

## Цитогенетические особенности некоторых видов саранчовых семейства Pamphagidae из Марокко

### Cytogenetic features of some Pamphagidae grasshoppers from Morocco

О.Г. Булэу<sup>\*\*\*</sup>, И.Е. Джетыбаев<sup>\*\*\*</sup>, Д.П. Чобанов<sup>\*\*\*\*</sup>, А.Г. Бугров<sup>\*\*\*</sup>  
O.G. Buleu<sup>\*\*\*</sup>, I.E. Jetybaev<sup>\*\*\*</sup>, D.P. Chobanov<sup>\*\*\*\*</sup>, A.G. Bugrov<sup>\*\*\*</sup>

\* Институт систематики и экологии животных СО РАН, ул. Фрунзе 11, Новосибирск 630091 Россия. E-mail: bugrov04@yahoo.co.uk.

\* Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of Russian Academy of Sciences, Frunze Str. 11, Novosibirsk 630091 Russia.

\*\* Новосибирский государственный университет, ул. Пирогова 2, Новосибирск 630090 Россия. E-mail: bugrov@fen.nsu.ru.

\*\* Novosibirsk State University, Pirogova Str. 2, Novosibirsk 630090 Russia.

\*\*\* Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, пр. Ак. Лаврентьева 10, Новосибирск 630090 Россия.

\*\*\* Institute of Cytology and Genetics, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch, Ac. Lavrentieva Ave. 10, Novosibirsk 630090 Russia.

\*\*\*\* Институт биоразнообразия и экосистемных исследований Болгарской академии наук, бул. Цар Освободител 1, София 1000 Болгария.

\*\*\*\* Institute of Biodiversity and Ecosystem Research, Bulgarian Academy of Sciences, Tsar Osvobodotel Boul. 1, Sofia 1000 Bulgaria.

**Ключевые слова:** саранчовые Pamphagidae, С-дифференциальная окраска хромосом, флуоресцентная гибридизация ДНК *in situ*, теломерный повтор (TTAGG)<sub>n</sub>, 18S-рибосомная ДНК.

**Key words:** Pamphagidae grasshoppers, C-banding, FISH, telomeric repeats (TTAGG)<sub>n</sub>, 18S rDNA repeats.

**Резюме.** Впервые приведены сведения о числе и морфологии хромосом, расположении С-гетерохроматиновых районов, локализации кластеров теломерного повтора (TTAGG)<sub>n</sub> и рибосомной 18S-ДНК в кариотипах 5 видов саранчовых семейства Pamphagidae из Марокко: *Eunapiodes atlantis* (Chopard, 1943), *Paraemigus fortius* (Bolivar, 1907), *Euryptyrphes flexuosus* Uvarov, 1927 (триба Euryptyrphini), *Acinipe tubericollis* Werner, 1932, и *Pseudoglaulia terrea* (Bolivar, 1912) (триба Pamphagini). Все исследованные виды имеют кариотип, состоящий из 19(♂♂) и 20(♀♀) акроцентрических хромосом. Механизм определения пола — XO♂/XX♀. Автосомы могут быть сгруппированы в три размерных класса — крупные L<sub>1</sub>—L<sub>4</sub>, средние M<sub>5</sub>—M<sub>7</sub> и мелкие S<sub>8</sub> и S<sub>9</sub>. Половая X-хромосома акроцентрическая, среднего размерного класса.

У всех исследованных видов выявлены С-позитивные блоки в прицентромерных районах хромосом. В одной или двух парах самых мелких хромосом локализованы крупные теломерные блоки гетерохроматина. У *P. terrea* в одной мелкой паре автосом (S<sub>9</sub>), двух средних (M<sub>5</sub>, M<sub>6</sub>), и X-хромосоме выявлены мелкие интерстициальные С-блоки.

