

昆虫 B 染色体研究进展*

赫 宁^{1**} 贾志超¹ 许宇涵¹ 张欢欢^{2***} 周金成^{1,3}
张礼生³ 董 辉^{1***}

(1. 沈阳农业大学植物保护学院, 沈阳 110161; 2. 西藏自治区农牧科学院蔬菜研究所, 拉萨 850032;
3. 中国农业科学院植物保护研究所, 植物病虫害综合治理全国重点实验室, 北京 100193)

摘 要 除了常染色体以外, 一些生物体还存在某些非必需染色体, 被称为 B 染色体, 通常起源于种内或种间的常染色体或性染色体片段。在昆虫中, B 染色体被报道于石蛎目、双翅目、半翅目、鞘翅目、膜翅目、鳞翅目、直翅目等类群中。本文综述了昆虫 B 染色体的起源、传播及其对昆虫生长发育的影响, 并总结了相关研究方法。开展昆虫 B 染色体的研究不仅有助于揭示这类“自私”遗传元件的起源、进化及生物学功能, 还将为资源昆虫遗传改良、害虫遗传防治、基因组编辑技术等提供参考。

关键词 昆虫 B 染色体; 起源; 传播; B 染色体研究方法

Progress in research on the insect B chromosome

HE Ning^{1**} JIA Zhi-Chao¹ XU Yu-Han¹ ZHANG Huan-Huan^{2***} ZHOU Jin-Cheng^{1,3}
ZHANG Li-Sheng³ DONG Hui^{1***}

(1. College of Plant Protection, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110161, China; 2. Institute of Vegetable, Xizang Academy of Agriculture and Animal Husbandry Sciences, Lhasa 850032, China; 3. State Key Laboratory of Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China)

Abstract In addition to A chromosomes, the genome may contain other nonessential chromosomes, such as B chromosomes. These originate from fragments of A chromosomes and sex chromosomes via intra or inter-specific crossing. B chromosomes have been reported in Archaeognatha, Diptera, Hemiptera, Coleoptera, Hymenoptera, Lepidoptera, and Orthoptera. This study reviews the origin, transmission, effects, and methodology, of B chromosomes in insects. Studies on B chromosomes not only provide insights into the origin, evolution, and biological functions of these “selfish” genetic elements, but also offer an opportunity to advance genetic improvements, genetic pest control, and genome editing technology.

Key words insect B chromosome; origin; transmission; B chromosome research methods

除了常染色体 (A chromosomes, As), 即 A 染色体以外, 许多动植物中还存在额外的非必需染色体, 被称为 B 染色体 (B chromosomes, Bs) (Jones, 1991, 1995; Camacho *et al.*, 2000; Werren and Stouthamer, 2003), 也称超数染色体 (Supernumerary chromosome) (祁仲夏等, 2002)。B 染色体最早由 Wilson (1907) 在研究

半翅目 *Metapodius* 属 (现称为 *Acanthocephala*) 昆虫时发现。B 染色体存在于 15% 的真核生物中, 其中大多数是植物 (Jones *et al.*, 2008)。在昆虫中, B 染色体也广泛存在 (表 1)。开展昆虫 B 染色体的研究对于揭示这类“自私”遗传元件的起源、进化及生物学功能具有重要意义, 还将为害虫遗传防治、基因组编辑技术等提供参考。

*资助项目 Supported projects: 国家自然科学基金 (32172476); 西藏自治区中央引导地方项目 (XZ202301YD0042C); 辽宁省教育厅科学研究经费项目 (LJKZ0646)

**第一作者 First author, E-mail: 1145075946@qq.com

***共同通讯作者 Co-corresponding authors, E-mail: 1349282933@qq.com; biocontrol@163.com

收稿日期 Received: 2023-04-25; 接受日期 Accepted: 2024-11-21

表 1 B 染色体在昆虫类群中的分布
Table 1 The distribution of B chromosome in insects

目 Order	昆虫名称 Species name	参考文献 References
蚤目 Aphaniptera	欧洲鼠蚤 <i>Nosopsyllus fsciatus</i>	Bayreuther, 1969
石蛎目 Archaeognatha	<i>Machilis ticinensis</i>	Gassner <i>et al.</i> , 2014
双翅目 Diptera	羽摇蚊 <i>Chironomus plumosus</i>	Ilkova <i>et al.</i> , 2007
半翅目 Hemiptera	短绵斑蚜 <i>Euceraphis betula</i>	Blackman, 1976
膜翅目 Hymenoptera	丽蝇蛹集金小蜂 <i>Nasonia vitripennis</i>	Werren <i>et al.</i> , 1987
	蛱蝶赤眼蜂 <i>Trichogramma kaykai</i>	Stouthamer <i>et al.</i> , 2001
直翅目 Orthoptera	<i>Myrmeleotettix maculatus</i>	Fox <i>et al.</i> , 1974
鞘翅目 Coleoptera	<i>Coprophanaeus cyaneus</i>	Gomes de Oliveira <i>et al.</i> , 2012
鳞翅目 Lepidoptera	<i>Eucheira socialis</i>	Underwood <i>et al.</i> , 2005

表中仅展示部分昆虫，数据来源于 B-chrom database (<http://www.bchrom.csic.es>)。

The table only shows part insects, sourced from the B-chrom database (<http://www.bchrom.csic.es>).

