

О. С. Корниенко¹, В. А. Трифонов^{1,2}, А. И. Кулемзина², Л. В. Высоцкая¹

¹ Новосибирский государственный университет
ул. Пирогова, 2, Новосибирск, 630090, Россия

² Институт химической биологии и фундаментальной медицины СО РАН
пр. Акад. Лаврентьева, 8, Новосибирск, 630090, Россия

E-mail: olfa@mail.ru

ЛОКАЛИЗАЦИЯ ТЕЛОМЕРНОЙ ДНК НА ХРОМОСОМАХ САРАНЧОВЫХ С РАЗНЫМ ТИПОМ МЕЙОТИЧЕСКОГО СИНАПСИСА*

С помощью флуоресцентной гибридизации *in situ* пробы теломерной ДНК проанализировали локализацию теломерных повторов на хромосомах семи видов саранчовых с разным типом мейотического синапсиса. Гибридизационный сигнал обнаружен только в терминальных районах как двуплечих, так и акроцентрических хромосом. У видов трибы *Bryodemini* сигнал гибридизации в коротком плече акроцентрика часто был более интенсивным, чем в длинном. Не обнаружен сигнал гибридизации в прицентромерных районах тех хромосом, которые начинают формировать синаптонемный комплекс в прицентромерной области.

Ключевые слова: теломерная ДНК, мейотический синапсис, рекомбинационный обмен, сперматогенез.

Для правильного расхождения гомологичных хромосом в первом делении мейоза достаточно одного сайта кроссинговера. У подавляющего большинства изученных организмов число рекомбинационных обменов в одном хромосомном плече в среднем составляет около 1,6. До сих пор неясно, от чего зависит место рекомбинационного обмена, насколько сильно оно продиктовано морфологией хромосом, содержанием ДНК и другими факторами.

У большинства видов саранчовых рекомбинационные обмены происходят с большей или меньшей частотой в любом районе хромосом, однако обнаружены виды, у которых в некоторых участках хромосом хиазмы не встречаются. Как крайний вариант такого ограничения рекомбинации описано явление локализованности хиазм в строго определенных районах хромосом [1–3]. Оно характерно для видов триб *Parapleurini*, *Bryodemini* и одного вида (*Celes skalozubovi*), относимого к трибе *Oedipodini* [3]. В кариотипе самцов этих видов имеется одиннадцать пар аутосом и одна половая

хромосома (X0-система определения пола). Все хромосомы акроцентрические.

У *Stethophyma grossum* (триба *Parapleurini*) длинные и средние биваленты формируют только одну хиазму в длинном плече непосредственно рядом с центромерой так, что практически целое плечо оказывается исключенным из участия в кроссинговере. Синаптонемный комплекс (СК) в этих бивалентах формируется неполный – только в проксимальной части длинного плеча. Короткие хромосомы, способные реализовать только один кроссоверный обмен, формируют СК по всей длине бивалента, и хиазма в них может образоваться в любом участке хромосомы. Стоит отметить, что участок синапсиса длинных хромосом не превышает по длине размер самой короткой пары аутосом в наборе [2].

Показано, что у саранчового *S. grossum* хромосомы, формирующие неполные СК, прикрепляются к ядерной оболочке только одним теломерным концом, в то время как хромосомы, формирующие полные СК, прикреплены обоими концами к мембране

* Исследование поддержано программой «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» (контракт 02.740.11.0277).

[2]. Белки γ H2AX (маркер сайтов двойных разрывов) и RAD51 (рекомбиназа) обнаружены только в той части ядра, где выявляются спаренные оси хромосом [4].

Известно, что прикрепленные к мембране теломерные концы играют роль иницирующих точек синапсиса на стадии зиготены. Можно предполагать, что у *S. grossum* образование СК по всей длине бивалента происходит только при инициации синапсиса с двух концов хромосом. Если длинные и средние хромосомы прикрепляются к ядерной мембране только теломерами коротких плеч, то это может приводить к отсутствию синапсиса в дистальных районах длинных плеч хромосом.