Флуоресцентная *in situ* гибридизация нуклеиновых кислот (FISH) теломерной ДНК-пробы показала, что у всех исследованных видов теломерные повторённые последовательности (TTAGG)<sub>n</sub> локализованы в терминальных районах всех хромосом набора. У *A. tubericollis* теломерные кластеры в первой большой паре автосом (L<sub>1</sub>) имеют больший размер по сравнению со всем остальными

ми хромосомами. Районы хромосом, обогащённые рибосомной ДНК, выявлены у всех исследованных видов. У *E. atlantis* и *A. tubericollis* кластеры рибосомной ДНК расположены в интерстициальном районе проксимальной части в двух больших парах (L<sub>3</sub>, L<sub>4</sub>) и в прицентромерном районе в пятой средней паре автосом (M<sub>3</sub>). У *P. fortius* и *E. flexuosus* районы рибосомной ДНК располагаются в интерстициальном районе проксимальной части в трёх больших парах автосом (L<sub>2</sub>, L<sub>3</sub>, L<sub>4</sub>) и прицентромерных районах в двух больших парах (L<sub>1</sub>, L<sub>2</sub>) и третьей средней паре автосом (M<sub>3</sub>). У *P. terrea* в теломерном, центромерном и интеркалярном районах крупной (L<sub>1</sub>) пары автосом локализованы три кластера рибосомной ДНК.

**Abstract.** New data on karyotypes of five species of Pamphagidae family from Morocco were reported. Three species — *Eunapiodes atlantis* (Chopard, 1943), *Paraemigus fortius* (Bolivar, 1907) and *Euryptyrphes flexuosus* Uvarov, 1927 belonged to Euryptyrphini tribe and two species — *Acinipe tubericollis* Werner, 1932, and *Pseudoglaulia terrea* (Bolivar, 1912) belonged to Pamphagini tribe.

Distribution of C-positive blocks, clusters of telomeric repeats (TTAGG)<sub>n</sub> and 18S rDNA were analyzed. Karyotype of all studied species consisted of 19(♂♂) and 20(♀♀) acrocentric chromosomes with XO♂/XX♀ sex determination system. Autosomes fell into three groups according to their size: large (L<sub>1</sub>—L<sub>4</sub>), medium sized (M<sub>5</sub>—M<sub>7</sub>), and small chromosomes (S<sub>8</sub>—S<sub>9</sub>). The X chromosome is medium sized acrocentric chromosome.

C-banding revealed three types of C-positive blocks – pericentric, interstitial and telomeric. In *E. atlantis* large pericentric C-blocks were observed on L<sub>1</sub>, L<sub>2</sub> and L<sub>3</sub> chromosomes, middle sized C-block was found on the L<sub>4</sub> chromosome and small sized pericentric C-blocks were observed on the rest of the autosomes and the X chromosome. Large telomeric C-band was observed on the In *P. fortius* middle sized pericentric C-positive blocks were observed on L<sub>1</sub>–L<sub>3</sub>, the remaining autosomes and the X chromosome had small sized pericentric C-blocks. Medium sized telomeric C-band was observed on the S<sub>8</sub> pair. In *E. flexuosus* middle sized C-blocks were observed on L<sub>3</sub>, S<sub>8</sub> and S<sub>9</sub> chromosomes and small sized C-blocks were observed on L<sub>1</sub>, L<sub>2</sub>, L<sub>4</sub>, M<sub>5</sub>–M<sub>7</sub> chromosomes and the X chromosome. In *A. tubericollis*, large C-bands were observed in the pericentric regions of L<sub>1</sub>–L<sub>4</sub> chromosomes, middle sized C-blocks were localized on the rest of the autosomes, and small sized C-band was found on the X chromosome. Large telomeric C-bands were observed on S<sub>9</sub> and M<sub>5</sub> chromosomes, and medium sized telomeric C-block was observed on the M<sub>6</sub> pair. In *P. terreæ* large C-bands were observed on L<sub>1</sub>–L<sub>4</sub> chromosomes, middle sized blocks were observed on M<sub>5</sub> and M<sub>6</sub> chromosomes and small C-bands were revealed on the rest of the autosomes and the X chromosome. Small interstitial C-bands were localized on M<sub>5</sub>, M<sub>6</sub>, S<sub>9</sub> and X chromosomes. Telomeric C-bands were found on the M<sub>7</sub> and S<sub>8</sub> pairs.

Fluorescent *in situ* hybridization (FISH) of telomeric probe revealed that these repeats localize only on termini of all chromosomes. The telomeric cluster on proximal termini of the L<sub>1</sub> chromosome of *A. tubericollis* is significantly larger than the rest of the telomeric clusters.

