

МОРФОТИПЫ В-ХРОМОСОМ *APODEMUS PENINSULAE* (RODENTIA) ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

© Г. В. Рослик, И. В. Картавцева

Биолого-почвенный институт Дальневосточного отделения РАН, Владивосток;
электронный адрес: roslik_g@mail.ru, irina-kar52@rambler.ru

Исследован полиморфизм морфотипов В-хромосом в природных популяциях восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* ($n = 367$) пяти регионов Дальнего Востока России — Магаданской и Амурской областей, Еврейской автономной области, Хабаровского и Приморского краев. По размерным и морфологическим параметрам выделено 6 групп морфотипов В-хромосом. На основе их сочетаний выявлено 78 клеточных клонов, 23 из которых обнаружены у животных со стабильным кариотипом и 76 — у особей-мозаиков. Особи-мозаики имеют также более многообразные и уникальные сочетания морфотипов В-хромосом. Между географическими и локальными популяциями не найдено различий по исследованным характеристикам. Однородный состав ДНК В-хромосом этого вида на территории Дальнего Востока России, показанный ранее, позволил нам объединить числовые и размерные данные для каждого клона, введя условное «количество массы» В-хромосом (индекс mB). Предположена ведущая роль естественного отбора в формировании «критической» массы добавочных хромосом у особей со стабильным кариотипом и ослабление его роли у особей-мозаиков.

Ключевые слова: В-хромосомы, морфотипы, *Apodemus peninsulae*, особи-мозаики, индекс mB.

Добавочные (или В-) хромосомы присутствуют в кариотипах примерно 70 видов млекопитающих (Трифонов и др., 2010). Частота встречаемости этих структур может быть различной у разных видов, популяций и особей. По размеру В-хромосомы млекопитающих обычно сопоставимы с хромосомами основного набора и имеют различную морфологию. Как правило, в кариотипе отдельной особи выделяют только один или два, а в редких случаях несколько морфотипов В-хромосом (Vujošević, Blagoević, 2004).

Восточноазиатская мышь *Apodemus peninsulae* Thomas, 1906 является уникальным модельным объектом исследования добавочных хромосом млекопитающих по ряду причин. Во-первых, в ее кариотипах с очень высокой частотой почти по всему ареалу выявлена сложная система В-хромосом (Kartavtseva, Roslik, 2004). Во-вторых, ее добавочные хромосомы отличаются наибольшим разнообразием морфотипов в сравнении с другими млекопитающими. Так, система В-хромосом *A. peninsulae* представлена изменчивостью этих структур по числу — от 0 до 30 (Борисов и др., 2010), размерам — от макрохромосом, несколько превышающих первую пару аутосом (Kartavtseva et al., 2000), до едва видимых точечных микро-В-хромосом (Борисов, Бочкарев, 2008) и морфологии — от мета-acrocentric. Сочетание различных макро- и микро-В-хромосом в кариотипе этого вида многообразно, и для удобства их анализа в зависимости от размеров и морфологии их подразделяют на 5 классов (Борисов, 1986). В-третьих, для этого вида характерен внутритканевой мозаицизм по В-хромосомам, когда их число изменчиво в клетках одного индивидуума. Животные со

стабильным кариотипом имеют один клон клеток, а особи-мозаики — два или более.

Обычно анализ изменчивости системы В-хромосом проводится только по модальным числам. Поэтому вариации числа и определенных морфотипов В-хромосом в различных клонах у особей-мозаиков остаются недооцененными. Ранее нами был выявлен 41 индивидуальный клон системы В-хромосом для 22 животных из Томской и Читинской областей, Алтая и Тувы (Рослик, Картавцева, 2003). К настоящему времени известно 196 таких клонов для 312 мышей из популяций Сибири (Борисов, Бочкарев, 2008). Специфические варианты системы В-хромосом *A. peninsulae* могут служить признаком (маркером), дифференцирующим многие сибирские популяции этого вида (Борисов, 1986, 1990а, 1990б). В некоторых случаях изменчивость числа В-хромосом может иметь клональный характер (Борисов, Малыгин, 1991).

На основе сведений по составу и локализации В-хромосомоспецифичных библиотек с использованием флуоресцентной гибридизации *in situ* с митотическими хромосомами показано разнообразие морфологии и состава ДНК В-хромосом в географически удаленных популяциях восточноазиатской мыши Сибири и Дальнего Востока России (Rubtsov et al., 2004). Дальнейший анализ имеющихся данных по кариотипам мышей из популяций Алтая, Бурятии, Иркутской обл. и Приморского края позволил высказать ряд гипотез по возникновению и реорганизации В-хромосом (Рубцов и др., 2009). По мнению авторов, решающим фактором для распределения В-хромосом в различные размерно-морфологические классы является изменение «критического» размера их ДНК за

счет увеличения числа В-хромосом путем амплификации ДНК во всех исследованных популяциях. Известно, что В-хромосомы восточноазиатской мыши в основном представляют собой изохромосомы и состоят из многократно повторенных последовательностей сателлитной ДНК (Рубцов, Бородин, 2002; Karamysheva et al., 2002; Rubtsov et al., 2004; Matsubara et al., 2008). На этом основании было предположено, что «изменение числа и размеров индивидуальных хромосом должно иметь меньшее значение, чем общее количество входящей в их состав ДНК, и что изменение числа В-хромосом и количество их ДНК в клетках одной особи не подвержены жесткому контролю естественного отбора» (Рубцов и др., 2009). В заключение своего исследования авторы «не исключают участия естественного отбора в формировании разнообразных систем В-хромосом у восточноазиатских мышей, однако хотели бы отметить, что формирование такого разнообразия возможно и без его участия» (Рубцов и др., 2009). Таким образом, из вышесказанного следует, что роль естественного отбора в формировании числа, размеров и морфологии В-хромосом остается открытой.

У мышей двух отдаленных регионов (Сибири и Дальнего Востока) имеются существенные различия по особенностям дифференциального окрашивания В-хромосом и по составу их ДНК. Так, для В-хромосом мышей сибирских популяций описано 9 вариантов по G- и 16 вариантов по С-исчерченности (Борисов, 1980). При G- и С-окрасках В-хромосомы мышей дальневосточных популяций чаще всего имеют практически полное гомогенное окрашивание без четкой дифференциации (Kartavtseva, Roslik, 2004). В составе ДНК В-хромосом мышей Сибири методом FISH выявлено 7 типов повторенных последовательностей ДНК, тогда как в популяциях мышей Дальнего Востока России — только 1 тип, локализованный в прицентромерных районах половых X- и Y-хромосом (Rubtsov et al., 2004; Рубцов и др., 2005).

Ранее нам удалось выявить преобладание особей с определенным модальным числом в разных выборках этого вида с Дальнего Востока России и обнаружить изменчивость по числу В-хромосом в различные годы (Рослик, Картавцева, 2009). Оставалось невыясненным, имеются ли различия у особей-мозаиков и животных со стабильным кариотипом в распределении морфотипов В-хромосом и существует ли связь этих морфотипов с количеством однотипной ДНК В-хромосом в исследованных дальневосточных популяциях. Чтобы найти признаки, дифференцирующие популяции *A. peninsulae* пяти регионов Дальнего Востока России, нами проанализирована изменчивость морфотипов системы В-хромосом, определены оптимальные сочетания клонов, посчитана условная «масса» для каждого клона системы В-хромосом, а также для особей со стабильным и мозаичным кариотипами.

Материал и методика

В настоящей работе исследованы морфотипы В-хромосом *A. peninsulae* ($n = 367$) из материковых природных популяций пяти регионов Дальнего Востока России: Магаданской и Амурской областей, Еврейской автономной области, Хабаровского и Приморского краев (рис. 1). В анализе использованы 12 новых особей, отловленных в 2009 г. в Спасском и Кавалеровском районах Приморского края, а также кариологические характеристики

355 экземпляров, обследованных ранее при описании полиморфизма по числу В-хромосом (Рослик, Картавцева, 2009).

