

УДК 575.2+576.312.32

## ДОДАТКОВІ АБО В-ХРОМОСОМИ РОСЛИН. ПОХОДЖЕННЯ І БІОЛОГІЧНЕ ЗНАЧЕННЯ

В.А. КУНАХ

Інститут молекулярної біології і генетики НАН України  
 Україна, 03680, м. Київ, вул. Акад. Заболотного, 150  
 e-mail: kunakh@imb.org.ua

*Розглянуто сучасні дані щодо походження і біологічного значення В-хромосом рослин, їхню будову і молекулярну еволюцію, особливості трансмісії, динаміки і кількісного поліморфізму, а також перспективи подальшого вивчення. Проаналізовано прикладні аспекти застосування В-хромосом – у генетичному картуванні, дослідженні організації центромери, модуляції рекомбінаційних процесів в А геномі, диплоїдизації алополіплоїдів, створенні штучних хромосом. Викладено погляди і припущення автора щодо ролі В-хромосом в адаптаційних процесах рослин.*

*Ключові слова: В-хромосома, еволюція геному рослин, хромосомний поліморфізм, адаптації.*

**Вступ.** Вважається, що число хромосом у кожного виду живих організмів є постійним, і у переважній більшості випадків це так і є. (Приклади винятків у рослин наведено в [1, розділ 4]). Проте у багатьох рослин і тварин існують так звані надкомплектні (supernumerary), або додаткові чи В-хромосоми. Вперше надкомплектні хромосоми описані у 1907 р. у рослинного клопа *Metapodius (Acanthocephal) terminalis* Е. Уілсоном [2], а у рослин вони були вперше описані у цукрової кукурудзи у 1911 р. [3]. Проте вважається, що достовірно В-хромосоми виявлено у кукурудзи і жита пізніше, у 1920-х роках. У жита *Secale cereale* надкомплектна природа В-хромосом була чітко визначена К. Гото [4], який назвав їх к-хромосомами, щоб відрізнити від основного набору А-хромосом, останні ж він позначив, як І-хромосоми. В-хромосоми виявили також у кукурудзи [5, 6], які А. Лонглі [6] назвав надкомплектними (supernumerary chromosomes).

Пізніше, у 1928 р. Л. Рендольф, вивчаючи різні типи В-хромосом кукурудзи, запропонував назвати хромосоми основного набору А-хромосомами, а додаткові – В-хромосомами [7]. Термін В-хромосоми став загальноприйнятим.

Основними критеріями розпізнавання В-хромосом визнано такі ознаки:

- їхня наявність не є обов'язковою, тобто вони можуть бути наявними в одних організмів, і в той же час відсутніми у інших рослин тієї самої популяції;
- у мейозі вони не спарюються (не кон'югують) і не рекомбінують з жодною хромосомою диплоїдного (чи поліплоїдного) А-набору;
- їхнє успадкування є неменделівським і нерегулярним [8, 9].

Ці ознаки зумовили визначення В-хромосом як **“необов'язкових надкомплектних хромосом, що не рекомбінують з А хромосомами, і які прямують своїм власним еволюційним шляхом”**, яке було прийняте на першій

конференції з В-хромосом, що проходила у Мадриді у 1993 р. [10]. Така проста дефініція зумовлена наявністю низки різноманітних і складних В-хромосомних систем, які виявлено у багатьох групах організмів і які буде розглянуто далі.

На сьогодні В-хромосоми знайдено в усіх основних групах еукаріотів – грибів, рослин і тварин, проте вважається, що кількість видів із додатковими хромосомами є відносно невеликою. Основна складність у дослідженні В-хромосом полягає саме в тому, що їхня наявність є не обов'язковою і у більшості видів вони присутні не у кожного організму і не в усіх популяціях, і навіть не в усіх клітинах одного й того самого організму, наприклад, у *Aegilops mutica* немає В-хромосом у коренях [9, 11].

Найповніше дані, що включають усю класичну літературу про В-хромосоми, наведено і проаналізовано у відомій книзі Р. Джонса і Г. Піса [12]. В оглядах, що вийшли пізніше, аналізувалися дані щодо В-хромосом як тільки у рослин [8, 9, 13, 14], так і у, переважно, тварин [15].

Із В-хромосомами пов'язані дві основні проблеми – це їхнє походження і біологічне значення (сенс) їхньої наявності. Стосовно походження існують три основні гіпотези: В-хромосоми можуть утворюватись із аутосомом, із статевих хромосом або внаслідок міжвидової гібридизації. Приклади, що підтверджують усі три гіпотези, наведено у книзі [16]. Щодо біологічного значення розмах думок дуже широкий – від поглядів на В-хромосоми, як на “геномних паразитів”, до тверджень про їхню адаптивну роль, особливо в несприятливих умовах існування [1, 8, 9, 12–17].

У цьому огляді розглянуто перш за все саме ці проблеми з акцентом на біологічне значення В-хромосом, викладено дальший розвиток поглядів і припущень автора щодо ролі В-хромосом в адаптаційних процесах рослин [1, 17, 18].

### Будова і біологічні ефекти

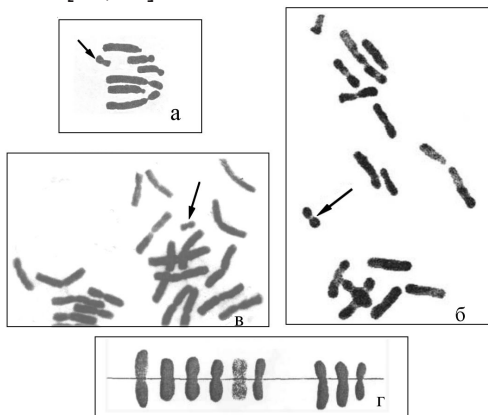
Від хромосом основного набору В-хромосоми відрізняються за такими параметрами:

- мають менші розміри;
- часто крапкоподібної форми;
- гірше забарвлюються у разі цитологічних досліджень;
- їхні центромери часто дефективні;
- у більшості випадків вони гетерохроматинізовані і містять переважно повторювані послідовності ДНК;
- їхня кількість нестала і є різною у різних організмів однієї популяції, а також може змінюватися від одиниці до кількох десятків у різних клітинах одного і того самого організму;
- розташовуються, як правило, на периферії метафазної пластинки;
- у мейозі не кон'югують із хромосомами основного набору;
- успадковуються нерегулярно;
- показник їхньої трансмісії часто вищий 0,5, тобто вони мають здатність накопичуватися до, під час і після мейозу.

У голонасінних рослин, де наявність В-хромосом не є рідкісним явищем, їхні розміри найчастіше варіюють у межах 4–6 мкм, що складає близько 25–30 % від середньої довжини А-хромосом. Додаткові хромосоми відносяться, як правило, до двох морфологічних типів: метацентричного ( $B_1$ ) і субметацентричного ( $B_2$ ) (рис. 1).

Загальне уявлення про інертність В-хромосом підтверджується не лише тим, що більшість із них гетерохроматинові, а й відсутністю або дуже низькою транскрипційною активністю. Тим не менше, немало В-хромосом виявляють транскрипційну активність, більшість В-хромосом містить кластери генів рибосомної РНК, серед яких частина є транскрипційно активною [10, 13, 19, 20]. У В-хромосомах виявлено також деякі регуляторні та інші структур-

ні гени [21]. Наприклад, деякі ефекти В-хромосом можна пояснити безпосередньо продуктами їхніх генів, як це описано зокрема для генів В-хромосом, що контролюють стійкість до іржі у вівса *Avena sativa* [22], або генів, що надають стійкості до антибіотиків паразитичному грибу *Nectria haematococca*, сприяючи його патогенності [23, 24].



**Рис. 1.** Приклади типових додаткових хромосом рослин : а – каріотип “В-вмісної” рослини скереди *C. capillaris* ( $2n=6+1B$ ). В-хромосома тут і далі вказана стрілкою (за: [71]); б – каріотип “В-вмісної” рослини ялини сибірської *Picea obovata* ( $2n=24+1B$ ) (за: [144]); в – каріотип “В-вмісної” рослини ялини аянської *P. ajanensis* ( $2n=24+1B$ ) (за: [145]); г – два типи додаткових хромосом рослини ялини аянської *P. ajanensis*: мета- і субметацентричні. Горизонтальною лінією показано положення центромери (за: [145])

Накопичено дані про те, що В-хромосоми можуть впливати на безліч клітинних процесів. При цьому в одних видів наявність В-хромосом помітно не впливає на морфологію рослин, в інших їхній вплив на фенотип може бути істотним. Зокрема, у валеріани *Valeriana officinalis* рослини, що містять В-хромосоми, відрізняються за багатьма гістологічними, анатомічними та біохімічними ознаками [25]. У гаплопапугу *Harporappus gracilis* В-хромосоми впливають на колір сім'янок [26], а у зернових злаків, зокрема, у кукурудзи росли-

ни з В-хромосомами нерідко характеризуються наявністю смугастого листа [27].

У рису серед потомства триплоїдної форми Zhongxian 3037 знайдено остисту рослину. Виявили, що ця рослина містить додаткові хромосоми, які за всіма ознаками як у мітозі, так і у мейозі були В-хромосомами – вони були короткими, сильно забарвленими, їхня кількість була нестабільною, вони не кон'югували з А-хромосомами, характеризувалися унікальною сегрегацією, яка відрізнялася від такої телотрисомиків й інших анеуплоїдів. Аналіз молекулярних маркерів не виявив ефектів дози у рослини з В-хромосомою (-ми) порівняно з нормальною диплоїдною формою Zhongxian 3037. Це, на думку авторів, свідчить про те, що дані В-хромосоми не могли утворитися безпосередньо із жодного фрагмента А-хромосоми риси [28].

Вплив В-хромосом може спричинюватися або ж їхньою наявністю, або активністю генів, що в них знаходяться. Наприклад, В-хромосоми проліска осіннього *Scilla autumnalis* [29] і шніт-цибулі *Allium schoenoprasum* [30] змінюють експресію (спектр білків) ізоферментів естераз і білків ендосперму відповідно. Встановлено зміни складу запасуючих білків також у насінні низки видів лядвенця, що містили такі хромосоми [31], кількості фенолів у листках африканського проса *Pennisetum glaucum* [32] тощо.

Такі зміни можуть мати негативні наслідки. Наприклад, у *Crepis pannonica* це виявляється в підвищеній стерильності пилку, низькому рівні зав'язування сім'янок, зниженій схожості та в аномальному розвитку проростків, але при цьому виявляли збільшення розмірів сім'янок [33]. У інбредних ліній жита рослини, що містили В-хромосоми, також мали дещо знижений рівень фертильності [34].

У рослин жита, що містили В-хромосоми, було встановлено зменшення ядерної

РНК. Проведені пізніше дослідження показали, що у рослин без В-хромосом кожен локус рДНК всередині ядерця організований як одиничний перинуклеарний вузлик конденсованого хроматину на тлі неконденсованого хроматину. У рослин із В-хромосомами у понад 23 % ядер виявлено значну модифікацію локусу, яка полягала в тому, що в ядерці у кількох ділянках конденсованого хроматину був вкраплений неконденсований хроматин. Автори вважають, що ця індукована В-хромосомами зміна в організації рДНК свідчить про зміну експресії генів рДНК, розміщених на А-хромосомах, і саме це призводить до зменшення кількості ядерної РНК. Тобто, впливом В-хромосом на експресію генів А-хромосом шляхом перебудови інтерфазного хроматину можна пояснити деякі фенотипічні ефекти В-хромосом у жита [35].

Наявність В-хромосом, очевидно, не завжди суттєво впливає на загальну кількість геномної ДНК, але зміна кількості В-хромосом має велике значення в еволюційно значущій мінливості кількості гетерохроматину [36, 37].

В одному із порівняно недавніх оглядів, де було проаналізовано зв'язок наявності В-хромосом із розміром геному у квіткових рослин, виявлено, що присутність В-хромосом корелює з розміром сумарного геному рослин (без урахування в ньому В-хромосом і з поправкою на рівень плоідності). Це встановлено як за порівняння різних таксономічних груп, так і у глобальному масштабі. Аналіз також показав, що у видів із малими геномами В-хромосоми зустрічаються рідше, проте треба враховувати, що види з великими геномами вивчені набагато краще, ніж види з малими геномами, а про В-хромосоми частіше повідомляють для добре вивчених видів. Проведено логістичний регресивний аналіз, що включав вплив ступеня аутбридингу, який позитивно корелює з наявніс-

тю В-хромосом і розміром геному, і кількість хромосом, що негативно пов'язане з наявністю В-хромосом і розміром геному, а також варіабельністю плоідності (більше, ніж один рівень плоідності у виду). Виявили, що розмір геному, система селекції і кількість хромосом впливають незалежно на поширення (distribution) В-хромосом, а рівень плоідності немає значного впливу. У видів із великими геномами і з частим утворенням В-последовностей з великих А-геномів, розмір геному корелює із зниженим добором проти надлишкової ДНК [38].

У багатьох видів рослин, зокрема, у кукурудзи наявність В-хромосом призводить до таких ефектів:

- підвищує частоту рекомбінацій та впливає на кількість гетерохроматинових вузликів на А-хромосомах [39, 41];
- підвищує частоту мутацій в А-хромосомах [42];
- сприяє міжклітинним хромосомним міграціям (цитоміксису), що призводить до зміни кількості хромосом у клітинах [43];
- посилює нестабільність А-хромосом та утворення мікроядер у клітинах тапетуму на різних стадіях розвитку, прискорюючи запрограмовану смерть клітин [44].

Виявлено також взаємозв'язок поліморфізму за гетерохроматиновими ділянками А- та В-хромосом між собою та з системами розмноження у кукурудзи як механізму підтримання оптимального рівня гетерозиготності рослин шляхом адаптивного перерозподілу в онтогенезі гетерохроматину між локусами, хромосомами, гаметами [41].

### **Походження В-хромосом**

Механізми утворення рослинних В-хромосом різні, однак вважається, що вони утворюються з ділянок (фрагментів) А-хромосом (аутосом) внаслідок фрагментації

та гетерохроматинізації (інактивзації) хромосом, які виявилися надлишковими після їхнього неправильного розходження в анафазі, чи внаслідок порушення функціональної активності центромер. Наприклад, у кукурудзи, жита та сорго В-хромосоми виникають внаслідок неправильного поділу центромери, а також внаслідок звичайних розривів хромосом [12, 45].

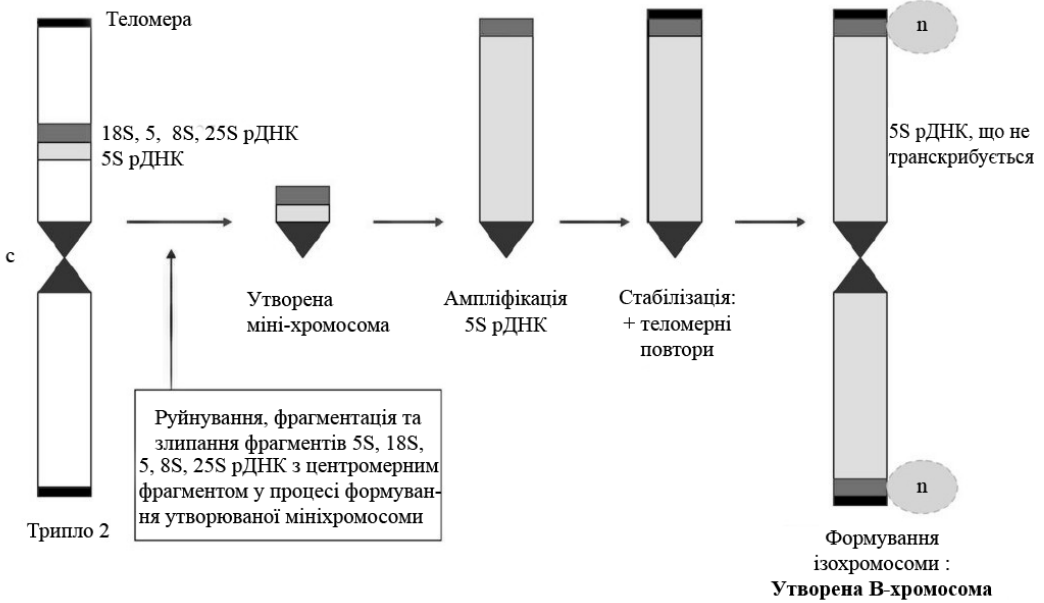
Проведені пізніше цитологічні і молекулярні дослідження підтвердили уявлення про те, що В-хромосоми походять від аутосом хазяїна, проте ці дослідження показали й інші способи виникнення В-хромосом [8, 46–48]. Наприклад, усі повторювані послідовності ДНК у *Crepis capillaris*, ізольовані шляхом мікродисекції з В-хромосом, виявлено також в А-хромосомах, проте не було з'ясовано, з якої саме аутосоми походить В-хромосома [49]. Подібні результати отримано і для інших семи видів, вивчених на той час, зокрема для жита *S. cereale*, кукурудзи *Zea mays*, австралійської маргаритки *Brachycome dichromosomatica* та ін. (див. огляди [14, 15]). Проте пізніше показано, що хоча більша частина В-хромосоми кукурудзи складається з повторюваних елементів, звичайних для А-хромосоми, існує кілька послідовностей, специфічних саме для В-хромосоми. Зокрема, на В-хромосомі виявлено порівняно багато копій такого елемента ДНК як *Stark-B*, який має ретротранспозонне походження [50].

Найпереконливіший приклад походження В-хромосоми від А-хромосоми – це повністю задокументоване виникнення В-хромосоми у *Plantago lagopus* ( $2n=2x=12$ ) [47]. Дослідження розпочали із виявлення спонтанного трисоміка за хромосомою 2 і наступного спостереження за цим трисоміком впродовж кількох поколінь. Було виявлено, що додаткова хромосома зазнавала низки швидких структурних змін, включаючи формування кільцевої хромо-

соми і завершуючи стабілізацією у вигляді гетерохроматинової ізохромосоми з ознаками В-хромосоми. Вона мала переважну трансмісію, відсутність видимих фенотипічних ефектів, функціональну центромеру і не спарувувалася у мейозі (не кон'югувала) із жодною з хромосом стандартного набору. Було встановлено, що ця В-хромосома утворилася шляхом масової ампліфікації 5S рДНК як компонента мініхромосоми, з якої вона виникала, і яка включала центромеру (рис. 2). За допомогою відомих механізмів додавалися *de novo* також теломерні послідовності, проте ще не відомо як народжувана В-хромосома зазнає переважної трансмісії у поколіннях.

Подібні механізми виникнення (виокремлення) В-хромосом спочатку як невеликих центричних фрагментів, що утворилися внаслідок нерівних транслокацій і редукції кількості хромосом, описані в процесі еволюції, тобто під час виникнення нових видів. Таке явище відбувалося, наприклад, під час еволюції *Crepis fuliginosa* ( $2n=2x=8+B$ -хромосоми), що виник із *C. neglecta* ( $2n=2x=6$ ) [12] і як наслідок процесу анеуплоїдної редукції у *Haplopappus gracilis* ( $2n=2x=4+B$ -хромосоми) [51].

Геномні перебудови після міжвидової гібридизації – це ще одна можливість виникнення надкомплектних хромосом, наприклад у похідних *Coix gigantea* ( $2n=2x=20$ ), що спонтанно гібридизується з *C. aquatica* ( $2n=2x=10$ ). *Coix gigantea* має чотири пари малих хромосом, приблизно такого ж розміру, як і хромосоми *C. aquatica*. У похідних цих гібридів одна з таких малих хромосом з'явилась як чужинна додаткова в геномі *C. aquatica*, даючи рослини з  $2n=11$  і різні інші гібридні комбінації. Додаткова мала хромосома не спарувалася з А-хромосомами геному *C. aquatica* і у мейозі поведилася подібно до одичної унівалентної В-хромосоми, як це власти-



**Рис. 2.** Схема можливого способу виникнення В-хромосоми з трисомією за хромосомою 2 у *Plantago lagopus*: с – центромера (за: [9])

во багатьом “В-вмісним” видам, і не мала явних фенотипічних проявів. Ця одинична В-хромосома могла також зазнавати неправильного поділу центромери, даючи менші гетерохроматинові фрагментовані хромосоми. Різні форми таких додаткових хромосом виявлено у різних представників у природних популяціях *C. aquatica*. Ці хромосоми, за відсутності цитологічних спостережень над описаними гібридними похідними, майже напевно були б прийнятні за В-хромосоми [52].