FISH of 18S rDNA probe revealed three clusters of rDNA in all studied species. In *E. atlantis* and *A. tubericollis* rDNA clusters were found in the proximal interstitial regions of L<sub>3</sub>, L<sub>4</sub> and the pericentric region of the M<sub>5</sub> chromosome. In *P. fortius* and *E. flexuosus* these clusters localized in the proximal interstitial regions of L<sub>2</sub>, L<sub>3</sub> and L<sub>4</sub> chromosomes, and 18S rDNA probe hybridized in the pericentric regions of L<sub>1</sub>, L<sub>2</sub> and M<sub>3</sub> chromosomes. In *P. terreæ* all three clusters localized on the same L<sub>2</sub> chromosome pair.

## Введение

К семейству Pamphagidae относится около 600 видов, обитающих преимущественно в горных, пустынных и полупустынных ландшафтах Африки, Европы и Азии [Uvarov, 1966]. Из Северной Африки описано свыше 90 видов, значительная часть из которых распространена в Марокко [Massa, 2013].

В цитогенетическом отношении саранчовые семейства Pamphagidae слабо изучены. До предпринятого нами исследования Pamphagidae России и сопредельных регионов были известны кариотипы около 50 видов этого семейства из Северной и Южной Африки, Европы и Азии [Granata, 1910; Chen, 1937; White, 1973; Alicata et al., 1976; Fossey, 1985; Camacho et al., 1981; Santos et al., 1983; Cabrero, et al., 1985; Mansueto, Vitturi, 1989; Vitturi et al., 1993; Warchałowska-Sliwa et al., 1994]. В цитированных выше работах отмечалась исключительная кариотипическая консервативность этой группы прямокрылых насекомых. Диплоидные наборы включали 19 (♂) и

20 (♀) акроцентрических хромосом. Определение пола XO♂/XX♀.

Линейная дифференциация хромосом на С-позитивные и С-негативные районы описана для единичных видов [Camacho et al., 1981; Santos et al., 1983; Warchałowska-Sliwa et al., 1994].

Позднее, наряду с типичными для Pamphagidae кариотипами были описаны хромосомные наборы, имеющие 18 хромосом, как у самцов, так и у самок. Такой набор хромосом возник в результате взаимной транслокации исходно акроцентрической X-хромосомы и крупной акроцентрической аутосомы. Это привело к образованию метацентрической neo-X-хромосомы. Непарная аутосома у самца становится гетерохромосомой (Y-хромосомой) с образованием neo-XY♂/neo-XX♀-механизма определения пола [Бугров, 1986 (Bugrov, 1986); Bugrov, 1996; Bugrov, Warchałowska-Sliwa, 1997; Bugrov, Grozeva, 1998; Bugrov et al., 2016]. Кроме того, были описаны кариотипы, в которых несколько пар хромосом (*Melanotmethis fuscipennis* Uv.) [Bugrov, Warchałowska-Sliwa, 1997] или даже все хромосомы (*Eremopeza festiva* (Sauss.), [Bugrov et al., 2016] — двуплечие. Эти факты позволяют опровергнуть мнение о Pamphagidae как группе, обладающей единодушными кариотипами, и делают необходимым более детальное исследование представителей этого семейства.

Недавно нами получен фиксированный материал для кариологического исследования нескольких видов саранчовых семейства Pamphagidae из Марокко. Данная статья посвящена их сравнительно-кариологическому исследованию. Для получения дополнительных маркёров линейной дифференцировки хромосом использован метод флуоресцентной *in situ* гибридизации нуклеиновых кислот (FISH). В качестве ДНК-проб был использован теломерный пентамер (TTAGG)<sub>n</sub> и 18S-повтор рибосомной ДНК.

## Материал и методы

Было исследовано 5 видов саранчовых. Три вида: *Eunapiodes atlantis* (Chopard, 1943), *Paraeumigus fortius* (Bolivar, 1907) и *Euryparryphes flexuosus* Uvarov, 1927 относятся к трибе Euryparryphini La Greca, 1993, два вида — *Acinipe tubericollis* Werner, 1932 и *Pseudoglauia terreæ* (Bolivar, 1912) к трибе Pamphagini Burmeister, 1840 семейства Pamphagidae из фауны Малого и Среднего Атласа (Марокко).

