

**ПОЛИМОРФИЗМ ПО ДОБАВОЧНЫМ (В) ХРОМОСОМАМ В АРМЯНСКИХ
И ТУРЕЦКИХ ПОПУЛЯЦИЯХ ПЛАВУЧЕЙ КОБЫЛКИ
*EUPREPOCNEMIS PLORANS PLORANS***

© В. В. Дзюбенко,¹ Г. А. Каразян,² Б. Чиплак,³ Н. Б. Рубцов,⁴ А. Г. Бугров^{1, 5}

¹Новосибирский государственный университет, ²Институт зоологии Национальной академии наук Армении, Ереван, ³Akdeniz University, Анталья, Турция, ⁴Институт цитологии и генетики СО РАН и ⁵Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск;
электронный адрес: bugrov@fen.nsu.ru

Анализ кариотипов плавучей кобылки *Eupreprocnemis plorans* из ранее неизученных популяций Армении и Турции показал, что хромосомный полиморфизм этого вида не связан с хромосомами основного набора (А-хромосомами), а только с добавочными хромосомами (В-хромосомами). Выявлено шесть новых морфотипов добавочных хромосом у этого вида. Четыре из них присущи только армянским популяциям, а один — только турецким. Один морфотип распространен и в Армении, и в Турции. Распространение основных морфотипов в Армении имеет эндемичный характер. Морфотипы В-хромосом из азиатской части ареала плавучей кобылки характеризуются наличием почти целиком С-позитивных или С-негативных плеч, что отличает их от В-хромосом западнотеррасносредиземноморского региона, для которых свойственно чередование эу- и гетерохроматиновых блоков.

Ключевые слова: *Eupreprocnemis plorans*, В-хромосомы, популяции, эволюция.

В-хромосомы представляют собой дополнение к основному набору хромосом и остаются до сих пор одним из наиболее загадочных элементов генома. К настоящему времени они обнаружены более чем у 500 видов животных и 1300 видов растений (см. обзор: Camacho et al., 2000). В-хромосомы разных видов различаются структурной организацией, происхождением, а также механизмами, поддерживающими их полиморфизм в популяциях того или иного вида. Обычно В-хромосомы насыщены повторными последовательностями ДНК, представленными в виде кластеров или присутствующими в высокой концентрации в определенных районах (Camacho et al., 2000).

Известно более сотни видов саранчовых, в кариотипах которых встречаются добавочные хромосомы. Обычно это мелкие хромосомы, состоящие преимущественно из гетерохроматинового материала (Hewitt, 1979; John, 1983; Camacho et al., 2000). Одно из примечательных исключений из этого правила — плавучая кобылка *Eupreprocnemis plorans* (SHARP.) (ORTHOPTERA, ACRIDIDAE, EUPREPOCNEMIDINAE).

Плавучая кобылка *E. plorans* (Charpentier) — один из наиболее широко распространенных видов саранчовых. Название вида отражает его экологическую связь с долинами рек, что накладывает специфический отпечаток на популяционную структуру вида в пределах огромной зоны распространения. Ареал плавучей кобылки охватывает почти всю Африку, Малую Азию, юг Европы, Кавказ и Закавказье, отдельные регионы Центральной Азии (Dirsh, 1958). Вид политипический, включает в себя несколько морфологически слабо различающихся подви-

дов. В Средиземноморье обитает номинативный подвид *Eupreprocnemis plorans plorans* (Charp.) (Dirsh, 1958).

Основной хромосомный набор вида состоит из 23 (♂, XO) и 24 (♀, XX) акроцентрических хромосом, в прицентромерных районах которых локализованы мелкие С-гетерохроматиновые блоки (Camacho et al., 1991). Такой кариотип наиболее широко распространен у видов семейства настоящих саранчовых Acrididae (White, 1973; Hewitt, 1979). Он характерен и для подавляющего большинства цитогенетически изученных к настоящему времени видов саранчовых подсемейства Eupreprocnemidinae (Bugrov et al., 1999; Cabrero et al., 2003b).

При исследовании кариотипов плавучей кобылки *E. plorans* было выяснено, что хромосомный полиморфизм этого вида связан только с добавочными хромосомами. В западнотеррасносредиземноморских популяциях *E. plorans* (Испания и Марокко) выявлено более 50 морфотипов В-хромосом. При этом в кариотипе одной особи одновременно редко бывает более трех В-хромосом одного или двух морфотипов. Характерной особенностью доминирующих вариантов В-хромосом в этих популяциях является чередование С-позитивных и С-негативных районов. Размеры и локализация С-позитивных и С-негативных районов, а также центромерных районов этих хромосом позволили создать классификацию морфотипов В-хромосом и на ее основе строить гипотезы о возможных путях происхождения, эволюции и распространения в популяциях этих добавочных элементов хромосомного набора (Camacho et al., 1980, 2000; Henriques-Gil et al., 1984; Lopez-Leon et al., 1993; Bakkali et al., 1999). Для решения этих проблем привлекаются также и моле-

кулярно-цитогенетические методы исследования В-хромосом *E. plorans* (Cabrero et al., 2003a, 2003b, 2003c).

