

Научная статья
УДК 575.1:595.773.4
doi: 10.17223/19988591/69/5

Эволюционная реорганизация взаиморасположения хромосом в пространстве ядер трофоцитов у близкородственных видов дрозофил

Ирина Эгоновна Вассерлауф¹, Константин Евгеньевич Усов²,
Гульнар Мухтаргазыевна Абылкасымова³,
Ануарбек Каримович Сибатаев⁴

^{1, 2} Национальный исследовательский Томский государственный университет,
Томск, Россия

³ Институт генетики и физиологии, Алматы, Казахстан,

⁴ Казахский агротехнический исследовательский университет им. С.С. Сейфуллина,
Астана, Казахстан

¹ irinawasserlauf@mail.ru

³ iggc@mail.ru

⁴ a.sibataev@kazatu.edu.kz

Аннотация. Ранее нами был проведен анализ ориентации политенных хромосом (морфотип ядра) в ядрах трофоцитов у близкородственных видов подгруппы *melanogaster* и группы *virilis* рода *Drosophila*. Был выявлен новый видоспецифичный признак – морфотип ядер трофоцитов у дрозофил, сходный с видами малярийных комаров. У дрозофил обнаружены четыре видоспецифичных морфологических типа ядра: 1) с локальным хромоцентром; 2) с диффузным хромоцентром; 3) с хромосомами, рассредоточенными в пространстве ядра; 4) с хромосомами, имеющими прикрепление к ядерной оболочке. Анализ собственных и литературных данных позволил выявить закономерность географического распространения видов подгруппы *melanogaster* и группы *virilis* с признаком «морфотип ядер трофоцитов». Установлено, что низкая температура и инбридинг, оказывают влияние на синاپтирование гомологичных хромосом в ядрах трофоцитов яиц и личинок в линиях *D. melanogaster*. Возможно, данные факторы в процессе эволюции оказывали влияние на преобразование морфотипа ядер трофоцитов (пространственной организации хромосом в ядре) у дрозофил. Эволюционные преобразования морфотипа ядер трофоцитов у видов происходили по схеме: от локального хромоцентра у филогенетически исходных видов к его частичному, а затем и к полному исчезновению у производных видов, при этом у ряда видов хромосомы рассредоточены в ядре и контактируют с ядерной оболочкой.

Ключевые слова: взаимное расположение хромосом в ядрах трофоцитов (морфотипы ядер), политенные хромосомы, *Drosophilidae*, виды подгруппы *melanogaster* и группы *virilis*, эволюционная цитогенетика

Источник финансирования: исследование выполнено в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (проект № FSWM-2020-0019).

Для цитирования: Вассерлауф И.Э., Усов К.Е., Абылкасымова Г.М., Сибатаев А.К. Эволюционная реорганизация взаиморасположения хромосом в пространстве ядер трофоцитов у близкородственных видов дрозофил // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2025. № 69. С. 38–47. doi: 10.17223/19988591/69/5

Evolutionary reorganization of chromosome interposition in the space of trophocyte nuclei in closely related *Drosophila* species