У видов трибы *Bryodemini* в двух коротких бивалентах также образуется только одна хиазма, в то время как в некоторых длинных и средних, кроме обязательно образующейся хиазмы в прицентромерном районе длинного плеча, иногда формируется и дополнительная хиазма в дистальном районе. Встречается она в нескольких процентах клеток, так что среднее число обменов на клетку у этих видов может достигать $11,42 \pm 0,04$. У некоторых видов можно идентифицировать отдельные биваленты и тогда видно, что дистальная хиазма может формироваться в первом биваленте, но никогда во втором, может присутствовать в третьем, но никогда в четвертом и т. д. У разных видов трибы число бивалентов с дистальной хиазмой различно. С учетом представлений об эволюционных взаимоотношениях в трибе *Bryodemini* сделано предположение о том, что количество бивалентов, способных формировать дистальную хиазму, уменьшается в ходе эволюции [3].

Как правило, характер синапсиса гомологов у данного вида одинаков для всех хромосом, а различия распределения обменов по длине бивалентов связаны только с размерами хромосом. В этой связи крайне интересны случаи, когда характер распределения хиазм в разных бивалентах оказывается принципиально различным. Так, у видов трибы *Bryodemini* обнаружены два бивалента, в которых рекомбинационный обмен происходит не в прицентромерной, а в теломерной области. У *Bryodema tuberculatum* это пятый и одиннадцатый биваленты [1], у остальных видов трибы – девятый и одиннадцатый [3]. М. Уайт, впервые

описавший это явление, предположил, что иная локализация хиазм в указанных бивалентах связана с наличием крупного прицентромерного блока гетерохроматина, «отодвигающего» рекомбинационный обмен [1]. Однако изучение других видов трибы показало, что расположение хиазм в бивалентах не зависит от размеров блока С-гетерохроматина, а определяется местом начала синапсиса. Это теломерный район длинного плеча в одиннадцатом и пятом (девятом) бивалентах и прицентромерный район длинного плеча в остальных бивалентах. Короткие плечи хромосом у самцов не синаптируют [3]. Причину различного поведения хромосом в отношении начала образования СК следует искать не в размерах С-гетерохроматиновых блоков, а в чем-то другом, возможно, в разном строении терминальных районов хромосом.

Терминальные районы хромосом состоят из собственно теломер и субтеломерных районов. И те, и другие играют важную роль в профазе I мейоза. Субтеломерные районы нужны для распознавания гомологичных хромосом, а теломеры непосредственно участвуют в создании «букета». Отсутствие гомологии в субтеломерных районах может нарушать процесс спаривания гомологов, а отсутствие теломерных повторов в хромосоме приводит к исключению ее из «букета».

Теломеры состоят из повторенной ДНК и теломерных белков. Известно, что, как правило, ДНК теломер у насекомых содержит (TTAGG) n повторы [5], где n может достигать десятков тысяч. В ранней профазе I мейоза теломерные концы хромосом расположены на ядерной оболочке более или менее равномерно. На стадии зиготены происходит кластеризация теломер на одном из полюсов ядра (стадия «букета»). О роли теломерных последовательностей в этом процессе говорит тот факт, что кольцевые хромосомы без теломерных последовательностей не включаются в «букет», а кольцевые хромосомы с интерстициальными теломерными повторами участвуют в нем [6; 7]. Считается, что такая «букетная» реорганизация хромосом способствует сближению гомологов и началу их синапсиса [8], причем первыми сближаются теломерные районы хромосом, что делает более вероятным прохождение кроссинговера в терминальных участках [9].

Однако исследование мутантных растений показало, что образование «букета» может идти независимо от ранней рекомбинации, но прохождение мейозита через рекомбинацию и синапсис необходимо для выхода из «букета» [10]. Так, на мышинных мейоцитах показано, что комплексы белков с теломерными повторами могут пространственно смещаться с внешних участков хромосомных территорий внутрь хроматина в период от пахитены до метафазы I. Теломеры коротких плеч оказываются дистальнее по отношению к центромерам, и это, предположительно, необходимо для избежания помех, связанных с контактом кинетохоров и микротрубочек [11].

В случае ахиазматичного мейоза у *Lepidoptera* концевые и интерстициальные теломерные повторы обеспечивают гомологичную и негомологичную ассоциацию голокинетических хромосом и, как следствие, способствуют правильной сегрегации [12]. В то же время показано, что искусственные кольцевые минихромосомы у мыши способны спариваться и формировать СК в отсутствие теломерных повторов [7].

Таким образом, в настоящее время данные о роли теломерных последовательностей в инициации синапсиса хромосом и распределении рекомбинационных обменов достаточно противоречивы. Поэтому мы поставили задачу проанализировать локализацию теломерных последовательностей ДНК у видов саранчовых с разным типом синапсиса и распределения рекомбинационных обменов.

