

## Эволюционное разнообразие и рекомбинационные параметры кариотипов настоящих саранчовых

Л. В. ВЫСОЦКАЯ, О. А. АГАПОВА, А. Г. БУГРОВ, А. М. ГУСАЧЕНКО,  
Е. М. НИЗОВЦЕВ, Д. Ч. СТЕПАНОВА

Новосибирский государственный университет  
630090 Новосибирск, ул. Пирогова, 2

### АННОТАЦИЯ

Оценивается значение рекомбинационных параметров кариотипов для выявления закономерностей становления эволюционного и экологического разнообразия настоящих саранчовых.

Рекомбинация и сегрегация — важнейшие функции хромосом, которые проявляются на популяционно-видовом уровне. Их изучение на материале большого числа видов разной степени филогенетической близости позволяет проследить эволюционные тенденции кариотипических преобразований. Рекомбинационно-сегрегационные свойства кариотипов определяются числом хромосом, количеством рекомбинационных обменов и их распределением по длине бивалента. Если взаимосвязь между этими параметрами и каковы направления их изменений в ходе эволюции — эти вопросы мы пытаемся решить, изучая различные виды саранчовых, представляющие три основных голарктических подсемейства семейства настоящих саранчовых — Acrididae. Мы определяем среднее число хиазм на клетку и их распределение по длине бивалентов на стадии поздней профазы мейоза как интегральные показатели рекомбинационных свойств кариотипа.

Изучение закономерностей изменения количества хиазм у видов саранчовых разной таксономической близости показало, что размах изменчивости среднего числа хиазм между видами, родами, трибами, как правило, соответствует рангу таксона [1] (рис. 1). Следовательно, изменение этого цитогенетического признака является не случайным, а отражает закономерные эволюционные преобразования хромосом саранчовых.

Изменение числа хиазм в ходе эволюции, по-видимому, идет в направлении уменьшения. Об

этом свидетельствуют более низкие значения среднего числа хиазм у представителей трибы Bryodemini по сравнению с видами трибы Locustini в подсемействе Oedipodinae и триб Gomphocerini и Chrysochraontini по сравнению с Arcypterini в подсемействе Acridinae [1]. Минимальные значения среднего числа хиазм на клетку (менее 12, т. е. практически по одной хиазме на хромосомное плечо) обнаружены во всех трех подсемействах. Однако если у Oedipodinae и Acridinae уменьшение числа хиазм сопровождается появлением на крупных хромосомах участков с резко ограниченной рекомбинационной активностью, то в подсемействе Catantopinae в рекомбинации в той или иной степени участвуют все районы хромосом (рис. 2). Важно подчеркнуть, что именно локализация обменов, а не уменьшение их числа на бивалент, значительно снижает рекомбинационную изменчивость, так как известно, что создаваемое кроссинговером генотипическое разнообразие незначительно увеличивается при увеличении числа обменов с одного до двух, трех и т. д. [2].

Таким образом, эволюция саранчовых подсемейств Oedipodinae и Acridinae сопровождается уменьшением рекомбинационной изменчивости, которое проявляется в появлении протяженных районов хромосом с ограниченной рекомбинационной способностью. Районы с ограниченной рекомбинацией расположены дистально по отношению к центромере у видов трибы Chrysochraontini и проксимально у представителей Oedipodini и Bryodemini.



