

ИЗМЕНЧИВОСТЬ В-ХРОМОСОМ У РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ В ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ ОБИТАНИЯ

© 2023 г. Ю. М. Борисов¹, *, Т. С. Седельникова², **

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, Москва, 119071 Россия

²Институт леса им. В.Н. Сукачева — обособленное подразделение Федерального исследовательского центра “Красноярский научный центр” Сибирского отделения Российской академии наук, Красноярск, 660036 Россия

*e-mail: boriss-spb@yandex.ru

**e-mail: tss@ksc.krasn.ru

Поступила в редакцию 20.02.2023 г.

После доработки 28.03.2023 г.

Принята к публикации 29.03.2023 г.

Приведен обзор данных о В-хромосомах в популяциях различных систематических групп растений и животных из экстремальных мест их обитания — границ ареала и его участков, подвергающихся воздействию неблагоприятных факторов среды. Анализ показал достаточно сходную картину распределения В-хромосом в экстремальных условиях обитания видов: прослеживается тенденция повышения полиморфизма и увеличения числа и встречаемости В-хромосом, что сопровождается изменениями кариотипа, геномными и хромосомными нарушениями у их носителей. В-хромосомы часто выявляются у видов, имеющих широкие ареалы. Обсуждается возможная адаптивная роль В-хромосом в жизнедеятельности организма и эволюции геномов.

Ключевые слова: В-хромосомы, популяции растений и животных, экстремальные условия обитания, антропогенные факторы, адаптация.

DOI: 10.31857/S0016675823080040, **EDN:** XSQVRV

Адаптация живых организмов к меняющимся условиям окружающей среды является одной из наиболее важных проблем в современном мире. Как процессы адаптации связаны с изменчивостью генома эукариот известно еще недостаточно. Поэтому актуальность таких исследований несомненна. Существует предположение, что адаптивный потенциал организмов могут повышать добавочные хромосомы. Добавочные (дополнительные, сверхчисленные), или В-хромосомы известны более 100 лет. Они являются необязательными сверхкомплектными элементами генома эукариот, которые не рекомбинируют с А-хромосомами, имеют неменделевский характер наследования и идут собственным эволюционным путем. В отличие от А-хромосом, содержащих наряду с некодирующими повторами функциональные гены, В-хромосомы практически целиком состоят из повторенных последовательностей ДНК [1]. В-хромосомы найдены более чем у 1800 видов растений и животных [2–4], с каждым годом это число растет. Вопросы о происхождении В-хромосом (из аутосом, половых хромосом или вследствие межвидовой гибридизации) и их биологическом значении (“паразитическая”, инертная

или же адаптивная роль) остаются дискуссионными [5, 6].

Проведенные исследования В-хромосом в различных систематических группах организмов показали, что их наличие сказывается на работе А-генома [2–5, 7–11]. С вариабельностью В-хромосом связаны процессы, в результате реализации которых может изменяться частота хиазм в А-хромосомах, модифицируя тем самым уровень рекомбинационной изменчивости, обычно рассматриваемой как эволюционный резерв [12]. Благодаря этим эффектам В-хромосомы служат источником генетических новшеств и тем самым позволяют организму справляться с новыми условиями среды, не изменяя своего основного набора. Вариабельность числа и морфологии добавочных В-хромосом у ряда видов, по-видимому, является очень значимой, поскольку способствует выживанию популяций в необычных и экстремальных для них условиях [5, 13, 14]. У растений и животных В-хромосомы могут выявляться в разных частях ареала вида, но наиболее часто — на его границах, а также на участках с неблагоприятными и даже экстремальными условиями обитания. Литературные данные об изменчивости В-хромосом у организмов, вынужденных адаптироваться к воз-

действиям экстремальных факторов среды, разрозненны. Обобщение сведений, содержащихся в таких работах, отсутствует. Цель настоящей работы заключается в обзоре статей о В-хромосомах у видов, населяющих местообитания с высоким уровнем естественной и антропогенной экстремальности.

ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ РАСТЕНИЯ (Angiospermae)

По последним данным, примерно 23652 видов покрытосеменных (из них около 8% однодольных и 3% двудольных) растений имеют В-хромосомы. На самом деле это число может быть больше [6]. В природных популяциях цветковых растений встречаемость экземпляров с В-хромосомами в целом невысокая, но она возрастает в экстремальных или стрессовых условиях произрастания. Виды и формы растений, имеющие добавочные хромосомы, более устойчивы, например, к засухе и низким температурам. Такие данные получены при исследовании популяций видов жимолости (*Lonicera* L.). Жимолость съедобная (*Lonicera edulis* Turcz. et Freyn.) и жимолость алтайская (*Lonicera altaica* Pall.) из Тувы и Читинской области – регионов Забайкалья с низким количеством осадков – несут 2–4 В-хромосомы. *L. altaica* является горным и даже высокогорным растением, приспособленным переносить суровые морозы и сильную засуху. Жимолость Палласа (*Lonicera pallasii* Ledeb.) – обитатель субарктических областей, несет две В-хромосомы в условиях Бурятии. У жимолости узкоцветковой (*Lonicera stenantha* Rojark.) из Джунгарского Алатау (Казахстан) обнаружено три В-хромосомы. *L. stenantha* растет в высокогорьях Средней Азии и выносит резкие колебания температуры. В то же время жимолость съедобная из более мягкого климата Дальнего Востока и жимолость камчатская (*Lonicera kamtschatica* Rojark.), зимующая под обильным снежным покровом, В-хромосом не имеют [15]. В популяциях скерды сибирской (*Crepis sibirica* L.) из Западной Сибири, растущих в неблагоприятных условиях, наблюдается хромосомный полиморфизм, обусловленный системой В-хромосом и анеуплоидией. Система В-хромосом *C. sibirica* включает пять их типов – субметацентрические, метацентрические, субметацентрические со спутником, точечные и субакроцентрические [16].

Очевидно неслучайно, что среди растений, у которых чаще встречаются В-хромосомы и их количество может достигать больших значений (до 34 на клетку), много культурных злаков и других видов с широкими ареалами, охватывающими различные экологические условия [5]. Например, лук-резун (*Allium schoenoprasum* L.), распространенный даже в Арктике вплоть до 75° с. ш. (Новая Земля), может нести в этих условиях до 20 В-хромо-

сом в одной клетке. Установленная для *A. schoenoprasum* высокая экологическая пластичность сопровождается увеличением числа В-хромосом и их встречаемости [13]. Еще одним примером может служить космополитный вид луговик дернистый, или щучка (*Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv.), ареал которого охватывает Европу, Азию, Африку, Северную и Южную Америку, Австралию. *D. cespitosa* произрастает повсеместно в лесной и лесостепной зонах, в горных районах, отчасти в зоне тундр. При исследовании луговика дернистого в популяциях Северного Онтарио (Канада) было выявлено, что растения содержат В-хромосомы и отличаются высоким уровнем анеуплоидии [17].