Материал и методы

Работа проведена на семи видах саранчовых из трех подсемейств семейства Acrididae: *Calliptamus italicus* (L.) (подсемейство Catantopinae); *Angaracris barabensis* (Pall.), *Bryodema gebleri* (F.-W.), *Bryodema tuberculatum* (F.), *Celes variabilis* (Pall.) (подсемейство Locustinae); *Euchorthippus pulvinatus* (F.-W.), *Chorthippus fallax* (Zub.) (подсемейство Acridinae).

Личинки последнего возраста и взрослые самцы саранчовых отловлены на территории Новосибирской области, Алтая, Хакасии и Тувы в период с 1997–2007 гг. Таксономическая принадлежность всех исследованных видов определена доктором биологических наук, профессором М. Г. Сер-

геевым (кафедра общей биологии и экологии Новосибирского государственного университета).

Фиксация материала. Извлеченные семенники очищали от жирового тела в 0,9 % растворе цитрата натрия, затем инкубировали 20–40 мин в 0,01–0,04 % растворе колхицина на 0,9 % растворе цитрата натрия. Гонады фиксировали в смеси 96 % этанола и ледяной уксусной кислоты в соотношении 3 : 1 в течение 5 мин, переносили в свежую порцию фиксатора, выдерживали еще 20–40 мин.

Для *C-дифференциального окрашивания* готовили давленные препараты. Фиксированные семенные фолликулы помещали в каплю 60 % уксусной кислоты на чистом стекле. Проводили мацерацию фолликулов при помощи препаровальной иглы. Накрывали покровным стеклом и оставляли на 3–5 мин. Слегка постукивали по покровному стеклу карандашом для рассредоточения клеточной массы. После этого сильно раздавливали препарат и замораживали в жидком азоте. Покровные стекла скалывали после полной заморозки препаратов. Препараты сушили и окрашивали *C-дифференциально* по методу, описанному ранее [3]. Для этого препараты предварительно обрабатывали в 0,2 % HCl при комнатной температуре в течение 10–15 мин. Ополаскивали в дистиллированной воде. Щелочную денатурацию проводили в насыщенном растворе Ba(OH)₂ в течение 5–7 мин при 60 °C. Отмывали препарат в сильной струе горячей водопроводной воды, ополаскивали дистиллированной водой. Инкубировали в растворе 2 × SSC в течение 60–90 мин при 60 °C. Окрашивание проводили сразу или на следующий день в 3 % растворе красителя Гимза в течение 10–20 мин, ополаскивали в дистиллированной воде и высушивали. Препараты анализировали при помощи светового микроскопа Jenaval (Zeiss, Германия).

Для FISH (флуоресцентная гибридизация *in situ*) готовили клеточную суспензию: в капле 70 % спирта отрывали кончики фолликулов и помещали в каплю 60 % уксусной кислоты. С помощью препаровальной иглы мацерировали фрагменты фолликулов около минуты. Полученную массу переносили в пробирку для центрифугирования, содержащую 1 мл 60 % уксусной кислоты и выдерживали 40–60 мин. После пипетирования центрифугировали суспензию 3 мин на скорости 3 000 об/мин. Осторожно удаляли пипеткой надосадочную жидкость и добав-

ляли 0,5 мл смеси метанола с ледяной уксусной кислотой (3 : 1). После этого опять пипетировали и центрифугировали в таком же режиме. Таким образом, делали 2–3 смены смеси метанола с ледяной уксусной кислотой. В конце добавляли 150–200 мкл смеси метанола с ледяной уксусной кислотой, суспензию клеток хранили при -20°C .

Для приготовления препаратов использовали стекла ($76 \times 26 \times 1$ мм) фирмы Menzel GmbH + Co KG. Перед приготовлением препаратов стекла выдерживали в хромовой смеси не менее 30 мин, тщательно промывали водопроводной и ополаскивали дистиллированной водой. На влажное охлажденное стекло наносили 15–20 мкл охлажденной суспензии клеток и высушивали на воздухе. Качество полученных препаратов анализировали с помощью фазово-контрастного микроскопа. Для улучшения расплавления хромосом стекла после нанесения суспензии выдерживали в горячей влажной камере (60°C). В момент высыхания капали 20 мкл метанолуксусного фиксатора. Полученные препараты досушивали на воздухе и инкубировали в термостате при 60°C в течение часа.

