

**Экспериментальная оценка репродуктивной изоляции
хромосомных рас *Podisma sapporensis* Shiraki, 1910 (Orthoptera,
Acrididae), распространённых на островах Сахалин и Кунашир**

**Experimental hybridization between chromosome races
of *Podisma sapporensis* Shiraki, 1910 (Orthoptera, Acrididae) from
Sakhalin and Kunashir Islands**

А.Г. Бугров^{*,}, О.Г. Булэу^{*,**}, И.Е. Джетыбаев^{*,***}
A.G. Bugrov^{*,**}, O.G. Buleu^{*,**}, I.E. Jetybayev^{*,***}**

* Институт систематики и экологии животных Сибирского отделения Российской академии наук, ул. Фрунзе 11, Новосибирск 630091 Россия. E-mail: bugrov04@yahoo.co.uk.

* Institute for 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.

** 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, Prosp. Acad. Lavrentjeva, Novosibirsk 630090 Russia.

Ключевые слова: саранчовые, *Podisma sapporensis*, островные популяции саранчовых, репродуктивная изоляция.

Key words: Grasshoppers, *Podisma sapporensis*, island grasshoppers populations, reproductive isolation.

Резюме. Экспериментальная оценка репродуктивной изоляции островных популяций саранчовых группы *Podisma sapporensis* Shiraki, 1910 направлена на выяснение форм и механизмов эволюционной дивергенции и видообразования в популяциях саранчовых, распространённых в южной части Курильских островов и острова Сахалин. В ходе генетического эксперимента впервые получены гибриды между хромосомными расами сахалинской и кунаширской популяциями саппорской кобылки *P. sapporensis*. Анализ гибридных эмбрионов в варианте скрещивания Сахалин (самка) x Кунашир (самец) (С x К) выявил все теоретически ожидаемые генотипы потомков. Цитогенетический анализ семенников самцов первого поколения гибридов F1 (С x К) не выявил нарушений в мейозе. Гомологичные хромосомы в профазе мейоза сегрегируют также, как и в контрольных группах. Гибридные виргинные самки F1 (С x К) способны давать партеногенетическое поколение, геном которых соответствует самкам как кунаширской, так и сахалинской популяций. В (С x К) варианте скрещивания получено и второе (F2) жизнеспособное поколение гибридов.

Цитогенетический анализ эмбрионов от реципрокного скрещивания Кунашир (самка) x Сахалин (самец) (К x С) показал гибридное происхождение только эмбрионов самок. Однако они не выходили из диапаузы. Теоретически ожидаемые генотипы самцов (21 аутосома+нео-Х) не формировались. Эти результаты свидетельствуют о нежизнеспособности потомков этого варианта скрещивания.

Полученные нами результаты свидетельствуют о частичной репродуктивной изоляции сахалинской и куна-

ширской популяций *P. sapporensis*. Мы предполагаем, что географическая изоляция наряду со структурными хромосомными перестройками сыграли ключевую роль в становлении репродуктивного барьера между исследованными хромосомными расами. В соответствии с принципами биологической концепции вида, эволюционная дивергенция этих хромосомных рас соответствует видовому таксономическому уровню.

Abstract. An experiment on the reproductive isolation of the *Podisma sapporensis* Shiraki, 1910 populations is aimed at elucidating the forms and mechanisms of evolutionary divergence and speciation in grasshopper distributed in the southern Kuril Islands and Sakhalin Island. During of a genetic experiment, hybrids were obtained for the first time between the chromosome races of the Sakhalin and Kunashir populations of *P. sapporensis*. Analysis of hybrid embryos in the crossing Sakhalin (female) x Kunashir (male) (C x K) revealed all theoretically expected genotypes of the offspring. Cytogenetic analysis of the testes of the first generation of F1 hybrids (C x K) did not reveal any disturbances in the meiosis. Homologous chromosomes in the prophase of meiosis segregate in the same way as in the control groups. Hybrid virgin females F1 (C x K) are able to give parthenogenetic generation, the genome of which corresponds to females of both the Kunashir and Sakhalin populations. In the (C x K) variant of crossing, the second (F2) viable generation of hybrids was obtained.

Cytogenetic analysis of embryos from reciprocal crossing Kunashir (female) x Sakhalin (male) (K x C) showed the hybrid origin of only female embryos. However, they did not

come out of diapause. The theoretically expected male genotypes (21 autosomes + neo-X) were not formed. These results indicate the non-viability of the offspring of this crossing. Our results indicate a partial reproductive isolation of the Sakhalin and Kunashir populations of *P. sapporensis*. We assume that geographic isolation, along with structural chromosomal rearrangements, played a key role in the formation of a reproductive barrier between the studied chromosomal races. In accordance with the principles of the biological concept of a species, the evolutionary divergence of these chromosomal races corresponds to the species taxonomic level.

Введение

К настоящему времени описано несколько морфологически слабо различающихся подвидов саппорской кобылки *Podisma sapporensis*, распространённых на Хоккайдо, юге Сахалина и острове Кунашир: *Podisma sapporensis sapporensis* Shiraki, 1910, *Podisma sapporensis kurilensis* (Bey-Bienko, 1949), *Podisma sapporensis krylonensis* Storozhenko, 1983, и *Podisma sapporensis ashibetsuensis* Storozhenko, 1994 [Storozhenko, 1994].