1 B 染色体起源与传播

1.1 B 染色体的种内起源与传播

B 染色体可以在昆虫的种内和种间传递。通常，B 染色体由母代向子代垂直传递。B 染色体存在某种驱动机制来确保自身可以在种群中延续 (Houben, 2017; Jones, 2018)。例如红腿蝗 *Melanoplus femurrubrum* 和暗色粉蚧 *Pseudococcus obscurus* 的 B 染色体通过雌性减数分裂驱动其种内传播 (Hewitt, 1976; Nur, 1977; Jones, 2017)。

通常认为，B 染色体起源于常染色体或性染色体 (Ruiz-Ruano *et al.*, 2017) (表 2)。细胞遗传学分析表明，二叉犀金龟 *Dichotomius sericeus* 的 B 染色体来源于种内、单系起源的第二或第三对常染色体 (Amorim *et al.*, 2016)。黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 荧光原位杂交结果表明 B 染色体起源于 4 号常染色体 (Hanlon *et al.*, 2018)。一种粪虹蜉螂 *Coprophanaeus cyaneus* 的 B 染色体被发现可能来自于常染色体 (Gomes de Oliveira *et al.*, 2012)。Muñoz-Pajares 等 (2011) 通过 PCR 检测发现黑背蝗 *Eyprepocnemis plorans* 的 B 染色体可能起源于其常染色体的两个单独片段。黄纹饥蝗 *Abracris flavolineata* 的 A

染色体与 B 染色体 snDNA 序列具有高度相似性，说明了该 B 染色体的种内起源 (Menezes-de-Carvalho *et al.*, 2015)。

性染色体也被认为是 B 染色体的来源之一 (Camacho *et al.*, 2000)。Amos 和 Dover (1981) 认为舌蝇 *Glossina* sp. 的 B 染色体形成分为两个阶段：第一阶段为 A 染色体大片段 (可能是 Y 染色体) 的复制；第二阶段是将序列扩增成 B 染色体端粒处的串联重复序列。刺舌蝇 *Glossina morsitans morsitans* 的 B 染色体被认为来源于复制后的 Y 染色体，但其中的部分串联重复序列与 Y 染色体不同 (Warnes and Maudlin, 1992)。黑背蝗 *E. plorans* 的 B 染色体 (B₂ 型) 主要由 180 bp 串联重复序列和核糖体 DNA 组成，根据着丝粒的位置和顺序，并比对 B 染色体与 X 染色体的相应序列，表明黑背蝗的 B 染色体很可能起源于 X 染色体 (López-León *et al.*, 1994)。

同一物种的 B 染色体也可能有不同的起源：染色体定位分析表明高加索地区黑背蝗的 B 染色体可能来自于最小的常染色体，而分布于西班牙和摩洛哥地区的黑背蝗种群的 B 染色体缺乏 5S-rDNA，进一步发现 B 染色体上着丝粒的位置和顺序及 2 个 DNA 序列与 X 染色体相应片段一致，表明可能来源于 X 染色体 (Cabrero *et al.*, 2003)。

表 2 昆虫 B 染色体起源
Table 2 The origin of insect B chromosome

目 Order	昆虫名称 Species name	起源 (种内或种间/ 常染色或性染色体) Origin (intra or inter-specific/ A or sex chromosomes)	参考文献 References
直翅目 Orthoptera	<i>Eyprepocnemis plorans</i>	种内, 常染色体 Intraspecific, A chromosome	Muñoz-Pajares <i>et al.</i> , 2011
		种内, 性染色体 Intraspecific, sex chromosome	López-León <i>et al.</i> , 1994
	<i>Abracris flavolineata</i>	种内, 常染色体 Intraspecific, A chromosome	Menezes-de-Carvalho <i>et al.</i> , 2015
鞘翅目 Coleoptera	<i>Coprophanaeus cyaneus</i>	种内, 常染色体 Intraspecific, A chromosome	Gomes de Oliveira <i>et al.</i> , 2012
	<i>Dichotomius sericeus</i>		Amorim <i>et al.</i> , 2016
双翅目 Diptera	黑腹果蝇 <i>Drosophila melanogaster</i>	种内, 常染色体 Intraspecific, A chromosome	Hanlon <i>et al.</i> , 2018
	刺舌蝇 <i>Glossina morsitans morsitans</i>	种内, 性染色体 Intraspecific, sex chromosome	Warnes and Maudlin, 1992
膜翅目 Hymenoptera	丽蝇蛹集金小蜂 <i>Nasonia vitripennis</i>	种间 Interspecific	Mcallister and Werren, 1997
	蜚蠊赤眼蜂 <i>Trichogramma kaykai</i>		Van Vugt <i>et al.</i> , 2009
	<i>Partamona helleri</i>		Tosta <i>et al.</i> , 2014