Хромосомные препараты приготовлены прямым способом из клеток костного мозга (Ford, Hamerton, 1956) с предварительной обработкой раствором пекарских дрожжей (Lee, Elder, 1980) и колхицинированием животных по стандартным методикам, описанным ранее (Рослик, Картавцева, 2009). При рутинном окрашивании препаратов использованы 2%-ный раствор ацетоорсеина и 2%-ный раствор азур-эозина (краситель Гимза; Merck, Германия).

Хромосомные препараты анализировали с помощью микроскопа Axioscop (Zeiss, Германия). Для регистрации и обработки микроизображений использовали CCD-камеру AxioCam HR и программное обеспечение AXIOVISI-ON (Carl Zeiss MicroImaging GmbH, Германия).

Животные со стабильным кариотипом обычно имели постоянное число хромосом во всех проанализированных метафазах. Доля анеуплоидных клеток у них составляла 2—4%. У особей-мозаиков отклонения от модального числа превышали вышеуказанные пределы. Согласно критерию, использованному ранее при описании мозаицизма лисиц, когда такие отклонения в гипоплоидных классах клеток составляли 10% и более, а в гиперплоидных — 5% и более, эти классы клеток мы считали клеточными клонами (Беляев и др., 1974). Животных с двумя клеточными клонами и более классифицировали как мозаиков, а с одним клоном — как имеющих стабильный кариотип. Для особей-мозаиков исследовано не менее 30 (в исключительных случаях 21) метафазных пластинок, чтобы с высокой достоверностью (90—95%) оценить, что данные метафазы являются клеточными клонами, согласно рекомендациям, разработанным для анализа мозаицизма человека (Hook, 1977).

Все индивидуальные клоны системы В-хромосом восточноазиатской мыши, обнаруженные в данном исследовании, представляют оригинальные данные. Особи-мозаики разделены на 2 подгруппы: в первой преобладает один, во второй — два модальных клеточных клона или более. Нами экспериментально определено, что в первой группе один модальный клон занимает от 63 до 91% всех клеток, а во второй группе на модальные клоны приходится от 20 до 50% клеток для каждой особи-мозаика. Субмодальные клоны клеток, как правило, занимают от 5 до 20%. Для каждой особи-мозаика индивидуальные сочетания клонов мы выстраивали по частоте встречаемости (в %) в убывающем порядке.

По размерным и морфологическим параметрам мы выделили 6 групп морфотипов В-хромосом. Первая группа морфотипов — крупные мета-, субмета- и субтелоцентрические, примерно равные по размеру или чуть меньше I пары А-хромосом. В исключительном случае размеры В-хромосомы могут превышать самые крупные из А-хромосом, как было обнаружено нами у единственной особи из Приморского края (Kartavtseva et al., 2000). Вторая группа — средние двуплечие и субтелоцентрические, равные примерно 1/2 от I пары А-хромосом. Мелкие, составляющие примерно 1/3 часть от размера I пары А-хромосом, отнесены нами либо в 3-ю группу, если имеют мета- или субметацентрическую морфологию, либо в 4-ю группу, если они акро- или субтелоцентрические. Для В-хромосом 1—4-й групп с хорошо распознаваемой морфологией также используется термин макро-В-хромосомы (Kartavtseva, Roslik, 2004). Очень мелкие хромосомы

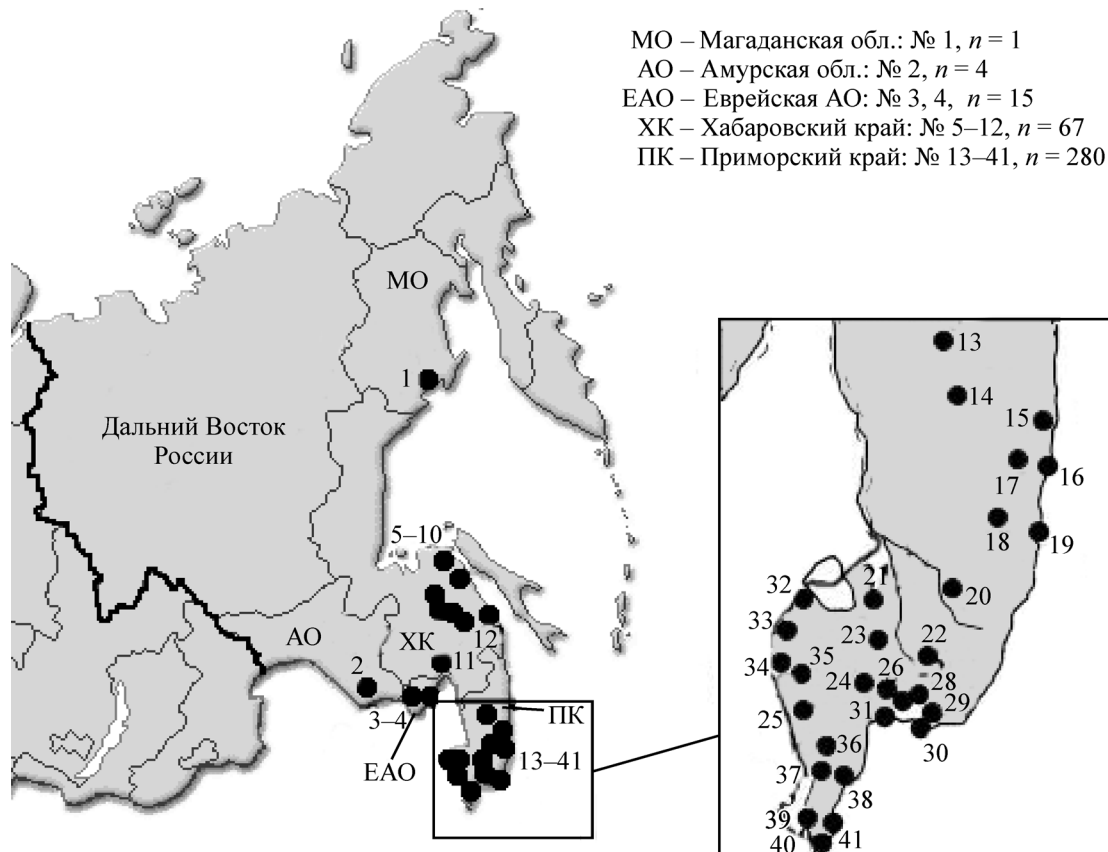


Рис. 1. Точки отлова *Apodemus peninsulae* на Дальнем Востоке России.

№ — номера локальных популяций, n — число исследованных животных в регионах.

набора примерно в 2—3 раза мельче самой мелкой из А-хромосом, иногда с хорошо распознаваемой двулучей (реже однолучей) морфологией отнесены нами к группе мини-В-хромосом. Эту группу нам пришлось выделить из группы микро-В-хромосом, к которой ранее мы относили такие очень мелкие В-хромосомы, так как методом FISH было установлено, что от истинных микро-В-хромосом, характерных для мышей Сибири, эти структуры различались по составу ДНК (Rubtsov et al., 2004). Чтобы не потерять информацию об имеющейся морфологии самых мелких В-хромосом, мы отметили знаком (.) число мини-хромосом в группах мелких метацентрических (3-я) или акроцентрических (4-я). Наконец, 6-я группа — это микро-В-хромосомы с неясным положением центромеры, в несколько раз мельче самых мелких А-хромосом набора. Знак (.) в 6-й группе означает вероятное присутствие мини-В-хромосомы с неясной морфологией.

Для оценки условной массы хроматина В-хромосом (индекса mV) мы присвоили В-хромосомам определенной размерной группы баллы от 1 до 4. Так, баллом 1 обозначены микро-В-хромосомы 6-й группы и очень мелкие мини-В-хромосомы 5-й группы. Баллами от 2 до 4 — макро-В-хромосомы: 2 — мелкие В-хромосомы 4-й и 5-й групп; 3 — средние В-хромосомы 2-й группы; 4 — крупные В-хромосомы 1-й группы. Далее путем арифметического сложения баллов мы получили индекс массы В-хромосом для каждого индивидуального клона. Такой индекс просчитан для особей-мозаиков только по первому модальному клону. Исключение составили 33 особи-мозаика, в кариотипах которых преобладал клон без В-хромосом. Для них индекс mV

мы считали по максимальному в процентном отношении клону с В-хромосомами, игнорируя вариант без В-хромосом.