У *Brachycome dichromosomatica* В-хромосоми є сукупністю здебільшого тандемних повторюваних послідовностей, що походять із різних сайтів А-хромосоми і тому вважається, що вони не можуть виникати шляхом одиничного вирізання А фрагмента [53]. Висловлене припущення про те, що послідовності-засновники В-хромосоми “вивільнилися” із поліморфної ділянки А-хромосоми, а потім стабілізува-

лися шляхом додавання інших послідовностей, таких як екстрахромосомна ДНК (ексДНК) і послідовностей, необхідних для їхнього функціонування, як хромосом (тобто теломерних і центромерних послідовностей). На підтвердження свого припущення автори наводять дані про те, що В-хромосоми містять типи кодуючих і некодуючих повторів, подібні до тих, що виявлено в ексДНК різних організмів і ці повторювані тандемні послідовності є спільними для А- і В-хромосом [9].

Особливо переконливі докази отримано при вивченні наслідків інтрогресії хромосомної ділянки у комах – від *Nasonia giraulti* до *N. vitripennis*. Надлишкова хромосома (нео-В-хромосома) характеризувалася меншим, ніж менделівський, рівнем сегрегації і спричиняла мітотичну нестабільність. Однак рівень трансмісії та мітотична стабільність зростали у низці послідовних поколінь. Рівень трансмісії у



чоловічому гаметогенезі був майже стовідсотковим. Ці дані підтверджують модель походження В-хромосом шляхом міжвидової гібридизації і свідчать про те, що проблеми з хромосомною стабільністю можуть існувати кілька поколінь після того, як чужинні хромосоми введено до іншого виду. Автори вважають, що як можливі місця утворення нео-В-хромосом потрібно вивчати гібридні зони [54].

Склад В-хромосоми, що формується ("народжується"), ефективно перешкоджає мейотичному спарюванню із будь-якою з А-хромосом і дозволяє їй почати свій власний еволюційний шлях. Потенційними ділянками, джерелом послідовностей-засновників В-хромосом можуть також слугувати надкомплектні сегменти А-хромосом, наприклад, як це описано для *B. dichromosomatica* [53]. Проте звідки з'явилася центромера, достеменно невідомо, хоча описане явище її рідкісного формування *de novo* [55]. Очевидно, існує певний епігенетичний процес, що індукуює їхню активність. В-хромосоми кукурудзи [56, 57] і жита [58] також мають багато спільних послідовностей з А-хромосомами, тому припускається, що їхнє походження є подібним до такого мікро-В-хромосом *B. dichromosomatica* [8].

Отже, на сьогодні відомо наступні шляхи, за якими може виникнути надкомплектна хромосома і якими створюються нові, автономні елементи – В-хромосоми, як компоненти геному:

- перебудований трисомік, що, починаючи з малого центричного фрагмента, накопичує інші повторювані послідовності, набуваючи стабільності та ізоляції від рекомбінації, залишаючись генетично мовчазним (*silent*); такий процес переважає в усіх рослин, вивчених до нині;

- В-хромосоми виникають як малий центричний фрагмент після нерівної транслокації та редукції кількості хромосом;
- виникають як побічний продукт міжвидової гібридизації;
- вирізаються як малий фрагмент, а потім мобілізують послідовності, включаючи центромеру, щоб мати змогу пройти через клітинний цикл, і теломеру, щоб стабілізувати і захистити кінці нової нестабільної В-хромосоми (за: [9]). Відомо багато подібних до описаних процесів, що відбуваються у природі безперервно, як результат помилок у мейозі, за гібридизації, перебудов геному та інших, ще не відомих процесів, продукти яких абортуються і ніколи не визрівають як В-хромосоми. У будь-якому разі поява В-хромосоми є рідкісною подією, оскільки у видів, які добре вивчені, вони, очевидно, мають монофілетичне походження. Це впливає із подібності послідовностей у низки цитодемів, наприклад таких, як у *B. dichromosomatica* [59], та їхньої фактично незмінної цитологічної форми у цілої низки географічних регіонів, наприклад, як у жита [60]. Рідкісні це явища, чині, але саме тут, у виникненні В-хромосом лежить потенціал одного із основних джерел виникнення внутрішньовидової мінливості ДНК.

### Молекулярна еволюція

В-хромосоми складаються, як правило, з повторюваних послідовностей ДНК, які динамічно варіюють за типом повторів і кількістю копій [58, 61]. Типова гетерохроматинова природа В-хромосом виявляється за допомогою С-забарвлення, яке також свідчить про велику кількість повторюваної ДНК, оскільки конститутивний хроматин складається, як правило, з блоків сателітної ДНК [62]. У декількох випадках В-хромосоми містять набагато більшу кількість повторюваної ДНК порівняно з геномом,

з якого вони походять. Це свідчить про те, що відбувається масована ампліфікація повторюваних мотивів впродовж порівняно невеликого проміжку часу, наприклад, у межах одного покоління після гібридизації. Припускають також, що ампліфікація сімейства повторів є механізмом, завдяки якому хромосомний фрагмент, тобто нео-В-хромосома, може стабілізуватись і мати селективну перевагу в ядрі [63].

Вважається, що оскільки повторювані послідовності причетні до еволюції статевих хромосом, у тому числі й у рослин, їхній вплив на В-хромосоми може бути подібним до механізмів, що беруть участь в еволюції гетероморфних статевих хромосом [15]. Наприклад, у смілки *Silene latifolia* ген *MROS3*, що пов'язаний з Y-хромосомою, маючи активного гомолога, який пов'язаний з X-хромосомою, дегенерує і сайленсується за допомогою множинних інсерційно-делеційних процесів і накопичення мононуклеотидних повторів. Оскільки експресія цього гена відбувається лише в процесі розвитку чоловічих квіток, єдина активна копія, що знаходиться в X-хромосомі в XY-хромосомних рослинах, є життєздатною і це полегшує наслідки будь-якого селективного тиску для збереження функції гомологічного гена, що знаходиться в Y-хромосомі [64]. Гени на В-хромосомах, якщо припустити, що вони походять від транскрипційно активних ділянок аутосом (А-хромосом), також перебувають під невеликим або й нульовим селективним тиском, спрямованим на підтримання молекулярної генетичної активності, й, отже, з часом можуть зазнавати аналогічних супресивних змін. Однак такі гени ще належить знайти на В-хромосомах.

Одним із типів тандемно повторюваної ДНК, що часто зустрічається у В-хромосомах, є рДНК [15, 19, 20]. Ці гени, які кодують рибосомні РНК й існують як кластери повторюваних одиниць, на метафазних

хромосомах після забарвлення азотнокислим сріблом виглядають як вторинні перетяжки – ділянки ядерцевих організаторів ЯО (nuclear organizer regions, NOR).

У ділянці ЯО хромосоми схильні до розривів (у цих ділянках знаходяться т. зв. "гарячі точки") і це може бути одним із механізмів утворення В-хромосом. Зокрема, відомо, що ділянки ЯО експресуються, як правило, у різний час з іншими аутосомальними генами. Очевидно, саме видоспецифічні відмінності у конденсації рДНК і призводять до утворення нео-В-хромосом, наприклад, у соматичних гібридів *Solanum brevidens* і *S. tuberosum* [65]. Подібний процес, очевидно, діє також у рослин роду *Brachycome* за утворення різних В-хромосом, що містять рДНК [66].

У ділянках хромосом, що містять рДНК, відбуваються постійні зміни кількості повторів. Механізмами цих змін є делеції, дуплікації та нерівні сестринські гомологічні обміни [67, 68]. Очевидно, що В-хромосома, яка виникає як аутосомний фрагмент, що містить ділянку ЯО, може втрачати свою рДНК завдяки внутрішньохромосомним рекомбінаціям і вирізанням. Оскільки варіації кількості повторів рДНК можуть значно впливати на розмір хромосоми [69], саме описані вище процеси й можуть частково пояснити, як дегенерує В-хромосома. Проте це не виключає того, що наявність рДНК на В-хромосомах може надавати їм певні селективні переваги [10]. З іншого боку, селективна перевага за наявності рДНК-вмісної В-хромосоми у міру того, як кількість копій рДНК зменшується, може також знижуватися. Таким механізмом загальної втрати ДНК можна пояснити ті явища, які вважались аномальними результатами при численних дослідженнях ЯО у різних В-хромосомах [58, 70].

Припускають, що В-хромосоми можуть накопичувати ДНК завдяки транспозиціям [10]. Підтвердженням може



бути транспозиція за допомогою ретро-транспозону хлоропластної ДНК у повторюваний елемент *Bd49* В-хромосоми *B. dichromosomatica* [61]. Вставка мобільного елемента може призводити до виникнення структурної варіабельності В-хромосом. Цей спосіб має відбуватися поступово, В-хромосома при цьому виникає шляхом дуплікації крупного сегмента з наступною вставкою транспозабельного елемента. Дуплікована ділянка аутосоми, що знаходиться у В-хромосомі, може швидко втрачати гомологію з батьківською послідовністю, загальним результатом чого є супресорна рекомбінація між ними. Можливість такого сценарію ще більше ускладнює розуміння походження В-хромосоми (див. [15]).

Проте аналіз елементів ретротранспозонного походження В-хромосоми кукурудзи дещо прояснює ситуацію із часом можливого виникнення В-хромосом. Вивчення однієї із кількох послідовностей, специфічних для В-хромосоми, а саме елемента *Stark-B* показало, що він складається із фрагментів А-геному, а також із В-специфічних послідовностей. Елемент *Stark-B* набагато більший, ніж інші В-специфічні елементи і не виявляється у великих тандемних утвореннях. Локалізується він на третьому і четвертому блоках дистального гетерохроматину В-хромосоми. Різні копії *Stark-B* відрізняються малими інсерціями, делеціями і дуплікаціями, а також однунуклеотидним поліморфізмом. Разом з тим було показано, що ділянки елемента *Stark-B* експресуються. Застосовуючи аналіз дивергенції LTR-ретроелементів, що переривають В-специфічні послідовності, автори оцінили мінімальний вік *Stark-B* повтору, а отже, і вивченої В-хромосоми у два мільйони років [50].

Існує усталене твердження, що метилювання, яке спричиняє інактивацію хромосом, теж може відігравати пев-

ну роль в еволюції В-хромосом. Зокрема, родина повторів *Bd49* В-хромосоми *B. dichromosomatica* гіперметилювана і тому транскрипційно неактивна. Це підтверджується відсутністю транскриптів *Bd49* серед РНК, виділеної з листків [63]. Окрім впливу на транскрипцію, метилювання може також зумовлювати неменделівську поведінку хромосом. Наприклад, у *S. cereale* встановлено, що індуковане деметилювання чи блокування метилювання спричиняє нерозходження В-хромосом у мітозі [72], що є відомим механізмом накопичення В-хромосом.

Високогетерохроматиновий характер В-хромосом можна частково пояснити наявністю таких вторинних структур ДНК як стовбурово-петлеві структури, які є реальними кандидатами на сайти зв'язування білків і пов'язуються з гетерохроматиною конденсацією. Особливості ж упакування хроматину можуть впливати на відносне ацетилювання гістонових молекул, спричиняти генний сайленсинг. Наприклад, показано, що В-хромосоми *B. dichromosomatica* недоацетилюються порівняно з А-хромосомами і це, а також пізня реплікація ДНК В-хромосом, можуть зумовлювати їхню генетичну інертність. Так само у цибулі *Allium* транскрипція аутосомної рДНК впродовж різних стадій мітозу блокується шляхом конденсації хромосом. Ці дані свідчать про те, що генетична неактивність В-хромосом зумовлюється не лише тим, що вона складається з некодуючої або нефункціональної ДНК, а й взаємодією багатьох комплексів білок-ДНК, на які фізично впливає структура хроматину.

Більшість дослідників схиляється до припущення про те, що поліморфізми за В-хромосомами є стабільними завдяки антагоністичним силам і рівноважність є наслідком взаємодії процесів накопичення В-хромосом і шкідливого впливу на пристосованість носіїв В-хромосом. Пропо-

нується коеволуцію А і В-хромосом розглядати як приклад так званої коеволуції геномного конфлікту, який враховує перш за все паразитичні властивості В-хромосом [73].

Тут варто, на нашу думку, викласти точку зору Ж. Камачо із співавторами, які вважають, що незаперечна подібність між В-хромосомами і статевими хромосомами більше, ніж просто збіг, і що молекулярна еволюція В-хромосом може інтерпретуватися в контексті еволюції статевих хромосом. На їхню думку, спочатку має бути процес, який відносно швидко ізолює щойно сформований прототип В-хромосоми і перешкоджає гомологічному (чи гомеологічному) спарюванню. Такі процеси глибше вивчені для гетероморфних статевих хромосом. Після їхньої ізоляції у межах ядра, В-хромосоми, очевидно, дегенерують як структурно, так і за складом послідовностей. Це робить ідентифікацію їхніх прототипів із часом усе важчою. (Детальніше цю гіпотезу з аналізом подібності між статевими і В-хромосомами викладено в роботі [15]).

Відомо, що геноми еукаріотів містять багато послідовностей, які не є частиною кодуючих ділянок, регуляторних елементів чи генів рРНК. Послідовність нуклеотидів і хромосомна локалізація цієї негенної ДНК, що присутня у великій кількості у багатьох видів рослин, ідентифікується порівняно легко, але її походження, функція і значення майже не відомі. В-хромосоми належать до цієї загадкової частини геному. Останнім часом молекулярний склад В-хромосом інтенсивно вивчали перш за все на таких зручних для цитогенетики об'єктах як австралійська маргаритка *B. dichromosomatica*, жито *S. cereale* і кукурудза *Z. mays*.

Проте слід мати на увазі, що на основі порівнянь послідовностей ДНК важко побудувати достовірні філогенетичні дерева,

а якщо порівнювані ДНК є з негенного класу, то філогенетичні зв'язки встановити ще важче. Однією з причин тут є те, що у неактивній ДНК В-хромосом з високою швидкістю можуть накопичуватися мутації, ця швидкість може бути порівняною з такою у псевдогенів. У різних генеалогічних лініях вони можуть дивергувати, започатковуючи гетерогенні набори послідовностей В-хромосом. При цьому кожна з В-хромосом може йти своїм унікальним еволюційним шляхом з порівняно високою швидкістю. Звідси випливає, що для того, щоб зробити достовірні висновки на основі молекулярного вивчення, потрібно порівнювати велику кількість послідовностей ДНК А і В-хромосом від низки осіб із різних популяцій.

Розглянемо деякі дані, отримані цими методами окремо для найкраще вивчених рослин, а саме кукурудзи, жита та австралійської маргаритки.

### **В-хромосоми кукурудзи *Zea mays*.**

Як уже згадувалося, вперше В-хромосоми рослин описані саме у кукурудзи 100 років тому назад [3]. З того часу класичними методами накопичено велику кількість даних, які ретельно проаналізовано в огляді [74], і які свідчать, що у кукурудзи В-хромосоми зустрічаються досить часто і у неї часто виявляється поліморфізм за їхньою кількістю. Кукурудза – це єдиний об'єкт, у якого створено і вже понад 60 років використовуються А/В-хромосомні генетично марковані транслокаційні лінії. На цих лініях можна проводити різні комбіновані генетичні і цитологічні дослідження, зокрема складання генетичних карт і отримання низки похідних А і В-хромосом. І до сьогодні В-хромосоми кукурудзи вивчаються з використанням переважно їхніх транслокаційних похідних (див. огляд [14]).

Молекулярне вивчення В-хромосом кукурудзи розпочалося у 1993 р., коли вперше ідентифіковано специфічну центромер-

ну послідовність В-хромосоми під назвою рZmBs [75]. За допомогою диференціальної гібридизації з використанням як зонду геномної ДНК, що містила В-послідовності та без них, автори проаналізували геномну бібліотеку, сконструйовану з лінії кукурудзи, що містила 15 В-хромосом. Було використано клони похідних В-хромосом, що мали В-центромерну ділянку. Такі В-похідні, що мають центромерну ділянку, поводять себе, як цілісні В-хромосоми кукурудзи, вони, зокрема, не розходяться у другому пилковому мітозі. Клонуючи різні послідовності В-хромосом, автори показали, що більшість із них є високо повторюваними і спільними з такими А-хромосом. Проте, усі клони, відібрані на В-специфічність, містили принаймні одну копію особливого повтору, що походить із центричної ділянки В-хромосоми. Пізніше було встановлено, що ця послідовність присутня також у В-теломері і не є повністю специфічною для В-хромосом, вона також має гомологію з послідовностями центромери четвертої хромосоми, а також часткову гомологію з вузликами (knobs) хромосоми, які іноді виявляють нецентромерну активність.

Виявлену В-специфічну послідовність широко застосовували у дослідях з використанням гібридизації *in situ* (ISH-експерименти). В-хромосоми цим методом ідентифіковано в пилкових зернах і пилкових трубках, а також у сперміях. В-хромосоми розміщувалися на кінчику спермального ядра. (Функціональне значення не випадкового розміщення В-хромосом у сперміях кукурудзи ще не зрозуміле). Ця В-специфічна послідовність, а також зонди до вузликів і рДНК дозволили виявити підвищену частоту хромосомної нестабільності під час чоловічого гаметогенезу в тапетумі. (Не виключено, що це пов'язано із запрограмованою клітинною смертю тапетуму). В-хромосоми виявилися більше

нестабільними, ніж хромосоми з вузликами, а останні – нестабільнішими, ніж хромосоми без вузликів. У рослин, що містили В-хромосоми (бодай одну), нестабільність була вищою, ніж у рослин, що не містили додаткових хромосом [44, 76].

Методом RAPD-аналізу ідентифіковано ще одну В-специфічну повторювану послідовність рBGM18.2, яку, на жаль, не можна використати для ISH експериментів. Виявили, що ця друга послідовність є спорідненою з родиною Prem-1 ретроелементів кукурудзи, які транскрибуються переважно в пилкових зернах. Порівняння А і В-хромосом показало, що вони дуже подібні та що В-хромосоми мають внутрішнє походження від геному кукурудзи [77].

Використавши деякі В/А-хромосомні транслокації, таким самим методом ПЛР-аналізу ампліфіковано чотири фрагменти ДНК, що локалізувалися на В-хромосомі. Два з них картовані на еухроматиновій ділянці, а інші два – на дистальній частині еухроматинової ділянки або на проксимальних двох третинах гетерохроматинової ділянки В-хромосоми [78].

Виділенню послідовностей ДНК із В-хромосоми кукурудзи заважає їхня велика гомологія з хромосомами нормального набору. Порівняно недавно цю перешкоду подолано методом клонування пахитенних В-хромосом, розсічених на склі за допомогою мікроманіпулятора з наступним ПЛР-аналізом [57]. Автори показали, що ізольовані послідовності дозо-залежно гібридизуються із геномною ДНК, а також із пахитенною В-хромосомою за використання FISH, що підтвердило їхнє походження від В-хромосом. Усього було виділено 19 різних повторюваних послідовностей, одна з яких (рBPC51) є В-специфічною і високоповторюваною, а останні 18 були гомологічними до А-хромосом. Три послідовності були високогомологічними з послідовностями кукурудзи, серед яких дві –

це вузликів повтори (knobs) і одна – ген *Zein* (некодуюча ділянка). Десять повторюваних послідовностей виявилися гомологічними до некодуючої ділянки генів *Adh1*, *Bz1*, *Gag*, *Zein* та, меншою мірою, до В-центромери. Шість послідовностей не мали гомології з жодним геном. Виділена В-специфічна послідовність і частково В-специфічна послідовність картовани за допомогою FISH, а також за допомогою нових семи транслокацій (ТВ-10L – транслокації) на центральній частині дистальної гетерохроматинової ділянки, що простягається вздовж приблизно однієї третини В-хромосоми [57].

У подальших, детальніших дослідженнях, ці ж автори використали для вивчення молекулярної організації В-хромосоми кукурудзи послідовність рВРС51, яка є виключно В-хромосомною і представлена великою кількістю копій, розкиданих приблизно на одній третині довгого плеча В-хромосоми і на більшості ділянок центромерних вузликів. За її допомогою проведено скринінг великих фрагментів із геномної бібліотеки, сконструйованої із геномної ДНК, що містила 16 В-хромосом. Було виявлено ретротранспозони, мініатюрний інвертовано-повторюваний транспозабельний елемент (MITE), повтори *CentC* та родину повторів *CL*, розміром 1,6 тпн, які організовані у В-хромосомі у вигляді тандему. Було також виявлено переміщення ретротранспозону і елемента MITE, задіяних у генезі двох послідовностей. Автори, по суті, показали вставку двох послідовностей А-хромосоми у повтор *CL* шляхом транспозиції як РНК-транспозону (ретротранспозону) (*RIRE2*), так і ДНК-елемента MITE (*mPIF*). Проте механізми, відповідальні за введення інших інвазуючих послідовностей, виявлених у вивчених клонах, лишилися недослідженими [79].