У отловленных самцов извлекались семенники и после гипотонии в 0,9 % растворе цитрата натрия в течение 20 мин при комнатной температуре их фиксировали 15 мин. в смеси ледяной уксусной кислоты и 96 % этанола (1:3). Фиксированный материал отмывали и хранили в 70 % этаноле. Давленые препараты готовили с помощью замораживания на брикете сухого льда или металлическом столике, охлаждённом в жидким азотом.

Препараты окрашивались по С-методу дифференциальной сегментации хромосом [Sumner, 1972] с некоторыми модификациями. Флуоресцентную гибридизацию нуклеиновых кислот *in situ* (FISH) проводили в соответствии с протоколом Д. Пинкеля [Pinkel et al., 1986] с небольшими модификациями [Rubtsov et al., 2000].

При описании кариотипов нами принятая классификация размерных классов хромосом Pamphagidae в соответствии с работой Хуана Педро Камачо с соавторами [Camacho et al., 1981]. Локализацию и относительные размеры блоков С-гетерохроматина определяли на основе ранее предложенной номенклатуры [King, John, 1980; Santos et al., 1983, Савгего et al., 1985].

Микроскопический анализ был проведён в Центре микроскопических исследований СО РАН на микроскопе AXIOSKOP 2 Plus (Zeiss, ФРГ). Для регистрации и обработки микроизображений использовали CCD-камеру и программное обеспечение «ISIS3» фирмы METASYSTEMS GmbH и AxioVision GmbH (Германия).

## Результаты

**C-дифференциальная окраска хромосом.** Все исследованные виды имеют стандартное для саранчовых семейства Pamphagidae число хромосом равное 19 у самца и 20 у самок с ♂X0♀XX определением пола. Кариотип состоит из четырех пар крупных аутосом ( $L_1-L_4$ ), четырёх пар средних ( $M_5-M_7$ ) и двух пар мелких аутосом ( $S_8-S_9$ ). Половая X-хромосома акроцентрическая, среднего размерного класса (рис. 1).

С помощью С-дифференциального окрашивания хромосом выяснено распределение блоков конститутивного (С-) гетерохроматина. В кариотипах всех исследованных видов все хромосомы имеют облигатный гетерохроматиновый блок в прицентромерном районе. Наряду с этим выявлены видоспецифические особенности размеров и положения С-позитивных высокоповторяющихся районов ДНК в хромосомах исследованных видов.

В кариотипе *E. atlantis* три большие пары аутосом ( $L_1, L_2, L_3$ ) имеют крупные прицентромерные районы гетерохроматина. В четвёртой паре аутосом ( $L_4$ ) прицентромерный блок среднего размера, все остальные аутосомы имеют мелкие С-позитивные блоки в прицентромерной части. В одной из мелких пар аутосом ( $S_9$ ) выявляются крупные теломерные блоки гетерохроматина. В прицентромерном районе X-хромосомы локализован мелкий блок гетерохроматина (рис. 1a).

В кариотипе *P. fortius* в больших парах аутосом ( $L_1-L_3$ ) локализованы прицентромерные блоки средней величины. Все остальные аутосомы и половая X-хромосома имеют мелкие прицентромерные С-позитивные блоки. В одной мелкой паре аутосом ( $S_8$ ) локализованы теломерные гетерохроматиновые блоки средней величины (рис. 1b).

В кариотипе *E. flexuosus* в одной большой паре ( $L_3$ ) и мелких парах аутосом ( $S_8-S_9$ ) прицентромерные С-блоки среднего размера. В остальных крупных ( $L_1, L_2, L_4$ ) и средних ( $M_5-M_7$ ) парах аутосом и X-хромосоме С-позитивные прицентромерные блоки мелкие (рис. 1c).

В хромосомном наборе *A. tubericollis* во всех больших парах аутосом ( $L_1-L_4$ ) локализованы крупные С-позитивные блоки. Все остальные аутосомы имеют гетерохроматиновый блок среднего размера. Прицентромерный С-блок в X-хромосоме мелкий. В одной средней паре аутосом ( $M_5$ ) и мелкой паре аутосом ( $S_9$ ) локализованы большие теломерные С-позитивные блоки. Одна пара аутосом  $M_6$  имеет теломерные гетерохроматиновые блоки среднего размера (рис. 1g).