До настоящего времени восточносредиземноморские популяции этого вида не были исследованы в цитогенетическом аспекте, за исключением единственной популяции с Северного Кавказа (Дагестан) (Bugrov et al., 1999; Cabrero et al., 2003a). Настоящая работа направлена на изучение разнообразия морфотипов и выяснение полиморфизма по В-хромосомам в популяциях этого вида из Закавказья и Малой Азии.

Материал и методика

В августе 2003 г. нами было отловлено 130 самцов плавучей кобылки из трех популяций Армении, обитающих в долинах рек бассейна р. Аракс. Одна из исследованных популяций обитает в пойме р. Аракс (далее — популяция Аракс) на западе Армении, в Араратской долине на границе с Турцией. Вторая — в долине р. Раздан (далее — популяция Раздан), в месте ее выхода на Араратскую долину, в черте г. Еревана. Третья исследованная популяция была выбрана таким образом, чтобы она была максимально удалена от двух предыдущих. Такая популяция была обнаружена в долине р. Аракс на самом юге Армении в окр. г. Мегри на границе с Ираном (далее — популяция Мегри).

В августе—сентябре 2004 г. нами было отловлено 170 самцов из четырех местообитаний на Средиземноморском побережье Турции, в окр. г. Анталя. Одна из популяций находилась в городской черте Антали в долине р. Богачай (далее — популяция Богачай), другая — в 50 км восточнее Антали в долине р. Аксу (далее — популяция Аксу), третья — в 75 км восточнее Антали в долине р. Манавгат (далее — популяция Манавгат) и последняя — в 50 км западнее Антали в окр. г. Гоюнюк (далее — популяция Гоюнюк).

В каждом из перечисленных выше районов было собрано не менее 5 самок для получения яйцекладок (кубышек).

Отловленным самцам в полость тела на 1.5—2.0 ч вводили 0.1—0.2 мл 0.1%-ного раствора колхицина. Затем извлекали семенники и после гипотонии в 0.9%-ном растворе цитрата натрия в течение 20 мин при комнатной температуре их фиксировали 15 мин в смеси ледяной уксусной кислоты и 96%-ного этанола (1 : 3). Фиксированный материал отмывали и хранили в 70%-ном этаноле. Давленные препараты готовили с помощью замораживания на брикете сухого льда или металлическом столике, охлажденном в жидком азоте. Высушенные препараты окрашивали 2%-ным раствором ацетоорсеина или методом С-дифференциальной сегментации хромосом (по: Sumner, 1972) с некоторыми модификациями продолжительности обработки в растворах и способов отмывки препаратов между процедурами.

Для получения хромосомных препаратов из нейробластов эмбрионов *E. plorans* саранчовых нами была использована методика, детально описанная ранее (Bugrov et al., 2001). Наиболее пригодными для анализа (большое количество митотических делений) оказались эмбрионы на стадии начала дифференциации конечностей (15—20-е сут инкубации при комнатной температуре). Яйца с эмбрионами на оптимальной стадии развития помещали в чашку Петри в 0.05%-ный раствор колхицина на физиологическом растворе для насекомых. Затем на проти-

воположном микропилярном конце яиц нарушали целостность экзо- и эндохориона для проникновения раствора колхицина к клеткам эмбриона. Через 1.5—2.0 ч эмбрионы извлекали из яиц с помощью препаровальных игл или пипетки и помещали в гипотонический раствор (0.9%-ный раствор цитрата натрия) на 20 мин. После гипотонии эмбрионы фиксировали в смеси ледяной уксусной кислоты и 96%-ного этанола (1 : 3). Препараты из фиксированных эмбрионов готовили методом клеточной суспензии на предметном стекле. Препараты из эмбрионов окрашивали тем же способом, что и давленные препараты из семенников самцов.

Микроскопический анализ был проведен в Центре микроскопических исследований СО РАН на микроскопе AXIOSKOP 2 (Zeiss, ФРГ). Для регистрации и обработки микроизображений использовали CCD-камеру и программное обеспечение фирмы METASystems GmbH (ФРГ).