Центромери В-хромосом кукурудзи використовуються як модель для вивчен-

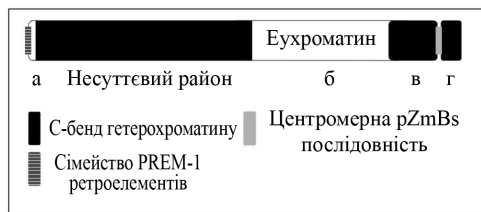
ня фізичних особливостей функціональної центромери (див. далі). Цікавими у цьому плані є дослідження, в яких автори використали модифіковану В-9-хромосому, що складалася із В-9-хромосоми і дуплікованої 9S-ділянки, прикріпленої до дистального кінця [80]. У мейозі, внаслідок “спарювання із загином назад” (fold back pairing) і кросинговеру, у дуплікованій ділянці уніваленту формувалася дицентрична В-9-хромосома, в якій потім ініціювався цикл розрив-злиття-міст хроматидного типу. В результаті в анафазі II і у першому пилковому мітозі формувалася одиничний міст. Далі, внаслідок нерозходження В-хромосоми у другому пилковому мітозі, хроматидний дицентрик В-9 перетворювався у хромосомний. Новий дицентрик зазнавав циклу розрив-злиття-міст хромосомного типу. Після загоювання розірваних кінців хромосом формувалася низка похідних В-9-хромосом. (Схему таких перетворень хромосом у результаті циклу розрив-злиття-міст див. [1, с. 309]). Група мініхромосом, виявлена в цих дослідках, можливо є найменшими з відомих похідних В-хромосом.

Центромера В-хромосоми складається, як уже зазначали, здебільшого із В-специфічних повторів рZmBs. Функціональну ділянку В-центромери визначено за точками розриву у низки похідних “хибного поділу” (misdivision), що виникали шляхом розриву в центромері. Використовуючи ISH і аналіз наслідків 25 актів “хибного поділу” центромери, виявлено, що В-послідовності трапляються по всьому функціональному домену В-центромери [81]. Мейотичну трансмісію цих же похідних В-хромосом порівнювали з перебудовами в центромері. Аналіз виявив, що є кореляція між розміром центромери і мейотичною трансмісією, присутність фрагмента *Ptel* розміром 370 тпн корелює з повною трансмісією хромосом. Ця послідовність

містить фрагмент *EcoRI* розміром 55 тпн, який повторюється кілька разів у інтактній центромері. Припускається, що принаймні одна з цих 55 тпн послідовностей є критичною для повного мейотичного функціонування, а оточуюча ДНК, яка зумовлює існування більшого фрагмента розміром 370 тпн, забезпечує додаткову стабілізуючу ДНК.

Нову інформацію про походження В-хромосом кукурудзи отримано після ідентифікації А-послідовностей, що були гомологічними до В-специфічного центромерного повтору. Клони виділено із рослин кукурудзи без В-хромосом (0В-рослини) шляхом скринінгу ДНК за зниженої жорсткості (*reduced stringency*) із В-специфічним зондом. Ці клони гібридизувалися з центромерою хромосоми 4; вони виявили гомологію також до частини одиниць повторів вузликів, які здатні функціонувати як неоцентромера [56]. Наведені дані свідчать про еволюційний зв'язок між хромосомою 4 і В-хромосомою, принаймні за складом центромери. Проте виявлені відмінності між послідовностями свідчать про певну віддаленість зв'язку. Тому не можна визначити, чи В-хромосома безпосередньо походить від хромосоми 4, чи у цих двох хромосом є древній спільний предок. Можливо, що також існує еволюційний зв'язок між В-хромосомами і гетерохроматиновими вузликами А-хромосом.

Таким чином, сумарний склад А- та В-хромосом подібний, що свідчить про їхнє спільне походження. Виявлено кілька В-специфічних послідовностей, серед яких найкраще вивченою є *rZmBs*, що локалізована в центромері. Вона має часткову гомологію до центромери хромосоми 4 і до хроматинових вузликів. Проте ще не відомо, чи центромера В-хромосоми походить від центромери хромосоми 4, чи обидві мають більш віддалене спільне походження. На рис. 3 наведено узагальнену схему



**Рис. 3.** Генетична організація, організація послідовностей та хроматину у В-хромосомі кукурудзи: а – дистальний еухроматиновий кінець є транс-діючим і визначальним для нерозходження хромосом; б – проксимальний еухроматин є транс-діючим і визначальним для нерозходження; в – центромерний еухроматин є цис-діючим рецептором для нерозходження; г – коротке плече і центромерна ділянка посилюють явище нерозходження; втрата короткого плеча зменшує рівень нерозходження, але не запобігає йому (за: [8])

молекулярної структури В-хромосоми кукурудзи з позначенням функцій її основних ділянок.

### **В-хромосоми жита *Secale cereale*.**

Жито *S. cereale* ( $2n=14$ ) має великі хромосоми з помітними гетерохроматиновими ділянками, що робить його зручним матеріалом для цитологічних, молекулярних і еволюційних досліджень. Житу властивий стандартний тип В-хромосом, який морфологічно ідентичний у всіх вивчених популяціях. Зазвичай на популяційному рівні зустрічаються 0–4 В-хромосоми, але часом виявляють і 8 В-хромосом. Стандартні В-хромосоми різних популяцій можуть у мейозі кон'югувати, що схиляє до думки про можливе монофілетичне походження В-хромосом з різних місцевостей [82].

За лабораторних схрещувань структурні перебудови В-хромосом трапляються приблизно з частотою 2% на покоління, даючи початок ізохромосомам чи дефектним В-хромосомам. Однак у вивчених популяціях структурні варіанти є рідкісними. Це засвідчує, що стандартна форма В-хромосоми є єдиною, яка довго зберігається у природі.



Детальний аналітичний огляд даних щодо В-хромосом жита наведено у роботі [60], після якого опубліковано багато нової цікавої інформації. Більшість, якщо не всі успіхи в цій галузі зроблено завдяки ідентифікації В-специфічних послідовностей жита – родини D1100 і E3900 високо повторюваних послідовностей, відкритих у 1990-х роках [83, 84].

В-хромосоми складаються із послідовностей, що є переважно спільними з такими А-хромосом [58, 85]. Це свідчить про те, що В-хромосоми виникли з А-хромосом, але В-хромосоми мають і суттєві відмінності у субтеломерній ділянці, де локалізовані D1100 і E3900 родини високоповторюваної ДНК.

Із використанням цих послідовностей В-хромосоми жита були забарвлені, що дозволило візуалізувати їхнє положення в інтерфазі. Встановлено, що В-хромосоми формують лінійні ланцюжки, і кінці їхніх довгих плечей зазвичай локалізовані у найменш конденсованому хроматині. В-хромосоми є фізично асоційованими, особливо коли вони присутні у парних кількостях [86, 87].

Щодо присутності повторів рДНК на В-хромосомах жита існують різні думки. Перші результати, отримані у 1970-х роках, показали їхню присутність у В-хромосомах лінії Lindström, у якої В-хромосоми жита додані до гексаплоїдної пшениці [88], але наразі вважається, що стандартні В-хромосоми не містять генів рРНК.

У 1990-х роках аналізували присутність і розподіл кількох повторюваних послідовностей за допомогою ISH. Результати досліджень показали, що певні субтеломерні послідовності, локалізовані на А-хромосомах, мають гібридизаційні сигнали на В-хромосомах, але інші повторювані А-послідовності, включаючи рибосомні гени, не гібридизуються з В-хромосомами [89, 90].

Однак наявність В-хромосом позначається на інтерфазній організації рибосомного хроматину. У жита рибосомні послідовності, розміщені на дистальному кінці хромосоми 1, розкидані всередині ядерця, у той час як послідовності на проксимальному кінці залишаються конденсованими на периферії ядерця. Проте у рослин із В-хромосомами розподіл дещо інший – кілька ділянок конденсованого хроматину присутні всередині ядерця [35]. У рослин лінії Lindström вивчали, як різні дози В-хромосом позначаються на активності ЯО (ядерцевих організаторів) і структурі їхніх локусів рДНК в інтерфазі. Встановлено значні зміни розмірів ЯО, що відображує знижений рівень їхньої активності, а також зміни характеру конденсації локусів рДНК в інтерфазі. Автори припускають, що В-хромосоми жита “генетично інертні”, але “хромосомно активні” [91].

Детально вивченою є характерна гетерохроматинова дистальна частина В-хромосом [92]. Помітні у метафазі субтеломерні гетерохроматинові ділянки А- і В-хромосом мають однакову морфологію, обидві містять велику кількість повторюваної ДНК, хоча її конформація в інтерфазі у В-хромосом є менше конденсованою.

Родини повторів E3900 і D1100 складаються із низки фрагментів неспоріднених елементів. Збирання кожної родини відбувається в самій В-хромосомі, а їхня неспорідненість є наслідком внутрішньо притаманної нестабільності субтеломерної ділянки В-хромосом. Таким чином, за перебудови відповідає спільний процес.

Припускають, що родини E3900 та D1100 виникли із частини А геному, який зазнав низки ампліфікацій внаслідок його розташування у найдистальнішій ділянці хромосоми. Ще не відомий процес діє на В-гетерохроматиновий домен огульно, створюючи перебудови типу, переважно, дуплікацій, а не делецій. На думку ав-



торів, має місце добір перебудов, який допомагає створювати регулярну структуру, подібну до такої, яка очікується від звичайних високо повторюваних тандемних утворень [92].

Ступінь цих перебудов і складність організації вищого порядку В-специфічних родин повторів вказує на те, що нестабільність є властивістю самого домену. Не виключено, що в цьому домені реплікація ДНК якось пошкоджена, що призводить до частих порушень, які репаруються у специфічний спосіб. Можливо існує зв'язок між цією нестабільністю і відсутністю розділення сестринських хроматид у перичентромерній ділянці під час процесу нерозходження.

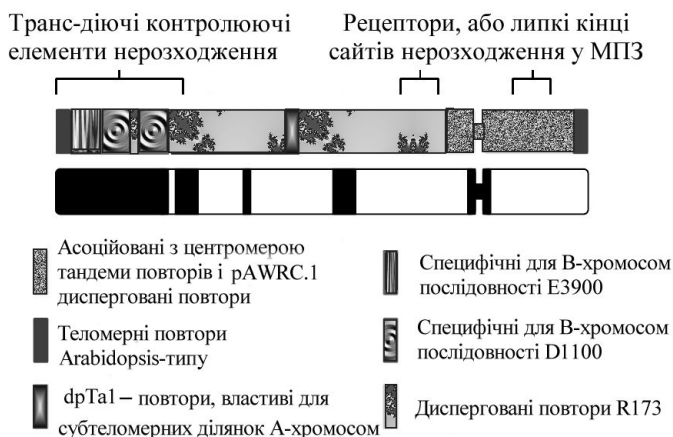
Повторювана послідовність E3900 походить від ретротранспозону Tu3-gypsy. Можливо, що атавістичний E3900 капсидний пептид надав імунності проти ендеогенних ретротранспозонів, зменшуючи генетичний тягар хазяїна. Можливо також, що цей білок бере участь у механізмі трансдюючого нерозходження. Родина повторів D1100 не має жодних ознак генного походження.

Встановлено, що термінальна ділянка, де розміщені специфічні В-послідовності, є також місцем, в якому В-хромосоми з'єднуються (кон'югують) у метафазі I, щоб потім правильно розходитися; цей процес є визначальним для передачі (трансмисії) В-хромосом [93, 94]. Можливо, що нестабільність субтермінального В-домену відіграє ключову роль у підтриманні мінливості процесів трансмісії В-хромосом.

Таким чином, В-хромосоми жита складаються із послідовностей, переважно, спіль-

них з такими А-хромосом. В-специфічні послідовності локалізовані у гетерохроматиновому кінці довгого плеча хромосоми. Можливо, вони виникли від А-хромосоми після багатьох перебудов, переважно дуплікацій. Родина повторів E3900 походить від ретротранспозону Tu3-gypsy, а сімейство D1100 не має жодних ознак генного походження. Схематично організацію В-хромосом жита наведено на рис. 4.

**В-хромосоми австралійської маргаритки *Brachycome dichromosomatica*.** Австралійська маргаритка *Brachycome (=Brachyscome) dichromosomatica* ( $2n=4$ ) є цікавою рослиною, якій властива надзвичайно висока геномна пластичність. Її клітини містять чотири А-хромосоми, для яких є характерним високий поліморфізм за гетерохроматиновими сегментами, і до трьох великих В-хромосом, а також різну кількість мікро-В-хромосом. При цьому великі і мікро-В-хромосоми рідко зустрічаються разом в одній і тій же рослині. Виявлено велику кількість варіантів каріотипів як для А, так і для В-хромосом [59], що ускладнює класифікацію хромосомних поліморфізмів. Прикметно, що мінливість А-



**Рис. 4.** Організація послідовностей, генетична та хроматинова організація В-хромосом жита: на нижній хроматиді показано С-банди гетерохроматинових ділянок; МПЗ – мітоз у пилковому зерні (за: [8])

хромосом вища за ту, що спостерігають у В-хромосом, В-хромосоми мають відносно консервативнішу структуру. Це може свідчити про існування контрольного механізму підтримання стандартної В-хромосоми.

Великі В-хромосоми *B. dichromosomatica* мають багато спільних ознак із В-хромосомами багатьох інших видів рослин. Вони у першому мітозі пилкового зерна зазнають нерозходження з наступною спрямованою сегрегацією до генеративного ядра; вони не дають явного фенотипічного ефекту і гетерохроматинізовані. Ці В-хромосоми містять генний кластер рибосомної РНК, локалізований біля кінця короткого плеча, а в деяких випадках біля центромери. Однак у тканині листка ці гени не активні. Ампліфікація внутрішнього транскрибованого спейсера (ITS2) з рослин, що не містили В-хромосом (0В рослин) і порівняння цих ITS2 з відповідними послідовностями з мікророзсічених В-хромосом виявило, що сайт рестрикції *SfcI* присутній лише в ITS2 рДНК В-хромосом. Експерименти із застосуванням ПЛР на основі зворотної транскриптази показали, що рДНК В-хромосом не транскрибується. Так само ПЛР на основі зворотно транскрибованої сумарної РНК з рослин, що містять В-хромосоми, із застосуванням специфічних праймерів для ITS2 В-хромосом, не виявила В-хромосомного транскрипту [95].

Механізм, що контролює транскрипційну активність рДНК В-хромосом, не визначено. Не виявлено відмінностей між характером метилювання рДНК 0В- і В-вмісних рослин. Встановлено відмінності між А і В-хромосомами після імуномічення антитілами, специфічними для різних ацетилованих форм гістону H4. На відміну від А-хромосом, які у своєму загалі яскраво мітилися, В-хромосоми слабенько мітилися антитілами проти H4Ac5 і H4Ac8. Таких відмінностей не виявлено після імуно-

зabarвлення антитілами H4Ac12 і H4Ac16 [66].

Ці відмінності узгоджуються з тими, що спостерігаються між аутоосомами і статевими хромосомами у ссавців, хоча неактивна Х-хромосома є дуже збідненою на всі чотири різні ацетиловані форми гістону H4. Ще одну подібність між неактивними В-хромосомами та Х-хромосомою видно з аналізу часу реплікації ДНК у кінчиках коренів. Виявили, що В-хромосоми порівняно з А-хромосомами мітаються пізніше, у пізній S-фазі (див. [15]).

Виділено родину високо повторюваних послідовностей Bd49-розміром 176 пн, які складають близько 10 % великої В-хромосоми. Із застосуванням гібридизації *in situ* (ISH) локалізовано послідовність центромерної ділянки. Виявлено, що всі досліджені В-хромосоми мають дуже метиловані повтори Bd49. Однак у різних В-ізолятах встановлено відмінності щодо розташування Bd49-подібного сімейства у самих В-хромосомах [63].

Численні копії цієї послідовності виявлено у видів роду *Brachycome* без В-хромосом, таких як *B. eriogona*, *B. ciliaris*, *B. segmentosa* та *B. multifida*. Інші види, у тому числі 0В-рослини *B. dichromosomatica* та 0В- і +В-рослини *B. curvicaarpa* та *B. dentata*, мають кілька або зовсім не мають таких копій. Визначити філогенетичні зв'язки було неможливо з причини великої внутрішньогеномної гетерогенності зазначених послідовностей.

Кілька копій послідовностей Bd49 знайдено в одній із А-хромосом *B. dichromosomatica*. Ці та викладені вище дані дозволили припустити три можливості, що пояснюють цю особливість:

- під час утворення В-хромосоми центромера, набута шляхом фрагментації від А-хромосоми, потрапила у положення, суміжне з Bd49-подібною послідовністю;

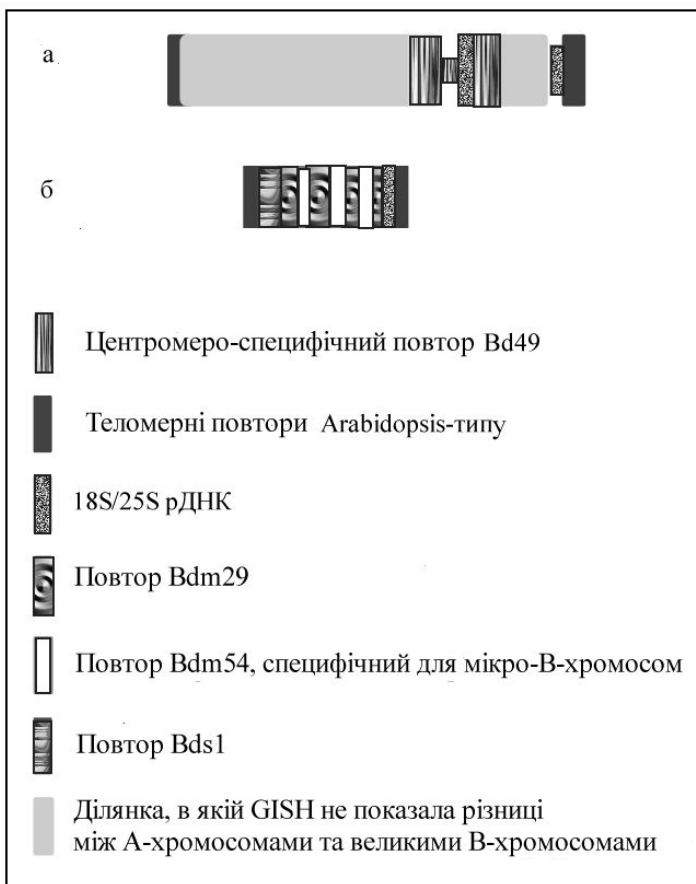
- послідовність Vd49 випадково накопичувалася в центромері;
- А-хромосома колонізувалася послідовностями з В-хромосоми.

Не виключена можливість того, що В-хромосома *B. dichromosomatica* еволюціонувала після міжвидової гібридизації з *B. eriogona* або *B. ciliaris* [63].

А і В-хромосоми рослин *B. dichromosomatica* з різними варіантами каріотипів вивчені шляхом комп'ютерного аналізу хромосомних зображень після ISH. Рибосомну ДНК і В-специфічну послідовність Vd49 виявлено на всіх В-хромосомах. Окрім невеликих відмінностей за розміром, виявлено два основних типи В-хромосом, що відрізнялися за поліморфізмом рДНК, положенням Vd49 та кількістю їхніх копій. В-хромосоми всіх популяцій не відрізнялися одна від одної за довжиною, але у цитодемів А1, А2 та А4 послідовність Vd49 локалізована біля центромери, а у А3 ця послідовність локалізована біля кінця довгого плеча. Це узгоджується із довготривалою географічною ізоляцією цитодему А3. Автори вважають, що оскільки В-хромосоми в усіх цитодемах містять рДНК, Vd49 і послідовність Vdm29, яка присутня і в мікро-В-хромосомах (рис. 5), мож-

ливо, що всі типи В-хромосом походять від однієї спільної предкової В-хромосоми [59].

