



© Ю. М. Борисов

УДК 576.316.32:599.323.4

ФГБУ Институт проблем экологии
и эволюции им. А. Н. Северцова
РАН, Москва

В-ХРОМОСОМЫ И ПЛАСТИЧНОСТЬ ВИДА

ВВЕДЕНИЕ

✿ На примерах различных представителей животных и растений показана возможная роль популяционной variability количества и морфотипов В-хромосом в пластичности вида.

✿ **Ключевые слова:** вид; популяция; В-хромосомы; «мусорная» ДНК; эволюция; пластичность вида.

В настоящее время при эволюционных исследованиях особое внимание уделяется явлениям, выходящим за пределы традиционной генетической парадигмы. Парадокс избыточной ДНК для кодирования значимых элементов генома известен достаточно давно, но только в последние годы было выяснено, что большая часть так называемой «мусорной» ДНК на самом деле буквально насыщена различными регуляторными сайтами. В то время как кодирующие последовательности человека составляют 1,5 % генома, тысячи генов программируют синтез некодирующих РНК, которые регулируют экспрессию генов на многих уровнях (Свердлов, 2009). В частности, множество миРНК (малые интерферирующие РНК) и микро-РНК участвуют в регуляции генов, увеличивая или уменьшая его активность (Гвоздев, 2005). Предполагается, что генами-мишенями для этих миРНК могут служить гены, ответственные за общие механизмы адаптации (Martin et al., 2010).

Сложность механизмов регуляции генетических процессов послужила основой для современных представлений о роли «темнового» генома — совокупности всех некодирующих его элементов, которые ранее считались вспомогательными и незначительными или даже «мусорными».

Открытие этого феномена, названного «темновым» геномом, журнал «Science» в 2012 году отнес к выдающимся научным достижениям прошедшего десятилетия. Впервые термин «темновой» геном, был использован в публикации «Science» (Pennisi, 2010).

При избытке ДНК необходимой для кодирования белковых молекул в основной стабильной части А-хромосом (обычных хромосом набора) еще более загадочным представляется наличие у многих видов животных и растений, так называемого В-генома, представленного в виде добавочных или В-хромосом. Их наличие варьирует в пределах вида. Они могут быть представлены у одних его представителей и отсутствовать у других.

В-хромосомы известны у 1800 видов растений и животных (Camacho et al., 2000). Анализ встречаемости позволяет говорить, что почти у 14 % видов могут быть выявлены В-хромосомы (Camacho, 2005). Добавочные хромосомы могут быть не у всех особей популяции вида с В-хромосомами. У одних видов они могут встречаться только в некоторых популяциях вида или даже у редких особей вида, а у других видов В-хромосомы есть почти у всех особей вида.

Среди 1415 растений с В-хромосомами наибольшее число, 50 В-хромосом, выявлено у одного из видов камнеломковых двухдольных цветковых *Saxifragales* — *Pachyphgtum fittkaii*, у кукурузы *Zea mays* их число достигает 34. Среди 62 видов с В-хромосомами у насекомых *Diptera*, наибольшее их число, равное 20, встречается у *Xyloia netnorunt* (Camacho, 2005). Из 55 видов млекопитающих, имеющих В-хромосомы, 42 вида относятся к грызунам, у которых за счет быстрой смены поколений, эволюционные процессы происходят в десятки раз быстрее, чем у крупных млекопитающих. У большинства из них (27 видов из 55) число В-хромосом варьирует от 1 до 2–3.

Поступила в редакцию 15.11.2012
Принята к публикации 09.04.2013

У 10 видов их число доходит до 10 (Vujosevic, Blagojevic, 2004). Максимальные числа В-хромосом обнаружены у копытного лемминга *Dicrostonyx torquatus* (до 38 В-хромосом, это убывающий ряд мелких акроцентрических В-хромосом) пойманного на Чукотке (Чернявский, Козловский, 1980) и восточноазиатской (корейской) мыши *Apodemus (Alsomys) peninsulae* Thomas, 1906 (до 30 микро-В-хромосом) с левого берега реки Енисей в окрестностях села Берег-Таскино, что ниже по течению от г. Красноярск (Борисов и др., 2010).

У восточноазиатской мыши выявлено до 30 В-хромосом, различающихся числом и разнообразной морфологией от точечных, мелких акроцентрических до мета- и субмета-центрических В-хромосом различного размера (мелких, средних и крупных). В Сибирских популяциях у этого вида мыши можно наблюдать от 1 до 10 макро-В-хромосом и от 1 до 30 микро-В-хромосом, а также различные комбинации таких макро- и микро-В-хромосом. Размер системы В-хромосом у отдельных особей может достигать 40 % от гаплоидного набора А-хромосом. В частности, для сибирских географических популяций этого вида характерно различное число морфотипов В-хромосом, которые в совокупности образуют стабильно наследуемые популяционные системы. В популяциях мышей Сибири все особи имеют В-хромосомы, в отличие от других регионов, где часто встречаются мыши и без В-хромосом (Борисов, 1986; Борисов, Бочкарев, 2008; Борисов, 2008 б).

Вполне возможно, что наличие одиночных или систем из 10 и более В-хромосом могут иметь различное значение для популяций.

Целью настоящего обзора является попытка осмыслить значение популяционной вариабельности числа и морфотипов В-хромосом у животных и растений и оценить ее возможное влияние на пластичность вида.

ОСОБЕННОСТИ НАСЛЕДОВАНИЯ В-ХРОМОСОМ

В-хромосомы, как правило, индивидуальны и не имеют пары при мейотическом делении, что может способствовать их накоплению — аккумуляции (“drive”) в герминативных (зародышевых) клетках.

Наличие добавочных хромосом в популяции, имеющей особей с В-хромосомами, поддерживается от поколения к поколению, но частота особей с В-хромосомами может варьировать. Популяционные системы В-хромосом, выявленные у некоторых видов, также поддерживаются стабильно в череде поколений (Борисов, 1986; Гилева, 2004). При этом наследование В-хромосом, в виду их индивидуальности, не подчиняется законам Менделя, а происходит по малоизвестным законам генетики (Camacho, 2005).

Стабильность наследования определенных популяционных систем В-хромосом, по-видимому, обусловле-

на антагонистическими силами и является результатом взаимодействия процессов накопления (“drive”) В-хромосом и вредного воздействия на приспособленность носителей высоких чисел В-хромосом. По мнению Shaw (1984), драйв В-хромосом может быть ограничен специальными генами-модификаторами. О работе этих генов известно немного (Camacho, 2005).

Движущей силой сохранения и распространения В-хромосом, кроме различных механизмов драйва, может служить и селекция особей-носителей по способности давать потомство. При этом В-хромосомы не должны оказывать на А-геном значительного отрицательного воздействия, а при положительном влиянии вероятность их передачи в поколениях может возрастать.

