


doi 10.18699/vjgb-25-26

Цитогенетика насекомых в эпоху хромосомных сборок полных геномов

В.А. Лухтанов ¹ , Е.А. Паженкова²¹ Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия² Университет Любляны, Любляна, Словения lukhtanov@mail.ru


Аннотация. За последние несколько лет в цитогенетике произошли серьезные изменения, связанные с разработкой и распространением методов получения высококачественных хромосомных сборок полных геномов. Фактически это привело к появлению нового инструмента для изучения хромосом и хромосомных перестроек, мощность которого многократно превосходит возможности световой микроскопии. Использование этого инструмента революционизировало частную цитогенетику многих групп насекомых, для которых ранее информация о кариотипах, если она была вообще, ограничивалась элементарным подсчетом числа митотических или мейотических хромосом. Цель данного краткого обзора – обобщение достижений сравнительной и эволюционной цитогенетики насекомых, которые были получены на основании биоинформатического анализа хромосомных сборок полных геномов. С помощью этого подхода было показано, что в процессе быстрой хромосомной эволюции у чешуекрылых (отряд Lepidoptera) преобразование хромосомных чисел чаще всего осуществляются наиболее парсимониальным способом: в результате простых слияний и разделений хромосом. Установлено, что эти слияния и разделения не случайны и могут осуществляться в разных филогенетических линиях за счет повторного использования одних и тех же предковых хромосомных точек разрыва. Тенденция к разделениям хромосом скоррелирована с наличием в хромосомах так называемых интерстициальных теломер – теломероподобных структур, расположенных не на концах хромосом, а внутри них. При изучении теломерных регионов выявлено, что у большинства насекомых теломерная ДНК – это не просто набор коротких повторов, а очень длинная последовательность, состоящая из (TTAGG)_n (или других мотивов), регулярно и специфически прерываемая ретротранспозонами, а сами теломерные мотивы чрезвычайно разнообразны по длине и нуклеотидному составу. Число высококачественных хромосомных сборок геномов насекомых, доступных в базе данных GenBank, растет в геометрической прогрессии и уже превышает тысячу видов. Поэтому исключительные перспективы использования хромосомных сборок геномов для анализа кариотипов не вызывают сомнений.

Ключевые слова: хромосома; кариотип; хромосомные перестройки; теломера; мейотический драйв; рекомбинация; половые хромосомы; инверсии; синтении

Для цитирования: Лухтанов В.А., Паженкова Е.А. Цитогенетика насекомых в эпоху хромосомных сборок полных геномов. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2025;29(2):230-237. doi 10.18699/vjgb-25-26

Финансирование. Работа подготовлена при финансовой поддержке гранта Российского научного фонда № 24-14-00047, <https://rscf.ru/project/24-14-00047/>.

Cytogenetics of insects in the era of chromosome-level genome assemblies

V.A. Lukhtanov ¹ , E.A. Pazhenkova²¹ Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia² University of Ljubljana, Ljubljana, Slovenia lukhtanov@mail.ru

Abstract. Over the past few years, a revolution has occurred in cytogenetics, driven by the emergence and spread of methods for obtaining high-quality chromosome-level genome assemblies. In fact, this has led to a new tool for studying chromosomes and chromosomal rearrangements, and this tool is thousands of times more powerful than light microscopy. This tool has revolutionized the cytogenetics of many groups of insects for which previously karyotype information, if available at all, was limited to the chromosome number. Even more impressive are the achievements of the genomic approach for studying the general patterns of chromosome organization and evolution in insects. Thus, it has been shown that rapid transformations of chromosomal numbers, which are often found in the order Lepidoptera, are most often carried out in the most parsimonious way, as a result of simple fusions and fissions of chromosomes. It has been established that these fusions and fissions are not random and occur independently in different phylogenetic lineages due to the reuse of the same ancestral chromosomal breakpoints. It has been shown that the tendency

for chromosome fissions is correlated with the presence in chromosomes of the so-called interstitial telomeres, i.e. telomere-like structures located not at the ends of chromosomes, but inside them. It has been revealed that, in most insects, telomeric DNA is not just a set of short repeats, but a very long sequence consisting of $(TTAGG)_n$ (or other telomeric motifs), regularly and specifically interrupted by retrotransposons, and the telomeric motifs are diverse in terms of their length and nucleotide composition. The number of high-quality chromosome-level genome assemblies available for insects in the GenBank database is growing exponentially and now exceeds a thousand species. Therefore, the exceptional prospects for using genomic data for karyotype analysis are beyond doubt.

Key words: chromosome; karyotype; chromosomal rearrangements; telomere; meiotic drive; recombination; sex chromosomes; inversion; synteny

For citation: Lukhtanov V.A., Pazhenkova E.A. Cytogenetics of insects in the era of chromosome-level genome assemblies. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Vavilov J Genet Breed.* 2025;29(2):230-237. doi 10.18699/vjgb-25-26

Введение

Прогресс в науке часто бывает обусловлен появлением новых методов и методологий исследования. Если говорить о генетике, то одним из таких принципиально новых подходов, который дал мощный толчок к развитию дисциплины, стала процедура секвенирования нуклеотидных последовательностей (Heather, Chain, 2016). Усовершенствование технологий секвенирования наряду с разработками в области биоинформатического анализа и разработкой Hi-C метода (Lieberman-Aiden et al., 2009) привели к созданию еще одной прорывной методологии – получению хромосомных сборок полных геномов (Dudchenko et al., 2017). Эта методология революционизировала исследования в области сравнительной цитогенетики, стимулировав появление большого числа работ, посвященных структуре и закономерностям преобразований хромосом, а также роли хромосомных изменений в эволюции живых организмов. Фактически эта методология переключила внимание многих биологов-биоинформатиков с анализа нуклеотидных замен на анализ структурных изменений ДНК, которые до этого изучались почти исключительно методами микроскопии.

Цель нашего краткого обзора – обобщение достижений сравнительной и эволюционной цитогенетики насекомых, которые были получены на основании биоинформатического анализа хромосомных сборок полных геномов.