В ходе цитогенетического исследования изолированных популяций *Podisma sapporensis* был выявлен кариотипический гетероморфизм у этого вида. Достоверно географически изолированные популяции острова Сахалин (*P. sapporensis krylonensis*) и острова Кунашир (*P. sapporensis kurilensis*) имеют дискретные кариотипические отличия от ранее изученных особей популяций этого вида с острова Хоккайдо, с типичным для Podismini кариотипом, в котором все хромосомы акроцентрические ($2n^{\sigma} = 23$, $NF = 23$, определение пола: $X0^{\sigma}/XX^{\sigma}$) [Inoue, 1985]. В кариотипе популяции *P. sapporensis*, распространённой в южной части острова Сахалин (полуостров Крильон), была обнаружена перичентрическая инверсия небольшого фрагмента половой хромосомы (X-хромосомы) в гомозиготном состоянии ($2n^{\sigma} = 23$, $NF = 24$) [Bugrov, 1995]. Популяция *P. sapporensis* с острова Кунашир (кальдера вулкана Головинина) отличается от упомянутых выше популяций фиксированной робертсоновской транслокацией половой X-хромосомы и аутосомы среднего размерного класса ($2n^{\sigma} = 22$, $NF = 23$, определение пола: нео-XY $^{\sigma}$ /нео-XX $^{\sigma}$) [Bugrov, 1995]. Позже было установлено, что и на острове Хоккайдо *P. sapporensis* представлена двумя основными хромосомными расами. Западная группа популяций *P. sapporensis* имеет стандартный диплоидный набор, состоящий из 23 хромосом у самца и 24 хромосом у самки (определение пола $X0^{\sigma}/XX^{\sigma}$). Восточная группа популяций *P. sapporensis*, как и кунаширская популяция, отличается от стандартной хромосомной расы фиксированной робертсоновской транслокацией между исходно акроцентрической половой X-хромосомой и одной из аутосом среднего размерного класса. В центральной части острова Хоккайдо эти расы географически изолированы горной системой, со-

стоящей из хребтов Дайсецу и Хидака, [Bugrov et al., 2000, 2001]. Гибридных зон между расами *P. sapporensis* западной и восточной групп острова Хоккайдо не выявлено, несмотря на отсутствие географической изоляции между этими расами в северной части острова [Bugrov et al., 2001; Grzywacz et al., 2019].

Результаты цитогенетического анализа *P. sapporensis* стимулировали эксперименты по скрещиванию $X0/XX$ и нео-XY/нео-XX рас, ориентированных на выяснение вопроса: обладают ли хромосомные перестройки изолирующим эффектом? Для ответа на этот вопрос был проведён эксперимент по скрещиванию хромосомных рас *P. sapporensis* из восточной и западной частей острова Хоккайдо [Bugrov et al., 2004]. У подавляющего большинства исследованных эмбрионов в этом эксперименте, кариотипы состояли из гаплоидных, диплоидных, либо дипло-/гаплоидных партеногенетических клеток. В данном варианте скрещивания нормальные гетерозиготы не формировались, что позволило сделать предположение о наличии ярко выраженного зиготического барьера между основными хромосомными расами саппорской кобылки на острове Хоккайдо [Bugrov et al., 2004].

Настоящая работа посвящена анализу репродуктивной изоляции островных популяций (хромосомных рас) саранчовых группы *Podisma sapporensis*, распространённых на островах Сахалин и Кунашир. Идея этой работы направлена на выяснение роли хромосомных перестроек в видообразовании на фоне достоверной географической изоляции популяций.

Материал и методы исследования

Материалом для исследования послужили выборки особей из популяций *P. sapporensis*, собранных в ходе экспедиционных исследований в 2018 и 2019 годах на островах Сахалин (окрестности пос. Огоньки) и Кунашир (кальдера вулкана Головинина).

В природе были отловлены личинки последнего и предпоследнего возраста, которых дорастивали в лаборатории до стадии имаго в отдельных садках для самцов и самок. Из молодых самцов и виргинных самок (5–7 день после линьки в имаго) были сформированы контрольные ($\sigma + \sigma$ Сахалин, 10 пар) и экспериментальные (σ Сахалин + σ Кунашир, 8 пар и σ Кунашир + σ Сахалин, 6 пар) группы. Каждая пара из группы была помещена в отдельный садок, снабжённый уникальным идентификационным кодом. Популяция, как в контрольных, так и в экспериментальных парах саранчовых начиналась через 20–30 минут после их формирования. Этологические наблюдения за парами не выявили отличительных особенностей в продолжительности и частоте копуляции, а также в особенностях яйцекладки контрольных и экспериментальных групп.

В качестве субстрата для откладки кубышек использовали стерилизованную смесь крупного песка

и агроперлита. Ревизию субстрата на наличие яйцекладок проводили каждые 3 дня. Через 3–5 дней после формирования пар самки из контрольных и экспериментальных групп делали первую яйцекладку (кубышку) с 9–15 яйцами. Самки обычно откладывали 1–3 кубышки, реже до 4–6. Кубышки коллектировали индивидуально в пластиковом контейнере со смесью стерилизованного песка и агроперлита. Периодически кубышки осматривали и увлажняли дистиллированной водой для предотвращения высыхания яиц. Часть яиц из кубышек использовали для цитогенетического анализа эмбрионов, остальная часть эмбрионов продолжала развитие до наступления осенних холодов (сентябрь–октябрь). С началом этого периода контейнеры с яйцекладками переносили в холодильник при температуре от 0 до –4 °С, моделируя зимнюю диапаузу в развитии эмбрионов. Весной, после появления первых листьев кормового растения (белокопытник *Petasites ampuls*, реинтродуцирован из естественного местообитания на о. Кунашир), контейнеры с кубышками вынимали из холодильника и помещали в комнатные условия. Личинки первого возраста, как в контрольных, так и экспериментальных группах появлялись в конце мая – начале июня. Выплод личинок из одной кубышки длился в течение одного–двух дней.

