотрение вопроса о дифференциации хромосом не случайно ограничено только са-

ранчовыми. Хотя известно существование групп тесно сцепленных генов у многих других организмов, высокую степень интеграции генома мы наблюдаем именно у саранчовых. И не только потому, что она более заметна при больших размерах генома (примерно в 100 раз больше, чем у двукрылых), но, главное, потому, что эта интеграция есть следствие уникального по длительности пути эволюции прямокрылых.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бей-Биенко Г. Я., Мищенко Л. Л. Саранчовые фауны СССР и сопредельных стран. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1951. 667 с.
- Бугров А. Г., Высоцкая Л. В. Кариологические особенности некоторых саранчовых (Orthoptera: Acridoidea) Сибири, Средней Азии и Дальнего Востока.—В кн.: Вопросы экологии. Новосибирск: Изд-во НГУ, 1981, с. 3.
- Дубинин Н. П. Экспериментальное исследование интеграции наследственных систем в процессах эволюции популяций.—Ж. общ. биол., 1948, т. 9, № 3, с. 203.
- Кушев В. В. Механизмы генетической рекомбинации. Л.: Наука, 1971. 247 с.
- Мищенко Л. Л. Насекомые прямокрылые. Т. 4, вып. 2. Саранчовые (Catantopinae).—В кн.: Фауна СССР. М.—Л.: Изд-во АН СССР. Нов. сер., 1952, т. 54.
- Правдин Б. Н., Мищенко Л. Л. Формирование и эволюция экологических фаун насекомых в Средней Азии. М.: Наука, 1980. 156 с.
- Стебаев И. В., Омельченко Л. В. Общие особенности морфоадапционных типов, или жизненных форм, саранчовых южной Сибири и сопредельных территорий.—В кн.: Вопросы экологии. Новосибирск: Изд-во НГУ, 1981, с. 13.
- Шеннард Ф. М. Естественный отбор и наследственность. М.: Просвещение, 1970. 216 с.
- Barker J. F. Variation of chiasma frequency in and between natural populations of Acrididae.—Heredity, 1960, v. 14, p. 1, № 2, p. 163.
- Dirsh V. M. Classification of the acridomorphoid insects. Faringdon: Oxon, 1975. 171 p.
- Fisher R. A. Selective forces in wild populations of *Paratettix texanus*.—Ann. Eugen. London, 1939, v. 9, № 2, p. 109.
- Fletcher H. L. Localised chiasmata due to partial pairing: a 3D reconstruction of synaptonemal complexes in male *Stethophyma grossum*.—Chromosoma, 1977, v. 65, № 3.
- Fletcher H. L., Hewitt G. M. A comparison of chiasma frequency and distribution between sexes in three species of grasshoppers.—Chromosoma, 1980a, v. 77, № 2, p. 129.
- Fletcher H. L., Hewitt G. M. Effect of a «B» chromosome on chiasma localization and frequency in male *Euthystira brachyptera*.—Heredity, 1980b, v. 44, № 3, p. 341.