Цитогенетика насекомых и основные этапы ее развития

Хотя кариотипы некоторых модельных видов насекомых, таких как комар-звонец *Chironomus plumosus* и тутовый шелкопряд *Bombyx mori*, изучены чрезвычайно детально (Кикнадзе и др., 1991; Yoshido et al., 2005; Kiknadze et al., 2016), для немодельных видов информация о кариотипах, если и имеется вообще, часто ограничивается значением диплоидного (или гаплоидного) числа хромосом, приблизительным описанием размерных характеристик отдельных хромосом и, реже, отдельных хромосомных плеч в виде центромерного индекса (Peruzzi, Eroğlu, 2013). Следует отметить, что получение последней характеристики в принципе невозможно для представителей многих отрядов насекомых, например для бабочек и клопов, так как они имеют хромосомы голоцентрического типа, т.е. не имеют локализованной центромеры (Mandrioli, Manicardi, 2020). Такая плохая изученность в значительной степени связана с объективными трудностями анализа хромосом с помощью микроскопа: размеры хромосом и их отдельных

элементов нередко находятся на пределе разрешающей возможности световой микроскопии.

Неудивительно поэтому, что развитие цитогенетики, начиная с ее зарождения в XIX в., шло под знаменем попыток увеличения разрешающей силы цитогенетического анализа. Первый этап истории цитогенетики можно назвать эпохой хромосомных чисел. Он возник во второй половине XIX в., когда появились первые описания и изображения кариотипов, содержащие правильное определение числа хромосом (например, Henking, 1890). Расцвет этой эпохи пришелся на первую половину XX в., когда изучение кариотипов стало массовым явлением (Beliajeff, 1930; White, 1973).

Серьезный прогресс в цитогенетических исследованиях был связан с разработкой и широким распространением во второй половине XX в. методов дифференциального окрашивания хромосом, таких как C-banding (Pardue, Gall, 1970) и G-banding (Seabright, 1971). Цитогенетика вступила в эпоху хромосомного бэндинга. Почти одновременно возникли и параллельно развивались еще более мощные методы цитогенетического анализа, основанные на использовании метода FISH (Gall, Pardue, 1969; Langer-Safer et al., 1982) и его модификаций, например BAC-FISH (BAC Resource Consortium, 2001; Yoshido et al., 2005) и хромосомный пэинтинг (Schrock et al., 1996; Speicher et al., 1996). Это привело к потрясающим успехам в цитогенетике многих групп организмов, особенно позвоночных (Ferguson-Smith, Trifonov, 2007; Graphodatsky et al., 2011). Что касается насекомых, то, за исключением некоторых модельных видов (Yoshido et al., 2005), прогресс коснулся их в меньшей степени. Конечно, световые микроскопы стали намного лучше и получаемые изображения кариотипов стали намного четче по сравнению с тем, что было сто лет назад. Дополнительно метод GISH позволил эффективно выявлять половые хромосомы (Fuková et al., 2005; Šichová et al., 2015). Несмотря на это, цитогенетика многих групп насекомых, например большинства семейств чешуекрылых, до сих пор пребывает в стадии элементарного подсчета хромосомных чисел (Pazhenkova, Lukhtanov, 2023a).

Хромосомные сборки полных геномов – новый инструмент для изучения кариотипов в эволюционной цитогенетике

Настоящая революция в области изучения кариотипов произошла в течение последних шести-восьми лет. Современные подходы к анализу геномов, основанные на

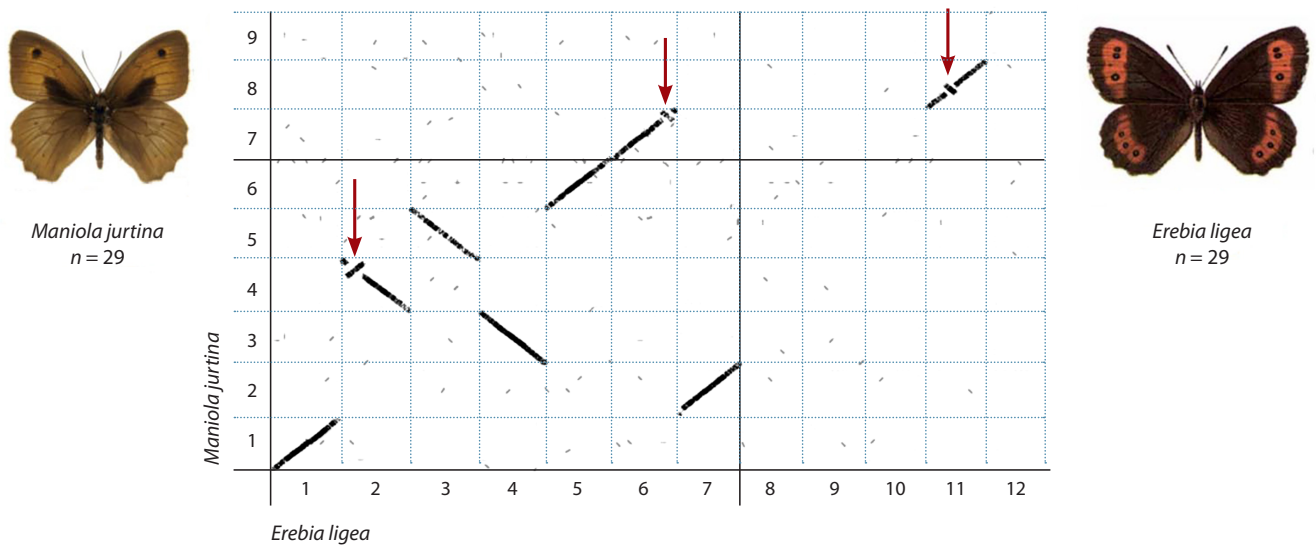


Рис. 1. Сравнение геномов бабочек *Maniola jurtina* и *Erebia ligea* на основе хромосомных сборок.

Бабочки *M. jurtina* и *E. ligea* имеют по 29 хромосом в гаплоидном наборе. На оси абсцисс картированы первые 12 хромосом *E. ligea*, на оси ординат – первые 9 хромосом *M. jurtina*. Диагонали на графике показывают участки макросинтении. Инверсии отмечены красными стрелками. Видно, что хромосома 1 *M. jurtina* гомологична хромосоме 1 *E. ligea*, хромосома 2 *M. jurtina* гомологична хромосоме 7 *E. ligea* и т.д. (по: Pazhenkova, Lukhtanov, 2023b).

получении длинных прочтений и использовании Hi-C технологии (Dudchenko et al., 2017), позволяют получать сборки, в которых подавляющее большинство прочтений с высокой точностью разложено по отдельным хромосомам, причем все или хотя бы значительная часть хромосом прочитаны от теломеры к теломере (Miga et al., 2020; The Darwin Tree..., 2022; Zhang et al., 2023).

