

**ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР РАН**



УТВЕРЖДАЮ

**Председатель СПбНЦ РАН
Академик Ж.И. Алферов**

О Т Ч Е Т

по Государственному заданию СПбНЦ РАН в 2014–2015 гг.

по теме № 79:

**«Дивергенция генетического материала в эволюции
филогенетических ветвей эукариот»**

Научный руководитель
академик РАН С.Г. Инге-Вечтомов

Санкт-Петербург

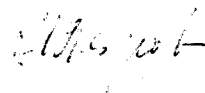
2015

Список исполнителей

В.Г. Кузнецова, гл. науч. сотр., зав. отд. кариосистематики, дбн, профессор,
ЗИН РАН, СПБНЦ РАН



Н.А. Петрова, вед. научн. сотр., дбн, ЗИН РАН



Н.В. Голуб, ст. науч. сотр., кбн, ЗИН РАН



С.В. Жиров, ст. науч. сотр., кбн, ЗИН РАН



Л.А. Джапаридзе, ст. науч. сотр., кбн, СПБНЦ РАН



СОДЕРЖАНИЕ

РЕФЕРАТ	4 стр.
ВВЕДЕНИЕ	5 стр.
ОСНОВНАЯ ЧАСТЬ	
1. Макро- и микроэволюционные преобразования генетического материала на разных иерархических уровнях.....	7 стр.
2. Дивергенция генома за счет перестроек и/или полиплоидизации генетического материала.....	9 стр.
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	10 стр.
Список использованных источников	14 стр.
Приложение (рис.)	16 стр.

Реферат

Объем отчета: 16 стр., иллюстраций - 1, таблиц - 0, приложений - 1, количество использованных источников – 5.

Изучение преобразований генетического материала на хромосомном и геномном уровнях были исследованы представители нескольких высших таксонов насекомых, в том числе псиллиды (отряд Homoptera), клопы (отряд Heteroptera), сеноеды (отряд Psocoptera), мантофазматиды (отряд Mantophasmatodea) и хирономиды (отряд Diptera). Использовались методы классической и молекулярной цитогенетики. Получены новые (Mantophasmatodea) и уточненные (Diptera) данные о тонком строении хромосом; получены данные о числах хромосом и хромосомных механизмах определения пола (Psocoptera, Homoptera, Heteroptera, Mantophasmatodea, Diptera), об особенностях мейоза (Homoptera, Heteroptera, Mantophasmatodea), распределении кластеров рибосомных генов и теломерных последовательностях ДНК (Psocoptera, Homoptera, Heteroptera, Mantophasmatodea). В исследование были вовлечены в общей сложности более 40 видов насекомых.

Ключевые слова: Кариотип, цитогенетика, кариосистематика, FISH, теломерные последовательности, рибосомные гены, систематика, митохондриальная ДНК, ядерная ДНК, молекулярно-цитогенетические маркеры.

Введение

Актуальность. Современные подходы к мониторингу и сохранению биоразнообразия с неизбежностью требуют объединения традиционных направлений, накопивших огромный опыт отражения разнообразия классическими методами, с бурно развивающимися подходами к описанию биоразнообразия с помощью молекулярных маркеров. Сегодня без применения последних уже практически невозможно представить дальнейшее развитие таких областей знания как систематика, популяционная экология, филогенетика. Изучение биологического разнообразия является фундаментальной научной проблемой, решение которой реализуется в рамках комплекса таксономических, морфологических, цитогенетических и молекулярно-генетических исследований и обеспечивает прогресс по всему спектру биологических наук.

Приоритетная фундаментальная проблема эволюционной биологии – изучение организации и эволюции геномов. В рамках этой проблемы методами классической цитогенетики (рутинное окрашивание и различные типы хромосомного бэндинга), а также методами молекулярной цитогенетики (FISH) и методами молекулярно-генетического анализа решаются две основные задачи: (1) изучение организации и механизмов эволюции геномов у насекомых из отрядов, представляющих неродственные филогенетические ветви, в контексте систематики и филогении; (2) изучение голокинетических хромосом («голокинетический синдром»), их структуры, особенностей поведения в клеточных циклах (в митозе и мейозе) и преобразований в эволюции. Обе эти задачи могут успешно решаться на модельных группах насекомых, таких как псиллиды (Homoptera, Psylloidea), клопы (Heteroptera) и сеноеды (Psocoptera). Перечисленные таксоны являются объектами многолетнего изучения нашей исследовательской группы.