Результаты и обсуждение

Изменчивость морфотипов В-хромосом. В кариотипе исследованных *A. peninsulae* имелось 48 постоянно присутствующих акроцентрических хромосом основного набора (рис. 2, а). Изменчивости по А-хромосомам не выявлено. Вариабельную часть кариотипа составили В-хромосомы, число которых изменялось от 0 до 7, а число хромосом варьировало от 48 до 55 соответственно. Выявлено шесть групп морфотипов В-хромосом. По морфологии это мета-, субмета-, субтело- и акроцентрические, а по размеру — крупные, средние, мелкие, мини- и, вероятно, микро-В-хромосомы (рис. 2, б).

Вариации чисел В-хромосом у животных со стабильным кариотипом составили от 0 до 4 в 3-й и от 0 до 2 во 2-й группе морфотипов, а у особей-мозаиков — от 0 до 5 в 3-й и от 0 до 4 во 2-й группе морфотипов соответственно. Другие морфотипы В-хромосом (1, 4, 5 и 6-й групп) варьировали в числе от 0 до 3 и, как правило, обнаружены в различных сочетаниях с вышеупомянутыми морфотипами.

Отмечено, что число определенных В-хромосом в разных географических регионах варьировало в незначительных пределах. К примеру, в Хабаровском и Приморском краях у животных со стабильным кариотипом в 3-й группе морфотипов число В-хромосом изменялось от 0 до

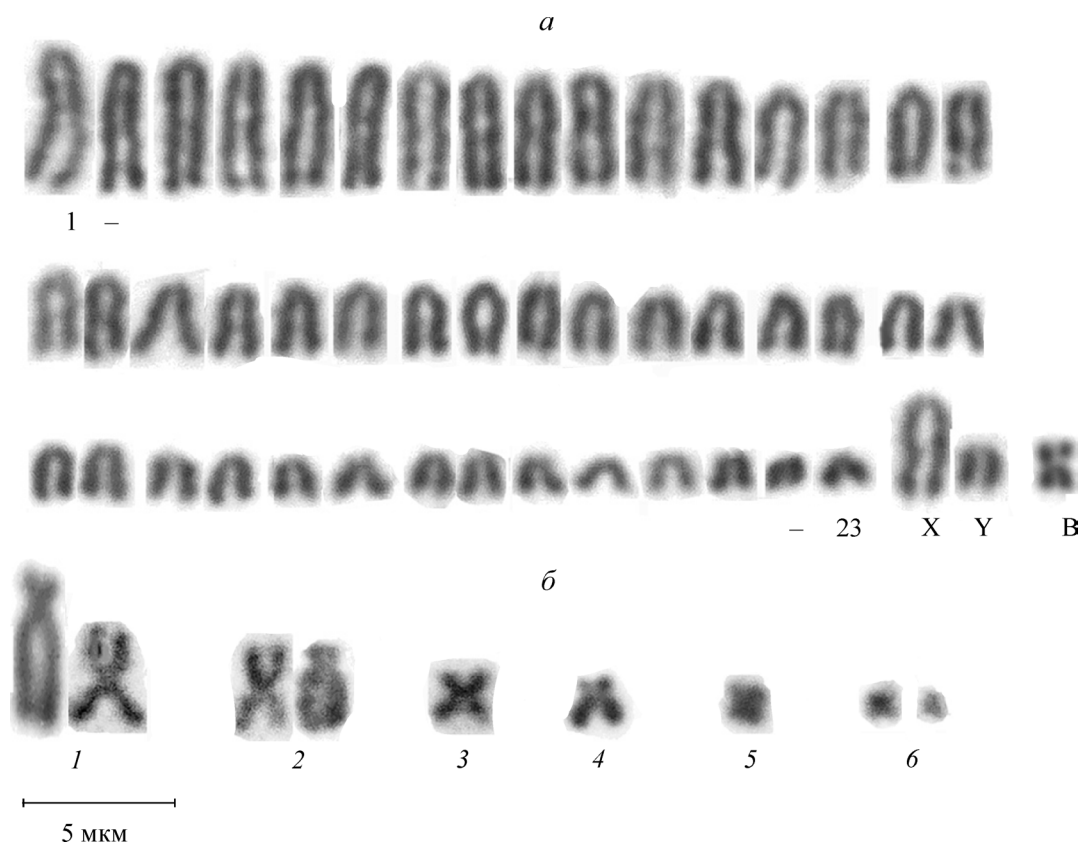


Рис. 2. Кариотип самца *Apodemus peninsulae*, $2n = 48$ (46 аутосом + XY) + 1 В-хромосома (а) и примеры морфотипов В-хромосом (б).

Цифры — группы морфотипов В-хромосом: 1 — крупные субтело-, мета- и субметацентрические; 2 — средние мета-, субмета- и субтелоцентрические; 3 — мелкие мета- и субметацентрические; 4 — мелкие акро- или субтелоцентрические; 5 — мини-В-хромосомы, метацентрические по морфологии; 6 — микро-В-хромосомы. Рутинная окраска метафазных хромосом красителем Гимза.

3 и от 0 до 4 соответственно. У особей-мозаиков этих же регионов спектры числовых вариаций этой же группы морфотипов В-хромосом несколько шире — от 0 до 4 и от 0 до 5 соответственно.

Мыши со стабильным кариотипом из Хабаровского края, Еврейской автономной области и Амурской области имели В-хромосомы крупных, средних и мелких размеров, преимущественно метацентрической морфологии. У особей-мозаиков этих регионов изредка обнаружены также субмета-, субтело- и акроцентрические добавочные хромосомы. Наибольшее многообразие морфотипов В-хромосом (от крупных, средних до очень мелких размеров; от двуплечих, одноплечих до мини- и, вероятно, микро-В-хромосом — по морфологии) отмечено для мышей Приморского края независимо от мозаичности или стабильности их кариотипа.

Наиболее вероятное объяснение многообразия морфотипов в клонах системы В-хромосом *A. peninsulae* Приморского края, по-видимому, следует искать в исторических факторах формирования популяционной структуры вида и его расселения в Приморском крае. Это хорошо согласуется с картинами высокой генетической изменчивости восточноазиатской мыши Приморского края как в исследованиях белкового полиморфизма этого вида (Павленко, 1989), так и по результатам изучения гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК (Serizawa et al., 2002; Sakka et al., 2010). Выявлены области с наивысшим уровнем генетического разнообразия *A. peninsulae* (например, Дальний Восток России, а также провинции Юнань и Сычуань в Китае), которые могут рассматриваться как по-

следедниковые рефугиумы, из которых в период голоценового оптимума эта мышь широко распространилась по Дальнему Востоку и Сибири (Sakka et al., 2010).

Проведенное исследование показало, что систему В-хромосом восточноазиатской мыши Дальнего Востока, как правило, составляют 3-я (74.7 %, $n = 274$) и 2-я (46.3 %, $n = 170$) группы морфотипов, т. е. средние и мелкие, метацентрические, реже субмета- или субтелоцентрические элементы. Выявлено непостоянство по частоте встречаемости определенных морфотипов В-хромосом у животных со стабильным (рис. 3, а) и мозаичным (рис. 3, б) кариотипами в большинстве исследуемых регионах. Так, у мышей со стабильным кариотипом частота встречаемости 3-й группы морфотипов В-хромосом изменялась от 38.5 % в Хабаровском крае, 57.9 % в Приморском крае и 80 % в Еврейской автономной области до 100 % в Магаданской обл. У особей-мозаиков она варьировала от 75 % в Амурской обл. примерно до 90 % в Еврейской автономной области, Хабаровском и Приморском краях. 2-я группа морфотипов В-хромосом со 100%-ной частотой отмечена у мышей Амурской обл., а в других регионах она встречается в 1.5—2-реже у особей-мозаиков и в 2.5—4-раза реже у мышей со стабильным кариотипом соответственно. 1-я группа морфотипов В-хромосом выявлена у 50 % особей-мозаиков Амурской обл. Встречаемость же остальных морфотипов В-хромосом у *A. peninsulae* пяти регионов Дальнего Востока России невысокая (рис. 3, а, б).