1.2 B 染色体的种间起源与传播

B 染色体也能来源于近缘物种间的杂交: Sapre 和 Deshpande (1987) 发现两种薏苡 *Coix aquaticus* 和 *C. gigantea* 的种间杂交可产生 B 染色体。John 等 (1991) 发现一种五色菊 *Brachycome dichromosomatica* 的 B 染色体上的重复序列来源于其近缘物种的 A 染色体。

2 昆虫 PSR 染色体——特殊的 B 染色体

PSR 染色体 (Paternal sex ratio chromosome) 是一类仅通过精子传播的特殊 B 染色体 (Nur *et al.*, 1988)。目前仅在膜翅目昆虫丽蝇蛹集金小蜂 *Nasonia vitripennis*, 蜚蠊赤眼蜂 *Trichogramma kaykai* 和松毛虫赤眼蜂 *T. dendrolimi* 中发现 (Werren, 1991; Stouthamer *et al.*, 2001; Aldrich *et al.*, 2017)。这 3 种膜翅目昆虫的性别决定方式均为单倍二倍体型, 即受精卵发育为雌性, 未受精卵发育为雄性。PSR 染色体通过特殊的调控作

用将二倍体“转化”为单倍体, 导致子代均为携带 PSR 染色体副本的雄性, 由此确保了自身的高效传播。

2.1 PSR 染色体的起源与种间传播

某些膜翅目昆虫的性别决定方式为单倍二倍体型, 即受精卵发育为雌性, 未受精卵发育为雄性。在丽蝇蛹集金小蜂 *N. vitripennis* 中报道了一种特殊的 B 染色体, 被称为 PSR 染色体。PSR 染色体通过精子传递给后代 (Nur *et al.*, 1988)。PSR 染色体的存在可导致丽蝇蛹集金小蜂 *N. vitripennis* 和蜚蠊赤眼蜂 *T. kaykai* 胚胎中父系染色体在第一次有丝分裂过程中凝缩成团, 导致父系基因组最终丢失, 而 PSR 染色体则逃脱了父系染色体的成团过程并随着母系染色体正常复制、分裂, 导致携带 PSR 染色体的雄性后代产生, 大幅度增加了后代的雄性比例 (Werren, 1991; Stouthamer *et al.*, 2001; Aldrich *et al.*, 2017)。

一般认为, PSR 染色体可能起源于一个物种, 随后通过种间杂交传递到另一个物种。Mcallister 和 Werren (1997) 比对了丽蝇蛹集金小蜂 *N.*

vitripennis 的 PSR 染色体及其 4 个近缘种的 29 个逆转录转座子序列,发现它的 PSR 染色体的逆转录转座子序列与 *Trichomalopsis* 属的关系近于与 *Nasonia* 属的关系,推测 PSR 染色体来源于 *Trichomalopsis* 属的一个物种。值得注意的是,丽蝇蛹集金小蜂 *N. vitripennis* 的 PSR 染色体可以通过种间杂交传递至 *N. giraulti* 和 *N. longicornis* (Dobson and Tanouye, 1998)。*N. giraulti* 与 *N. vitripennis* 的杂交实验发现,新的 B 染色体可产生于杂交过程中产生的具有着丝粒的超数染色体片段 (Perfectti and Werren, 2001)。携带 PSR 染色体的蜚蠊赤眼蜂 *T. kaykai* 通过与 *T. deion* 的杂交可挽救种间杂交不育的受精卵,并发育成携带 PSR 染色体的雄性后代,实现其种间传播 (Jeong and Stouthamer, 2006)。

2.2 PSR 染色体调控染色体行为

携带 PSR 染色体的精子与正常卵子结合后,PSR 染色体可诱导胚胎第一次有丝分裂期间父本染色质凝缩为父系染色质团,称为 PCM (Paternal chromosomes mass) (Werren *et al.*, 1987; Reed and Werren, 1995; Van Vugt *et al.*, 2003; Swim *et al.*, 2012)。凝缩成团的父系染色体无法正常分离,最终导致父系染色体丢失 (Reed and Werren, 1995)。但精子传递而来的 PSR 染色体逃脱了这种消除作用,可能是因为 PSR 染色体在精子的前端 (Swim *et al.*, 2012)。精子进入卵细胞后,精核的核膜溶解,父系染色质的鱼精蛋白被组蛋白替换,组装成父系染色体 (Poccia and Collas, 1996)。PSR 染色体可能通过影响组蛋白与鱼精蛋白的替换过程,干扰父系染色体的组装,导致父系染色体分离受阻。Swim 等 (2012) 在金小蜂 *Nasonia* sp. 中发现,PSR 染色体可引起父系染色体组蛋白 H₃ 沉积异常,染色体复制受到阻碍,进而使父系染色体包装异常。在这一过程中,有 4 个组蛋白修饰标记 H3K9me₂, H3K9me₃, H3K27me₁ 和 H4K20me₁ 在进入有丝分裂前异常富集,而 PSR 染色体明显缺乏 H3K27me₁ 和 H4K20me₁ 标记。PSR 染色体通过破坏受精后至少 3 个组蛋白标记导致父系基因组消除,而 PSR 染色体本身通过避开其中 2

