

В-хромосомы хирономид и мошек (Diptera: Chironomidae и Simuliidae): краткий обзор

Brief review of Chironomidae and Simuliidae (Diptera) B chromosomes

Н.А. Петрова

N.A. Petrova

Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, Санкт-Петербург 199034 Россия. Email: chironom@zin.ru.
Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Nab. 1, Saint Petersburg 199034 Russia.

Ключевые слова: добавочные хромосомы, двукрылые насекомые.

Key words: supernumerary chromosomes, Diptera.

Резюме. Часто в кариотипах растений и животных обнаруживают дополнительные хромосомы, которые получили название добавочных, сверхчисленных или В-хромосом. Они не конъюгируют с хромосомами основного набора (А-хромосомы), не влияют на генотип хозяина и ведут себя в ядре независимо. Основная характеристика В-хромосом — это их непостоянное присутствие в популяции. В-хромосомы могут содержать рибосомные гены, и тогда в них развивается функционирующее ядрышко. Существует предположение, что сверхчисленные хромосомы — универсальный механизм адаптации в эволюции. Однако чаще всего их наличие или отсутствие не снижает жизнеспособности особи и не влечёт какого-либо фенотипического эффекта. У двукрылых насекомых они могут встречаться в виде бесструктурных глыбок или иметь чёткую дисковую структуру. Частота встречаемости В-хромосом может возрастать с повышением загрязнения водоёмов.

Abstract. Additional chromosomes (supernumerary or B-chromosomes) are often found in plant and animal karyotypes. They do not conjugate with the A-chromosomes or impact on genotype, but are present in the nucleus independently. Their unstable presence in population is the main characteristic of B-chromosomes; these may contain ribosomal genes which result in the development of a functional nucleolus. It is considered that supernumerary chromosomes may present a universal mechanism of adaptation in evolution. However, in most cases the presence or absence of B-chromosomes does not influence the vitality of individuals and has no phenotypic effect. In dipterans they may be presented as disc shape or structureless globules. The frequency of B-chromosomes may be increased under the impact of pollution on water reservoirs.

Введение

Исследованию В-хромосом двукрылых насекомых посвящено много работ, значительная часть которых была выполнена в 1960-х годах и остаётся труднодоступной для читателя.

Сверхчисленные хромосомы были описаны в прошлом веке [Wilson, 1907; Ostergren, 1945; Chubareva, Shcherbakov, 1963; Battaglia, 1964; Shcherbakov, Chubareva, 1966; Shcherbakov, 1966,

1967; Chubareva, 1971, 1974; Miseiko et al., 1971]. Название этому явлению: В-хромосомы, было присвоено по прошествии многих лет, после того, как В-хромосомы были впервые обнаружены. Первоначально их считали «геномным мусором» или «грязным» продуктом эукариотического генома, который распространялся в организме как паразит [Camacho et al., 2000; Navarro-Dominguez et al., 2017]. Такие хромосомы стали называть сверхчисленными, но чаще их называют дополнительными, добавочными или В-хромосомами [Chubareva, Kachvoryan, 1974; Nur, 1977; Volobuev, 1978; Chubareva, Petrova, 1984, 2008; Kachvoryan, 1988; Blackman, 1990; Kiknadze et al., 1996; Nokkala et al., 2003; Kuznetsova, Shaposhikov, 1973; Camacho, 2005]. Они представлены в кариотипе плотными тельцами, окрашивающимися по Фельгену или ацетоорсеином [Chubareva, Petrova, 1984]. Этому вопросу были посвящены крупные научные статьи и монографии [Muntzing, 1954; Battaglia, 1964; Jones, 1991, 2017, 2018; Camacho et al., 2000; Siirin et al., 2003; Camacho, 2005; Rajpal et al., 2023]. По аналогии, хромосомы основного набора, в отличие от В-хромосом, стали называть А-хромосомами.

В 1993 году в Мадриде состоялась первая конференция по В-хромосомам [Filipova et al., 1993]. В настоящее время известно, что около 3000 видов растений, животных и грибов имеют В-хромосомы [Camacho et al., 2000; Jones, 2017; Chen et al., 2022; Rajpal et al., 2023], причём регулярно сообщается о новых находках.

The present work is registered in ZooBank (www.zoobank.org) under LSID urn:lsid:zoobank.org:pub:DB50E44B-9107-4732-958C-A0849474ACE8.

Происхождение В-хромосом

На вопрос о происхождении В-хромосом нет однозначного ответа. Происхождение В-хромосом интересовало исследователей с момента их открытия. Многие исследователи считают, что В-хромосомы произошли из обычных А-хромосом путём

накопления нуклеотидных последовательностей, чаще всего мобильных элементов, с их последующей реорганизацией [Van Valen, 1977; Navarro-Dominguez et al., 2017; Rajpal et al., 2023].

