

doi 10.18699/vjgb-26-48

## Сравнительный цитогенетический анализ хромосомы, ограниченной клетками зародышевой линии, у вьюрковых птиц (Passeriformes, Aves)

Л.П. Малиновская <sup>1,2</sup>, К.В. Тишакова <sup>1,3</sup>, П.М. Бородин <sup>2</sup> 

<sup>1</sup> Новосибирский национальный исследовательский государственный университет, Новосибирск, Россия

<sup>2</sup> Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия

<sup>3</sup> Институт молекулярной и клеточной биологии Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия

 borodin@bionet.nsc.ru

**Аннотация.** Добавочная хромосома, ограниченная клетками зародышевой линии (germline-restricted chromosome, GRC), обнаружена у всех исследованных воробьинообразных птиц. Она элиминируется из клеток соматической линии в раннем эмбриогенезе и из сперматоцитов после первого или второго деления мейоза. GRC передается в ряду поколений преимущественно по материнской линии, содержит амплифицированные и перестроенные копии последовательностей хромосом основного набора. Некоторые из них экспрессируются в гонадах самцов и самок. Однако функция и эволюционная динамика GRC остаются неизвестными. Мы провели сравнительный цитогенетический анализ GRC пяти видов птиц семейства Вьюрковые – обыкновенного снегиря *Pyrrhula pyrrhula*, обыкновенной зеленушки *Chloris chloris*, обыкновенного щегла *Carduelis carduelis*, обыкновенной чечётки *Acanthis flammea* и обыкновенного щура *Pinicola enucleator* – с использованием флуоресцентной гибридизации *in situ* ДНК-зонда к целой GRC обыкновенного снегиря с материалом ядер распластанных сперматоцитов данных видов и иммулолокализации белков синаптонемного комплекса и центромеры. Мы впервые описали кариотип синаптонемных комплексов обыкновенного щура ( $2n = 82 + \text{GRC}$ ). Биваленты основного набора состоят из девяти субметацентрических (семь макро- и два микробивалента) и 32 акроцентрических микробивалентов. Все акроцентрические микробиваленты основного набора содержат центромеры, состоящие из нескольких центромерных доменов (метаполицентромеры). GRC щура представляет собой крупный акроцентрический макроунивалент. Перекрестная гибридизация *in situ* ДНК-зонда к GRC снегиря показала только слабые сигналы на GRC щура и чечётки, тогда как на GRC зеленушки и щегла сигналы отсутствовали. Эти данные согласуются с опубликованными результатами, полученными для двух других представителей этого семейства, и свидетельствуют о высокой видовой специфичности последовательностей GRC в пределах семейства Вьюрковые. Мы также обнаружили межвидовые различия в локализации последовательностей, сходных с последовательностями GRC снегиря, на бивалентах основного набора исследуемых видов. Таким образом, наши данные указывают на быструю эволюцию генетического состава GRC и видоспецифичную динамику увеличения и сокращения копийности выявленных последовательностей на хромосомах основного набора в ходе эволюции певчих птиц.

**Ключевые слова:** germline-restricted chromosome; GRC; хромосомная эволюция; флуоресцентная гибридизация *in situ*; центромера; вьюрки

**Для цитирования:** Малиновская Л.П., Тишакова К.В., Бородин П.М. Сравнительный цитогенетический анализ хромосомы, ограниченной клетками зародышевой линии, у вьюрковых птиц (Passeriformes, Aves). *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2026;30(3):444-450. doi 10.18699/vjgb-26-48

**Финансирование.** Исследование поддержано Российским научным фондом, грант № 23-14-00182.

**Благодарности.** Благодарим Центр микроскопии биологических объектов Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия (регламент № 3054), поддержанный грантами Министерства науки и высшего образования Российской Федерации № FSUS-2024-0018 и FWNR-2022-0015.

## Comparative cytogenetic analysis of the germline-restricted chromosome in Fringillidae species (Passeriformes, Aves)

L.P. Malinovskaya <sup>1,2</sup>, K.V. Tishakova <sup>1,3</sup>, P.M. Borodin <sup>2</sup> 

<sup>1</sup> Novosibirsk State University, Novosibirsk, Russia

<sup>2</sup> Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

<sup>3</sup> Institute of Molecular and Cellular Biology of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