Для выявления теломерного повтора насекомых $(\text{TTAGG})_n$ синтезировали ДНК-зонд с помощью безматричной ПЦР с праймерами $(\text{GGTTA})_4\text{GG}$ и $(\text{TAACC})_4\text{TAA}$. 50 мкл смеси для ПЦР содержало 50 мМ KCl, 10 мМ Трис-HCl (pH 8), 2 мМ MgCl_2 , 0,2 мМ каждого из четырех дНТФ, 2 мМ каждого праймера и 1 единицу Taq полимеразы. Амплификацию проводили на приборе «Biotetra» в следующем режиме: первые два цикла: $95^{\circ}\text{C} - 1$ мин, $30^{\circ}\text{C} - 1$ мин, $72^{\circ}\text{C} - 1$ мин, последующие 18 циклов: $94^{\circ}\text{C} - 30$ с, $50^{\circ}\text{C} - 1$ мин, $72^{\circ}\text{C} - 1$ мин. Продукты ПЦР анализировали методом электрофореза в 1 % агарозном геле. Для получения проб подходящих размеров полученный ПЦР-продукт фрагментировали ультразвуком в течение 2 мин на приборе «Bandelin Sonopuls»-HD 2070.

Мечение теломерных последовательностей проводили в 50 мкл ПЦР-смеси, содержащей 67 мМ Трис-HCl (pH 8), 16,6 мМ $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, 0,01 % Tween-20, 3 мМ MgCl_2 , по 0,25 мМ d (A, C, G), 0,08 мМ dTTP, 0,04 мМ BiodUTP, по 2 мМ каждого праймера, 3 мкл теломерной ДНК-пробы, 0,5 единицы Taq полимеразы. Программа амплификации

имела следующий температурно-временной режим: 1 цикл: $96^{\circ}\text{C} - 3$ мин, $39^{\circ}\text{C} - 1$ мин, $72^{\circ}\text{C} - 0,2$ мин; 2–20 циклы: $94^{\circ}\text{C} - 0,5$ мин, $39^{\circ}\text{C} - 0,7$ мин, $72^{\circ}\text{C} - 0,2$ мин. Полученный ПЦР-продукт фрагментировали ультразвуком в течение 2 мин.

Для удаления подложки препараты обрабатывали 0,12 % трипсином 1–2 мин, ополаскивали в $2 \times \text{SSC}$, выдерживали по 5 мин в $2 \times \text{SSC}$ и $1 \times \text{PBS}$. Фиксировали стекла 1 % раствором формальдегида в $1 \times \text{PBS}$, содержащем 50 мМ MgCl_2 в течение 10 мин. Препараты отмывали в $2 \times \text{SSC}$ 5 мин, ополаскивали дистиллированной водой и сушили.

Денатурацию ДНК-проб проводили в гибридационной смеси (50 % формамид, $2 \times \text{SSC}$) в амплификаторе «Biotetra» 5 мин при 75°C и помещали в лед. Денатурацию ДНК хромосом на препаратах осуществляли в денатурирующем растворе, состоящем из 70 % формамида и $2 \times \text{SSC}$, 2 мин при 72°C . После этого препараты проводили через серию ледяных спиртов (-20°C) с повышением концентрации 70, 80 и 96 %, ополаскивали в теплом 96 % спирте 1–2 мин и высушивали. На препараты наносили по 20 мкл гибридационной смеси, покрывали покровным стеклом и обмазывали резиновым клеем. Стекла держали ночь при 42°C во влажной камере.

Детекция меченого ДНК-зонда. По окончании гибридизации покровные стекла снимали в $2 \times \text{SSC}$. Отмывали при 42°C три раза по 4 мин в 50 % формамиде с $2 \times \text{SSC}$, затем в $2 \times \text{SSC}$ и два раза в $0,2 \times \text{SSC}$. Наносили по 25 мкл блокирующего буфера (3 г сухого обезжиренного молока, $4 \times \text{SSC} \cdot \text{T}$) и выдерживали 15 мин при 37°C во влажной камере. Для детекции биотинилированных зондов использовали авидин-DCS, меченый флуоресцеинизотиоционатом (авидин-FITC), который предварительно растворяли в блокирующем буфере в соотношении 1 : 400 и центрифугировали 7 мин при 13 000 об/мин. На стекла наносили по 25 мкл авидин-FITC, помещали во влажную камеру на 30 мин при 42°C . Отмывали 3 раза по 4 мин в $4 \times \text{SSC} \cdot \text{T}$ при 42°C . Для усиления сигнала препараты инкубировали с биотинилированными антителами к авидину – антиавидином, разведенным в блокирующем растворе в соотношении 1 : 200 и отцентрифугированным 7 мин при 13 000 об/мин. Для этого на-