Индивидуальные клоны системы В-хромосом. На основе комбинаций числа и морфотипов

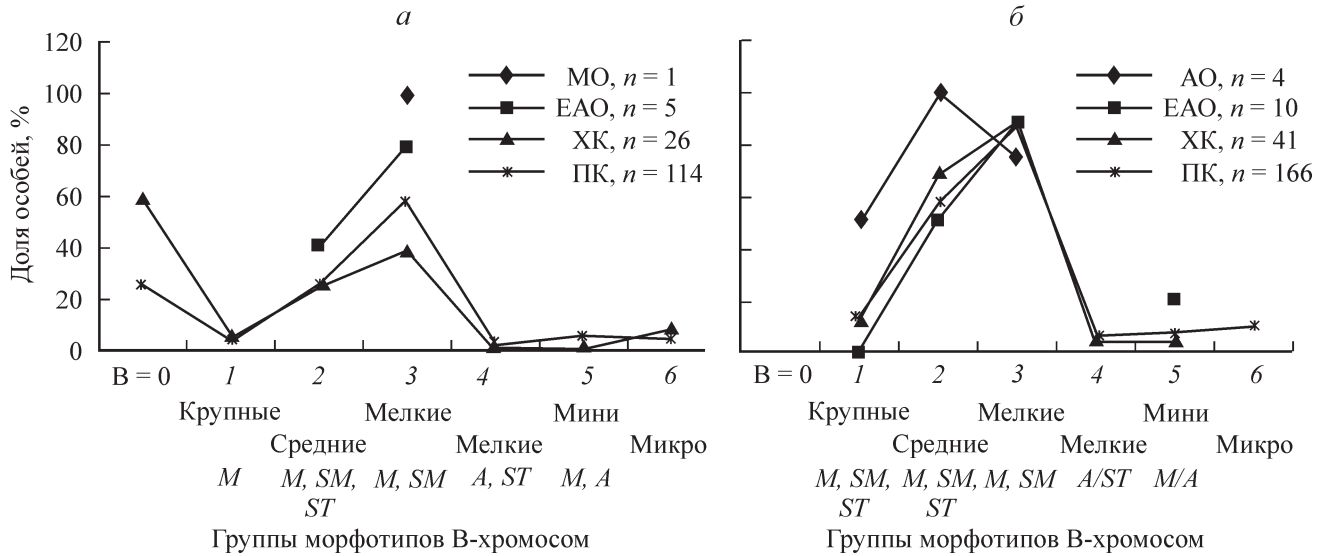


Рис. 3. Встречаемость морфотипов В-хромосом *Apodemus peninsulae* в разных регионах Дальнего Востока России.

a — животные со стабильным кариотипом; *б* — особи-мозаики. Морфология В-хромосом: *M* — метацентрическая, *SM* — субметацентрическая, *ST* — субтелоцентрическая, *A* — акроцентрическая. Цифры — то же, что и на рис. 2. Обозначения областей отлова, как на рис. 1, *n* — число исследованных животных в регионах.

В-хромосом нами выделено 78 индивидуальных клонов, составляющих систему В-хромосом дальневосточных популяций восточноазиатской мыши (см. таблицу).

В группе мышей со стабильным кариотипом ($n = 146$) обнаружено 23 индивидуальных клона: 1—5, 8—12, 21, 23, 24, 30—32, 36, 40, 42—44, 46, 57. Наиболее часто встречены: клон без В-хромосом ($n = 45$), а также клоны с 1 мелкой ($n = 24$), 1 средней ($n = 8$), 2 мелкими ($n = 18$) и в сочетании 1 мелкой плюс 1 средней ($n = 11$) преимущественно метацентрическими В-хромосомами. 9 животных имели уникальные клоны, а каждый из оставшихся клонов представлен у 5 особей и менее (рис. 4, *a*).

В группе особей-мозаиков ($n = 221$) отмечено 76 клонов. У особей-мозаиков выявлено от 2 до 5 клеточных клонов, и систему их В-хромосом составляют соответственно 2—5 сочетаний клонов, различающихся по числу и морфотипам добавочных хромосом. Картина сочетаний клонов в этой группе очень многообразная и сложная. Основываясь на разных количественных соотношениях клонов, мы разделили группу особей-мозаиков на две подгруппы — с преобладанием 1 и 2 модальных клонов или более.

Так, в первой подгруппе особей-мозаиков ($n = 92$) численно преобладал 1 модальный клон. Кроме того, у разных животных имелось еще от 1 до 4 субмодальных клонов. Всего обнаружено 69 вариантов сочетаний клонов. Повторяемость сочетаний 1 модального и субмодальных клонов отмечена у небольшого числа животных — максимально у 5 (рис. 4, *б*). Все остальные сочетания клонов (у 58 или 63 % особей) были уникальными.

В кариотипе животных второй, более многочисленной, подгруппы ($n = 129$) выявлены сочетания 2, 3 или 4 модальных и от 0 до 3 субмодальных клонов. Всего в этой подгруппе особей-мозаиков было выявлено 104 сочетания клонов. Сочетания клонов без В-хромосом и с 1 мелкой метацентрической В-хромосомой встречены у 9 мышей. Еще у 6 мышей выявлены сочетания этих же клонов, но в других процентных соотношениях. Повторяемость других сочетаний клонов оказалась невысокой (рис. 4, *в*). Остальные 96 сочетаний клонов (у 74.4 % осо-

бей) были индивидуальными, к тому же 93 из них — неповторяющимися. Еще 3 хотя и имели повторение в буквенном коде, но количественные процентные соотношения вариантов отличались от их зеркальных аналогов. Из вышесказанного логично предположить, что многие особи-мозаики имеют клетки с индивидуальными сочетаниями морфотипов В-хромосом, поэтому их кариотипы являются уникальными.

Особый интерес вызывает тот факт, что из описанных выше клонов системы В-хромосом почти одна третья часть встречена у особей-мозаиков как субмодальные (0 в правой графе таблицы), но не модальные клоны. Чаше всего в этих субмодальных клонах выявлены сочетания редких морфотипов В-хромосом (крупных мета-, субмета-, субтелоцентрических, либо мелких акроцентрических, либо мини- или микро-В-хромосом), а также преимущественно высоких хромосомных чисел — от 52 до 54. Такие высокие числа хромосом, как правило, отмечены у разных особей в сочетаниях с более низкими хромосомными числами, что является примечательной закономерностью кариотипов дальневосточных мышей.

Анализ изменчивости хромосомных чисел показал, что у животных преобладают метафазы, содержащие от 0 до 2 при стабильном кариотипе или 0—3 В-хромосомы у особей-мозаиков соответственно (рис. 5). Нами обнаружена корреляция между преобладанием мышей с определенным числом хромосом и количеством вариантов клонов, обусловленных сочетаниями разных морфотипов В-хромосом. Наибольшее число этих вариантов найдено в клетках мышей со стабильным кариотипом с 50, 51 и 52 хромосомами (по 6 вариантов у каждого) и у особей-мозаиков — с 50, 51, 52 и 53 хромосомами (15, 16, 20 и 13 вариантов соответственно). Оптимальными для исследованных мышей, по-видимому, являются модальные числа 49 и 50. Далее, с возрастанием числа хромосом и возникновением разнообразных вариантов, уменьшается число животных, имеющих подобные клоны. Возможно, животные с 1—2 В-хромосомами имеют определенные селективные преимущества перед мышами с более высоким числом В-хромосом. По-видимому, существуют ка-

Распределение индекса mB и морфотипов В-хромосом *Apodemus peninsulae* по Дальнему Востоку России