Другим важным направлением исследования является изучение хромосомного полиморфизма в популяциях насекомых, обитающих в условиях антропогенного воздействия. Идеальным модельным объектом для таких исследований являются хирономиды (Diptera, Chironomidae), обитающие в водоемах, загрязненных радиацией и солями тяжелых металлов.

Представители всех перечисленных выше групп были вовлечены в настоящее исследование, цель которого заключалась в изучении различных типов изменений генетического материала на хромосомном и геномном уровнях в различных таксономических группах организмов, претерпевших эволюционную дивергенцию в разные периоды эволюции.

Новизна. Новизна исследований заключается, прежде всего, 1) в уточнении филогении и на основе этого пересмотра системы в ряде таксонов, 2) в создании новой уникальной коллекции тканей и ДНК, связанной с основной фондовой коллекцией ЗИН РАН и рядом других фондовых хранилищ и 3) в принципиально новом подходе к выбору молекулярного маркера, адекватному таксономическому уровню группы, биоразнообразию и филогения которой исследуется. Последний подход остается практически не разработанным в мировой литературе, посвященной данному направлению исследований.

Модельные объекты исследования – 5 отрядов насекомых: Mantophasmatodea (мантофазматиды), Psocoptera (сеноеды), Homoptera (псиллиды), Heteroptera (клопы) и Diptera (хириномиды).

Основная цель проекта – Таксономический и филогенетический анализ преобразований генетического материала на хромосомном и геномном уровнях в различных таксономических группах насекомых, претерпевших эволюционную дивергенцию в разные периоды эволюции.

Основные задачи исследования заключались в том, чтобы охарактеризовать:

1. Комбинированное использование цито-молекулярных и цитогенетических признаков в исследованиях по систематике и/или филогенетике разных групп насекомых;
2. Использование молекулярных зондов и методов флуоресцентной гибридизации *in situ* (FISH) для создания цитогенетических маркеров и картирования хромосом с целью последующего применения этих результатов в таксономических, филогенетических и эволюционных исследованиях.
3. Изучение молекулярной структуры хромосом с использованием FISH. В частности, этот подход был использован для выявления кластеров рибосомальных генов и повторяющихся нуклеотидных последовательностей (мотивов) теломерной ДНК в кариотипах изучаемых групп насекомых.

Методология проведения работы:

Использовали методы классической цитогенетики (рутинное окрашивание, AgNOR- и C-бэндинг), метод молекулярной цитогенетики (FISH) с 18S рибосомной и TTAGG теломерной пробами, молекулярно-генетические методы (анализ последовательностей митохондриальных и ядерных генов).

ОСНОВНАЯ ЧАСТЬ

1. Макро- и микроэволюционные преобразования генетического материала на разных иерархических уровнях

Объединение классических методов таксономических исследований и сбора материала для молекулярно-генетического анализа и мониторинга биоразнообразия, можно считать главным направлением в разработке стратегии сохранения биоразнообразия как в настоящее время, так и в долгосрочной перспективе. Сегодня уже невозможно представить дальнейшее развитие таких дисциплин как систематика и филогенетика, экология и популяционная биология без применения молекулярных методов. Однако, широкое увлечение молекулярными методами привело к смещению оценок и часто однобокой трактовке полученных результатов. Сегодня как никогда важно учесть накопленный классическими дисциплинами опыт и применить сбалансированный подход с учетом данных новейших методик.