**Irina E. Wasserlauf¹, Konstantin E. Usov², Gulnar M. Abylkasymova³,
Anuarbek K. Sibataev⁴**

^{1, 2} Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation

³ Institute of Genetics and Physiology, Almaty, Kazakhstan

⁴ Kazakh Agrotechnical Research University S.S. Seifullin, Astana, Kazakhstan

¹ irinawasserlauf@mail.ru

² iggc@mail.ru

³ a.sibataev@kazatu.edu.kz

Summary. One of the problems of systematics and phylogeny is the difficulty in establishing species affiliation in difficult-to-define groups of species (cryptic species), which are phenotypically similar to each other, but at the same time reproductively isolated and differ in genome structure. For most two-winged insects, the formation of giant polytene chromosomes with species-specific disc and interdisc structure is characteristic of the nuclei of salivary glands, trophocytes, and malpighian vessels. According to the structure of chromosomes species differ and phylogenetic trees between closely related species are built according to this feature. At the same time, there are species in which the structure of polytene chromosomes practically does not differ, such species are called homosequential. Therefore, it is difficult to establish phylogenetic relationships between these species. However, a new species trait has been discovered in malarial mosquitoes, by which homosequential species are also distinguished. This is the mutual arrangement of chromosomes in the space of trophocyte nuclei. In this connection, it is of great interest to study this phenomenon in other two-winged insects, especially in homosequent and cryptic species. In this connection, it was of great interest to study this phenomenon in other two-winged insects, especially in homosequent and in cryptic species. For the first time, the orientation of polytene chromosomes in the nuclei (nucleus morphotype) of the germinative cell system was analyzed in closely related species of the melanogaster subgroup and virilis group of the genus *Drosophila*. We have shown that a new species-specific trait, the nucleus morphotype, as well as that previously identified in malaria mosquito species, also occurs in closely related species of *Drosophila*. Four species-specific morphologic types of the nucleus were found in *Drosophila*: 1. With a local chromocenter; 2. With a diffuse chromocenter; 3. With chromosomes scattered in the space of the nucleus; 4. With chromosomes attached to the nuclear envelope (See Fig. 1). The regularity of distribution of species of melanogaster subgroup and virilis group by the feature “morphotype of trophocyte nuclei” correlating with phylogenetic centers of origin of species and geographical distribution of *Drosophila* species ranges above sea level was revealed. It was found that such factors as low temperature and inbreeding affect the synaptation of homologous chromosomes in the nuclei of ovarian trophocytes in *D. melanogaster* lines. It is possible that these factors may influence changes in the nucleus morphotype (spatial organization of chromosomes in the nucleus), which may further lead to the formation of a new species. Evolutionary transformations of the morphotype of trophocyte nuclei in species followed the scheme: from a local chromocenter in phylogenetically original species to its partial and then to its complete disappearance in derived species, while in a number of species chromosomes are dispersed in the nucleus and are in contact with the nuclear envelope.

The article contains 1 Figure, 33 References.

Keywords: mutual arrangement of chromosomes in trophocyte nuclei (morphotypes of nuclei), polytene chromosomes, *Drosophilidae*, species of *melanogaster* subgroup and *virilis* group, evolutionary cytogenetics

Fundings: The research was carried out within the framework of the state assignment of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (project No. FSWM-2020-0019).

For citation: Wasserlauf IE, Usov KE, Abylkasymova GM, Sibataev AK. Evolutionary reorganization of chromosome interposition in the space of trophocyte nuclei in closely related *Drosophila* species. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2025;69:38-47. doi: 10.17223/19988591/69/5

Введение

Одной из проблем систематики и филогении является сложность в установлении видовой принадлежности в трудноопределяемых группах видов (криптические виды), которые фенотипически сходны друг с другом, но в то же время репродуктивно изолированы и отличаются по структуре геномов [1–3]. Для установления филогенетического родства между близкородственными видами, а также для установления таксономического статуса актуальными методами исследований являются гибридологический анализ, кариотипирование, изучение структуры хромосом, молекулярно-цитогенетические методы [4–6].

Для большинства двукрылых насекомых в ядрах клеток слюнных желез, трофоцитов, мальпигиевых сосудах характерно образование гигантских политенных хромосом с видоспецифичной дисковой и междисковой структурой [7–10]. Особенностью этих хромосом является то, что гомологичные хромосомы спарены друг с другом. По структуре хромосом виды различаются, и по этому признаку построены филогенетические деревья между близкородственными видами. В то же время есть виды, у которых структура политенных хромосом практически не отличается, такие виды называются гомосеквентными [8, 9]. Поэтому между этими видами сложно установить филогенетические взаимоотношения. Однако у малярийных комаров был обнаружен новый видовой признак (взаимное расположение хромосом в пространстве ядер трофоцитов), по которому различаются гомосеквентные виды [11–13]. В связи с этим представляло большой интерес изучение данного феномена у других двукрылых насекомых, особенно у гомосеквентных и у криптических видов.