Например, у корейской полевой мыши *Apodemus peninsulae* Thomas, 1907 из Западной Сибири В-хромосомы происходят преимущественно из аутосом, тогда как в популяции с Дальнего Востока они происходят из половых аутосом [Rubtsov et al., 2009]. Это позволяет предположить, что один вид может эволюционировать разными путями.

В-хромосомы могут встречаться не у всех особей вида, а только в некоторых популяциях, группах клеток или тканей, что можно рассматривать как проявление геномного полиморфизма [Samacho, 2005; Pokorna, Reifova, 2021]. Другие возможные варианты возникновения В-хромосом включают делеции (потеря участка хромосомы), трисомию, фрагментацию хромосом и др. [Rajpal et al., 2023].

Было показано происхождение гетерохроматина В-хромосом от перичентрического района половых хромосом или А-хромосом [Rubtsov et al., 2009; Rajićić et al., 2022]. В частности, В-хромосомы произошли из стандартных А-хромосом в результате хромосомных перестроек, когда фрагмент хромосомы или дополнительная копия А-хромосомы могли трансформироваться в первичную В-хромосому [Samacho et al., 2000, Samacho, 2005]. Когда В-хромосомы уже сформировались, они могут получать генетический материал путём дубликаций от других А-хромосом [Blavet et al., 2021].

Иногда В-хромосомы становятся важной частью генома, превращаясь в новые половые хромосомы или хромосомы, ограниченные зародышевыми клетками, необходимые для жизнеспособности и плодовитости их носителей [Procunier, 1975; Chubareva, Petrova, 2008, Rajićić et al., 2022]. У хирономид благодаря высокой частоте контактов между В-хромосомой и телоцентрической хромосомой IV, несущей ядрышковый район, была высказана гипотеза о происхождении В-хромосом из этого района [Keyl, Hägele, 1971; Procunier, 1975; Пынская, Petrova, 1985]. Центромеры таких В-хромосом имеют, в общем, сходную молекулярную организацию, а остальные участки В-хромосом содержат, в основном, мобильные элементы и гены рибосомной РНК [Samacho et al., 2000; Samacho, 2005].

Имеющиеся данные позволяют заключить, что центромерные диски В- и А- хромосом представляют собой область высокоспециализированного повторя-

ющегося хроматина и, наряду с перичентромерным гетерохроматином, регулируют точное расхождение хромосом во время клеточного деления. Это подтверждает мнение, что В-хромосомы часто функционально активны, нередко участвуют в формировании ядрышка [Kiknadze et al., 1992; Siirin et al., 2003], и принимают активное участие в организации ядрышка в клетках мальпигиевых сосудов, например, у рода *Chironomus* Meigen, 1803 [Keyl, Hägele, 1971]. Однако, происхождение и закономерности эволюции В-хромосом ещё очень мало исследованы.

С середины 70-х годов [Sohn et al., 1975, Zhu et al., 1998] и по настоящее время исследователи начали изучать В-хромосомы с использованием методов молекулярной генетики, в частности, методов гибридизации ДНК in situ [Pokorna, Reifova, 2021]. На сегодняшний день самым популярным является мнение, что В-хромосомы произошли от А-хромосом в результате хромосомных перестроек [Bauerly et al., 2014].