Для индивидуальных по своей структуре (FISH проб ДНК, С- и G-окраска) В-хромосом характерно их нерасхождение при мейотических делениях, что может приводить к накоплению В-хромосом в одной из дочерних клеток, т. е. к их аккумуляции. Было показано, что у восточноазиатских мышей число В-хромосом в половых клетках выше, чем в соматических (Борисов, 2008 а). У крысовидного хомячка *Tscherskia triton* не исключена возможность их возникновения *de novo* в герминативной ткани как под влиянием внутренних, так и внешних факторов (Борисов, 2012). Об этом могут свидетельствовать редкие случаи выявления В-хромосом в различных частях ареала только у части самцов *Tscherskia triton*. Вполне вероятно, что В-хромосомы возникают у некоторых самцов этого вида *de novo* в их репродуктивной ткани, где они и представлены в 100 % клеток. В дальнейшем, в результате отрицательного влияния В-хромосом на А-геном в соматических тканях, они подвергаются элиминации в большей части клеток этих тканей (Борисов, 2012). Не исключено, что такие различия в частоте В-хромосом могут быть связаны с выполнением определенных функций В-хромосом в герминативных клетках.

Наличие или отсутствие В-хромосом, несомненно, сказывается на работе А-генома. С вариабельностью В-хромосом связаны процессы, в результате реализации которых может изменяться частота хиазм в А-хромосомах, изменяя тем самым уровень рекомбинационной изменчивости, обычно рассматриваемой как эволюционный резерв (Jones, Ress, 1982). Благодаря этим эффектам В-хромосомы служат источником генетических новшеств, и тем самым позволяют организму справляться с новыми условиями среды, не изменяя своего основного набора. Вариабельность числа и морфологии добавочных В-хромосом у ряда видов, по-видимому, способствует выживанию особи в необычных и экстремальных для нее условиях (Bouquourd, Prowman, 1966; Bouquourd et al., 1995; Кунах, 2010).

Для В-хромосом, как правило, не имеющих гомологичной пары (подобно Y-хромосоме), нет ограничений при мейотических делениях клетки, свойственных парным диплоидным А-хромосомам. За счет нейтрального

накопления в В-хромосомах мутаций и их возможных потенциальных перемещений в А-хромосомы разнообразие генома и скорость его преобразований может увеличиться, и, как следствие, при определенных условиях, *пластичность и устойчивость генома будут возрастать*.

В-хромосомы могут служить источником новых регуляторных последовательностей ДНК и даже новых генов, на начальном этапе возникающих в виде нефункциональных псевдогенов. Не исключен перенос генов из В- в А-хромосомы (Samacho, 2005).

Кроме того, в В-хромосомах найдены скопления сегментных дупликаций (копий ДНК, перенесенных с одного участка генома в другой). Известно, что в таких областях могут формироваться новые кодирующие последовательности, подверженные селективному отбору. Дополнительные копии генов способны усиливать иммунный ответ и реакцию на стрессы (Свердлов, 2009).

КОЭВОЛЮЦИЯ А- И В-ХРОМОСОМ

Оценка функционального влияния В-хромосом неоднозначна — от взглядов на В-хромосомы, как на «геномных паразитов» (Ostergren, 1945) или как на «эгоистические гены» (Dawkins, 1976), до рассмотрения их возможной адаптивной роли, особенно в неблагоприятных условиях обитания (Darlington, 1958; White, 1973; Мошкович, 1979; Jones, Ress, 1982; Plowman and Bougourd, 1994; Bougourd, Plowman, 1996; Кунах, 2010). Анализируя подобные явления у растений и животных, Хуан Камачо с коллегами (Samacho et al., 2000) на примере хромосом кузнечика *Euprepocnemis plorans* предложили неравновесную модель для коэволюции А- и В-хромосом, при которой влияние В-хромосом нейтрализуется А-геномом. Согласно этой гипотезе, эволюция В-хромосом — это непрерывный «конфликт интересов» между разными частями генома, при котором роль В-хромосом может меняться от паразитической к нейтральной и даже благоприятной (Kimura and Kayano, 1961; Ruiz-Rejon et al., 1987).

Действительно, при более широком рассмотрении В-хромосом у различных объектов, обнаружены разнообразные варианты влияния В-хромосом на А-геном (Jones, Rees, 1982; Samacho, 2005; Jones, 2012).

В-ХРОМОСОМЫ И ЭКОЛОГИЯ

Известно, что В-хромосомы у некоторых видов растений чаще встречаются в тех популяциях, которые росли в неоптимальных и особенно в стрессовых условиях и на границах ареала, в частности в городских и интродуцированных насаждениях (Владимирова, Муратова, 2005; Borisov, Muratova, 2012). Роль В-хромосом животных и растений в адаптивных процессах активно обсуждается (Darlington, 1958; White, 1973; Мошкович, 1979;

Jones, Ress, 1982; Plowman, Bougourd, 1994; Bougourd, Plowman, 1996; Борисов, 2008 б; Кунах, 2010). По-видимому, изменение частоты В-хромосом и их морфотипов у некоторых видов животных и растений может проявляться и как индикатор техногенных воздействий (Borisov, Muratova, 2012).

Обнаружено появление В-хромосом у некоторых деревьев ели (*Picea glauca* и *Picea obovata*), произрастающих в крупных промышленных центрах (города Воронеж и Красноярск). Возможно это происходит в результате геномных мутаций А-хромосом при воздействии на растительность аэропромвыбросов предприятий и влиянии выхлопных газов автомобилей (Буторина, Богданова, 2001; Владимирова, Муратова, 2005).

У сосны *Pinus sylvestris* L. В-хромосомы впервые были обнаружены у семянца одного из деревьев, произрастающих на лесостепном участке в Челябинской области в пределах радиоактивного Уральского следа. По-видимому, появление В-хромосом является следствием мутационного процесса, так как у сеянцев других деревьев с этого семенного участка были обнаружены мутантные формы хромосом (Буторина и др., 1979). Сосна относится к одной из самых чувствительных природных тест-систем на радиационное и химическое загрязнение среды.

При изучении сообществ хирономид в малых водоемах с различной степенью загрязнения биогенными веществами в популяциях пяти видов, обитающих в самом загрязненном водоеме Псковской области, в течение 1991–1997 гг. обнаружена высокая частота особей с В-хромосомами (Жиров, 1999).

У мотыля *Chironomus bolatonicus* из зоны Чернобыля в 1987–1988 годах обнаружен широкий спектр геномных и хромосомных нарушений. Впервые у данного вида обнаружены В-хромосомы (2,1 % особей) (Петрова, Михайлова, 1994).

У другого вида мотыля *Chironomus pilicornis* в популяции Оймякона («полюс холода») в экстремальных для развития личинок условиях обнаружены множественные В-хромосомы (Кикнадзе и др., 2002). Их насчитывается до нескольких десятков на одно ядро клетки слюнной железы. Частота встречаемости личинок с В-хромосомами очень высока в оймяконских популяциях (24–50 %). В этих условиях, многоядрышковая, увеличение массы центромерного гетерохроматина и появление множественных В-хромосом могут служить клеточными механизмами адаптации к суровым условиям существования личинок в зоне вечной мерзлоты. Так, многоядрышковая способна обеспечить синтез большого количества рибосомной РНК, необходимой для белковых синтезов, протекающих в условиях низких температур с малой эффективностью (Кикнадзе и др., 2002).