Видовая специфичность взаимного расположения хромосом в ядрах трофоцитов

Изучение пространственной организации хромосом в ядрах трофоцитов близкородственных видов подгруппы *melanogaster* и группы *virilis* показало, что перераспределение прицентромерного гетерохроматина по плечам хромосом трофоцитов дрозофил либо его элиминация при видообразовании

сопровождается различными хромосомными перестройками, перемещением мобильных элементов по геному, с помощью которых может происходить реорганизация хромосом в пространстве ядер трофоцитов [13–20]. В результате эволюционных преобразований архитектуры ядер трофоцитов у близкородственных видов подгруппы *melanogaster* и группы *virilis* образовались четыре морфологических типа взаимного расположения хромосом в ядре: 1) с локальным хромоцентром; 2) с диффузным хромоцентром; 3) с отсутствием хромоцентра; 4) с прикреплениями хромосом прицентромерными районами к ядерной оболочке [21–23]. По-видимому, эти четыре морфологических типа организации ядер связаны с количеством гетерохроматина в прицентромерных районах хромосом [24]. Чем больше гетерохроматина в прицентромерных районах хромосом, как у филогенетически стволовых видов *D. orena*, *D. virilis* и *D. kanekoi*, тем больше вероятность образования хромоцентральной организации хромосом в ядре. Известно, что видоспецифичность по количеству и локализации гетерохроматина в геноме предполагает его адаптивную значимость [24–28].

Закономерность географического распределения видов дрозофил по признаку «морфотип ядер трофоцитов»

Разные виды дрозофил по своему географическому распространению на материках занимают свои ареалы в определенных климатических зонах [25]. На основании анализа литературных и собственных данных было изучено, как признак «морфотип ядер трофоцитов» коррелирует с географическим распределением видов [8, 9, 16, 23, 25]. Это необходимо для того, чтобы установить закономерность эволюционного преобразования морфотипов ядер трофоцитов у дрозофил, зависимо не только от внутренних факторов, но и от внешних факторов среды обитания. С учетом литературных данных по географическому распространению видов дрозофил, по данным пищевых предпочтений мух, данных по инверсионному полиморфизму, а также наших данных по морфотипам ядер трофоцитов нами был проведен анализ возможного эволюционного преобразования архитектуры ядер трофоцитов у видов подгруппы *melanogaster* и группы *virilis* [16, 23].

Было установлено, что виды эндемики (реликтовые, филогенетически стволовые виды *D. orena*, *D. virilis*), ареалы которых занимают горные районы на высоте 2100–1609 м над уровнем моря имеют хромоцентральной организацию ядер трофоцитов [24]. Следует отметить, что температурный режим в горных районах колеблется от +8°C ночью до +16°C днем. Такая температура для развития дрозофилы достаточно чувствительная [25]. Известно, что у особей, обитающих в экстремальных условиях, например, в популяциях северных широт, где температуры окружающей среды достигают экстремального уровня, происходит изменение количества и локализации гетерохроматина в хромосомах [26, 27]. Вероятно, поэтому у стволовых видов *D. orena* и *D. virilis*, обитающих в высокогорье при пониженных температурах, содержится в геноме большое количество гетерохроматина в

хромосомах [29, 30], что свидетельствует об адаптивном значении гетерохроматина.

Другие виды мух, ареалы которых распространены на больших территориях возвышенности и равнин от 0–1300 м над уровнем моря с наиболее оптимальными климатическими условиями при температуре, достигающей +28°C, содержат в геноме гетерохроматина меньше, чем стволовые виды [31–32], и поэтому их морфотип ядер трофоцитов не имеет хромоцентральной организации. Отсюда следует, что филогенетически древние стволовые виды с высоким содержанием гетерохроматина в геноме и хромоцентральной организацией ядер трофоцитов, как правило, обитают в суровых высокогорных климатических условиях окружающей среды [7, 8]. В то время как виды с меньшим количеством гетерохроматина в геноме и с хромосомами, рассредоточенными в пространстве ядер трофоцитов, обитают в наиболее благоприятном тропическом климате.

Таким образом, при видообразовании экстремальная температура могла являться одним из важных факторов воздействия окружающей среды на реорганизацию хромосом в пространстве ядер трофоцитов у дрозофил. Кроме того, по-видимому, инбридинг характерный для популяций видов, распространенных на периферии ареала, мог также повлиять на архитектуру ядер трофоцитов и привести к эволюционным преобразованиям пространственной организации хромосом в ядрах трофоцитов. В связи с этим нами был поставлен эксперимент с линиями *D. melanogaster*, который выявил, что низкая температура и продолжительный инбридинг оказывают влияние на организацию хромосом в ядрах трофоцитов [33].