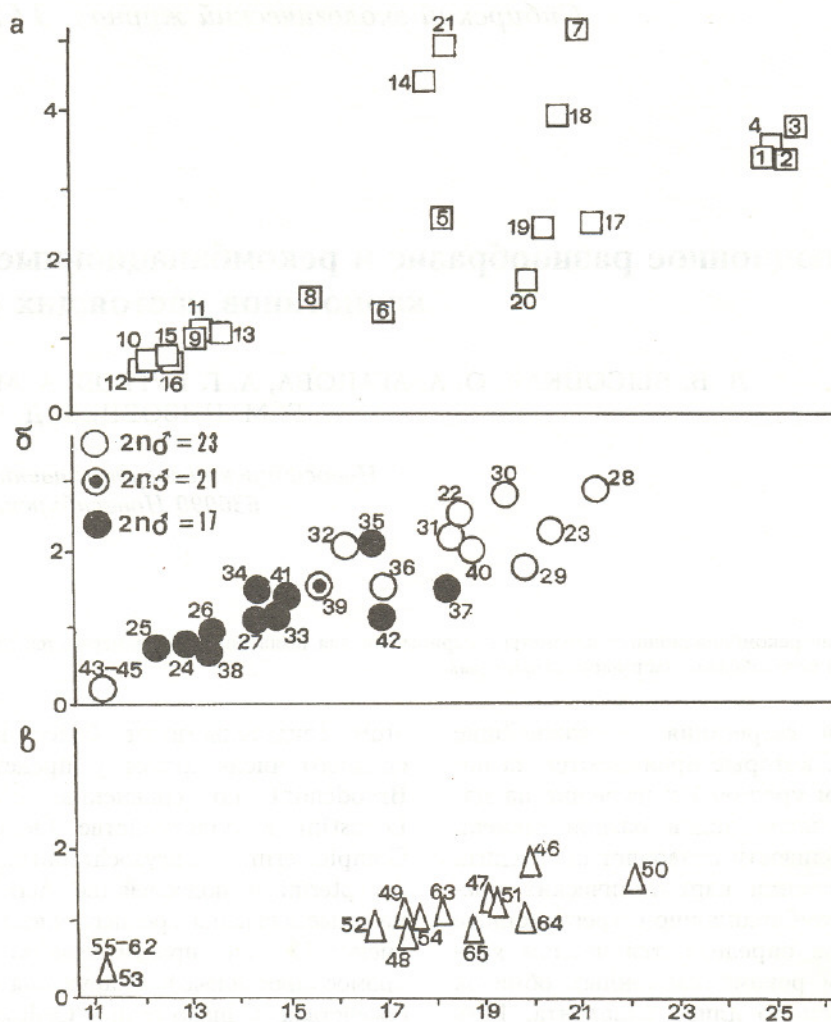


Рис. 1. Распределение видов семейства Acrididae в зависимости от среднего числа хиазм и его внутривидового разнообразия. По горизонтали — среднее для вида число хиазм; по вертикали — варiances

а — подсемейство Catantopinae: триба Conophymatini: 1 — *Conophyma przewalskii* B.-Bien., 2 — *C. semenovi* Zub., 3 — *C. sokolowi* Zub., 4 — *C. turkestanicum* Serg.; триба Cyrtacanthacridini: 5 — *Anacridium aegyptium* (L.), 6 — *Schistocerca alutacea* Scudder, 7 — *Sch. gregaria* (Forsk.); триба Melanoplini: 8 — *Ognevia longipennis* (Shir.), 9 — *Melanoplus angustipennis* (Dodge), 10 — *M. bivittatus* (Say), 11 — *M. dawsoni* (Scudder), 12 — *M. differentialis* (Thomas), 13 — *M. femurrubrum* (De Geer), 14 — *M. frigidus* (Boh.), 15 — *M. keeleri* (Thomas), 16 — *Phoetaliotes nebrascensis* (Thomas), 17 — *Podisma pedestris* (L.), 18 — *Primnoa primnoa* F.d.W., 19 — *P. primnoides* (Ikonn.), 20 — *P. ussuriensis* (Serg. Tarb.); триба Calliptamini: 21 — *Calliptamus barbarus* (Costa);

б — подсем. Acridinae: 22 — триба Truxalini: 22 — *Truxalis eximia* Eich.; триба Phlaeobini: 23 — *Duroniella gracilis* Uv., триба Chrysochraontini: 24 — *Chrysochraon dispar* (Germ.), 25 — *Euthystira brachyptera* (Oesk.), 26 — *Mongolotettix japonicus* (I. Bol.), 27 — *Podismopsis altaica* Zub.; триба Arcypterini: 28 — *Arcyptera fusca* (Pall.), 29 — *Pararcyptera microptera* (F.d.W.), 30 — *Ramburiella turcomana* (F.d.W.); триба Dociostaurini: 31 — *Dociostaurus maroccanus* (Thnb.), 32 — *D. kraussi* (Ingen.), 33 — *Eremippus simplex* (Ev.); триба Gomphocerini: 34 — *Gomphocerus rufus* (Thnb.), 35 — *Aeropus sibiricus* (L.), 36 — *Aeropedellus variegatus* (F.d.W.), 37 — *Stauroderus scalaris* (F.d.W.), 38 — *Chorthippus aetalinus* (Zub.), 39 — *Ch. hammarstroemi* (Mir.), 40 — *Ch. schmidti* (Ikonn.), 41 — *Ch. dichrous* (Ev.), 42 — *Euchorthippus pulvinatus* (F.d.W.); триба Mecostethini: 43 — *Stethophyma grossum* (L.), 44 — *S. magister* Rehn, 45 — *Mecostethus alliaceus* (Germ.);