Псиллиды (Homoptera, Psylloidea)

На материале голарктического вида *Cacopsylla myrtilli* продолжалось многолетнее изучение географического партеногенеза (Labina, Kuznetsova, Nokkala, 2008; Nokkala, Kuznetsova et al., 2012, 2013). В Норвегии, Швеции, Финляндии и на северо-западе России партеногенетические популяции *C. myrtilli* представлены апомиктическими триплоидными самками с $2n=3X=39$ (36A+XXX) и единичными самцами, которые в популяциях из северной Финляндии и региона Белого моря имеют нормальный хиазматический мейоз, в то время как в популяциях из Норвегии и северной Швеции - абберантный мейоз, завершающийся образованием диплоидных спермиев. Нами были изучены популяции (северо-запад Европы, 830 м - 1080 м н.у.м.) с мейотически дефектными самцами, не способными продуцировать диплоидное потомство, в результате чего партеногенез в этих популяциях является облигатным. Исследование проводилось с использованием хромосомного анализа и секвенирования фрагмента длиной 638 bp мт гена COI. Хромосомный анализ выявил факт, ранее не известный не только для *C. myrtilli*, но и в целом для партеногенетических популяций и видов - в партеногенетических популяциях *C. myrtilli* имеются не только триплоидные партеногенетические самки и редкие диплоидные самцы, но также и диплоидные самки. Диплоидные самки и самцы встречаются с одинаковой частотой (11%), при этом их пропорция достоверно увеличивается с высотой, что соответствует правилу географического партеногенеза. Показано, что самцы спариваются не только с диплоидными, но также с

партеногенетическими самками, на что указывает наличие спермиев в их сперматеках. Самцы имеют аберрантный мейоз (биваленты не образуются). Полученные данные позволили сделать вывод, что диплоидные особи отрождаются партеногенетическими самками в каждом поколении (возврат от апомиктического партеногенеза к диплоидии), что подтверждено также идентичными COI гаплотипами, найденными у партеногенетических самок и у самцов. Таким образом, самцы не оказывают влияния на генетическую структуру изученных популяций, которые являются облигатно партеногенетическими. **(Опубликована статья; Исполнитель: В.Г. Кузнецова)**

Клопы (Heteroptera).

Изучены кариотипы 10 видов семейства Tingidae (кружевницы) методом рутинного окрашивания и 4 видов - методом FISH с 18S рибосомной и TTAGG теломерной пробами. Впервые получены данные о числе хромосом, хромосомном механизме определения пола, особенностях мейоза, особенностях расхождения половых хромосом в мейозе. Полученные данные подтверждают кариотипический консерватизм Tingidae – изученные виды показали кариотип с $2n = 12 + XY$ (у самцов), хиазматический мейоз и пре-редукцию половых хромосом. Впервые для семейства Tingidae методом FISH получены данные о распределении кластеров рибосомальных генов и нуклеотидном составе теломер хромосом. Было показано, что виды с одинаковым числом хромосом имеют дифференциальные отличия по цито-молекулярным признакам. Так, у *T. crispata* и у *A. femorale* кластеры рибосомальных генов выявляются в половых хромосомах, тогда как у *T. cardui* и *E. testacea* – в одном из среднеразмерных бивалентов. Отсутствие мотива (TTAGG) $_n$ у Tingidae представляет собой апоморфное состояние этого признака, которое они разделяют со всеми остальными клопами инфраотряда Cimicomorpha. **(Опубликована статья и тезисы доклада; Исполнители: Н.В. Голуб и В.Г. Кузнецова)**

Сеноеды (Psocoptera)

Методами рутинного окрашивания и методами FISH с 18S рибосомной и TTAGG теломерной пробами изучены кариотипы 8 видов семейств Psocidae, Lachesillidae, Caeciliusidae. Получены данные о числе хромосом, хромосомных механизмах определения пола, молекулярном составе теломер и локализации в хромосомах кластеров рибосомной ДНК.

Исследована фауна сеноедов Южного Урала. 20 видов, 12 родов и 4 семейства указаны впервые для Южного Урала. 2 вида впервые отмечены для фауны России. **(Опубликована статья; Исполнитель: Н.В. Голуб)**

Мантофазматиды (Mantophasmatodea)