 borodin@bionet.nsc.ru

**Abstract.** An additional germline-restricted chromosome (GRC) has been found in the germline cells of all studied passerine bird species. It is eliminated from somatic cells during early embryogenesis and from spermatocytes after the first or second division of male meiosis. The GRC is transmitted across generations predominantly via the maternal line. It contains amplified and rearranged copies of genomic regions from the standard chromosome set. Some of these genes are expressed in the gonads of both males and females. However, the function and evolutionary dynamics of the GRC remain unknown. We conducted a comparative cytogenetic analysis of the GRC in five closely related finch species – the Eurasian bullfinch *Pyrrhula pyrrhula*, the common greenfinch *Chloris chloris*, the European goldfinch *Carduelis carduelis*, the common redpoll *Acanthis flammea*, and the pine grosbeak *Pinicola enucleator* – using fluorescent *in situ* hybridization (FISH) with a whole-chromosome DNA probe derived from the bullfinch GRC on spread spermatocytes of these species and immunolocalization of synaptonemal complex (SC) and centromere proteins. We described for the first time the SC karyotype of the pine grosbeak ( $2n = 82 + \text{GRC}$ ). The standard chromosome set consists of nine submetacentric bivalents (seven macro- and two microbivalents) and 32 acrocentric microbivalents. All acrocentric microbivalents contain centromeres composed of multiple centromeric domains (metapolycentromeres). The grosbeak GRC is a large acrocentric macrounivalent. Cross-species *in situ* hybridization of the bullfinch GRC DNA probe showed only weak signals on the GRC of the grosbeak and redpoll, whereas no signal was detected on the greenfinch and goldfinch GRCs. These data are consistent with published results for two other representatives of this family and indicate rapid divergence and high species specificity of GRC sequences within the family Fringillidae. We also detected interspecies differences in the localization of sequences homologous to the bullfinch GRC on the bivalents of the standard set of these species. Thus, our data indicate rapid evolution of the GRC's genetic composition and reveal species-specific dynamics of increase and decrease in the copy number of detected sequences in the standard chromosome set during the evolution of songbird species.

**Key words:** germline-restricted chromosome; GRC; chromosome evolution; fluorescent *in situ* hybridization; centromere; finches

**For citation:** Malinovskaya L.P., Tishakova K.V., Borodin P.M. Comparative cytogenetic analysis of the germline-restricted chromosome in Fringillidae species (Passeriformes, Aves). *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii* = *Vavilov J Genet Breed.* 2026;30(3):444-450. doi 10.18699/vjgb-26-48

## Введение

Добавочная хромосома, ограниченная клетками зародышевой линии (germline-restricted chromosome, GRC), обнаружена у всех исследованных воробьинообразных птиц, что свидетельствует о ее монофилетическом происхождении (Torgasheva et al., 2019). GRC всех изученных видов содержит амплифицированные и перестроенные копии последовательностей хромосом основного набора. Некоторые из них экспрессируются в гонадах самцов и самок (Biederman et al., 2018; Kinsella et al., 2019). GRC элиминируется из клеток соматической линии в раннем эмбриогенезе и из сперматоцитов после первого или второго деления мейоза (Pigozzi, Solari, 2005). GRC передается потомкам преимущественно по материнской линии (Pei et al., 2022).

Элиминация GRC из соматических клеток позволяет генам, локализованным на ней, избегать отбора, характерного для генов, локализованных на хромосомах основного набора. Это должно вести к быстрому изменению генетического состава GRC. Действительно, размер и генетический состав GRC широко варьируют между видами. У одних видов GRC – одна из самых крупных макрохромосом (макро-GRC), у других – одна из самых маленьких микрохромосом (микро-GRC) (Borodin et al., 2022).

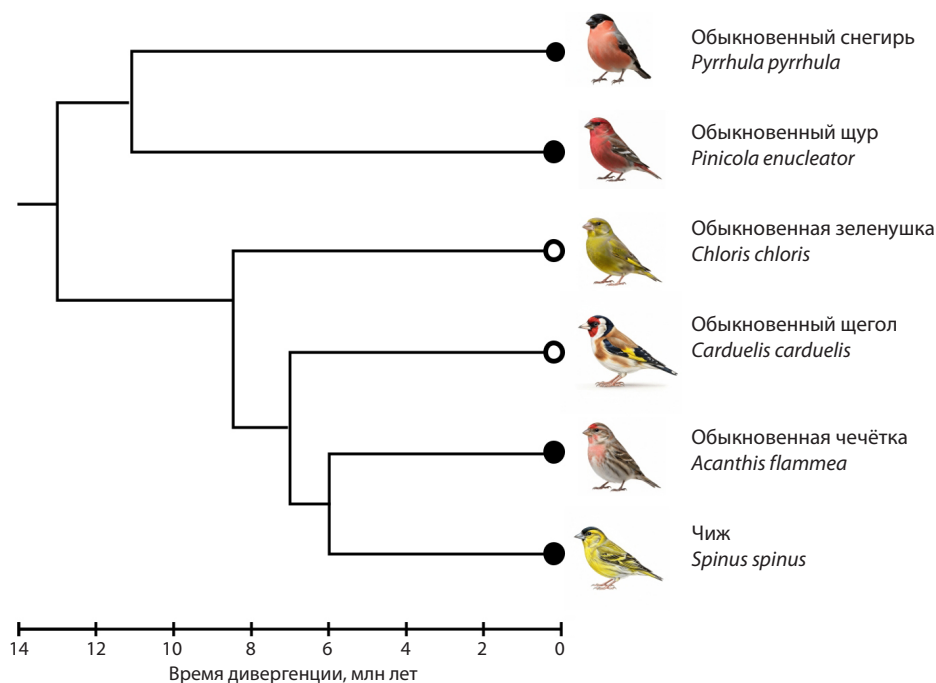
Результаты перекрестной флуоресцентной гибридизации *in situ* (fluorescent *in situ* hybridization, FISH) с использованием полнохромосомных ДНК-зондов к GRC зебровой амадины *Taeniopygia guttata*, ласточки береговушки *Riparia riparia*, чижа *Spinus spinus* и большой синицы *Parus major* продемонстрировали очень низкий уровень сходства между GRC разных видов (время дивергенции между самыми далекими видами составляет ~25–30 млн