**Крапкоподібні мікро-В-хромосоми**, на відміну від великих В-хромосом, мітотично не стабільні і в соматичних тканинах окремих рослин варіюють за кількістю. Вони не спаровуються з А чи В-хро-



**Рис. 5.** Організація послідовностей та хроматину В-хромосом *Brachycome dichromosomatica*: а – велика В-хромосома містить еухроматинову і гетерохроматинову ДНК та є пізно реплікованою і гіпоацетильованою по гістону H4; б – мікро-В хромосома містить гетерохроматинову ДНК, яка реплікується протягом S-фази і є гіпометильованою по гістону H3 Lys4 і гіперметильованою по H3 Lys9. Повтори Vdm29 утворюють поліморфну гетерохроматинову ділянку, вони інколи виявляються на А хромосомі 1. Повтори 18S/25S рибосомної ДНК на великих В-хромосомах є транскрипційно неактивними. **GISH** – геномна *in situ* гібридизація (за: [8])

мосомами у мейозі, але успадковуються через чоловічі та жіночі гамети. Склад мікро-В-хромосом вивчали, отримуючи їхню ДНК шляхом мікророзсічення і подальшого DOP-ПЛР-аналізу. За допомогою Саузерн-гібридизації показано, що В-хромосоми мають спільні послідовності з А-хромосомами. Вони мають звичайні теломерні послідовності та малу кількість копій рДНК, що свідчить про їхню спорідненість із більшими В-хромосомами [53, 96].

У мікро-В-хромосомах було виявлено велику кількість копій нового, В-специфічного, високо метильованого тандемного повтору Vdm29, в А-хромосомах кількість таких копій була незначною. Велику кількість копій Vdm29 було виявлено також в гетерохроматинових поліморфних сегментах на довгому плечі хромосоми 1 у деяких рослин двох диких популяцій. Vdm29-подібні послідовності знайдено також у великих В-хромосомах *B. dichromosomatica*, *B. dentata* і, меншою мірою, у *B. curvicaipa*. Це вказує на те, що послідовність Vdm29 є дуже консервативною, хоча її значення та еволюція ще не відомі. Можливо, ця послідовність важлива для такої функції В-хромосоми, як механізм її власної передачі (трансмисії), і який кілька разів незалежно еволюціонував при формуванні різних В-хромосом. Можливо також, що ця послідовність еволюціонувала на початку еволюції В-хромосом і зберігалася в усіх типах В-хромосом із різним чи без жодного функціонального значення.

З поліморфних гетерохроматинових блоків А-хромосом виділено короткий тандемний повтор Vds1. Цей повтор присутній також на мікро-В-хромосомах [97]. Пізніше було виділено В-специфічну високо повторювану послідовність Vdm54, і всі В-специфічні послідовності разом з іншими відомими послідовностями використано для дослідження детального геномно-

го складу і походження мікро-В-хромосом. Автори [53] встановили, що Vdm54 та Vdm29 розкидані по всій мікро-В-хромосомі, що робить дуже мало ймовірним походження В-хромосом від А-хромосом шляхом простого вирізання. Так само напевно чи В-хромосоми могли безпосередньо інтегруватися в А-набір і сформувати поліморфні гетерохроматинові сегменти. Формування мікро-В-хромосом є, очевидно, складним і тривалим процесом.

Таким чином, у австралійської маргаритки *B. dichromosomatica* описані як великі, так і мікро-В-хромосоми. І ті й інші несуть неактивний рибосомний генний кластер. Великі В-хромосоми містять родину В-специфічних повторів Vd49, локалізованих, як правило, в центромері. Його численні копії присутні в А-хромосомах споріднених видів, а в А-хромосомах самої *B. dichromosomatica* їх лише кілька копій. Мікро-В-хромосоми мають спільні послідовності з А-хромосомами, великими В-хромосомами і містять В-специфічні повтори Vdm54 і Vdm29. Великі і мікро-В-хромосоми, очевидно, мають спільне походження. Не виключено, що В-хромосоми утворилися шляхом простого вирізання із А-хромосом. Схематично структуру великих і мікро-В-хромосом австралійської маргаритки представлено на рис. 5.

### Частота і кількість

Уже на початок нашого століття В-хромосоми описано більше, ніж у 1300 видів рослин і майже у 500 видів тварин. Що стосується рослин, то вони описані переважно для представників *Graminea* і *Liliacea*, можливо тому, що ці групи рослин характеризуються високою інтенсивністю і порівняною легкістю каріологічного вивчення.

В-хромосоми виявлено у багатьох видів рослин, які не є самоzapильними і не зазнають значної селекції на фертильність. На носія В-хромосом у більшості випадків

їхня присутність майже не впливає. Це зумовлене тим, що В-хромосоми не мають важливих генів із специфічними фенотипічними ефектами, необхідними для нормального розвитку. Виявлені в рідкісних випадках гени, зокрема гени рРНК є, переважно, інактивованими. Щоправда, останнім часом показано активну транскрипцію генів рРНК, що локалізовані на В-хромосомі *Crepis capillaris* [20], а також низку В-локалізованих генів у ссавців, зокрема у миші *Apodemus flavicollis* [98] та лисиці *Vulpes vulpes* [99].

У самоzapильних видів В-хромосом не виявлено, оскільки в нормі вони мають механізми накопичення і кількість В-хромосом за інбридингу надто зростатиме. В-хромосом також не виявлено у дуже відселектованих сортів, оскільки вони зазвичай мають шкідливий вплив на фертильність, тому В-хромосоми вторинно елімінуються у процесі селекційних робіт. Оскільки В-хромосоми можна достовірно визначити лише після доволі трудомісткого цитологічного дослідження, можливо припустити, що вони присутні у набагато більшої, ніж відомо, кількості видів, які ще не достатньо, або й зовсім не вивчені.

У природних популяціях присутність В-хромосом може досягати дуже високих частот. В одній і тій самій популяції впродовж кількох років часто виявляли стабільну частоту В-хромосом. Це схиляло до думки, що такий хромосомний поліморфізм перебуває у стані рівноваги і є результатом дії двох різноспрямованих сил – виникнення В-хромосом, що збільшує їхню частоту, та шкідливого впливу на пристосованість осіб, що несуть В-хромосому і який має тенденцію зменшувати частоту. Сьогодні В-хромосомний поліморфізм інтерпретується як динамічна система, в якій частота постійно зсувається завдяки “боротьбі” за існування між А- і В-хромосомами. У цілому ж вважається, що міжпо-

пуляційні відмінності у частоті В-хромосом залежать, основним чином, від чотирьох чинників:

- селективних факторів (наприклад, екологічної толерантності носіїв В-хромосоми даної популяції до умов довкілля);
- історичних факторів, тобто кількості генерацій від часу виникнення В-хромосом;
- трансмісивних особливостей, зумовлених відмінностями між популяціями в інтенсивності акумуляції В-хромосом;
- випадкових чинників (наприклад, дії генетичного дрейфу в популяції невеликого розміру).

Усі чотири групи чинників можуть діяти і одночасно, що утруднює оцінку відносної важливості будь-якого одного фактора. Відносну роль (важливість) цих чинників можна отримати за підрахунку кількості В-хромосом серед організмів, узятих з однієї популяції, подібно тестам із вивчення транспозонів у дрозофілі [100].

Максимальна кількість В-хромосом, виявлена у різних видів рослин, широко варює і, очевидно, залежить від відносної інтенсивності названих вище чинників. Наприклад, серед зернових культур виявлено і такі організми, які містять 34 В-хромосоми, збільшуючи вміст ядерної ДНК на 155 % – вважається, що це результат доместикації [12]. У дикорослих рослин, таких як *Lolium perenne* [12] і *B. dichromosomatica* [101] не виявлено рослин, що несли більше, ніж 3 В-хромосоми; проте у шніт-цибулі *A. schoenoprasum* зустрічалися рослини з двадцятьма В-хромосомами [102].

Цікавими і важливими є результати, отримані при вивченні двадцять однієї природної популяції кукурудзи із Північної Аргентини (досліджено 1120 рослин). Ці популяції, що належать до 13 аборигенних рас, вирощуються на різних висотах – 80–3620 м над рівнем моря. 19 популяцій були



поліморфними за кількістю В-хромосом. Частота рослин із В-хромосомами варіювала в різних популяціях від 0 до 94 %. Кількість В-хромосом на рослину коливалася в межах 0-8, найчастіше стрічалися рослини, що містили 0, 1, 2 або 3 В-хромосоми. Популяції, в яких кількість В-хромосом варіювала, мали позитивну і статистично достовірну кореляцію середньої кількості В-хромосом із висотою зростання (рис. 6).

У 17 популяцій у рослин без В-хромосом ( $2n=20$ ) вивчали вміст ДНК (А-ДНК). Виявлена варіабельність у 36 % за вмістом А-ДНК (5,0-6,8 пкг). Встановлено негативну кореляцію між вмістом А-ДНК і висотою культивування рослин, та між вмістом А-ДНК і середньою кількістю В-хромосом. Це свідчить про те, що має місце тісний взаємозв'язок між кількістю ДНК А-хромосом і кількістю В-хромосом. Автори припускають, що існує максимальна межа

маси ядерної ДНК, так що В-хромосоми зустрічаються в клітинах, поки ця максимальна межа не перевищується [103].

Автори також вважають, що клінальна мінливість за вмістом А-ДНК у кукурудзи і пов'язана з нею зворотна кореляція частоти В-хромосом з градієнтом висоти має адаптивне значення, що підтверджується наступними даними:

- проаналізовані популяції не розподілені по трансекті (див. рис. 6). Вони культивувалися корінним населенням і є дуже інбредними; генний потік між ними малоймовірний;
- подібний характер мінливості виявлено і в кількох інших незалежних групах популяцій, розподілених повздовж різних географічних зон Центральної Америки, Мексики і США. Подібність типів клінальної мінливості важко пояснити лише результатом стохастичних процесів [103].

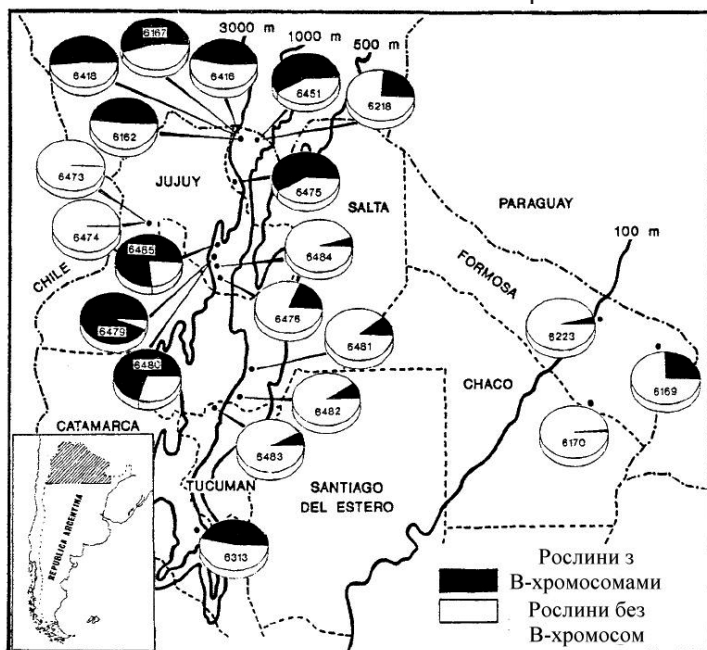


Рис. 6. Розподіл рослин кукурудзи за вмістом В-хромосом з північної Аргентини. Частоту рослин із В-хромосомами відображує розмір чорного сектора (за: [103])

Таким чином, В-хромосоми широко розповсюджені в природних популяціях “В-вмісних” видів, тобто у видів рослин, у яких вони зустрічаються в принципі. Наприклад, у жита і кукурудзи їх можливо знайти в усіх регіонах, де вони ростуть у дикому чи напівдикому стані. Проте винятками є багато сортів і, особливо, інбредні лінії, у яких В-хромосоми зовсім відсутні. Тут, як приклад, можна навести дані, отримані при вивченні мікроспорогенезу у 72 рослин попкорну (різновидність кукурудзи).



Вивчали 9 рослин вихідної популяції і 63 рослини після семи циклів самозапилення. Лише у однієї із рослин вихідної популяції, яка фенотипічно не відрізнялася від інших рослин, було виявлено (вперше для попкорну) у мейозі В-хромосоми, кількість яких у одній і тій же тичинці варіювала від двох до трьох. Присутність В-хромосом не позначалася на частоті хіазм та їхньому розподілі в А-хромосомах. Самі ж В-хромосоми спарювалися переважно як біваленти, коли їх було дві, а якщо їх було три, вони переважно були унівалентами [104].

В інших роботах було чітко продемонстровано, що примусовий інбридінг природно перехреснозапильних видів з В-хромосомами призводить до зменшення частоти їхнього стрічання (див. [13]).

Розподіл В-хромосом у різних таксономічних групах покритонасінних не випадковий, зокрема, має місце значна гетерогенність у різних групах рослин, для деяких властиві "гарячі точки" стрічання В-хромосом і їхня наявність корелює з розміром геному. Аналіз 979 видів з В-хромосомами дозволив виявити велику різницю у їхній наявності серед однодольних (8 %) і дводольних (3 %). У межах однодольних гетерогенність за цією ознакою вражаюча: В-хромосоми зустрічаються у 27,2 % видів Commelinales, а у сестринського порядку Zingiberales лише у 4,3 % видів. Встановлено також набагато більшу варіабельність частоти В-хромосом у порядках однодольних, ніж серед дводольних, і вони рідкісні або відсутні серед базальних покритонасінних (Nymphaeaceae, Magnoliales, Laurales). Гетерогенність поширюється також на родини. Наприклад, дві родини з найбільшою кількістю "В-вмісних" видів – це Poaceae та Asteraceae, є "гарячі точки" трапляння також у видів Liliales і Commelinales [105].

Немає повідомлень про В-хромосоми у арабідопсису, але їх виявлено у рису [28].

Не знайдено відмінностей у частоті рослин з В-хромосомами між диплоїдами і поліплоїдами, але встановлено, що В-хромосоми частіше трапляються у родинах із великим розміром геному [38]. Припускається, що великі геноми виграють від присутності В-хромосом тому, що більші кількості некодуєчої ДНК можуть створювати сприятливіші чи толерантніші умови для виникнення В-хромосом, які самі мають багато спільного з А-хромосомами (як, наприклад, у жита), за винятком В-специфічної термінальної ділянки (див. [9]).

Переконливо доведено, що там, де трапляються В-хромосоми (у "В-вмісних" рослин), вони сильно впливають на значення ядерної ДНК з усіма наслідками цього для індивідів і природних популяцій. Наприклад, геном жита має значення ядерної ДНК для А-хромосомного набору  $1C=8,28$  пкг=8114 мпн, а одинична В-хромосома має розмір 800 мпн, що у чотири рази більше за розмір геному арабідопсису. Якщо врахувати, що в природних популяціях жита стрічаються здебільшого дві та чотири В-хромосоми, стає зрозумілим ступінь і розмах поліморфізму, пов'язаного з цими надкомплектними елементами. Середня частота В-хромосом у В-вмісних рослин низки популяцій жита варіює від 6,6 % до 54,0 % [12], а додаткова ДНК у рослині жита з чотирма В-хромосомами є масивом 3200 мпн. В-хромосома у кукурудзи складає близько 4 % сумарного хромосомного об'єму, і є кореляція між кількістю В-хромосом і розміром гетерохроматинових вузликів, які можуть маскувати внесок В-хромосом у сумарний розмір геному [103]. До речі, у базі даних розмірів геному існування В-хромосом, як правило, не враховується.

У більшості видів у природних популяціях В-хромосоми виявлено у малих кількостях (0–5). Прикладами рослин, які можуть містити великі кількості В-хромосом

є *Silene maritima* (0–15), *Brachycome lineariloba* (0–22) та *A. schoenoprasum* (0–20). Аж 34 В-хромосоми зареєстровано в експериментальному матеріалі у *Z. mays* (див. [12]). Що ж до розміру В-хромосом, то не відомі види, у яких би В-хромосоми перевищували розмір найбільшої з А хромосом, описано лише кілька випадків, коли вони рівні та не відрізняються від А-хромосом у мітозі, як наприклад, у *Clarkia elegans*, *Sorghum nitidum* та *Rumex thysiflorus*. Прикладами іншої крайності є мініатюрні “мікро-В-хромосоми” *Hypochoeris maculata* та *Campanula rotundifolia* (детальніше див. [9]).

У цілому частота рослин із додатковими хромосомами в природних популяціях невисока, але вона зростає за несприятливих умов вирощування. Додаткові хромосоми частіше виявляють у рослин, що зростають в екстремальних умовах. Тому деякі дослідники вважають, що В-хромосоми можуть підвищувати адаптивний потенціал рослин і ті форми, що їх мають, стійкіші, наприклад, до посухи та низьких температур [29, 106–108]. Особливо чітко це показано в дослідях за жорстких умов зростання [103, 109, 110]. Подібні ефекти описані і для тварин, наприклад, для східноазійських мишей [11].

### Трансмсія

В-хромосома утворюється як один із продуктів геномної реорганізації й ізолюється від решти геному шляхом мейотичної ізоляції, тобто, вона не спарюється з А хромосомами.

Гомологічна самотність новоутвореної В-хромосоми забезпечується, очевидно, кількома її характерними особливостями:

- послідовності В-хромосом можуть бути спільними з такими А-хромосом, але не обов'язково розташовуватися в тому ж порядку;
- відмінностями у розмірі А і В-хромосом;

- епігенетичними відмінностями стану хроматину і відмінностями у часі реплікації, наприклад, як це описано для *B. dichromosomatica* [66, 96, 111];
- наявністю В-специфічних послідовностей як, наприклад, у жита [92];
- окремим розташуванням в ядрі, завдяки чому малі В-хромосоми часто ізолюються на периферії ядра у профазі мейозу.

Якщо щойно сформована В-хромосома є одиничною, без “спаринг”-партнера, вона переживає мейоз, не підлягаючи елімінації із ядра в анафазі I (AI), але може втрачатися в анафазі II (AII). Якщо в клітині наявні дві або кілька В-хромосом, включаючи їхні різні структурні варіанти, спарювання, яке хоч і не таке регулярне, як у дисомних А-хромосом, але тим не менше відбувається і завдяки йому В-хромосоми передаються гаметам. У багатьох випадках В-хромосоми зовсім не спарюються і проходять через мейоз як уніваленти, наприклад, як у *Centaurea scabiosa*, і зберігаються в популяціях, щоправда спосіб їхнього збереження достеменно не відомий (подробіці такого мейозу див. [12, 13]). Втрата в мейозі, а також шкідливі впливи на фенотип можуть бути подолані досягненням популяційної рівноваги за допомогою різних механізмів мітотичного і мейотичного драйву [13].

У *Lilium callosum* трансмісія В-хромосом через пилок є нормальною (менделівською), а у жіночому мейозі драйв відбувається за допомогою спеціального механізму, в основі якого лежить асиметрія веретена. Веретено В-хромосоми лежить поза метафазною пластинкою, ближче до мікропілярного кінця веретена, а не халазального; В-хромосоми переходять до мікропілярного полюсу материнських клітин яйцеклітини приблизно у 80 % мейозів, а потім – в яйцеклітину. У цьому випадку спостерігається гнучкий позиційний

ефект без участі жодного явного активно-го процесу. Подібну мейотичну сегрегацію В-хромосом описано також у *Phleum nodosum* і *Plantago serraria*. Цікаво, що В-хромосоми у *P. serraria* рухаються до полюсів у АІ попереду бівалентів А-хромосом, засвідчуючи відмінність у взаємодії центромера/мікротрубочки веретена між А-хромосомами і неспареними В-хромосомами в одній і тій же самій клітині.

У рослин, особливо у *Gramineae*, процес драйву В-хромосом полягає у безпосередньому нерозходженні на стадії гаметофіту. У жита нерозходження відбувається у першому пилковому мітозі та в першому мітозі яйцеклітини (жито у цьому відношенні унікальне), а у кукурудзи – у другому пилковому мітозі та в інших ситуаціях у різних інших видів [12]. Жито (його пилки) і кукурудза є зручними моделями, які дають найкращу інформацію про біологію центромер, мікротрубочок веретена і генетичних контрольних процесів, що спричиняють пряме нерозходження, яке має місце на специфічних стадіях розвитку рослин.