Мало известно о популяционной динамике В-хромосом. Качворяном с соавторами (Качворян и др., 1996) установлено, что за 20 лет в популяции мошек *Cnetha zakhariens* из ущелья Азат (Армения, пос. Гарни)

доля особей с В-хромосомами увеличилась в 2,5 раза (от 10,8 % в 1972 году до 26,8 % в 1992 году). В 1992 году в основном выросло число особей с двумя В-хромосомами (было в 1972 году около 2 % и стало 22 %). При изучении кариотипа широко распространенного вида мошек *Odagmia ornate Rubz.* (окрестности Ст. Петергофа) оказалось, что за 20 лет доля особей с В-хромосомой увеличилась вдвое (с 20,7 % до 40,9 %). Подобное увеличение описано и для жука рода *Diabrotica* (Smith, 1956). Авторы связывают такие эффекты с изменением экологической обстановки в местах обитания насекомых.

При комплексном обследовании популяции красной полевки из окрестностей поселка Артыбаш, попадающей в зону рассеивания токсических компонентов ракетного топлива над территорией Телецкого озера (Горный Алтай), было выявлено, что показатели крови у этих животных соизмеримы с таковыми из зоны Чернобыльской аварии. Для всех обследованных полевков было характерно хроническое воспаление бронхов, поражение печени выявлено у 83 % животных, а хроническое воспаление почек у 66,6 %. Отмечен высокий показатель (10,2 %) гибели животных, а также нарушение процесса сперматогенеза (Москвитина и др., 2006).

Здесь же в окрестностях поселка Артыбаш за 22 года наблюдений с 1980 по 2002 годы у восточноазиатской мыши обнаружен трехкратный рост среднего числа дуплексов В-хромосом. В последующие годы это высокое число В-хромосом в популяции сохранилось. Подобной динамики роста числа В-хромосом в других популяциях восточноазиатской мыши не обнаружено (Борисов, 2008 б).

Добавочные хромосомы достаточно разнородны по своему происхождению, структуре и механизмам наследования, а также по их роли в процессах адаптации некоторых видов. Поэтому результаты их влияния на представителей различных видов могут значительно отличаться.

В частности, у европейских мышей *Sylvaemus flavicollis* не было обнаружено влияния экологических факторов на частоту в популяции особей с В-хромосомами (Zima et al., 1999; Wojcik et al., 2004). По нашим данным, желтогорлые мыши *S. flavicollis* из окрестностей г. Дзержинска, значительно загрязненного выбросами химического производства, и из Брагинского района (д. Вялье), расположенного в 16 км от Чернобыльской зоны в Беларуси не имели В-хромосом. У желтогорлых мышей в других обследованных пунктах из центральной части ареала (западные районы Восточной Европы) частота встречаемости особей с В-хромосомами очень низка (1 % и ниже) и, вероятно, не зависит от экологических условий мест обитания (Борисов и др., 2011). С другой стороны, при изучении мотыля *Chironomus bolatonicus* в 1987–1988 гг. из зоны Чернобыля выявлен широкий диапазон геномных и хромосомных нарушений. Впервые

у данного вида были обнаружены В-хромосомы (2,1 % особей) (Петрова, Михайлова, 1994). При цитогенетическом мониторинге природных популяций растений района Чернобыля у ряда видов впервые обнаружены В-хромосомы, а у *Centaurea scabiosa L.* отмечено повышенное содержание В-хромосом (Дмитриева и др., 1999). Известных данных по этому региону пока недостаточно, чтобы достоверно говорить о появлении В-хромосом у животных и растений под влиянием радиационного воздействия.

В-ХРОМОСОМЫ И ПЛАСТИЧНОСТЬ ВИДА

Популяционным исследованиям широкоареальных видов с В-хромосомами пока не уделяется достаточно внимания. Ряд работ проведенных с такими видами по оценке изменчивости как частоты особей с В-хромосомами, так и по изменчивости среднего числа В-хромосом в популяции свидетельствуют о возможности влияния В-хромосом на пластичность вида.

В частности, лук-резун *A. schoenoprasum*, который распространяется даже в Арктику до 750 с.ш. (Новая Земля), может нести в этих условиях до 20 В-хромосом в одной клетке. Отмеченная для *A. schoenoprasum* высокая экологическая пластичность вида сопровождается повышенной частотой встречаемости В-хромосом и повышенным их количеством у этого вида растений (Bougourd, Prowman, 1966).

В полиморфных по В-хромосомам популяциях кукурузы, из Северной Аргентины была выявлена положительная и статистически достоверная корреляция среднего количества В-хромосом с высотой произрастания растения (Ricci, Silva, 2007).

Частота растений с В-хромосомами в природных популяциях, как правило, невысокая, но она возрастает при неблагоприятных условиях выращивания. Дополнительные хромосомы чаще оказываются у растений, растущих в экстремальных условиях. Считается, что В-хромосомы могут повышать адаптивный потенциал растений. Формы, имеющие их, более устойчивы, например, к засухе и низким температурам (Мошкович, 1979).

Среди почти 20 видов мышей *Apodemus (Sylvaemus)* у 6 видов выявлены В-хромосомы. Среди них наиболее широкий ареал имеют два вида со значительной популяционной вариабельностью В-хромосом. В первую очередь, это восточноазиатская мышь *A. peninsulae* с ее огромным ареалом в восточной части Палеарктики. Ареал другого вида мыши — желтогорлой *S. flavicollis* занимает значительную часть Европы и доходит до бассейна реки Волга в Восточной Европе. У этого вида выявлена популяционная изменчивость, в основном по 1–3 мелким акроцентрическим В-хромосомам и происхождение их, вероятнее всего, связано с дупликацией мелких акроцентрических аутосом и их гетерохроматизацией. Среди мышей *Apodemus*

(*Sylvaemus*) есть еще третий широкоареальный вид — полевая мышь *A. agrarius* (которая обитает на Дальнем Востоке и на территории от Байкала до Центральной Европы), но у этого вида только у редких особей была выявлена очень мелкая акроцентрическая В-хромосома (Картавцева, 2002). Пластичность видов даже в пределах одного рода, вероятно, могут обеспечивать, различные механизмы, сопряженные с молекулярной и генетической изменчивостью. Более того, происхождение, структура ДНК и количество В-хромосом у этих трех видов совершенно различны (Rubtsov et al., 2004).

Максимальный размах популяционной изменчивости В-хромосом отмечен у *A. peninsulae* на территории Сибири, где в экстремальных для вида условиях обитания число В-хромосом варьирует от 1 до 30 (Борисов и др., 2010). В более благоприятных местах ее обитания в Приморье, Корее и Китае варьирование чисел и морфотипов В-хромосом значительно меньше. В Приморье и Хабаровском крае часто (до 25 %) встречаются мыши и без В-хромосом. У мышей Дальнего Востока их вариабельность только у редких особей достигает значений 0–6 (Картавцева, 2002).