个标记来避免自我消除,进而顺利遗传给后代 (Aldrich *et al.*, 2017)。

3 B 染色体对昆虫的影响

一般而言,B 染色体对生物体来说是非必需的。某些 B 染色体可通过一些机制使其在生物个体间具有较高的传递效率,并以降低宿主常染色体组的遗传效率为代价,被认为是“基因组寄生虫” (Hurst and Werren, 2001)。例如,某些金小蜂 *N. vitripennis* 雄蜂携带有一种特殊的 B 染色体,被称为 PSR 染色体 (Werren and Stouthamer, 2003)。PSR 染色体可使受精卵中的整个父本染色体组丢失,而精子的 PSR 染色体则传递至子代雄蜂,并通过雄蜂交配行为扩大了 PSR 染色体在宿主种群中的传播 (Aldrich and Ferree, 2017)。

3.1 对寄主生殖能力的影响

大多数 B 染色体常被认为是“寄生性”的、自私的元素,并不利于宿主基因组。B 染色体可能降低宿主生殖能力 (Bougourd and Jones, 1997; Camacho *et al.*, 2000; Jones and Houben, 2003)。对银额果蝇 *Drosophila albomicans* 的研究发现:少量的 B 染色体,如 1 条或 2 条 B 染色体可刺激银额果蝇生长发育,并增强适合度,而 B 染色体数量增加则抑制其生长发育 (马克世等, 2008)。何利萍等 (2000) 发现 B 染色体对银额果蝇净生殖量的影响有一定的时间分布特征,净繁殖量的差异主要集中在雌蝇繁殖早期,因为雌蝇繁殖后期产生的后代数占总后代数的比例很低且对种群发展贡献较小。这种时间效应使携带者在自然界中更具有生存竞争的优势。Rosetti 等 (2007) 对黑蝗亚科蝗虫 *Dichroplus elongatus* 生殖能力的研究发现,含 B 染色体的雌蝗虫卵巢中成熟卵更多。

3.2 对生殖细胞的影响

在蚁蝗 *Myrmeleotettix maculatus* 中,B 染色体的存在与发育迟缓 (Harvey and Hewitt, 1979) 和精子功能障碍 (Hewitt *et al.*, 1987) 有关。携带 B 染色体的蝗虫 *Xyleus discoideus angulatus* 雄性精子异常,不仅精细胞比正常的精细胞大,

且具有 2 个或更多的中心粒, 正常精细胞只有 1 个中心粒 (Machado *et al.*, 2014)。另外, 黑蝗亚科的蝗虫 *D. pratensis* 中未携带 B 染色体个体的精子异常率低于携带 B 染色体的个体, 异常精子的产生同时降低了宿主的生育能力 (Bidau, 1987)。

3.3 对子代性比的影响

在金小蜂 *N. vitripennis* 中的 PSR 染色体, 其作用是在胚胎发生早期破坏父染色体, 将雌性转变为雄性 (Werren, 1991)。在寄生蜂蝇蝶赤眼蜂 *T. kaykai* 中也存在这种特殊的 B 染色体, 2 种寄生蜂中的 B 染色体作用模式相同, 即消除父系基因组 (Van Vugt *et al.*, 2003)。并且在消除自

身所在的父系基因组的同时, 将自己保留下来, 与母系基因组一起遗传给后代。受精卵全部发育为携带 PSR 染色体雄性, 极大的改变了后代的性别比例, 使整个种群中雄性的数量大幅增加 (Aldrich and Ferree, 2017)。

4 B 染色体的研究方法

随着现代分子生物学的发展使研究 B 染色体更加便捷, 目前对 B 染色体进行研究的生物学手段有 Southern 印迹杂交、荧光原位杂交、减法杂交和染色体显微分离扩增技术等 (马克世等, 2008)。除此之外还有下一代测序技术、基因组学和转录组技术等 (Rajpal *et al.*, 2022) (表 3)。