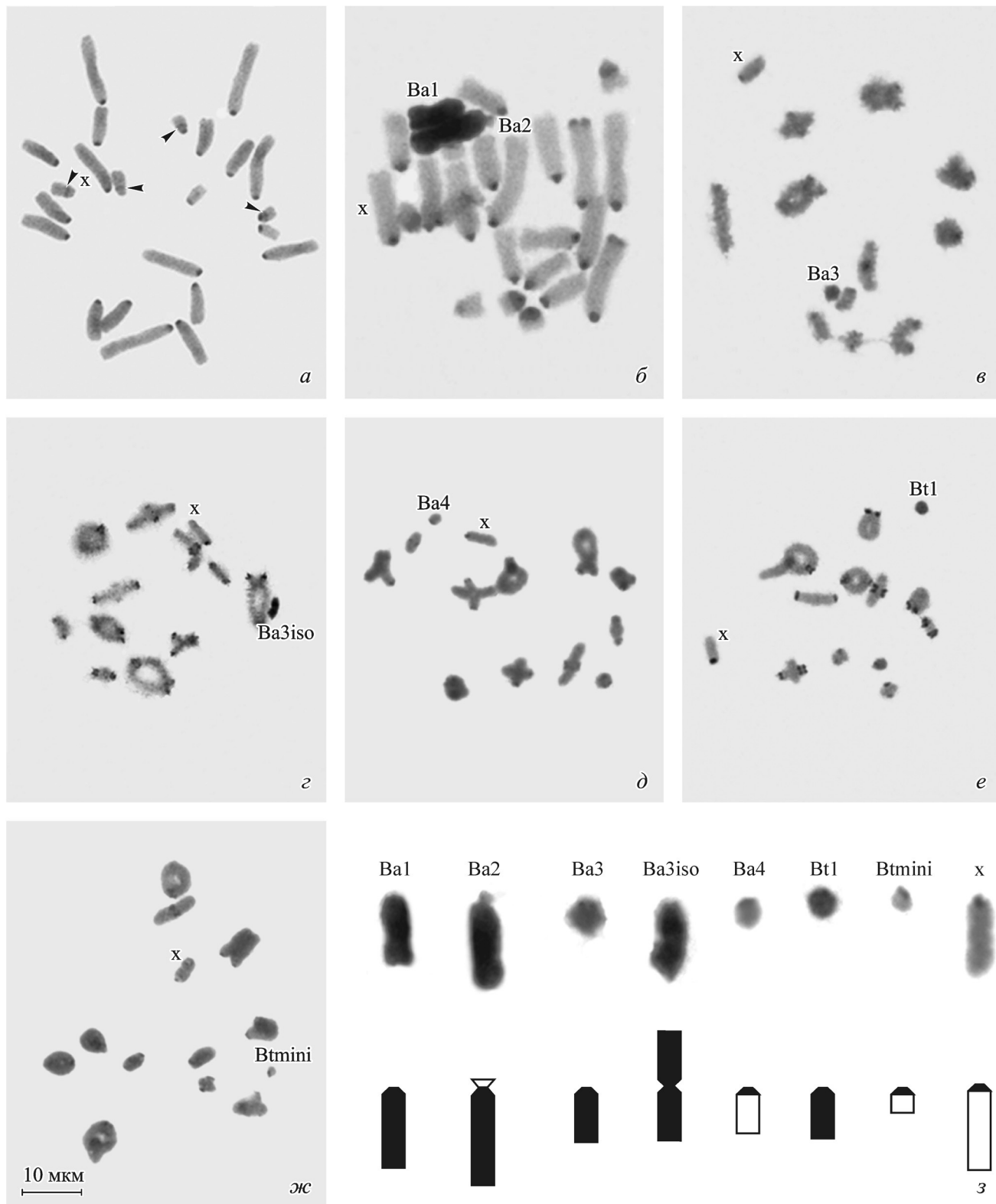
Результаты

Основной хромосомный набор у всех исследованных особей *E. plorans plorans* состоял из 23 (у самцов) и 24 (у самок) акроцентрических хромосом (определение пола X0 — самец/XX — самка) (см. рисунок, а). Кариотип состоит из двух пар относительно крупных (L_1 и L_2) аутосом, шести пар средних (M_3 — M_8) и трех пар мелких (S_9 — S_{11}) аутосом. Половая X-хромосома — самая крупная хромосома среднего размерного класса (см. рисунок, а). В прицентромерных районах всех хромосом набора находятся С-гетерохроматиновые белки. В интеркалярном районе двух пар самых мелких аутосом выявляется небольшой С-позитивный блок (см. рисунок, а).

В каждой из исследованных популяций были выявлены добавочные хромосомы. В соответствии с размерами, локализацией и величиной гетерохроматиновых и эухроматиновых районов было выделено 6 морфотипов добавочных хромосом. При классификации В-хромосом индексом «а» обозначены хромосомы, найденные в армянских популяциях, индексом «б» — в турецких популяциях. В соответствии с тем, что добавочные хромосомы в профазе мейоза у самца обладают некоторыми признаками полового унивалента (положительно гетеропикнотичны), при классификации мы сравнивали В-хромосомы с половой хромосомой.