У восточноазиатской мыши Сибири происхождение В-хромосом, по-видимому, связано с изменениями в центромерных и прицентромерных районах А-хромосом и с дупликациями этих участков в виде микро-В-хромосом (Рубцов и др., 2009). Прицентромерные районы наиболее чувствительны к воздействию ионизирующего облучения, химических мутагенов, пестицидов и других загрязнителей и неблагоприятных факторов окружающей среды. Возможно, поэтому именно в таких местах с неблагоприятными факторами обитания у некоторых видов животных и растений чаще встречаются особи с В-хромосомами.

МНОЖЕСТВО МИКРО-В-ХРОМОСОМ У ВОСТОЧНОАЗИАТСКОЙ МЫШИ В МЕСТАХ РАДИАЦИОННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ ПОЙМЫ РЕКИ ЕНИСЕЙ

В среднем течении реки Енисей, в 85–300 км ниже по течению от г. Железногорска с его ядерно-химическим производством, в местах радиационного загрязнения поймы реки Енисей (Bolsunovsky, Vondareva, 2007) была обнаружена уникальная по кариотипу популяция восточноазиатских мышей. У мышей из этой популяции на протяжении 200 км левобережья реки Енисей были выявлены только микро-В-хромосомы, число которых варьировало от 12 до 30 (Борисов и др., 2010) (рис. 1). Множество микро-В-хромосом у мышей в местах радиационного загрязнения поймы реки Енисей, по-видимому, указывает на активизацию процессов образования новых микро-В-хромосом, что может быть связано с увеличением числа горячих точек разрывов в прицентромерных участках А-хромосом (Рубцов и др., 2009). В одной из популяций мышей

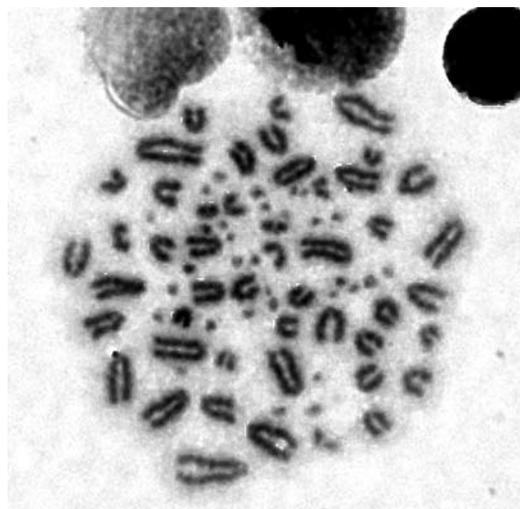


Рис. 1. Метафазная пластинка с 30 микро-В-хромосомами у мыши *Apodemus peninsulae* с левобережья реки Енисей ($2n = 48 + 30B$)

Восточной Сибири выявлена вариабельность микро-В-хромосом в различные годы. Более того, обнаружено их появление у особей с макро-В-хромосомами в популяции Горного Алтая, где ранее такие микро-В-хромосомы не были отмечены (Борисов, 2008 б).

ДНК А- И В-ХРОМОСОМ ВОСТОЧНОАЗИАТСКОЙ МЫШИ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ В-ХРОМОСОМ

При исследовании молекулярной организации В-хромосом восточноазиатской мыши с помощью флуоресцентной гибридизации проб ДНК *in situ* было обнаружено, что ДНК прицентромерных районов В-хромосом сибирских особей, гомологична ДНК прицентромерных районов аутосом.

Это позволяет предположить, что первым этапом формирования В-хромосом у восточноазиатских мышей Сибири является процесс, связанный с инвертированной дупликацией прицентромерного участка А-хромосом, подобно хорошо изученному механизму возникновения малых сверхчисленных маркерных хромосом человека. Последующая реорганизация микро-В-хромосом в макро-В-хромосомы, по-видимому, включает амплификацию ДНК и дополнительные структурные перестройки (Рубцов и др., 2009).

Полученные к настоящему времени данные указывают, что вслед за появлением *de novo* микро-В-хромосомы в результате мутации в прицентромерном гетерохроматическом участке происходит интенсивная амплификация различных последовательностей ДНК, приводящая к значительному увеличению размеров В-хромосомы. Возможно, имеет место амплификация последовательностей, которые уже находились в составе микро-В-хромосомы в небольшом числе копий. Нельзя исключить и вставку — инсерцию в микро-В-хромосому новых фрагментов ДНК с последующей их амплифика-

цией. В любом из этих вариантов происходит независимая эволюция ДНК плеч В-хромосом до определенного их критического размера (Рубцов и др., 2009).

ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ДНК В-ХРОМОСОМ ВОСТОЧНОАЗИАТСКОЙ МЫШИ

Исследования В-хромосом восточноазиатских мышей методами рутинного и NO-, G-, C-окрашивания хромосом и с помощью флуоресцентной гибридизации проб ДНК *in situ* (FISH) выявили их индивидуальную изменчивость по размерам, локализации и присутствию в них ДНК, в том числе ядрышкообразующих районов (ЯОР) хромосом (кластеров рибосомных генов, или генов, кодирующих рибосомную РНК). Особо важная для работы организма рибосомальная ДНК была выявлена в теломерных и интеркалярных районах одного или обоих плеч 17 В-хромосом 24 исследованных животных Сибири и Дальнего Востока (рис. 2). В некоторых макро-В-хромосомах выявлены кластеры рибосомных генов. Среди них удалось выявить В-хромосомы с активными ЯО-районами (Rubtsov et al., 2004). Как известно, эти районы являются своеобразными клеточными сенсорами и поэтому многие реакции в ответ на внутренние и внешние факторы затрагивают их в первую очередь. В целом большой фактический материал свидетельствует, что избыточная или «темновая» ДНК играет огромную роль в регуляции работы кодирующих генов (Pennisi, 2010; Свердлов, 2009).

Помимо этих различий районы плеч В-хромосом отличаются по входящей в их состав ДНК. Особый интерес представляет выявление ранее неизвестных повторяющихся последовательностей в слабо конденсированных районах В-хромосом, которые не удалось выявить в составе хромосом основного набора. Эти последовательности характерны только для В-хромосом мышей сибирских популяций. Слабо конденсированные районы В-хромосом отличаются по составу ДНК от других районов А- и В-хромосом (Rubtsov et al., 2004).