в — подсемейство Oedipodinae: триба Epacromiini: 46 — *Epacromius tergestinus* (Charp.), 47 — *Aiolopus thalassimus* (F.); триба Locustini: 48 — *Locusta migratoria* L., 49 — *Oedaleus infernalis* Sauss., 50 — *Psophus stridulus* (L.), 51 — *Pyrgodera armata* F.d.W.; триба Oedipodini: 52 — *Celes variabilis* (Pall.), 53 — *C. skalozubovi* Adel., 54 — *Oedipoda miniata* (Pall.); триба Bryodemini: 55 — *Bryodema holdereri* Kr., 56 — *B. tuberculatum* (F.), 57 — *B. orientale* B.-Bien., 58 — *B. gebleri* (F.d.W.), 59 — *B. heptapotamicum* B.-Bien., 60 — *B. luctuosum* (Stoll), 61 — *Angaracris barabensis* (Pall.), 62 — *A. rhodopa* (F.d.W.); триба Sphingonotini: 63 — *Sphingonotus maculatus* Uv., 64 — *Pseudosphingonotus savignyi* (Sauss.), 65 — *Sphingoderus carinatus* (Sauss.)



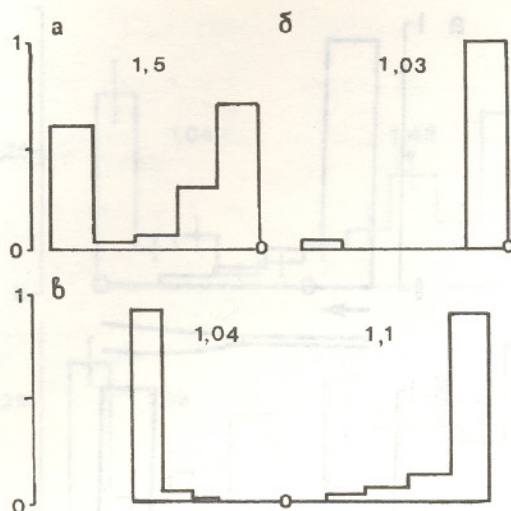


Рис. 2. Распределение хиазм по длине первого бивалента у видов саранчовых трех подсемейств с минимальными значениями числа хиазм на клетку: а — *Melanoplus differentialis* (Catantopinae); б — *Bryodema holdereri* (Oedipodinae); в — *Chrysochraon dispar* (Acridinae)

Высота столбцов соответствует среднему значению числа хиазм, формирующихся в данном участке бивалента. Указаны доверительные интервалы для 5 %-го уровня значимости. Кругом отмечено положение центромерного района. Над гистограммами указано среднее число хиазм для данного бивалента

Изучение мейотического синاپсиса гомологичных хромосом, проведенное на препаратах "распластанных сперматоцитов", показало, что отсутствие рекомбинационных обменов в некоторых участках хромосом объясняется нарушением спаривания гомологов в этих участках [3-7]. Отсутствие синাপсиса может проявляться по-разному. Боковой элемент синাপтомерного комплекса (СК) может формироваться по всей длине хромосомы, а спаривание гомологов ограничиваться только частью бивалента, что мы и наблюдаем в бивалентах, образованных метацентрическими хромосомами, у саранчовых трибы *Chrysochraontini* ( $2n \sigma = 17$ ,  $NF = 23$ ). В данном случае образование СК начинается в дистальных участках обоих плеч хромосом, но не завершается полностью, и проксимальная часть бивалента остается неспаренной (рис. 3, а). Второй вариант мы наблюдаем у видов триб *Bryodemini*, *Oedipodini* и *Mecostethini*, где осевой элемент длинных и средних акроцентрических хромосом образуется с проксимального участка, но не распространяется на всю длину хромосомы, и синাপсис ограничен отсутствием осевого элемента (рис. 3, б). Третий вариант мы обнаружили у некоторых представителей *Locustini* (Oedipodinae) и *Arcypterini* (Acridinae), у которых резко снижено число хиазм в срединной части бивалентов, образованных акроцентрическими хромосомами (рис. 3, в). Причина в том,

что синাপсис гомологов начинается одновременно и в дистальном, и в проксимальном районе, но не во всех клетках распространяется на всю длину хромосомы. В таких клетках эта часть бивалента остается неспаренной.