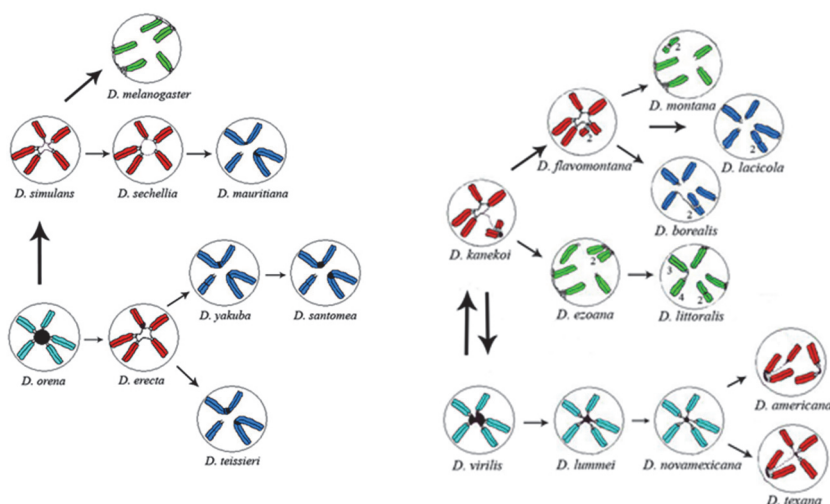


Рис. 1. Схема эволюционных преобразований морфотипов ядер трофоцитов у видов подгруппы *melanogaster* и видов группы *virilis*

[Fig. 1. The scheme of evolutionary transformations of morphotypes of trophocyte nuclei in species of the *melanogaster* subgroup and species of the *virilis* group]

Вероятно, при воздействии этих факторов на геном дрозофил видов подгруппы *melanogaster* и группы *virilis* происходило изменение количества гетерохроматина в прицентромерных районах хромосом (с помощью хромосомных перестроек и перемещения мобильных генетических элементов), что могло привести к изменению пространственной организации хромосом в ядре с образованием четырех морфологических типов ядра [23]. Эволюция генома дрозофил шла в сторону уменьшения количества гетерохроматина (в основном прицентромерного), что, по-видимому, привело к исчезновению хромоцентральной организации ядра у филогенетически производных видов дрозофил (см. рис. 1).

В филогенезе у дрозофил подгруппы *melanogaster* и группы *virilis* проявилась общая тенденция эволюционной реорганизации хромосом в пространстве ядер трофоцитов: от локального хромоцентра у стволовых видов, затем к диффузному хромоцентру и к его полному исчезновению у более молодых групп дрозофил [21, 23].

Заключение

Было показано, что выявленный признак – морфотип ядер трофоцитов, также как ранее выявленный у видов малярийных комаров, имеет видовую специфичность и у близкородственных видов дрозофил. Выявлена закономерность распределения видов подгруппы *melanogaster* и группы *virilis* по признаку «морфотип ядер трофоцитов», коррелирующая с центрами происхождения видов и географическим распределением ареалов относительно уровня моря у видов дрозофил.

Список источников

1. Dobzhansky T. Genetics and the Origin of Species. New York : Columbia University, 1937. 234 p.
2. Лухтанов В.А. Делиминация видов и анализ криптического видового разнообразия в XXI веке // Энтомологическое обозрение. 2019. № 2. С. 358–370.
3. Феоктистова Н.Ю., Кропоткина М.В., Поташникова Е.В., Гуреева А.В., Кузнецова Е.В. Видообразование у аллопатрических видов хомячков подсемейства Cricetinae (Rodentia, Cricetinae) // Журнал общей биологии. 2018. Т. 79, № 4. С. 262–276.
4. Стегний В.Н., Шарахова М.В. Системная реорганизация архитектоники политенных хромосом в онто- и филогенезе малярийных комаров. Структурные особенности зон прикрепления хромосом к ядерной оболочке // Генетика. 1991. Т. 27, № 5. С. 828–835.
5. Игнатов М.С., Кузнецова О.И., Игнатова Е.А. Гибридизация мхов, насколько отдаленной может быть // Журнал общей биологии. 2018. Т. 79. С. 159–166.
6. Sharakhova M.V., Timoshevskiy V.A., Yang F., Demin S.Iu., Severson D.W., Sharakhov I.V. Imaginal discs – a new source of chromosomes for genome mapping of the yellow fever mosquito *Aedes aegypti* // PLoS Negl Tropical Disease. 2011. Vol. 5, № 10. e1335. doi: 10.1371/journal.pntd.0001335.
7. Coluzzi M. Sibling species in *Anopheles* and their importance in malariology // Miscellaneous Publications of the Entomological Society of America. 1970. Vol. 7, № 1. PP. 62–77. doi: 10.4182/TTUI3308.7-1.63