У другого вида луговика – щучки антарктической (*Deschampsia antarctica* Desv.), встречающегося в Антарктиде, одна–две мелкие В-хромосомы обнаружены в кариотипах растений с самого южного о-ва Дарбу (соответственно подвергающихся наиболее экстремальным воздействиям среды) и с мыса Расмуссен, расположенного на западном антарктическом побережье. Помимо типичных диплоидных экземпляров *D. antarctica*, среди образцов с о-ва Грейт-Ялур обнаружено миксоплоидное растение, в основном с триплоидными клетками, несущими Робертсоновскую перестройку между гомологичными хромосомами. У *D. antarctica* в антарктических регионах найдены полиплоидные и миксоплоидные популяции, в которых наблюдался практически весь спектр изменчивости кариотипа, характерный для рода *Deschampsia* [18–22].

Было установлено, что среди 862 видов кариологически исследованных древесных растений Гималаев – высочайшей горной системы Земли – около 3.9% имели В-хромосомы, что оказалось почти в 2 раза выше общего процента (1.9%) видов цветковых растений с В-хромосомами, известного на тот момент [23].

ГОЛОСЕМЕННЫЕ РАСТЕНИЯ (Gymnospermae)

У голосеменных растений, имеющих крупные геномы, В-хромосомы встречаются у 31 из 633 видов, что составляет около 5% от их общего числа. Как правило, В-хромосомы голосеменных хорошо отличаются от хромосом основного кариотипа меньшей величиной, составляющей около 30% длины А-хромосом. Дополнительные хромосомы наиболее широко распространены среди представителей рода ель (*Picea* A. Dietr.) семейства сосновые (Pinaceae Spreng. ex F. Rudolphi). К настоящему времени В-хромосомы выявлены в популяциях 23 видов и внутривидовых таксонов рода *Picea* из различных местообитаний [8, 10]. Накапливаются данные о том, что увеличение концентрации и числа В-хромосом в популяциях ели связано с усилением экстремальности условий произраста-

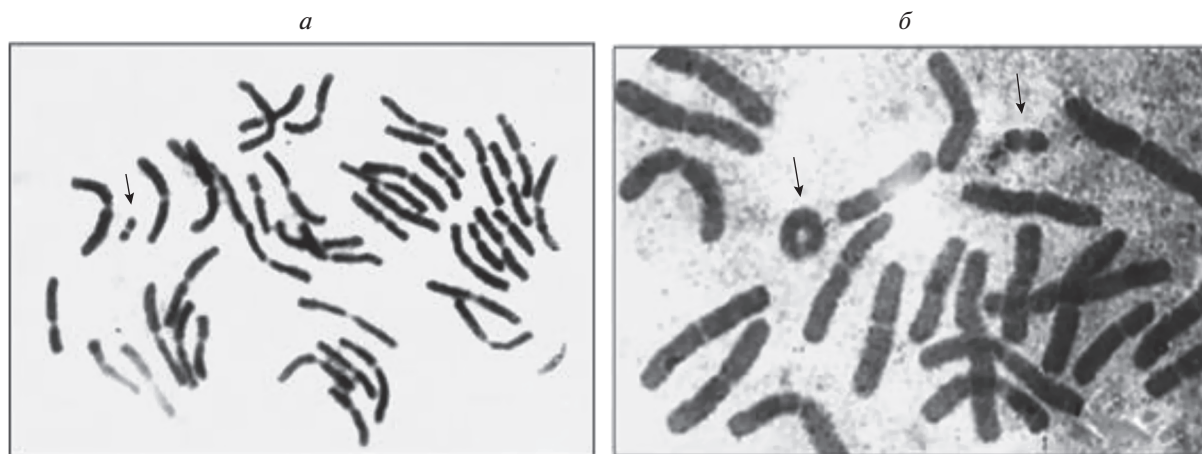


Рис. 1. Метафазные пластинки хромосом ели сибирской с В-хромосомами и хромосомной перестройкой (указаны стрелками) на евтрофном болоте (окрестности пос. 86-й квартал, Томский район, Томская область). *а* – клетка с тетраплоидным набором хромосом и одной В-хромосомой ($2n = 48 + 1V$); *б* – клетка с диплоидным набором хромосом, одной кольцевой хромосомой (К) и одной В-хромосомой ($2n = 23 + 1K + 1V$).

ния деревьев. Так, северная граница распространения В-хромосом у ели ситхинской (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.) в Северной Америке совпадает с границей залегания вечной мерзлоты, а наибольшая их встречаемость отмечена для засушливых территорий с высокой инсоляцией [24]. Для ели сизой (*Picea glauca* (Moench) Voss) из регионов Северной Америки выявлена закономерность снижения встречаемости В-хромосом в направлении с востока на запад, что связано с распределением осадков [25].

Максимальная встречаемость и наибольшее число В-хромосом наблюдались в популяциях ели сибирской (*Picea obovata* (Ledeb.) из восточной части ареала, особенно из регионов с резко континентальным климатом – Центральной и Восточной Сибири [26–28]. Отмечено появление В-хромосом в популяциях ели Шренка (*Picea schrenkiana* Fisch. et C.A. Mey.), произрастающих в горах Северного Тянь-Шаня [29]. В-хромосомы были выявлены в насаждениях *P. glauca* и *P. obovata*, испытывающих влияние антропогенных выбросов (транспортных, промышленных) в городах Воронеж, Черногорск, Ачинск, Красноярск [30, 31]. Как правило, в кариотипах популяций ели из экстремальных условий произрастания появление В-хромосом сопровождается наличием геномных и хромосомных нарушений.

В популяциях *P. obovata* В-хромосомы обнаружены в семенном потомстве деревьев, произрастающих в Западной Сибири (Томская область, Томский район, окрестности пос. 86-й квартал) [32]. В проростках семян *P. obovata*, растущей на болоте в условиях экологического стресса, содержались одна–две добавочные хромосомы метацентрического (V_1) и субметацентрического (V_2) типов, их встречаемость составляла 6.8%. Про-

ростки семян *P. obovata*, растущей на смежном болотом суходоле в нормальных условиях, содержали только по одной добавочной хромосоме V_1 -типа, их встречаемость была в 2 раза ниже (3.2%). Число проростков с миксоплоидией и анеуплоидией, хромосомными нарушениями (кольцевыми и полицентрическими хромосомами, фрагментами, мостами) в суходольной популяции *P. obovata* также было в 2 раза ниже (8.0%) по сравнению с болотной (15.5%). В болотной популяции ели отмечены уникальные случаи наличия В-хромосом в полиплоидных клетках и клетках с хромосомными перестройками (рис. 1).

В-хромосомы у ели обыкновенной, или европейской (*Picea abies* (L.) H. Karst.) обнаружены впервые для вида в горном массиве Западные Родопы (Болгария, Благоевградский район), на южной границе ареала [33, 34]. Были изучены горные популяции *P. abies*, расположенные на территории Гарменского и Елешницкого государственных лесничеств в окрестностях с. Ковачевица (высота 1400 м над ур. м.) и с. Златарица (высота 1550 м над ур. м.). Район произрастания популяций *P. abies* подвержен значительному воздействию уранодобывающей промышленности и находится в зоне повышенной радиоактивности. В корневых меристемах проростков семян популяций *P. abies* из Западных Родоп содержались одна–четыре добавочные хромосомы как V_1 -, так и V_2 -типа. Наиболее часто встречались клетки с одной В-хромосомой, с наименьшей частотой – клетки с четырьмя В-хромосомами. Число В-хромосом могло варьировать в одном и том же проростке. В отдельных проростках, содержащих В-хромосомы, одновременно наблюдалась миксоплоидия. Встречаемость проростков с В-хромосомами в популяциях *P. abies* из Западных Родоп достигала 67.0%, проростков с

миксоплоидией и хромосомными перестройками – 30.0%.