Сейчас хромосомные сборки геномов высокого качества имеются для представителей большинства отрядов насекомых: блох (Siphonaptera) (Driscoll et al., 2020), веснянок (Plecoptera) (Dixon et al., 2023), двукрылых (Diptera) (Zamyatin et al., 2021; Reinhardt et al., 2023), жуков (Coleoptera) (Van Dam et al., 2021; Huang et al., 2022), ногохвосток (Collembola) (Jin et al., 2023), палочников (Phasmatodea) (Lavanchy et al., 2024), перепончатокрылых (Hymenoptera) (Sun et al., 2021), поденок (Ephemeroptera) (Farr et al., 2023), полужесткокрылых (Hemiptera) (Biello et al., 2021; Mathers et al., 2021; Chen H. et al., 2022; Wang et al., 2024), прямокрылых (Orthoptera) (Li R. et al., 2024), ручейников (Trichoptera) (Ge et al., 2024), сеноедов (Psocoptera) (Feng et al., 2022), сетчатокрылых (Neuroptera) (Wang et al., 2022), стрекоз (Odonata) (Patterson et al., 2024), трипсов (Thysanoptera) (Yingning et al., 2024), уховерток (Dermaptera) (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/datasets/genome/GCA_963082975.1/) и большого числа видов чешуекрылых (Lepidoptera) (Mackintosh et al., 2022a; Gauthier et al., 2023; Wright et al., 2024). Эти сборки содержат информацию о гаплоидном числе хромосом и длине каждой хромосомы, измеренной в числе пар нуклеотидов. Почти всегда имеется также информация о наличии и размерах половой хромосомы X (Z для чешуекрылых и ручейников, у которых гетерогаметным полом являются самки) и реже половой хромосомы Y (W для чешуекрылых).

Использование хромосомных сборок генов в цитогенетике фактически привело к появлению новой методологии

и нового инструмента для изучения хромосом и хромосомных перестроек, мощность которого значительно превосходит возможности световой микроскопии. Основой методологии является получение попарного или множественного выравнивания хромосомных сборок разных видов, которое обычно представляется в виде кольцевых диаграмм (Krzywinski et al., 2009). Другой вариант анализа – получение попарных сравнений, представленных в виде точечных диаграмм (dot plot) (Li H., 2018), на которых по осям абсцисс и ординат откладываются нуклеотидные последовательности отдельных хромосом, начиная с первой, самой крупной хромосомы (рис. 1). Такие графики наглядно демонстрируют макросинтенические участки и четко выявляют слияния/разделения хромосом, а также хромосомные инверсии. Последние видны на графике в виде отрезков, которые перпендикулярны основным диагоналям (см. рис. 1).

Геномный подход позволил по-новому взглянуть на частную цитогенетику многих групп насекомых, для которых ранее информация о кариотипах ограничивалась элементарным подсчетом числа митотических или мейотических хромосом. Однако еще более внушительны достижения геномного подхода для изучения общих закономерностей организации и эволюции хромосом и кариотипов у насекомых. Метод был с успехом использован для анализа кариотипической эволюции в терминах паттерна хромосомных перестроек, возникновения новых кариотипов и времени сохранения хромосомных синтений (Biello et al., 2021; Mathers et al., 2021; Sun et al., 2021; Van Dam et al., 2021; Höök et al., 2023; Hundsdoerfer et al., 2023; Wright et al., 2024), а также для выявления анцестральных кариотипов (Chen X. et al., 2023; Wright et al., 2024). Хромосомные сборки полных геномов были применены для изучения мейотического драйва (Reinhardt et al., 2023; Voman et al., 2024), эволюции половых хромосом

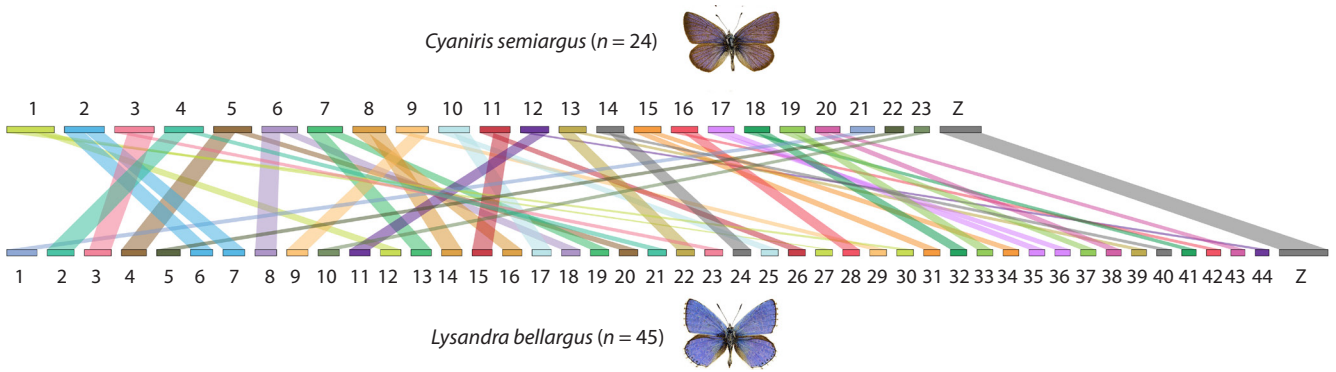


Рис. 2. Схематическое изображение хромосом и участков макросинтези в кариотипах бабочек *Cyaniris semiargus* ($n = 23+Z$) и *Lysandra bellargus* ($n = 44+Z$).

Кариотип *L. bellargus* отличается от кариотипа *C. semiargus* разделениями хромосом, которые произошли в 21 из 23 аутосом (по: Pazhenkova, Lukhtanov, 2023a).

(Mackintosh et al., 2022b; Berner et al., 2023; Höök et al., 2023, 2024), межвидового переноса хромосомной инверсии в процессе межвидовой гибридизации (Seixas et al., 2021), роли хромосомных перестроек в эволюции частоты рекомбинации (Näsvallet al., 2023) и для выявления геномных координат для точек разрывов, приводящих к появлению хромосомных перестроек (Zamyatin et al., 2021).