表 3 B 染色体的研究方法
Table 3 B chromosome research methods

技术 Technology	特点 Feature	参考文献 References
Southern 印迹杂交 Southern blot	具有一定同源性的 2 条核酸单链在一定的条件下, 可按碱基互补的原则特异性地杂交形成双链	Sandery, 1990
DNA 特异性荧光探针 DAPI (4', 6-二脒基-2-苯基吲哚) 4',6-Diamidino-2-phenylindole	一种能够与 DNA 强力结合的荧光染料, 可透过完整的细胞膜, 用于活细胞和固定细胞的染色	Kapuscinski, 1995
荧光原位杂交 Fluorescence in situ hybridization, FISH	应用于核型分析、染色体识别、基因定位和基因组进化研究等, 具有较高的安全性、灵敏度和分辨率等, 不同荧光基团标记可同时多个核苷酸序列进行检测	孔令娜等, 2020
免疫荧光 Immunofluorescence, IF	抗原和抗体的结合作用对生物体进行免疫荧光染色, 抗体是由 B 细胞产生的蛋白质复合物, 可启动针对靶抗原的免疫反应	Wardemann <i>et al.</i> , 2003
减法杂交 Subtractive hybridization	通过杂交获得差异片段, 比较分析后获得新的序列	凌建华等, 1999
染色体显微分离 Chromosome microdissection	借助显微操作系统对细胞内单个染色体切割分离	冉佐等, 2018
定量聚合酶链式反应 Quantitative polymearse chain reaction, qPCR	一种可靠的定量方法, 易于自动化, 用于确定 B 染色体上特定扩增序列的确切相对或绝对数量	Fantinatti and Martins, 2016
下一代测序 Next-generation sequencing	一种超高通量、快速和可扩展的测序技术, 用于了解基因组组成、基因序列、结构重排和基因密度	Ruban <i>et al.</i> , 2017
扩增片段长度多态性 Amplified fragment length polymorphism, AFLP	基于基因组限制片段的选择性扩增, AFLP 可对有无 B 染色体的基因组比较分析。进一步分析分离出 B 染色体特异性 DNA 序列	Qi <i>et al.</i> , 2002
GO (Gene ontology) 富集分析 Go (Gene ontology) enrichment analysis	用于解释基因集, 根据功能特征将其分配到一组中	Ahmad and Martins, 2019
转录组测序技术 (RNA-seq) Transcriptome sequencing technology	使用高通量测序来研究细胞的转录组, 与 Sanger 测序相比, 可以提供更高的覆盖率和更好的分辨率。比较分析 B 染色体在整个基因组中的差异表达的重要工具	Boudichevskaia <i>et al.</i> , 2022

5 展望

B 染色体具有独特的演化方式和特殊的生物学现象。一方面,开展 B 染色体的研究有助于揭示物种形成和演变、基因组功能等进化生物学前沿问题,例如,B 染色体在染色体进化方面,包括重复 DNA、基因沉默及转座子的进化等方面的研究也有较大帮助;另一方面,通过 B 染色体相关研究也有助于资源昆虫的遗传改良,开发其优势性状,或者利用某些特殊的 B 染色体,如 PSR 染色体引起害虫种群性比失调、种群崩溃,可被开发为害虫遗传防控的新技术。

PSR 染色体如何作用于父系染色质也是一个具有广泛研究前景的课题。首先 PSR 染色体能特异性地消除胚胎中的父系染色质,而其自身则“逃离”父系染色质并随母系染色质正常进行分裂,由此将二倍体胚胎转化为携带 PSR 染色体的单倍体胚胎。对于膜翅目单二倍体性别决定机制的昆虫来说,失去父系染色质并不会导致死亡,只会产生雄性子代。通过这种方式 PSR 染色体能实现稳定遗传,而核心作用即是使父系染色质异常缩合,分离失败。因此,一方面可以通过转录组等手段探究 PSR 染色体究竟影响了哪些父系染色质缩合及分离相关因素。另一方面在发现此关键因素后,PSR 染色体如何影响此因素也是值得研究的。究其本质,PSR 染色体是一类特殊的 B 染色体,主要由简单重复序列构成,大多数不具有活性编码基因,因此更可能的是通过小 RNA 等转录后调控以实现其作用。此外,探明 PSR 染色体的作用机制后可以尝试将其作用原理加以应用到其他害虫中。对于单二倍体性别决定机制的昆虫,可以使其子代雄性性比大幅增加,最终导致种群规模的下降,降低其为害水平。对于非单二倍体性别决定机制的昆虫,丢失一半的染色体可直接导致胚胎的死亡,也可以达到控制害虫虫口的目的。

参考文献 (References)

Ahmad SF, Martins C, 2019. The modern view of B chromosomes under the impact of high scale omics analyses. *Cells*, 8(2): 156.