лет) (Torgasheva et al., 2019, 2021), что свидетельствует о крайне быстрой эволюции генетического содержания этой хромосомы. Этот вывод подтверждается данными сравнительного секвенирования микро-GRC у близкородственных видов, таких как обыкновенный соловей *Luscinia luscinia* и западный соловей *L. megarhynchos*, которые показали существенные различия в генетическом составе GRC, несмотря на их относительно недавнее расхождение (около 1.8 млн лет назад) (Schlebusch et al., 2023).

Многие гены на GRC представлены в фрагментированном, вероятно, нефункциональном, состоянии, за исключением небольшого числа высококонсервативных и, по всей видимости, жизненно важных генов. Такое быстрое изменение генетического состава и обилие дупликаций, делеций и псевдогенов резко выделяется на фоне консервативного кариотипа птиц, делая GRC самой быстроэволюционирующей хромосомой в геноме певчих птиц (Borodin et al., 2022; Ruiz-Ruano et al., 2025).

Быстрое изменение размера и генетического состава GRC и, как следствие, разнообразие ее генного состава, включающего гены, связанные с развитием репродуктивной системы, привело к формулировке гипотез, согласно которым GRC либо разрешает конфликт между зародышевой и соматической линиями клеток, изолируя гены с взаимно противоречивыми эффектами, либо выступает в роли геномного паразита, либо способствует видообразованию благодаря быстрой дивергенции генетического состава, либо участвует во всех этих процессах одновременно (Borodin et al., 2022; Бородин, 2023; Vontzou et al., 2023).

Масштабы и закономерности изменчивости GRC на цитогенетическом уровне внутри узких таксономических групп, таких как семейство, остаются недостаточно изу-



**Рис. 1.** Кладограмма видов птиц семейства Вьюрковые, использованных для сравнительного анализа GRC.

Черный кружок обозначает макро-GRC, белый – микро-GRC. Кладограмма построена с использованием ресурса Timetree.org (Kumar et al., 2017) (последний доступ – 3 декабря 2025 г.).

ченными. Эксперименты по перекрестной FISH, в том числе единичные случаи сравнения генетического содержания GRC внутри одного семейства, охватывали лишь два-три вида (Torgasheva et al., 2019). Более систематический сравнительный анализ GRC у нескольких представителей одной клады ранее не проводился.

Целью настоящей работы были сравнительный цитогенетический анализ GRC пяти видов семейства Вьюрковые и оценка паттерна гибридизации ДНК-зонда к целой макро-GRC обыкновенного снегиря *Pyrrhula pyrrhula* с материалом ядер распластанных сперматоцитов у видов с разной степенью филогенетической близости и разной морфологией GRC. Для этого мы выбрали четыре вида, относящихся к разным родам в этом семействе (рис. 1): обыкновенную зеленушку *Chloris chloris* (микро-GRC), обыкновенного щегла *Carduelis carduelis* (микро-GRC), обыкновенную чечётку *Acanthis flammea* (макро-GRC) и обыкновенного щура *Pinicola enucleator*, кариотип и морфология GRC которого до сих пор не описаны.

Выбранные виды представляют разные эволюционные линии в пределах семейства: время дивергенции между снегирем и щуром составляет около 11 млн лет, а между снегирем и зеленушкой с щеглом и чечёткой – около 13 млн лет (Price et al., 2014; Hooper, Price, 2017). Объединение результатов такого эксперимента с данными, полученными ранее при анализе двух других видов этого семейства, чижа *Spinus spinus* (макро-GRC) и обыкновенного щегла *Carduelis carduelis* (микро-GRC) (Torgasheva et al., 2019), которые дивергировали около 8.5 млн лет назад (Price et al., 2014; Hooper, Price, 2017), позволит более детально оценить изменчивость GRC внутри одного семейства.

## Материалы и методы

Биологический материал получен от птиц, доставленных с тяжелыми травмами в Центр реабилитации диких животных (г. Новосибирск) в период с апреля по май 2022–2023 гг. В настоящей работе исследовано по одному самцу снегиря, щура, зеленушки, щегла и чечётки. Эвтаназия осуществлялась передозировкой изофлурана (Laboratories Karizoo, S.A., Барселона, Испания). Работа с птицами и эвтаназия проводились в соответствии с национальными нормативами по уходу и использованию лабораторных животных. Протокол эксперимента рассмотрен и одобрен Комиссией по биоэтике Института цитологии и генетики СО РАН (протоколы № 114 от 17.12.2021 и № 199 от 21.11.2024).