Для цитогенетического анализа эмбрионов нами была модифицирована методика, описанная ранее для получения хромосомных препаратов из нейробластов эмбрионов кобылки *Myrmeleotetix maculatus* [Hewitt, East 1978]. Наиболее пригодными для цитогенетического анализа оказались эмбрионы *P. sapporensis* на стадии начала дифференциации конечностей в зародышевой полоске (7–15 день инкубации при 16–22 °С). Яйца с эмбрионами на оптимальной стадии развития помещали в чашку Петри в 0,5 % раствор колхицина на физиологическом растворе для насекомых. Затем яйца помещали в термостат на 1,5–2,0 часа (при 25–30 °С) для стимуляции клеточных делений. По истечении этого времени эмбрионы извлекались из яиц с помощью препаровальных игл и после гипотонии в 0,9 % растворе цитрата натрия (20 минут) их фиксировали в смеси ледяной уксусной кислоты и 96 % этанола (1:3). Хромосомные препараты из фиксированных эмбрионов готовили методом суспензии на предметном стекле в капле 55 % уксусной кислоты. После просушки в комнатных условиях препараты окрашивали методом С-дифференциальной сегментации хромосом. С-гетерохроматиновые районы выявляли с помощью стандартных методик на основе применения красителя Giemsa и обработки препарата горячей гидроокисью бария [по Sumner, 1972] с некоторыми модификациями, затрагивающими продолжительность обработки в растворах и способах отмывки препаратов между процедурами.

Для кариотипирования самцов контрольных и экспериментальных групп, а также гибридов первого и второго поколений фиксировали их семенники.

В полость тела насекомых вводили 0,1–0,2 мл 1 % раствора колхицина на 1,5–2,0 часа. Затем семенники извлекали, и после гипотонии в 0,9 % растворе цитрата натрия их фиксировали в смеси ледяной уксусной кислоты и 96 % этанола (1:3). Фиксированные семенники отмывали и хранили в 70 %-ом этаноле при температуре 0–4 °С. Из фиксированных семенных фолликулов самцов готовили давленные препараты. С-дифференциальное окрашивание мейотических хромосом проводили по той же методике, что и для эмбрионов.

Микрофотографии хромосом на разных стадиях митоза и мейоза получены в коллективном 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). Наблюдения за развитием эмбрионов и приготовление хромосомных препаратов делали с помощью стереомикроскопа Stemi 508 с программным обеспечением Zen 2 (blue) (ZEISS, Германия). Для регистрации и обработки изображений использовали CCD-камеру AxioCam 105 color (ZEISS, Германия).

Результаты и обсуждение

Кариотипический анализ эмбрионов *P. sapporensis* из контрольных групп подтвердил, что в сахалинской популяции X-хромосома субацентрическая ($2n\sigma^7 = 23$, $2n\varphi = 24$; определение пола $X0\sigma^7/XX\varphi$) (рис. 1a), а в кунаширской популяции — метацентрическая ($2n\sigma^7 = 22$, $2n\varphi = 22$; определение пола $neo-XY\sigma^7/neo-XX\varphi$) (рис. 1b).

ЭКСПЕРИМЕНТ ПО СКРЕЩИВАНИЮ

САХАЛИН (САМКА) x КУНАШИР (САМЕЦ) (С x К)

В ходе цитогенетического анализа эмбрионов первого поколения в варианте скрещивания Сахалин (самка) x Кунашир (самец) (С x К) установлено, что все исследованные эмбрионы самцов и самок были гибридного происхождения. Об этом можно судить по наличию в их кариотипах маркерных половых хромосом как из сахалинской, так и кунаширской популяций (рис. 2 a,b).

Цитогенетический анализ семенников самцов первого поколения гибридов F1 (С x К) не выявил нарушений в мейозе. Гомологичные хромосомы в профазе мейоза сегрегируют так же, как и в контрольных группах, формируя такое же количество хиазм на тот или иной бивалент, как и в природных популяциях (рис. 3).

Для получения гибридов второго поколения (F2) из самцов и самок F1, полученных в результате скрещивания Сахалин (самка) x Кунашир (самец), было сформировано 15 пар. Каждая самка из этих пар отложила 1–2 кубышки с 9–16 яйцами. Из каждой

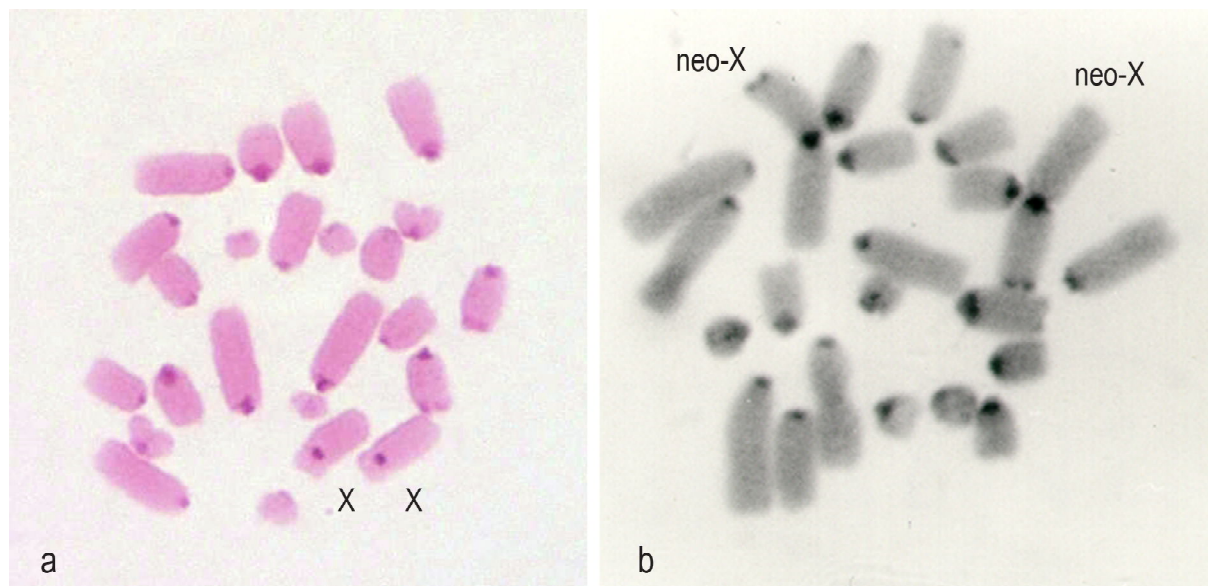


Рис. 1. Кариоморфы популяций саппорской кобылки (*P. sapporensis*): а — популяция острова Сахалин ($2n_{\text{♀}} = 24$, XX); б — популяция острова Кунашир ($2n_{\text{♀}} = 22$, neo-XX). С-дифференциальная окраска хромосом.