По-видимому, возможности исключения из рекомбинации протяженных участков хромосом путем нарушения их спаривания ограничиваются тремя вариантами. Действительно, наблюдаемые у многих видов животных и растений случаи локализации хиазм укладываются в эти типы. Интересно, что в некоторых длинных и средних бивалентах видов трибы *Bryodemini*, кроме обязательной проксимальной хиазмы, иногда наблюдаются хиазмы в дистальном районе [6], т. е. СК в этих районах иногда образуется. Поэтому тип хиазмообразования, наблюдаемый у *Bryodemini*, *Oedipodini* и *Mecostethini*, можно рассматривать как возникший из типа, обнаруженного у *Arcypterini* и *Locustini*, в результате уменьшения вероятности синাপсиса дистальных районов длинных и средних хромосом [6]. Очевидно, это происходило независимо в разных подсемействах саранчовых, так как среди видов подсемейства *Acridinae* проксимальная локализация хиазм описана у *Scyllina signatipennis* [8] и *Arcyptera coreana* [9].

По-видимому, возникновение локализованности хиазм отражает общую эволюционную тенденцию к уменьшению рекомбинационной изменчивости и ее



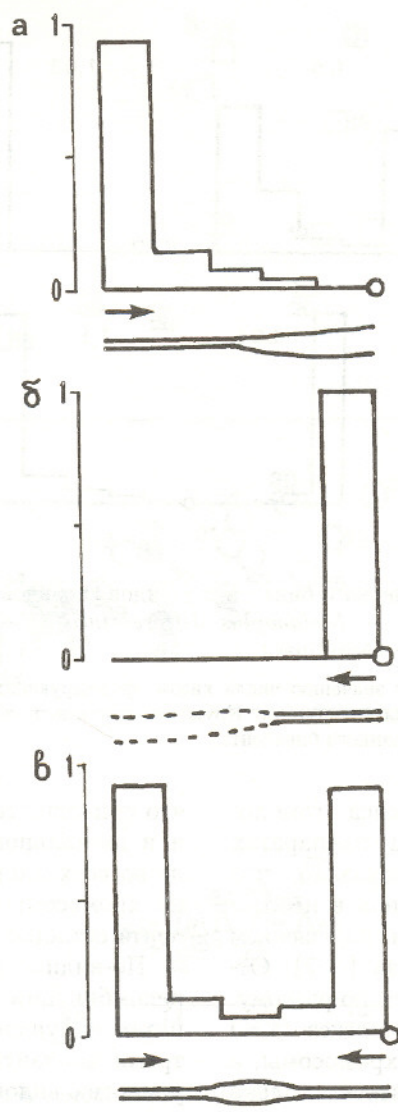


Рис. 3. Три типа локализации хиазм, зависящие от особенностей синapsиса гомологичных хромосом; а — длинное плечо 1-2 бивалента *Chrysochraon dispar*; б — 2 бивалент *Bryodema holdereri*; в — 1-2 бивалент *Pyrgodera armata*. Направление (стрелки) и полнота синapsиса гомологов указаны под гистограммами

упорядочению, сопровождающим экологическую специализацию видов [10]. Эта тенденция хорошо выражена в подсемействах Oedipodinae и Acridinae. Вопрос почему при случайном распределении обменов мы наблюдаем низкие числа хиазм у видов трибы Melanoplini, остается открытым. В настоящее время можно только предполагать, что причина в невысоком содержании ДНК у видов трибы [11] и, как следствие, небольшой длине хромосом, не позволяющей формировать больше двух хиазм даже на самых длинных бивалентах.

На рис. 1 обращает на себя внимание то, что

17-хромосомные виды имеют в целом меньшее среднее число хиазм, чем виды с 23 хромосомами в наборе. Возникает вопрос, является это случайным совпадением или центрические слияния и уменьшение рекомбинационных обменов — взаимосвязанные явления. Специальный анализ показал, что плечи двуплечих хромосом, образовавшихся в результате центрических слияний, обычно образуют меньше хиазм, чем акроцентрики до слияния [12-14]. Мы провели анализ распределения хиазм по длине плечей двуплечих хромосом и акроцентриков одинаковой рекомбинационной длины (рис. 4). Оказалось, что эти

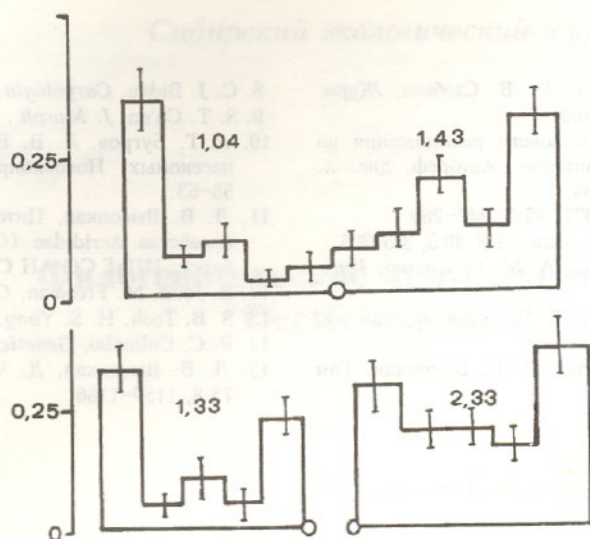


Рис. 4. Распределение хиазм по длине плечей метацентрика (вверху) и близких им по длине акроцентрических хромосом (внизу) у *Ch. hammarstroemi*