- Aldrich JC, Ferree PM, 2017. Genome silencing and elimination: Insights from a “selfish” B chromosome. *Frontiers in Genetics*, 8: 50.
- Aldrich JC, Leibholz A, Cheema MS, Ausió J, Ferree PM, 2017. A ‘selfish’ B chromosome induces genome elimination by disrupting the histone code in the jewel wasp *Nasonia vitripennis*. *Scientific Reports*, 7: 42551.
- Amorim IC, Milani D, Cabral-de-Mello DC, Rocha MF, Moura RC, 2016. Possible origin of B chromosome in *Dichotomius sericeus* (Coleoptera). *Genome*, 59(8): 575–580.
- Amos A, Dover G, 1981. The distribution of repetitive DNAs between regular and supernumerary chromosomes in species of *Glossina* (Tsetse): A two-step process in the origin of supernumeraries. *Chromosoma*, 81(5): 673–690.
- Bayreuther K, 1969. Cytogenetics of two North-German populations of *Nososyllus fasciatus* Bosc (Aphaniptera). *Chromosoma*, 27(1): 20–46.
- Bidau CJ, 1987. Influence of a rare unstable B-chromosome on chiasma frequency and nonhaploid sperm production in *Dichroplus pratensis* (Melanoplinae, Acrididae). *Genetica*, 73(3): 201–210.
- Blackman RL, 1976. Cytogenetics of two species of *Euceraphis* (Homoptera, Aphididae). *Chromosoma*, 56(4): 393–408.
- Boudichevskaja A, Fiebig A, Kumke K, Himmelbach A, Houben A, 2022. Rye B chromosomes differently influence the expression of A chromosome-encoded genes depending on the host species. *Chromosome*, 30(4): 335–349.
- Bougourd SM, Jones RN, 1997. B chromosomes: A physiological enigma. *The New Phytologist*, 137(1): 43–54.
- Cabrero J, Bakkali M, Bugrov A, Warchalowska-Sliwa E, López-León MD, Perfectti F, Camacho, JPM, 2003. Multiregional origin of B chromosomes in the grasshopper *Eyprepocnemis plorans*. *Chromosoma*, 112(4): 207–211.
- Camacho JPM, Sharbel TF, Beukeboom LW, 2000. B-chromosome evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 355(1394): 163–178.
- Dobson SL, Tanouye MA, 1998. Interspecific movement of the paternal sex ratio chromosome. *Heredity*, 81(3): 261–269.
- Fantinatti BEA, Martins C, 2016. Development of chromosomal markers based on next-generation sequencing: The B chromosome of the cichlid fish *Astatotilapia latifasciata* as a model. *BMC Genetics*, 17(1): 119.
- Fox DP, Hewitt GM, Hall DJ, 1974. DNA replication and RNA transcription of euchromatic and heterochromatic chromosome regions during grasshopper meiosis. *Chromosoma*, 45(1): 43–62.
- Gassner M, Dejaco T, Schönschetter P, Marec F, Arthofer W, Schlick-