В кариотипе *P. terrea* С-позитивные прицентромерные блоки крупные во всех больших парах ( $L_1-L_4$ ) аутосом. В двух парах средних аутосом ( $M_5, M_6$ ) прицентромерные блоки гетерохроматина среднего размера. Все остальные аутосомы и половая X-хромосома имеют мелкие прицентромерные С-блоки. В одной мелкой паре аутосом ( $S_9$ ), двух средних ( $M_5, M_6$ ), и X-хромосоме выявлены одиночные мелкие интеркалярные С-блоки. Мелкая ( $S_8$ ) и средняя ( $M_7$ ) пары аутосом имеют С-блоки среднего размерного класса (рис. 1h).

**Флуоресцентная гибридизация *in situ* (FISH).** Флуоресцентная гибридизация *in situ* (FISH) теломерной ДНК-пробы (TTAGG) саранчовых трибы Pamphagini показала, что у всех исследованных видов теломерные повторённые последовательности локализованы в терминальных районах всех хромосом набора (рис. 1d, e, f, i, j). В кариотипе *A. tubericollis* теломерные кластеры в первой большой паре аутосом ( $L_1$ ) имеют больший размер по сравнению с теломерными районами всех остальных хромосом этого вида (рис. 1i).

В хромосомных наборах *E. atlantis* и *A. tubericollis* кластеры рибосомной ДНК локализованы в интерстициальном районе проксимальной части хромосом в двух больших парах аутосом ( $L_3, L_4$ ) и в прицентромерном районе одной средней пары аутосом ( $M_5$ ) (рис. 1d, i).

У *P. fortius* и *E. flexuosus* районы, обогащённые рибосомной ДНК, располагаются в интерстициальном районе проксимальной части в трёх больших парах аутосом ( $L_2, L_3, L_4$ ), в прицентромерных районах двух больших пар ( $L_1, L_2$ ) и третьей средней паре аутосом ( $M_3$ ) (Рис. 1 e, f).

В кариотипе *P. terrea* кластеры рибосомной ДНК обнаружены только в одной большой паре аутосом ( $L_1$ ) (рис. 1j). При этом кластеры рибосомной ДНК локализованы в центромерном, интеркалярном и теломерном районах этой хромосомы (рис. 1k).

## Обсуждение

Исследованные нами кариотипы саранчовых семейства Pamphagidae из Марокко подтверждают, что