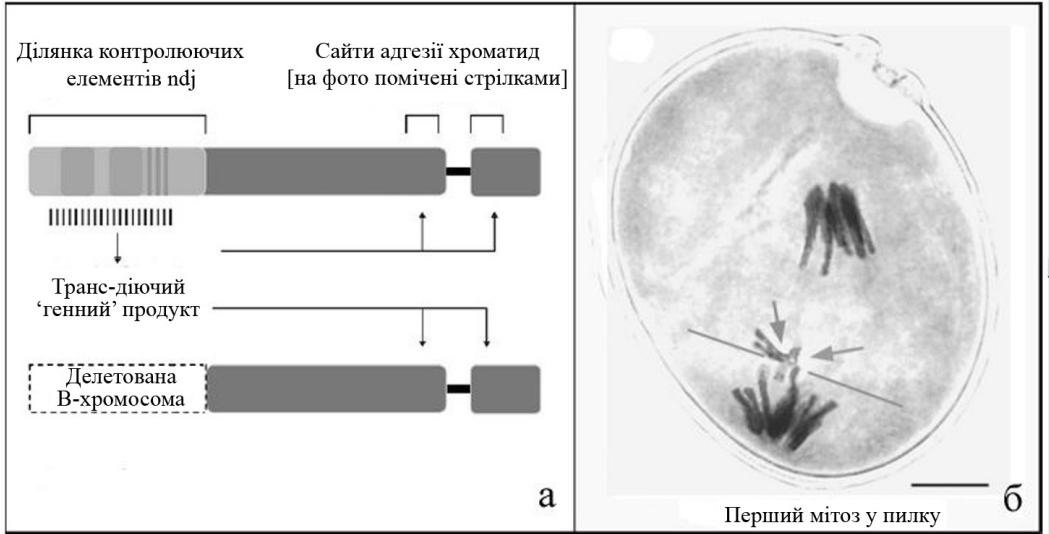
**Пряме нерозходження В-хромосом у пилку жита.** Це явище вперше описане для стандартної В-хромосоми жита в 1934 р. [112]. Пізніше показано, що варіант ізохромосоми, утвореної із довгого плеча В-хромосоми має таку ж здатність до спрямованого нерозходження, як і стандартна В-хромосома (рис.7), але мала ізо-В-хромосома, утворена із короткого плеча (у якої немає термінальної ділянки довгого плеча В-хромосоми), такої здатності не має. Встановлено, що у стандартної В-хромосоми, а також у великої і малої ізо-В-хромосом центромери в анафазі пилкового мітозу діляться нормально, але у стандартної і великої ізо-В-хромосом по обидва боки центромери є липкі сайти, які перешкоджають нормальному розділенню хроматид в анафазі, спричиняючи тим самим нерозходження В-хро-

мосом цих двох типів. Причина іншої поведінки малих ізо-В-хромосом полягає в тому, що липкі ділянки присутні і у В-хромосом із втратами (deficiency-В), і у малих ізо-В-хромосом, але ці ділянки не активні, і причиною їхньої нездатності до кон'югації є відсутність термінальної частини довгого плеча, яка, очевидно, регулює функціонування липких сайтів. Встановлено, що липкі ділянки, суміжні із центромерою, контролюються транс-діючим елементом/геном, локалізованим у дистальній половині довгого плеча стандартної В-хромосоми (і довгої ізо-В-хромосоми), як показано на рис. 7.

Ділянка, яка містить елемент, що контролює нерозходження В-хромосом, складається із сукупності В-специфічних послідовностей, що належать до двох сімейств – Е3900 та D1100, зібраних із низки повторюваних елементів, деякі з них представлені в А геномі. У цій ділянці не виявлено жодного гена. Тому питання про те, якими генетичними процесами контролюється нерозходження хромосом, яке трапляється з дуже великою частотою, є невирішеним (див. [9]).

Як свідчать результати цитологічних досліджень, в анафазі першого пилкового мітозу центромери В-хромосом функціонують нормально, і можна бачити як вони розділені рухаються до протилежних полюсів (рис. 7,б). В-хроматиди тимчасово утримуються разом на чутливих липких сайтах (рецепторах) по обидва боки центромери і, оскільки веретено асиметричне, то екватор локалізується ближче до полюсу, який пасивно(?) включатиме В-хроматиди в генеративне ядро.

Не відомо, яким чином В-специфічна ділянка сигналізує рецепторам залишатися з'єднаними рівно стільки, скільки потрібно, щоб полегшити спрямоване нерозходження. Це є одним із фундаментальних питань еволюції геному, оскільки



**Рис. 7.** Генетична організація і властивості нерозходження В-хромосом жита: а – масштаб смуг 5мкм, **ndj** – нерозходження (non-disjunction); б – перший мітоз у пилковому зерні жита, який характеризується спрямованим нерозходженням одиначної В-хромосоми у напрямку до генеративного ядра. Дві В-хроматиди утримуються разом за допомогою двох чутливих липких сайтів, кожен з яких знаходиться зі свого боку центромери. Веретено є асиметричним і В-хроматиди тимчасово утримуються разом у такий спосіб, що вони пасивно включаються в генеративне ядро. Оскільки подібний процес у жита відбувається і в нічній генеративній сфері, нащадки за схрещувань 2Вх2В матимуть чотири В-хромосоми. Пунктирною лінією позначено екватор веретена. Стрілки вказують на липкі сайти. (за: [9])

механізм мав колись виникнути *de novo*, а потім швидко закріпитися у дуже консервативний спосіб, який дозволив В-хромосомам жита вижити після їх виникнення у багатьох різних популяціях.

Автономну природу драйву В-хромосом жита чітко продемонстровано в експериментах, які показали, що ця загадкова хромосома поводить себе так само в пилку пшениці, як і у жита, хоча її властивості спарюватись у мейозі у чужорідному середовищі були ослабленими [113]. Те ж саме відбувається, якщо В-хромосоми *S. cereale* перенести до *S. vavilovii* [114].

**Мітотичний драйв у кукурудзи.** В-хромосоми кукурудзи зазнають нерозходження у другому пилковому мітозі, при цьому спермій, що містить В-хромосому, має перевагу (приблизно на 70 %) при заплідненні яйцеклітини [115]. Однією з можливих

причин, що пояснюють переважне запліднення є те, що В-хромосоми в спермій розміщені інакше, ніж А-хромосоми, локалізуючись на кінчику [116]. Проте лишається не відомим, як саме цей позиційний ефект надає перевагу при заплідненні.

У подальших досліджах були застосовані похідні транслокацій А-В-хромосом і делецій, щоб розчленувати В-хромосому на шматочки різного розміру і оцінити вплив різних ділянок її довгого плеча і центромерної ділянки на контроль процесу нерозходження. Встановлено, що липка ділянка, яка зумовлює нерозходження, є гетерохроматиною, вона суміжна з центромерою (ділянка 3, див. рис. 8). Лише мала частина В-специфічної повторюваної послідовності ZmV, домен розміром близько 700 тпн є необхідною для взаємодії з центромерним варіантом гістону H3 CenH3 для



**Рис. 8.** Схематична структура В-хромосоми кукурудзи стосовно нерозходження: ділянки 1 і 2 є транс-діючими і подають сигнали чутливим липким сайтам суттєвої (essential) ділянки 3. Делеція ділянок 1 і 2 повністю пригнічує нерозходження. Ділянка 4 модифікує рівень нерозходження, але її втрата не пригнічує його; с – центромера; s – коротке плече (за: [9])

забезпечення функціонування В-центромери [117]. Ділянка 1 у довгому плечі має транс-діючу природу, що було підтверджено в подальших досліджах. Якщо В-центромерну ділянку за допомогою транслокації відділити від кінчика довгого плеча, В-А-хромосома, що містить В-центромеру, зберігає здатність до нерозходження, але лише тоді, коли інша реципрокна А-В хромосома, що містить довге плече В-хромосоми, присутня в тій же клітині [118]. Важливою є також чутлива липка ділянка 3, яка забезпечує функціонування центромери і нерозходження як незалежних компонентів механізму накопичення В-хромосом: епігенетично сайленсована В-центромера (дицентрична хромосома як наслідок В-А-транслокації) все ще виявляє властивість нерозходження [119]. Таким чином, В-хромосома кукурудзи може бути (і вже є) зручною моделлю для вивчення деяких механізмів функціонування геному, зокрема, механізмів нерозходження, а також організації і функції центромери (див. [9]).

### Динаміка і кількісний поліморфізм

Аналізуючи динаміку В-хромосом, слід підкреслити, що нестабільність їхньої наявності та кількості встановлено не лише в популяціях рослин, але й в окремих рослинах: у одного й того самого організму в різних тканинах і навіть в різних клітинах

однієї тканини кількість В-хромосом може коливатися від нуля до максимального для цієї форми їхнього значення [12, 107, 108, 120]. Характерним прикладом тут може бути тропічний злак *Symbopogon martini* var. *Motia* – джерело ефірних олій, у якого лише в клітинах квіткових примордій виявляли одну-дві В-хромосоми, в соматичних клітинах В-хромосоми не зустрічались. Наявність двох В-хромосом зумовлювала формування в мейозі бівалента, який нормально орієнтувався і правильно

розходився в анафазі I; однак у материнських клітинах пилку (МКП) В-хромосоми були повністю відсутніми. Одна В-хромосома завжди формувала унівалент, який не асоціювався з бівалентами А-хромосом та розташовувався збоку від метафазної пластинки. При цьому частота мейотичних порушень у клітинах, що містили В-хромосоми, не відрізнялася від контролю [121].

Розмаїття клітин однієї рослини за наявністю та кількістю В-хромосом зумовлене тим, що в онтогенезі відбуваються їх регулярні втрати внаслідок недореплікації або нерозходження [122]. В-хромосоми передаються у спадок не всім нащадкам і їхня кількість в останніх може істотно відрізнятися від такої у материнських рослин [123]. Поліморфізм популяцій рослин за В-хромосомами може підтримуватися в рівноважному стані за рахунок частотно-залежного добору гамет при заплідненні [124]. У кукурудзи збереження В-хромосом в популяції здійснюється внаслідок нерозходження та селективного запліднення: спермії з В-хромосомою мають перевагу у разі запліднення яйцеклітини в 65–70 % випадків [74, 115, 125].

У рослин частим є постмейотичне накопичення В-хромосом, зумовлене тим, що утворення пилкових зерен відбувається завдяки двом постмейотичним мітотичним



поділам, які дають початок генеративному і вегетативному ядрам. Нерозходження В-хромосом у цих мітозах і переважна міграція В-хроматид до генеративного ядра є механізмом накопичення В-хромосом. Проте у деяких рослин В-хромосоми не накопичуються. Серед них такі види, як *Poa alpina*, *P. trivialis*, *Centaurea scabiosa*, *Ranunculus acris*, *A. schoenoprasum*, *Guizotia scabra* та інші (див. огляд [15]).

Дві найпоширеніші моделі еволюції В-хромосом – гетерозисна і паразитична (або егоїстична) припускають, що частоти В-хромосом знаходяться у рівновазі в даних популяціях. Гетерозисна модель постулює існування балансу між ефектами, що підвищують пристосованість завдяки В-хромосомам, коли вони трапляються у невеликій кількості (та не накопичуються) і негативними ефектами, коли їхня кількість стає великою. Тут прикладом може бути *A. schoenoprasum*, у якої рослини з В-хромосомами у природних умовах виживають краще, ніж рослини без таких хромосом, зокрема, завдяки тому, що вони краще проростають в умовах посухи [30, 126].

За паразитично-егоїстичною моделлю рівновага є результатом накопичення В-хромосом (які збільшують свою частоту) і, як правило, їхнього негативного впливу на пристосованість носіїв В-хромосом (які знижують частоту В-хромосом). Переважна більшість досліджених В-хромосомних систем узгоджується з паразитичною моделлю (див. огляд [15]). У цих роботах показано, що частота В-хромосом мінімізується через зростання їхнього негативного впливу на пристосованість хазяїна, коли їхня кількість зростає. Наприклад, у жита за наявності 16 В-хромосом на клітину відповідні рослини гинуть, а якщо накопичується 4–6 (і більше) В-хромосом, то життєздатність рослин знижується. Відповідно, такі організми виявляються кон-

курентно неспроможними і елімінуються у процесі природного добору.

Відсутність накопичення не означає, що В-хромосома є гетерозисною. Паразитичні В-хромосоми підвищують генетичний тягар у популяціях-носіях. Отже вони сприяють еволюції будь-яких генних варіантів у А-хромосомах, які можуть знижувати цей тягар, елімінуючи накопичення В-хромосом (=гени стійкості до В-хромосом) чи гальмуючи будь-які шкідливі ефекти (еволюція генів толерантності до В-хромосом). Наявність певного типу А-хромосомного генетичного контролю над накопиченням В-хромосом показана у *S. cereale*, *Festuca pratensis*, *Z. mays*, *Hypochoeris maculata*, *M. maculatus*, *Pseudococcus affinis*, *Aegilops speltoides* та інші. Такі висновки зроблено здебільшого виходячи з даних мінливості коефіцієнтів трансмісії організмів, з успіхів штучної селекції зі створення ліній з високим і низьким коефіцієнтами трансмісії і з різних результатів, отриманих завдяки внутрішньо- і міжпопуляційним схрещуванням. Є докази того, що В-хромосоми жита мають гени, які контролюють свою власну трансмісію [15].

“Паразитичні” В-хромосоми, що втратили свої механізми акумуляції, приречені на зникнення, якщо вони не стануть гетерозисними чи не відновлять механізм накопичення в якийсь момент у процесі довгого шляху до випадкового вимирання. Залежно від ступеня негативного ефекту, який спричиняється В-хромосомами під час втрати здатності до акумуляції, вони зникають з популяції швидко (великий вплив), повільно (малий вплив) чи дуже повільно (незначний вплив). В останньому випадку можна вважати В-хромосоми близькими до нейтральних, типом В-хромосом, який не перебуває в рівновазі, але такий, що є тимчасовою стадією до зникнення або відновлення хромосомного поліморфізму.



На сьогодні в літературі переважає думка про те, що В-хромосоми у більшості видів є паразитичними чи "еогоїстичними," оскільки у них немає генів із специфічною фенотипічною функцією, вони мають механізми не-менделівського накопичення та їхня наявність шкідлива для носіїв, коли вони присутні у великих кількостях. Тому для В-хромосоми властивими є, очевидно, свої, специфічні еволюційні шляхи, які у більшості випадків погано зрозумілі.

Деякі дослідники поділяють В-хромосоми рослин на три групи: "не паразитичні", "дуже паразитичні", "помірно паразитичні". Найкраще вивченими прикладами популяційно-генетичних досліджень цих хромосом є такі види рослин, як шніт-цибуля *A. schoenoprasum*, жито і кукурудза. Ці об'єкти детально проаналізовані в кількох оглядах [14, 127, 128]. Спираючись на наведені узагальнені дані, розглянемо ці види та їхні В-хромосоми детальніше.

**"Не паразитичні" В-хромосоми *Allium schoenoprasum*.** Вивчали природні популяції британської шніт-цибулі *A. schoenoprasum*, що зростали в River Wye та River Irfon [129]. У популяції River Wye більшість "В-вмісних" рослин мали одну чи кілька В-хромосом, проте стрічалися і рослини, що містили 20 В-хромосом. Мав місце високий рівень структурного поліморфізму з-понад 12 різними типами В-хромосом, що можливо походять від наймасовішого Vt-1 типу.

У цій популяції В-хромосоми є найспецифічнішими, оскільки у них відсутні механізми накопичення. У середньому вони передаються з нижчою частотою, ніж менделівська (0,39 на В-хромосому) і тому у нащадків має місце втрата В-хромосом порівняно з їхньою кількістю у батьків. Оцінка параметрів пристосування, зроблена в умовах теплиці, показала, що зростання кількості В-хромосом позначається негативно на параметрах життєздатності і

фертильності. Виникає питання: як В-хромосоми підтримуються в природних популяціях, якщо вони мають шкідливий вплив, і їхня трансмісія нижча за менделівську?

Відповідь на це запитання дав М. Пуертас: у природних умовах серед сіянців значно більше організмів, що містять В-хромосоми, ніж трапляються такі серед насіння [14]. Це означає, що під час ранніх стадій життєвого циклу має місце дія добору на користь сіянців, що містять В-хромосоми. Встановлено також, що посуха збільшує відсоток проростків з В-хромосомами серед тих, що вижили. У популяції River Wye селективно сприятливих ефектів для В-хромосом достатньо, щоби протистояти їхній втраті під час трансмісії (див. [30]).

Цікаво, що в популяції River Irfon В-хромосоми є ідентичними за морфологією, але на популяційному рівні встановлено й відмінності. Частота В-хромосом на рослину набагато більша в Irfon, а в потомстві рослин з кількома В-хромосомами має місце подальше їхнє накопичення, на відміну від втрати, виявленої в популяції River Wye. Не вивченим лишається питання, чому у двох сусідніх і дуже подібних умовах явно ідентичні В-хромосом мають такий різний механізм трансмісії.

**"Дуже паразитичні" В-хромосоми жита.** В-хромосоми жита дуже інвазивні. Жито є єдиним серед вивчених видів рослин, у якого В-хромосоми зазнають нерозходження у постмейотичному мітозі і в жіночих, і в чоловічих гаметофітах із подальшим переважним розподілом у гамети. Цій значній тенденції є перешкоди на двох рівнях. По-перше, В-хромосоми жита мають шкідливий вплив на фертильність, а по-друге, вони можуть формувати уніваленти, які часто не потрапляють у гамети [94]. Ці процеси створюють постійну мінливість кількості В-хромосом, яка при-

зводить до поліморфізму на популяційному рівні.

Детально вивчено поведінку В-хромосом у гаметогенезі жита. У пахітені вони формують біваленти чи мультіваленти. У метафазі I вони формують уніваленти, біваленти чи мультіваленти, але нормальна мейотична поведінка є найважливішим процесом при визначенні трансмісії В-хромосом [130]. На прикладі генотипів із високим (Н) і низьким (L) рівнем трансмісії В-хромосом встановлено, що рослини лінії L з двома В-хромосомами формують біваленти лише у 20 % клітин на стадії метафазі I, і В-хромосоми елімінуються у вигляді мікроядер на стадії анафазі I. У лінії Н В-хромосоми формують біваленти у майже 90 % материнських клітин пилку, і вони присутні у 85 % пилкових зерен [94]. Висловлено припущення про те, що гени високого і низького рівня трансмісії, відселектовані в цих лініях, є сайтами формування хіазм, або принаймні гомологічними до плече-зв'язувальних сайтів, локалізованих на В-хромосомах [131].

Відомо також, що В-хромосома сама визначає своє власне нерозходження. Наприклад, якщо В-хромосоми жита перенести до інших видів, процес нерозходження відбувається нормально. На основі цього зроблено висновок, що трансмісія В-хромосом жита і особливості популяційного поліморфізму визначаються здебільшого самими В-хромосомами (див. [14]).

**“Слабо паразитичні” В-хромосоми кукурудзи.** Поліморфізм В-хромосом у кукурудзи обумовлений трьома основними цитологічними процесами:

- нерозходженням В-хромосом у другому мітозі пилкового зерна, що продукує сперміальні ядра з різним числом В-хромосом;
- переважним заплідненням сперміальним ядром, що несе В-хромосоми;
- супресією мейотичної втрати, якщо В-хромосоми не спарені.

В-хромосоми кукурудзи зараховують до “слабо паразитичних” перш за все тому, що їхній шкідливий вплив виявлено лише тоді, коли кількість В-хромосом у рослині велика.

Встановлено, що генетичний контроль процесу нерозходження пов'язаний з ділянкою самої В-хромосоми, а фактор, що контролює переважне запліднення, локалізований на А-хромосомах. Це було визначено шляхом добору генотипів з високим (Н<sub>m</sub>) і низьким (L<sub>m</sub>) рівнями трансмісії В-хромосом (В-TR) за чоловічою лінією. Показано, що ген (чи гени), що контролює В-TR, локалізований у нормальному наборі, оскільки В-TR залежить від Н<sub>m</sub> чи L<sub>m</sub> статусу батька без В-хромосом (форма 0В). Зроблено висновок, що материнська форма контролює В-TR чоловічої форми, оскільки статус 0В матері є Н<sub>m</sub>, і вона запліднюється переважно сперміальним ядром, що містить дві В-хромосоми. Якщо ж статус 0В матері є L<sub>m</sub>, вона запліднюється невибірково 0В або 2В-формами сперміальних ядер [132].

Гібриди F<sub>1</sub> між Н<sub>m</sub> та L<sub>m</sub> лініями однорідні та мають проміжні значення В-TR і малу варіансу. Це дозволило припустити, що у контролі переважного запліднення у кукурудзи задіяний одиничний великий ген [133].