Изучен южно-африканский вид *Karooophasma biedouwense* (Austrophasmatidae) из недавно описанного отряда Mantophasmatodea. Представления о положении в системе и родственных связях отряда с другими отрядами Polyneoptera противоречивы, но большинство признаков поддерживают монофилетическую группу Mantophasmatodea + Grylloblattodea (= Notoptera) как одну из крупных ветвей «низших» Neoptera. В настоящее время в составе Mantophasmatodea насчитывается 19 современных валидных видов. Мы получили первые цитогенетические данные для этого отряда. Методом С-бэндинга в хромосомах *K. biedouwense* были выявлены крупные блоки гетерохроматина, локализованные исключительно в районе центромер. Таким образом, было установлено, что хромосомы мантофазматид являются моноцентрическими. Самцы *K. biedouwense* имеют $2n = 13$ и систему половых хромосом X(0), все хромосомы двуплечие (FN = 26). В результате использования метода FISH с рибосомальными (18S rDNA) и теломерными пробами мы показали, что в геноме *K. biedouwense* имеются множественные рибосомальные кластеры, при этом один наиболее крупный находится в самой крупной паре аутосом. Было показано также, что вид (предположительно, мантофазматиды в целом) разделяют наиболее характерную для насекомых и предположительно анцестральную для них структуру теломер, которые состоят из TTAGG повторов. Полученные данные не дали надежной информации о родственных связях мантофазматид. Единственным исключением, возможно, является низкое число хромосом, которое изученный вид разделяет среди «моноцентрических» отрядов Polyneoptera только с прямокрылыми насекомыми (Orthoptera) надсемейств Acridoidea, Grylloidea и Gryllacridoidea. (Опубликована статья; Исполнитель: В.Г. Кузнецова)

2. Дивергенция генома за счет перестроек и/или полиплоидизации генетического материала

Цель работы заключалась в изучении кариотипов и хромосомном картировании рибосомных генов и теломерных последовательностей ДНК у модельных представителей каждого отряда и использовании хромосомных маркеров для разработки системы и изучения эволюции таксонов насекомых разного ранга.

В работе использовали методы классической цитогенетики (разные типы хромосомного бэндинга), методы молекулярной цитогенетики (FISH и GISH) и методы молекулярной филогенетики (анализ последовательностей митохондриальных и ядерных генов).

За отчетный период изучены кариотипы 54 видов насекомых из перечисленных выше отрядов, представляющих три крупных подразделения класса Insecta – Polyneoptera

(мантофазматиды), *Paraneoptera* (сеноеды, пухоеды, вши, цикадовые, псиллиды, кокциды, клопы и пелоридииды) и *Oligoneoptera* (муравьиные львы, аскалафы, бабочки, хирономиды и и перепончатокрылые). Хромосомы недавно описанного отряда *Mantophasmatodea* (мантофазматиды) и энigmatического подотряда *Coleorrhyncha* (пелоридиид) описаны впервые. Показано, что по цитогенетическим особенностям мантофазматиды близки к ортоптероидному комплексу семейства (*Orthopteroidea*), а колеоринхи – к отряду *Heteroptera* (полужесткокрылые насекомые). У цикадовых получены первые данные для семейства *Myerslopiidae*, которое по признакам кариотипа сближаются с цикаделлоидами (*Cicadelloidea*). Разработаны и опубликованы в виде коллективной монографии протоколы FISH, которые были успешно использованы для изучения молекулярной структуры теломер и картирования рибосомных генов на хромосомах модельных представителей каждого отряда. Показано, что представители трех основных филогенетических ветвей паразитических перепончатокрылых (*Ichneumonoidea*, *Chalcidoidea* и *Cynipoidea*) утратили теломерный повтор TTAGG, характерный для большинства изученных до настоящего времени перепончатокрылых и рассматриваемый как анцестральный для насекомых и для членистоногих животных в целом. У чешуекрылых, с использованием методов филогеографии и цитогенетики изучена эволюционная история голубянки *Agrodiaetus ripartii* (*Lycaenidae*) в Центральной Европе. Показана роль Балканского рефугиума как центра, из которого в послеледниковое время происходило расселение бабочек. Опровергнута гипотеза об антропогенном происхождении современных популяций *A. ripartii* Восточной Европы. Проведен молекулярно-филогенетический анализ бабочек-толстоголовок рода *Spialia*. Получены новые данные по кариотипам семейств *Lycaenidae*, *Pieridae* и подсемейства *Ithomiinae* (*Nymphalidae*). У сеноедов проводилась цитогенетическая обработка сборов из Башкортостана, а у пухоедов – из Московской области. У хирономид *Chironomus riparius* и *Ch. piger* из армянской популяции выявлены межвидовые гибриды. Показано, что в результате возвратных скрещиваний хромосомы первого вида замещаются хромосомами второго вида, при этом у гибридов второго поколения третья пара хромосома унаследована от *Ch. riparius*, а 7 других хромосом – от *Ch. piger*.