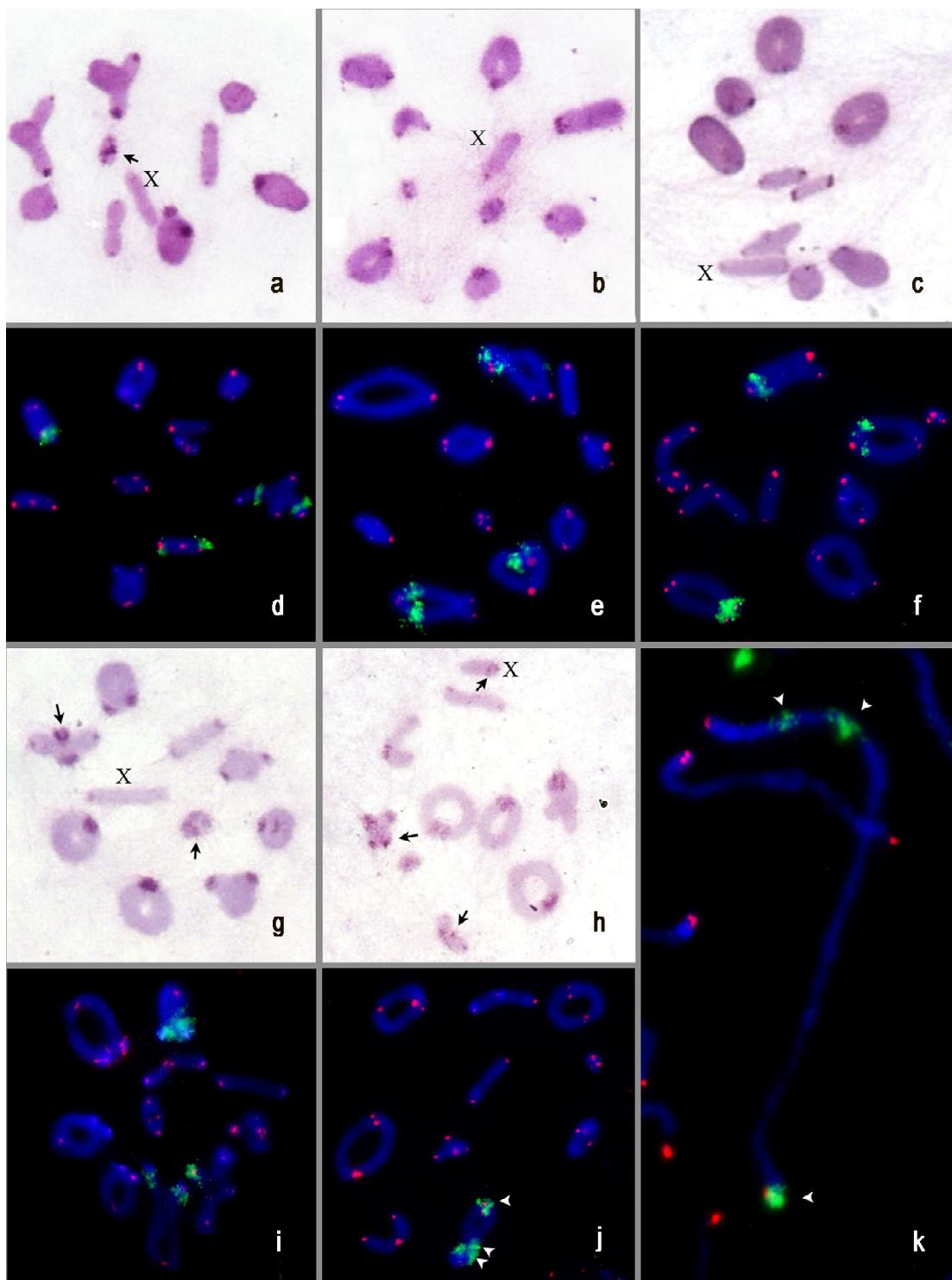


Рис. 1. С-дифференциальная окраска (а, б, с, г, х) и флуоресцентная гибридизация *in situ* 18S рибосомной (зелёный сигнал) и теломерной (TTAGG)<sub>n</sub> (красный сигнал) проб с хромосомами изученных видов (д, е, ф, и, ж, к). а, д — *Eunapiodes atlantis*; б, е — *Paraeumigus fortius*; с, ф — *Euryptyphes flexuosus*; г, и — *Acinipe tubericollis*; ж, ж, к — *Pseudoglauiia terrea*; к — слабоконденсированная L<sub>2</sub> хромосома *Pseudoglauiia terrea*. Стрелками указаны интеркалярные и теломерные С-позитивные блоки. Головками стрелок указаны кластеры 18S рибосомной ДНК.

Fig. 1. C banding (a, b, c, g, h) and fluorescent *in situ* hybridization of 18S rDNA (green) and (TTAGG)<sub>n</sub> (red) probes (d, e, f, i, j, k) with chromosomes of species studied. a, d — *Eunapiodes atlantis*; b, e — *Paraeumigus fortius*; c, f — *Euryptyphes flexuosus*; g, i — *Acinipe tubericollis*; h, j, k — *Pseudoglauiia terrea*; k — Prophase L<sub>2</sub> chromosome *Pseudoglauiia terrea*. Arrows indicate interstitial and telomeric C-bands. Arrowheads indicate clusters of 18S rDNA.

представители подсемейства Pamphaginae из трибы Pamphagini и Euryparyphini из Западного Средиземноморья обладают исключительно консервативным типом хромосомного набора, состоящим из 19 ( $\textcircled{O}\textcircled{O}$ ) и 20 ( $\textcircled{O}\textcircled{O}$ ) акроцентрических хромосом при определении пола  $\text{XO}^{\textcircled{O}}/\text{XX}^{\textcircled{O}}$ . Этот результат позволяет более обоснованно сделать предположение о том, что часть подсемейства Pamphaginae, а именно триба Nocarodeini ( $2n = 18$ , определение пола  $\text{XY}^{\textcircled{O}}/\text{XX}^{\textcircled{O}}$ ), распространённая в Западной Азии, Кавказе и Закавказье эволюционировала на основе производного от исходного типа хромосомного набора.