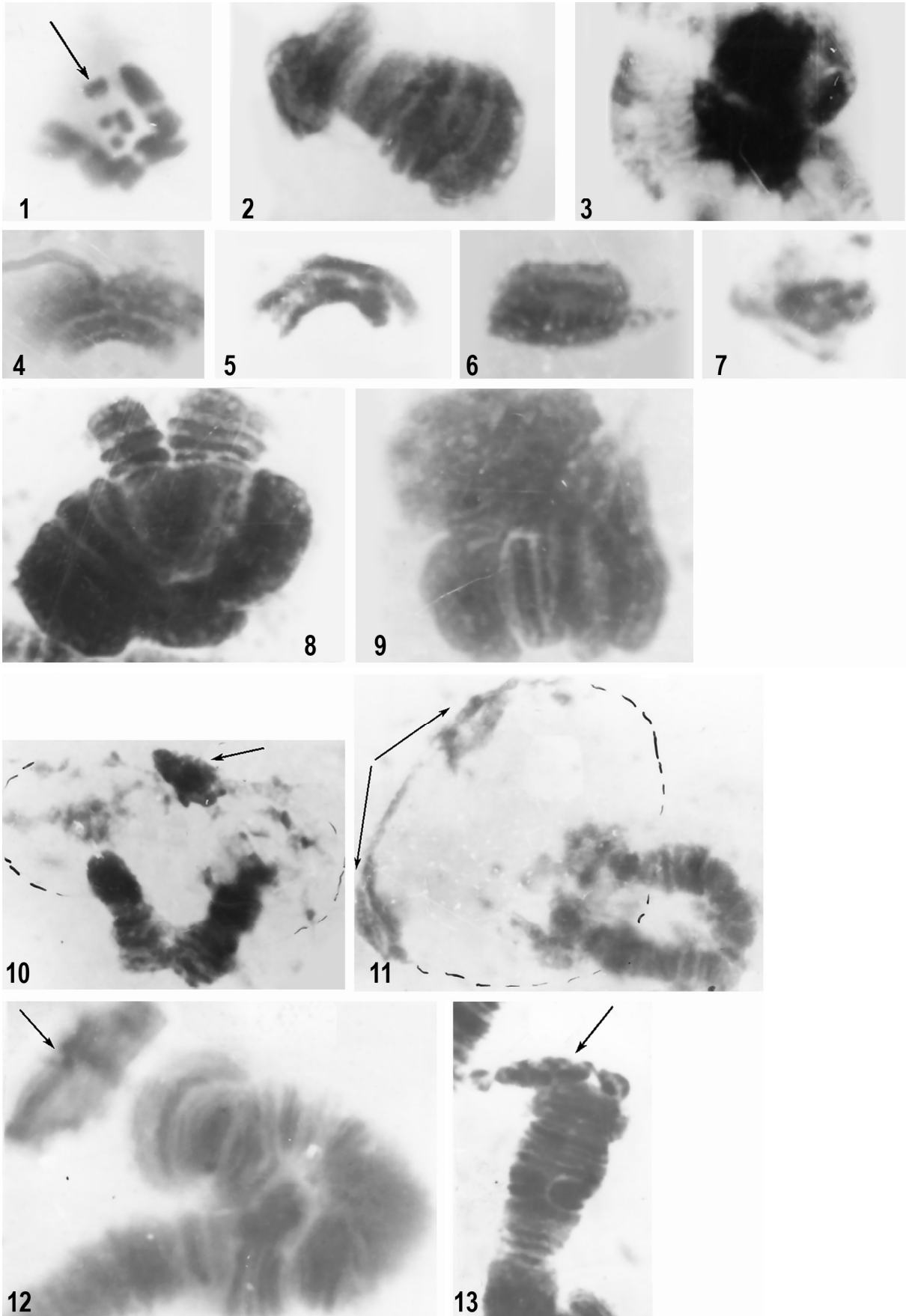
Одним из предполагаемых механизмов эволюции В-хромосом является их интеграция в геном стандартного генотипа (так называемого хозяина), путём присоединения к А-хромосоме. Например, у кузнечиков и других насекомых В-хромосомы демонстрируют в мейозе пикнотический цикл конденсации-деконденсации, очень похожий на подобный цикл у Х-хромосом. Влияние обменов между А- и В-хромосомами на состояние генома является первым и обязательным шагом для закрепления ДНК В-хромосом в геноме [Pokorna, Reifova, 2021].

СТРУКТУРА И МОРФОЛОГИЯ ПОЛИТЕННЫХ В-ХРОМОСОМ

По строению В-хромосомы могут быть мета-, субмета- и акроцентрическими. У большинства двукрылых насекомых В-хромосомы изучают как на метафазных хромосомах гонад и ганглиев, так и на препаратах политенных хромосом, то есть у одной личинки, но из разных тканей. У хирономид, хорошие препараты митотических хромосом получить трудно, к тому же у личинок последнего четвертого возраста, у которых обычно изучают политенные хромосомы, количество митотически делящихся клеток очень мало. На рис. 1 представлена метафазная пластинка *Chironomus plumosus* (Linnaeus, 1758) (Chironomidae) с тремя парами крупных хромосом, одной парой маленьких хромосом ($2n = 8$) и «точко-

Рис. 1–13. Морфология метафазных и политенных В-хромосом видов Chironomidae и Simuliidae: *Odagmia variegata* (Meigen, 1818) (1–3), *Simulium flavidum* Rubtsov, 1947 (4, 5), *Simulium morsitans* Edwards, 1915 (6, 7), *Odagmia monticola* (Friedrichs, 1920) (8), *Sulcinephia outshinikovi* Rubtsov, 1940 (9), *Chironomus plumosus* (Linnaeus, 1758) (10, 11), *Chironomus balatonicus* Devai, Wülker & Scholl, 1983 (12) и *Chironomus anthracinus* Zetterstedt, 1860 (13). 1 — метафазная пластинка с В-хромосомой (указана стрелкой); 2–9, 12, 13 — политенные В-хромосомы; 10, 11 — В-хромосома в зоне ядрышка.