Хромосомный консерватизм и быстрая кариотипическая эволюция

В нашей работе (Pazhenkova, Lukhtanov, 2023a) мы использовали анализ хромосомных сборок полных геномов для решения одной из загадок эволюционной цитогенетики. Известно, что хромосомные числа многих насекомых консервативны и сохраняются без изменений или с минимальными изменениями на протяжении десятков и сотен миллионов лет (White, 1973). Например, у бабочек ancestrальное для отряда гаплоидное число хромосом $n = 31$ сохраняется в течение 200 миллионов лет, хотя нередко наряду с $n = 31$ у отдельных видов встречается $n = 30$. В семействе Lycaenidae преобладает гаплоидное число $n = 24$, а также часто встречается $n = 23$ (Robinson, 1971). Это наводит на мысль о том, что крупные хромосомные перестройки редки в эволюции отряда Lepidoptera. В то же время в отдельных родах бабочек происходят «взрывы» кариотипической изменчивости, и хромосомные числа кардинально меняются очень быстро, например, в процессе расхождения двух близких видов (White, 1973). Хромосомные механизмы такой быстрой кариотипической эволюции были непонятны. Кроме того, неясно, насколько реален сам феномен хромосомного консерватизма, так как внешне сходные кариотипы могут различаться многочисленными перестройками, которые не меняли хромосомных чисел.

Сравнив хромосомные сборки видов чешуекрылых разного эволюционного возраста и разной степени дифференциации хромосомных чисел, мы пришли к выводу, что в эволюционной фазе хромосомного консерватизма большинство аутосом действительно стабильны. Однако это не касается половой хромосомы Z. Независимые, происходящие в разных эволюционных линиях слияния Z-хромосомы с одной из аутосом приводят к множест-

венным вариантам NeoZ-хромосомы и уменьшению гаплоидного числа на одну единицу.

Что касается взрывной кариотипической эволюции, то наиболее быстрые изменения хромосомных чисел осуществляются парсимониальным способом: в результате простых слияний и разделений хромосом (рис. 2). Причем эти слияния и разделения не случайны и могут происходить в разных филогенетических линиях за счет повторного использования одних и тех же предковых хромосомных точек разрыва (Pazhenkova, Lukhtanov, 2023a). Следует также отметить, что тенденция к разрывам скоррелирована с наличием в хромосомах так называемых интерстициальных теломер – теломероподобных структур, расположенных не на концах хромосом, а внутри них (рис. 3).

Теломерная ДНК насекомых

Считается, что у большинства насекомых теломерная ДНК состоит из канонического пятибуквенного мотива TTAGG, который на концах хромосом повторяется сотни и тысячи раз (Kuznetsova et al., 2020). Однако анализ теломерной ДНК у 220 видов насекомых в наших исследованиях (Lukhtanov, 2022; Lukhtanov, Pazhenkova, 2023), а также результаты появившихся параллельно других работ (Zhou et al., 2022; Fajkus et al., 2023) показали, что помимо канонического мотива TTAGG у насекомых встречается большее число других вариантов теломерных повторов, длина которых варьирует от 1 до 11 нуклеотидов (см. таблицу).

Еще более интригующим оказалось то, что у большинства насекомых теломеры имеют сложное мультислойное строение (Lukhtanov, Pazhenkova, 2023). В этих теломерах блоки простых мотивов закономерным образом прерываются ретротранспозонами, которые специфически встроены в повторы как канонического мотива TTAGG (см. рис. 3), так и других неканонических мотивов. Такое строение, на наш взгляд, косвенно указывает на наличие у насекомых двух параллельно существующих механизмов поддержания длины теломер в клеточных делениях: классического теломеразного механизма и механизма, основанного на транспозициях. В целом насекомые характеризуются большим разнообразием в организации теломерной ДНК (рис. 4).

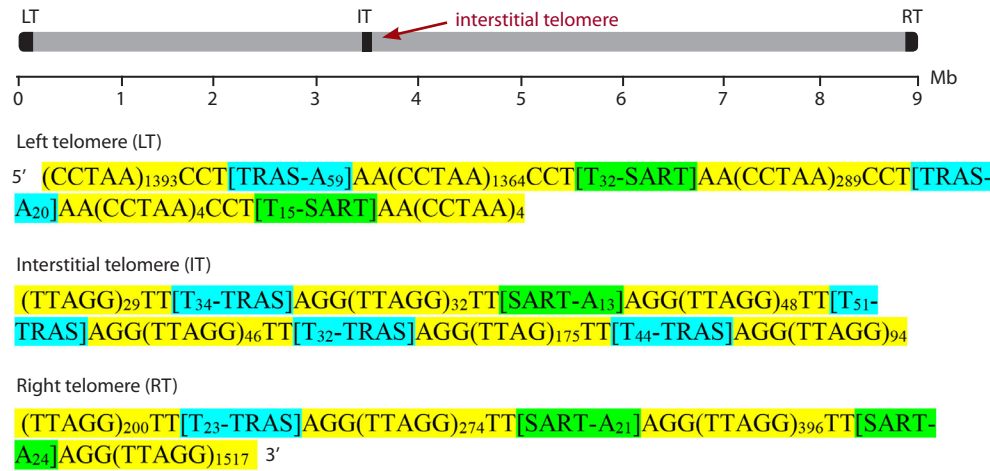


Рис. 3. Структура теломер и интерстициальных теломер в хромосоме 38 бабочки *Lysandra bellargus*.

Каждая теломера представляет собой длинную последовательность (CCTAA)_n/(TTAGG)_n (показана желтым цветом) со вставками ретротранспозонов, относящихся к семействам TRAS (синий цвет) и SART (зеленый). Элементы TRAS и SART заканчиваются длинными хвостами A_n/T_n и T_n/A_n и специфически вставлены между нуклеотидами CCT/AGG и AA/TT мотива TTAGG (по: Pazhenkova, Lukhtanov, 2023a).

Short telomeric repeats



Man telomeric repeats interspersed with variant repeats



Short telomeric repeats interspersed with TRAS and SART elements



Short telomeric repeats interspersed with SART elements



Short telomeric repeats interspersed with TRAS elements



Long telomeric repeats (Diptera)



Telomere-specific retrotransposons (*Drosophila melanogaster*)

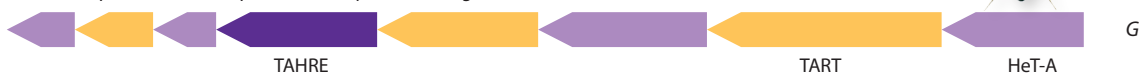


Рис. 4. Варианты организации теломерной ДНК у насекомых.