Данные о распределении С-гетерохроматина в хромосомах изученных нами видов в общих чертах совпадают с результатами исследования некоторых Pamphagidae из Испании [Camacho et al., 1981; Santos et al., 1983; Cabrero et al., 1985]. Различие в величине и локализации С-позитивных блоков у разных видов показывает, что дивергенция кариотипов в этой группе саранчовых связана не со структурными хромосомными перестройками, а с эволюцией повторённых последовательностей ДНК. Анализ локализации кластеров теломерной последовательности (TTAGG)<sub>n</sub> и последовательности 18S рибосомной ДНК с использованием метода флуоресцентной *in situ* гибридизации нуклеиновых кислот (FISH) показал, что теломерные повторённые последовательности очень консервативны и локализованы только в терминальных районах всех хромосом набора. В данном случае не выявлено перемещение этих молекулярных маркёров в иное положение. Этот факт свидетельствует об отсутствии структурных перестроек хромосом в эволюции кариотипов исследованной группы видов, в отличие, например, от изученных нами ранее саранчовых семейства Acrididae [Jetybayev et al., 2012]. Флуоресцентная гибридизация *in situ* (FISH) фрагмента рибосомной ДНК (18S повтор рибосомной ДНК-пробы) выявила специфику локализации этой пробы у саранчовых семейства Pamphagidae. У большинства исследованных нами видов кластеры рибосомной ДНК локализованы в двух или трёх парах аутосом, маркируя районы активного ядрышкового организатора (ЯОР). В кариотипе *P. terrea* кластеры рибосомной ДНК выявлены в центромерном, интеркалярном и теломерном районах самой крупной хромосомы в наборе. Ранее множественная локализация кластеров рибосомной ДНК на одной хромосоме была выявлена у некоторых Pamphagidae из Армении [Bugrov et al., 2016]. Следует особо подчеркнуть, что среди саранчовых множественная локализация кластеров рибосомной ДНК на одной хромосоме выявлена пока только у представителей семейства Pamphagidae. У другого, относительно хорошо изученного в цитогенетическом отношении, семейства собственно саранчовых Acrididae распространение этого молекулярного маркёра ограничено в основном одной–двумя парами хромосом в кариотипе. При этом не описано

случаев множественной локализации кластеров рибосомной ДНК на одной хромосоме [Cabrero, Camacho, 2008]. Возможно, выявленные отличия в локализации рибосомной ДНК у Pamphagidae и Acrididae содержат филогенетический сигнал, позволяющий подойти с молекулярно-цитогенетических позиций к решению проблемы происхождения модального кариотипа саранчовых семейства Pamphagidae.

## Благодарности

Авторы благодарят Dr. Beata Grzywacz (Institute of Systematics and Evolution Animals, Polish Academy of Sciences, Kraków, Poland) за помощь в полевых исследованиях в Марокко.

Работа поддержана грантом РФФИ (проект №15-04-04816-а).