Обзор данных по В-хромосомам у видов *Picea* показал, что наибольшее их число было найдено у ели сизой – до шести, ели Глена (*Picea glehnii* (Fr. Schmidt) Mast.) и ели ситхинской – до пяти [8]. Однако наличие большого числа В-хромосом, по всей вероятности, неблагоприятно для видов ели. Так, деревья *P. obovata*, содержащие три–четыре В-хромосомы, отличались низкой фертильностью пыльцы [26]. У деревьев *P. sitchensis* по мере возрастания числа В-хромосом наблюдалось прогрессирующее замедление развития женской репродуктивной сферы [35]. В то же время семена *P. abies*, *P. glauca* и *P. obovata*, несущие небольшое число (одна–две) В-хромосом, прорастали на несколько дней быстрее, чем семена без них [25, 28, 33].

Кроме видов рода ель, В-хромосомы встречаются и у других представителей семейства сосновые из родов сосна (*Pinus* L.) и лиственница (*Larix* Mill.), но лишь в неблагоприятных условиях произрастания. В роде *Pinus* В-хромосомы впервые описаны в популяции сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в Челябинской области (Чебаркульский район) на территории так называемого “Уральского ядерного следа”. У одного из деревьев в одном из 13 исследованных проростков семян в кариотипе присутствовала В-хромосома, отнесенная к типу метацентрических, а также кольцевая хромосома [36]. В эксперименте по воздействию на семена *P. sylvestris* супермутагенов у полученных мутантных растений типа “ведьмины метла” в 1.2% клеток были обнаружены В-хромосомы и различные нарушения митоза [37]. В роде *Larix* В-хромосомы впервые были открыты у лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.) в популяции из суровых климатических условий Восточной Сибири (Читинская область). По морфологии В-хромосомы в читинской популяции *L. gmelinii* были мета- или слабо субметацентрическими, их встречаемость в проростках семян составляла 6.7% [38]. Позже В-хромосомы были обнаружены у лиственницы Сукачева (*Larix sukaczewii* Dylis) в двух популяциях Среднего и Северного Урала, их встречаемость не превышала 1% [39].

У лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) В-хромосомы выявлены впервые в популяциях данного вида на п-ове Таймыр [40, 41]. Лиственница сибирская, распространенная на Таймыре на северной границе ареала, относится к субарктической расе, включающей популяции лесотундры и северо-таежной подзоны Крайнего Севера. Исследованные популяции *L. sibirica* произрастают на вечной мерзлоте в окрестностях г. Норильска, на участках в микрорайонах Кайеркан и Оганер. Эти участки располагаются в зоне

влияния промышленных выбросов предприятий Заполярного филиала компании “Норильский никель”. По данным из открытых источников, ежегодные выбросы предприятий “Норильского никеля” составляют около 1.8 млн т загрязняющих веществ, большая часть из которых приходится на диоксид серы. В-хромосомы были найдены в 1.6% проростков семян приблизительно в половине клеток, доступных для анализа. Клетки корневых меристем содержали по одной хромосоме В₂-типа. Кроме наличия В-хромосом, в проростках были выявлены миксоплоидия и анеуплоидия, а также хромосомные перестройки – кольцевые хромосомы, фрагменты, дицентрические хромосомы и др. Геномные и хромосомные нарушения обнаружены в общей сложности в 37.1% проростков. Возникновение В-хромосом в таймырской популяции *L. sibirica* наряду с высоким уровнем мутирования хромосом основного набора может быть связано с исключительным по своей экстремальности влиянием эколого-климатических и антропогенных факторов.

В-хромосомы найдены в популяциях лиственницы сибирской, произрастающих в Республике Хакасия на территории Ширинаевского района, в окрестностях пос. Соленоозерное и пос. Туим [42, 43]. Насаждение *L. sibirica* в пос. Соленоозерное создано в условиях типичной степи с засушливыми и солончаковыми участками. Туимская популяция *L. sibirica* локализована на остепненных отрогах Кузнецкого Алатау (высота около 600 м над ур. м.), в непосредственной близости от пос. Туим, где располагалось ныне закрытое подземное месторождение по отработке вольфрамовых и медно-молибденовых руд, технология извлечения которых сопряжена с выносом с отвалов шахтными и карьерными водами ряда опасных для окружающей среды химических элементов. Добавочные хромосомы типа В₁ были найдены в 25.0 и 21.4% проростков семян соответственно соленоозерновской и туимской популяций *L. sibirica*. У растений присутствовала только одна В-хромосома, встречавшаяся не во всех клетках. Кроме В-хромосом, в 50% проростков соленоозерновского насаждения была обнаружена миксоплоидия. Ранее в семенном потомстве популяций *L. sibirica*, произрастающих в окрестностях пос. Туим, также были выявлены хромосомы В₁-типа, миксоплоидия и хромосомные перестройки [44]. Появление В-хромосом и хромосомных нарушений в популяциях *L. sibirica* из Хакасии может быть связано со стрессовыми для произрастания деревьев условиями, в том числе с влиянием техногенных факторов.

МЛЕКОПИТАЮЩИЕ (Mammalia)

У млекопитающих, имеющих гораздо меньшие по сравнению с растениями геномы, доля видов с В-хромосомами существенно ниже (у при-

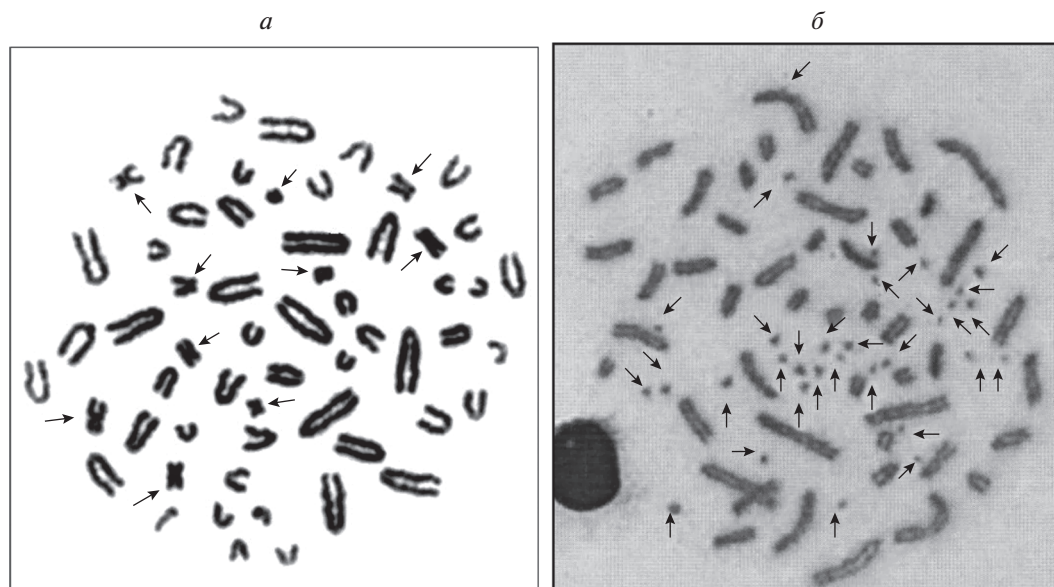


Рис. 2. Метафазные пластинки хромосом восточноазиатской мыши с В-хромосомами (указаны стрелками) из северной части ареала. *а* – клетка с диплоидным набором хромосом и восьмью В-хромосомами ($2n = 48 + 8B$) (окрестности пос. Новоангарск, Мотыгинский р-н, Красноярский край, левый берег р. Ангары); *б* – клетка с диплоидным набором хромосом и 30 В-хромосомами ($2n = 48 + 30B$) (окрестности с. Берг Таскино, Сухобузимский р-н, Красноярский край, левый берег р. Енисей).