Fig. 1. Karyomorph of the *P. sapporensis* populations. а — Sakhalin population ($2n_{\text{♀}} = 24$, XX); б — Kunashir population ($2n_{\text{♀}} = 22$, neo-XX). C-banding of mitotic chromosomes.

кубышки было взято несколько яиц для кариотипирования. Цитогенетический анализ эмбрионов F2 показал, что большинство из них было гибридного происхождения, так как в потомстве были и самки, и самцы (рис. 4).

Часть яйцекладок были партеногенетическими. Клетки эмбрионов содержали только геном сам-

ки с идентичными половыми хромосомами (рис. 5). Все партеногенетические эмбрионы имели диплоидные или дипло-/гаплоидные клетки в разных пропорциях (рис. 5).

По плану эксперимента часть самок F1 не скрещивали с самцами. Все виргинные самки откладывали нормальные кубышки с яйцами. Анализ эмбрио-

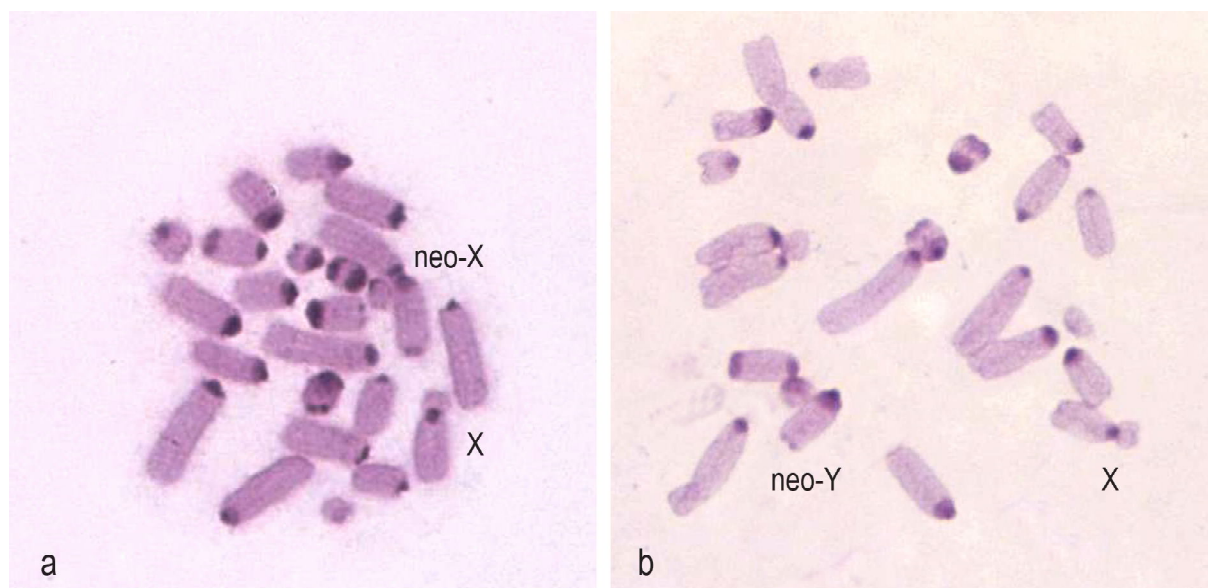


Рис. 2. Хромосомные наборы эмбрионов *P. sapporensis*, гибриды первого поколения: а — эмбрион с neo-X хромосомой из кунаширской популяции и X-хромосомой из сахалинской популяции; б — эмбрион с X-хромосомой из сахалинской популяции и neo-Y хромосомой из кунаширской популяции.

Fig. 2. Chromosome sets of the *P. sapporensis* embryos of the hybrids of the first generation: а — the embryo with the neo-X chromosome from the Kunashir population and the X-chromosome from the Sakhalin population; б — embryo with the X-chromosome from the Sakhalin population and the neo-Y chromosome from the Kunashir population.