A – короткие теломерные мотивы; B – короткие мотивы, в которые спорадично встроены видоизмененные мотивы; найдены у медоносной пчелы *Apis mellifera* (Wallberg et al., 2019); C – блоки коротких повторов, в которые встроены ретротранспозоны типов TRAS и SART; обнаружены в отряде Lepidoptera. D – блоки коротких повторов, в которые встроены SART ретротранспозоны; обнаружены в отрядах Hemiptera, Coleoptera и у многих Hymenoptera; E – блоки коротких повторов, в которые встроены TRAS ретротранспозоны; обнаружены у ручейников (отряд Trichoptera); F – длинные теломерные мотивы; найдены у Diptera; G – теломероспецифические ретротранспозоны типов HeT-A, TAHRE и TART; найдены в роде *Drosophila* (Diptera) (Biessmann et al., 2000; Casacuberta, Pardue, 2003).

Неканонические теломерные мотивы, обнаруженные у насекомых (Lukhtanov, Pazhenkova, 2023)

1 п.н.	5 п.н.	6 п.н.	8 п.н.	10 п.н.	11 п.н.
T	TTGGG	TTAGGG	TTATTGGG	TTAGGGATGG	TTAGGTCTGGG
	TCAGG	TTCCTC		TTAGGGGTGG	TTAGTCTGGG
		TTTGGG		TTAGGGTGGT	TTAGGTTGGGG
		TCTGGG		TTAGTTGGG	TTAGGTTCTGGG
				TTTGTGGG	TTAGGTTGGG
				TTATTGAGGT	TTGGGTCTGGG
					TTGCGTCTGGG
					TTGCGTCAGGG

Перспективы использования хромосомных сборок геномов в цитогенетике

Число высококачественных хромосомных сборок геномов, доступных в базе данных GenBank, растет в геометрической прогрессии благодаря деятельности разных лабораторий, и в первую очередь института Сэнгера (The Wellcome Sanger Institute) в Великобритании (The Darwin Tree..., 2022). На 15 мая 2024 г. в базе данных NSBI имелась информация по хромосомным сборкам геномов (включающая определение гаплоидного числа хромосом) для 1118 видов насекомых (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/datasets/genome/?taxon=50557>). Таким образом, можно констатировать, что за последние три-четыре года число новых для науки кариотипов насекомых, полученных с помощью биоинформатического анализа геномов, сравнимо или даже превышает число кариотипов, изученных с помощью рутинного цитогенетического анализа. При этом хромосомные сборки геномов несут на несколько порядков большую информацию о кариотипах.

Это, конечно, не означает, что надо сбрасывать со счетов классическую цитогенетику, которая дает информацию о реальных пространственных конфигурациях хромосом. Классическая цитогенетика нужна также для валидации хромосомных сборок геномов, в частности для подтверждения числа хромосом (Pazhenkova, Lukhtanov, 2023a) и структуры теломерных мотивов (Dalla Benetta et al., 2020; Stoianova et al., 2024). Примеры такой валидации укрепляют вывод о том, что хромосомные сборки геномов являются надежным источником сведений о кариотипах. Так, для чешуекрылых (отряд Lepidoptera) хромосомные сборки, включающие определение гаплоидного числа хромосом, имеются для 452 видов (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/datasets/genome/?taxon=7088>, от 15 мая 2024 г.). Более чем для половины из них есть данные по хромосомным числам, полученные методами световой микроскопии. Сравнив их, мы обнаружили полное совпадение в подсчетах гаплоидного числа хромосом, сделанных при помощи биоинформатического подхода и с использованием методов классической цитогенетики (Pazhenkova, Lukhtanov, 2023a).

Таким образом, исключительные перспективы использования хромосомных сборок геномов для анализа кариотипов не вызывают никаких сомнений.

Список литературы / References

Кикнадзе И.И., Шилова А.И., Керкис И.Е., Шобанов Н.А., Зеленцов Н.И., Гребенюк Л.П., Истомина А.Г., Прасолов В.А. Кариотипы и морфология личинок трибы Chironomini. Атлас. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1991
[Kiknadze I.I., Shilova A.I., Kerkis I.E., Shobanov N.A., Zelenstov N.I., Grebenyuk L.P., Istomina A.G., Prasolov V.A. Karyotypes and Morphology of Larvae of the Tribe Chironomini. Atlas. Novosibirsk: Nauka Publ., 1991 (in Russian)]

BAC Resource Consortium. Integration of cytogenetic landmarks into the draft sequence of the human genome. *Nature*. 2001;409:953-958. doi 10.1038/35057192

Belijačević N.K. Die Chromosomenkomplexe und ihre Beziehung zur Phylogenie bei den Lepidopteren. *Z Vererbungslehre*. 1930;14:369-399. doi 10.1007/BF01848966

Berner D., Ruffener S., Blattner L.A. Chromosome-level assemblies of the *Pieris mannii* butterfly genome suggest Z-origin and rapid evolution of the W chromosome. *Genome Biol Evol*. 2023;15(6):evad111. doi 10.1093/gbe/evad111

Biello R., Singh A., Godfrey C.J., Fernández F.F., Mugford S.T., Powell G., Hogenhout S.A., Mathers T.C. A chromosome-level genome assembly of the woolly apple aphid, *Eriosoma lanigerum* Hausmann (Hemiptera: Aphididae). *Mol Ecol Resour*. 2021;21(1):316-326. doi 10.1111/1755-0998.13258

Biessmann H., Zurovcova M., Yao J.G., Lozovskaya E., Walter M.F. A telomeric satellite in *Drosophila virilis* and its sibling species. *Chromosoma*. 2000;109:372-380. doi 10.1007/s004120000094

Boman J., Wiklund C., Vila R., Backström N. Meiotic drive against chromosome fusions in butterfly hybrids. *Chromosome Res*. 2024;32(2):7. doi 10.1007/s10577-024-09752-0

Casacuberta E., Pardue M.L. Transposon telomeres are widely distributed in the *Drosophila* genus: TART elements in the *virilis* group. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2003;100:3363-3368. doi 10.1073/pnas.0230353100

Chen H., Qiao G., Liang A. Chromosome-level genome assembly of *Callitettix versicolor* (rice spittlebug). *Genome Biol Evol*. 2022;14(9):evac130. doi 10.1093/gbe/evac130