В-хромосомы из популяций Армении были подразделены на 5 морфотипов. Va_1 — акроцентрическая добавочная хромосома среднего размерного класса, немного короче X-хромосомы. Эта хромосома целиком состоит из С-гетерохроматина (см. рисунок, б). Va_2 — субacroцентрическая добавочная хромосома, длинное плечо которой С-позитивно, а короткое плечо С-негативно. Ее длина несколько превышает длину половой хромосомы (см. рисунок, б). Va_3 -хромосома акроцентрическая, ее длина меньше, чем Va_1 , и составляет около $\frac{1}{2}$ длины X-хромосомы (см. рисунок, в). Va_{3iso} -хромосома — изо-вариант Va_3 -хромосомы (см. рисунок, з). Va_4 — акроцентрическая хромосома, по размеру она меньше, чем Va_3 . В прицентромерном районе этой хромосомы локализован мелкий С-позитивный блок, в то время как остальная часть этой хромосомы С-негативна (см. рисунок, д).

В популяциях Турции обнаружены два морфотипа В-хромосом, причем самый распространенный из них — Vt_1 — аналогичен Va_3 -морфотипу из Армении (см. рисунок, е). Кроме того, в одной из популяций был выявлен



Полиморфизм по добавочным хромосомам в исследованных популяциях *Euprepocnemis plorans*.

a — митотические хромосомы из эмбриона *E. plorans*; *головами стрелок* указаны интеркалярные С-позитивные районы в двух парах самых мелких аутосом. *б* — митотические хромосомы из эмбриона *E. plorans*; Ba1 и Ba2 — добавочные хромосомы первого и второго морфотипов. *в* — мейотические хромосомы *E. plorans* на стадии метафазы I; Ba3 — добавочная хромосома морфотипа 3. *г* — мейотические хромосомы *E. plorans*; Ba3iso — изо-вариант добавочной хромосомы морфотипа 3. *д* — мейотические хромосомы *E. plorans*; Ba4 — добавочная хромосома морфотипа 4. *е* — мейотические хромосомы *E. plorans*; Bt1 — добавочная хромосома из турецких популяций. *ж* — мейотические хромосомы *E. plorans*; Btmini — добавочная хромосома из турецких популяций; С-дифференциальная окраска хромосом; X — половая хромосома; фото *a—ж* выполнены в одинаковом масштабе. *з* — схема, отражающая относительные размеры и взаимное расположение С-позитивных и С-негативных районов добавочных хромосом и половой X-хромосомы.

Т а б л и ц а 1

Полиморфизм по В-хромосомам в армянских популяциях

Популяции	Общее число исследованных особей	Число особей из популяции без В-хромосом	Число особей из популяции с добавочными хромосомами										
			Va ₁	2Va ₁	3Va ₁	4Va ₁	Va ₂	Va ₁ + Va ₂	2Va ₁ + Va ₂	Va ₃	Va _{3iso}	2Va ₃	Va ₄
Аракс	45	17	13	5	0	0	6	3	2	0	0	0	0
Раздан	29	10	11	2	2	1	2	0	0	0	0	0	0
Мегри	56	31	0	0	0	0	0	0	0	21	1	2	1

Т а б л и ц а 2

Полиморфизм по В-хромосомам в турецких популяциях

Популяции	Общее число исследованных особей	Число особей из популяции без В-хромосом	Число особей из популяции с добавочными хромосомами			
			Vt ₃	2Vt ₃	3Vt ₃	Vt _{mini}
Аксу	30	21	8	0	0	1
Манавгат	25	11	11	2	1	0
Гоюнук	42	25	16	1	0	0
Богачай	73	53	12	8	0	0

очень редкий морфотип Vt_{mini}. Эта В-хромосома самая мелкая из обнаруженных нами. Ее размеры не дают возможности определить ее морфологию. По реакции на С-окраску она может считаться преимущественно эухроматиновой (см. рисунок, ж). Все выявленные типы добавочных хромосом стабильны в мейозе, межклеточной вариабельности в семенных фолликулах одного самца отмечено не было.

Частота встречаемости различных морфотипов В-хромосом и их комбинаций в клетках исследованных особей отражены в табл. 1, 2. Из данных табл. 1 видно, что добавочные хромосомы в изученных популяциях распределены неодинаково. В популяциях Аракс и Раздан отмечены только морфотипы Va₁ и Va₂. В обеих популяциях частота встречаемости Va₁-морфотипа выше, чем Va₂, и составляет 52 и 65 % от всех изученных особей против 19 и 8 % с Va₂ соответственно. Стоит отметить, что встречались особи, содержащие более одной добавочной хромосомы в кариотипе: в популяции Аракс 35 % (от особей, содержащих дополнительные хромосомы) и 28 % — в популяции Раздан. При этом во второй популяции это проявляется в сочетании разного количества В-хромосом одного морфотипа Va₁ (до четырех на клетку), а в популяции Аракс — в комбинации Va₂-морфотипа с одной или двумя Va₁ (табл. 1; см. рисунок, б).