Но- мер	2n	NB	Схема морфотипов В-хромосом	mB	Номер локалитета ^a и число особей (в скобках)	Общее число особей
					стабильные / мозаики I // мозаики II	С / MI // MII ^b
1	48	0	—	0	ХК: 5 (7), 6 (1), 7 (1), 8 (3), 9 (1), 11 (2); ПК: 17 (2), 18 (3), 22 (2), 24 (14), 25 (2), 31 (2), 32 (1), 34 (1), 37 (3) / ХК: 5 (2), 9 (1); ПК: 14 (1), 17 (6), 24 (2), 27 (1) // ЕАО: 3 (1); ХК: 5 (1), 6 (1), 8 (2), 11 (2); ПК: 16 (1), 17 (4), 22 (1), 24 (4), 32 (1), 37 (1), 41 (1)	45/13//20
2	49	1	x	2	ЕАО: 4 (2); ХК: 9 (1); ПК: 16 (1), 17 (4), 18 (2), 24 (5), 26 (1), 28 (1), 30 (1), 31 (1), 32 (1), 35 (1), 37 (2), 40 (1) / ЕАО: 3 (1); ПК: 15 (1), 17 (4), 20 (1), 21 (1), 24 (6), 37 (2), 32 (1) // ХК: 5 (1), 8 (1), 11 (1); ПК: 14 (1), 16 (2), 17 (2), 22 (2), 24 (8) 30 (2), 32 (1), 36 (2), 37 (2), 39 (1), 41 (1)	24/17//27
3	49	1	x(,)	1	ПК: 26 (1), 30 (1), 36 (1) / ПК: 26 (1) // 25 (1), 41 (1)	3/1//2
4	49	1	X	3	ХК: 11 (1); ПК: 17 (1), 24 (3), 31 (1), 38 (1), 39 (1) / АО: 2 (1); ЕАО: 4 (1); ХК: 6 (1), 12 (1); ПК: 17 (1) 18 (1), 16 (1), 24 (2), 32 (1) // ХК: 11 (1); ПК: 24 (3), 26 (1), 27 (1), 32 (1), 36 (2), 41 (1)	8/10//10
5	49	1	X	4	ПК: 17 (1), 37 (1), 38 (1) / ПК: 24 (2), 20 (1) // ПК: 18 (1), 23 (1)	3/3//2
6	49	1	v	2	- / - // -	0/0//0
7	49	1	•	1	- / ПК: 24 (1) // -	0/1//0
8	50	2	xx	4	МО: 1 (1); ЕАО: 3 (1); ХК: 5 (2); ПК: 17 (1), 18 (2), 24 (9), 31 (1), 39 (1) / ХК: 6 (1); ПК: 17 (1), 24 (2), 30 (1) // ХК: 12 (1); ПК: 17 (3), 24 (3), 25 (1), 37 (2)	18/5//10
9	50	2	xx(,)	2	ПК: 31 (1) / - // -	1/0//0
10	50	2	X(,)	3	ПК: 16 (1) / - // -	1/0//0
11	50	2	XX	6	ЕАО: 4 (1); ПК: 16 (1), 19 (1), 37(1) / ХК: 6 (1); ПК: 24 (1), 26 (1) 37 (1) // ПК: 17 (3)	4/4//3
12	50	2	Xx	5	ЕАО: 4 (1); ХК: 6 (2) 11 (2); ПК: 16 (1), 18 (2), 24 (1), 37 (1), 40 (1) / ЕАО: 4 (1); ХК: 5 (1), 6 (2), 8 (1), 11 (1); ПК: 15 (1), 17 (3), 18 (1), 37 (1) // АО: 2 (2); ХК: 6 (2), 8 (2), 9 (1), 11 (2); ПК: 13 (1), 14 (1), 16 (1), 22 (1), 24 (4), 37 (2)	11/12//19
13	50	2	X x(,)	4	- / - // ПК: 28 (1)	0/0//1
14	50	2	X x	5	- / ХК: 6 (1); ПК: 18 (1), 31 (1) // ПК: 14 (1)	0/3//1
15	50	2	v v	4	-	0/0//0
16	50	2	x v	4	-	0/0//0
17	50	2	x v(,)	3	-	0/0//0
18	50	2	X x	7	- / ХК: 5 (1); ПК: 17 (1) // -	0/2//0
19	50	2	X•	5	-	0/0//0
20	50	2	X v(,)	5	- / ПК: 24 (1) // -	0/1//0
21	50	2	x•	3	ХК: 5 (1); ПК: 16 (1), 24 (1), 36 (1) / ПК: 37 (1) //	4/1//0
22	50	2	x•(,)	3	- / - // -	0/0//0
23	51	3	X X x	9	ПК: 18 (1), 31 (1) / - // 4 (1), ХК: 6 (1); ПК: 14 (1), 18 (1), 27 (1), 33 (1)	2/0//6
24	51	3	X x x	7	ПК: 23 (1), 24 (1), 30 (1) / ПК: 16 (1), 21 (1), 41 (1) // АО: 2 (1); ЕАО: 4 (1); ХК: 6 (1); ПК: 25 (1), 37 (3)	3/3//7
25	51	3	X x x(,)	6	-	0/0//0
26	51	3	X x•	6	- / ПК: 36 (1) // -	0/1//0
27	51	3	X X X	9	- / ЕАО: 4 (1) // ЕАО: 4 (1), ХК: 6 (1)	0/1//2
28	51	3	X x v	7	-	0/0//0
29	51	3	X x v(,)	6	-	0/0//0
30	51	3	X x x	6	ПК: 24 (1) / - // -	1/0//0
31	51	3	X x x	9	ПК: 24 (1) / ХК: 6 (1), 8 (1); ПК: 24 (1) // -	1/3//0
32	51	3	x x x	6	ПК: 24 (3), 25 (1), 37 (1) / ЕАО: 4 (1) // ХК: 12 (1); ПК: 24 (1), 30 (1)	5/1//3
33	51	3	x x x(,)	5	- / - // ЕАО: 4 (1)	0/0//1
34	51	3	x x•	5	- / - // ПК: 37 (2)	0/0//2
35	51	3	x••	4	-	0/0//0
36	51	3	x xx(,)	4	ПК: 16 (1) / - // -	1/0//0

Продолжение таблицы

Но- мер	2n	NB	Схема морфотипов В-хромосом	mB	Номер локалитета ^a и число особей (в скобках)	Общее число особей
					стабильные / мозаики I // мозаики II	С / M1 // M1 ^b
37	51	3	X X X	11	- / - // ПК: 27 (1), 36 (1)	0/0/2
38	51	3	X X •	7	- / - // ПК: 25 (1)	0/0/1
39	51	3	X X v	8	- / - // ПК: 21 (1)	0/0/1
40	52	4	X X X x	11	ПК: 21 (1) / ПК: 26 (1), 20 (1) // ПК: 30 (1)	1/2/1
41	52	4	X X x x	11	-	0/0/0
42	52	4	X X x •	10	XК: 10 (1) / - // -	1/0/0
43	52	4	X X x x	10	ПК: 16 (1) / XК: 8 (1) // ПК: 41 (1)	1/1/1
44	52	4	X x x x	9	XК: 6 (1); ПК: 24 (2), 30 (1), 38 (1) / XК: 11 (1); ПК: 15 (1), 24 (2) // ПК: 37 (1)	5/4/1
45	52	4	X x ••	7	-	0/0/0
46	52	4	x x x x	8	ПК: 24 (1), 38 (1) / ПК: 16 (1) // -	2/1/0
47	52	4	x x x x(,)	7	-	0/0/0
48	52	4	x x x •	7	- / - // ПК: 21 (1)	0/0/1
49	52	4	x x v(,) •(,)	7	-	0/0/0
50	52	4	X x x •	8	-	0/0/0
51	52	4	X x x •(,)	8	-	0/0/0
52	52	4	x x x v(,)	7	-	0/0/0
53	52	4	X X x v	10	-	0/0/0
54	52	4	X x x v(,)	8	- / - // ПК: 28 (1)	0/0/1
55	52	4	X X X x	12	-	0/0/0
56	52	4	V x x x	10	- / ПК: 29 (1) // -	0/1/0
57	52	4	x x ••	6	ПК: 31 (1) / - // -	1/0/0
58	52	4	X X x •	9	-	0/0/0
59	52	4	X X X X	14	-	0/0/0
60	52	4	x v(,) ••	5	-	0/0/0
61	53	5	X X X x x	13	-	0/0/0
62	53	5	X X X x x(,,)	8	-	0/0/0
63	53	5	X X X x x	15	-	0/0/0
64	53	5	x x x x x	10	- / - // ПК: 37 (1)	0/0/1
65	53	5	x x x x x(,,)	8	-	0/0/0
66	53	5	X x x x x	11	-	0/0/0
67	53	5	X x •••	8	-	0/0/0
68	53	5	X X X x x	14	- / ПК: 18 (1) // -	0/1/0
69	53	5	X x x(,) v v	10	-	0/0/0
70	53	5	X X x x x	12	-	0/0/0
71	53	5	X x x ••	9	-	0/0/0
72	53	5	x x x x •	9	- / - // ПК: 37 (1)	0/0/1
73	53	5	X x v ••	9	-	0/0/0
74	54	6	X x x x x(,) v	18	-	0/0/0
75	54	6	X x x x x(,) v	11	-	0/0/0
76	54	6	x x x x x x(,)	11	-	0/0/0
77	55	7	X X X X x x v	19	- / - // XК: 6 (1)	0/0/1
78	55	7	X x x x x x(,) v	13	- / - // ПК: 25 (1)	0/0/1
Итого особей:					146 / 92 // 129	