Основное направление исследований - изучение сравнительной цитогенетики насекомых, представляющих почти все крупные подразделения класса *Insecta*. Нами впервые разработаны и опубликованы в виде коллективной монографии [1] оригинальные протоколы флюоресцентной гибридизации ДНК *in situ* (метод FISH) для картирования на хромосомах рибосомных генов и теломерных последовательностей ДНК. Проведено физическое (хромосомное) картирование геномов у представителей всех основных

отрядов насекомых. Для большинства групп такие данные получены впервые. Впервые для насекомых адаптирован метод геномной гибридизации ДНК (GISH), позволяющий выявлять случаи межвидовой гибридизации в природе. По молекулярным данным построены филогении нескольких таксонов чешуекрылых, равнокрылых и полужесткокрылых насекомых.

Цель работы заключалась в изучении кариотипов и хромосомном картировании рибосомных генов и теломерных последовательностей ДНК у модельных представителей каждого отряда и использовании хромосомных маркеров для разработки системы и изучения эволюции таксонов насекомых разного ранга.

В работе использовали методы классической цитогенетики (разные типы хромосомного бэндинга), методы молекулярной цитогенетики (FISH и GISH) и методы молекулярной филогенетики (анализ последовательностей митохондриальных и ядерных генов).

За отчетный период изучены кариотипы 54 видов насекомых из перечисленных выше отрядов, представляющих три крупных подразделения класса Insecta – Polyneoptera (мантофазматиды), Paraneoptera (сеноеды, пухоеды, вши, цикадовые, псиллиды, кокциды, клопы и пелоридииды) и Oligoneoptera (муравьиные львы, аскалафы, бабочки, хирономиды и перепончатокрылые). Хромосомы недавно описанного отряда Mantophasmatodea (мантофазматиды) и энigmatического подотряда Coleorrhyncha (пелоридиид) описаны впервые. Показано, что по цитогенетическим особенностям мантофазматиды близки к ортоптеронидному комплексу семейства (Orthopteroidea), а колеоринхи – к отряду Heteroptera (полужесткокрылые насекомые). У цикадовых получены первые данные для семейства Myerslopiidae, которое по признакам кариотипа сближаются с цикаделлоидами (Cicadelloidea). Разработаны и опубликованы в виде коллективной монографии протоколы FISH (Рис.8), которые были успешно использованы для изучения молекулярной структуры теломер и картирования рибосомных генов на хромосомах модельных представителей каждого отряда. Показано, что представители трех основных филогенетических ветвей паразитических перепончатокрылых (Ichneumonoidea, Chalcidoidea и Cynipoidea) утратили теломерный повтор TTAGG, характерный для большинства изученных до настоящего времени перепончатокрылых и рассматриваемый как анцестральный для насекомых и для членистоногих животных в целом. У чешуекрылых, с использованием методов филогеографии и цитогенетики изучена эволюционная история голубянки *Agrodiaetus ripartii* (Lycaenidae) в Центральной Европе. Показана роль Балканского рефугиума как центра, из которого в послеледниковое время происходило расселение бабочек. Опровергнута гипотеза об антропогенном происхождении современных популяций *A. ripartii* Восточной Европы. Проведен

молекулярно-филогенетический анализ бабочек-толстоголовок рода *Spialia*. Получены новые данные по кариотипам семейств Lycaenidae, Pieridae и подсемейства Ithomiinae (Nymphalidae). У сеноедов проводилась цитогенетическая обработка сборов из Башкортостана, а у пухоедов – из Московской области. У хирономид *Chironomus girarius* и *Ch. piger* из армянской популяции выявлены межвидовые гибриды. Показано, что в результате возвратных скрещиваний хромосомы первого вида замещаются хромосомами второго вида, при этом у гибридов второго поколения третья пара хромосома унаследована от *Ch. girarius*, а 7 других хромосом – от *Ch. piger*.