Chen X., Wang Z., Zhang C., Hu J., Lu Y., Zhou H., Mei Y., Cong Y., Guo F., Wang Y., He K., Liu Y., Li F. Unraveling the complex evolutionary history of lepidopteran chromosomes through ancestral chromosome reconstruction and novel chromosome nomenclature. *BMC Biol*. 2023;21:265. doi 10.1186/s12915-023-01762-4

Dalla Benetta E., Antoshechkin I., Yang T., Nguyen H.Q.M., Ferree P.M., Akbari O.S. Genome elimination mediated by gene expression from a selfish chromosome. *Sci Adv*. 2020;6:eaa9808. doi 10.1126/sciadv.aaz9808

Dixon A., Macadam C.R., Natural History Museum Genome Acquisition Lab, Darwin Tree of Life Barcoding collective, Wellcome Sanger Institute Tree of Life programme, Wellcome Sanger Institute Scientific Operations: DNA Pipelines collective, Tree of Life Core

- Informatics collective, Darwin Tree of Life Consortium. The genome sequence of the spring stonefly, *Protonemura montana* (Kimmings, 1941) [version 1; peer review: awaiting peer review]. *Wellcome Open Res.* 2023;8:333. doi 10.12688/wellcomeopenres.19790.1
- Driscoll T.P., Verhoeve V.I., Gillespie J.J., Johnston J.S., Guillotte M.L., Rennoll-Bankert K.E., Rahman M.S., Hagen D., Elisk C.G., Macaluso K.R., Azad A.F. A chromosome-level assembly of the cat flea genome uncovers rampant gene duplication and genome size plasticity. *BMC Biol.* 2020;18(1):70. doi 10.1186/s12915-020-00802-7
- Dudchenko O., Batra S.S., Omer A.D., Nyquist S.K., Hoeger M., Durand N.C., Shamim M.S., Machol I., Lander E.S., Aiden A.P., Aiden E.L. De novo assembly of the *Aedes aegypti* genome using Hi-C yields chromosome-length scaffolds. *Science.* 2017;356(6333):92-95. doi 10.1126/science.aal3327
- Fajkus P., Adámik M., Nelson A.D.L., Kilar A.M., Franek M., Bubník M., Frydrychová R.Č., Votavová A., Sýkorová E., Fajkus J., Peška V. Telomerase RNA in Hymenoptera (Insecta) switched to plant/ciliate-like biogenesis. *Nucleic Acids Res.* 2023;51(1):420-433. doi 10.1093/nar/gkac1202
- Farr A., Macadam C.R., Natural History Museum Genome Acquisition Lab; Darwin Tree of Life Barcoding collective; Wellcome Sanger Institute Tree of Life programme; Wellcome Sanger Institute Scientific Operations: DNA Pipelines collective; Tree of Life Core Informatics collective; Darwin Tree of Life Consortium. The genome sequence of the Northern Summer Mayfly, *Siphonurus alternatus* (Say, 1824) [version 1; peer review: 2 approved, 3 approved with reservations]. *Wellcome Open Res.* 2023;8:488. doi 10.12688/wellcomeopenres.20172.1
- Feng S., Opat G., Deng W., Stejskal V., Li Z. A chromosome-level genome of the booklouse, *Liposcelis brunnea*, provides insight into louse evolution and environmental stress adaptation. *GigaScience.* 2022;11:giac062. doi 10.1093/gigascience/giac062
- Ferguson-Smith M.A., Trifonov V. Mammalian karyotype evolution. *Nat Rev Genet.* 2007;8(12):950-962. doi 10.1038/nrg2199
- Fuková I., Nguyen P., Marec F. Codling moth cytogenetics: karyotype, chromosomal location of rDNA, and molecular differentiation of sex chromosomes. *Genome.* 2005;48(6):1083-1092. doi 10.1139/g05-063
- Gall J.G., Pardue M.L. Formation and detection of RNA-DNA hybrid molecules in cytological preparations. *Proc Natl Acad Sci USA.* 1969;63(2):378-383. doi 10.1073/pnas.63.2.378
- Gauthier J., Meier J., Legeai F., McClure M., Whibley A., Bretaud A., Boulain H., Parrinello H., Mugford S.T., Durbin R., Zhou C., McCarthy S., Wheat C.W., Piron-Prunier F., Monsempe C., François M.C., Jay P., Noûs C., Persyn E., Jacquin-Joly E., Meslin C., Montagné N., Lemaitre C., Elias M. First chromosome scale genomes of ithomiine butterflies (Nymphalidae: Ithomiini): comparative models for mimicry genetic studies. *Mol Ecol Resour.* 2023;23(4):872-885. doi 10.1111/1755-0998.13749
- Ge X., Peng L., Deng Z., Du J., Sun C., Wang B. Chromosome-scale genome assemblies of *Himalopsyche anomala* and *Eubasilissa splendida* (Insecta: Trichoptera). *Sci Data.* 2024;11(1):267. doi 10.1038/s41597-024-03097-3
- Graphodatsky A.S., Trifonov V.A., Stanyon R. The genome diversity and karyotype evolution of mammals. *Mol Cytogenet.* 2011;4:22. doi 10.1186/1755-8166-4-22
- Heather J.M., Chain B. The sequence of sequencers: the history of sequencing DNA. *Genomics.* 2016;107(1):1-8. doi 10.1016/j.ygeno.2015.11.003