Добір ліній на високу і низьку В-TR проведено також у варіанті, коли В-хромосоми передавалися за материнською лінією (H<sub>f</sub> and L<sub>f</sub> lines, відповідно). Встановлено, що лінія H<sub>f</sub> має менделівський рівень В-TR, у той час як у лінії L<sub>f</sub> він нижчий менделівського. Ген чи гени, які контролюють В-TR у материнської форми локалізовані на А-хромосомах, діють на диплоїдному рівні, при цьому алелі низького рівня трансмісії є домінантними. Для виявлення цих фактів було застосовано В-специфічний зонд рZmBs і продемонстровано, що у форми

1В рослин лінії Lf і у гібридів у F<sub>1</sub> В-хромосома в мейозі втрачається (див. [14]).

Аналізуючи подібні явища у рослин і тварин, Ж. Камачо з колегами на прикладі хромосом коника *Eupreopocnemis plorans* запропонували нерівноважну модель для коеволуції А- і В-хромосом, за якої В-хромосоми нейтралізуються А геномом [15]. Ця гіпотеза розглядає еволюцію В-хромосом як безперервний конфлікт між частинами геному з різними інтересами, за якого впливи В-хромосом можуть зсуватися від паразитичних до нейтральних і навіть сприятливих. Визначальним чинником нерівноважна модель вважає результати добору на здатність хазяїна елімінувати В-хромосоми чи пригнічувати їхні негативні ефекти, або на здатність уникати створення нових паразитичних варіантів В-хромосом.

За цією гіпотезою “дуже паразитичні” В-хромосоми жита інтерпретуються як слабо нейтралізовані А геномом, оскільки поліморфізм здебільшого контролюється самими В-хромосомами. Очікується, що частота алелей на А-хромосомах, що роблять В-хромосоми менш інвазивними, зростатиме.

Кукурудза має інший стан нейтралізуючого циклу. У кукурудзи В-хромосоми мають слабше виражені інвазивні механізми накопичення (нерозходження відбувається лише за чоловічою лінією) і слабо шкідливі фенотипічні ефекти. Гени, виявлені на А-хромосомах, що контролюють рівень трансмісії В-хромосом, забезпечують захист проти “В-хромосомних атак”.

Випадок з *A. schoenoprasum*, коли немає механізму накопичення і показані сприятливі ефекти В-хромосом, є рослинним аналогом коника *E. plorans*, у якого А-хромосоми можуть повністю нейтралізувати В-хромосоми.

Слід підкреслити, що у разі жита і кукурудзи не виявлено ознак утворення нових

варіантів В-хромосом. Однак поліморфізм, виявлений у популяції *A. schoenoprasum*, що зростає вздовж River Irfon, може слугувати таким прикладом. У цілому ж, питання причин, частоти і шляхів виникнення нових В-хромосом потребує подальшого детального вивчення.

### Роль і перспективи

Отримано значну кількість даних стосовно особливостей морфології, частоти стрічання, біологічних ефектів та інших властивостей В-хромосом. Досліджуються походження та їхня організація на молекулярному рівні. Результати останніх досліджень свідчать, що В-хромосоми є, з високою вірогідністю, геномними паразитами, що захоплюють ядро свого хазяїна і експлуатують усю ядерну машину, необхідну для своєї реплікації і трансмісії, хоча в деяких випадках вони мають іншу хронологію реплікації, ніж А-хромосоми (див. наприклад, [9, 14, 15, 50, 111]). Вони відрізняються від транспозонів й інших форм егоїстичної ДНК тим, що є автономними елементами і можуть змінювати свій рівень трансмісії, свою кількість в окремих рослинах і частоту в природних популяціях. Вони мають здатність поширюватися і оптимізувати свою стратегію виживання, але в межах певних обмежень, що накладаються на них їхніми хазяями.

В-хромосоми жита мають потужний драйв, що ґрунтується на нерозходженні як у чоловічій, так і у жіночій сферах і цей драйв достатньо сильний, щоб подолати навіть негативний вплив В-хромосом на життєздатність і фертильність. Основним чинником, який забезпечує поліморфізм і популяційну рівновагу частоти В-хромосом є рівень їхнього спарювання у мейозі як бівалентів чи мультивалентів. За неспарювання, як уніваленти, вони діляться, як правило, в AI мейозу, а потім елімінуються в AII у вигляді мікроядер. Припущення про вирі-

шальну роль мінливості рівнів спарювання було отримано, коли при селекції на генотипи з високою (H) і низькою (L) трансмісією в лініях корейського жита встановили, що трансмісія залежить від рівня спарювання В-хромосом в МІ. Рослини лінії L, що містили дві В-хромосоми, формували біваленти в М1 лише у 20 % клітин, у той час як у лінії H формувалося більше, ніж 90 % В-хромосомних бівалентів [94]. Пізніше було висловлене припущення, що те, що вважалося "генами" рівня трансмісії, насправді є сайтами хіазмоутворення або сайтами зв'язування в самих В-хромосомах. Звідси випливає, що В-хромосоми жита модулюють свій власний рівень трансмісії, а, отже, і свою популяційну рівноважну частоту, і поліморфізм ядерної ДНК у "В-вмісних" популяціях (див. [128, 131]).

Поведінка В-хромосом кукурудзи в сенсі взаємодії хазяїн – паразит складніша, ніж у жита, оскільки А геном кукурудзи має деякий вплив на рівень трансмісії

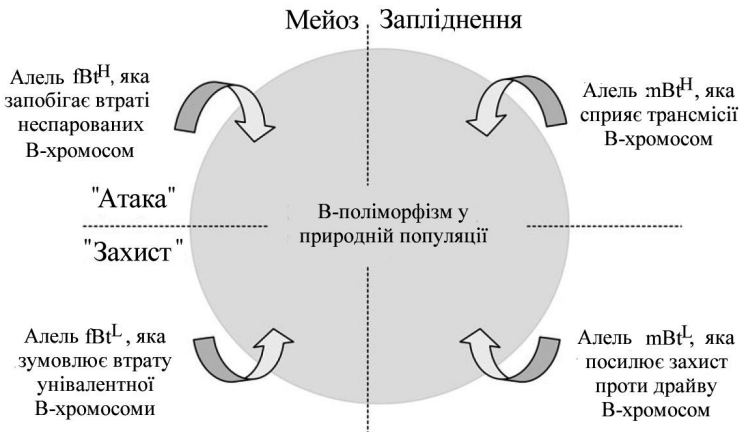
В-хромосом (що цілком може розвинути-ся з часом і у жита). Відомо, що нерозходження В-хромосом кукурудзи у другому мітозі пилку є властивістю самих В-хромосом. Проте вирішальним фактором у драйві В-хромосом є запліднення яйцеклітини переважно спермієм, що містить В-хромосому, і це контролюється геном(ами), що знаходяться в А-хромосомах (рис. 9) [115]. Отже, мають місце конфлікт і коеволюція між А геномом і його паразитичними В-хромосомами, та, як і у жита, це є одним із механізмів виникнення та підтримання поліморфізму кількості ядерної ДНК у природних популяціях кукурудзи.

Окрім того очікується багато нової інформації від результатів аналізу і порівняння ДНК В-хромосом із різних інших видів і популяцій, що допоможе зрозуміти еволюцію некодуєчої ДНК, розташованої як в А-, так і у В-хромосомах.

Сьогодні вже не викликає жодних сумнівів особливий статус В-центромери.

У багатьох видів рослин нерозходження у пилковому мітозі є механізмом накопичення В-хромосом, що дозволяє їм закріпитися в популяціях. Проте ще невідомо, чи є щось спільне, будь-який зв'язок між В-центромерами різних хромосом. Немає відповіді і на питання, що робить В-центромеру схильною до нерозходження у гаметофіті.

Не досліджено, чи В-хромосоми завжди є просто "корзинами для сміття", приреченими в решті решт на елімінацію, чи деякі реаль-



**Рис. 9.** Схема поліморфної системи взаємодії ("атаки" і "захисту") між А- та В-хромосомами у кукурудзи: МЕЙОЗ: **fBt<sup>L</sup>** – домінантна алець низького рівня трансмісії, у жіночій сфері стимулює мейотичну втрату непарних В-хромосом; **fBt<sup>H</sup>** – рецесивна алець високого рівня трансмісії, у жіночій сфері гальмує втрату непарних В-хромосом під час мейозу. ЗАПЛІДНЕННЯ: **mBt<sup>H</sup>** – алець, яка зумовлює високу трансмісію за допомогою стимуляції переважного запліднення яйцеклітини +В спермієм; **mBt<sup>L</sup>** – алець, яка відповідає за низьку трансмісію внаслідок випадкового запліднення 0В- чи +В спермієм (за: [9])

ні А-хромосоми все ж походять від В-хромосом.

Можливо, що “паразитичні” В-хромосоми мають шкідливий ефект у тих організмів, у яких вони є, але вони дають довготермінову перевагу, діючи як селективні чинники, що сприяють продукції серед потомства кращих генотипів, які є стійкими до паразитарних ефектів В-хромосом.

Більшість наших нинішніх знань про властивості В-хромосом отримано в лабораторних умовах. Ефекти В-хромосом у дикій природі вивчені недостатньо. Наприклад, все ще невідомо або зовсім мало даних про те, як сильно відрізняються поліморфізми за В-хромосомами у подібних умовах навколишнього середовища, або як впливають В-хромосоми на пристосованість у природних умовах. Дуже важко здійснювати досліді в природних популяціях, але на поставлені й інші важливі питання можна дати відповіді лише провівши такі експерименти.

### Прикладні аспекти

В-хромосоми надають нові можливості для модифікації та вивчення А геномів їхніх видів-хазяїв. Їх застосовують при картуванні А геному кукурудзи, модулюванні рекомбінації, дослідженні структури центромери і процесу нерозходження й інших аспектів еволюції геному, викладених вище. Їх також застосовують у дослідженнях деяких культурних рослин.

### Генетичне картування кукурудзи.

Вперше транслокації між А- і В-хромосомами для вивчення процесу нерозходження в пилку кукурудзи використано у 1947 р. [134]. З того часу А-В транслокації широко застосовуються в генному картуванні А-хромосом цієї рослини [135, 136].

**Дослідження організації центромери.** В-хромосоми кукурудзи використовують як модельну систему у дослідженнях організації центромер. Зручність цієї мо-

делі зумовлена тим, що коли В-хромосома є унівалентом, її центромера часто зазнає неправильного поділу в А1 мейозу, і дає продукти різного розміру такого хибного поділу. При вивченні цього процесу встановлено, що центромера має великий надлишок послідовностей порівняно з тим, який необхідний для нормальної трансмісії. Шляхом молекулярного і функціонального розсічення В-хромосоми кукурудзи встановлено, що її функціональна границя, картована відносно малого сателітного повтору (CentC) і CRM (центромерні ретротранспозони кукурудзи) – багатоділянки, знаходяться серед мегануклеотидів повтору ZmBs [117]. Зонди для CentC та CRM також показали, що ці послідовності з А-центромер присутні по всій довжині В-хромосоми, як і в їхніх власних центромерах. Ці досліді продемонстрували, що для маркування центромери одних описаних послідовностей ДНК самих по собі недостатньо; з цією метою потрібно використовувати також гістон CenH3 [137].

**Модуляція рекомбінаційних процесів у А геномі.** Встановлено, що В-хромосоми жита можуть змінювати характер розподілу хіазм у А-хромосомах. При цьому в потомстві рослин із В-хромосомами виявляється більша варіабельність, ніж у потомстві рослин, що не мали В-хромосом. Генетичні докази змін у процесах рекомбінації А-хромосом, пов’язані з наявністю В-хромосом, було отримано також на кукурудзі й інших видах рослин (див. [12]). Незважаючи на потенційне значення цих фундаментальних досліджень, у селекції це явище ще не застосовується.

**Диплоїдизація алополіплоїдів.** Велике значення має відкриття того явища, що В-хромосоми виконують функцію диплоїдизації віддалених гібридів. У 70-х роках минулого століття відкрито диплоїдизуючу роль В-хромосом у тетраплоїдних гібридів при схрещуванні *Lolium perenne* x *L. temulentum* ( $2n=4x=28$ ). В-хромосоми,



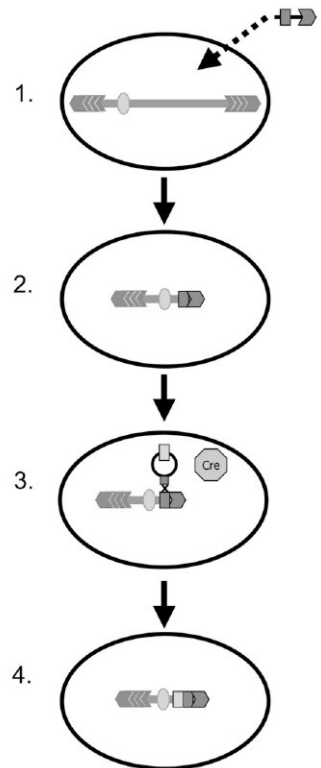
які були у диплоїдного гібрида *L. perenne*, значно зменшували частоту хізм у материнських клітинах пилку. Після подвоєння хромосом більшість із них утворювали гомологічні пари у вигляді бівалентів, а у тетраплоїдів без В-хромосом відбувалося і гомологічне, і гомеологічне спарювання. Подібне явище пізніше було виявлено і за інших схрещувань, зокрема у гібридів між пшеницею й іншими *Triticeae* (див. [138]). Основна трудність у широкому застосуванні цього ефекту контролю спарювання хромосом у мейозі полягає у неможливості стабілізувати спадкування В-хромосом.

**Штучні хромосоми.** В-хромосоми рослин, перш за все таких видів, як кукурудза і жито, надають можливість їхньої модифікації з метою конструювання стабільно успадкованої штучної рослинної хромосоми, в яку можливо вбудувати трансгени, які перебувають поза А-хромосомним геномом, із усіма перевагами, що з цього випливають. Уже продемонстровано, як пов'язане з теломерою укорочення хромосоми (telomere-association truncation), може бути застосоване для зменшення розміру хромосом кукурудзи і вбудовування локусів інтеграції чужинних генів (рис. 10) (див. [139–141]).

Рівень виживання після пов'язаного з теломерою укорочення є вищим для В-, ніж для А-хромосом [141], скоріше за все тому, що більшість В-хромосом генетично інертні. Конститутивна експресія трансгена як з А-, так і з В-міні-хромосом свідчить про те, що інактивація генів на В-хро-

мосомах якщо і відбувається, то принаймні не швидко. На жаль, ще немає даних про порівняльну експресію трансгена, локалізованого на А- і В-хромосомах впродовж кількох поколінь.

У отриманих життєздатних рослин з міні-хромосомою, що походить від А-хромосоми, процес укорочення має місце на поліплоїдному чи (для цільової хромосоми) анеуплоїдному тлі. Міні-хромосоми кукурудзи, отримані з А-хромосоми, надійно передаються у поколіннях, у той час як рівень мейотичної трансмісії міні-хромосом типу В по чоловічій лінії варіював від 12 до 39% [141], що є порівняним з рівнем трансмісії міні-В-хромосом, генерованих циклами розрив-злиття-міст [142]. Однак завдяки притаманному інтактним В-хромосомам постмейотичному драйву (який включає специфічне нерозходження у пил-



**Рис. 10.** Хромосомна теломерасоційована фрагментація як стратегія отримання мініхромосом шляхом урізання природних хромосом: для фрагментації реципієнтних хромосом використовують теломерні повтори *Arabidopsis*-типу, селективний маркер і сайт гомологічної рекомбінації. За допомогою агробактерії або біолістично трансформують незрілі зародки і добирають клітини на стійкість до антибіотика чи гербіциду (1 і 2). До сконструйованої мініхромосоми за допомогою сайт-специфічної рекомбінази додаються гени, цільові трансгени, що забезпечується після біолістичної трансформації системою Cre/Lox, конструкції, яка містить рекомбінаційний сайт, що активує селективний маркер (3 і 4). Cre-рекомбіназа здатна експресуватися тимчасово (transiently) (за: [139])



ковому мітозі та переважне запліднення яйцеклітини спермієм, що містить В-хромосоми; див. [74]), вектор, отриманий з В-хромосоми, потенційно може мати більшу частоту трансмісії, ніж ту, що очікується за менделівським розщепленням. Вкорочення В-хромосоми блокує явище її нерозходження як міні-В-хромосоми і наділяє спадковими характеристиками, притаманними будь-якій нормальній А-хромосомі. Однак процес нерозходження можна відновити, додаючи до геному нормальні В-хромосоми, що поставлятиме необхідний транс-діючий для нерозходження чинник, який локалізований на самому кінчику хромосоми. (У ранніх роботах було показано, що механізми драйву В-хромосом є незалежними від фонового генотипу, і мітотичне нерозходження контролюється самою В-хромосомою [143]).

### **Біологічне значення В-хромосом.**

#### **Підсумок**

До основних діагностичних особливостей В-хромосом належить їхня відсутність у деяких особин популяції (тому їх називають надкомплексними) і не спарювання з хромосомами основного набору (А хромосомами) в мейозі. У деяких випадках вони мають механізми мейотичного (*Lilium callosum*) чи мітотичного драйву (жито і кукурудза), або не мають механізму накопичення (*Centaurea scabiosa*), а в інших випадках вони постійно унівалентні і все ж у популяціях виживають. Однією із загадок В-хромосом є те, що в більшості випадків не виявлено селективної переваги, яка б могла пояснити широко розповсюджені природні поліморфізми за В-хромосомами. Популяційні поліморфізми можна частково пояснити егоїстичним драйвом, проте такого драйву у багатьох випадках не виявлено. Істотно впливаючи на всі особливості ядерного фенотипу, а також на рослину в цілому, наявність В-хромосом у

великих кількостях є шкідливою, особливо для фертильності.

У багатьох видів рослин надкомплексні В-хромосоми є основним джерелом внутрішньовидової мінливості кількості ядерної ДНК. Вивчення В-хромосом надає нові важливі знання щодо організації, функції та еволюції геномів. Описано можливості їхнього використання для модуляції частоти і розподілу хромосомних рекомбінацій, диплоїдизації алополіплоїдів, вивчення центромер, розробки штучних рослинних хромосом. Важливим є те, що В-хромосоми можливо структурно модифікувати, а їхнє успадкування – стабілізувати. Проте все ще не вирішене остаточно питання походження структурної організації В-хромосом і того, як ці, імовірно, егоїстичні елементи, можуть стверджуватися (establish), експлуатуючи реплікативний механізм ядерного геному хазяїна. Поширене уявлення про те, що В-хромосоми є ядерними паразитами, ставить їх в один ряд з іншими формами егоїстичної ДНК А-хромосомного набору, а саме з ретроелементами (див. [9, 138]).

Хоча остаточно роль додаткових В-хромосом не встановлено, вже накопичені дані дозволяють нам зробити такий висновок. Найвірогідніше, В-хромосоми з'являються внаслідок мінливості хромосом основного набору і можуть впливати на адаптивний потенціал рослин, який проявляється не лише певними змінами фенотипу рослин із В-хромосомами, а й зростанням рівня мінливості геному, що підвищує поліморфізм популяції рослин за несприятливих умов зростання.

Зокрема відомо, що у багатьох видів рослин В-хромосоми виникають внаслідок порушення функціональної активності центромер. Це може статися під дією іонізуючого опромінення, хімічних мутагенів, пестицидів та інших забруднювачів та несприятливих чинників навколишнього се-

редовища, перш за все антропогенного походження. Можливо, саме тому рослини, що містять В-хромосоми, зустрічаються перш за все у таких, антропогенно навантажених і перевантажених умовах існування.

Наприклад, у ялини сибірської *Picea obovata* в природних популяціях з оптимальними умовами зростання не було виявлено В-хромосом, а в умовах антропогенного забруднення в містах Красноярськ, Чорногорськ, Ачинськ (Сибір, Росія) у ялин виявлено по 1–3 додаткові хромосоми [144–146]. Автори вважають, що В-хромосоми певним чином пов'язані з підвищеною адаптивністю до міських умов зростання. Вони наводять дані, отримані й на інших видах рослин, які свідчать, що популяції, які мають рослини з різним числом В-хромосом, є поліморфнішими і пристосованішими до зміни умов середовища. Це може сприяти заселенню нових екологічних ніш. Не виключається, що видоспецифічна система надкомплектних хромосом може підвищувати генетичну гетерогенність і адаптивні можливості виду.