матов, в том числе у человека, В-хромосомы не найдены). Из 4629 видов ныне живущих млекопитающих [45] добавочные хромосомы были обнаружены в кариотипах 85, или 1.8% видов, причем 42 из них составляют грызуны [11]. Существует мнение, что быстрые темпы кариотипической эволюции у грызунов сопровождаются появлением В-хромосом. Среди млекопитающих у десяти видов число дополнительных хромосом достигает десяти [46]. Максимальные числа В-хромосом (до 38, это убывающий ряд мелких акроцентрических В-хромосом) обнаружены в популяциях копытных леммингов (*Dicrostonyx torquatus* Pallas, 1778) материковых тундр Палеарктики, а именно у животных, пойманных на крайнем северо-востоке Чукотского п-ова [47]. Однако у экземпляров *D. torquatus* – носителей значительного количества В-хромосом – наблюдалось снижение размеров тела и черепа, что с высокой долей вероятности может иметь отрицательное селективное значение в условиях Крайнего Севера [48]. Эти данные указывают на противоречивость результатов и сложность изучения эффектов В-хромосом. Вероятно, устойчивость системы В-хромосом является результатом взаимовлияния процессов накопления В-хромосом и вредного воздействия большого числа В-хромосом в геноме на адаптивность их носителей в случае, когда число В-хромосом становится выше критического для популяции.

Млекопитающие с большим числом В-хромосом и их значительной популяционной вариабельностью часто имеют обширный ареал, охватывающий

широкий диапазон экологических условий. Одним из примеров является восточноазиатская мышь (*Apodemus (Alsomys) peninsulae* Thomas, 1906) с ее огромным ареалом в восточной части Палеарктики. У особей *A. peninsulae*, отловленных на краю северной части ареала вида в бассейне среднего течения р. Енисей, впервые выявлено множество микро-В-хромосом (от 4 до 30). Мыши, отловленные в окрестностях пос. Новоангарск, на левом берегу Ангары в 38 км от ее устья (Мотыгинский р-н Красноярского края), имели до восьми микро-В-хромосом. Новоангарск является базовым населенным пунктом компаний ОАО «Горевский ГОК» и ООО «Новоангарский ГОК», которые занимаются добычей и обработкой залегающих в этом районе свинцово-цинковых руд. У мышей, отловленных на левом берегу р. Енисей севернее с. Берг Таскино, ниже по течению от Железнодорожного горно-химического комбината (Сухобузимский р-н Красноярского края), выявлено до 30 микро-В-хромосом (рис. 2). Возможно, столь уникальная для вида популяция с микро-В-хромосомами появилась вследствие влияния радиационного загрязнения поймы Енисея сбросами горно-химического комбината и других видов техногенных загрязнений на обитающих здесь животных [49].

Произошедший взрывной (двух-, трехкратный) рост численности В-хромосом в 1980–2002 гг. и последующую его стабилизацию в 2002–2008 гг. в популяции восточноазиатской мыши, обитающей на территории Горного Алтая в окрестностях

пос. Артыбаш на северном берегу Телецкого озера, можно отнести к значимому микроэволюционному событию для данного вида, по-видимому имеющему адаптивное значение. Кроме макро-В-хромосом, в данной популяции мышей появились микро-В-хромосомы, возникшие в результате мутации в процентромерных гетерохроматических участках А-хромосом. Причины, вызывающие мутации хромосом в популяции мышей Горного Алтая, могут предположительно быть связаны с тем, что район Телецкого озера находится в зоне падения ступеней ракет с остатками компонентов ракетного топлива, в частности опасного для окружающей среды вещества — гептила [50].

В целом популяции *A. peninsulae* Сибири, Алтая, Прибайкалья, Монголии отличаются самым большим разнообразием и численностью В-хромосом. При этом каждая популяция имеет свой вариант популяционной системы В-хромосом (рис. 2). Помимо вариантов только с микро- или только с макро-В-хромосомами, в популяциях мышей Сибири встречаются комбинации с 1–10 макро- и 1–12 микро-В-хромосомами в различных сочетаниях. У сибирских мышей найдено множество уникальных вариантов системы В-хромосом, сочетающих в кариотипе пять их морфотипов — микро-, мелких акроцентрических и трех морфотипов двуплечих В-хромосом [51].

РАКООБРАЗНЫЕ (Crustacea)

Дополнительные хромосомы регулярно выявляются в метафазных клетках эмбрионов байкальской амфиподы (*Polyacanthisca calceolata* Vazikalova, 1937 (Crustacea, Amphipoda)) — эндемичного вида раков-бокоплавов, обитающего в литоральной зоне оз. Байкал на глубине около 1300–1400 м. Наличие В-хромосом у байкальской амфиподы рассматривается как адаптивный механизм, позволяющий этому виду совершать миграции в районы просачивания углеводородных газогидратов на дно озера [52].

РЫБЫ (Pisces)

В реках крайнего северо-востока Евразии — Анадырь и Пенжина — в кариотипе популяций чира (*Coregonus nasus* (Pallas, 1776)) найдено варьирующее число мелких, как правило, гетерохроматиновых В-хромосом. Климат бассейна этих рек характеризуется продолжительной суровой снежной зимой и коротким холодным летом. [https://ru.wikipedia.org/wiki/%D0%90%D0%BD%D0%B0%D0%B4%D1%8B%D1%80%D1%8C_\(%D-1%80%D0%B5%D0%BA%D0%B0\)](https://ru.wikipedia.org/wiki/%D0%90%D0%BD%D0%B0%D0%B4%D1%8B%D1%80%D1%8C_(%D-1%80%D0%B5%D0%BA%D0%B0)) — cite_note-ca19bd9df05a346f-14. У чира анадырской популяции резко выражен полиморфизм добавочных хромосом — самки, в отличие от самцов, не имеют В-хромосом в 1/3 клеток. Мозаицизм числа В-

хромосом осложняется наличием В-хромосом разной морфологии: мета-, субмета- и акроцентрических, которые могут быть крупными (сравнимыми по размерам с самыми мелкими акроцентрическими хромосомами основных наборов) или мелкими (в 2–3 раза мельче) и быть полностью или частично гетерохроматиновыми [53].