- Steiner BC, Steiner FM, 2014. Extensive variation in chromosome number and genome size in sexual and parthenogenetic species of the jumping-bristletail genus *Machilis* (Archaeognatha). *Ecology and Evolution*, 4(21): 4093–4105.
- Gomes de Oliveira S, Cassia de Moura R, Martins C, 2012. B chromosome in the beetle *Coprophanaeus cyanescens* (Scarabaeidae): Emphasis in the organization of repetitive DNA sequences. *BMC Genetics*, 13: 96.
- Hanlon SL, Miller DE, Eche S, Hawley RS, 2018. Origin, composition, and structure of the supernumerary B chromosome of *Drosophila melanogaster*. *Genetics*, 210(4): 1197–1212.
- Harvey AW, Hewitt GM, 1979. B chromosomes slow development in a grasshopper. *Heredity*, 42(3): 397–401.
- He LP, Ling FY, Zheng XZ, Wang W, Kuang RP, 2000. The effects of B chromosomes on the reproduction of *Drosophila albomicans*. *Journal of Genetics and Genomics*, 27(2): 114–120. [何利萍, 凌发瑶, 郑向忠, 王文, 况荣平, 2000. 银额果蝇 (*Drosophila albomicans*) B 染色体对繁殖的影响. 遗传学报, 27(2): 114–120.]
- Hewitt GM, 1976. Meiotic drive for B-chromosomes in the primary oocytes of *Myrmekotettix maculatus* (Orthoptera: Acrididae). *Chromosoma*, 56(4): 381–391.
- Hewitt GM, Butlin RK, East TM, 1987. Testicular dysfunction in hybrids between parapatric subspecies of the grasshopper *Chorthippus parallelus*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 31(1): 25–34.
- Houben A, 2017. B chromosomes—A matter of chromosome drive. *Frontiers in Plant Science*, 8: 210.
- Hurst GDD, Werren JH, 2001. The role of selfish genetic elements in eukaryotic evolution. *Nature Reviews Genetics*, 2(8): 597–606.
- Ilkova J, Hankeln T, Schmidt ER, Michailova P, Petrova N, Sella G, White K, 2007. Genome instability of *Chironomus riparius* Mg. and *Chironomus piger* Strenzke (Diptera, Chironomidae). *Caryologia*, 60(4): 299–308.
- Jeong G, Stouthamer R, 2006. Influence of postzygotic reproductive isolation on the interspecific transmission of the paternal sex ratio chromosome in *Trichogramma*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 120(1): 33–40.
- John UP, Leach CR, Timmis JN, 1991. A sequence specific to B chromosomes of *Brachycome dichromosomatica*. *Genome*, 34(5): 739–744.
- Jones N, 2017. New species with B chromosomes discovered since 1980. *The Nucleus*, 60(3): 263–281.
- Jones N, Houben A, 2003. B chromosomes in plants: Escapees from the A chromosome genome? *Trends in Plant Science*, 8(9): 417–423.
- Jones RN, 1991. B-chromosome drive. *The American Naturalist*, 137(3): 430–442.
- Jones RN, 1995. B chromosomes in plants. *New Phytologist*, 131(4): 411–434.
- Jones RN, 2018. Transmission and drive involving parasitic B chromosomes. *Genes*, 9(8): 388.
- Jones RN, Viegas W, Houben A, 2008. A century of B chromosomes in plants: So what? *Annals of Botany*, 101(6): 767–775.
- Kapuscinski J, 1995. DAPI: A DNA-specific fluorescent probe. *Biotechnic & Histochemistry*, 70(5): 220–233.
- Kong LN, Feng YG, Sun XB, Zhang H, Liu XX, Chen Y, Zhang RQ, 2020. Chromosome analysis based on an improved multiplex fluorescence in situ hybridization (M-FISH). *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 36(12): 97–103. [孔令娜, 冯祎高, 孙冰晓, 张慧, 刘晓雪, 陈颖, 张瑞奇, 2020. 基于改进的多色荧光原位杂交技术的染色体分析. 中国农学通报, 36(12): 97–103.]
- Ling JH, Zhang L, Yao KT, Wang W, Ling FY, 1999. The preliminary study on B-Chromosome specific genes in *Drosophila albomicans*. *Hereditas*, 21(5): 34–37. [凌建华, 张玲, 姚开泰, 王文, 凌发瑶, 1999. 银额果蝇 B 染色体特异性基因的初步研究. 遗传, 21(5): 34–37.]
- López-León MD, Neves N, Schwarzacher T, Heslop-Harrison JS, Hewitt GM, Camacho JPM, 1994. Possible origin of a B chromosome deduced from its DNA composition using double FISH technique. *Chromosome Research*, 2(2): 87–92.
- Ma KS, Li QZ, Liu HP, 2008. Research progress of B chromosomes in molecular biology and biological effects. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 396(1): 5–7. [马克世, 李青芝, 刘怀攀, 2008. B 染色体分子结构及生物学效应研究进展. 河南农业科学, 396(1): 5–7.]
- Machado CB, Silva Neto LC, Loreto V, Souza MJ, 2014. B chromosome prevalence and physical mapping of 18S rDNA and H4 histone sites in the grasshopper *Xyleus discoideus angulatus* (Romaleidae). *Genetics and Molecular Research*, 13(3): 7052–7060.
- McAllister BF, Werren JH, 1997. Hybrid origin of a B chromosome (PSR) in the parasitic wasp *Nasonia vitripennis*. *Chromosoma*, 106(4): 243–253.
- Menezes-de-Carvalho NZ, Palacios-Gimenez OM, Milani D, Cabral-de-Mello DC, 2015. High similarity of U2 snDNA sequence between A and B chromosomes in the grasshopper *Abracris flavolineata*. *Molecular Genetics and Genomics*, 290(5): 1787–1792.
- Muñoz-Pajares AJ, Martínez-Rodríguez L, Teruel M, Cabrero J, Camacho JPM, Perfectti F, 2011. A single, recent origin of the