Наведені вище факти також свідчать про те, що В-хромосоми забезпечують стійкість організмів у несприятливих природних умовах. Це чітко показано при вивченні, наприклад, тієї ж ялини сибірської у природних місцях її зростання (Західний Сибір). Зокрема, у проростків рослини з найпесимальніших умов зростання (на болоті) з найвищою частотою зустрічалися клітини з В-хромосомами різної морфології, у тому числі їх спостерігали і по дві в одній клітині. У проростків, отриманих від насіння рослин, що зростали в оптимальних умовах (на суходолі) В-хромосоми не зустрічалися, а у рослин, що зростали на согрі (заболочена грудкувата місцевість) В-хромосоми зустрічалися зрідка і по одній на клітину [147].

У цілому ж у голонасінних рослин, які сьогодні каріологічно вивчені серед дерев-

них культур, завдяки, основним чином, роботам Є.Н. Муратової та її учнів і колег, найкраще, В-хромосоми описані у 13 родах і понад ніж у 30 видів. Це, переважно, представники хвойних і гнетових. Найчастіше надкомплектні хромосоми зустрічаються у представників роду *Picea*. Кількість надкомплектних хромосом у голонасінних може сягати 6 у роду *Picea* і 10 – у *Ephedra* [148]. І практично в усіх випадках В-хромосоми зустрічалися у рослин тих популяцій, які зростали в неоптимальних і, особливо, у стресових умовах і на границях ареалу, зокрема в міських та інтродукованих насадженнях (див. також [145, 149–153]).

Невипадковим очевидно є й те, що рослини, у яких найчастіше зустрічаються В-хромосоми та їхня кількість може сягати великих значень – до 34 в одній клітині, є або культурними злаками, або іншими видами з широким ареалом. Наприклад, цибуля-різун *A. schoenoprasum*, яка поширюється аж у Арктику до 75° п.ш. (Нова Земля) і може нести 20 В-хромосом в одній клітині. Тут висока екологічна пластичність видів супроводжується підвищеною частотою стрічання В-хромосом і підвищеною їхньою кількістю в одного організму (див. також дані щодо кукурудзи, наведені на рис. 6).

Варто зазначити, що подібні явища властиві також для комах і ссавців. Наприклад, у каріотипі такого екологічно пластичного і процвітаючого виду, як східноазіатська миша *Apodemus peninsulae* по всьому її ареалу виявлено складну популяційну систему В-хромосом. При цьому із кількох сотень вивчених мишей Алтаю, Сибіру, Прибайкалля, Монголії лише окремі особини не містили В-хромосом. Понад 60 % особин мали індивідуальний варіант системи надкомплектних хромосом за рахунок різних за чисельністю (від 1 до 18 В-хромосом) комбінацій п'яти класів додаткових хромосом. Різноманітні варіанти системи В-хромосом утворені

у результаті комбінацій 1–9 різних за розмірами субмета- і метацентричних, 1–5 дрібних акроцентричних макро-В-хромосом і від 1 до 17 мікро-В-хромосом. Макро-В-хромосоми за морфологією і розмірами поділяються на чотири класи (крупні, середні, дрібні двуплечі та дрібні акроцентричні). Мікро-В-хромосоми у цих мишей відносяться до п'ятого класу В-хромосом і зустрічаються, в основному, у вигляді точкових В-хромосом з неясним положенням центромери. Різні комбінації п'яти класів В-хромосом утворюють величезне різноманіття варіантів систем В-хромосом мишей *A. peninsulae* [11, 154, 155].

Проте для остаточного висновку про роль В-хромосом накопичених даних все ще недостатньо. Можливо, що їхня роль набагато ширша, ніж це можна сьогодні уявити.

У цілому ж, на думку Ж. Камачо із співавторами [15], вплив В-хромосом залежить від умов довкілля, що діють на популяцію, і характеризується мінливістю як у просторі, так і у часі. Тому ризиковано ефекти, виявлені в одній популяції, узагальнювати на весь ареал виду. Кожен окремий випадок треба ретельно аналізувати в багатьох популяціях і ефекти варто вивчати за якомога більше різноманітних природних умов.

Питання, які сьогодні, через понад 100 років після відкриття В-хромосом, усе ще стоять перед кожним дослідником В-хромосом є такими:

- якою є природа В-хромосом;
- на чому ґрунтуються загалом неменделівські механізми їхнього успадкування;
- якими є їхні неспецифічні екзо- і ендотипові ефекти;
- звідки походять В-хромосоми;
- якою є динаміка поліморфізмів за В-хромосомами;
- яка їхня еволюційна доля.

Очевидно, що усі ці явища пов'язані. Наприклад, розширення і поглиблення знань щодо молекулярної природи В-хромосом допоможе зрозуміти їхнє походження і еволюцію.

### Перелік літератури

1. Кунах В.А. Біотехнологія лікарських рослин. Генетичні та фізіолого-біохімічні основи. – К.: Логос, 2005. – 730 с.
2. Wilson E.B. The supernumerary chromosomes of *Hemiptera* // Science. – 1907. – Vol. 26. – P. 870–871.
3. Kuwada Y. Über die Chromosomenzahl von *Zea mays* L. // Botanical Magazine Tokyo. – 1915. – Vol. 29. – P. 83–89.
4. Gotoh K. Über die Chromosomenzahl von *Secale cereale* L. // Botanical Magazine Tokyo. – 1924. – Vol. 38. – P. 135–152.
5. Kuwada Y. On the number of chromosomes in maize // Botanical Magazine Tokyo. – 1925. – Vol. 39. – P. 227–234.
6. Longley A.E. Supernumerary chromosomes in *Zea mays* // Journal of Agricultural Research. – 1927. – Vol. 35. – P. 769–784.
7. Randolph L.F. Types of supernumerary chromosomes in maize // Anatomical Record. – 1928. – Vol. 41. – P. 102.
8. Jones R.N., Houben A. B chromosomes in plants: escapees from the A chromosome genome? // Trends in Plant Science. – Vol. 8. – 2003. – P. 417–423.
9. Jones R.N., Viega W., Houben A. A century of B chromosomes in plants: so what? // Annals of Bot. – 2008. – Vol. 101. – P. 767–775.
10. Beukeboom L.W. Bewildering Bs: an impression of the 1<sup>st</sup> B-chromosome conference // Heredity. – 1994. – Vol. 73. – P. 328–336.
11. Рубцов Н.Б., Борисов Ю.М., Карамышева Т.В., Бочкарев М.Н. Механизмы возникновения и эволюции В-хромосом у восточноазиатских мышей *Apodemus peninsulae* (Mammalia, Rodentia) // Генетика. – 2009. – Т. 45, № 4. – С. 449–457.
12. Jones R.N., Rees H. B chromosomes. London: Academic Press. – 1982.
13. Jones R.N. B chromosomes in plants // New Phytologist. – 1995. – Vol. 131. – P. 411–434.
14. Puertas M.J. Nature and evolution of B chromosomes in plants: A non-coding but information rich part of plant genomes // Cytogenet. Genome Res. – 2002. – Vol. 96. – P. 198–205.

15. *Camacho J.P.M., Sharbel T.F., Beukeboom L.W.* B-chromosome evolution // *Phil. Trans. R. Soc. Long.*, В. – 2000. – Vol. 355. – P. 163–178.
16. *Коряков Д.Е., Жимулёв И.Ф.* Хромосомы. Структура и функция // Новосибирск: Изд-во СО РАН. – 2009. – 258 с.
17. *Кунах В.А.* Геномная изменчивость соматических клеток растений. 2. Изменчивость в природе // *Biopolymers and Cell.* – 1995. – Т. 11, № 6. – С. 5–40.
18. *Кунах В.А.* Геномная изменчивость соматических клеток растений и факторы, регулирующие этот процесс // *Цитология и генетика.* – 1980. Т. 14, № 1. – С. 73–81.
19. *Green D.M.* Muller's ratchet and the evolution of supernumerary chromosomes // *Genome.* – 1990. – Vol. 33. – P. 818–824.
20. *Leach C.R., Houben A., Field B., Pistrick K., Demidov D., Timmis J.N.* Molecular evidence for transcription of B chromosome ribosomal RNA genes in *Crepis capillaris* // *Genetics.* – 2005. – Vol. 171. – P. 269–278.
21. *Donald T.M., Leach C.R., Clough A., Timmis J.M.* Ribosomal RNA genes and the B chromosome of *Brachycome dischromosomatica* // *Heredity.* – 1995. – 74, № 5. – P. 556–561.
22. *Dherawattana A., Sadanaga K.* Cytogenetics of a crown rust-resistant hexaploid oat with 42+2 fragment chromosomes // *Crop Sci.* – 1973. – Vol. 13. – P. 591–594.
23. *Miao V.P., Covert S.F., VanEtten Y.D.* A fungal gene for antibiotic resistance on dispensable ('B') chromosome // *Science.* – 1991. – Vol. 254. – P. 1773–1776.
24. *Miao V.P., Matthews D.E., VanEtten Y.D.* Identification and chromosomal location of a family of cytochrome P-450 genes for pisatin detoxification in the fungus *Nectria haematococca* // *Mol. Gen. Genet.* – 1991. – Vol. 226. – P. 214–223.
25. *Corsi G., Lokar L., Pagni A.M.* Biological and phytochemical aspects of *Valeriana officinalis* // *Biochem. Syst. and Ecol.* – 1984. – 12, № 1. – P. 57–62.
26. *Jackson R.C., Newmark K.P.* Effects of supernumerary chromosomes on production of pigment in *Haplopappus gracilis* // *Science.* – 1960. – Vol. 132. – P. 1316–1317.
27. *Staub R.W.* Leaf striping correlated with the presence of B chromosomes in maize // *J. Hered.* – 1987. – Vol. 78. – P. 71–74.
28. *Cheng Z.K., Yu H.X., Yan H.H., Gu M.H.m, Zhu L.H.* B chromosome in a rice aneuploid variation // *Theoretical and Applied Genetics.* – 2000. – Vol. 101, № 4. – P. 564–568.
29. *Oliver J.L., Posse F., Martinez-Zapater J.M., Enriquez A.M.* B chromosomes and El isoenzyme activity in mosaic bulbs of *Scilla autumnalis* // *Chromosoma.* – 1982. – Vol. 85. – P. 399–403.
30. *Plowman A.B., Bougourd S.M.* Selectively advantageous effects of B chromosomes on germination behavior in *Allium schoenoprasum* L. // *Heredity.* – 1994. – Vol. 72. – P. 587–593.
31. *Sammour R.N., Hamoud M.A., Haidar A.S.* Seed protein variation in relation to cytological features of some species in genus *Lotus* L. // *Cytologia.* – 1991. – Vol. 56, № 2. – P. 1231–1239.
32. *Latha K.A., Pantulu J.V., Krishna R.R.V.* Effect of B chromosomes on leaf phenolic compound patterns in two West African populations of pearl millet (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.) // *Genet. and Breed.* – 1992. – Vol. 46, № 2. – P. 133–135.
33. *Назарова Э.А.* Кариологический полиморфизм популяции *Crepis pannonica* (Jack) C. Koch (сем. *Asteraceae*) // 4-й съезд ВОГиС: Тез. докл. – Кишинев: Штиинца, 1982. – Ч. 3. – С. 73–74.
34. *Jimenez M.M., Romera F., Puertas M.J., Jones R.N.* B-chromosome in inbred lines of rye (*Secale cereale* L.). I. Vigour and fertility // *Genetica.* – 1994. – Vol. 92, № 3. – P. 149–152.
35. *Delgado M., Morais-Cecilio L., Neves N., Jones R.N., Viegas W.* The influence of B chromosomes on rDNA organization in rye interphase nuclei // *Chrom. Res.* – 1995. – Vol. 3. – P. 487–491.
36. *Lespinase R.* Genese des chromosomes B el leur avenir evolutif // *Actes Colloq. Boil. Populat.* (Lyon, 4-6 sept., 1986). – Lyon, 1987. – P. 427–432.
37. *Porter H.L., Rauburn A.L.* B-chromosomes and C-band heterochromatin variation in Arizona maize population adapted to different altitudes // *Genome.* – 1990. – Vol. 33, № 5. – P. 659–662.
38. *Trivers R., Burt A., Palestis B.G.* B chromosomes and genome size in flowering plants // *Genome.* – 2004. – Vol. 47, № 1. – P. 1–8.
39. *Chou T.S., Weber D.F.* Effect of B chromosomes on sister-chromatid exchange in maize // *Genetics.* – 1980. – Vol. 94, № 4, Part 2. – P. 18.
40. *Mogford D.J.* The frequency distribution of B chromosomes in a South African cultivar of the sweetcorn "Golden Bantam" // *J. S. Afr. Bot.* – 1981. – Vol. 47, № 4. – P. 765–768.
41. *Похмельных Г.А., Шумный В.К.* Гетерохроматические районы А- и В-хромосом кукурузы // *Генетика.* – 2003. – Т. 39, № 9. – С. 1228–1236.
42. *Saralva L.S., de Carvalho C.R.* Genetics evidence of an internal deletion induced by B chromosomes in maize (*Zea mays* L.) // *Rev. bras. Genet.* – 1993. – Vol. 16, № 1. – P. 107–113.
43. *Patra N.K., Srivastava H.K., Shauhan S.P.* B-chromosomes in spontaneous and induced intercellular chromosome migration of *Papaver*

- somniferum* // Indian J. Genet. and Plant Breed. – 1988. – Vol. 48, № 1. – P. 31–42.
44. Chiavarino A.M., Rosato M., Manzanero S., Jimenez G., Gonzales-Sanchez M., Puertas M.J. Chromosome nondisjunction and instabilities in tapetal cells are affected by B-chromosomes in maize // Genetics. – 2000. – Vol. 155. – P. 889–897.
  45. Ригер Р., Михаэлис А. Генетический и цитогенетический словарь. – М.: Колос, 1967. – 608 с.
  46. Jamilena M., Ruiz Rejon C., Ruiz Rejon M. A molecular analysis of the origin of the *Crepis capillaris* B chromosome // Journal of Cell Science. – 1994. – Vol. 107. – P. 703–708.
  47. Dhar M.K., Friebe B., Koul A.K., Gill B.S. Origin of an apparent B-chromosome by mutation, chromosome fragmentation and specific DNA sequence amplification // Chromosoma. – 2002. – Vol. 111. – P. 332–340.
  48. Berdnikov V.A., Gorel F.L., Kosterin O.E., Bogdanov V.S. Tertiary trisomics in the garden pea as a model of B-chromosome evolution in plants // Heredity. – 2003. – Vol. 91. – P. 577–583.
  49. Jamilena M., Carrido-Ramos M., Ruiz-Rejon M., Ruiz-Rejon C., Parker J.S. Characterisation of repeated sequences from microdissected B-chromosomes of *Crepis capillaris* // Chromosoma. – 1995. – Vol. 104. – P. 113–120.
  50. Lamb J.C., Riddle N.C., Cheng Y.M., Treuri J., Birchler J.A. Localization and transcription of a retrotransposon-derived element on the maize B chromosome // Chromosome Res. – 2007. – Vol. 15. – P. 383–398.
  51. Jackson R.S. Supernumerary chromosomes in *Haplopappus gracilis* // Evolution. – 1960. – Vol. 14. – P. 135–136.
  52. Sapre A.B., Deshpande D.S. Origin of B-chromosomes in *Coix* L. through spontaneous interspecific hybridization // J. Hered. – 1987. – Vol. 78. – P. 191–196.
  53. Houben A., Verlin D., Leach C.R., Timmis J.N. The genomic complexity of micro B chromosomes of *Brachycome dichromosomatica* // Chromosoma. – 2001. – Vol. 110. – P. 451–459.
  54. Perfectti F., Werren J.H. The interspecific origin of B chromosomes: experimental evidence // Evolution. – 2001. – Vol. 55. – P. 1069–1073.
  55. Nasuda S., Hudakova S., Schubert I., Houben A., Endo T.R. Stable barley chromosomes without centromeric repeats. – Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2005. – Vol. 102. – P. 9842–9847.
  56. Page B.T., Wanous M.K., Birchler J.A. Characterization of a maize chromosome 4 centromeric sequence: evidence for an evolutionary relationship with the B chromosome *centromere* // Genetics. – 2001. – Vol. 159. – P. 291–301.
  57. Cheng Y.M., Lin B.Y. Cloning and characterization of maize B chromosome sequences derived from microdissection // Genetics. – 2003. – Vol. 164. – P. 299–310.
  58. Wilkes T.M., Francki M.G., Langridge P., Karp A., Jones R.N., Forster J.W. Analysis of rye B-chromosome structure using fluorescence *in situ* hybridization (FISH) // Chromosome Research. – 1995. – Vol. 3, № 8. – P. 466–472.
  59. Houben A., Thompson N., Ahne R., Leach C.R., Verlin D., Timmis J.N. A monophyletic origin of the B chromosomes of *Brachycome dichromosomatica* (Asteraceae) // Plant Syst. Evol. – 1999. – Vol. 219. – P. 127–135.
  60. Jones R.N., Puertas M.J. The B chromosomes of rye (*Secale cereale* L.) / In.: Frontiers in Plant Science Research / Eds. Dhir K.K., Sareen T.S. – Delhi: Bhagwati Enterprises, 1993. – P. 81–112.
  61. Franks T.K., Houben A., Leach C.R., Timmis J.N. The molecular organisation of a B chromosome tandem repeat sequence from *Brachycome dichromosomatica* // Chromosoma. – 1996. – Vol. 105. – P. 223–230.
  62. Charlesworth B., Sniegowski P., Stephan W. The evolutionary dynamics of repetitive DNA in eukaryotes // Nature. – 1994. – Vol. 371. – P. 215–220.
  63. Leach C.R., Donald T.M., Franks T.K., Spiniello S.S., Hanrahan C.F., Timmis J.N. Organisation and origin of a B chromosome centromeric sequence from *Brachycome dichromosomatica* // Chromosoma. – 1995. – Vol. 103. – P. 708–714.
  64. Guttman D.S., Charlesworth D. An X-linked gene with a degenerate Y-linked homologue in a dioecious plant // Nature. – 1998. – Vol. 393. – P. 263–266.
  65. Mitchell McGrath J., Helgeson J.P. Differential behavior of *Solanum brevidens* ribosomal DNA loci in a somatic hybrid and its progeny with potato // Genome. – 1998. – Vol. 41. – P. 435–439.
  66. Houben A., Leach C.R., Verlin D., Rofe R., Timmis J.N. A repetitive DNA sequence common to the different B chromosomes of the genus *Brachycome* // Chromosoma. – 1997. – Vol. 106. – P. 513–519.
  67. Garrido M.A., Jamilena M., Lozano R., Ruiz Rejon C., Ruiz Rejon M., Parker J.S. rDNA site number polymorphism and NOR inactivation in natural populations of *Allium schoenoprasum* // Genetica. – 1994. – Vol. 94, № 1. – P. 67–71.
  68. Garrido-Ramos M.A., Jamilena M., Lozano R., Cardenas S., Ruiz Rejon C., Ruiz Rejon M. Cytogenetic analysis of gilthead seabream *Sparus aurata* (Pisces, Perciformes), a deletion affecting the NOR in a hatchery stock // Cytogenet. Cell. Genet. – 1995. – Vol. 68, № 1–2. – P. 3–7.