До настоящего времени районы обогащения ДНК, гомологичной ДНК слабо конденсированных районов, не были выявлены в нормально конденсированных в митозе хромосомах. Вопрос о присутствии и распределении в А-хромосомах ДНК, гомологичной ДНК слабо конденсированных районов В-хромосом, остается открытым. Ни в одном из слабо конденсированных районов не было выявлено последовательностей, гомологичных рДНК. Не было выявлено ни одного случая локализации ЯО-районов рДНК в микро-В-хромосомах. В нормально конденсированных районах плеч В-хромосом были выявлены участки, обогащенные различными повторенными последовательностями ДНК, гомологичными либо ДНК плеч В-хромосомы, либо ДНК прицентромерных районов аутосом, либо последовательностями ДНК, которые не входили в со-

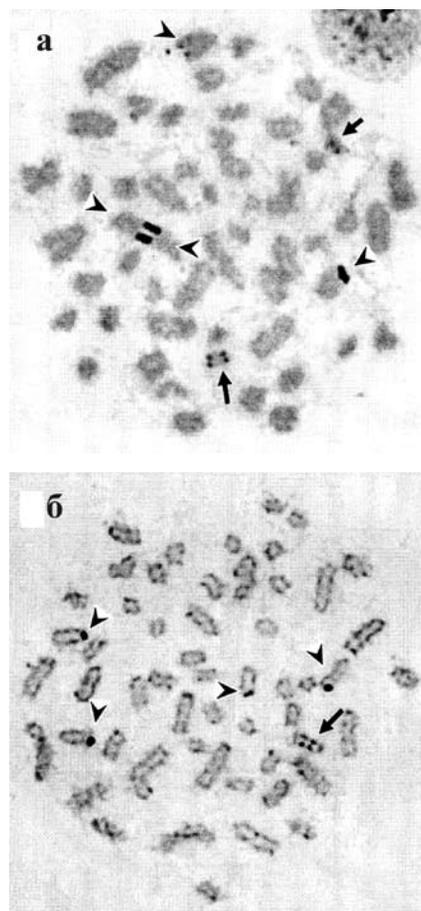


Рис. 2. Кластеры ЯО-районов с активными рибосомными генами на теломерах А-хромосом (головки стрелок) и на В-хромосомах (стрелки) мыши *Apodemus peninsulae* с Дальнего Востока (а) и Горного Алтая (б) (Rubtsov et al., 2004).

став ни одной из полученных к настоящему времени ДНК-проб (Rubtsov et al., 2004).

За последнее десятилетие выяснилось, что повторяющиеся последовательности ДНК — это не бессмысленный набор ДНК. Такая ДНК является хранилищем информации об эволюции и источнике факторов, влияющих на функционирование генома (Свердлов, 2009; Viemont, 2006).

ПОПУЛЯЦИОННОЕ МНОГООБРАЗИЕ И УСТОЙЧИВОСТЬ СИСТЕМ В-ХРОМОСОМ ВОСТОЧНОАЗИАТСКОЙ МЫШИ

Как правило, у восточноазиатской мыши в сибирских популяциях В-хромосомы представлены комбинацией, различного числа и размерности двуплечих В-хромосом (1–10) и точечных микро-В-хромосом (1–30). Реже среди В-хромосом присутствуют мелкие акроцентрические В-хромосомы (1–3) (Борисов, Бочкарев, 2008). В целом для них характерна индивидуальность вариантов таких комбинаций по составу морфотипов В-хромосом

и тем более по составу ДНК (Борисов, 1986; Борисов, Бочкарев, 2008; Rubtsov et al., 2004).

Следует отметить, что в каждой из изученных географических популяций Сибири этого вида мыши поддерживается определенное критическое число макро-В-хромосом и со временем оно, как правило, не изменяется (Бекасова, Воронцов, 1975; Борисов, 1986; Картавцева, 2002; Борисов, Бочкарев, 2008; Борисов и др., 2010, 2012). Было показано, что система макро- и микро-В-хромосом в популяциях восточноазиатской мыши Сибири поддерживается стабильно и является интегрирующим и дифференцирующим признаком географических популяций (Борисов, 1986). Стабильность популяционных систем В-хромосом восточноазиатской мыши во времени, позволила сделать вывод о интегрирующем и дифференцирующем признаке сибирских популяций (Борисов, 1986).

Устойчивость полиморфных вариантов системы В-хромосом, по-видимому, обусловлена антагонистическими силами и является результатом взаимодействия процессов накопления В-хромосом и вредного воздействия большого числа В-хромосом (в геноме) на приспособленность носителей этих хромосом, в том случае, когда число В-хромосом становится выше критического для популяции.

В частности, показано, что система В-хромосом леммингов *Dicrostonyx torquatus* хорошо сбалансирована и весьма устойчива и, по-видимому, находится под достаточно жестким генетическим контролем (Гилева, 2004). В этой работе при обследовании лабораторной популяции обнаружена отрицательная связь, между количеством В-хромосом в геноме и размерами тела и черепа. При такой зависимости обнаруженный у самок драйв В-хромосом может быть нейтрализован, и поэтому распространение добавочных хромосом в природной популяции копытного лемминга становится ограниченным. Снижение размеров тела и черепа, наблюдающееся у носителей большого количества В-хромосом, может иметь отрицательное селективное значение в условиях Крайнего Севера.

На фоне стабильности популяционных систем В-хромосом *A. peninsulae* в многочисленных изученных пунктах, в популяции Горного Алтая был обнаружен процесс многократного роста числа В-хромосом (Борисов и др., 2007; Борисов, 2008 б).

ДВУХФАЗНОСТЬ ПРОЦЕССА ДИНАМИКИ РОСТА ЧИСЛА И МОРФОТИПОВ В-ХРОМОСОМ У МЫШИ *A. PENINSULAE* ГОРНОГО АЛТАЯ

В результате многолетних популяционных исследований мышей *A. peninsulae* на территории Горного Алтая (окрестности поселка Артыбаш на северном берегу Телецкого озера) было *открыто новое микроэволюционное явление*: взрывная эволюция В-

хромосом. В этом процессе выделяются две основные фазы:

1. Взрывной многократный рост среднего числа двуплечих макро-В-хромосом (хВ) в 1980—2002 годы.
2. Стабилизация среднего числа В-хромосом на новом высоком уровне и появлением микро-В-хромосом в 2002—2008 годы (рис. 3).

Обнаруженная двухфазность процесса динамики роста числа и морфотипов В-хромосом у восточноазиатской мыши Горного Алтая, по-видимому, свидетельствует о процессе адаптации популяции к новым условиям обитания, после воздействия фактора, период действия которого совпадает с периодом наблюдаемого явления.

В 2002, 2006 годах на фазе стабильности нового высокого уровня средних чисел В-хромосом у этого вида мыши выявлены, ранее не наблюдаемые в популяции восточноазиатской мыши с побережья Телецкого озера, микро-В-хромосомы (рис. 3) (Борисов, 2008 б).

Следует отметить, что в этой популяции, начиная с 1980 года по 1990 год, увеличивалось число макро-В-хромосом. По частоте все три класса макро-В-хромосом в период 1980 по 2002 год имели нормальное распределение. Редкие микро-В-хромосомы (наряду с макро-) мы впервые обнаружили только в 2002 г., когда среднее число В-хромосом стабилизировалось на уровне 6.5. В последующие годы (2006 и 2008) при практически стабильном среднем числе В-хромосом (6.5 и 7.1 соответственно), рост числа микро-В-хромосом продолжался (рис. 3) (Борисов, 2008; Borisov, Muratova, 2010).