8. Lemeunier F., Ashburner M. Relationships within the melanogaster species subgroup of the genus *Drosophila* (Sophophora) // Proceedings of the Royal Society B. 1976. Vol. 193. PP. 275–294.
9. Lemeunier F., Ashburner M. Relationships within the melanogaster species subgroup of the genus *Drosophila* (Sophophora). IV. The chromosomes of two new species // Chromosoma. 1984. Vol. 89. PP. 343–351.
10. Lachaise D. Evolutionary novelties in islands: *Drosophila santomea*, a new melanogaster sister species from Sao Tome // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 2000. Vol. 267, № 1452. PP. 1487–1495. doi: 10.1098/rspb.2000.1169
11. Стегний В.Н. Реорганизация структуры интерфазных ядер в онто- и филогенезе малярийных комаров // Доклады Академии наук СССР. 1979. Т. 249, № 5. С. 1231–1234.
12. Стегний В.Н. Системная реорганизация архитектоники политенных хромосом в онто- и филогенезе малярийных комаров. II. Видоспецифичность в характере взаимоотношений хромосом с ядерной оболочкой в питательных клетках яйчников // Генетика. 19876. Т. 23, № 7. С. 1194–1198.
13. Стегний В.Н. Генетика сальтационного видообразования и системные мутации. Томск : Издательский Дом Томского государственного университета, 2019. 262 с.
14. Евгеньев М.Б. Изучение конъюгации политенных хромосом у межвидовых гибридов *Drosophila* группы *virilis*. Равнозначность участков хромосомы в отношении конъюгации // Цитология. 1975. Т. 17, № 10. С. 1128–1131.
15. Корочкин Л.И. Эволюционное значение генетических подвижных элементов. Гипотеза // Цитология и генетика. 1983. Т. 17. С. 67–78.
16. Вассерлауф И.Э. Динамика ориентации хромосом в ядрах трофобластов яйчников у близкородственных видов подгруппы *D. melanogaster* и группы *D. virilis* // Вестник ТГУ. 2008. № 313. С. 205–214.
17. Усов К.Е., Шелковникова Т.А., Вассерлауф И.Э., Стегний В.Н. Молекулярно-цитогенетический анализ прицентромерного гетерохроматина хромосом трофобластов яйчников у видов подгруппы *melanogaster* рода *Drosophila* // Цитология. 2008. Т. 50, № 12. PP. 1043–1047.
18. Usov K.E., Wasserlauf I.E., Abylkasymova G.M., Stegny V.N. Species specificity of DNA localization from the near-centromeric heterochromatin on polytene chromosomes in salivary gland cells and in 3D-organization of trophocyte nuclei in *Drosophila virilis* and *Drosophila kanekoi* (Diptera: Drosophilidae) // Genetics. 2014. Т. 50, № 11. PP.1299–1304.
19. Wasserlauf I., Usov K., Artemov G., Anan'ina T., Stegny V. Specific features in linear and spatial organizations of pericentromeric heterochromatin regions in polytene chromosomes of the closely related species *Drosophila virilis* and *D. kanekoi* (Diptera: Drosophilidae) // Genetica. 2015. Vol. 143, № 3. PP. 331–342. doi: 10.1007/s10709-015-9832-7
20. Mérel V., Boulesteix M., Fablet M., Vieira C. Transposable elements in *Drosophila* // Mobile DNA. 2020. Vol. 11, № 23. PP. 2–20. doi: 10.1186/s13100-020-00213-z.
21. Стегний В.Н., Вассерлауф И.Э. Видовая архитектура хромосом генеративной ткани и проблемы филогенетических отношений в подгруппе *melanogaster* рода *Drosophila* (Sophophora) // Генетика. 1994. Т. 30, № 4. С. 478–483.
22. Стегний В.Н., Вассерлауф И.Э., Ананьина Т.В. Взаиморасположение первичных политенных хромосом яйчников у 12 видов группы «*virilis*» рода *Drosophila* (Sophophora) // Генетика. 1996. Т. 32, № 6. С. 750–754.
23. Wasserlauf I.E. Chromosome interposition in the nuclei of ovarian trophocytes in a number of Diptera: a monograph. LAP LAMBERT Academic Publishing : Deutschland, 2013. 300 p.
24. Lemeunier F., Dutrillaux B., Ashburner M. Relationships within the melanogaster subgroup species of the genus *Drosophila* (Sophophora). III. The mitotic chromosomes and quinacrine fluorescent patterns of the polytene chromosomes // Chromosoma. 1978. Vol. 69. PP. 349–361.
25. Lachaise D., Silvain J.-F. How two Afrotropical endemics made two cosmopolitan human commensals: the *Drosophila melanogaster*–*D. simulans* palaeogeographic riddle // Genetica. 2004. Vol. 120. PP. 17–39.