- Henking H. Untersuchung über die erster Entwicklungsvorgänge in den Eien der Insekten. I. Das Ei von *Pieris brassicae* L. nebst Bemerkungen über Samen und Samenbildung. *Z Wiss Zool.* 1890;49:503-564
- Höök L., Näsvalk K., Vila R., Wiklund C., Backström N. High-density linkage maps and chromosome level genome assemblies unveil direction and frequency of extensive structural rearrangements in wood white butterflies (*Leptidea* spp.). *Chromosome Res.* 2023;31(1):2. doi 10.1007/s10577-023-09713-z
- Höök L., Vila R., Wiklund C., Backström N. Temporal dynamics of faster Neo-Z evolution in butterflies. *Evolution.* 2024;78:1554-1567. doi 10.1093/evolut/qpae082
- Huang Q., Sim S.B., Geib S.M., Childers A., Liu J., Wei X., Han W., Posada-Florez F., Xue A.Z., Li Z., Evans J.D. Identification of sex chromosomes and primary sex ratio in the small hive beetle, a worldwide parasite of honey bees. *GigaScience.* 2022;12:giad056. doi 10.1093/gigascience/giad056
- Hundsdoerfer A.K., Schell T., Patzold F., Wright C.J., Yoshida A., Marec F., Daneck H., Winkler S., Greve C., Podsiadlowski L., Hiller M., Pippel M. High-quality haploid genomes corroborate 29 chromosomes and highly conserved synteny of genes in *Hyles* hawkmoths (Lepidoptera: Sphingidae). *BMC Genomics.* 2023;24(1):443. doi 10.1186/s12864-023-09506-y
- Jin J., Zhao Y., Zhang G., Pan Z., Zhang F. The first chromosome-level genome assembly of *Entomobrya proxima* Folsom, 1924 (Collembola: Entomobryidae). *Sci Data.* 2023;10(1):541. doi 10.1038/s41597-023-02456-w
- Kiknadze I., Istomina A., Golygina V., Gunderina L. Karyotypes of Palearctic and Holarctic Species of the Genus *Chironomus*. Novosibirsk: Academic Publishing House "Geo", 2016
- Krzywinski M., Schein J., Birol I., Connors J., Gascoyne R., Horsman D., Jones S.J., Marra M.A. Circos: an information aesthetic for comparative genomics. *Genome Res.* 2009;19:1639-1645. doi 10.1101/gr.092759.109
- Kuznetsov V., Grozeva S., Gokhman V. Telomere structure in insects: a review. *J Zool Syst Evol Res.* 2020;58:127-158. doi 10.1111/jzs.12332
- Langer-Safer P.R., Levine M., Ward D.C. Immunological method for mapping genes on drosophila polytene chromosomes. *Proc Natl Acad Sci USA.* 1982;79(14):4381-4385. doi 10.1073/pnas.79.14.4381
- Lavanchy G., Brandt A., Bastardot M., Dumas Z., Labédan M., Massy M., Toubiana W., Tran Van P., Luchetti A., Scali V., Mantovani B., Schwander T. Evolution of alternative reproductive systems in *Bacillus* stick insects. *Evolution.* 2024;78(6):1109-1120. doi 10.1093/evolut/qpae045
- Li H. Minimap2: pairwise alignment for nucleotide sequences. *Bioinformatics.* 2018;34:3094-3100
- Li R., Qin Y., Rong W., Deng W., Li X. Chromosome-level genome assembly of the pygmy grasshopper *Eucriotettix oculatus* (Orthoptera: Tetrigoidea). *Sci Data.* 2024;11:431. doi 10.1038/s41597-024-03276-2
- Lieberman-Aiden E., van Berkum N.L., Williams L., Imakaev M., Ragozcy T., Telling A., Amit I., Lajoie B.R., Sabo P.J., Dorschner M.O., Sandstrom R., Bernstein B., Bender M.A., Groudine M., Gnirke A., Stamatoyannopoulos J., Mirny L.A., Lander E.S., Dekker J. Comprehensive mapping of long-range interactions reveals folding principles of the human genome. *Science.* 2009;326(5950):289-293. doi 10.1126/science.1181369
- Lukhtanov V.A. Diversity and evolution of telomere and subtelomere DNA sequences in insects. *bioRxiv.* 2022. doi 10.1101/2022.04.08.487650
- Lukhtanov V.A., Pazhenkova E.A. Diversity and evolution of telomeric motifs and telomere DNA organization in insects. *Biol J Linn Soc.* 2023;140:536-555. doi 10.1093/biolinnean/blad068
- Mackintosh A., Laetsch D.R., Baril T., Ebdon S., Jay P., Vila R., Hayward A., Lohse K. The genome sequence of the scarce swallowtail, *Iphiclidides podalirius*. *G3 (Bethesda).* 2022a;12(9):jkac193. doi 10.1093/g3journal/jkac193
- Mackintosh A., Laetsch D.R., Baril T., Foster R.G., Dincă V., Vila R., Hayward A., Lohse K. The genome sequence of the lesser marbled fritillary, *Brenthis ino*, and evidence for a segregating neo-Z chromosome. *G3 (Bethesda).* 2022b;12(6):jkac069. doi 10.1093/g3journal/jkac069
- Mandrioli M., Manicardi G.C. Holocentric chromosomes. *PLoS Genet.* 2020;16(7):e1008918. doi 10.1371/journal.pgen.1008918
- Mathers T.C., Wouters R.H.M., Mugford S.T., Swarbreck D., van Oosterhout C., Hogenhout S.A. Chromosome-scale genome assemblies