Figs 1–13. Morphology of metaphase and polytene B chromosomes of Chironomidae and Simuliidae species: *Odagmia variegata* (Meigen, 1818) (1–3), *Simulium flavidum* Rubtsov, 1947 (4, 5), *Simulium morsitans* Edwards, 1915 (6, 7), *Odagmia monticola* (Friedrichs, 1920) (8), *Sulcinephia outshinikovi* Rubtsov, 1940 (9), *Chironomus plumosus* (Linnaeus, 1758) (10, 11), *Chironomus balatonicus* Devai, Wülker & Scholl, 1983 (12) and *Chironomus anthracinus* Zetterstedt, 1860 (13). 1 — metaphase plate with B chromosome (designated by arrow); 2–9, 12, 13 — polytene B-chromosomes; 10, 11 — B chromosome in nucleolus region.



бразной» В-хромосомой. На этой фотографии можно видеть соотношение размеров В- и А-хромосом, В-хромосома лежит в ядре независимо, в центре метафазной пластинки.

Политенные В-хромосомы неоднородны по структуре и форме. У мошек обнаружено два типа В-хромосом (рис. 2–9): с чёткой дисковой структурой (имеющей 2–6 дисков), например у *Odagmia variegata* (Meigen 1818), *Simulium flavidum* Rubtsov, 1940 (рис. 2–5) и аморфные, имеющие бесструктурные глыбки рыхлого компактного хроматина, например, у *Simulium morsitans* Edwards, 1915 (рис. 4, 5). Иногда оба эти типа встречаются вместе, например, у *Odagmia monticola* (Friederichs, 1920), *Sulcicnephia ovshinnikovi* (Rubtsov, 1940) (рис. 7–9) [Chubareva, Petrova, 1984, 2008]. Гомосеквентные виды и виды-близнецы могут различаться по частоте встречаемости В-хромосом [Michailova, 1989; Kiknadze et al., 2016]. У мошек, в зависимости от числа В-хромосом, меняется их политенная структура. Они либо имеют форму треугольника, в основании которого лежит крупный гетерохроматиновый блок, либо имеют интенсивную окраску и центромеру веерообразной формы, либо они округлые, компактные, с волнистыми краями [Procunier, 1975; Chubareva, Petrova, 2008].

В-хромосомы могут быть равны по величине, или быть значительно меньше самой маленькой А-хромосомы. Например, у *Chironomus plumosus* (Linnaeus) IV-я пара политенных хромосом превышает по длине В-хромосому (рис. 10, 11).

Отмечено, что В-хромосомы (хотя и не всегда) находятся в зоне ядрышка, располагаясь на его краю, например, у *Ch. plumosus* (Linnaeus) (рис. 10, 11), либо они находятся рядом с теломерой одной из крупных политенных хромосом как, например, у *Ch. balatonicus*, (Devai, Wülker, Scholl, 1983) плечо F (рис. 12) либо В-хромосома почти полностью сливается с теломерой одной из политенных хромосом, например, у *Ch. anthracinus*, Zetterstedt, 1860 плечо В (рис. 13). У *Nilothauma sasai* Adam, Saether, 1999, В-хромосома соединяется гетерохроматиновыми нитями с центромерой плеча F [Petrova, Zhironov, 2022]. У *Cnetha zakhariensis* (Rubzov, 1955) зафиксирована связь В-хромосом с ядрышковым организатором [Siirin et al., 2003]. Особенностью В-хромосом хирономид является преимущественно повторяющаяся ДНК, гомологичная последовательностям центромерной ДНК и ДНК некоторых интерстициальных дисков А-хромосом [Siirin et al., 2003], что свидетельствует о гомологии их ДНК [Kiknadze et al., 1996]. Это подтверждает мнение, что В-хромосомы часто функционально активно участвуют в формировании ядрышка [Kiknadze et al., 1992; Siirin et al., 2003].

В-ХРОМОСОМЫ В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ

Добавочные В-хромосомы определяются тремя основными критериями: 1 — они являются нео-