Примечание. NB — общее число В-хромосом, mB — условный индекс «массы» В-хромосом. Обозначения морфотипов В-хромосом: X — крупная M или SM В-хромосома 1-й группы; V — очень крупная ST В-хромосома 1-й группы; X — средняя M или SM, редко ST В-хромосома 2-й группы; x — мелкие M, SM В-хромосомы 3-й группы; v — мелкие A или ST В-хромосомы 4-й группы; v(,) — очень мелкая, акроцентрическая и, вероятно, мини-В-хромосома; x(,) — очень мелкая метацентрическая, вероятно, мини-В-хромосома; xx(,) — 2 очень мелкие метацентрические мини-В-хромосомы; •(,) — микро- или, вероятно, мини-В-хромосома; • — микро-В-хромосома 6-й группы. ^a Номера локалитета те же, что и номера точек отлова животных в исследованных регионах на рис. 1. ^b Цифры — число животных, имеющих стабильный С либо мозаичный кариотип — с одним / M1 или с двумя // M2 модальными клонами. Для особей-мозаиков 0/0/0 в правом столбце означает, что данный клон встречается как субмодальный, но не модальный.

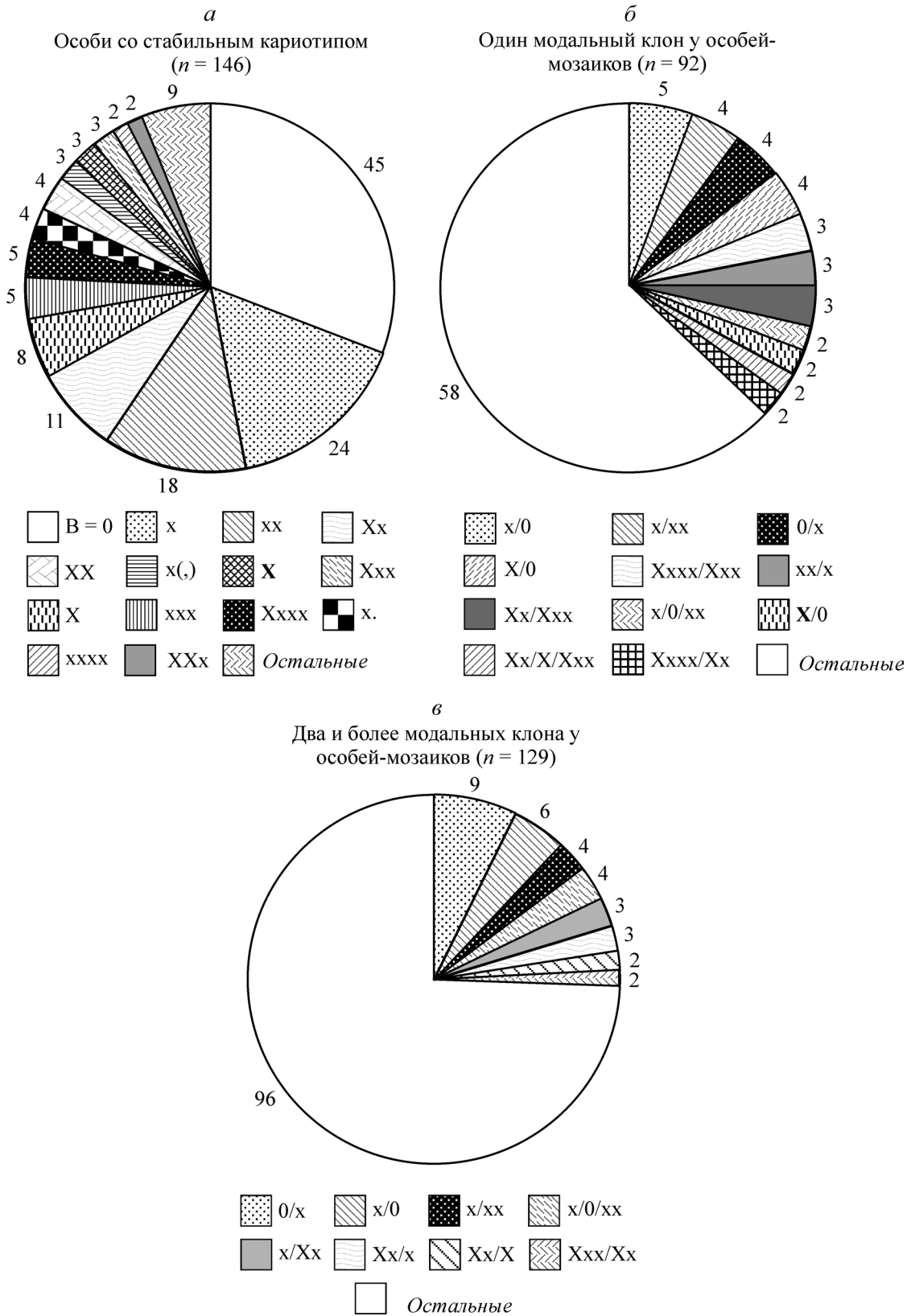


Рис. 4. Частота встречаемости индивидуальных клонов.

а — животные со стабильным кариотипом; б, в — особи-мозаики. Схематическое изображение морфотипов В-хромосом то же, что и в таблице. Цифры — абсолютное число животных. У особей-мозаиков даны сочетания клонов клеток. Косая черта разделяет клоны друг от друга. б — первый клон модальный, все последующие после каждой косой черты — субмодальные. в — первый и второй клоны модальные, последующие — субмодальные. Сектор «Остальные» включает в себя все уникальные варианты клонов или их сочетаний.

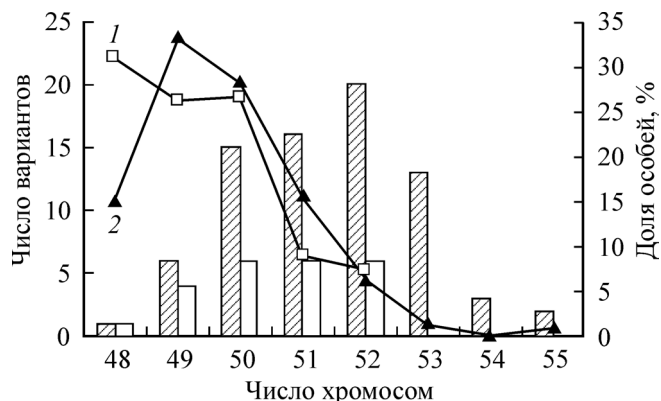


Рис. 5. Зависимость частоты встречаемости вариантов клонов (слева по оси ординат) с определенным числом хромосом (по оси абсцисс) от числа животных (в %, справа по оси ординат).

Светлые столбцы — число вариантов у мышей со стабильным кариотипом, заштрихованные столбцы — число вариантов у особей-мозаиков. Распределение мышей со стабильным (кривая 1) и мозаичным (кривая 2) кариотипами.