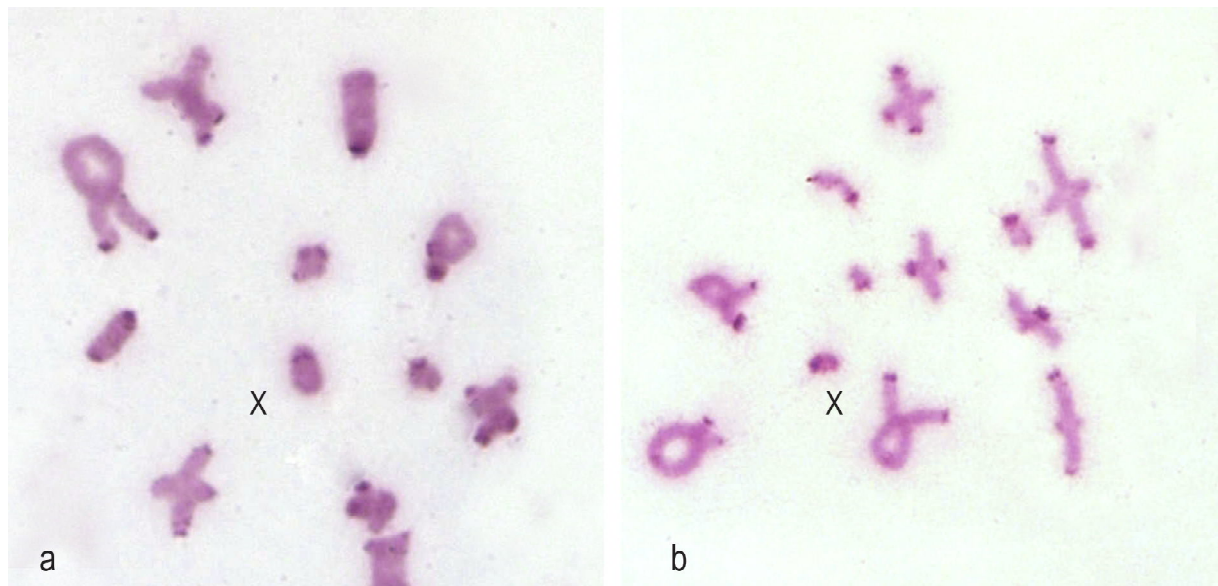


Рис. 3. Две клетки на стадии диакинеза у самцов первого поколения гибридов *P. sapporensis*, Сахалин (самка) x Кунашир (самец). С-дифференциальная окраска.

Fig. 3. Two cells at the stage of diakinesis in the males of the first generation of the Sakhalin hybrids *P. sapporensis* (female) x Kunashir (male). C-banding of meiotic chromosomes.

нов из этих яиц показал их партеногенетическое происхождение. При этом был открыт феномен, при котором гибридная самка могла откладывать яйца, эмбрионы которых содержали геном, соответствующий самкам кунаширской (рис. 6a) или самкам сахалинской популяции (рис. 6b).

Механизм, приводящий к такому явлению, можно описать следующей схемой. Гибридная самка имеет субacrocentricкую X-хромосому от сам-

ки сахалинской популяции и метацентрическую нео-X хромосому от самца кунаширской популяции (рис. 2). При нормальном мейозе у самки F1 формируется два сорта яйцеклеток: одна имеет в гаплоидном наборе нео-X хромосому, а другая — одну субacrocentricкую X-хромосому. После первого деления гаплоидного ядра в сформированном и отложенном яйце, ядра сливаются, формируя диплоидную клетку, как это видно на рисунке (рис. 5).

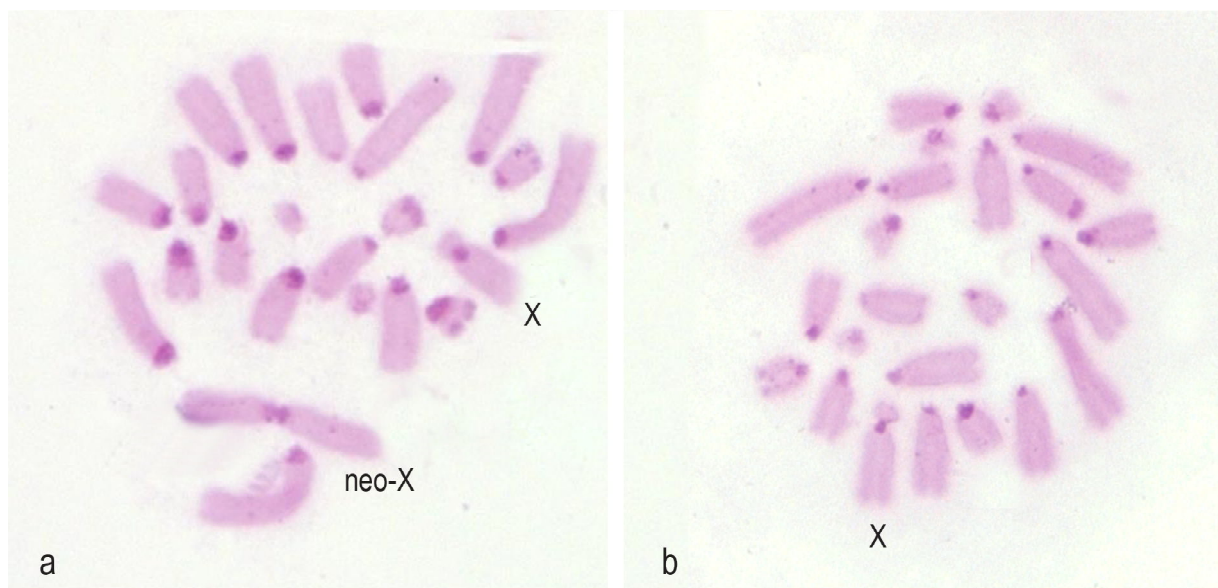


Рис. 4. Эмбрионы F2, полученные при скрещивании *P. sapporensis*, Сахалин (самка) x Кунашир (самец): а — самка (neo-Xneo-X), б — самец (XO).

Fig. 4. Embryos F2 obtained by crossing Sakhalin *P. sapporensis* (female) x Kunashir (male): a — female (neo-Xneo-X), b — male (XO).