бязательным элементом генома и могут присутствовать не у всех особей в популяции; 2 — они не конъюгируют с А-хромосомами и 3 — их наследование не подчиняется законам Менделя [Samacho, 2005; Jones, 2017]. От общей длины генома эти хромосомы составляют, как правило, около 2 % у мошек [Chubareva, Petrova, 2008] и от 1,6 до 5,9 % у хирономид [Plyinskaya, Petrova, 1985]. Обычно в ядрах двукрылых насекомых имеются одна-три В-хромосомы, причём частота встречаемости особей с В-хромосомами не превышает 1–15 % [Chubareva, 1971; Keyl, Hagele, 1971; Miseiko et al., 1971]. У *Chironomus borokensis* Kerkis, Filippova, Shobanov, Gunderina, Kiknadze, 1988 (Chironomidae) из природных популяций Сибири, В-хромосомы встречаются с частотой от 0,1 до 90 % [Kerkis et al., 1988], а в редких случаях с частотой 20–38 % [Plyinskaya, Petrova, 1985]. В небольших водоёмах Республики Саха (Якутия), В-хромосомы описаны у 24–50 % личинок хирономид [Kiknadze et al., 1996]. В Аральском море, из 11 видов хирономид, которые характеризовались незначительным инверсионным полиморфизмом, только *Ch. behningi* Goetghebuer, 1928 имел высокий уровень геномного полиморфизма (до 80 %) и В-хромосомы [Belyanina, 1986].

В пределах одного вида общее число В-хромосом остаётся постоянным, но оно варьирует от личинки к личинке. Это подтверждается данными, полученными на ядрах слюнных желёз, мальпигиевых сосудов, делящихся гониальных и ганглиозных клеток одной личинки [Petrova, Zhironov, 2017].

Степень вариации числа В-хромосом у разных видов различна. Они встречаются у личинок не только в близких, но и в географически удалённых популяциях. Чаще они встречаются в периферийных популяциях в северных районах, в высокогорных областях, например, в ручьях из снежников Памира, на больших высотах крайнего севера (Мурманская область, Соловецкие острова), на Камчатке [Zhimulev, 1992; Chubareva, Petrova, 2008].

В-ХРОМОСОМЫ И СИНАНТРОПНЫЕ ПОПУЛЯЦИИ

Есть сведения о вариабельности числа В-хромосом у синантропных видов мошек. Особенно это видно в популяциях вида *Odagmia ornata* (Meigen, 1818), который имеет важное медико-ветеринарное значение. По данным Чубаревой и Петровой [1984], весной 1964 г. в популяции этого вида из района Петергофа Ленинградской области, 23,3 % особей имели В-хромосомы, а осенью их число увеличилось до 61,8 %. В популяции этого вида из ущелья Азат (Армения) за период с 1972 по 1992 гг. доля особей с В-хромосомами увеличилась в 2,9 раза [Kachvoryan et al., 1996]. Количество мошек с В-хромосомами в крупных загрязнённых реках с разнообразными экологическими нишами оказалось больше, чем в популяциях из ручьёв и малых рек [Chubareva, Petrova, 1984]. С другой стороны, имеются данные из ст. Чупа в Карелии, где на протяжении 34 лет уровень особей

с В-хромосомами не менялся: июль 1966: 10,1 %, июль 2000 г.: 10,8 % [Chubareva, Petrova, 2006].

У мошки *Simulium noelleri* Friederichs, 1920 была выявлена зависимость между числом особей с В-хромосомами и сезоном года [Shcherbakov, Chubareva, 1966].

Анализ частот встречаемости В-хромосом в популяциях хирономид *Ch. plumosus* (Linnaeus) позволил сделать вывод, что В-хромосомы имеют адаптивное значение. Однако, по сравнению с инверсионным полиморфизмом А-хромосом, полиморфизм по В-хромосомам имеет меньшую адаптивную ценность [Belyanina, 1986].

В-ХРОМОСОМЫ И АНТРОПОГЕННЫЙ ФАКТОР

В период с 1963 по 1983 гг. у мошек *Odagmia ornata* (Meigen) из пригородов Санкт-Петербурга (Ст. Петергоф) доля особей с В-хромосомами увеличилась вдвое (40,9 против 20,7 %) [Kachvoryan et al., 1996]. Было обнаружено, что в зоне, где собраны личинки с В-хромосомами, этот показатель увеличился с повышением загрязнения водоёмов и проявлением разнообразных воздействий на популяцию: в одних случаях изменились русла речки или ручья, состав придонного грунта, в которых обитали личинки, скорость течения, а в других случаях производилась обработка огромных садов химикатами или были построены крупные дороги и посёлки [Chubareva, Kachvoryan, 1974; Chubareva, Petrova, 2006].

Интересно отметить, что у личинок *Ch. plumosus* (Linnaeus) из Уральских популяций, в хромосомном наборе которых имеется небольшое количество В-хромосом — от 0,3–0,9 % в 1987 г. до 0,2–1,3 % в 1989 г. — отсутствуют гетерозиготные инверсии [Philinkova, 1992]. По данным Беляниной [1986], у этого вида из р. Волга, при высокой частоте инверсионного полиморфизма, В-хромосомы отсутствуют.