Согласно современным представлениям, процессы возникновения микро-В-хромосом восточноазиатской мыши, так же как и мСМХ человека, сопряжены с уве-

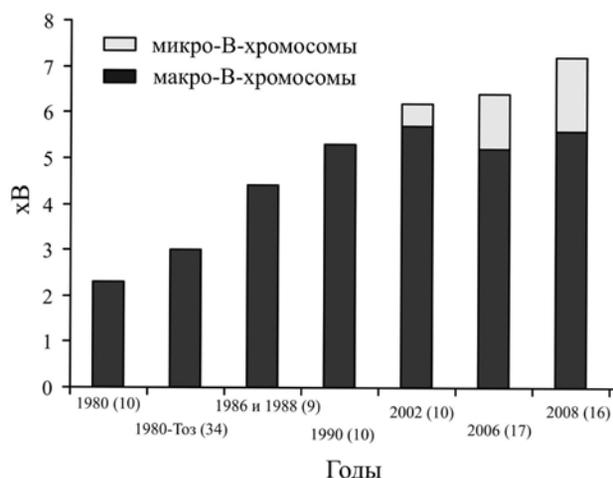


Рис. 3. Диаграмма роста числа макро-В-хромосом и появления микро-В-хромосом в популяции мыши *Apodemus peninsulae* на северном побережье Телецкого озера (Горный Алтай). xВ — среднее число В-хромосом в популяции (ось ординат). Годы и в скобках количество изученных мышей (ось абсцисс)



Рис. 4. 10 макро-В-хромосом на метафазной пластинке мыши *Apodemus peninsulae* из окрестностей поселка Артыбаш (Горный Алтай) отловленной в 2002 году

личением частоты хромосомных разрывов в соответствующих горячих точках хромосом (Рубцов и др., 2009). Как известно, у восточноазиатских мышей, обитающих на территории Сибири, ДНК В-хромосом гомологична ДНК прицентромерных районов А-хромосом (Rubtsov et al., 2004). По-видимому, появление мелких В-хромосом в 2002 году и рост их числа в 2006 году, а также наличие их в 2008 году связано с возможным увеличением частоты хромосомных перестроек в горячих точках прицентромерного гетерохроматина аутосом восточноазиатской мыши за счет активизации факторов мутационного воздействия, природа которых не всегда может быть определена (Рубцов и др., 2009).

Среди 123 мышей с побережья Телецкого озера мы не обнаружили особей с числом В-хромосом выше, чем 10 (рис. 4). Вероятно, наличие 10 В-хромосом для мышей этого вида на побережье Телецкого озера является критическим числом и, по-видимому, превышение его регулируется отбором.

Ранее, в 1980 году, при изучении 34 восточноазиатских мышей на побережье Телецкого озера (Республика Алтай) у них были обнаружены в основном только 2–4 макро-В-хромосомы (рис. 3 и 5). При последующих анализах этой популяции на протяжении 22 лет (1980–2002 годы) у мышей был выявлен рост числа макро-В-хромосом и появление после 2002 года ранее не известных для этой популяции микро-В-хромосом. По-видимому, появление в геноме у мышей этой популяции микро-В-хромосом, связано с их формированием *de novo* в клетках генеративной ткани, в результате происходящих в них (этих клетках) мутационных процессов.

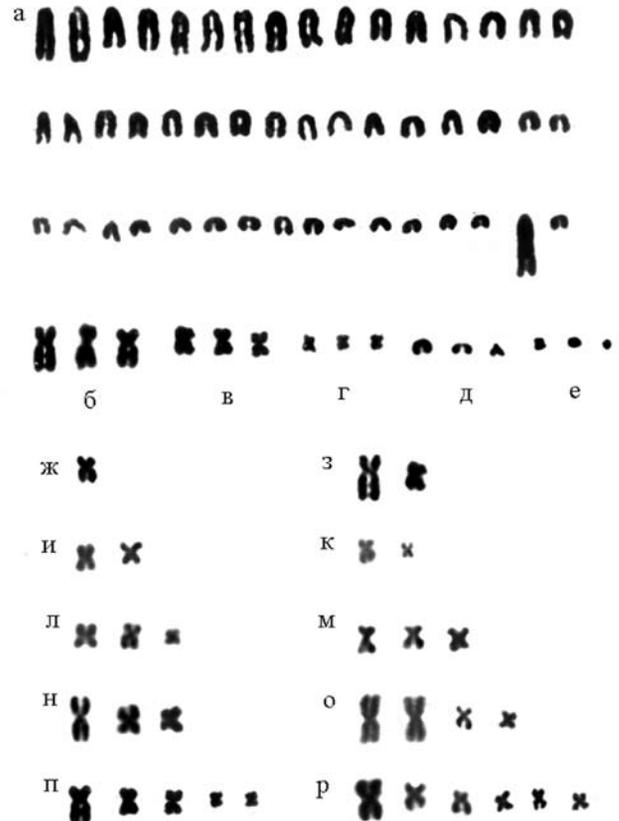


Рис. 5. 48 акроцентрических хромосом А-набора мыши *Apodemus peninsulae* (а), три варианта каждого из 5 классов В-хромосом (б-е), 10 индивидуальных вариантов системы В-хромосом мышей 1980 года из популяции побережья Телецкого озера (ж-р)

Именно в этих клетках была отмечена аккумуляция микро-В-хромосом (Борисов, 2008 а).

Очень трудно вычлнить единственный фактор, послуживший пусковым механизмом геномных мутаций В-хромосом восточноазиатской мыши Горного Алтая. Во всяком случае его проявление должно совпадать с периодом взрывной эволюции числа В-хромосом (1980–2008 годы) (рис. 3).

Причин, вызывающих мутации в прицентромерных гетерохроматических участках А-хромосом, может быть много: инфекции и неблагоприятные условия внешней среды, в том числе мутагенное действие техногенных загрязнений. Вирусная инфекция возможна, но маловероятна. О возможной вирусной природе подобного фактора в этом регионе ничего не известно. Природно-климатические условия Телецкого озера благоприятны для обитания этого вида, и значительно не менялись в последние годы. Возможное влияние миграционных процессов на такую изменчивость кариотипа мышей, по нашему мнению, маловероятно.