- Fontana P. G., Vickery V. R. Heterochromatin content and chiasma distribution in the megameric chromosome of *Stethophyma gracile* and *Stethophyma lineatum* (Orthoptera: Acrididae).—Chromosoma, 1974, v. 46, № 4, p. 375.
- Fox D. P. The control of chiasma distribution in the locust, *Schistocerca gregaria* (Forsk.).—Chromosoma, 1973, v. 43, № 3, p. 289.
- Fox D. P., Carter K. C., Hewitt G. M. Giemsa banding and chiasma distribution in the desert locust.—Heredity, 1973, v. 31, № 2, p. 272.
- Hewitt G. R. Chromosomal variation correlated with geographical distribution in *Circotettix verruculatus* (Orthoptera).—J. Morph., 1929, v. 47, № 1, p. 1.
- Hewitt G. R. Multiple chromosomes in *Philocleon anomalus* (Orthoptera: Acrididae).—J. Morph., 1941, v. 69, № 2, p. 317.
- Henderson S. A. Time of chiasma formation in relation to the time of desoxyribonucleic acid synthesis.—Nature, 1966, v. 211, № 5053, p. 1043.
- Henderson S. A. Chiasma localisation and incomplete pairing.—Chromosomes today, 1969, v. 2, p. 56.
- Hewitt G. M. Population cytology of British grasshoppers. I. Chiasma variation in *Chorthippus brunneus*, *Chorthippus parallelus* and *Omocestus viridulus*.—Chromosoma, 1964, v. 15, № 2, p. 212.
- Hewitt G. M., Brown F. M. The B-chromosome system of *Myrmeotettix maculatus* (Thunb.). V. A steep cline in East Anglia.—Heredity, 1970, v. 25, № 3, p. 363.
- Hewitt G. M., John B. The influence of numerical and structural chromosome mutations and chiasma conditions.—Heredity, 1965, v. 20, № 1, p. 123.
- Hewitt G. M., John B. Parallel polymorphism for supernumerary segments in *Chorthippus parallelus* (Zetterstedt). I. British populations.—Chromosoma, 1968, v. 25, № 3.
- John B., Freeman M. Causes and consequences of Robertsonian exchange.—Chromosoma, 1975, v. 52, № 2, p. 123.
- John B., Henderson S. A. Asynapsis and polyploidy in *Schistocerca paranensis*.—Chromosoma, 1962, v. 13, № 2, p. 111.
- John B., Hewitt G. M. The B-chromosome system of *Myrmeotettix maculatus* (Thunb.). I. The mechanics.—Chromosoma, 1965, v. 16, № 5, p. 548.
- John B., Hewitt G. M. A polymorphism for heterochromatic supernumerary segments in *Chorthippus parallelus*.—Chromosoma, 1966, v. 18, № 2, p. 254.
- John B., Hewitt G. M. Patterns and pathways of chromosome evolution within the Orthoptera.—Chromosoma, 1968, v. 25, № 1, p. 40.
- John B., Lewis K. R. Genetic speciation in the grasshopper *Euprepocnemis plorans*.—Chromosoma, 1965, v. 16, № 3, p. 318.
- King M., John B. Regularities and restrictions governing C-band variation in Acridoid grasshoppers.—Chromosoma, 1980, v. 76, № 2, p. 123.