Препараты синаптонемных комплексов (СК) готовили по методу А.Н. Peters с коллегами (1997). Иммуноцитохимическое выявление белков СК и центромеры проводили по протоколу L.K. Anderson с коллегами (1999) с использованием следующих первичных антител: поликлональные антитела кролика к SYCP3 (разведение 1:500; Abcam, Великобритания; кат. номер ab15093), антицентромерные антитела из сыворотки пациентов с CREST-синдромом (разведение 1:100; Antibodies Inc., США; кат. номер 15-234). Были использованы вторичные антитела: антитела козы к IgG кролика, конъюгированные с Cy3 (разведение 1:500; Jackson ImmunoResearch, США; кат. номер 111-165-144), и антитела осла к IgG человека, конъюгированные с AMCA (разведение 1:100; Jackson ImmunoResearch, США; кат. номер 709-155-149).

Препараты инкубировали в течение ночи при +4 °C с первичными антителами и один час при +37 °C со вто-

ричными антителами во влажной камере. Для предотвращения выгорания на препараты наносили среду Vectashield (Vector Laboratories, США; кат. номер H-1000-10).

ДНК-зонд к целой GRC снегиря получали путем микродиссекции пяти копий микроядер с мейотических хромосомных препаратов, как описано у А.А. Торгашевой с коллегами (Torgasheva et al., 2019). Предварительно препараты окрашивали 0.1 % раствором Гимзы (Sigma, США) в течение 3–5 мин при комнатной температуре. ДНК из микродиссектированных микроядер амплифицировали и метили биотином-11-dUTP (Sigma) с помощью набора GenomePlex Whole Genome Amplification Kit (Sigma-Aldrich, США; кат. номер WGA1).

FISH с использованием зонда к ДНК GRC снегиря проводили по стандартному протоколу (Liehr et al., 2017) с некоторыми модификациями. Гибридизационная смесь (32 мкл) содержала гибридизационный буфер (50 % формамид, 2×SSC), 0.2 % Tween 20 и 40 нг меченого зонда. Обработанные РНКазой А препараты денатурировали в 70 % формамиде с 2×SSC при +72 °С 3 мин. Зонд денатурировали при +95 °С 5 мин. Гибридизацию проводили в течение ночи при +39 °С во влажной камере. Меченный биотином зонд выявляли с помощью авидина-FITC (разведение 1:400) и анти-авидина-FITC (разведение 1:200) (Vector Laboratories, США). На препараты наносили среду Vectashield с DAPI (Vector Laboratories, кат. номер H-1200-10).

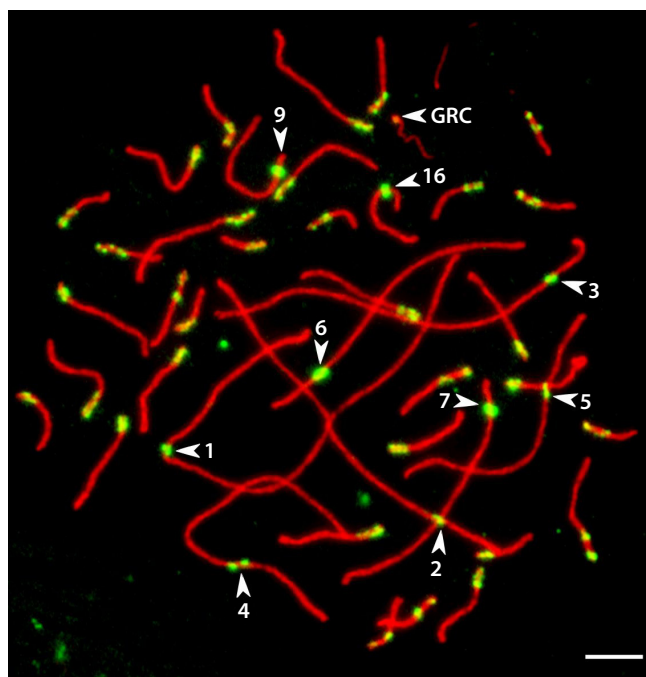
Изображения СК после иммулокализации белков и FISH фиксировали с помощью CCD-камеры, установленной на микроскопе Axioplan 2 (Carl Zeiss, Германия), с фильтрами № 49 (DAPI), 10 (FITC) и 15 (TRITC) (Zeiss) и программным обеспечением ISIS4 (METASystems GmbH, Германия). Яркость и контрастность изображений корректировали с помощью Corel PaintShop Photo Pro X6 (Alludo, Канада).

Для построения идиограммы СК кариотипа щура было измерено 28 клеток. Длину СК и положение центромера определяли в микрометрах с помощью программы MicroMeasure 3.3 (Reeves, 2001). Все исходные данные приведены в Приложении<sup>1</sup>. В каждой клетке ранжировали СК по относительной длине и центромерному индексу и рассчитывали средние показатели по всем клеткам.

Описательные статистики получали с использованием Statistica 6.0 (StatSoft Inc., Талса, ОК, США). В тексте приводятся значения среднего ± стандартное отклонение.