Обозначения те же, что и на рис. 2

распределения принципиально отличаются: у акроцентриков обычно наблюдается повышенная частота хиазм в прицентромерном, проксимальном районе. В бивалентах, образованных метацентрическими хромосомами, частота хиазм в проксимальном районе, как правило, снижена.

Другими словами, центрическое слияние приводит к перераспределению рекомбинационных обменов по длине слившихся хромосом. Если распределение хиазм по длине хромосом, т. е. относительное количество и спектр рекомбинантов, контролируется отбором, то в эволюции будут закрепляться только те слияния хромосом, которые не нарушают этого распределения. Это значит, что центрические слияния мы будем наблюдать в тех группах видов, у которых локусы с ограниченной рекомбинационной способностью расположены проксимально. И, наоборот, среди видов, в хромосомах которых ограничение рекомбинации наблюдается в дистальных районах, центрические слияния не должны встречаться. Имеющиеся в настоящее время сведения об изменениях чисел хромосом за счет их слияний в семействе Acrididae не противоречат нашим представлениям. Более того, в трибе Gomphocerini, в частности, в роде *Chorthippus*, где преобладают 17-хромосомные виды, нами обнаружен вид

*Ch. schmidti* с 23 хромосомами, у которого распределение обменов в длинных акроцентриках соответствует их распределению в плечах метацентриков [7]. Это приводит нас к предположению о том, что характер распределения обменов определяет дальнейшую возможность или невозможность вступления хромосом в центрические слияния.

Таким образом, в эволюции саранчовых мы наблюдаем тенденцию к уменьшению рекомбинационной изменчивости и ее упорядочению, которая проявляется в появлении протяженных участков хромосом с ограниченной рекомбинационной способностью. Проксимальное или дистальное положение этих участков на хромосоме определяет в дальнейшем возможность или невозможность ее участия в центрических слияниях. Как любой эволюционирующий признак, частота рекомбинации и характер распределения рекомбинационных обменов по длине хромосомы, могут быть использованы для уточнения филогении и систематики саранчовых [1, 15].

Исследование финансировалось ГНТП "Приоритетные направления генетики", "Биоразнообразие", по гранту Государственного комитета РФ по высшему образованию Б-42-4 и по гранту РФФИ 96-04-50097.



1. Л. В. Высоцкая, А. Г. Бугров, И. В. Стебаев, *Жури. общ. биологии*, 1983, **44**, 480-490.
2. А. С. Кондрашов, Влияние полового размножения на способность популяции к адаптации: Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Пушино, 1984.
3. H. L. Fletcher, *Chromosoma*, 1977, **65**:3, 247-269.
4. W. M. N. Wallace, G. H. Jones, *Heredity*, 1978, **40**:3, 385-396.
5. Л. В. Высоцкая, О. А. Агапова, А. М. Гусаченко, *Генетика*, 1990, **26**, 1953-1959.
6. Л. В. Высоцкая, О. А. Агапова, Д. Ч. Олимова, Там же, 1995, **31**, 471-476.
7. А. М. Гусаченко, О. А. Агапова, Л. В. Высоцкая, Там же, 1994, **30**, 801-805.
8. C. J. Bidau, *Caryologia*, 1984, **73**:1-2, 87-103.
9. S. T. Ch'en, *J. Morph.*, 1942, **71**, 77-103.
10. А. Г. Бугров, Л. В. Высоцкая, *Ландшафтная экология насекомых*, Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1988, 56-63.
11. Л. В. Высоцкая, *Цитогенетическое исследование видов семейства Acrididae (Orthoptera)*: Канд. дис., Новосибирск, ИГиГ СО АН СССР, 1983.
12. B. John, M. Freeman, *Chromosoma*, 1975, **52**:2, 123-134.
13. S. V. Teoh, H. S. Yong, *Caryologia*, 1983, **36**:2, 165-173.
14. P. C. Colombo, *Genetica*, 1987, **72**, 171-179.
15. Л. В. Высоцкая, Д. Ч. Степанова, *Зоол. жури.*, 1996, **75**:8, 1159-1166.