кие-то механизмы, регулирующие возникновение и поддержание у дальневосточных мышей невысоких чисел В-хромосом. Нельзя исключать существование мейотического драйва, так как имеются сведения об аккумуляции В-хромосом этого вида в сперматогонияльных митозах (Попова и др., 1980; Kolomiets et al., 1988; Борбиев, 1991). Вероятно, многие В-хромосомы метацентрических типов у восточноазиатской мыши могут быть изохромосомами, поскольку ранее было показано, что значительное число изученных В-хромосом у этого вида составляют изохромосомы (Рубцов и др., 2005).

Ранее было установлено, что спектры числовой изменчивости В-хромосом у восточноазиатской мыши выше в группе особей-мозаиков (Рослик, Картавцева, 2009). В ходе настоящего исследования нами отмечено, что очень редко одни и те же сочетания клонов (или при сходных сочетаниях — сходные процентные соотношения клонов) были встречены более чем у одной особи-мозаика. Из этого следует, что практически каждая

особь-мозаик имеет уникальный кариотип. Во всех регионах особи-мозаики также имели и более широкие спектры варьирования числа В-хромосом почти во всех группах морфотипов В-хромосом по сравнению с мышами со стабильным кариотипом. К тому же частота В-хромосом редких морфотипов, как правило, выше у особей-мозаиков. Возможно, приведенные факты могут свидетельствовать в пользу большей пластичности кариотипов особей-мозаиков и об их наибольшем вкладе в генетическую изменчивость этого вида в целом.

К сожалению, наше предположение о том, что локальные географические популяции восточноазиатской мыши Дальнего Востока могут иметь определенные морфотипы (или их сочетания) В-хромосом и что по этим характеристикам можно будет легко дифференцировать эти популяции друг от друга, не подтвердилось. Напротив, у данного вида нами выявлен широкий полиморфизм по числу и морфотипам В-хромосом на всей территории Дальнего Востока, несмотря на разнообразие климатических условий обитания. Возможно, причиной этого являются какие-то факторы окружающей среды, которые влияют однонаправленно на появление, поддержание разнообразия морфотипов и стабилизацию системы В-хромосом у вида на всей исследуемой территории. Один из вероятных факторов, по-видимому, связан с вирулентностью микроорганизмов в различных географических регионах, когда возникновение В-хромосом может быть ответной реакцией на различные вирусные эпидемии (Kartavtseva, Roslik, 2004). Так, разные штаммы вируса клещевого энцефалита, циркулирующие на западе и востоке России и имеющие разные антигенные характеристики (Злобин и др., 1990; Евсеева, 1998), вероятно, могут по-разному влиять на жизнедеятельность их носителей (мышей). Возможно, одним из последствий такого влияния будут значительные различия в системе В-хромосом с преимущественным сохранением в географически удаленных популяциях вида определенных морфотипов В-хромосом. По-видимому, разные системы В-хромосом уже сформировались: во-первых, в популяциях мышей Дальнего Востока России, Кореи и частично Китая, где преобладают метацентрические макро-В-хромосомы; во-вторых, в популяциях

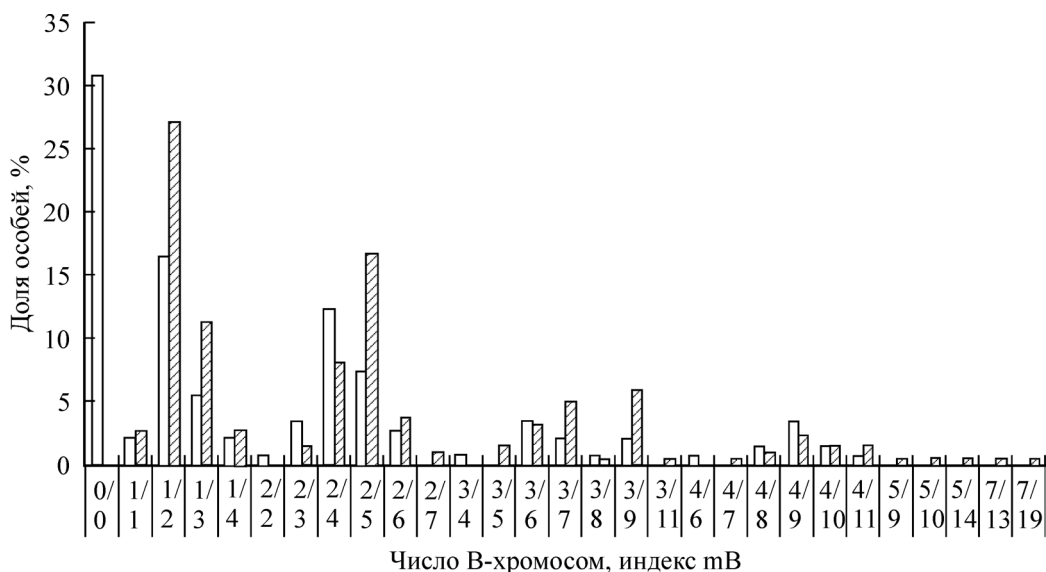


Рис. 6. Распределение животных (в %) по числу В-хромосом и индексу mV (по оси абсцисс).

Светлые столбцы — мыши со стабильным кариотипом, столбцы со штриховкой — особи-мозаики.

Сибири, Монголии, Центрального Китая и Японии (о-в Хоккайдо), где преимущественно встречаются очень мелкие микро-В-хромосомы; в-третьих, в популяциях о-вов Сахалин и Стенина, где В-хромосомы отсутствуют.

Отсутствие закономерности в распределении морфотипов В-хромосом в географических популяциях *A. peninsulae* на территории Дальнего Востока побудило нас дополнительно исследовать еще один параметр — условную массу В-хромосом, чтобы выяснить ее содержание в кариотипах животных с разным числом В-хромосом и у животных с одним и тем же числом В-хромосом.

Индекс массы В-хромосом (mV). В выявленных здесь 78 клонах системы В-хромосом значения индекса mV составили от 0 до 19 баллов (см. таблицу). В обеих группах мышей (со стабильным и мозаичным кариотипами) наблюдается сопряженность параметров — доли особей и соотношения индекс mV/число хромосом (рис. 6).

В группе животных со стабильным кариотипом индекс mV не превышал 11 (рис. 3, светлые столбцы). Максимальный пик приходится на 31 % особей, не имеющих в кариотипе В-хромосом. Индексы mV, равные 2, 4 и 5, найдены у 16, 12 и 8 % животных соответственно. Числа В-хромосом при этом составили 1, 2 и 2. Два других более низких пика с индексами mV 6 и 9 и числами В-хромосом 3 и 4 соответственно выявлены у небольшого числа (по 3 %) мышей.

В группе особей-мозаиков разброс индексов mV более значителен — от 1 до 19 баллов. Максимальное значение имеют животные с 1 В-хромосомой (27 %), что соответствует индексу mV, равному 2 (рис. 3, столбцы со штриховкой). В последующем наблюдается несколько более мелких пиков в точках индекса 5 (17 %), 7 (5 %) и 9 (6 %). В кариотипах этих животных имелось по 2, 3 и 3 В-хромосомы соответственно. С более высокими значениями индекса mV, равными 8, 9—13 и 19, которым соответствуют числа хромосом от 4 до 7, найдены единичные особи-мозаики.

Из вышесказанного можно предположить ведущую роль естественного отбора в формировании критической массы добавочных хромосом у особей со стабильным кариотипом, где mV не более 11 баллов при благоприятствовании значений индекса mV = 2 и 4, и ослабление его роли у особей-мозаиков, где mV достигал 19 с пиками при mV = 2 и 5.