## Результаты

Ни соматический, ни СК кариотип обыкновенного щура *Pinicola enucleator* L. не известны до сих пор. Мы обнаружили, что СК кариотип этого вида включает 41 пару бивалентов основного набора и GRC ( $2n = 82 + \text{GRC}$ ; число плеч (FN) = 50) (рис. 2). Общая длина СК составила  $334 \pm 47$  мкм. Макробиваленты 1–7, а также микробиваленты 9 и 16 являются субметацентрическими; микробиваленты 8 и все остальные микробиваленты – акроцентри-



**Рис. 2.** Фотография препарата СК из пахитенного сперматоцита щура после иммулокализации белка SYCP3 (красный цвет) и белков центромеры (зеленый).

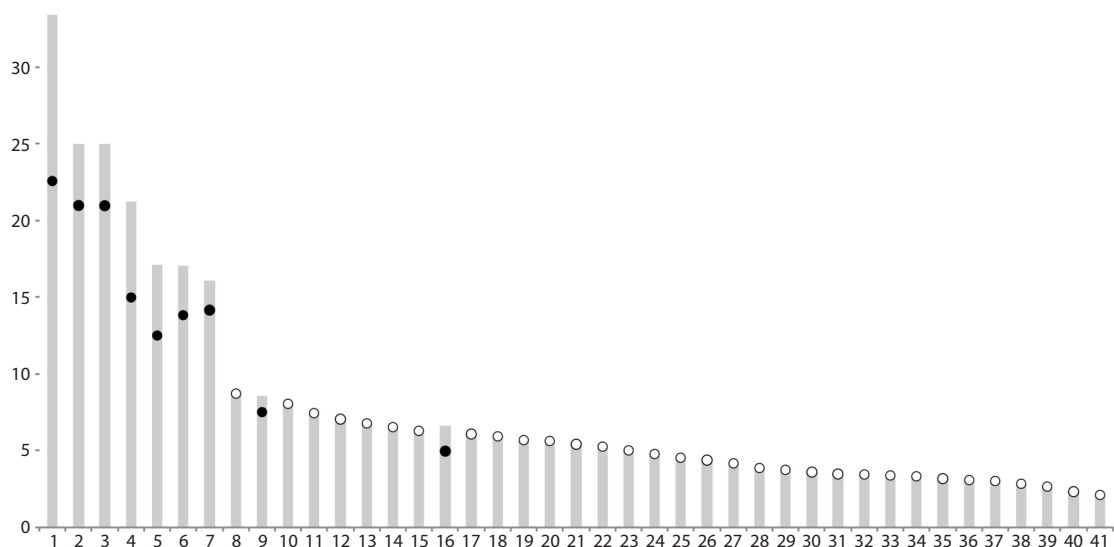
Головки стрелок указывают на субметацентрические биваленты 1–7, 9, 16 и GRC. Масштабная линейка 5 мкм.

ческими (рис. 3). Все акроцентрические микробиваленты основного набора содержат центромеры, состоящие из нескольких центромерных доменов. Такие центромеры принято называть метаполицентромерами (Grishko, Borodin, 2024). GRC щура представляет собой крупную акроцентрическую макрохромосому. На стадии пахитены она формирует акроцентрический унивалент, который распознают антитела к белку SYCP3, формирующему латеральный элемент СК (см. рис. 2).

Для оценки сходства между последовательностями GRC снегиря и GRC других видов вьюрковых проведена перекрестная FISH с использованием ДНК-зонда к GRC снегиря, полученным ранее (Grishko et al., 2025). Зонд слабо гибридизовался с макро-GRC щура и чечётки и не гибридизовался с микро-GRC зеленушки и щегла (см. таблицу).