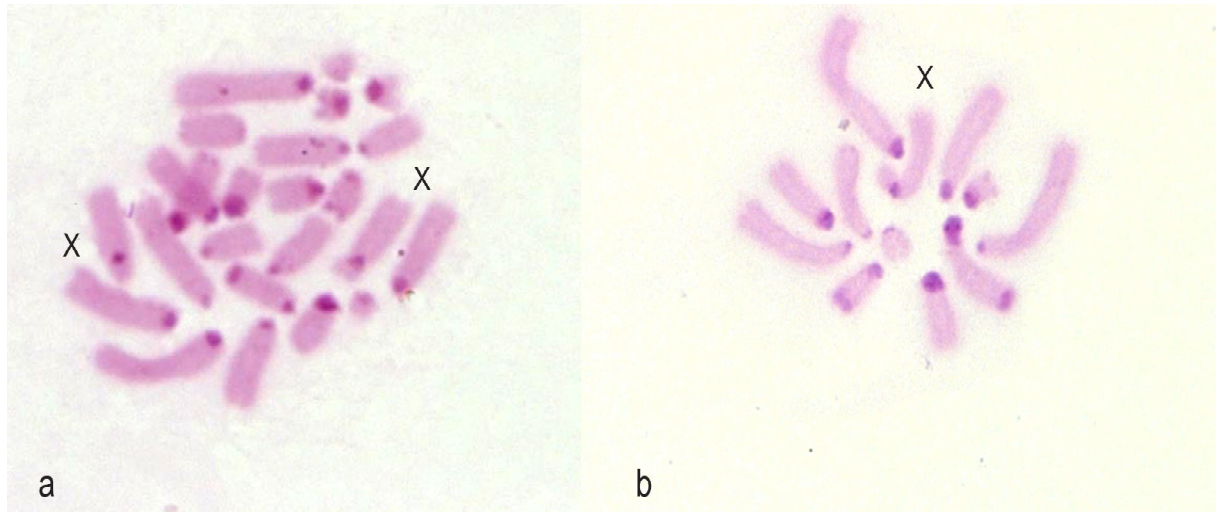


Рис. 5. Диплоидная (а) и гаплоидная (б) клетки парthenогенетического эмбриона F2 *P. sapporensis*, полученного при скрещивании Сахалин (самка) x Кунашир (самец).

Fig. 5. Diploid (a) and haploid (b) cells of parthenogenetic embryo F2 *P. sapporensis*, obtained by crossing Sakhalin (female) x Kunashir (male).

Иногда слияние, вероятно, происходит не сразу после первого деления. В этом случае у эмбриона складывается уникальная пропорция из гаплоидных и диплоидных клеток (рис. 6).

Вероятно, способность гибридных самок давать парthenогенетическое потомство разных хромосомных рас позволяет сильно расширять гибридные зоны и осуществлять значимый генетический дрейф. Это открытие объясняет причину того, что до сих пор не удаётся установить гибридные зоны между хромосомными расами саппорской кобылки при отсутствии достоверной географической изоляции в северной части о. Хоккайдо.

ЭКСПЕРИМЕНТ ПО СКРЕЩИВАНИЮ

КУНАШИР (САМКА) x САХАЛИН (САМЕЦ) (К x С)

Цитогенетический анализ эмбрионов от реципрокного скрещивания Кунашир (самка) x Сахалин (самец) (К x С) показал гибридное происхождение только эмбрионов самок (рис. 7а). Однако вполне сформированные эмбрионы (рис. 7б) не выходили из диапаузы. Теоретически ожидаемые генотипы самцов (21 аутосома+нео-Х) не формировались. Эти результаты свидетельствуют о нежизнеспособности самок этого варианта скрещивания и цитоплазматической несовместимости гамет при формировании генотипа самца.

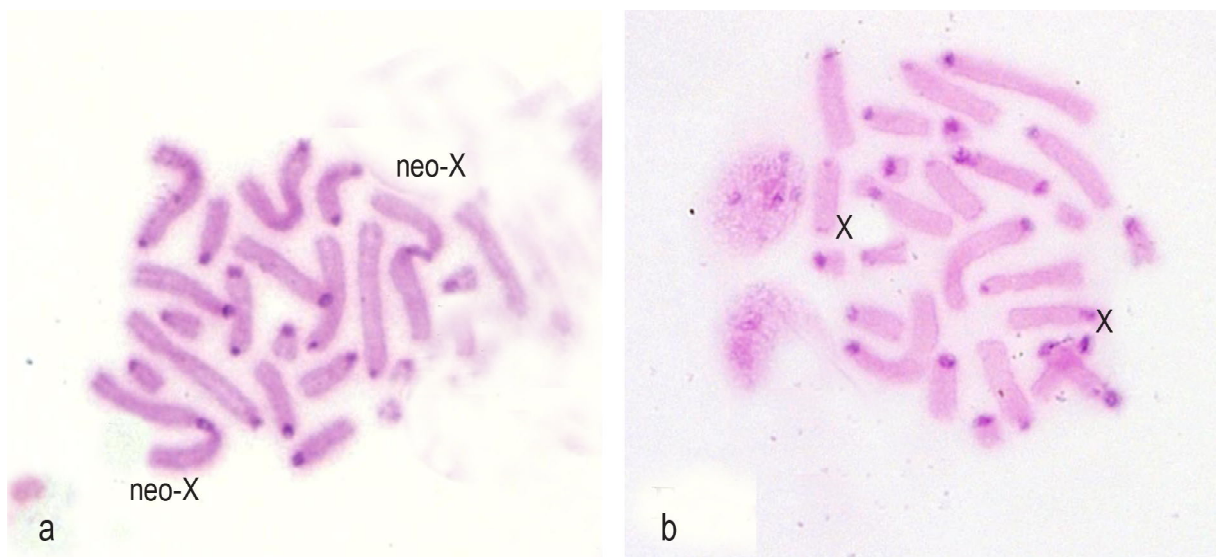


Рис. 6. Клетки парthenогенетических эмбрионов *P. sapporensis* от самки F1, полученной при скрещивании Сахалин (самка) x Кунашир (самец): а — клетка с хромосомным набором самки кунаширской популяции (две метацентрические нео-Х хромосомы); б — клетка с хромосомным набором самки сахалинской популяции (две субахроцентрические Х-хромосомы).

Fig. 6. Cells of parthenogenetic embryos *P. sapporensis* from female F1 obtained by crossing Sakhalin (female) x Kunashir (male): а — cell with a chromosomal set of female Kunashir population (two metacentric neo-X chromosomes); б — cell with a chromosomal set of female Sakhalin population (two subacrocentric X-chromosomes).