НАСЕКОМЫЕ (Insecta)

Имеются данные об увеличении числа и встречаемости В-хромосом у насекомых в экстремальных условиях обитания. Анализ генофонда природных популяций мошек (Diptera, Simuliidae) показал, что В-хромосомы обнаружены преимущественно у полиморфных, широко распространенных видов. Число личинок с В-хромосомами возрастает с усилением загрязнения водоемов и воздействия других факторов на популяцию. Существует корреляция между формами мошек с В-хромосомами и местообитанием популяции: чаще они выявляются на периферии ареала, в северных или высокогорных районах, например в ручьях из снежников Памира. Популяция мошки украшенной (*Odagmia ornate* Meigen, 1818) из ручья на Соловецких островах Архангельской области, удаленная от основного материка на значительное расстояние, характеризуется полиморфизмом по В-хромосомам [54, 55].

В сообществах пяти видов комаров-звонцов, или хирономид (Chironomidae Newman, 1834), обитающих в малых водоемах Псковской области с различным уровнем загрязнения биогенными элементами, наиболее высокая частота встречаемости особей с В-хромосомами обнаружена в самом загрязненном водоеме [56]. У мотыля (*Chironomus pilicornis* (Fabricius, 1787)) в арктической популяции Оймякона (“полюс холода”) в экстремальных для развития личинок условиях обнаружены множественные В-хромосомы [57]. Их насчитывается до нескольких десятков на одно ядро клетки слюнной железы. Частота встречаемости личинок с В-хромосомами очень высока в оймяконских популяциях (24–50%). В этих условиях многоядрышkovость, увеличение массы центромерного гетерохроматина и появление множественных В-хромосом могут служить клеточными механизмами адаптации к суровым условиям существования личинок в зоне вечной мерзлоты. Так, многоядрышkovость способна обеспечить синтез большого количества рибосомной РНК, необходимой для белковых синтезов, протекающих в условиях низких температур с малой эффективностью [57]. В популяции другого вида мотыля — *Chironomus bolatonicus* (Devai, Wulker & Scholl, 1983) из зоны Чернобыля в 1987–1988 гг. впервые для вида обнаружены В-хромосомы, а также широкий спектр геномных и хромосомных нарушений [58].

Таким образом, картина распределения добавочных хромосом у животных и растений в экстремальных местах их ареала достаточно сходна. В-хромосомы чаще всего выявляются у видов, имеющих широкие ареалы. В краевых (маргинальных) популяциях различных групп организмов, обитающих на границах ареала или на участках ареала с экстремальными экологическими условиями, прослеживается тенденция возрастания встречаемости и числа В-хромосом, увеличения изменчивости систем В-хромосом. Появление В-хромосом в таких популяциях обычно сопровождается изменениями кариотипа, расширением диапазона и увеличением частоты встречаемости геномных и хромосомных нарушений. Однако слишком большое число В-хромосом может иметь отрицательные эффекты для их носителей. В целом же влияние В-хромосом зависит от условий окружающей среды, действующих на популяцию и различающихся изменчивостью в пространстве и во времени. Поэтому каждый отдельный случай появления В-хромосом должен анализироваться во многих популяциях, а эффекты должны изучаться как можно в больших разнообразных условиях [2, 5].

В-ХРОМОСОМЫ И ГЕНЫ

В появлении В-хромосом определенную роль играют, очевидно, мобильные генетические элементы (транспозоны). Экспрессия транскрипционно активных ретротранспозонов растений может усиливаться под влиянием различных стрессовых факторов [59]. В-хромосомы являются идеальной мишенью для транспозиции мобильных элементов, и поэтому вставки таких элементов могут нести ответственность за создание структурной изменчивости, наблюдаемой в В-хромосомах [2]. При исследовании краевой популяции мятлика (*Aegilops speltoides* Tausch), имеющей широкий спектр хромосомных аномалий – гетерозиготность по транслокациям и изменчивость расположения на хромосомах количества сайтов 45S 5S рибосомных ДНК (рДНК), показана связь изменчивости транспозиции с изменчивостью количества В-хромосом. У одного из генотипов *A. speltoides* увеличение числа В-хромосом с трех до пяти коррелировало со значительным возрастанием копий мобильных элементов в S2-поколении [60]. Благодаря вариабельности гетерохроматиновых участков В-хромосом и подвижным мобильным генам, перемещающимся преимущественно по этим генетически “не активным” участкам, создается разнообразие генома, которое обуславливает ускорение его эволюционных преобразований. Считается, что гетерохроматиновые участки и В-хромосомы способны осуществлять глобальный контроль над адаптацией видов к условиям среды и определять эволюцию новых видов [5, 61, 62].

Представление об инертности В-хромосом связано с их очень низкой транскрипционной активностью или ее отсутствием. Основная часть исследований по молекулярной организации В-хромосом показала, что добавочные элементы богаты повторенной некодирующей ДНК (LINE и SINE), теломерными и центромерными повторами, рибосомной ДНК, гистоновыми генами и не несут экспрессирующихся уникальных генов [63]. Тем не менее, немало В-хромосом обнаруживают транскрипционную активность: большинство из них содержат кластеры генов рибосомной РНК, часть которой является транскрипционно активной [5]. В ряде исследований была показана экспрессия рибосомных генов, лежащих на добавочных элементах, у растений, в частности скерды волосовидной (*Crepis capillaries* (L.) Wallr.) [64], и животных – восточноазиатской мыши, плачущего кузнечика (*Eyprepocnemis plorans* (Charpentier, 1825)) [65, 66].

Наличие уникальных генов на В-хромосомах было впервые предсказано для овса посевного (*Avena sativa* L.) по устойчивости к ржавчине (Dherawattana, Sadanaga, 1973, цит. по [5]), позже – для паразитического гриба рода фузариум (*Fusarium* Link, 1809) *Nectria haematococca* по устойчивости к антибиотикам [67]. В последнем случае наличие гена было подтверждено скринингом фосмидной библиотеки [68] и секвенированием полного генома [69]. Использование молекулярных методов позволило выявить ряд уникальных аутосомных генов, расположенных на В-хромосомах, у различных организмов, в том числе рыб и млекопитающих [70–72].

Вопрос о транскрипционной активности генов, расположенных на В-хромосомах млекопитающих, долго оставался спорным и открытым. Первым уникальным геном, идентифицированным на В-хромосомах позвоночных, стал протоонкоген *C-KIT*, выявленный на В-хромосомах хищных – лисицы (*Vulpes vulpes* (Linnaeus, 1758)) и енотовидной собаки (*Canis procyonoides* Gray, 1834). Впоследствии было обнаружено его присутствие в добавочных элементах и других видов млекопитающих, в частности сибирской косули (*Capreolus pygargus* (Pallas, 1771)) ($2n = 70 + 0-12B$) [63, 73–75]. Обнаружение транскрипта FPGT-TNNI3K, экспрессирующегося с дублированными генами на В-хромосомах в культуре фибробластов сибирской косули, является примером транскрипционной активности уникальных генов, расположенных на добавочных элементах кариотипа млекопитающих [63, 76].

Варьирование копийности функционально значимых генов в зависимости от числа В-хромосом может оказаться критическим для жизнедеятельности вида, что способствует пересмотру представления о В-хромосомах и необходимости учитывать их возможную роль в функционировании организма и в эволюции геномов. Сейчас очевид-

но, что В-хромосомы – часть общей избыточности генома, характерной для ядерных организмов. В спецвыпуске журнала “Genes” и недавно вышедшей монографии “Evolution, composition and regulation of supernumerary B chromosomes” [77] было показано, что В-хромосомы содержат не просто скопления гетерохроматина, нефункционального при реализации наследственной информации, а включают целиком некоторые кодирующие белок гены, их фрагменты, а также сегменты дупликации (удвоения участков хромосом).