Следует отметить, что регион Горного Алтая и в частности Телецкого озера более 30 лет является районом

падения (РП-326, 327) вторых ступеней ракет с остатками компонентов ракетного топлива, в том числе и гептила (Панин, Перова, 2006). Влияние этого сильнейшего токсического вещества на живую природу региона остается неизученным (Москвитина и др., 2006).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В этой небольшой сводке из множества известных данных по В-хромосомам автор постарался заинтересовать читателя проблемами происхождения и существования этих не Менделевских единиц наследования и попытался показать популяционное многообразие таких специализированных структур клетки, как В-хромосомы. Структурное разнообразие В-хромосом, их изменчивость в пространстве и во времени, а также различные пути их формирования у разных видов и даже в разных популяциях одного вида требует изучения этих элементов кариотипа, на уровне отдельных популяций. При этом результаты и обобщения, вытекающие из анализа отдельной популяции конкретного вида, должны быть с осторожностью экстраполированы не только на другие виды, но и на другие популяции того же вида. Тем не менее накопленные данные позволяют говорить о взаимовлиянии А- и В-геномов и дают возможность рассматривать в определенных ситуациях зависимость развития В-генома (=морфотипов В-хромосом и частоты встречаемости особей с этими хромосомами) с условиями окружающей среды. Динамика В-хромосом в природных популяциях изучена недостаточно. По-видимому, В-хромосомам присущи свои, специфические эволюционные пути, которые в большинстве случаев плохо понятны.

Множество вопросов, которые сегодня, спустя более 100 лет после открытия В-хромосом, все еще стоят перед генетиками можно свести к основным: какова природа В-хромосом; на чем основываются механизмы их наследования; каковы их неспецифические экзо- и эндофенотипические эффекты; откуда происходят В-хромосомы; какова динамика полиморфизма по В-хромосомам; какова их эволюционная судьба.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бекасова Т.С., Воронцов Н.Н., 1975. Популяционный хромосомный полиморфизм у азиатских лесных мышей *Apodemus peninsulae* // Генетика. Т. 11. № 2. С. 89–94.
2. Беляев Д.К., Волобуев В.Т., Раджабли С.И., Трут Л.Н., 1974. Полиморфизм и мозаицизм по добавочным хромосомам у серебристо-черных лисиц // Генетика. Т. 10. № 2. С. 58–67.
3. Буторина А.К., Мурая Л.С., Исаков Ю.Н., 1979. Спонтанный мутагенез у сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.). Первый случай обнаружения мутанта с кольцевой и добавочной хромосомами // ДАН СССР. Т. 284. № 4. С. 977–979.
4. Буторина А.К., Богданова Е.В. Адаптивное значение и возможное происхождение В-хромосом у ели колючей // Цитология. 2001. Т. 43. № 8. С. 809–814.
5. Борисов Ю.М., 1986. Система В-хромосом восточноазиатской мыши как интегрирующий и дифференцирующий признак популяций // Доклады АН СССР. Т. 288. № 3. С. 720–724.
6. Борисов Ю.М., 1990. Цитогенетическая дифференциация популяций восточноазиатской мыши в Восточной Сибири // Генетика. Т. 26. № 10. С. 1828–1839.
7. Борисов Ю.М., Бочкарев М.Н., Карамышева Т.В. и др., 2007. Феномен увеличения числа В-хромосом у восточноазиатских мышей *Apodemus peninsulae* (Mammalia, Rodentia) в популяции Горного Алтая // Доклады РАН. Т. 412. № 1. С. 126–128.
8. Борисов Ю.М., 2008. Процесс увеличения числа и вариантов системы В-хромосом мышей *Apodemus peninsulae* в популяции Горного Алтая за 26 летний период // Генетика. Т. 44. № 9. С. 1227–1237.
9. Борисов Ю.М., Афанасьев А.Г., Лебедев Т.Т., Бочкарев М.Н., 2010. Множество микро-В-хромосом в сибирской популяции мышей *Apodemus peninsulae* ($2n = 48 + 12 - 30$ В-хромосом) // Генетика. Т. 46. № 6. С. 798–804.
10. Борисов Ю.М., Задыра С.В., Сафронова Л.Д. и др., 2011. В-хромосомы желтогорлой мыши *Sylvaemus (Apodemus) flavicollis* в Восточной Европе // Факторы экспериментальной эволюции организмов. Т. 10. Киев-Логос. С. 25–28. ISSN 2219–3782.
11. Борисов Ю.М., Шефтель Б.И., Сафронова Л.Д., Александров Д.Ю., 2012. Устойчивость популяционных систем В-хромосом восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* Прибайкалья и Северной Монголии // Генетика. Т. 48. № 10. С. 1189–1198.
12. Владимиров О.С. и Муратова Е.Н., 2005. Кариологические особенности ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в условиях антропогенного загрязнения г. Красноярска // Экологическая генетика. Т. 3. № 1. С. 18–23.
13. Гвоздев В.А., 2005. Мир малых некодирующих РНК и регуляция активности генов // Соросовский образовательный журнал. Т. 9. С. 2–9.
14. Гилева Э.А., 2004. Система В-хромосом у копытных леммингов *Dicrostonyx torquatus* Pall., 1779 из природных и лабораторных популяций // Генетика. Т. 40. № 12. С. 1686–1694.
15. Дмитриева С.А., Парфенов В.И., Давидчик Т.О., 1999. Цитогенетический мониторинг природных популяций растений в связи с воздействием выбросов Чернобыльской катастрофы // Цитология. Т. 41. № 12. С. 1062–1063.
16. Жиров С.В., 1999. Дополнительные хромосомы (В-хромосомы) в кариотипах некоторых видов хи-