Основное направление исследований - изучение сравнительной цитогенетики насекомых, представляющих почти все крупные подразделения класса Insecta. Нами впервые разработаны и опубликованы в виде коллективной монографии [1] оригинальные протоколы флюоресцентной гибридизации ДНК *in situ* (метод FISH) для картирования на хромосомах рибосомных генов и теломерных последовательностей ДНК. Проведено физическое (хромосомное) картирование геномов у представителей всех основных отрядов насекомых. Для большинства групп такие данные получены впервые. Впервые для насекомых адаптирован метод геномной гибридизации ДНК (GISH), позволяющий выявлять случаи межвидовой гибридизации в природе. По молекулярным данным построены филогении нескольких таксонов чешуекрылых, равнокрылых и полужесткокрылых насекомых.

Хирономиды (Diptera: Chironomidae)

Методами рутинной ацетоорсеиновой окраски и модифицированной методики приготовления давленных препаратов сделан хромосомный анализ африканских популяций ангидробиотического *Polypedilum vanderplanki*, важного объекта в исследованиях анабиоза. Выявлены цитогенетические различия между популяциями, обитающими по разные стороны экватора, которые носят видовой характер и поддерживаются литературными данными морфологических и молекулярных исследований (Опубликована статья: Исполнители: Н.А. Петрова, С.В. Жиров)

Впервые описаны кариотипы *Nilothauma sasai* ($2n = 8+B$), *Demicryptochironomus gr. vulneratus* ($2n = 6$) и *Polypedilum (Uresipedilum) gr. cultellatum* ($2n = 8$) из водоемов о. Кунашир (Курильская гряда). Род *Nilothauma* цитогенетически изучается впервые. У *Nilothauma sasai* в кариотипе обнаружены В-хромосомы сложной структуры. *Polypedilum (Uresipedilum) gr. cultellatum* оказался единственным обитателем водоема, питаемого гидротермальными водами (Рис. 1) . (Опубликована статья; Исполнители: С.В. Жиров, Н.А. Петрова)