носили по 25 мкл антиавидина и помещали во влажную камеру на 30 мин при 42 °С. Отмывали 3 раза по 4 мин в $4 \times \text{SSC} \cdot \text{T}$ при 42 °С. Затем снова наносили слой авидин-FITC и инкубировали в том же режиме. Отмывали при 42 °С три раза в $4 \times \text{SSC} \cdot \text{T}$ по 4 мин, затем в $2 \times \text{SSC}$ и 2 раза в $0,2 \times \text{SSC}$. Препараты ополаскивали в спирте 96 % и высушивали на воздухе. Затем наносили по 10 мкл DAPI (0,08 мкг/мл) с антифейдом (Antifade DABCO).

Препараты анализировали с помощью флуоресцентного микроскопа Axio Imager. A1 (Carl Zeiss). Сигнал регистрировали с помощью CCD-камеры и программного обеспечения ISIS4 фирмы METASYSTEMS GmbH (Германия).

Результаты исследований и обсуждение

Самцы изученных видов саранчовых подсемейств Catantopinae и Locustinae имеют в диплоидном наборе 23 акроцентрика: 11 пар аутосом и одну X-хромосому, а принадлежащих подсемейству Acridinae – 17 хромосом, из которых 1–3-я пары аутосом – двуплечие, 4–8-я пары и X-хромосо-

ма – акроцентрические. У этих видов представлены основные типы мейотического синапсиса, наблюдаемые у самцов саранчовых [13].

FISH-реакция проб теломерной ДНК показала наличие сигнала у всех изученных видов только в теломерных участках хромосом, как акроцентрических, так и двуплечих (рис 1, 2, а, б). Мы не выявили интерстициальную локализацию теломерных повторов, хотя у некоторых видов описано такое расположение блоков теломерной ДНК [14].

Установлено, что выявление или невыявление теломерных повторов на мейотических метафазных хромосомах у саранчовых может зависеть от характера распределения хиазм и, следовательно, конфигурации бивалента [5]. Интенсивность сигнала может зависеть от разных причин, связанных как с предварительной обработкой препаратов и прохождением FISH, так и со степенью конденсации хромосом [15]. Необходимо отметить, что в нашем случае оказалось, что интенсивность сигнала в одних и тех же областях хромосом была примерно одинаковой на стадиях первой и второй метафаз мейоза (см. рис. 1, в, г). У некоторых видов саран-