Более подробный молекулярный состав В-хромосом, известный в настоящее время для ряда видов растений и млекопитающих, подтверждает наличие генов, кодирующих белок, и транскрипционную активность для некоторых из них. Поэтому концепция инертности В-хромосом устарела, но их роль еще предстоит определить. Поддержание В-хромосом очевидно неодинаково для всех видов, поэтому текущие модели должны быть адаптированы с учетом того, что добавочные хромосомы не бездействуют, как считалось раньше. Хотя В-хромосомы не являются необходимыми для функционирования организмов, однако в них могут образовываться, например, новые гены или может происходить слияние фрагментов генов из разных частей генома. Генетики России и их зарубежные коллеги предполагают, что добавочные хромосомы могут быть “фабрикой” новых генов. Поскольку лишь в XXI в. появились методы изучения молекулярной структуры В-хромосом, позволившие получить данные по анализу некодирующей части генома и раскрыть неожиданные биологические функции у считавшихся “избыточными” последовательностей [78, 79], В-хромосомы без преувеличения можно назвать хромосомами XXI в.

Работа выполнена в рамках Базового проекта ИЛ СО РАН “Функционально-динамическая индикация биоразнообразия лесов Сибири” № FWES-2021-0009, рег. НИОКТР № 121031500336-9.

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием в качестве объекта животных.

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием в качестве объекта людей.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Rubtsov N.B., Borisov Y.M. Sequence composition and evolution of mammalian B chromosomes // *Genes*. 2018. V. 9. № 10. P. 490. <https://doi.org/10.3390/genes9100490>
2. Camacho J.P.M., Sharbel T.F., Beukeboom L.W. B chromosome evolution // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B*. 2000. V. 355 (1394). P. 163–178. <https://doi.org/10.1098/rstb.2000.0556>
3. Camacho J.P.M. B chromosomes // *The Evolution of the Genome* / Ed. Gregory T.R. N.Y.: Acad. Press, 2005. P. 223–286.
4. Jones N. B chromosomes in plants // *Plant Biosystems – An Intern. J. Dealing with all Aspects of Plant Biology*. 2012. V. 146. № 3. P. 727–737. <https://doi.org/10.1080/11263504.2012.713406>
5. Кунах В.А. Додаткові або В-хромосоми рослин. Походження та біологічне значення // *Вісник Укр. тов-ва генетиків та селекціонерів*. 2010. Т. 8. № 1. С. 99–139.
6. Houben A., Banaei-Moghaddam A.M., Klemme S. Biology and evolution of B chromosomes // *Plant Genome Diversity*. V. 2 / Eds Leitch I.J. et al. Springer-Verlag Wien, 2013. P. 149–165. https://doi.org/10.1007/978-3-7091-1160-4_10
7. Jones N. New species with B-chromosomes discovered since 1980 // *Nucleus*. 2017. V. 60. P. 263–281. <https://doi.org/10.1007/s13237-017-0215-6>
8. Muratova E.N. B-chromosomes in Gymnosperms – A Review // *The Intern. J. Plant Reproductive Biol.* 2018. V. 10. № 1 P. 14–25. <https://doi.org/10.14787/ijprb.2018.10.1.14-25>
9. Борисов Ю.М., Мышлявкина Т.А. В-хромосомы // *Успехи соврем. биологии*. 2018. Т. 138. № 4. С. 336–351. <https://doi.org/10.7868/S0042132418040026>
10. Rastogi S., Ohri D. B-chromosomes in Gymnosperms // *Silvae Genetica*. 2019. V. 68. № 1. P. 51–54. <https://doi.org/10.2478/sg-2019-0009>
11. Vujosevic M., Rajicic M., Blagojevic J. B chromosomes in populations of mammals Revisited // *Genes*. 2019. V. 9. № 10. P. 487. <https://doi.org/10.3390/genes9100487>
12. Jones R.N., Rees H. *B Chromosomes*. London; N.Y.; Paris: Acad. Press, 1982. 266 p.
13. Bougourd S.M., Plowman A.B. The inheritance of B chromosomes in *Allium schoenoprasum* L. // *Chromosome Res.* 1996. V. 4. № 2. P. 151–158. <https://doi.org/10.1007/BF02259709>
14. Bougourd S.M., Jones R.N. B Chromosomes: A physiological enigma // *The New Phytologist*. 1997. V. 137. № 1. P. 43–54. <http://www.jstor.org/stable/2559080>
15. Соловьева Л.В., Плеханова Н.М. О добавочных хромосомах жимолости // *Цитология и генетика*. 1992. Т. 26. № 3. С. 21–25.
16. Цитленок С.И., Пулькина С.В. Хромосомный полиморфизм *Crepis sibirica* (Asteraceae) // *Бот. журн.* 1991. Т. 76. № 11. С. 1538–1544.
17. Nkongolo K.K., Deck A., Michael P. Molecular and cytological analysis of *Deschampsia cespitosa* population from Northern Ontario (Canada) // *Genome*. 2001. V. 44. № 5. P. 818–825. <https://doi.org/10.1139/g01-063>
18. Cardone S., Sawatani P., Rush P. et al. Karyological studies in *Deschampsia antarctica* Desv. (Poaceae) // *Polar Biol.* 2008. V. 32. № 3. P. 427–433. <https://doi.org/10.1007/s00300-008-0535-8>