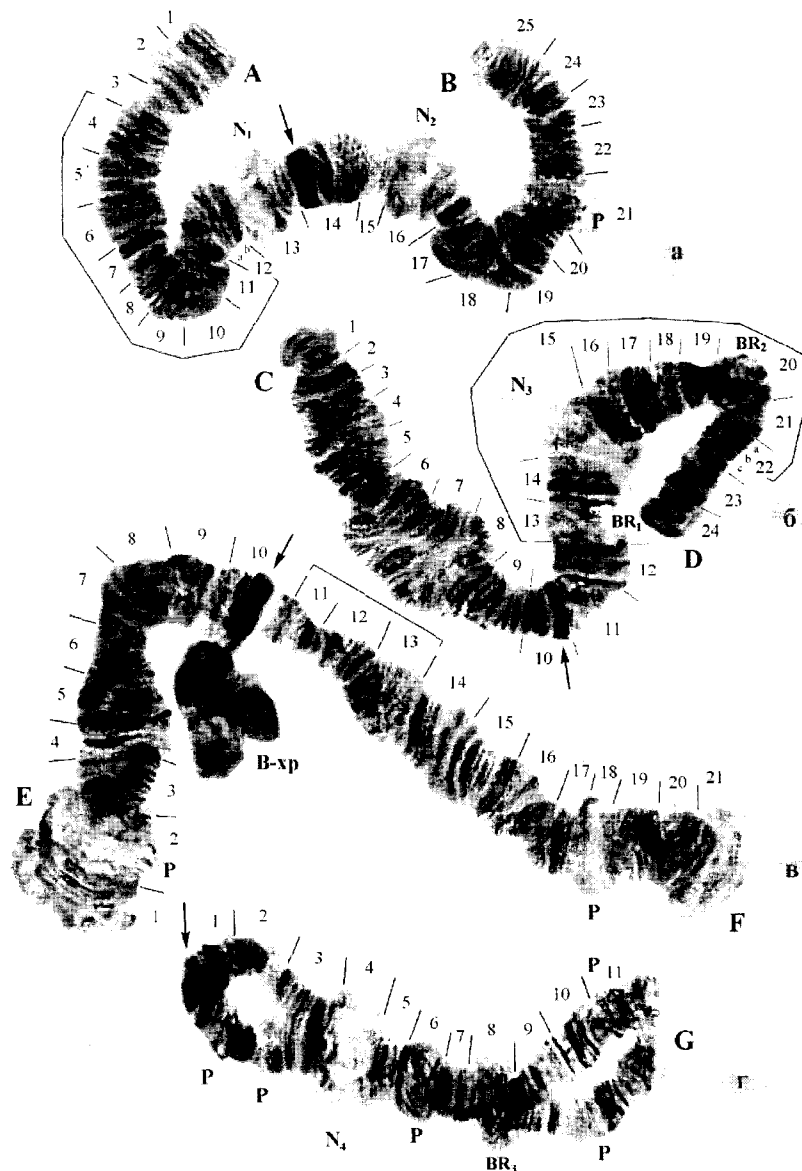


Рисунок 1. Кариотип *Nilothauma sasai* Adam et Saether ($2n = 8+B$) (Курильская гряда, Кунашир). Хромосомы: (а) АВ; (б) CD; (с) EF; (д) G. А–G плечи хромосом, BR – кольца Бальбиани, В-хр. – дополнительные В-хромосомы, N – ядрышко, P - пуффы. Квадратными скобками отмечены районы инверсий. Арабскими цифрами обозначены участки хромосом, стрелками - центромеры.

Изучен полиморфизм и сделана оценка генетического вклада четырех российских и одной армянской популяций голарктического вида *Glyptotendipes barbipes* в кариофонд вида в контексте изучения генетических вариаций на ареале вида. (Опубликована статья; Исполнители: Н.А. Петрова, С.В. Жиров)

Представлен обзор исследований по изменчивости политенных хромосом хирономид, из водоемов, загрязненных радиацией и тяжелыми металлами. (Опубликована статья; **Исполнитель: Н.А. Петрова**)

Проведена ревизия диплоидных наборов хромосом хирономид из подсемейств Prodiamesinae и Tanurodinae на основе литературных данных о диминуции генетического материала в онтогенезе (**Опубликованы тезисы доклада; Исполнители: Н.А. Петрова, Л.А. Джапаридзе, С.В. Жиров**)

Результаты проведенных исследований могут быть использованы при разработке курсов лекции по эволюционной биологии, молекулярной генетике, зоологии позвоночных и беспозвоночных, зоогеографии в ВУЗах и при разработке природоохранных мероприятий. Полученные данные вносят вклад в изучение и сохранение биоразнообразия. Молекулярные и цитогенетические методы дают возможность выявлять и анализировать дополнительные таксономические и филогенетические признаки. Цитогенетические методы, с помощью которых выявляются хромосомные и геномные перестройки, используются также для мониторинга состояния природных популяций насекомых в условиях антропогенного воздействия.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, на материале разных групп насекомых (псиллиды, клопы, сеноеды, мантофазматиды и хирономиды и др.) показана перспективность использования цитогенетических маркеров для изучения систематики и филогении и родственных взаимоотношениях таксонов разного уровня, от вида до подотряда. Представляется актуальным и важным дальнейшее развитие этих исследований, в том числе расширение круга изучаемых таксонов и привлечение новых современных методов.

Библиографический список печатных работ, выполненных при поддержке проекта

ОПУБЛИКОВАНО

СТАТЬИ (7):

Голуб Н.В. (2015) Фауна сеноедов (Psocoptera) Южного Урала. Энтомологическое обозрение, 94(3): 608-615.

Жиров С.В., Петрова Н.А. (2015) Кариотипы и морфология личинок трех видов комаров-звонцов (Diptera, Chironomidae) из озер южной части о. Кунашир. Энтомологическое обозрение, 94(3): 599-607.

Михайлова П., **Петрова Н.** (2015). Биоиндикаторный потенциал цитогенетической изменчивости политенных хромосом хирономид (Diptera, Chironomidae) для оценки загрязнений окружающей среды. Цитология и генетика, 49(4): 61-70.