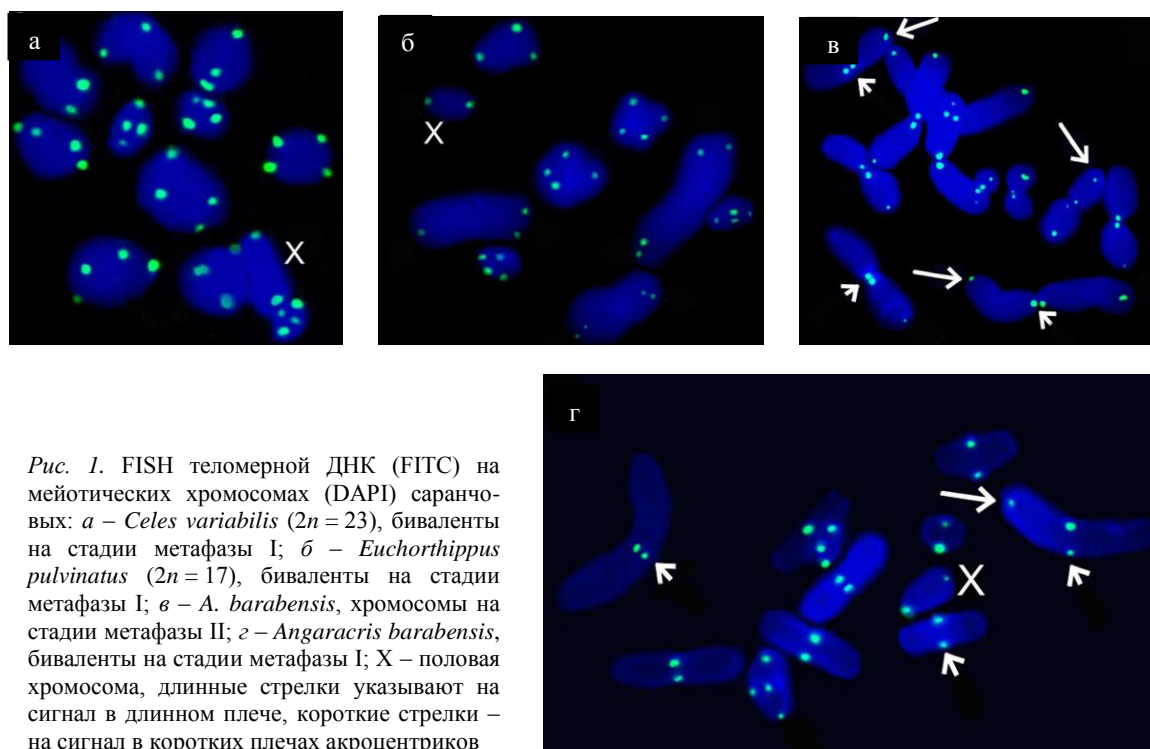


Рис. 1. FISH теломерной ДНК (FITC) на мейотических хромосомах (DAPI) саранчовых: а – *Celes variabilis* ($2n = 23$), биваленты на стадии метафазы I; б – *Euchorthippus pulvinatus* ($2n = 17$), биваленты на стадии метафазы I; в – *A. barabensis*, хромосомы на стадии метафазы II; г – *Angaracris barabensis*, биваленты на стадии метафазы I; X – половая хромосома, длинные стрелки указывают на сигнал в длинном плече, короткие стрелки – на сигнал в коротких плечах акроцентриков