- accessory B chromosome of the grasshopper *Eyprepocnemis plorans*. *Genetics*, 187(3): 853–863.
- Nur U, 1977. Maintenance of a “parasitic” B chromosome in the grasshopper *Melanoplus femurrubrum*. *Genetics*, 87(3): 499–512.
- Nur U, Werren JH, Eickbush DG, Burke WD, Eickbush TH, 1988. A “selfish” B chromosome that enhances its transmission by eliminating the paternal genome. *Science*, 240(4851): 512–514.
- Perfectti F, Werren JH, 2001. The interspecific origin of B chromosomes: Experimental evidence. *Evolution*, 55(5): 1069–1073.
- Poccia D, Collas P, 1996. Transforming sperm nuclei into male pronuclei *in vivo* and *in vitro*. *Current Topics in Developmental Biology*, 34: 25–88.
- Qi ZX, Song WQ, Li XL, Chen RY, 2002. Research progress of B chromosomes in molecular biology. *Journal of Cell Biology*, 24(4): 199–202. [祁仲夏, 宋文芹, 李秀兰, 陈瑞阳, 2002. B 染色体分子生物学研究进展. 细胞生物学杂志, 24(4): 199–202.]
- Qi ZX, Zeng H, Li XL, Chen CB, Song WQ, Chen RY, 2002. The molecular characterization of maize B chromosome specific AFLPs. *Cell Research*, 12(1): 63–68.
- Rajpal VR, Sharma S, Sehgal D, Sharma P, Wadhwa N, Dhakate P, Chandra A, Thakur RK, Deb S, Rama Rao S, Mir BA, Raina SN, 2022. Comprehending the dynamism of B chromosomes in their journey towards becoming unselfish. *Frontiers in Cell and Developmental Biology*, 10: 1072716.
- Ran Z, Yao QL, Chen FB, Gao J, Li WB, Xiang MF, Li YJ, 2018. Microdissection technique of B chromosome in maize. *Molecular Plant Breeding*, 16(20): 6785–6792. [冉佐, 姚启伦, 陈发波, 高健, 李文博, 向明芳, 李玉洁, 2018. 玉米 B 染色体显微分离技术. 分子植物育种, 16(20): 6785–6792.]
- Reed KM, Werren JH, 1995. Induction of paternal genome loss by the paternal-sex-ratio chromosome and cytoplasmic incompatibility bacteria (*Wolbachia*): A comparative study of early embryonic events. *Molecular Reproduction and Development*, 40(4): 408–418.
- Rosetti N, Vilardi JC, Remis MI, 2007. Effects of B chromosomes and supernumerary segments on morphometric traits and adult fitness components in the grasshopper, *Dichroplus elongatus* (Acrididae). *Journal of Evolutionary Biology*, 20(1): 249–259.
- Ruban A, Schmutzer T, Scholz U, Houben A, 2017. How next-generation sequencing has aided our understanding of the sequence composition and origin of B chromosomes. *Genes*, 8(11): 294.
- Ruiz-Ruano FJ, Cabrero J, López-León MD, Camacho JPM, 2017. Satellite DNA content illuminates the ancestry of a supernumerary (B) chromosome. *Chromosoma*, 126(4): 487–500.
- Sandery MJ, Forster JW, Blunden R, Jones RN, 1990. Identification of a family of repeated sequences on the rye B chromosome. *Genome*, 33(6): 908–913.
- Sapre AB, Deshpande DS, 1987. Origin of B chromosomes in *Coix L.* through spontaneous interspecific hybridization. *Journal of Heredity*, 78(3): 191–196.
- Stouthamer R, van Tilborg M, de Jong JH, Nunney L, Luck RF, 2001. Selfish element maintains sex in natural populations of a parasitoid wasp. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 268(1467): 617–622.
- Swim MM, Kaeding KE, Ferree PM, 2012. Impact of a selfish B chromosome on chromatin dynamics and nuclear organization in *Nasonia*. *Journal of Cell Science*, 125(21): 5241–5249.
- Tosta VC, Marthe JB, Tavares MG, Fernandes-Salomão TM, Pompolo SG, Recco-Pimentel SM, Camacho JPM, 2014. Possible introgression of B chromosomes between bee species (Genus *Partamona*). *Cytogenetic and Genome Research*, 144(3): 220–226.
- Underwood DLA, Hussein S, Goodpasture C, Luis A, Bousquets JL, Shapiro AM, 2005. Geographic variation in meiotic instability in *Eucheira socialis* (Lepidoptera: Pieridae). *Annals of the Entomological Society of America*, 98(2): 227–235.
- Van Vugt JFA, Salverda M, de Jong JH, Stouthamer R, 2003. The paternal sex ratio chromosome in the parasitic wasp *Trichogramma kaykai* condenses the paternal chromosomes into a dense chromatin mass. *Genome*, 46(4): 580–587.
- Van Vugt JJFA, de Jong H, Stouthamer R, 2009. The origin of a selfish B chromosome triggering paternal sex ratio in the parasitoid wasp *Trichogramma kaykai*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1676): 4149–4154.
- Wardemann H, Yurasov S, Schaefer A, Young JW, Meffre E, Nussenzweig MC, 2003. Predominant autoantibody production by early human B cell precursors. *Science*, 301(5638): 1374–1377.
- Warnes ML, Maudlin I, 1992. An analysis of supernumerary or B-chromosomes of wild and laboratory strains of *Glossina morsitans morsitans*. *Medical and Veterinary Entomology*, 6(2): 175–176.
- Werren JH, 1991. The paternal-sex-ratio chromosome of *Nasonia*. *The American Naturalist*, 137(3): 392–402.
- Werren JH, Nur U, Eickbush D, 1987. An extrachromosomal factor causing loss of paternal chromosomes. *Nature*, 327(6117): 75–76.
- Werren JH, Stouthamer R, 2003. PSR (paternal sex ratio) chromosomes: The ultimate selfish genetic elements. *Genetica*, 117(1): 85–101.
- Wilson EB, 1907. The supernumerary chromosomes of Hemiptera. *Science*, 26: 870–871.