Заключение

Долгое время считалось, что В-хромосомы являются паразитами, не оказывающими влияния на стандартный генотип [Van Valen, 1977; Navarro-Dominguez et al., 2017]. Но сейчас уже стало известно, что В-хромосомы имеют функциональные гены, но по-прежнему остаётся неясным, как эти гены влияют на формирование их хозяев. В-хромосомы могут быть важным участником генома и иметь значительное влияние на эволюцию хромосом. В представленной работе кратко обсуждается имеющаяся в литературе информация о В-хромосомах двух крупных групп Diptera: хирономид и мошек, чтобы продемонстрировать эволюционные изменения, которые произошли в структуре, составе, наследовании и функционировании В-хромосом у двукрылых насекомых.

Благодарности

Работа выполнена в рамках темы государственного задания № 122031100272-3.

Автор благодарит к.б.н. В.В. Большакова за полезные дискуссии и Н.С. Хабазову за помощь в оформлении рукописи.

References

- Battaglia E. 1964. Cytogenetics of B-chromosomes // *Caryologia*. Vol.17. No.1. P.245.
- Bauerly E., Hughes S.E., Vietti D.R., Miller D.E., McDowell W., Scoll Hawley R. 2014. Discovery of supernumerary B chromosomes in *Drosophila melanogaster* // *Genetics*. Vol.196. No.4. P.1007–1016. <https://doi.org/10.1534/genetics.113.160556>.
- Belyanina S.I. 1986. [Current state of chironomid karyofonds in water bodies of the USSR]. [Evolution, speciation and systematics of chironomids]. Novosibirsk: Institute of Cytology and Genetics RAS. P.45–49. [In Russian].
- Blackman R.L. 1990. The chromosomes of Lachnidae // *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*. Vol.25. P.273–282.
- Blavet N., Yang H., Su H., Solansky P., Douglas R.N., Karafiatova M. 2021. Sequence of the supernumerary B chromosome of maize provides insight into its drive mechanism and evolution // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. Vol.118. No.23. Art.e2104254118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2104254118>.
- Camacho J.P. 2005. Chapter 4 — B chromosomes. The Evolution of the Genome. Academic Press. P.223–286. <https://doi.org/10.1016/b978-012301463-4/50006-1>.
- Camacho J.P., Sharbel T.F., Beukeboom L.W. 2000. B-chromosome evolution // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B*. Vol.355. No.1394. P.163–178. <https://doi.org/10.1098/rstb.2000.0556>.
- Chen J., Birchler J.A., Houben A. 2022. The non-Mendelian behavior of plant B chromosomes // *Chromosome Research*. Vol.30. P.229–239. <https://doi.org/10.1007/s10577-022-09687-4>.
- Chubareva L.A. 1971. [On the question of accessory chromosomes in parallelism of hereditary variability in some dipterous insects] // *Doklady Akademii Nauk SSSR*. Vol.196. P.695–697. [In Russian].
- Chubareva L.A. 1974. [Chromosomal polymorphism in natural populations of bloodsucking blackflies and some other dipterous insects] // *Tsitologiya*. Vol.16. No.3. P.267–280. [In Russian].
- Chubareva L.A., Kachvoryan E.A. 1974. [On the question of chromosome polymorphism in natural populations of *Eusimulium zakhariensis* Rubz. (Diptera, Simuliidae)] // *Biologicheskii Zhurnal Armenii*. Vol.27. No.11. P.30–36. [In Russian].
- Chubareva L.A., Petrova N.A. 1984. [B chromosomes of black flies (Simuliidae, Diptera)] // *Genetika*. Vol.20. No.4. P.570–578. [In Russian].
- Chubareva L.A., Petrova N.A. 2006. B chromosome polymorphism of blackflies (Diptera, Simuliidae) from the northwestern region of Russia // *Tsitologiya*. Vol.48. No.3. P.258–263. [In Russian].
- Chubareva L.A., Petrova N.A. 2008. [Cytological maps of polytene chromosomes and some morphological features of bloodsucking black flies of Russia and adjacent countries (Diptera: Simuliidae): Atlas]. Moscow, Saint Petersburg: KMK Scientific Press. 134 p. 218 plates. [In Russian].
- Chubareva L.A., Shcherbakov E.S. 1963. [Study of karyotypes of some blackfly species (fam. Simuliidae)] // *Doklady Akademii Nauk SSSR*. Vol.153. P.1183–1185. [In Russian].
- Filippova M.A., Kiknadze I.I., Aimanova K.G. 1993. The origin of B-chromosomes in *Chironomus* sp. // Abstracts of 1st B-chromosome conference. Madrid. P.45.
- Ilyinskaya N.B., Petrova N.A. 1985. [B-chromosomes in *Chironomus plumosus* L. (Diptera, Chironomidae)] // *Genetika*. Vol.21. No.10. P.1671–1679. [In Russian].
- Jones N. 2017. New species with B chromosomes discovered since 1980 // *Nucleus*. Vol.60. P.263–281. <https://doi.org/10.1007/s13237-017-0215-6>.