19. *Parnikoza I., Kozeretska I., Kunakh V.* Vascular plants of the maritime Antarctic: origin and adaptation // *Am. J. Plant Sciences*. 2011. № 3. P. 381–395. <https://doi.org/10.4236/ajps.2011.23044>
20. *González M.L., Urdampilleta J.D., Fasanella M. et al.* Distribution of rDNA and polyploidy in *Deschampsia antarctica* E. Desv. in Antarctic and Patagonic populations // *Polar Biol*. 2016. V. 39. P. 1663–1677. <https://doi.org/10.4236/ajps.2011.23044>
21. *Amosova A.V., Bolsheva N.L., Samatadze T.E. et al.* Molecular Cytogenetic Analysis of *Deschampsia antarctica* Desv. (Poaceae), Maritime Antarctic // *PLoS One*. 2015. V. 10(9). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0138878>
22. *Amosova A.V., Bolsheva N.L., Zoshchuk S.A. et al.* Comparative molecular cytogenetic characterization of seven *Deschampsia* (Poaceae) species // *PLoS One*. 2017. V. 12(4). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0175760>
23. *Bedi Y.S., Gill B.S., Bir S.S.* Cytological evolution in the woody taxa of Gamopetalae and Monochlamydeae // *J. Cytol. and Genet.* 1985. V. 20. P. 162–203.
24. *Moir R.B., Fox D.P.* Supernumerary chromosomes in *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. // *Silvae Genet.* 1972. V. 21. № 5. P. 182–186.
25. *Teoh S.B., Rees H.* B-chromosomes in white spruce // *Proc. Roy. Soc. London*. 1977. V. 198. № 1133. P. 325–344.
26. *Брока М.В.* В-хромосомный полиморфизм в природных популяциях *Picea obovata* Ledeb. // Роль селекции в улучшении латвийских лесов. Рига, 1990. С. 105–117.
27. *Муратова Е.Н.* В-хромосомы голосеменных // *Успехи соврем. биологии*. 2000. Т. 120. № 5. С. 452–465.
28. *Муратова Е.Н., Владимиров О.С.* Добавочные хромосомы кариотипа ели сибирской *P. obovata* // *Цитология и генетика*. 2001. № 4. С. 38–44.
29. *Картюк Т.В., Муратова Е.Н., Владимиров О.С., Седельникова Т.С.* Кариологический анализ ели Шренка // *Лесоведение*. 2009. № 1. С. 52–58.
30. *Буторина А.К., Богданова Е.В.* Адаптивное значение и возможное происхождение В-хромосом у ели колючей // *Цитология*. 2001. Т. 43. № 8. С. 809–814.
31. *Владимиров О.С., Муратова Е.Н.* Кариологические особенности ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в условиях антропогенного загрязнения г. Красноярск // *Экол. генетика*. 2005. Т. III. № 1. С. 18–23.
32. *Седельникова Т.С., Муратова Е.Н., Пименов А.В., Ефремов С.П.* Кариологические особенности болотных и суходольных популяций *Picea obovata* в Западной Сибири // *Бот. журн.* 2004. Т. 89. № 5. С. 718–733.
33. *Tashev A.N., Sedel'nikova T.S., Pimenov A.V.* Supernumerary (B) chromosomes in populations of *Picea abies* (L.) H. Karst. from Western Rhodopes (Bulgaria) // *Cytology and Genetics*. 2014. V. 48. № 3. P. 160–165. <https://doi.org/10.3103/S0095452714030116>
34. *Ташев А.Н., Седельникова Т.С., Пименов А.В.* Число хромосом и хромосомные перестройки у ели обыкновенной *Picea abies* (L.) H. Karst. в лесах Рило-Родопского горного массива в Болгарии // *Сиб. лесной журн.* 2015. № 5. С. 77–86. <https://doi.org/10.15372/SJFS20150506>
35. *Kean V.M., Fox D.P., Faulkner R.* The accumulation mechanism of the supernumerary (B-) chromosome in *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. and the effect of this chromosome on male and female flowering // *Silvae Genetica*. 1982. V. 31. № 4. P. 126–131.
36. *Буторина А.К., Мурая Л.С., Исаков Ю.Н.* Спонтанный мутагенез у сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L.). Первый случай обнаружения мутанта с кольцевой и добавочной хромосомами // *ДАН СССР*. 1979. Т. 248. № 4. С. 977–979.
37. *Молотков П.И., Кириченко О.И., Бенгус Ю.В.* О происхождении “ведьминой метлы” у сосны обыкновенной // *Цитология и генетика*. 1989. Т. 24. № 4. С. 14–19.
38. *Муратова Е.Н.* Добавочные хромосомы у лиственницы Гмелина *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. // *ДАН СССР*. 1991. Т. 318. № 6. С. 1511–1514.
39. *Путенихин В.П., Фарукишина Г.Г., Шуганов З.Х.* Лиственница Сукачевы на Урале: изменчивость и популяционно-генетическая структура. М.: Наука, 2004. 276 с.
40. *Седельникова Т.С., Пименов А.В., Вараксин Г.С., Янковская В.* Числа хромосом некоторых видов хвойных // *Бот. журн.* 2005. Т. 90. № 10. С. 1611–1612.
41. *Sedel'nikova T.S., Pimenov A.V.* Chromosomal mutations in Siberian larch (*Larix sibirica* Ledeb.) on Taimyr Peninsula // *Biol. Bull. Russ. Acad. Sci.* 2007. V. 34. № 2. P. 198–201. <https://doi.org/10.1134/S1062359007020136>
42. *Седельникова Т.С., Пименов А.В.* Числа хромосом видов рода *Larix* (Pinaceae) в лесостепи и лесотундре Средней Сибири // *Бот. журн.* 2017. Т. 102. № 12. С. 1694–1697.
43. *Седельникова Т.С., Пименов А.В.* Числа хромосом форм *Larix sibirica* (Pinaceae) в Ширинской степи Республики Хакасия // *Бот. журн.* 2017. Т. 102. № 5. С. 693–697.
44. *Сизых О.А., Квитко О.В., Муратова Е.Н., Тихонова И.В.* Формовое разнообразие и кариологические особенности лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) юга Сибири // *Хвойные бореальной зоны*. 2006. Т. XXIII. № 2. С. 202–211.
45. *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference* / Eds Wilson D.E., Reeder D.M. 2nd ed. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press, 1993. 1206 p.
46. *Vujosevic M., Blagojevic J.* B-chromosomes in populations of mammals // *Cytogenet. Genome Res.* 2004. V. 106. P. 247–256.
47. *Чернявский Ф.Б., Козловский А.И.* Видовой статус и история копытных леммингов (*Dicrostonyx*, Rodentia) острова Врангеля // *Зоол. журн.* 1980. Т. LIX. Вып. 2. С. 266–273.
48. *Gileva E.A.* The B chromosome system in the varying lemming *Dicrostonyx torquatus* Pall., 1779 from natural and laboratory populations // *Russ. J. Genet.* 2004. V.40. № 12. P. 1399–1406. <https://doi.org/10.1007/s11177-005-0011-2>