Территориально обособленная от этих двух популяций популяция юга Армении дискретно отличается от них по типу В-хромосом и по доле особей с добавочными элементами набора: 47 % особей из этой популяции имели В-хромосомы. Подавляющее большинство найденных в популяции Мегри добавочных хромосом относилось к морфотипу Va₃ или к его изоварианту Va_{3iso} (табл. 1). При этом только 13 % особей из тех, в которых были добавочные элементы, содержали 2Va₃. Других сочетаний отмечено не было. В этой популяции отмечена единственная особь с добавочной хромосомой Va₄-морфотипа.

«Армянский» морфотип Va₃ (здесь обозначаемый как Vt₁) оказался широко распространенным также в изученных популяциях Средиземноморского побережья Турции с частотой от 27 (Аксу) до 56 (Манавгат) % в разных популяциях (табл. 2). В одной из турецких популяций (Аксу) была найдена единственная особь с добавочной хромосомой Vt_{mini}-морфотипа (табл. 2; см. рисунок, ж).

Итак, анализ кариотипов в некоторых ранее неизученных популяциях плавучей кобылки *E. plorans* показал, что хромосомный полиморфизм этого вида не связан с хромосомами основного набора (А-хромосомами), а только с добавочными хромосомами (В-хромосомами). В исследованных популяциях В-хромосомы всегда обнаруживаются с той или иной частотой. При этом Va₁- и Va₂-морфотипы распространены только в популяциях Раздан и Аракс. Морфотип Va₃ (=Vt₁) распространен в популяции Мегри (Южная Армения) и группе популяций, населяющих долины рек Средиземноморского побережья Турции. Эндемичный характер распространения морфотипов В-хромосом позволяет предполагать независимое происхождение и локальное распространение В-хромосом, что может быть связано с историческими особенностями формирования популяционной структуры этого вида.

Обсуждение

Открытие необычайно большого разнообразия В-хромосом у *E. plorans plorans* (Camacho et al., 1980; Lopez-Leon et al., 1993; Cabrero et al., 1997, 1999) сразу поставило ряд вопросов, ответ на которые невозможно получить без исследования популяций этого вида в разных частях ареала. Один из таких вопросов касается распространения различных морфотипов В-хромосом в популяциях разных подвидов плавучей кобылки. Следует при-

знать, что пока нет достоверного ответа на этот вопрос, так как подвиды *E. plorans ornatipes* (Walker), *E. plorans meridionalis* Uvarov и *E. plorans ibandana* Giglio-Tos, распространенные в Восточной, Центральной и Южной Африке, остаются практически неисследованными в этом плане. Имеющиеся отрывочные данные о цитогенетических особенностях популяций этого вида из Центральной Африки (John, Lewis, 1965) позволяют предполагать, что феномен исключительного полиморфизма по добавочным элементам генома связан только с номинативным подвидом *E. plorans plorans*. При этом обращает на себя внимание, что основные морфотипы В-хромосом, встречающиеся в популяциях с высокой частотой (Va_1 , Va_2 и Va_3 ; табл. 1, 2), отличаются от ранее изученных доминирующих В-хромосом в западнотеррасноморских популяциях (Марокко, Испания) особенностями гетерохроматинизации. Так, например, V_1 -морфотип в западнотеррасноморских популяциях представлен субакроцентриком с двумя приблизительно равными по размеру С-блоками в длинном плече, причем С-негативный дистальный регион значительно больше двух этих блоков в сумме. V_2 -морфотип отличается от V_1 меньшим размером С-негативного района, а акроцентрическая V_3 -хромосома состоит из большого прицентромержного С-позитивного района и почти равного ему дистального С-негативного (Lopez-Leon et al., 1993).

Выявленные нами морфотипы В-хромосом в восточнотеррасноморской части ареала плавучей кобылки были или целиком С-позитивны (морфотипы Va_1 , Va_2 , Va_{3iso} и Vt_1), или преимущественно состояли из С-позитивных районов (морфотип Va_2) (см. рисунок, б—г, е, з). Исключения представляют единичные хромосомы Va_4 и Vt_{mini} , содержащие С-негативные районы (см. рисунок, д, ж, з). Отличие наиболее распространенных морфотипов В-хромосом в восточнотеррасноморских популяциях от известных ранее морфотипов из западнотеррасноморской части ареала позволяет предполагать разный характер преобразований В-хромосом после их возникновения у плавучей кобылки в европейской и азиатской частях ее ареала.