- Jones R.N. 1991. B-chromosome drive // *The American Naturalist*. Vol.137. No.3. P.430–442. <https://doi.org/doi/10.1086/285175>
- Jones R.N. 2018. Transmission and drive involving parasitic B chromosomes // *Genes*. Vol.9. No.8. Art.388. <https://doi.org/10.3390/genes9080388>.
- Kachvoryan E.A. 1988. [B chromosomes in genofund of population of *Eumulium zakhariense* Rubz. (Diptera, Simuliidae)] // *Biologicheskii zhurnal Armenii*. Vol.41. No.6. P.454–458. [In Russian].
- Kachvoryan E.A., Chubareva L.A., Petrova N.A., Mirumyan L.S. 1996. [Frequency changes of B chromosomes in synanthropic species of bloodsucking blackflies (Diptera, Simuliidae)] // *Genetika*. Vol.32. No.5. P.637–640. [In Russian].
- Kerkis I.E., Filippova M.A., Shobanov N.A., Gunderina L.I., Kiknadze I.I. 1988. [Karyological and genetical characteristics of *Chironomus borokensis* sp.n. from the *plumosus* group (Diptera, Chironomidae)] // *Tsitologiya*. Vol.30. No.11. P.1364–1372. [In Russian].
- Keyl H.-G., Hagele K. 1971. B-Chromosomen bei *Chironomus* // *Chromosoma*. Vol.35. P.403–417. <https://doi.org/10.1007/BF02451447>.
- Kiknadze I.I., Kerkis I.E., Filippova M.A., Ermolaeva O.V. 1992. [The regularities of inversion polymorphism at natural populations of *Chironomus plumosus* L.] // [Systematics, zoogeography and karyology of two-winged insects (Insects: Diptera)]. Saint Petersburg: Zoological Institute RAS. P.67–70. [In Russian].
- Kiknadze I.I., Istomina A.G., Gunderina L.I., Salova T.A., Aimanova K.G., Savvinov D.D. 1996. [Karyotypes of chironomid midges in the Yakutian cryolithic zone. The tribe Chironomini]. Novosibirsk: Nauka. 166 p. [In Russian].
- Kiknadze I.I., Istomina A.G., Golygina, V.V., Gunderina L.I. 2016. [Karyotypes of Palearctic and Holarctic species of the genus *Chironomus*]. Novosibirsk: Geo. 490 p.
- Kuznetsova V.G., Shaposhnikov G.Kh. 1973. The chromosome numbers of the Aphididae (Homoptera, Aphidinea) of the world fauna // *Entomological Review*. Vol.52. No.1. P.78–96.
- Michailova P.V. 1989. The polytene chromosomes and their significance to the family Chironomidae, Diptera // *Acta zoologica Fennica*. Vol.186. P.1–107.
- Miseiko G.N., Kiknadze I.I., Minsarinova B.Kh. 1971. [Additional chromosomes in chironomid midges] // *Doklady Akademii Nauk SSSR*. Vol.200. No.3. P.709–711. [In Russian].
- Muntzing A. 1954. Cytogenetics of accessory chromosomes (B-chromosomes) // *Caryologia*. Vol.68. P.282–301.
- Navarro-Dominguez B., Ruiz-Ruano F., Cabrero J., Corral M., Lopez-Leon M., Charbel N., Camacho J. 2017. Protein-coding genes in B-chromosomes of the grasshopper *Eyprepocnemis plorans* // *Scientific Reports*. Vol.7. Art.45200. P.1–12. <https://doi.org/10.1038/srep45200>.
- Nokkala S., Grozeva S., Kuznetsova V., Maryanska-Nadachowska A. 2003. The origin of the achiasmatic XY sex chromosome system in *Cacopylla peregrina* (Frst.) (Psylloidea, Homoptera) // *Genetica*. Vol.119. No.3. P.327–332. <https://doi.org/10.1023/b:gene.0000003757.27521.4d>.
- Nur U. 1977. Maintenance of a «parasitic» B-chromosome in the grasshopper *Melanoplus femur-rubrum* // *Genetics*. Vol.87. No.3. P.499–512. <https://doi.org/10.1093/genetics/87.3.499>.
- Ostergren G. 1945. Parasitic nature of extra fragment chromosomes // *Botaniska Notiser*. Vol.2. P.157–163.
- Petrova N.A., Zhironov S.V. 2017. Karyotype characteristics of *Chironomus fraternus* Wülker and *Ch. beljaninae* Wülker (Diptera, Chironomidae) from Northern Russia // *Entomological Review*. Vol.97. No.6. P.730–734. <https://doi.org/10.1134/S0013873817060033>.