- of aphids reveal extensively rearranged autosomes and long-term conservation of the X chromosome. *Mol Biol Evol.* 2021;38(3):856-875. doi 10.1093/molbev/msaa246
- Miga K.H., Koren S., Rhie A., Vollger M.R., Gershman A., Bzikadze A., Brooks S., ... Pevzner P.A., Gerton J.L., Sullivan B.A., Eichler E.E., Phillippy A.M. Telomere-to-telomere assembly of a complete human X chromosome. *Nature.* 2020;585(7823):79-84. doi 10.1038/s41586-020-2547-7
- Näsvalk K., Boman J., Höök L., Vila R., Wiklund C., Backström N. Nascent evolution of recombination rate differences as a consequence of chromosomal rearrangements. *PLoS Genet.* 2023;19(8):e1010717. doi 10.1371/journal.pgen.1010717
- Pardue M.L., Gall J.G. Chromosomal localization of mouse satellite DNA. *Science.* 1970;168(3937):1356-1358. doi 10.1126/science.168.3937.1356
- Patterson C.W., Bonillas-Monge E., Brennan A., Grether G.F., Mendoza-Cuenca L., Tucker R., Vega-Sánchez Y.M., Drury J. A chromosome-level genome assembly for the smoky rubyspot damselfly (*Hetaerina titia*). *J Hered.* 2024;115(1):103-111. doi 10.1093/jhered/esad070
- Pazhenkova E.A., Lukhtanov V.A. Chromosomal conservatism vs chromosomal megaevolution: enigma of karyotypic evolution in Lepidoptera. *Chromosome Res.* 2023a;31:16. doi 10.1007/s10577-023-09725-9
- Pazhenkova E.A., Lukhtanov V.A. Whole-genome analysis reveals the dynamic evolution of holocentric chromosomes in satyrine butterflies. *Genes.* 2023b;14(2):437. doi 10.3390/genes14020437
- Peruzzi L., Eroğlu H.E. Karyotypic asymmetry: again, how to measure and what to measure? *Comp Cytogenet.* 2013;7(1):1-9. doi 10.3897/CompCytogen.v7i1.4431
- Reinhardt J.A., Baker R.H., Zimin A.V., Ladias C., Paczolt K.A., Weren J.H., Hayashi C.Y., Wilkinson G.S. Impacts of sex ratio meiotic drive on genome structure and function in a stalk-eyed fly. *Genome Biol Evol.* 2023;15(7):evad118. doi 10.1093/gbe/evad118
- Robinson R. Lepidoptera Genetics. Oxford: Pergamon Press, 1971
- Schrock E., du Manoir S., Veldman T., Schoell B., Wienberg J., Ferguson-Smith M.A., Ning Y., Ledbetter D.H., Bar-Am I., Soenksen D., Garini Y., Ried T. Multicolor spectral karyotyping of human chromosomes. *Science.* 1996;273(5274):494-497. doi 10.1126/science.273.5274.494
- Seabright M. A rapid banding technique for human chromosomes. *Lancet.* 1971;2(7731):971-972. doi 10.1016/s0140-6736(71)90287-x
- Seixas F.A., Edelman N.B., Mallet J. Synteny-based genome assembly for 16 species of *Heliconius* butterflies, and an assessment of structural variation across the genus. *Genome Biol Evol.* 2021;13(7):evab069. doi 10.1093/gbe/evab069
- Šíchová J., Voleníková A., Dincă V., Nguyen P., Vila R., Sahara K., Marec F. Dynamic karyotype evolution and unique sex determination systems in *Leptidea* wood white butterflies. *BMC Evol Biol.* 2015;15:89. doi 10.1186/s12862-015-0375-4
- Speicher M.R., Ballard S.G., Ward D.C. Karyotyping human chromosomes by combinatorial multi-fluor FISH. *Nat Genet.* 1996;12:368-375. doi 10.1038/ng0496-368
- Stoianova D., Grozeva S., Golub N.V., Anokhin B.A., Kuznetsova V.G. The first FISH-confirmed non-canonical telomeric motif in Heteroptera: *Cimex lectularius* Linnaeus, 1758 and *C. hemipterus* (Fabricius, 1803) (Hemiptera, Cimicidae) have a 10 bp motif (TTAGGGATGG)_n. *Genes.* 2024;15(8):1026. doi 10.3390/genes15081026
- Sun C., Huang J., Wang Y., Zhao X., Su L., Thomas G.W.C., Zhao M., ... Schaack S., Barribeau S.M., Williams P.H., Waterhouse R.M., Mueller R.L. Genus-wide characterization of bumblebee genomes provides insights into their evolution and variation in ecological and behavioral traits. *Mol Biol Evol.* 2021;38(2):486-501. doi 10.1093/molbev/msaa240
- The Darwin Tree of Life Project Consortium. Sequence locally, think globally: The Darwin Tree of Life Project. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2022;119:e2115642118. doi 10.1073/pnas.2115642118
- Van Dam M.H., Cabras A.A., Henderson J.B., Rominger A.J., Pérez Estrada C., Omer A.D., Dudchenko O., Lieberman Aiden E., Lam A.W. The Easter Egg Weevil (*Pachyrhynchus*) genome reveals syntenic patterns in Coleoptera across 200 million years of evolution. *PLoS Genet.* 2021;17(8):e1009745. doi 10.1371/journal.pgen.1009745
- Wallberg A., Bunikis I., Pettersson O.V., Mosbech M.B., Childers A.K., Evans J.D., Mikheyev A.S., Robertson H.M., Robinson G.E., Webster M.T. A hybrid de novo genome assembly of the honeybee, *Apis mellifera*, with chromosome length scaffolds. *BMC Genomics.* 2019;20:275. doi 10.1186/s12864-019-5642-0
- Wang Y., Zhang R., Wang M., Zhang L., Shi C.M., Li J., Fan F., Geng S., Liu X., Yang D. The first chromosome-level genome assembly of a green lacewing *Chrysopa pallens* and its implication for biological control. *Mol Ecol Resour.* 2022;22(2):755-767. doi 10.1111/1755-0998.13503
- Wang Y., Luo Y., Ge Y., Liu S., Liang W., Wu C., Wei S., Zhu J. Chromosome-level genome assembly of the predatory stink bug *Arma custos*. *Sci Data.* 2024;11:417. doi 10.1038/s41597-024-03270-8
- White M.J.D. Animal Cytology and Evolution. Cambridge: Cambridge University Press, 1973
- Wright C.J., Stevens L., Mackintosh A., Lawniczak M., Blaxter M. Comparative genomics reveals the dynamics of chromosome evolution in Lepidoptera. *Nat Ecol Evol.* 2024;8(4):777-790. doi 10.1038/s41559-024-02329-4
- Yingning L., Shuhua W., Wenting D., Miao M., Ying W., Rong Z., Liping B. Chromosome-level genome assembly of *Odontothrips loti* Haliday (Thysanoptera: Thripidae). *Sci Data.* 2024;11(1):451. doi 10.1038/s41597-024-03289-x
- Yoshido A., Bando H., Yasukochi Y., Sahara K. The *Bombyx mori* karyotype and the assignment of linkage groups. *Genetics.* 2005;170:675-685. doi 10.1534/genetics.104.040352
- Zamyatin A., Avdeyev P., Liang J., Sharma A., Chen C., Lukyanchikova V., Alexeev N., Tu Z., Alekseyev M.A., Sharakhov I.V. Chromosome-level genome assemblies of the malaria vectors *Anopheles coluzzii* and *Anopheles arabiensis*. *GigaScience.* 2021;10(3):giab017. doi 10.1093/gigascience/giab017
- Zhang T., Xing W., Wang A., Zhang N., Jia L., Ma S., Xia Q. Comparison of long-read methods for sequencing and assembly of lepidopteran pest genomes. *Int J Mol Sci.* 2023;24(1):649. doi 10.3390/ijms24010649
- Zhou Y., Wang Y., Xiong X., Appel A.G., Zhang C., Wang X. Profiles of telomeric repeats in Insecta reveal diverse forms of telomeric motifs in Hymenoptera. *Life Sci Alliance.* 2022;5:e202101163. doi 10.26508/lsa.202101163

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 24.05.2024. После доработки 11.09.2024. Принята к публикации 11.09.2024.