Неизбежен следующий вопрос: почему именно популяции из средиземноморского региона, сформировавшие здесь подвид *E. plorans plorans*, оказались исключительно полиморфны по наличию добавочных хромосом? Ответ на этот вопрос следует искать, видимо, в экологических и исторических факторах формирования популяционной структуры вида в этих регионах.

При изучении популяций *E. plorans*, распространенных в долинах рек Верди и Гвадалхорсе (Гранада, Испания), было отмечено, что В-хромосомы имеют большую частоту в популяциях, проживающих в более благоприятных для жизни биотопах (Cabrerо et al., 1997). В этом исследовании за критерий жизненного оптимума принималось положение над уровнем моря, поскольку известно, что верхней границей распространения популяций вида является высота около 800 м над ур. м. Этот вывод в общем виде был подтвержден и при исследовании большого числа местонахождений вида в долинах рек Сегура, Бенамор, Мундо и Таибела (Cabrerо et al., 1997). Исследование этих популяций ясно показывает, что присутствие В-хромосом в особях резко уменьшается в биотопах, представляющих собой границы экологической толерантности вида. При этом оказалось, что среднее число В-хромосом негативно коррелирует и с высотой над уровнем моря, и с удаленностью от побережья (Cabrerо et al., 1997).

Все исследованные нами популяции были из «оптимальной зоны». Видимо, это обстоятельство и определило высокую частоту В-хромосом в исследованных нами популяциях (0.30—0.72 В-хромосомы на особь в турецких и 0.47—0.73 — в армянских). Во всяком случае, уровень полиморфизма по добавочным элементам хромосомного набора близок к таковому для испанских популяций, обитающих в оптимальных для этого вида биотопах (Cabrerо et al., 1997).

Вместе с тем оказалось, что распространение морфотипов В-хромосом и полиморфизм по этим хромосомам в достоверно изолированных группах популяций в Армении (Аракс и Раздан, с одной стороны, Мегри — с другой) имеет локальный характер, что позволяет судить об эндемичном происхождении определенных морфотипов В-хромосом в изолированных группах популяций. В исследованных популяциях Средиземноморского побережья Турции, не имеющих естественных границ и способных мигрировать на стадии имаго из одной долины реки бассейна Средиземного моря в другую в условиях низкогорного ландшафта побережья, эндемизма не обнаружено, во всех популяциях частота одного и того же морфотипа Vt_1 примерно одинакова. В данном случае мы не принимаем во внимание исключительно редкий морфотип Vt_{mini} (3 %).

На фоне выявленного эндемизма в становлении популяционного полиморфизма по В-хромосомам у *E. plorans* распространение общего морфотипа ($Va_3 = Vt_1$) в турецких популяциях и в одной из армянских популяций (Мегри) дает основание предполагать наличие зоогеографических связей между этими регионами.

Эндемический характер возникновения и распространения ряда морфотипов В-хромосом был отмечен ранее и для западнотеррасноморских популяций. На основании этого испанские исследователи выделили исходные типы В-хромосом (например, V_1 и V_2), присущие практически всем исследованным метапопуляциям, и производные, возникшие на основе этих исходных типов путем делеций, дупликаций, нерасхождения унивалентов в мейозе, тандемных и центрических слияний (номенклатура см.: Lopez-Leon et al., 1993). Путем сравнительного анализа исходных и производных морфотипов В-хромосом в испанских и марокканских популяциях была выяснена несомненная эволюционная связь основных морфотипов В-хромосом в этих метапопуляциях и как следствие был сделан вывод об историческом единстве формирования полиморфизма по В-хромосомам в этой части средиземноморского региона (Bakkali et al., 1999; Bakkali, Camacho, 2004). Впоследствии этот вывод был подтвержден и с помощью флуоресцентной *in situ*-гибридизации (FISH-анализ) повторенных последовательностей испанских и марокканских В-хромосом (Cabrerо et al., 2003b). Вместе с тем первая попытка проанализировать молекулярно-цитогенетическими методами степень гомологии повторенных последовательностей В-хромосом из западной части ареала (Испания) и восточной (единственная популяция из Дагестана) привела к результату, доказывающему независимое происхождение морфотипа В-хромосомы с Северного Кавказа от В-хромосом из Испании (Cabrerо et al., 2003a). Эти данные и полученные нами сведения о полиморфизме В-хромосом в закавказских популяциях и популяциях Средиземноморского побережья п-ова Малая Азия в ходе настоящей работы свидетельствуют о, вероятно, независимом происхождении этих В-хромосом от В-хро-

мосом западнотеррасноморского региона. Это предположение может быть основой для рабочей гипотезы, исследовательской мишенью которой является эволюция популяций плавучей кобылки и эволюция добавочных элементов в кариотипе особей из этих популяций.