49. *Borisov Y.M., Afanas'ev A.G., Lebedev T.T., Bochkarev M.N.* Multiplicity of B microchromosomes in a siberian population of mice *Apodemus peninsulae* ($2n = 48 + 4 - 30$ B chromosomes) // *Russ. J. Genet.* 2010. V. 46. № 6. P. 705–711.
<https://doi.org/10.1134/S1022795410060116>
50. *Borisov Y.M.* Increase in the number of the B-chromosomes and variants of their system in mouse *Apodemus peninsulae* in Mountain Altai population over 26 years // *Russ. J. Genet.* 2008. V. 44. № 9. P. 1070–1079.
<https://doi.org/10.1134/S1022795408090093>
51. *Borisov Y.M., Zhigarev I.A.* B chromosome system in the Korean field mouse *Apodemus peninsulae* Thomas, 1907 (Rodentia, Muridae) // *Genes.* 2018. V. 9. № 10. P. 472.
<https://doi.org/10.3390/genes9100472>
52. *Natyaganova A.N., Sitnikova T.Ya.* Karyotype of the Baikal amphipod *Polyacanthisca calceolata* Bazikalova, 1937 (Crustacea, Amphipoda) // *Chromosome Science.* 2012. V. 15. № 1–2. P. 43–48.
53. *Фролов С.В.* Добавочные хромосомы в кариотипе чира // *Цитология.* 1986. Т. 28. № 2. С. 215–218.
54. *Чубарева Л.А.* Хромосомный полиморфизм в природных популяциях кровососущих мошек и некоторых других двукрылых насекомых // *Цитология.* 1974. Т. 6. № 3. С. 267–280.
55. *Чубарева Л.А., Петрова Н.А.* Кариотипы мошек (Diptera, Simuliidae) мировой фауны // *Энтомологическое обозрение.* 2003. Т. 72. № 1. С. 157–222.
56. *Жиров С.В.* Дополнительные хромосомы (B-хромосомы) в кариотипах некоторых видов хирономид из Псковской области // *Цитология.* 1999. Т. 41. № 1. С. 91–95.
57. *Кикнадзе И.И., Истомина А.Г., Салова Т.А.* Функциональная морфология политенных хромосом хирономиды *Chironomus pilicornis* F. из водоемов криолитозоны // *Цитология.* 2002. Т. 44. № 1. С. 89–95.
58. *Петрова Н.А., Михайлова П.А.* Геномные, хромосомные, хроматидные и хромонемные нарушения у *Chironomus bolatonicus* (Diptera) из зоны Чернобыля // *Генетика.* 1994. Т. 30. Приложение. С. 120–121.
59. *Сормачева И.Д., Блинов А.Г.* LTR-ретротранспозоны растений // *Вавил. журн. генетики и селекции.* 2011. Т. 15. № 2. С. 351–381.
60. *Belyayev A., Kalendar R., Brodsky L. et al.* Transposable elements in a marginal plant population: Temporal fluctuations provide new insights into genome evolution of wild diploid wheat // *Mobile DNA.* 2010. V. 1. № 6.
<https://doi.org/10.1186/1759-8753-1-6>
61. *Кунах В.А.* Мобільні генетичні елементи і пластичність геному рослин. Київ: Логос, 2013. 288 с.
62. *Борисов Ю.М.* В-хромосомы и пластичность вида // *Экол. генетика.* 2013. Т. XI. № 2. С. 73–83.
63. *Дементьева П.В.* Выявление и характеристика кодирующих последовательностей на В-хромосомах сибирской косули: Дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск: ФГБУ ИМКБ СО РАН, 2013. 148 с.
64. *Leach C.R., Houben A., Field B. et al.* Molecular evidence for transcription of genes on a B chromosome in *Crepis capillaris* // *Genetics.* 2005. V. 171. № 1. P. 269–278.
<https://doi.org/10.1534/genetics.105.043273>
65. *Rubtsov N.B., Karamysheva T.V., Andreenkova O.V. et al.* Comparative analysis of micro and macro B chromosomes in the Korean field mouse *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Muridae) performed by chromosome microdissection and FISH // *Cytogenet. Genome Res.* 2004. V. 106. № 2–4. P. 289–294.
<https://doi.org/10.1159/000079301>
66. *Ruiz-Estévez M., López-León M.D., Cabrero J., Camacho J.P.* B-chromosome ribosomal DNA is functional in the grasshopper *Eyprepocnemis plorans* // *PLoS One.* 2012. V. 7. № 5.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0036600>
67. *Miao V.P., Covert S.F., VanEtten H.D.* A fungal gene for antibiotic resistance on a dispensable (“B”) chromosome // *Science.* 1991. V. 254. № 5039. P. 1773–1776.
<https://doi.org/10.1126/science.1763326>
68. *Han Y., Liu X., Benny U. et al.* Genes determining pathogenicity to pea are clustered on a supernumerary chromosome in the fungal plant pathogen *Nectria haematococca* // *Plant J.* 2001. V. 25. № 3. P. 305–314.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-313x.2001.00969.x>
69. *Coleman J.J., Rounsley S.D., Rodriguez-Carres M. et al.* The Genome of *Nectria haematococca*: Contribution of Supernumerary Chromosomes to Gene Expansion // *PLoS Genet.* 2009. V. 5. № 8.
<https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1000618>
70. *Lamatsch D.K., Trifonov V., Schories S. et al.* Isolation of a cancer-associated microchromosome in the sperm-dependent parthenogen *Poecilia formosa* // *Cytogenet. Genome Res.* 2011. V. 135. P. 135–142.
<https://doi.org/10.1159/000331271>
71. *Yoshida K., Terai Y., Mizoiri S. et al.* B chromosomes have a functional effect on female sex determination in Lake Victoria cichlid fishes // *PLoS Genet.* 2011. V. 7.
<https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1002203>
72. *Martis M.M., Klemme S., Banaei-Moghaddam A.M. et al.* Selfish supernumerary chromosome reveals its origin as a mosaic of host genome and organellar sequences // *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* 2012. V. 109. P. 13343–13346.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1204237109>
73. *Graphodatsky A.S., Kukekova A.V., Yudkin D.V. et al.* The proto-oncogene C kit maps to canid B-chromosomes // *Chromosome Res.* 2005. V. 13. P. 113–122.
<https://doi.org/10.1007/s10577-005-7474-9>
74. *Yudkin D.V., Trifonov V.A., Kukekova A.V. et al.* Mapping of KIT adjacent sequences on canid autosomes and B chromosomes // *Genome Res.* 2007. V. 116. P. 100–103.
<https://doi.org/10.1159/000097424>
75. *Duke Becker S.E., Thomas R., Trifonov V.A. et al.* Anchoring the dog to its relatives reveals new evolutionary breakpoints across 11 species of the Canidae and provides new clues for the role of B chromosomes // *Chromosome Res.* 2011. V. 19. P. 685–670.
<https://doi.org/10.1007/s10577-011-9233-4>

76. *Trifonov V.A., Demytyeva P.V., Larkin D.M. et al.* Transcription of a protein-coding gene on B chromosomes of the Siberian roe deer (*Capreolus pygargus*) // *ВМС Biol.* 2013. V. 11. № 90.
<https://doi.org/10.1186/1741-7007-11-90>
77. *Houben A., Jones N., Martins C., Trifonov V.* Evolution, composition and regulation of supernumerary B chromosomes // *Genes.* 2019. V. 10. № 2.
<https://doi.org/10.3390/genes10020161>
78. *Макунин А.И., Трифонов В.А.* Современные методы анализа добавочных хромосом // *Цитология.* 2013. Т. 55. № 3. С. 148–152.
79. *Макунин А.И.* Анализ генетического состава В-хромосом млекопитающих с применением высокопроизводительного секвенирования: Дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск: ФГБУ ИМКБ СО РАН, 2016. 141 с.

B-Chromosome Variability in Plants and Animals under Extreme Environments

Yu. M. Borisov^{a, *} and T. S. Sedel'nikova^{b, **}

^a*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia*

^b*Sukachev Institute of Forest Siberian Branch of the Russian of Academy Sciences, Federal Research Center Krasnoyarsk Science Center Siberian Branch of the Russian of Academy Sciences, Krasnoyarsk, 660036 Russia*

**e-mail: boriss-spb@yandex.ru*

***e-mail: tss@ksc.krasn.ru*

A review of data on B-chromosomes in populations of various systematic groups of plants and animals from their extreme habitats – the borders of the range and areas of the range exposed to unfavorable environmental factors is given. The analysis showed a rather similar picture of the distribution of B chromosomes in species from extreme habitats: there is a tendency to increase the number, occurrence and polymorphism of B chromosomes, which is accompanied by changes in the karyotype, genomic and chromosomal anomalies in their carriers. B chromosomes are often found in species with wide ranges. The possible adaptive role of B chromosomes in the vital activity of the organism and the evolution of genomes is discussed.

Keywords: B-chromosomes, plant and animal populations, extreme habitat conditions, anthropogenic factors, adaptation.