## Литература

- Alicata P., Messina A., Oliveri S. 1976. Frequenza e distribuzione dei chiasmi in *Pamphagus marmoratus* Burm., *Acinipe calabra* (Costa) e *Ocneridia canonica* (Fish.) (Orthoptera: Pamphagidae) // Animalia. Vol.3. P. 171–193.
- Burgov A.G. 1986. Neo-XY sex-chromosome determination in grasshoppers *Asiotmethis heptapotamicus heptapotamicus* (Zub) and *Atrichomethis semenovi* (Zub) (Orthoptera, Pamphagidae) // Tsytobiologiya. Vol.28. No.1. P.117–119. [In Russian].
- Bugrov A.G. 1996. Karyotypes of the short-horned Orthopteran insects (Orthoptera, Caelifera) from Russia, Kazakhstan, Central Asia, and the Caucasus // Folia biologica (Krakow). Vol.44. Nos1–2. P.15–25.
- Bugrov A. G., Grozeva S. 1998. Neo-XY chromosome sex determination in four species of the pamphagid grasshoppers (Orthoptera, Acridoidea, Pamphagidae) from Bulgaria // Caryologia. Vol.51. No.2. P.115–121.
- Bugrov A.G., Warchałowska-Śliwa E. 1997. Chromosome numbers and C-banding patterns in some Pamphagidae grasshoppers (Orthoptera, Acrididae) from the Caucasus, Central Asia, and Transbaikalia // Folia biologica (Krakow). Vol.45. Nos3–4. P.133–138.
- Bugrov A.G., Jetybayev I.E., Karagyan G.H., Rubtsov N.B. 2016. Sex chromosome diversity in Armenian toad grasshoppers (Orthoptera, Acridoidea, Pamphagidae) // Comparative Cytogenetics. Vol.10. No.1. P.45–59.
- Cabrero J., Camacho J.P.M. 2008. Location and expression of ribosomal RNA genes in grasshoppers: Abundance of silent and cryptic loci // Chromosome Research. Vol.16. No.4. P.595–607.
- Cabrero J., Camacho J.P.M., Pascual F. 1985. Cytotaxonomic studies on pamphagids genus *Eumigus*. Detection of two chromosomal races in *E. monticola* (Rambur) (Insecta, Orthoptera) // Caryologia. Vol.38. No.1. P.1–12.
- Camacho J.P.M., Cabrero J., Viseras E. 1981. C-heterochromatin variation in the genus *Eumigus* (Orthoptera, Pamphagoidea) // Genetica. Vol.56. No.3. P.185–188.
- Castillo E.R.D., Bidau C.J., Martí D.A. 2010. Neo-sex chromosome diversity in neotropical melanopline grasshoppers (Melanoplinae, Acrididae) // Genetica. Vol.138. P.775–786.
- Fossey A. 1985. Cytogenetic research of the short-horned Orthoptera insect from South Africa. Dr Sci. Thesis, Pretoria University, Pretoria. 106 p.
- Jetybayev I.E., Bugrov A.G., Karamysheva T.V., Camacho J.P.M., Rubtsov N.B. 2012. Chromosomal localization of

- ribosomal and telomeric DNA provides new insights on the evolution of Gomphocerinae grasshoppers // Cytogenetic and Genome Research. Vol.138. No.1. P.36–45.
- Massa B. 2013. Pamphagidae (Orthoptera: Caelifera) of North Africa: key to genera and the annotated check-list of species // Zootaxa. Vol.3700. No.3. P.435–475.
- Pinkel D., Straume T., Gray J.W. 1986. Cytogeontical analysis using quantitative, high sensitivity, fluorescence hybridizathion // Proceedings of the National Academy of Sciences. Vol.83. P.2934–2938.
- King M., John B. 1980. Regularities and restrictions governing C-band variation in acridoid grasshoppers // Chromosoma. Vol.76. No.2. P.123–150.
- Rubtsov N.B., Karamisheva T.V., Astakhova N.M., Liehr T., Claussen U., Zhdanova N.S. 2000. Zoo-FISH with region-specific paints for mink chromosome 5q: delineation of inter-and intrachromosomal rearrangements in human, pig, and fox // Cytogenetic and Genome Research. Vol.90. Nos3–4. P.268–270.
- Santos J.L., Arana P., Giraldez R. 1983. Chromosome C-banding patterns in Spanish Acridoidea // Genetica. Vol.61. No.1. P.65–74.
- Sumner A.T. 1972. A simple technique for demonstrating centromeric heterochromatin // Experimental Cell Research. Vol.75. P.304–306.
- Uvarov B.P. 1966. Grasshoppers and locusts. A handbook of general acridology // Cambridge: The Cambridge University Press. Vol.1. P.481.
- Vitturi R., Lannino A., Mansueti C., Mansueti V., Stella M. 2008. Silver-negative NORs in *Pamphagus ortolaniae* (Orthoptera: Pamphagidae) // European Journal of Entomology. Vol.105. P.35–39.
- Warchałowska-Śliwa E., Maryńska-Nadachowska A., Massa B. 1994. Some new data on C-bands and NORs in three species of Pamphagidae (Orthoptera) // Folia biologica (Krakow). Vol.42. P. 13–18.
- White M.J.D. 1973. Animal Cytology and Evolution. London. The Cambridge University Press. 961 p.

Поступила в редакцию 1.12.2015