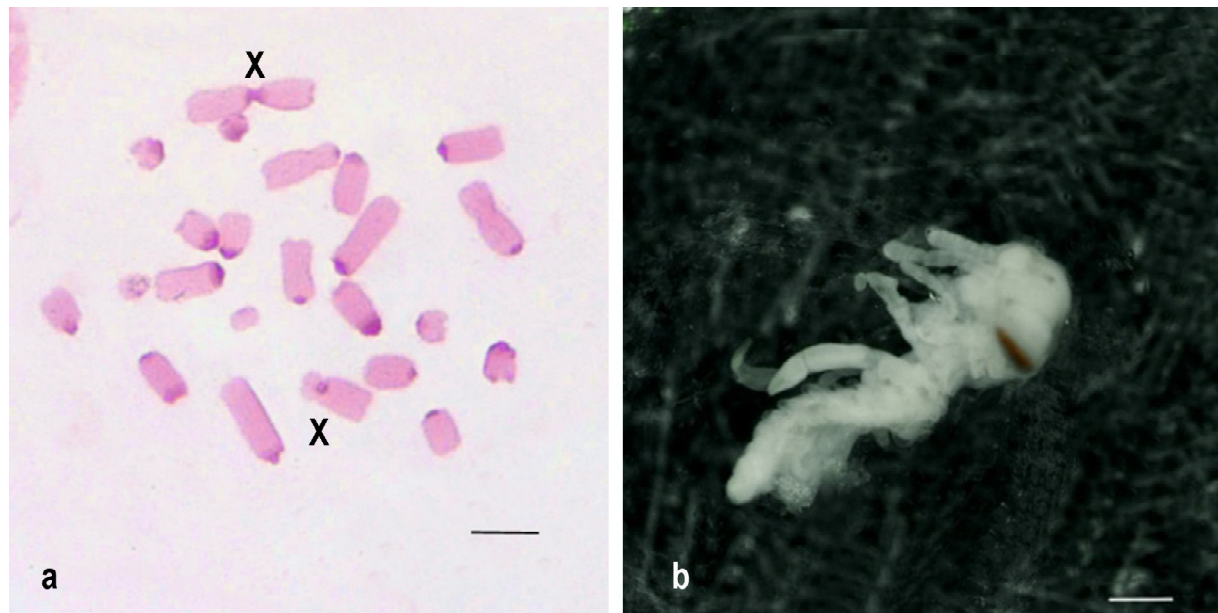


Рис. 7. Результаты эксперимента по скрещиванию *P. sapporensis*, Кунашир (самка) x Сахалин (самец) (К x С): а — кариотип эмбриона самки F1 с нео-X хромосомой из кунаширской популяции и X-хромосомой из сахалинской популяции. Шкала 10 мкм; б — эмбрион самки на стадии пигментации глаз. Шкала 1 мм.

Fig. 7. Results of the *P. sapporensis* crossing experiment Kunashir (female) x Sakhalin (male) (K x C): a — karyotype of the F1 female embryo with the neo-X chromosome from the Kunashir population and the X-chromosome from the Sakhalin population, C-banding. Bar 10 mm; b — female embryo at the stage of eye pigmentation. Bar 1 mm.

В целом, полученные нами результаты свидетельствуют о частичной репродуктивной изоляции сахалинской и кунаширской популяций саппорской кобылки *P. sapporensis*. Одно направление скрещивания Сахалин (самка) x Кунашир (самец) даёт жизнеспособное первое и второе поколение гибридов. В реципрокном скрещивании Кунашир (самка) x Сахалин (самец) формируются только эмбрионы самок, которые не завершали развитие и не превращались в личинок первого возраста. Теоретически ожидаемые генотипы самцов (21 аутосома+нео-X) вообще не формировались. Эти результаты свидетельствуют о нежизнеспособности самок этого варианта скрещивания и цитоплазматической несовместимости гамет при формировании генотипа самца.

Ранее в рамках гранта Японского общества продвижения науки (JSPS) мы проводили похожий эксперимент по скрещиванию самок из популяции острова Кунашир с самцами из окрестностей г. Саппоро (гора Тейне, Япония, Хоккайдо). Большинство эмбрионов в этом эксперименте также не вылупились после диапаузы, но было получено несколько стерильных самцов, семенники у которых были сильно деформированы, с неразвитыми фолликулами, не содержащими сперматоцитов [Vigrov et al., 2004]. Наш новый эксперимент по скрещиванию Кунашир (♀) x Сахалин (♂) ещё раз доказал нежизнеспособность гибридов с моносомией по аутосоме, вступившей в транслокацию с исходной половой (X-) хромосомой. На основе анализа этого варианта скрещивания мы можем констатировать, что хромосомная перестройка (транслокация аутосомы и X-хро-

мосомы) в гомозиготном состоянии (♀, нео-Xнео-X) при скрещивании с самцом (X0-раса) не влияет негативно на формирование генотипов эмбрионов самок, но такие самки не жизнеспособны и не завершают эмбрионального развития. Что касается генотипов самцов, то они либо не формируются из-за цитоплазматической несовместимости гамет, либо самцы стерильны.

Мы предполагаем, что структурные хромосомные перестройки наряду с географической изоляцией сыграли ключевую роль в становлении репродуктивного барьера между исследованными хромосомными расами. В соответствии с принципами биологической концепции вида, эволюционная дивергенция этих хромосомных рас соответствует новому таксономическому уровню.

На сегодняшний день, результаты, полученные в ходе работы над проблемой популяционной структуры саппорской кобылки на островах Сахалин, Кунашир и Хоккайдо, позволяют в общих чертах реконструировать эволюционные события на фоне известной палеогеографии региона.