Гипотеза базируется на известных палеогеографических реконструкциях средиземноморского региона, которые указывают на то, что до начала аридизации циркумсредиземноморского региона в плейстоцене (приблизительно 2.4 млн лет назад) климат был теплый и влажный (Steininger, Rögl, 1984), т. е. до начала многочисленных изменений климата в четвертичное время были оптимальные условия для расселения таких мезофильных насекомых-фитофагов, как, например, плавучая кобылка. Равнинный и среднегорный ландшафт с долинами не создавал непреодолимых географических барьеров при освоении новых территорий, в том числе и Европейского континента, неоднократно соединившегося сухопутным мостом с западной частью Северной Африки (Steininger, Rögl, 1984). С началом аридизации Северной Африки в четвертичное время и прежде всего ее центральной части гипотетическая исходная мегапопуляция *E. plorans* неизбежно должна была дифференцироваться. Конечный этап этой дифференциации — современное распространение этого вида, который образует поселения в Северной Африке только в западной части (Марокко и сопредельные территории), где сохранились относительно влажные долины при выходе рек бассейна Средиземного моря на подгорную равнину, и в восточной части — долине р. Нил и на Ближнем Востоке (Dirsh, 1958).

Можно предполагать, что на этапе широкого распространения плавучей кобылки в Северной Африке еще не была сформирована система полиморфизма по В-хромосомам, как и в популяциях (подвидах?) плавучей кобылки, обитающих ныне в остальной части Африки. В-хромосомы могли появиться в эпоху экологической дестабилизации популяционной структуры *E. plorans*, вызванной изменением климата. Образование западной и восточной областей распространения вида в Северной Африке и вероятное формирование в каждой из этих частей самостоятельной системы добавочных хромосом нашло отражение в последующей экспансии западной метапопуляции в Европу, а восточной — в Азию. В последнем случае распространение вида могло осуществляться по направлению: Синайский полуостров—Ближний Восток—Малая Азия, где и в настоящее время в долинных ландшафтах обитают популяции плавучей кобылки (Dirsh, 1958).

Проверке этой гипотезы будут посвящены наши дальнейшие исследования В-хромосом в популяциях плавучей кобылки, в том числе и молекулярно-цитогенетическими методами в рамках проекта президиума РАН «Биоразнообразии и динамика генофондов».

Работа выполнена при финансовой поддержке программы фундаментальных исследований президиума РАН «Биоразнообразии и динамика генофондов» (проект № 11.11).

Список литературы

Bakkali M., Camacho J. P. M. 2004. The B chromosome polymorphism of the grasshopper *Eyprepocnemis plorans* in northern Africa. III. Mutation rate of B chromosomes. *Heredity*. 92 : 428—433.

Bakkali M., Cabrero J., Lopez-Leon M. D., Perfectti F., Camacho J. P. M. 1999. The B chromosome polymorphism of the grasshopper *Eyprepocnemis plorans* in North Africa. I. B variants and frequency. *Heredity*. 83 : 428—434.

Bugrov A. G., Warchalowska-Sliwa E., Tatsuta H., Akimoto S. 2001. Chromosome polymorphism and C-banding variation of the brachypterous grasshopper *Podisma sapporensis* Shir. (Orthoptera, Acrididae) in Hokkaido, Northern Japan. *Folia bot. (Kraków)*. 49 : 137—152.

Bugrov A. G., Warchalowska-Sliwa E., Vysotskaya L. V. 1999. Karyotypic features of Eyprepocnemidinae grasshoppers from Russia and Central Asia with reference to the B chromosomes in *Eyprepocnemis plorans* (Charp.). *Folia bot.* 47 (3—4) : 97—104.

Cabrero J., Bakkali M., Bugrov A., Warchalowska-Sliwa E., Lopez-Leon M. D., Perfectti F., Camacho J. P. M. 2003a. Multiregional origin of B chromosomes in the grasshopper *Eyprepocnemis plorans*. *Chromosoma*. 112 : 207—211.

Cabrero J. M., Bugrov A., Warchalowska-Sliwa E., Lopez-Leon M. D., Perfectti F., Camacho J. P. M. 2003b. Comparative FISH analysis in five species of Eyprepocnemidinae grasshoppers. *Heredity*. 90 : 377—381.

Cabrero J. M., Lopez-Leon M. D., Bakkali M., Camacho J. P. M. 1999. Common origin of B chromosome variants in the grasshopper *Eyprepocnemis plorans*. *Heredity*. 83 : 425—439.