- Klästerskå I., Natarajan A. T., Ramel C.* Heterochromatin distribution and chiasma localization in the grasshopper *Bryodema tuberculata* (Fabr.) (Acrididae).—*Chromosoma*, 1974, v. 44, № 4, p. 393.
- McClung C. E.* The multiple chromosomes of *Hesperotettix* and *Mermitia* (Orthoptera).—*J. Morph.*, 1917, v. 29, № 2, p. 519.
- Nolte D. J.* The nuclear phenotype of locusts.—*Chromosoma*, 1964, v. 15, № 4, p. 367.
- Nolte D. J., May I. R., Thomas B. M.* The gregarisation pheromone of locusts.—*Chromosoma*, 1970, v. 29, № 4, p. 462.
- Perry P. E., Jones G. H.* Male and female meiosis in grasshoppers. I. *Stethophyma grossum*.—*Chromosoma*, 1974, v. 47, № 3, p. 227.
- Rees H.* Distribution of chiasmata in an «asynaptic» locust.—*Nature*, 1957, v. 180, № 4585, p. 559.
- Rees H., Shaw D. D., Wilkinson P.* Nuclear DNA variation among acridid grasshoppers.—*Proc. Roy. Soc. Lond. B*, 1978, v. 202, № 1149, p. 517.
- Rowe H. J., Westerman M.* Population cytology of the genus *Phaulacridium*. I. *Ph. vittatum* (Sjöst.): Australian Mainland populations.—*Chromosoma*, 1974, v. 46, № 2.
- Santos J. L., Giraldez R.* The effect of C-heterochromatin in chiasma terminalisation in *Chorthippus biguttulus* L. (Acrididae, Orthoptera).—*Chromosoma*, 1978, v. 70, № 1.
- Shaw D. D.* The supernumerary segment system of *Stethophyma*. I. Structural basis.—*Chromosoma*, 1970, v. 30, № 3, p. 326.
- Shaw D. D.* The supernumerary segment system of *Stethophyma*. II. Heterochromatin polymorphism and chiasma variation.—*Chromosoma*, 1971a, v. 34, № 1, p. 19.
- Shaw D. D.* Genetic and environmental components of chiasma control. I. Spatial and temporal variation in *Schistocerca* and *Stethophyma*.—*Chromosoma*, 1971b, v. 34, № 3, p. 281.
- Sheppard P. M.* Some contributions of population genetics resulting from the study of the Lepidoptera.—*Advanc. Genet.*, 1961, v. 10, p. 165.
- Southern D. I.* Chiasma distribution in Truxaline grasshoppers.—*Chromosoma*, 1967, v. 22, № 2, p. 164.
- Uvarov B.* Grasshoppers and locusts. V. 1. L.: Cambridge Univ. Press, 1966. 481 p.
- Wallace B. M. N., Jones G. H.* Incomplete chromosome pairing and its relation to chiasma localisation in *Stethophyma grossum* spermatogenesis.—*Heredity*, 1978, v. 40, № 3, p. 385.
- Webb G. C.* Chromosome organisation in the Australian plagic locust. *Chortoicetes terminifera*. I. Banding relationships of the normal and supernumerary chromosomes.—*Chromosoma*, 1976, v. 55, № 3, p. 229.
- Webb G. C., Westerman M. G.* G- and C-banding in the Australian grasshopper *Phaulacridium vittatum*.—*Heredity*, 1978, v. 41, № 2, p. 131.
- Westerman M.* The effect of X-irradiation on male meiosis in *Schistocerca gregaria* (Forsk.). II. The induction of chromosome mutations.—*Chromosoma*, 1968, v. 24, № 1.
- Westerman M., Fontana P. G.* Polymorphisms for extra heterochromatin in *Phaulacridium marginale*.—*Heredity*, 1973, v. 31, № 2, p. 223.
- White M. J. D.* Some general problems of chromosomal evolution and speciation in animals.—*Survey Biol. Progr.*, 1957, v. 3, p. 109.
- White M. J. D.* Karyotypes and nuclear size in the spermatogenesis of grasshoppers belonging to the subfamilies Gomphomastacinae, Chininae and Biroellinae (Orthoptera, Eumastacidae).—*Caryologia*, 1968, v. 21, № 2, p. 167.
- White M. J. D., Morley F. H. W.* Effects of pericentric rearrangements on recombination in grasshopper chromosomes.—*Genetics*, 1955, v. 40, № 5, p. 604.

Новосибирский государственный университет  
им. Ленинского комсомола,  
Биологический институт СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
23.IX.1982

## CHIASMA FREQUENCY AS A CYTOGENETICAL CRITERION OF EVOLUTIONARY RELATIONSHIPS IN THE FAMILY ACRIDIDAE

L. V. VYSOTSKAYA, A. G. BUGROV, I. V. STEBAEV

*State University of Novosibirsk, Biological Institute,  
Siberian Branch of Acad. Sci. USSR, Novosibirsk*

### Summary

An analysis of changes in the mean chiasma frequency was carried out in males of 44 species of the family Acrididae. Both the mean chiasma frequency and number of chiasmata per cell were shown to decrease during the evolution of the Acrididae. This appears to reflect the processes of formation and further increase in size of the group of genes the close linkage of which is maintained by special mechanisms. Groups within which recombination is absent can arise in different regions of various chromosomes. They may be found by means of analysis of the localization of chiasmata on bivalents. The chiasma frequency and distribution of chiasmata along the bivalent are similar in phylogenetically close species, consequently these characters may be used for studying the evolutionary relationships in the family Acrididae.