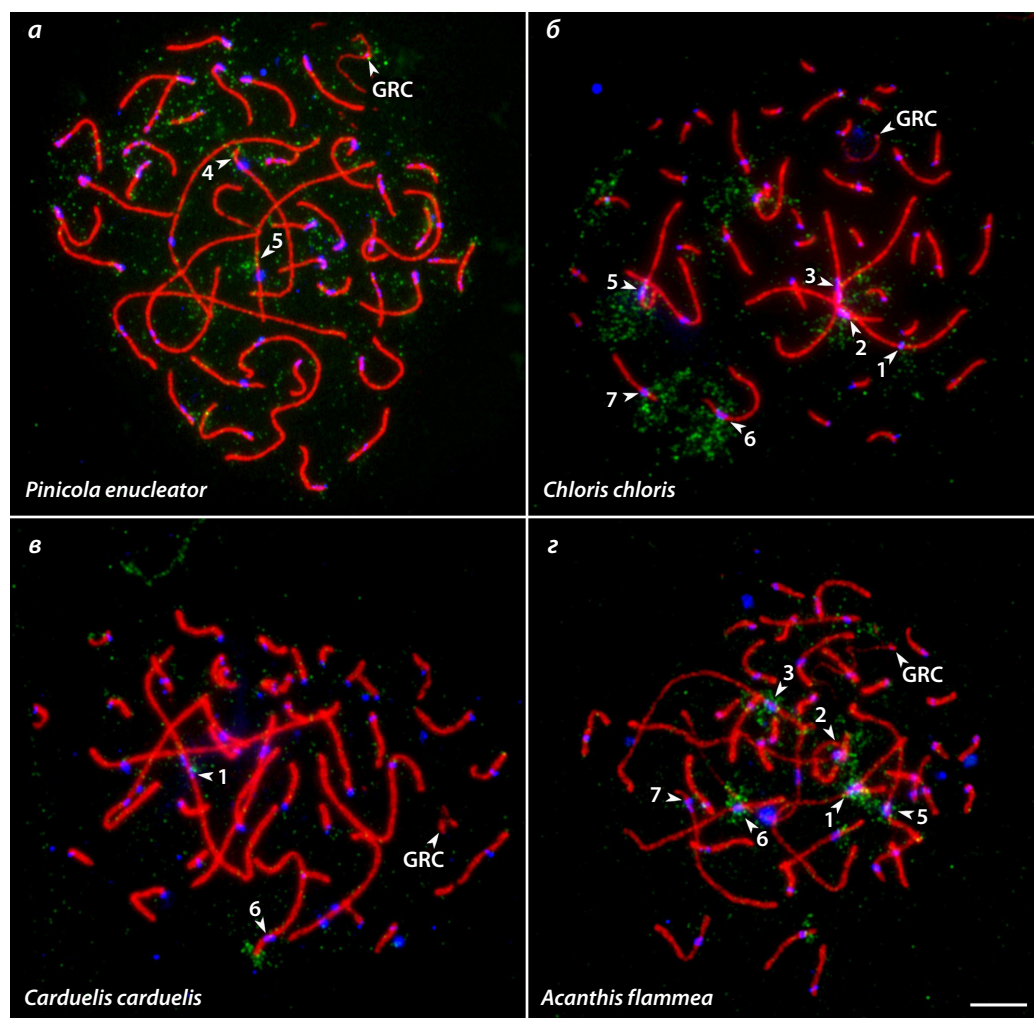
У всех четырех видов зонд метил несколько областей бивалентов основного набора. На препаратах СК щура сигналы гибридизации наблюдались на коротком плече макробивалента 4 и в области длинного плеча макробивалента 5 (рис. 4, а). Зонд также давал слабые сигналы на многих других бивалентах. На препаратах СК зеленушки и чечётки зонд гибридизовался с перичентромерными районами нескольких микробивалентов и всех макробивалентов, за исключением единственного метацентрического макробивалента (вероятно, ZZ) (см. рис. 4, б, в). На препаратах СК щегла гибридизационный сигнал выявляли в перичентромерном районе макробивалента 1 и коротком плече макробивалента 6 (см. рис. 4, в).

<sup>1</sup> Приложение см. по адресу:  
<https://vavilovj-icg.ru/download/pict-2026-30/appx24.xlsx>



**Рис. 3.** Идиограмма СК кариотипа щура без учета GRC.

По оси Y указана средняя длина СК в мкм; по оси X – биваленты, упорядоченные по убыванию размера. Черные кружки отмечают расположение моноцентромер, белые – метаполицентромер.



**Рис. 4.** Фотографии препаратов СК из пахитенных сперматоцитов щура (а), зеленушки (б), щегла (в) и чечётки (г) после FISH с зондом к ДНК GRC снегиря (зеленый цвет), иммунолокализации белка SYCP3 (красный) и белков центромеры (синий).

Головки стрелок указывают на GRC и биваленты основного набора, меченные зондом к ДНК GRC снегиря. Масштаб 5 мкм.

Выявление гибридационного сигнала после FISH с зондом к ДНК GRC снегирия на препаратах СК вьюрковых птиц

Вид	Сигнал	
	на GRC	на макробиваленте <sup>а</sup>
Снегирь <i>Pyrrhula pyrrhula</i> <sup>б</sup>	Сильный	c1, 6
Щур <i>Pinicola enucleator</i>	Слабый	p4, q5
Зеленушка <i>Chloris chloris</i>	Отсутствует	c1-3, 5-7
Щегол <i>Carduelis carduelis</i>	Отсутствует	c1, p6
Чечётка <i>Acanthis flammea</i>	Слабый	c1-3, 5-7

<sup>а</sup> c – центромера; p – короткое плечо бивалента; q – длинное плечо бивалента.

<sup>б</sup> (Grishko et al., 2025).

## Обсуждение

В настоящем исследовании мы впервые описали СК кариотип обыкновенного щура, показав, что он, как и кариотипы половины исследованных вьюрковых птиц (Borodin et al., 2022; Malinovskaya et al., 2022), содержит макро-GRC. Мы установили, что многие биваленты данного вида имеют метаполицентромеры. Ранее наличие метаполицентромер было показано для снегирия и коноплянки *Linaria cannabina* из того же семейства Вьюрковые (Grishko et al., 2023).

Основным результатом данного исследования стало выявление высокой межвидовой вариабельности генетического состава GRC между представителями семейства Вьюрковые. Несмотря на относительно близкое родство между вьюрками (время дивергенции между снегирием и другими исследованными видами – около 11–13 млн лет (Price et al., 2014; Hooper, Price, 2017)), зонд к ДНК макро-GRC снегирия давал слабый гибридационный сигнал на макро-GRC щура и чечётки и не давал сигнала на микро-GRC зеленушки и щегла.