69. Pukkila P.J., Skrzynia C. Frequent changes in the number of reiterated ribosomal RNA genes throughout the life cycle of the basidiomycete *Coprinus cinereus* // Genetics. – 1993. – Vol. 133. – P. 203–211.
70. Jones G.H., Whitehorn J.A.F., Albin S.M. Ultrastructure of meiotic pairing in B chromosomes of *Crepis capillaris*. I. One-B and two-B pollen mother cells // Genome. – 1989. – Vol. 32. – P. 611–621.
71. Дубинина Л.Т. Структурные мутации в опытах с *Crepis capillaris*. – М.: Наука, 1978. – 188 с.
72. Neves N., Barao A., Castilho A., Silva M., Morais L., Carvalho V., Viegas W., Jones R.N. Influence of DNA methylation on rye B-chromosome nondisjunction // Genome. – 1992. – Vol. 35. – P. 650–652.
73. Frank S.A. Polymorphism of attack and defence // Trends Ecol. Evol. – 2000. – Vol. 5. – P. 167–171.
74. Carlson W.R. The B chromosome of maize // CRC Critical Reviews in Plant Sciences. – 1986. – Vol. 3. – P. 201–226.
75. Alfenito M.R., Birchler J.A. Molecular Characterization of a Maize B Chromosome Centric Sequence // Genetics. – 1993. – Vol. 135. – P. 589–597.
76. Rusche M.L., Mogensen H.L., Chaboud A., Faure J.-E., Rougier M., Keim P., Dumas C. B chromosomes of maize (*Zea mays* L.) are positioned nonrandomly within sperm nuclei // Sexual Plant Reproduction. – 2001. – Vol. 13. – P. 231–234.
77. Stark E.A., Connerton I., Bennett S.T., Barnes S.R., Parker J.S., Forster J.W. Molecular analysis of the structure of the maize B-chromosome // Chrom. Res. – 1996. – Vol. 4. – P. 15–23.
78. Lin B.Y., Chou H.P. Physical mapping of four RAPDs in the B chromosome of maize // Theor. Appl. Genet. – 1997. – Vol. 94. – P. 534–538.
79. Cheng Y.M., Lin B.Y. Molecular organization of large fragments in the maize B-chromosome: indication of a novel repeat // Genetics. – 2004. – Vol. 166. – P. 1947–1963.
80. Zheng Y.Z., Roseman R.R., Carlson W.R. Time course study of the chromosome-type breakage-fusion-bridge cycle in maize // Genetics. – 1999. – Vol. 153, № 3. – P. 1435–1444.
81. Kaszas E., Birchler J.A. Meiotic transmission rates correlate with physical features of rearranged centromeres in maize // Genetics. – 1998. – Vol. 150. – P. 1683–1692.
82. Niwa K., Sakamoto S. Origin of B-chromosomes in cultivated rye // Genome. – 1995. – Vol. 38. – P. 307–312.
83. Sandery M.J., Forster J.W., Blunden R., Jones R.N. Identification of a family of repeated sequences on the rye B chromosome // Genome. – 1990. – Vol. 33. – P. 908–913.
84. Blunden R., Wilkes T.J., Forster J.W., Jimenez M.M., Sandery M.J., Karp A., Jones R.N. Identification of the E3900 family, a second family of rye B chromosome specific repeated sequences // Genome. – 1993. – Vol. 36. – P. 706–711.
85. Houben A., Kynast R.G., Heim U., Hermann H., Forster J.W., Jones R.N. Molecular cytogenetic characterization of the terminal heterochromatic segment of the B-chromosome of rye (*Secale cereale*) // Chromosoma. – 1996. – Vol. 105, № 2. – P. 97–103.
86. Morais-Cecilio L., Delgado M., Jones R.N., Viegas W. Painting rye B chromosomes in wheat: interphase chromatin organization, nuclear disposition and association in plants with two, three or four Bs // Chromosome Res. – 1996. – Vol. 4, № 3. – P. 195–200.
87. Morais-Cecilio L., Delgado M., Jones R.N., Viegas W. Interphase arrangement of rye B chromosomes in rye and wheat // Chromosome Res. – 1997. – Vol. 5, № 3. – P. 177–181.
88. Flavell R.B., Rimpau J. Ribosomal RNA genes and supernumerary B-chromosomes of rye // Heredity. – 1975. – Vol. 35. – P. 127–131.
89. Niwa K., Tsujimoto H. 18S-26S Ribosomal RNA Genes Are Not in Every Case Located on the B Chromosomes in the Rye Genome // Plant Breeding. – 1992. – Vol. 109, № 1. – P. 78–81.
90. Cuadrado A., Jouve N. Highly repetitive sequences in B chromosomes of *Secale cereale* revealed by fluorescence *in situ* hybridization // Genome. – 1994. – Vol. 37. – P. 709–712.
91. Morais-Cecilio L., Delgado M., Jones R.N., Viegas W. Modification of wheat rDNA loci by rye B chromosomes: a chromatin organization model // Chromosome Res. – 2000. – Vol. 8, № 4. – P. 341–351.
92. Langdon T., Seago C., Jones R.N., Ougham H., Thomas H., Forster J.W., Jenkins G. De novo evolution of satellite DNA on the rye B chromosome // Genetics. – 2000. – Vol. 154, № 2. – P. 869–884.
93. Ortiz M., Puertas M. J., Jimenez M.M., Romera F., Jones R.N. B-chromosomes in inbred lines of rye (*Secale cereale* L.) 2. Effects on metaphase I and first pollen mitosis // Genetica. – 1996. – Vol. 97. – P. 65–72.
94. Jimenez M.M., Romera F., Gonzalez-Sanchez M., Puertas M.J. Genetic control of the rate of transmission of rye B chromosomes. III.

- Male meiosis and gametogenesis // *Heredity*. – 1997. – Vol. 78, № 6. – P. 636–644.
95. Donald T.M., Houben A., Leach C.R., Timmis J.N. Ribosomal RNA genes specific to the B-chromosomes in *Brachycome dichromosomatica* are not transcribed in leaf tissue // *Genome*. – 1997. – Vol. 40, № 5. – P. 674–681.
  96. Houben A., Belyaev N.D., Leach C.R., Timmis J.N. Differences of histone H4 acetylation and replication timing between A and B chromosomes of *Brachycome dichromosomatica* // *Chromosome Res.* – 1997. – Vol. 5, № 4. – P. 233–237.
  97. Houben A., Wanner G., Hanson L., Verlin D., Leach C.R., Timmis J.N. Cloning and characterisation of polymorphic heterochromatic segments of *Brachycome dichromosomatica* // *Chromosoma*. – 2000. – Vol. 109, № 3. – P. 206–213.
  98. Tanic N., Vujosevic M., Dedovic-Tanic N., Dimitrijevic B. Differential gene expression in yellow-necked mice *Apodemus flavicollis* (Rodentia, Mammalia) with and without B chromosomes // *Chromosoma*. – 2005. – Vol. 113. – P. 418–427.
  99. Graphodatsky A.S., Kukekova A.V., Yudkin D.V., Trifonov V.A., Vorobieva N.V., Beklemishcheva V.R., Perelman P.L., Graphodatskaya D.A., Trut L.N., Yang F., Ferguson-Smith M.A., Acland G.M., Aguirre G.D. The proto-oncogene C-KIT maps to canid B-chromosomes // *Chromosome Res.* – 2005. – Vol. 13, № 2. – P. 113–122.
  100. Charlesworth B., Lapid A., Canada D. The distribution of transposable elements within and between chromosomes in a population of *Drosophila melanogaster*. II. Inferences on the nature of selection against elements // *Genet. Res.* – 1992. – Vol. 60, № 2. – P. 115–130.
  101. Carter C.R. The cytology of *Brachycome*. 8. The inheritance, frequency and distribution of B chromosomes in *B. dichromosomatica* (n=2), formerly in *B. lineariloba* // *Chromosoma*. – 1978. – Vol. 67. – P. 109–121.
  102. Bougourd S.M., Plowman A.B., Ponsford N.R., Elias M.L., Holmes D.S., Taylor S. The case for unselfish B-chromosomes: evidence from *Allium schoenoprasum* // In: *Kew Chromosome Conference IV* / Eds. Brandham P.E., Bennet M.D. – Kew, UK: Royal Botanic Gardens. – 1995. – P. 21–34.
  103. Rosato M., Chiavarino A.M., Naranjo C.A., Hernandez J.C., Poggio L. Genome size and numerical polymorphism for the B chromosome in races of maize (*Zea mays* ssp. *mays*, Poaceae) // *American Journal of Botany*. – 1998. – Vol. 85. – P. 168–174.
  104. Ricci G.L., Silva N., Pagliarini M.S., Scapim C.A. B chromosomes in popcorn (*Zea mays* L.) // *Genet. Mol. Res.* – 2007. – Vol. 6, №1. – P. 137–143.
  105. Levin D.A., Palestis B.G., Jones R.N., Trivers R. Phyletic hot spots for B chromosomes in angiosperms // *Evolution*. – 2005. – Vol. 59. – P. 962–969.
  106. Ростовцева Т. С. Добавочные хромосомы у некоторых видов растений // *Цитол. и генет.* – 1983. – Т. 17, № 3. – С. 8–12.
  107. Цитлено С.И., Пулькина С.В. Хромосомный полиморфизм *Strepis sibirica* (Asteraceae) // *Бот. ж.* – 1991. – Т.76, №11. – С. 1538–1544.
  108. Соловьева Л.В., Плеханова Н.М. О добавочных хромосомах у жимолости // *Цитол. и генет.* – 1992. – Т. 26, № 3. – С. 21–25.
  109. Ress H., Hutchinson J. Nuclear DNA variation due to B chromosomes // *Cold Spring Harbor Symposium in Quantitative Biology*. – 1973. – Vol. 38. – P. 175–182.
  110. Holmes D.S., Bougourd S.M. B chromosome selection in *Allium schoenoprasum*. II. Experimental population // *Heredity*. – 1991. – Vol. 67. – P. 117–122.
  111. Marshner S., Kumke K., Houben A. B chromosomes of *B. dichromosomatica* show a reduced level of euchromatic histone H3 methylation marks // *Chromosome Research*. – 2007. – Vol. 15. – P. 215–222.
  112. Hasegawa N. A cytological study on 8-chromosome rye // *Cytologia*. – 1934. – Vol. 6. – P. 68–77.
  113. Lindström J. Transfer to wheat of accessory chromosomes from rye // *Hereditas*. – 1965. – Vol. 54. – P. 149–155.
  114. Puertas M.J., Romera F., Delapena A. Comparison of B chromosome effect in *Secale cereale* and *Secale vavilovii* // *Heredity*. – 1985. – Vol. 55. – P. 229–234.
  115. Gonzalez-Sanchez M., Gonzalez-Sanchez E., Molina E., Chiavarino A.M., Rosato M., Puertas M.J. One gene determines maize B chromosome accumulation by preferential fertilization; another gene(s) determines their meiotic loss // *Heredity*. – 2003. – Vol. 90. – P. 122–129.
  116. Rusche M.L., Mogensen H.I., Shi L., Keim P., Rougier M., Chabound A., Dumas C. B chromosome behaviour in maize pollen as determined by a molecular probe // *Genetics*. – 1997. – Vol. 147. – P. 1915–1921.
  117. Jin W., Lamb J.C., Vega J.M., Dawe R.K., Birchler J.A., Jiang J. Molecular and functional dissection of the maize B chromosome centromere // *The Plant Cell*. – 2005. – Vol. 17. – P. 1412–1423.

118. Lamb J.C., Han F., Auger D.L., Birchler J.A. A trans-acting factor required for non-disjunction of the B chromosome is located distal to the TB-4Lb breakpoint on the B chromosome // *Maize Genetics Cooperation Newsletter*. – 2006. – Vol. 80. – P. 51–54.
119. Han F., Lamb J.C., Yu W., Gao Z., Birchler J.A. Centromere function and non-disjunction are independent components of the maize B chromosome accumulation mechanism // *The Plant Cell*. – 2007. – Vol. 19. – P. 524–533.
120. Мошковиц А. М. Добавочные хромосомы покрытосеменных растений // Кишинев, Штиинца, 1979. – 164 с.
121. Streenath H.L., Jagadishchandra K.S. *In vivo* and *in vitro* instability of B chromosomes in palmarosa grass (*Cymbopogon martinii* var. *motia*) // *Genome*. – 1988. – Vol. 30, № 6. – P. 966–973.
122. Alfentio M.R., Birchler J.A. Studies of B chromosome stability during development // *Meydica*. – 1991. – Vol. 36, №2. – P. 359–366.
123. Chen Q., Jahier J., Caudeyron Y. The B chromosome system of Inner Mongolian Agropyron Gaerth. 3. Cytogenetical evidence for B-A pairing at metaphase // *Hereditas*. – 1993. – Vol. 119, №1. – P. 53–58.
124. Puertas M.J., Vega J.M., Romera F., Dies M. Frequency-dependent fertilization involving rye B-chromosomes // *Heredity*. – 1988. – Vol. 61, № 1. – P. 143–147.
125. Beckett J.B. An additional mechanism by which B chromosomes are maintained in maize // *J. Hered.* – 1982. – Vol. 73, № 1. – P. 29–34.
126. Holmes D.S., Bougourd S.M. B chromosome selection in *Allium schoenoprasum*. II. Natural population // *Heredity*. – 1989. – Vol. 63. – P. 83–87.
127. Bougourd S.M., Jones R.N. B chromosomes: a physiological enigma // *New Physiologist*. – 1997. – Vol. 137. – P. 43–54.
128. Puertas M.J., Jimenez G., Manzanero S., Chiavarino A.M., Rosato M., Naranjo C.A., Poggio L. Genetic control of B chromosome transmission in maize and rye // *Chromosomes Today*. – 2000. – Vol. 13. – P. 79–92.
129. Bougourd S.M., Prowman A.B. The inheritance of B chromosomes in *Allium schoenoprasum* L. // *Chrom. Res.* – 1996. – Vol. 4. – P. 151–158.
130. Jimenez G., Manzanero S., Puertas M.J. Relationship between pachytene synapsis, metaphase I association and transmission of 2B and 4B chromosomes in rye // *Genome*. – 2000. – Vol. 43. – P. 232–239.
131. Puertas M.J., Gonzalez-Sanchez M., Manzanero S., Romera F., Jimenez G. Genetic control of the rate transmission of rye B chromosomes. IV. Localization of the genes controlling B transmission rate // *Heredity*. – 1998. – Vol. 80. – P. 209–213.
132. Chiavarino A.M., Rosato M., Rosi P., Poggio L., Naranjo C.A. Localization of the genes controlling B transmission rate in maize (*Zea mays*, Ssp. *mays*, Poaceae) // *Amer. J. Botany*. – 1998. – Vol. 85. – P. 1581–1585.
133. Chiavarino A.M., Gonzalez-Sanchez M., Poggio L., Puertas M.J., Rosato M., Rosi P. Is maize B chromosome preferential fertilization controlled by a single gene? // *Heredity*. – 2001. – Vol. 86. – P. 743–748.
134. Roman H. Mitotic nondisjunction in the case of interchanges involving the B-type chromosome in maize // *Genetics*. – 1947. – Vol. 32. – P. 391–409.
135. Beckett J.B. Cytogenetic, genetic and plant breeding applications of B-A translocations in maize / In: *Chromosome engineering in plants: genetics, breeding, evolution*. Part A. – Amsterdam: Elsevier, 1991. – P. 493–529.
136. Birchler J.A. Chromosome manipulations in maize / In: *Chromosome engineering in plants: genetics, breeding, evolution*. Part A. – Amsterdam: Elsevier, 1991. – P. 531–559.
137. Lamb J.C., Kato A., Birchler J.A. Sequences associated with A chromosome centromeres are present throughout the maize B chromosome // *Chromosoma*. – 2005. – Vol. 113. – P. 337–349.
138. Jenkins G., Jones R.N. B chromosomes in hybrids of temperate cereals and grasses // *Cytogenetic and Genome Research*. – 2004. – Vol. 106. – P. 314–319.
139. Houben A., Shubert I. Engineered plant minichromosomes: a resurrection of B chromosomes? // *The Plant Cell*. – 2007. – Vol. 19. – P. 2323–2327.
140. Yu W., Lamb J.C., Han F., Birchler J.A. Telomere-mediated chromosomal truncation in the maize. // *PNAS USA*. – 2006. – Vol. 103. – P. 17331–17336.
141. Yu W., Han F., Gao Z., Vega J.M., Birchler J.A. Construction and behavior of engineered minichromosomes in maize // *PNAS USA*. – 2007. – Vol. 104. – P. 8924–8929.
142. Kato A., Zheng Y.Z., Auger D.L., Phelps-Durr T., Bauer M.J., Lamb J.C., Birchler J.A. Minichromosomes derived from the B chromosome of maize // *Cytogenetic and Genome Research*. – 2005. – Vol. 109. – P. 156–165.
143. Müntzing A. Chromosomal variation in the Lindström strain of wheat carrying accessory chromosomes in rye // *Hereditas*. – 1970. – Vol. 66. – P. 279–286.
144. Муратова Е.Н., Владимирова О.С. Оценка встречаемости В хромосомы ели сибирской в условиях антропогенного стресса // *Хвойные бореальной зоны*. – 2006. – № 1. – С. 114–120.

145. Муратова Е.Н., Владимірова О.С., Карпюк Т.В. Кариологічне вивчення *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr. різного походження // Цитологія. – 2004. – Т. 46, № 1. – С. 79–86.
146. Владимірова О.С., Муратова Е.Н. Кариологічні особливості ели сибірської (*Picea obovata* Ledeb.) в умовах антропогенного забруднення г. Красноярська // Екологічна генетика. – 2005. – Т.3, №1. – С. 19–23.
147. Седельнікова Т.С., Муратова Е.Н., Пименов А.В., Ефремов С.П. Кариологічні особливості болотних і суходольних популяцій *Picea obovata* в Західній Сибіри // Бот. журн. – 2004. – Т. 89, № 5. – С. 718–733.
148. Муратова Е.Н., Князева С.Г. Кариологічний огляд голосемних рослин на основі бази даних по хромосомним числам // J. of Siberian Federal Univer. Biology. – 2008. – Vol. 3, № 1. – P. 295–307.
149. Muratova E.N., Sedelnikova T.S., Pimenov A.V., Karpuk T.V., Sizikh O.A., Kvitko O.V. Karyological analysis of Larch species from Siberia and the Far East of Russia // Forest Science and Technology. – 2007. – Vol. 3, № 2. – P. 89–94.
150. Сизьх О.А., Квитко О.В., Муратова Е.Н., Тихонова І.В. Формово-різнобарвність і кариологічні особливості листяниці сибірської (*Larix sibirica* Ledeb.) юга Сибіри // Хвойні бореальної зони. – 2006. – Т. 23, № 2. – С. 202–210.
151. Квитко О.В., Муратова Е.Н., Сизьх О.А., Владимірова О.С. Числа хромосом деяких видів хвойних // Бот. журн. – 2009. – Т. 94, № 2. – С. 145–147.
152. Карпюк Т.В., Владимірова О.С., Муратова Е.Н. Кариологічний аналіз ели корейської (*Picea koraiensis* Nakai) // Вестник СВНЦ ДВО РАН. – 2005. – №4. – С. 67–77.
153. Карпюк Т.В., Муратова Е.Н., Владимірова О.С., Седельнікова Т.С. Кариологічний аналіз ели Шренка // Лесоведение. – 2009. – №1. – С. 52–58.
154. Борисов Ю.М. Процес збільшення числа і варіантів системи В-хромосом мишей *Apodemus peninsulae* в популяції гірського Алтаю за 26-літній період // Генетика. – 2008. – Т. 44, № 9. – С. 1227–1237.
155. Борисов Ю.М., Бочкарев М.Н. Разнообразие и индивидуальность вариантов системы В-хромосом у мышей *Apodemus peninsulae* // Генетика. – 2008. – Т. 44, № 12. – С. 1660–1667.

Представлено О.В. Дубровною.  
Надійшла 26.03.2010.

## ДОБАВОЧНЫЕ ИЛИ В-ХРОМОСОМЫ РАСТЕНИЙ. ПРОИСХОЖДЕНИЕ И БИОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

В.А. Кунах

Институт молекулярной биологии и генетики НАН Украины  
Украина, 03680, г. Киев, ул. Акад. Заболотного, 150  
e-mail: kunakh@imbg.org.ua

Рассмотрены современные данные о происхождении и биологическом значении В-хромосом растений, их строении и молекулярной эволюции, особенности трансмиссии, динамики и количественного полиморфизма, а также перспективы дальнейшего изучения. Проанализированы прикладные аспекты использования В-хромосом – в генетическом картировании, исследованиях организации центромеры, модуляции рекомбинационных процессов в А-геноме, диплоидизации аллополиплоидов, создании искусственных хромосом. Изложены взгляды и предположения автора о роли хромосом в адаптационных процессах растений.

**Ключевые слова:** В-хромосома, эволюция генома растений, хромосомный полиморфизм, адаптации.

## SUPERNUMERARY OR B-CHROMOSOMES IN PLANTS. ORIGIN AND BIOLOGICAL IMPLICATION

V.A. Kunakh

Institute of Molecular Biology and Genetics of Natl. Acad. of Sci. of Ukraine  
Ukraine, 03143, Kyiv, Akademika Zabolotnogo str., 150,  
e-mail: kunakh@imbg.org.ua

Current data concerning the origin and biological implication of plant B-chromosomes, their constitution and molecular evolution, details of transmission, dynamics and numerical polymorphisms as well as the prospects for further studies have been reviewed. Applied aspects for B-chromosomes use in genetic mapping, investigating into centromere arrangement, modulation of recombination events within the A genome, alopolyloid diploidization, artificial chromosome designing were analyzed. Author's views and proposals relative to B-chromosomes role in adaptation events of plants were set forth.

**Key words:** B-chromosome, plant genome evolution, chromosome polymorphism, adaptations.