Cabrero J. M., Lopez-Leon M. D., Gomez R., Castro A. J., Martin-Algansa A., Camacho J. P. M. 1997. Geographical distribution of chromosomes in the grasshopper *Eyprepocnemis plorans*, along a river basin, is mainly shaped by non-selective historical events. *Chromosome Res.* 5 : 194—198.

Cabrero J., Perfectti F., Gomez R., Camacho J. P. M., Lopez-Leon M. D. 2003c. Population variation in the A chromosome distribution of satellite DNA and ribosomal DNA in the grasshopper *Eyprepocnemis plorans*. *Chromosome Res.* 11 : 375—381.

Camacho J. P. M., Cabrero J., Viseras E., Lopez-Leon M. D., Navas-Castillo J., Alche J. D. 1991. G-banding in two species of grasshoppers and its relationship to C, N and fluorescence banding techniques. *Genom.* 34 : 638—643.

Camacho J. P. M., Carballo A. R., Cabrero J. 1980. The B-chromosome system of the grasshopper *Eyprepocnemis plorans* subsp. *plorans* (Carpentier). *Chromosoma*. 80 : 163—176.

Camacho J. P. M., Sharbel F., Beukeboom L. W. 2000. B-chromosome evolution. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B355* : 163—178.

Dirsh V. M. 1958. Revision of the genus *Eyprepocnemis* Fieber, 1853 (Orthoptera, Acridoidea). *Proc. R. Ent. Soc. Lond.* 27 (Pt 3—4) : 33—46.

Henriques-Gil N., Santos J. L., Arana P. 1984. Evolution of a complex B-chromosome polymorphism in the grasshopper *Eyprepocnemis plorans*. *Chromosoma*. 89 : 290—293.

Hewitt G. M. 1979. Grasshoppers and Crickets. *Animal Cytogenetics*, 3. Insecta I. Borntreger. Berlin; Stuttgart.

John B. 1983. The role of chromosome change in the evolution of orthopteran insects. In: *Chromosomes in evolution of eucariotic groups*. Boca Raton, Florida: CRS Press, Inc. 1—110.

John B., Lewis K. R. 1965. Genetic speciation in the grasshopper *Eyprepocnemis plorans*. *Chromosoma*. 16 : 308—344.

Lopez-Leon M. D., Cabrero J., Pardo M. C., Viseras E., Camacho J. P. M., Santos J. L. 1993. Generating high variability of B chromosomes in *Eyprepocnemis plorans* (grasshopper). *The Genetical Society of Great Britain*. 71 : 352—362.

Steininger F. F., Rögl F. 1984. Paleogeography and palinspastic reconstruction of the Neogene of the Mediterranean and Paratethys. In: J. E. Dixon, A. N. F. Robertson (Eds.). *The geological evolution of Eastern Mediterranean*. Oxford, UK: The Geological Society, Blackwell Scientific. 659—688.

Sumner A. T. 1972. A simple technique for demonstrating centromeric heterochromatin. *Exp. Cell Res.* 75 : 304—306.

White M. J. D. 1973. *Animal cytology and evolution*. 3rd ed. London: Cambridge Univ. Press.

THE B CHROMOSOME POLYMORPHISM IN ARMENIAN AND TURKEY POPULATIONS
OF THE GRASSHOPPER *EYPREOCNEMIS PLORANS PLORANS* (CHARPENTIER)
(ORTHOPTERA, ACRIDIDAE, EYPREOCNEMIDINAE)

V. V. Dzyubenko,¹ G. A. Karagyan,² B. Çiplak,³ N. B. Rubtsov,⁴ A. G. Bugrov^{1, 5}

¹ Novosibirsk State University, Russia, ² Institute of Zoology, Armenian National Academy of Sciences, Erevan, Armenia. ³ Akdeniz University, Antalia, Turkey, ⁴ Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of RAS, and ⁵ Institute for Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of Novosibirsk, Russia; e-mail: bugrov@fen.nsu.ru

Karyotype analysis of the grasshopper *Eyprepocnemis plorans* samples derived from Armenian and Turkey populations was performed using C-banding technique. Chromosome polymorphism was associated only with B chromosomes that were revealed in all studied populations. Six new B chromosome morphotypes were described. Four morphotypes were found only in Armenian populations. One morphotype was revealed only in Turkey populations. One B chromosome morphotype was present in Armenian and Turkey populations. B chromosomes derived from Asian populations consisted mostly from C-positive regions. In some of the B chromosomes small C-negative regions were also registered. Morphotypes of the B chromosomes derived from Armenian and Turkey populations drastically differed from the B chromosomes described in the Iberian Peninsula and North African populations. In contrast to the B chromosomes from Armenian and Turkey populations the B chromosomes from Spain populations contained C-positive and C-negative regions alternated in their arms.

Key words: B chromosome, population, evolution, *Eyprepocnemis plorans*.