К началу четвертичного периода (1,8 млн. лет) контуры береговой линии в Охотском регионе стали близки к современным. Приблизительно 15–18 тысяч лет тому назад уровень моря опустился, и большая часть современного шельфа была осушена, а Сахалин, Хоккайдо, Кунашир и, возможно, Итуруп были объединены в протяжённую горную гряду [Bezverkhniy et al., 2002]. Это период характеризовался охлаждением атмосферы, следствием которого было развитие горного оледенения. Вероят-

но, в связи с этим современное разнообразие сапранчовых трибы Podismini на Хоккайдо, Сахалине и Кунашире сильно обеднено по сравнению с материковым на другом берегу Японского и Охотского морей. Но в то же время, здесь могли сформироваться виды, не представленные на континенте (яркий пример — наш модельный вид *Podisma sapporensis*). В этот период на севере региона доминировала лесотундра, а на юге сформировались открытые лесостепные ландшафты. Представители относительно теплолюбивой фауны могли сохраниться в это время лишь в рефугиумах [Kryshstofovich, 1955].

Вероятно, именно во время эпохи горного оледенения на Хоккайдо исходный ареал саппорской кобылки разделился на два основных рефугиума по обе стороны от центральной горной системы, представленной хребтами Дайсецу и Хидака. Эволюционные изменения генома, в том числе и хромосомные перестройки, могли быстро распространяться в рефугиумах из-за малого размера популяций.

В ходе послеледниковой трансгрессии (14–11 тыс. лет) происходила изоляция южных островов Курильской гряды, острова Сахалин и Хоккайдо. На основе анализа геолого-геофизических данных изоляция острова Хоккайдо от Сахалина может быть датирована 12–11 тыс. лет [Bezverkhniy et al., 2002]. Видимо с этим периодом можно связывать становление ещё одной хромосомной субрасы (X0-Сахалин, инверсия в X-хромосоме). Остров Кунашир, по всем известным палеогеографическим реконструкциям, был изолирован от Хоккайдо позднее Сахалина [Bezverkhniy et al., 2002]. В связи с этим следует отметить, что кунаширская популяция в цитогенетическом плане идентична стандартной XY хромосомной расе в восточной части острова Хоккайдо.

В голоценовый климатический оптимум (6–5 тыс. лет) популяции *P. sapporensis* на Хоккайдо могли начать распространяться за пределы рефугиумов вслед за развитием более теплолюбивых растительных сообществ. В настоящее время увеличивается вероятность контакта между популяциями (хромосомными формами), что, видимо, и является источником хромосомного полиморфизма внутри как X0, так и XY хромосомных рас [Grzywacz et al., 2019]. Однако накопившиеся за тысячи лет изоляции цитогенетические, генетические и другие различия между расами, встают барьерами на пути их распространения, становясь факторами видообразования.

Благодарности

Авторы благодарны руководству и сотрудникам государственного природного заповедника «Курильский» за помощь в организации и проведении полевых исследований.

Работа выполнена в рамках проекта «Развитие и динамика биологических систем Евразии» № FWSG-2021-0004 и поддержана грантом РФФИ № 18-0400192.

Литература

- Bei-Bienko G.Ya., Mishchenko L.L. 1951. [Locusts fauna of the USSR and adjacent countries]. Vol.1. M.-L.: AN SSSR. 228 p. [In Russian].
- Bezverkhniy V.L., Pletnev S.P., Nabiullin A.A. 2002. Outline of geological structure and development of the Kuril Island System and adjacent regions // Flora and fauna of Kuril Islands (Materials of the International Kuril Project). Vladivostok: Dalnauka. P.9–23. [In Russian].
- Bugrov A.G. 1995. Interpopulation sex-chromosomes polymorphism in the grasshopper *Podisma sapporensis* Shir. from Sakhalin and the Kurile Islands // Folia biologica (Krakow). Vol.43. No.1–2. P. 51–53.
- Bugrov A.G., Warchałowska-Śliwa E., Sugano Y., Akimoto S. 2004. Experimental hybridization between X0 and XY chromosome races in grasshopper *Podisma sapporensis* Shir. (Orthoptera, Acrididae). I. Cytological analysis of embryos and F1 hybrids // Folia biologica (Krakow). Vol. 52. No.1–2. P. 39–45.
- Bugrov A.G., Warchałowska-Śliwa 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 biologica (Krakow). Vol.49. Nos 3–4. P.137–152.
- Bugrov A.G., Warchałowska-Śliwa E., Tatsuta H., Perepelov E.A., Akimoto S. 2000. Distribution pattern of the X0/XX and neo-XY/neo-XX chromosomal races of the brachypterous grasshopper *Podisma sapporensis* Shir. (Orthoptera, Acrididae) in Hokkaido, Northern Japan // Entomological Science (Japan). Vol.3. No.4. P.693–699.
- Grzywacz B., Tatsuta H., Bugrov A.G., Warchałowska-Śliwa E. 2019. Cytogenetic markers reveal a reinforcement of variation in the tension zone between chromosome races in the brachypterous grasshopper *Podisma sapporensis* Shir. on Hokkaido // Scientific Reports. Vol. 9. Article number 16860. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-53416-7> 2045–2322 (online).
- Hewitt G., East T. 1978. Effects of B chromosomes on development in grasshopper embryos // Heredity. Vol.41. P.347–356.
- Inoue M. 1985. A taxonomic revision of Japanese Acridoidea (Orthoptera) with special reference to their karyomorphology // Transactions of the Shikoku Entomological Society. Vol.17. No.3. P.103–183.
- Kryshstofovich A.N. 1955. Development of botanic-geographical areas in north hemisphere since the beginning of tertiary period // Questions of geology of Asia. Vol.2. M. P.824–844. [In Russian].
- Storozhenko S. 1994. To the knowledge of the tribe Melanoplinae (Orthoptera, Acrididae: Catantopinae) of the Eastern Palearctica // Articulata. Vol.8. No.2. P.1–22.
- Sumner A.T. 1972. A simple technique for demonstrating. Vol.75. P.304–306.

Поступила в редакцию 2.10.2020