- Petrova N.A., Zhironov S.V. 2022. [Structure of polytene chromosomes and larval morphology of chironomids (Diptera, Chironomidae). Atlas]. Saint Petersburg, Moscow: KMK Scientific Press. 114 p. 155 plates. [In Russian].
- Philinkova T.N. 1992. [The karyotypes of *Chironomus plumosus* L. from reservoirs of Middle Ural] // [Systematics, zoogeography and karyology of two-winged insects (Insects: Diptera)]. Saint Petersburg: Zoological Institute RAS. P.186–188. [In Russian].
- Pokorna M., Reifova R. 2021. Evolution of chromosomes: from dispensable parasitic chromosomes to essential genomic players // *Frontiers in Genetics*. Vol.12. Art.727570. <https://doi.org/10.3389/fgene.2021.727570>.
- Procunier W.S. 1975. B-chromosomes of *Cnephia dacotensis* and *Cnephia ornitophila* (Diptera, Simuliidae) // *Canadian Journal of Zoology*. Vol.3. No.11. P.1638–1647. <https://doi.org/10.1139/z75-197>.
- Rajičić M., Makunin A., Adnađević T., Trifonov V., Vujošević M., Blagojević J. 2022. B chromosomes' sequences in yellow-necked mice *Apodemus flavicollis* - exploring the transcription // *Life*. Vol.12. No.1. Art.50. <https://doi.org/10.3390/life12010050>.
- Rajpal V.R., Sharma S., Sehgal A., Sharma P., Wadhwa N., Dhakate P., Chandra A., Thakur R.K., Deb S., Rama Rao S., Mir B.A., Raina S.N. 2023. Comprehending the dynamism of B-chromosomes in their journey towards becoming unselfish // *Frontiers in Cell and Developmental Biology*. Vol.10. Art.1072716. P.1–26. <https://doi.org/10.3389/fcell.2022.1072716>.
- Rubtsov N.B., Borissov Y.M., Karamysheva T.V., Bochkarev M.N. 2009. The mechanisms of formation and evolution of B-chromosomes in Korean field mice *Apodemus peninsulae* (Mammalia, Rodentia) // *Russian Journal of Genetics*. Vol.45. No.4. P.389–396. <https://doi.org/10.1134/S1022795409040024>.
- Shcherbakov E.S. 1966. [Accessory (B) chromosomes of the black flies (Simuliidae, Diptera) and their adaptive value (on the problem of 'genome microevolution')] // *Genetika*. Vol.4. P.26–30. [In Russian].
- Shcherbakov E.S. 1967. [The heteropyknosis of supernumerary (B) chromosomes in simuliids (order Diptera) and genome homeostasis] // *Issledovaniia po Genetike*. No.3. P.96–103. [In Russian].
- Shcherbakov E.S., Chubareva L.A. 1966. [New microchromosomal karyotypes of blackflies (Simuliidae, Diptera)] // *Doklady Akademii Nauk SSSR*. Vol.166. No.3. P.726–728. [In Russian].
- Siirin M.T., Rubtsov N.B., Karamysheva T.V., Katokhin A.V., Karagodin D.A., Kiknadze I.I. 2003. [Molecular-cytogenetic characteristics of B chromosomes in chironomids (Diptera, Chironomidae)] // *Tsitologiya*. Vol.45. No.6. P.582–589. [In Russian].
- Sohn U., Rothfels K.H., Straus N.A. 1975. DNA: DNA hybridization studies in black flies // *Journal of Molecular Evolution*. Vol.5. No.1. P.75–85. <https://doi.org/10.1007/BF01732015>.
- Van Valen L. 1977. The Red Queen // *American Naturalist*. Vol.111. No.980. P.809–810. <https://doi.org/10.1086/283213>.
- Volobuev V.T. 1978. [B chromosomes of mammals] // *Uspekhi sovremennoi biologii*. Vol.86. No.6. P.387–398. [In Russian].
- Wilson E.B. 1907. The supernumerary chromosomes of Hemiptera // *Science*. Vol.26. P. 870–874.
- Zhimulev I.F. 1992. [Polytene chromosomes: morphology and structure]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch. 480 p. [In Russian].
- Zhu X., Pruess K.P., Powers T.O. 1998. Mitochondrial DNA polymorphism in a black fly, *Simulium vittatum* (Diptera, Simuliidae) // *Canadian Journal of Zoology*. Vol.76. No.3. P.440–447. <https://doi.org/10.1139/z97-203>.