26. Кикнадзе И.И., Спирин М.Т., Филиппова М.А. Изменение массы прицентромерного гетерохроматина – один из важных путей эволюции у хирономид // Цитология. 1991. Т. 33, № 12. С. 90–98.
27. Baimai V. Heterochromatin accumulation and karyotypic evolution in some dipterian insects // Zoological studies. 1998. Vol. 37, № 2. PP. 75–88.
28. Lemeunier F., Dutrillaux B., Ashburner M. Relationships within the melanogaster subgroup species of the genus *Drosophila* (Sophophora). III. The mitotic chromosomes and quinacrine fluorescent patterns of the polytene chromosomes // Chromosoma. 1978. Vol. 69. PP. 349–361.
29. Craddock E.M., Gall J.G., Jonas M. Hawaiian *Drosophila* genomes: size variation and evolutionary expansions // Genetica. 2016. Vol. 144. PP. 107–124. doi: 10.1007/s10709-016-9882-5
30. Hjelmen C.E., Holmes V.R., Burrus C.G., Piron E., Mynes M., Garrett M.A., Blackmon H., Johnston J.S. Thoracic derreplication in *Drosophila* species estimates a minimum genome size and the dynamics of added DNA // Evolution. 2020. Vol. 74, № 7. PP. 1423–1436. doi: 10.1111/evo.1402215
31. Mahan J.T., Beck M.L. Heterochromatin in mitotic chromosomes of the virilis species group of *Drosophila* // Genetica. 1986. Vol. 68. PP. 113–118.
32. Throckmorton L.H. The virilis species group // The Genetics and Biology of *Drosophila*. London: Academic Press, 1982. Vol. 3b. PP. 227–296.
33. Вассерлауф И.Э., Шелковникова Т.А., Митренина Е.Ю., Стегний В.Н. Нарушения спаривания гомологичных хромосом в ядрах трофоцитов яичников *Drosophila melanogaster* при действии инбридинга и низкой температуры // Цитология. 2005. Т. 47, № 9. С. 798–799.

References

1. Dobzhansky T. Genetics and the Origin of Species. New York: Columbia University; 1937. 234 p.
2. Lukhtanov V.A. Species delimitation and analysis of cryptic fork diversity in the XXI century. *Entomological Review*. 2019;(2):358-370. In Russian, English summary
3. Feoktistova NYu. Speciation in allopatric hamster species of the subfamily Cricetinae (Rodentia, Cricetinae). *Journal of General Biology*. 2018;79(4):262-276. In Russian, English summary
4. Stegnii V.H., Sharakhova M.V. Systemic reorganization of polytene chromosome architectonics in onto- and phylogeny of malaria mosquitoes. Structural features of chromosome attachment zones to the nuclear envelope. *Russian Journal of Genetics*. 1991;27(5):828-835. In Russian, English summary
5. Ignatov M.S., Kuznetsova O.I., Ignatova E.A. Hybridization of mosses, how remote it can be. *Zhurnal General Biology*. 2018;79:159-166. In Russian, English summary
6. Sharakhova M.V., Timoshevskiy V.A., Yang F., Demin S.I., Severson D.W., Sharakhov I.V. Imaginal discs – a new source of chromosomes for genome mapping of the yellow fever mosquito *Aedes aegypti*. *PLoS Negl Tropical Disease*. 2011;5(10):e1335. doi: 10.1371/journal.pntd.0001335. Epub 2011 Oct 4.
7. Coluzzi M. Sibling species in Anopheles and their importance in malariology. *Miscellaneous Publications of the Entomological Society of America*. 1970;7(1):62-77. doi: 10.4182/TTUI3308.7-1.63
8. Lemeunier F., Ashburner M. Relationships within the melanogaster species subgroup of the genus *Drosophila* (Sophophora). *Proceedings of the Royal Society B*. 1976;193:275-294.
9. Lemeunier F., Ashburner M. Relationships within the melanogaster species subgroup of the genus *Drosophila* (Sophophora). IV. The chromosomes of two new species. *Chromosoma*. 1984;89:343-351.
10. Lachaise D. Evolutionary novelties in islands: *Drosophila santomea*, a new melanogaster sister species from Sao Tome. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2000;267(1452):1487-1495. doi: 10.1098/rspb.2000.1169