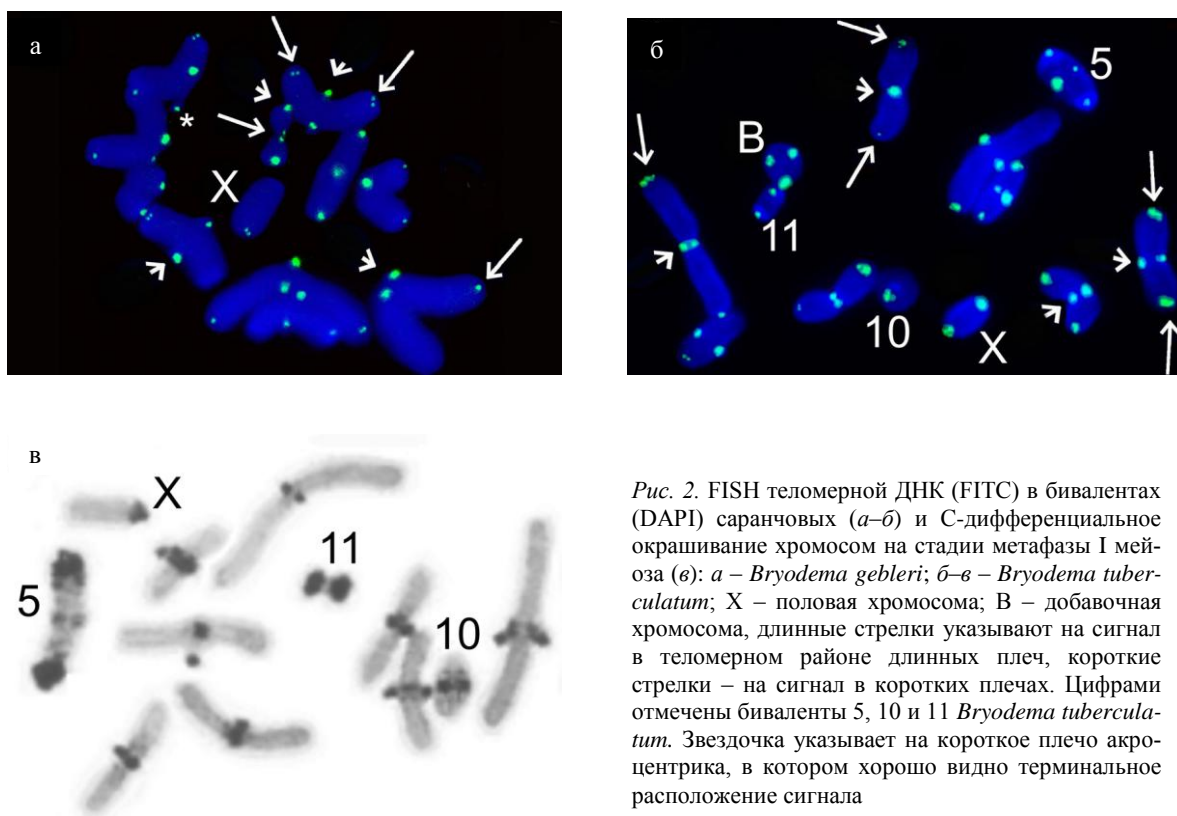


Рис. 2. FISH теломерной ДНК (FITC) в бивалентах (DAPI) саранчовых (*a–b*) и С-дифференциальное окрашивание хромосом на стадии метафазы I мейоза (*в*): *a* – *Bryodemina gebleri*; *б–в* – *Bryodemina tuberculatum*; X – половая хромосома; B – добавочная хромосома, длинные стрелки указывают на сигнал в теломерном районе длинных плеч, короткие стрелки – на сигнал в коротких плечах. Цифрами отмечены биваленты 5, 10 и 11 *Bryodemina tuberculatum*. Звездочка указывает на короткое плечо акроцентрика, в котором хорошо видно терминальное расположение сигнала

човых соотношении интенсивности сигнала на разных концах хромосом действительно коррелирует с положением точек инициации синапсиса. Так, у *C. variabilis*, хромосомы которого обнаруживают инициацию синапсиса с терминальных участков и короткого, и длинного плеча, гибридационный сигнал был примерно одинаков на обоих концах хромосом (см. рис. 1, *a*).

У видов трибы *Bryodemini* сигнал гибридализации с теломерной ДНК обнаруживался только в терминальных районах коротких и длинных плеч, но не выявлялся в центромерных районах хромосом, в том числе и тех, которые начинают формировать СК с центромерного района (см. рис. 1, *в, г*; 2, *a, б*). То, что сигнал гибридализации локализуется не в центромере, а именно в теломере короткого плеча, удается разглядеть при определенном положении бивалента (см. рис. 2, *a*). Интересно отметить, что у *A. barabensis* (см. рис. 1, *в, г*) и *B. gebleri* (см. рис. 2, *a*) гибридационный сигнал в коротких плечах был сильнее, чем в длинных, – в них он иногда не выявлялся или был очень слабым (см. рис. 1, *в, г*; 2, *a*). В то же время у *B. tuberculatum* оба терминальных района демонстрировали сигнал примерно одинаковой интенсивности (см. рис. 2, *б*).

Как уже отмечалось, у двух пар хромосом видов трибы *Bryodemini* синаптонемный комплекс начинает формироваться с дистального района длинного плеча, а не с проксимального, как у всех остальных пар хромосом. У *B. tuberculatum* это хромосомы пятой и одиннадцатой пар, имеющие крупные блоки прицентромерного гетерохроматина. Рекомбинационный обмен в этих хромосомах локализуется в терминальных районах длинного плеча, а не в прицентромерной области, как у остальных хромосом (см. рис. 2, *в*). FISH с пробой теломерной ДНК не обнаружила каких-либо отличий этих пар хромосом по интенсивности гибридационного сигнала (см. рис. 2, *б*). Часто именно в длинном плече сигнал гибридализации был самым слабым.

Таким образом, полученные нами данные не дают однозначного ответа на вопрос о роли теломерной ДНК в инициации мейотического синапсиса.

Заключение

Среди саранчовых, у которых обнаружены различные варианты мейотического синапсиса гомологичных хромосом и распределения в них рекомбинационных обменов, особое место принадлежит видам трибы

Bryodemini. У самцов этих видов обнаружен принципиально новый тип синапсиса, начинающийся с центромерных районов. Он характерен для девяти пар хромосом. Однако проведение FISH с пробой теломерной ДНК не обнаружило сигнала в прицентромерной области этих хромосом.

Две пары хромосом, в которых образование синаптонемного комплекса начинается с терминального района длинного плеча, давали сигналы гибридизации на концах обоих плеч, причем сигнал в коротком плече часто был более интенсивным.

Список литературы

1. White M. J. D. An extreme form of chiasma localization in a species of *Bryodemina* (Orthoptera, Acrididae) // *Evolution*. 1954. Vol. 8. P. 350–358.