Отсутствие детектируемого сигнала на микро-GRC зеленушки и щегла, в отличие от слабого сигнала на макро-GRC щура и чечётки, позволяет предположить, что размер GRC может быть одним из факторов, влияющих на степень выявляемого сходства как минимум в пределах одного семейства. Полученные данные согласуются с данными литературы: так, при меньшем времени дивергенции (~9 млн лет) ДНК-зонд к микро-GRC чижа давал слабый гибридационный сигнал на макро-GRC щегла (Torgasheva et al., 2019). Вероятно, за ~9–13 млн лет дивергенции микро-GRC успевают утратить большинство сходных последовательностей, что приводит к отсутствию гибридационного сигнала, тогда как макро-GRC сохраняют их в достаточном количестве для выявления слабого сигнала.

В экспериментах по перекрестной FISH мы обнаружили различия в паттернах гибридации зонда к ДНК GRC снегирия с бивалентами основного набора у разных видов вьюрковых. Ранее было показано, что зонд к ДНК GRC снегирия гибридизовался с перичентромерными районами определенных макробивалентов и рядом микробивалентов снегирия (Grishko et al., 2025). В наших экспериментах по перекрестной FISH этот зонд демонстрировал иной пат-

терн гибридации. Полученные межвидовые различия в паттернах гибридации свидетельствуют о быстрой эволюции повторных последовательностей, локализованных на хромосомах основного набора, протекающей на фоне общей консервативности геномов птиц.

Гибридация зонда к ДНК GRC снегирия с перичентромерными районами всех макробивалентов, за исключением макробивалента 4 у зеленушки и чечётки, может свидетельствовать о консервативности этих последовательностей у данных двух видов. Эта картина контрастирует с паттерном, обнаруженным у щура и щегла: зонд специфично гибридизовался только с отдельными участками макробивалентов, что указывает на более ограниченное и видоспецифичное распределение выявляемых последовательностей по бивалентам основного набора у этих видов. Слабые диффузные сигналы, обнаруженные на большинстве бивалентов у щура, могут представлять собой «призрачные» последовательности, когда-то более широко распространенные, но впоследствии деградировавшие или замененные в большинстве районов.

Таким образом, GRC – это быстро эволюционирующий элемент генома певчих птиц, который показывает небольшую степень сходства даже между видами внутри одного семейства Вьюрковые. Различия в паттерне гибридации зонда к ДНК GRC снегирия с материалом ядер распластаных сперматоцитов разных видов вьюрковых указывают на видоспецифичную динамику увеличения и сокращения копийности выявляемых последовательностей в бивалентах основного набора в ходе эволюции.

## Заключение

Наше исследование продемонстрировало, что генетический состав GRC отдельных представителей семейства Вьюрковые в высокой степени видоспецифичен, что указывает на быструю эволюцию GRC. Наличие сходных последовательностей между GRC снегирия и бивалентами основного набора разных видов вьюрковых, а также видоспецифичные паттерны их локализации согласуются с аналогичными результатами перекрестных FISH, полученными с использованием зондов к ДНК GRC других видов птиц.

## Список литературы / References

- Бородин П.М. Хромосомы певчих птиц, ограниченные зародышевой линией. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2023; 27(6):641-650. doi 10.18699/VJGB-23-75
- [Borodin P.M. Germline-restricted chromosomes of songbirds. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov J Genet Breed*. 2023; 27(6):641-650. doi 10.18699/VJGB-23-75]
- Anderson L.K., Reeves A., Webb L.M., Ashley T. Distribution of crossing over on mouse synaptonemal complexes using immunofluorescent localization of MLH1 protein. *Genetics*. 1999;151(4):1569-1579. doi 10.1093/genetics/151.4.1569
- Biederman M.K., Nelson M.M., Asalone K.C., Pedersen A.L., Saldanha C.J., Bracht J.R. Discovery of the first germline-restricted gene by subtractive transcriptomic analysis in the Zebra Finch, *Taeniopygia guttata*. *Curr Biol*. 2018;28(10):1620-1627. doi 10.1016/j.cub.2018.03.067
- Borodin P., Chen A., Forstmeier W., Fouché S., Malinovskaya L., Pei Y., Reifová R., Ruiz-Ruano F.J., Schlebusch S.A., Sotelo-Muñoz M., Torgasheva A., Vontzou N., Suh A. Mendelian nightmares:

- the germline-restricted chromosome of songbirds. *Chromosome Res.* 2022;30(2-3):255-272. doi 10.1007/s10577-022-09688-3
- Grishko E.O., Borodin P.M. Structure and evolution of metapolycentromeres. *Vavilov J Genet Breed.* 2024;28(6):592-601. doi 10.18699/vjgb-24-66
- Grishko E., Malinovskaya L., Slobodchikova A., Kotelnikov A., Torgasheva A., Borodin P. Cytological analysis of crossover frequency and distribution in male meiosis of cardueline finches (Fringillidae, Aves). *Animals.* 2023;13(23):3624. doi 10.3390/ani13233624
- Grishko E., Malinovskaya L., Tishakova K., Borodin P. Germline restricted chromosome (GRC) in diploid and polyploid spermatocytes of the Eurasian bullfinch, *Pyrrhula pyrrhula* (Fringillidae, Passeriformes, Aves). *Animals.* 2025;15(23):3394. doi 10.3390/ani15233394
- Hooper D.M., Price T.D. Chromosomal inversion differences correlate with range overlap in passerine birds. *Nat Ecol Evol.* 2017;1(10):1526-1534. doi 10.1038/s41559-017-0284-6
- Kinsella C.M., Ruiz-Ruano F.J., Dion-Côté A.-M., Charles A.J., Gossmann T.I., Cabrero J., Kappei D., Hemmings N., Simons M.J.P., Camacho J.P.M., Forstmeier W., Suh A. Programmed DNA elimination of germline development genes in songbirds. *Nat Commun.* 2019;10(1):5468. doi 10.1038/s41467-019-13427-4
- Kumar S., Stecher G., Suleski M., Hedges S.B. TimeTree: a resource for timelines, timetrees, and divergence times. *Mol Biol Evol.* 2017;34(7):1812-1819. doi 10.1093/molbev/msx116
- Liehr T., Kreskowski K., Ziegler M., Piaszinski K., Rittscher K. The standard FISH procedure. In: Liehr T. (Ed.) Fluorescence In Situ Hybridization (FISH). Springer Protocols Handbooks. Springer, 2017; 109-118. doi 10.1007/978-3-662-52959-1\_9
- Malinovskaya L.P., Slobodchikova A.Y., Grishko E.O., Pristyazhnyuk I.E., Torgasheva A.A., Borodin P.M. Germline-restricted chromosomes and autosomal variants revealed by pachytene karyotyping of 17 avian species. *Cytogenet Genome Res.* 2022;162(3):148-160. doi 10.1159/000524681
- Pei Y., Forstmeier W., Ruiz-Ruano F.J., Mueller J.C., Cabrero J., Camacho J.P.M., Alché J.D., ... Hertel M., Teltcher K., Knief U., Suh A., Kempnaers B. Occasional paternal inheritance of the germline-restricted chromosome in songbirds. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2022;119(4):e2103960119. doi 10.1073/pnas.2103960119
- Peters A.H., Plug A.W., van Vugt M.J., de Boer P. A drying-down technique for the spreading of mammalian meiocytes from the male and female germline. *Chromosome Res.* 1997;5(1):66-68. doi 10.1023/a:1018445520117
- Pigozzi M.I., Solari A.J. The germ-line-restricted chromosome in the zebra finch: recombination in females and elimination in males. *Chromosoma.* 2005;114(6):403-409. doi 10.1007/s00412-005-0025-5
- Price T.D., Hooper D.M., Buchanan C.D., Johansson U.S., Tietze D.T., Alström P., Olsson U., Ghosh-Harihar M., Ishtiaq F., Gupta S.K., Martens J., Harr B., Singh P., Mohan D. Niche filling slows the diversification of Himalayan songbirds. *Nature.* 2014;509(7499):222-225. doi 10.1038/nature13272
- Reeves A. MicroMeasure: a new computer program for the collection and analysis of cytogenetic data. *Genome.* 2001;44(3):439-443. doi 10.1139/g01-037
- Ruiz-Ruano F.J., Schlebusch S.A., Vontzou N., Moreno H., Biegler M.T., Kutschera V.E., Ekman D., ... Segami J.C., Tan D.J.X., Torgasheva A., Whibley A., Suh A. Programmed DNA elimination drives rapid genomic innovation in two thirds of all bird species. *bioRxiv.* 2025. doi 10.1101/2025.07.16.664580
- Schlebusch S.A., Ridl J., Poinet M., Ruiz-Ruano F.J., Reif J., Pajer P., Pačes J., Albrecht T., Suh A., Reifová R. Rapid gene content turnover on the germline-restricted chromosome in songbirds. *Nat Commun.* 2023;14(1):4579. doi 10.1038/s41467-023-40308-8
- Torgasheva A.A., Malinovskaya L.P., Zadesenets K.S., Karamyshva T.V., Kizilova E.A., Akberdina E.A., Pristyazhnyuk I.E., Shnaider E.P., Volodkina V.A., Saifitdinova A.F., Galkina S.A., Larkin D.M., Rubtsov N.B., Borodin P.M. Germline-restricted chromosome (GRC) is widespread among songbirds. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2019;116(24):11845-11850. doi 10.1073/pnas.1817373116
- Torgasheva A., Malinovskaya L., Zadesenets K., Shnaider E., Rubtsov N., Borodin P. Germline-restricted chromosome (GRC) in female and male meiosis of the great tit (*Parus major*, Linnaeus, 1758). *Front Genet.* 2021;12:768056. doi 10.3389/fgene.2021.768056
- Vontzou N., Pei Y., Mueller J.C., Reifová R., Ruiz-Ruano F.J., Schlebusch S.A., Suh A. Songbird germline-restricted chromosome as a potential arena of genetic conflicts. *Curr Opin Genet Dev.* 2023;83:102113. doi 10.1016/j.gde.2023.102113

**Конфликт интересов.** Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 11.11.2025. После доработки 23.12.2025. Принята к публикации 24.12.2025.