11. Stegnii VN. Reorganization of the structure of interphase nuclei in ontogeny and phylogeny of malaria mosquitoes. *Dokl. of the USSR Academy of Sciences*. 1979;249(5):1231-1234. In Russian, English summary
12. Stegnii VN. Systemic reorganization of polytene chromosome architectonics in ontogeny and phylogeny of malarial mosquitoes. II. Species specificity in the nature of relationships between chromosomes and nuclear envelope in ovarian feeding cells. *Russian Journal of Genetics*. 1987;23(7):1194-1198.
13. Stegnii VN. *Genetika sal'tatsionnogo vidoodobrazovaniya i sistemnye mutatsii* [Genetics of saltation speciation and systemic mutations]. Tomsk: Publishing House of Tomsk State University; 2019. 262 p. In Russian
14. Evgeniev MB. Study of polytene chromosome conjugation in interspecific hybrids of *Drosophila virilis* group. Equivalence of chromosome sections with respect to conjugation. *Cytology*. 1975;17(10):1128-1131. In Russian, English summary
15. Korochkin LI. Evolutionary significance of genetic mobile elements. A hypothesis. *Cytology and Genetics*. 1983;17:67-78. In Russian, English summary
16. Wasserlauf IE. Dynamics of chromosome orientation in the nuclei of ovarian trophocytes in closely related species of the *D. melanogaster* subgroup and the *D. melanogaster* group. *melanogaster* and *D. virilis*. *Bulletin of Tomsk State University*. 2008;313:205-214. In Russian, English summary
17. Usov KE, Shelkovnikova TA, Wasserlauf IE, Stegnii VN. Molecular cytogenetic analysis of near-centromeric heterochromatin of ovarian trophocyte chromosomes in species of the *melanogaster* subgroup of the genus *Drosophila*. *Cytology*. 2008;50(12):1043-1047. In Russian, English summary
18. Usov KE, Wasserlauf IE, Abylkasymova GM, Stegniy VN. Species specificity of DNA localization from the near-centromeric heterochromatin on polytene chromosomes in salivary gland cells and in 3D-organization of trophocyte nuclei in *Drosophila virilis* and *Drosophila kanekoi* (Diptera: Drosophilidae). *Russian Journal of Genetics*. 2014;50(11):1299-1304. In Russian, English summary
19. Wasserlauf I, Usov K, Artemov G, Anan'ina T, Stegniy V. Specific features in linear and spatial organizations of pericentromeric heterochromatin regions in polytene chromosomes of the closely related species *Drosophila virilis* and *D. kanekoi* (Diptera: Drosophilidae). *Genetica*. 2015;143(3):331-342. doi: 10.1007/s10709-015-9832-7
20. Mérel V, Boulesteix M, Fablet M, Vieira C. Transposable elements in *Drosophila*. *Mobile DNA*. 2020;11(23):2-20. doi: 10.1186/s13100-020-00213-z.
21. Stegnii VN, Wasserlauf IE. Species-specific chromosome architectonics of generative tissue and problems of phylogenetic relationships in the *melanogaster* subgroup of the genus *Drosophila* (Siphonophora). *Russian Journal of Genetics*. 1994;30(4):478-483. Russian, English summary
22. Stegnii VN, Wasserlauf IE, Ananyina TV. Interlocation of primary polytene chromosomes of ovaries in 12 species of the group "virilis" of the genus *Drosophila* (Siphonophora). *Russian Journal of Genetics*. 1996;32(6):750-754. Russian, English summary
23. Wasserlauf IE. Chromosome interposition in the nuclei of ovarian trophocytes in a number of Diptera: a monograph. LAP LAMBERT Academic Publishing; Deutschland, 2013. 300 p.
24. Lemeunier F, Dutrillaux B, Ashburner M. Relationships within the *melanogaster* subgroup species of the genus *Drosophila* (Siphonophora). III. The mitotic chromosomes and quinacrine fluorescent patterns of the polytene chromosomes. *Chromosoma*. 1978;69:349-361.
25. Lachaise D, Silvain J-F. How two Afrotropical endemics made two cosmopolitan human commensals: the *Drosophila melanogaster*-*D. simulans* palaeogeographic riddle. *Genetica*. 2004;120:17-39.
26. Kiknadze II, Spirin MT, Filipova MA. Change in the mass of the centromeric heterochromatin is one of the important evolutionary pathways in chironomids. *Cytology*. 1991;33(12):90-98. Russian, English summary
27. Baimai V. Heterochromatin accumulation and karyotypic evolution in some dipterian insects. *Zoological studies*. 1998;37(2):75-88.