2. Fletcher H. L. Localised chiasmata due to partial pairing: a 3D reconstruction of synaptonemal complexes in male *Stethophyma grossum* // *Chromosoma*. 1977. Vol. 65. P. 247–269.

3. Высоцкая Л. В., Агапова О. А., Олимова Д. Ч. Распределение хиазм и синапсис хромосом у видов саранчовых подсемейства Oedipodinae // *Генетика*. 1995. Т. 31. С. 471–476.

4. Calvente A., Viera A., Page J., Parra M. T., Gomez R., Suja J. A., Rufas J. S., Santos J. L. DNA double-strand breaks and homology search: inferences from a species with incomplete pairing and synapsis // *J. Cell Science*. 2005. Vol. 118. P. 2957–2963.

5. Sahara K., Marec F., Traut W. TTAGG telomeric repeats in chromosomes of some insects and other arthropods // *Chrom. Res.* 1999. Vol. 7. P. 449–460.

6. Carlton P. M., Cande W. Z. Telomeres act autonomously in maize to organize the meiotic bouquet from a semipolarized chromosome orientation // *J. Cell Biol.* 2002. Vol. 157. P. 231–242.

7. Voet T., Liebe B., Labaere C., Marynen P., Scherthan H. Telomere-independent homolo-

gue pairing and checkpoint escape of accessory ring chromosomes in male mouse meiosis // *J. Cell Biol.* 2003. Vol. 162. P. 795–808.

8. Scherthan H., Weich S., Schwegler H., Heyting C., Härle M., Cremer T. Centromere and telomere movements during early meiotic prophase of mouse and man are associated with the onset of chromosome pairing // *J. Cell Biol.* 1996. Vol. 134. P. 1109–1125.

9. de La Roche Saint-André C. Alternative ends: Telomeres and meiosis // *Biochimie*. 2008. Vol. 90. P. 181–189.

10. Harper L., Golubovskaya I., Cande W. Z. A bouquet of chromosomes // *J. Cell Sci.* 2004. Vol. 117. P. 4025–4032.

11. Viera A., Parra M. T., Page J., Santos J. L., Rufas J. S., Suja J. A. Dynamic relocation of telomere complexes in mouse meiotic chromosomes // *Chrom. Res.* 2003. Vol. 11. P. 797–807.

12. Rego A., Marec F. Telomeric and interstitial telomeric sequences in holokinetic chromosomes of Lepidoptera: Telomeric DNA mediates association between postpachytene bivalents in achiasmatic meiosis of females // *Chrom. Res.* 2003. Vol. 11. P. 681–694.

13. Высоцкая Л. В., Корниенко О. С., Гуляева О. Н., Сергеев М. Г. Реконструкция филогенетических отношений саранчовых (Orthoptera, Acrididae): возможности анализа мейотического синапсиса гомологов и формирования оси полового унивалента // *Евразиат. энтомол. журн.* 2009. Т. 8. С. 363–370.

14. López-Fernández C., Pradillo E., Zabal-Aguirre M., Fernández J. L., García de la Vega C., Gosálvez J. Telomeric and interstitial telomeric-like DNA sequences in Orthoptera genomes // *Genome*. 2004. Vol. 47. P. 757–763.

15. Señal C. de la, Chowdhary B. P., Gustavsson I. Localization of the telomeric (TTAGGG)_n sequences in chromosomes of some domestic animals by fluorescence in situ hybridization // *Hereditas*. 1995. Vol. 123. P. 269–274.

Материал поступил в редакцию 30.05.2010

O. S. Kornienko, V. A. Trifonov, A. I. Kulemzina, L. V. Vysotskaya

LOCALIZATION OF THE TELOMERIC DNA IN CHROMOSOMES OF GRASSHOPPERS WITH DIFFERENT MEIOTIC SYNAPSIS

The chromosomes of seven grasshopper species with different types of meiotic synapsis were analyzed after fluorescent in situ hybridization with the telomeric DNA. The hybridization signals were detected only in the terminal regions of both two-arms chromosomes and acrocentric ones. The hybridization signals in the Bryodemini species were often more intensive in the short arm of the acrocentric chromosomes than in their long arm. There were no hybridization signals in the centromeric regions of those chromosomes that begin to form the synaptonemal complex in the centromere.

Keywords: telomeric DNA, meiotic synapsis, recombination change, spermatogenesis.