- рономид из Псковской области // Цитология. Т. 41. № 1. С. 91–95.
17. Картавцева И.В. Кариосистематика лесных и полевых мышей (Rodentia, Muridae). Владивосток. Дальнаука. 2002. 142 с.
 18. Качворян Э.А., Чубарева Л.А., Петрова Н.А., Муромян Л.С., 1996. Изменение частот В-хромосом у синантропных видов кровососущих мошек (Diptera, Simuliidae) // Генетика. Т. 32. № 5. С. 637–640.
 19. Кикнадзе И.И., Истомина А.Г., Салова Т.А., 2002. Функциональная морфология политенных хромосом хируномиды *Chironomus pilicornis* F. из водоемов криолитозоны // Цитология. Т. 44. № 1. С. 89–95.
 20. Кунах В.А., 2010. Додаткові або В-хромосоми рослин. Походження і біологічне значення // «Вісник Укр. тов-ва генетиків і селекціонерів». Т. 8. № 1. С. 99–139.
 21. Москвитина Н.С., Кохонов Е.В., Падеров Ю.М., Состояние популяций животных (красная полевка, *Clethrionomys rutilus*, Pall.) как показатель загрязнения среды некоторых районов Горного Алтая // Томск. Популяционная экология животных. Материалы Международной конференции «Проблемы популяционной экологии животных». 2006. С. 319–321.
 22. Мошкович А.М., 1979. Добавочные хромосомы покрытосеменных растений. Кишинев: Штиинца. 163 с.
 23. Панин Л.Е., Перова А.Ю., 2006. Медико-социальные и экологические проблемы использования ракет на жидком топливе (гептил) // Бюллетень СО РАМН. Т. 119. № 1. С. 124–131.
 24. Петрова Н.А., Михайлова П.А., 1994. Геномные, хромосомные, хроматидные и хромонемные нарушения у *Chironomus bolatonicus* (Diptera) из зоны Чернобыля // Генетика. Т. 30 (приложение). С. 120–121.
 25. Рубцов Н.Б., Борисов Ю.М., Карамышева Т.В., Бочкарев М.Н., 2009. Механизмы возникновения и эволюции В-хромосом у восточноазиатских лесных мышей (*Apodemus peninsulae*) // Генетика. 2009. Т. 45. № 4. С. 445–455.
 26. Свердлов Е.Д., 2009. Взгляд на жизнь через окно генома в 3 т. Т. 1: Очерки структурной молекулярной генетики // М.: Наука, 525 с.
 27. Чернявский Ф.Б., Козловский А.И., 1980. Видовой статус и история копытных леммингов (Dicrostony, Rodentia) острова Врангеля // Зоолог. журн. Т. LTX. Вып. 2. С. 266–272.
 28. Biémont C, Vieira C., 2006. Junk DNA as an evolutionary force // Nature. Vol. 443(7111). p. 521–524.
 29. Bougourd S.M., Prowman A.B., 1996. The inheritance of B chromosome in *Allium schoenoprasum* L. // Chrom. Res. Vol. 4. P. 151–158.
 30. Bolsunovsky A. and Bondareva L., 2007. Actinides and other radionuclides in sediments and submerged plants of the Yenisei River // J. Alloy. Compd. Vol. 444–445. P. 495–499.
 31. Bougourd S.M., Jones R.N., 1997. B chromosome: a physiological enigma // New Physiologist. Vol. 137. P. 43–54.
 32. Bougourd S.M., Prowman A.B., 1966. The inheritance of B chromosome in *Allium schoenoprasum* L. // Chrom. Res. Vol. 4. P. 151–158.
 33. Borisov Yu.M., Muratova E.N., 2010. Population Mobility of Animal and Plant B-Chromosomes in Regions Subject to Technogenic Impact // Journal of Siberian Federal University. Biology. Vol. 2(3). P. 146–158.
 34. Camacho J.P.M., Sharbel T.F., Beukeboom L.W., 2000. B chromosome evolution // Phil. Trans. R. Soc. Lond. Vol. 355. P. 163–178.
 35. Camacho J.P.M., 2005. B-chromosomes // The Evolution of the Genome edited by T.R. Gregory. P. 223–285.
 36. Darlington C.D., 1958. Evolution of Genetic Systems. Edinburgh and London: Oliver and Boyd.
 37. Dawkins R., 1976. The Selfish Gene. Oxford: Oxford University Press.
 38. Hayata I., 1973. Chromosomal polymorphism caused by supernumerary chromosomes in the field mouse, *Apodemus giliacus* // Chromosoma. Vol. 42. N 4. P. 403–414.
 39. Jones R.N., Rees H., 1982. B chromosomes. London: Academic Press.
 40. Jones R.N., 2012. B chromosomes in plants // Plant Biosystems, Vol. 146. N 3. P. 727–737.
 41. Kimura M., Kayano H., 1961. The maintenance of supernumerary chromosomes in wild populations of *Lilium callosum* by preferential segregation // Genetics. Vol. 46. P. 1699–1712.
 42. Kolomiets O.L., Borbiev T.E., Safronova L.D. et al., 1988. Synaptonemal complex analysis of B-chromosome behavior in meiotic prophase I in the East-Asiatic mouse *Apodemus peninsulae* (Muridae, Rodentia) // Cytogenet. Cell. Genet. T. 48(3). P. 183–187.
 43. Martin R.C., Liu P., Goloviznina N.A., Nonogaki H., 2010. MicroRNA, seeds, and Darwin?: diverse function of miRNA in seed biology and plant responses to stress // Journal of Experimental Botany. Vol. 61. P. 2229–2234.
 44. Ostergren, G., 1945. Parasitic nature of extra fragment chromosomes // Bot. Notiser. 2. P. 157–163.
 45. Pennisi E., 2010. Shining a light on the genomes 'dark matter' // Science. Vol. 330(6011). P. 1614.
 46. Ricci G.L., Silva N., Pagliarini M.S., Scapim C.A., 2007. B chromosomes in popcorn (*Zea mays* L.) // Genet. Mol. Res. Vol. 6(1). P. 137–143.
 47. Prowman A.B., Bougourd S.M., 1994. Selectively advantageous effects of B chromosomes on germination behavior in *Allium schoenoprasum* L. // Heredity. Vol. 72. P. 587–593.
 48. Rubtsov N.B., Karamysheva T.V., Andreenkova O.V., et al., 2004. Comparative analysis of micro and macro

- B chromosomes of Korean field mouse *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Murinae) performed by chromosome microdissection and FISH // Cytogenet Genome Res. 2004. Vol. 106. P. 289–294.
49. Ruiz-Rejon, M., Ruiz-Rejon, C., Oliver, J.L. 1987. La evolución de los cromosomas B: existen cromosomas egoístas? // Investigación y Ciencia. Vol. 133. P. 92–101.
50. Shaw M. W., 1984. The population genetics of the B-chromosome polymorphism of *Myrmeleotettix maculatus* (Orthoptera: Acrididae) // Biol. J. Linn. Soc. Vol. 23. P. 77–100.
51. Shaw M. W., Hewitt G. M., 1985. The genetic control of meiotic drive acting on the B chromosome of *Myrmeleotettix maculatus* (Orthoptera: Acrididae) // Heredity. Vol. 54. P. 259–268.
52. Smith S. G., 1956. The status of supernumerary chromosomes in *Diabrotica* after a lapse of fifty years // J. Hered. Vol. 47(4). P. 157–164.
53. Vujosevic M., Blagojevic J., 2004. B-chromosomes in populations of mammals // Cytogenet. Genome Res. Vol. 106. P. 247–256.
54. White M. J. D., 1973. Animal cytology and evolution, 3rd edn. London: Cambridge University Press.
55. Wojcik J. M., Wojcik A. M., Macholan M. et al., 2004. The mammalian model for population studies of B chromosomes: the wood mouse (*Apodemus*) // Cytogenet Genome Res. Vol. 106. P. 264–270.
56. Zima J., Jeradi L. A., Allegra F., Sartoretti A. et al., 1999. Frequencies of B chromosomes in *Apodemus flavicollis* are not directly related to mutagenetic environmental effects // Folia Zool. Vol. 48 (Suppl. 1). P. 115–119.

B-CHROMOSOMES AND PLASTICITY OF THE SPECIES

Borisov Yu. M.

✿ **SUMMARY:** The examples of various members of the animal and plant species shows a possible role of population variability in the number and morphological types of B-chromosomes in plasticity of the species.

✿ **KEY WORDS:** species; population; B-chromosomes; “junk” DNA; evolution; species of plasticity.

✿ Информация об авторе

Борисов Юрий Михайлович — ФГБУ Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова Российской Академии наук. 119071, Москва, Ленинский пр-т, д. 33.
E-mail: boris@sevin.ru.

Borisov Yuriy Mikhaylovich — A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution Russian Academy of Sciences. 119071, Moscow, Leninskiy pr., 33.
E-mail: boris@sevin.ru.