28. Lemeunier F, Dutrillaux B, Ashburner M. Relationships within the melanogaster subgroup species of the genus *Drosophila* (Sophophora). III. The mitotic chromosomes and quinacrine fluorescent patterns of the polytene chromosomes. *Chromosoma*. 1978;69:349-361.
29. Craddock EM, Gall JG, Jonas M. Hawaiian *Drosophila* genomes: size variation and evolutionary expansions. *Genetica*. 2016;144:107-124. doi: 10.1007/s10709-016-9882-5
30. Hjelmen CE, Holmes VR, Burrus CG, Piron E, Mynes M, Garrett MA, Blackmon H, Johnston JS. Thoracic derreplication in *Drosophila* species estimates a minimum genome size and the dynamics of added DNA. *Evolution*. 2020;74(7):1423-1436. doi: 10.1111/evo.1402215.
31. Mahan JT, Beck ML. Heterochromatin in mitotic chromosomes of the virilis species group of *Drosophila*. *Genetica*. 1986;68:113-118.
32. Throckmorton LH. The virilis species group. *The Genetics and Biology of Drosophila*. London: Academic Press. 1982;3b:227-296.
33. Wasserlauf IE, Shelkovnikova TA, Mitrenina EYu, Stegnii VN. Disturbances of homologous chromosome pairing in the nuclei of ovarian trophocytes of *Drosophila melanogaster* at inbreeding and low temperature. *Cytology*. 2005;47(9):798-799. Russian, English summary

Информация об авторах:

Вассерлауф Ирина Эгоновна, с.н.с. НИЛ биологии и почвоведения Томского государственного университета (Томск, Россия).

E-mail: irinawasserlauf@mail.ru

Усов Константин Евгеньевич, доцент кафедры генетики и клеточной биологии Томского государственного университета (Томск, Россия).

E-mail: usovke@rambler.ru

Абылкасымова Гульнар Мухтаргазыевна, н.с. лаборатории молекулярной генетики Института генетики и физиологии (Алматы, Казахстан).

E-mail: iggc@mail.ru

Сибатаев Ануарбек Каримович, зав. кафедрой биологии, защиты и карантина растений Казахского агротехнического исследовательского университета им. С.С. Сейфуллина (Астана, Казахстан).

E-mail: a.sibataev@kazatu.edu.kz

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Irina E. Wasserlauf, Senior Research, Laboratory of Biology and Soil Science, Tomsk State University (Tomsk, Russia).

E-mail: irinawasserlauf@mail.ru

Konstantin E. Usov, Associate Professor, Department of Genetics and Cell Biology, Tomsk State University (Tomsk, Russia).

E-mail: usovke@rambler.ru

Gulnar M. Abylkasymova, Researcher, Laboratory of Molecular Genetics, Institute of Genetics and Physiology (Almaty, Kazakhstan).

E-mail: iggc@mail.ru

Anuarbek K. Sibataev, Head of the Department of Biology, Plant Protection and Quarantine, Kazakh Agrotechnical Research University named after S.S. Seifullin (Astana, Kazakhstan).

E-mail: a.sibataev@kazatu.edu.kz

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 25.08.2024;
одобрена после рецензирования 20.11.2024; принята к публикации 03.03.2025.*

*The article was submitted 25.08.2024;
approved after reviewing 20.11.2024; accepted for publication 03.03.2025.*