Golub N.V., Golub V.B., Kuznetsova V.G. 2015. Variability of 18rDNA loci in four lace bug species (Hemiptera, Tingidae) with the same chromosome number. Comparative Cytogenetics 9(4): 513–522.

Kuznetsova V.G., Nokkala C., Nokkala S. 2015. Rare diploid females coexist with rare males: a novel finding in triploid parthenogenetic populations in the psyllid *Cacopsylla myrtilli* (W. Wagner, 1947) (Hemiptera, Psylloidea) in northern Europe. Genetica 143: 589–595.

Lachowska-Cierlik D., Maryanska-Nadachowska A., **Kuznetsova V., Picker M.** 2015. First chromosomal study of Mantophasmatodea: Karyotype of *Karoophasma biedouwense* (Austrophasmatidae). European Journal of Entomology 112(4): 599-605.

Petrova Ninel A., Richard Cornette, Sachiko Shimura, Oleg H. Gusev, Dylo Pemba, Takahiro Kikawada, Sergey V. Zhironov, Takashi Okuda (2015) Karyotypical characteristics of two allopatric African populations of anhydrobiotic *Polypedilum* Kieffer, 1912 (Diptera, Chironomidae) originating from Nigeria and Malawi. Comparative Cytogenetics 9(2): 173–188.

СДАНО В ПЕЧАТЬ (1 СТАТЬЯ, 2 ТЕЗИСОВ):

Петрова Н.А., Жиров С. В. (2015) Цитогенетическая характеристика некоторых палеарктических популяций голарктической хирономиды *Glyptotendipes barbipes* Staeger (Diptera, Chironomidae). Цитология

Голуб Н.В. (2015) Молекулярно-цитогенетические маркеры в хромосомном анализе клопов (Heteroptera). В сб. материалов XX-й международной конф. «Современные концепции научных исследований». Москва, 27-28 ноября 2015 г.

Петрова Н.А., Джапаридзе Л. А., Жиров С. В. (2015) О необходимости ревизии диплоидных чисел хромосом у некоторых видов хирономид (Diptera, Chironomidae) В сб. материалов XX-й международной конф. «Современные концепции научных исследований». Москва, 27-28 ноября 2015 г.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

- Klass K.D., Zompro O., Kristensen N.P & Adis J. 2002: Mantophasmatodea: a new insect order with extant members in the afrotropics. *Science* 296: 1456–1459.
- Labina E.S., Nokkala S., Maryaska-Nadachowska A., Kuznetsova V.G. 2009. The distribution and population sex ratio of *Cacopsylla myrtilli* (W. Wagner, 1947) (Hemiptera: Psylloidea). *Folia Biol (Krakow)* 57:157–163
- Nokkala S., Maryanska-Nadachowska A., Kuznetsova V.G. 2008. First evidence of polyploidy in Psylloidea (Homoptera, Sternorrhyncha): a parthenogenetic population of *Cacopsylla myrtilli* (W. Wagner, 1947) from northeast Finland is apomictic and triploid. *Genetica* 133:201–205
- Nokkala C., Kuznetsova V., Nokkala S. 2013. Meiosis in rare males in parthenogenetic *Cacopsylla myrtilli* (Wagner, 1947) (Hemiptera, Psyllidae) population from northern Europe. *Comp Cytogenet.* 7:241–251
- Picker M.D., Colville J.F., Van Noort S. 2002: Mantophasmatodea now in South Africa. — *Science* 297: 1475.

30 НОЯБРЯ 2015 г.

В.Г. Кузнецова

Контактный телефон: 8 921 775 25 80

**Статьи, опубликованные за 2015 год по теме № 0240-2014-0013
«Дивергенция генетического материала в эволюции филогенетических
ветвей эукариот».**

1. *Kuznetsova V., Aguin-Pombo D.* (2015) Comparative cytogenetics of Auchenorrhyncha (Hemiptera, Homoptera): a review. *ZooKeys* 538: 63-69.
2. *Kuznetsova V., Khabiev G., Krivokhatsky V.* (2015) Chromosome numbers in antlions (Myrmeleontidae) and owlflies (Ascalaphidae) (Insecta, Neuroptera) *ZooKeys* 538: 47-61.