Таким образом, одно и то же число В-хромосом, имеющееся в кариотипе разных особей из популяций Дальнего Востока, не означает, что индексы mV у этих животных равны. При этом относительная масса гетерохроматина В-хромосом, по-видимому, все же зависит от их морфотипа. Однородная по составу ДНК мышей из дальневосточных популяций варьирует от 0 до 19 баллов индекса mV, что обеспечивается не только числом, но и размерами имеющихся В-хромосом. Учитывая более высокие числа и разнообразный состав ДНК В-хромосом мышей из сибирских популяций, можно ожидать, что их индексы mV будут лишь в некоторых случаях сопоставимы с таковыми особей Дальнего Востока, но в основном эти индексы mV будут выше в зависимости от того, какие повторы — макро- или микро-В-хромосом — амплифицируются у животных из определенных популяций Сибири.

Все же остается до конца невыясненным вопрос — отчего же в кариотипах восточноазиатской мыши с завидным постоянством присутствуют В-хромосомы, такие

разнообразные по числу и морфотипам? Для чего эти структуры так необходимы в геноме? Данные о молекулярно-генетическом составе (наличии генов, гетерохроматина) В-хромосом восточноазиатской мыши свидетельствуют, во-первых, о преимущественно гетерохроматиновой их природе. Во-вторых, по результатам дифференциального окрашивания азотнокислым серебром известно, что В-хромосомы этого вида могут содержать функционально активные кластеры рибосомных генов (Картавцева и др., 1988; Боесков и др., 1995; Rubtsov et al., 2004; Obara et al., 2007). Выявлено, что гены 18S-28S *pPHK* могут локализоваться на мета- или субметацентрических, но не на мелких акроцентрических или точечных В-хромосомах *A. peninsulae* (Matsubara et al., 2004). Особый интерес вызывает обнаружение на В-хромосомах некоторых видов животных копий разных генов. Так, на В-хромосомах енотовидной собаки *Nyctereutes procyonoides* и красной лисицы *Vulpes vulpes* был обнаружен локус консервативных копий протоонкогена *c-kit* (Graphodatsky et al., 2005; Yudkin et al., 2007). Последующие исследования показали, что и у других млекопитающих В-хромосомы также могут содержать копии различных генов, образованные предположительно путем амплификации определенных участков генома (Трифонов и др., 2010). Хотя вопрос об экспрессии этих В-хромосомных копий генов пока остается открытым.

В-хромосомы являются «избыточной» частью генома и, как и А-хромосомы, хорошо видны в световой микроскоп. Здесь уместно обратиться к концепции минимальной критической массы хромосомы, отражающей фундаментальную особенность структурно-функциональной организации генома высших эукариот в митозе и мейозе. Впервые А. П. Акифьев (1993) обратил внимание на то, что у высших эукариот нет нормальных хромосом, которые имели бы размеры меньше определенных, например не были бы видны в световой микроскоп. Это означает, что существует своего рода «критическая масса» хромосом, которая не может быть потеряна ни при каких обстоятельствах. Невозможность существования хромосом за границей разрешения светового микроскопа означает, что функция избыточной ДНК состоит в поддержании критической массы хромосомы при прохождении митоза и мейоза. В рамках концепции критической массы хромосом, по-видимому, можно рассматривать и значимость для генома В-хромосом, которые могут играть определенную роль в поддержании критической массы хромосом вида.

На основании полученных данных можно заключить, что *A. peninsulae* Дальнего Востока России имеет многообразные и часто уникальные сочетания клонов с разными морфотипами В-хромосом. Систему В-хромосом исследованных животных, как правило, составляют 3-я и 2-я группы морфотипов. Оптимальное число В-хромосом у мышей невысокое (1—2), что и соответствует индексам массы ДНК mV = 2 и 4 или 2 и 5 в группах животных со стабильным и мозаичным кариотипами, соответственно. Однако частоты встречаемости редких морфотипов В-хромосом, равно как и спектры числового варьирования почти всех морфотипов В-хромосом, выше у особей-мозаиков. При формировании системы В-хромосом естественный отбор, по-видимому, благоприятствует распространению особей-мозаиков. Вероятно, вышеприведенные факты свидетельствуют о наибольшей пластичности кариотипов у особей-мозаиков и об их более значимом вкладе в генетическую изменчивость вида. По-видимому, в распределении мышей с похожими соче-

таниями морфотипов В-хромосом по материковой части Дальнего Востока России нет четких тенденций, и оно носит хаотичный характер. Наибольшее многообразие морфотипов В-хромосом выявлено у мышей Приморского края, который, вероятно, может являться одним из рефугиумов вида на Дальнем Востоке. Дальнейшее изучение индекса массы В-хромосом у восточноазиатской мыши, вероятно, может оказаться перспективным в исследовании механизма возникновения критической массы хромосом этого вида.

Авторы искренне благодарны М. В. Павленко и Л. В. Фрисман за отлов животных в 2009 г., а также А. П. Крюкову за ценные критические замечания при подготовке рукописи.

Работа выполнена при финансовой поддержке Росийского фонда фундаментальных исследований (проект 06-04-48969а), ДВО РАН (проекты 09-П-СО-06-007 и 09-П-А-06-168), а также при технической поддержке Лаборатории микроскопии Центра коллективного пользования «Биотехнология и генетическая инженерия» (БПИ ДВО РАН, Владивосток).

Список литературы

- Акифьев А. П. 1993. Концепция базигенома и критической массы хромосом эукариот. Докл. РАН. 332 (1) : 96—98.
- Беляев Д. К., Волобуев В. Т., Раджабли С. И., Трут Л. Н. 1974. Полиморфизм и мозаицизм по добавочным хромосомам у серебристо-черных лисиц. Генетика. 10 (2) : 58—67.
- Боскоров Г. Г., Картавецца И. В., Загороднюк И. В., Белянин А. Н., Ляпунова Е. А. 1995. Ядрышкообразующие районы и В-хромосомы лесных мышей (Mammalia, Rodentia, *Apodemus*). Генетика. 31 (2) : 185—192.
- Борбиев Т. Е. 1991. В-хромосомы восточно-азиатской мыши (*Apodemus peninsulae*) изменчивость и поведение в мейозе: Автореф. канд. дис. М. 21 с.
- Борисов Ю. М. 1980. Географическая изменчивость вариантов системы добавочных хромосом у континентальных форм *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Muridae). Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 15 (3) : 61—69.
- Борисов Ю. М. 1986. Система В-хромосом восточноазиатской мыши как интегрирующий и дифференцирующий признак популяций. ДАН СССР. 288 (3) : 720—724.
- Борисов Ю. М. 1990а. Цитогенетическая дифференциация популяций *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Muridae) в Восточной Сибири. Генетика. 26 (10) : 1828—1839.
- Борисов Ю. М. 1990б. Система В-хромосом — маркер популяций *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Muridae) в Прибайкалье. Генетика. 26 (12) : 2215—2225.
- 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 + 4—30 В-хромосом). Генетика. 46 (6) : 798—804.
- Борисов Ю. М., Бочкарев М. Н. 2008. Разнообразие и индивидуальность вариантов системы В-хромосом у мышей *Apodemus peninsulae*. Генетика. 44 (12) : 1660—1667.
- Борисов Ю. М., Малыгин В. М. 1991. Клинальная изменчивость системы В-хромосом восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* из Бурятии и Монголии. Цитология. 33 (1) : 106—111.
- Евсеева Т. И. 1998. Клещевой энцефалит в Сахалинской области. В кн.: Болезни с природной очаговостью и некоторые аспекты современной санитарно-эпидемиологической ситуации в Сахалинской области. Южно-Сахалинск: Центр государственного санитарно-эпидемиологического надзора в Сахалинской области. 23—24.
- Злобин В. И., Кветкова Э. А., Наволокин О. А., Мансуров П. Г., Дрокин Д. А., Пиценко Н. Д., Добрикова Е. Ю., Шаманин В. А., Плетнев А. Г., Вершинский Б. В., Закревская А. В., Свешникова М. О., Шишкина Г. В., Верета Л. А., Пуховская Н. М. 1990. Сравнение трех экспресс-методов индикации вируса клещевого энцефалита. Вopr. вирусол. (1) : 57—59.
- Картавецца И. В., Павленко М. В., Слепова (Рослик) Г. В. 1988. Новые данные о добавочных хромосомах восточноазиатских мышей (*Apodemus peninsulae*) Забайкалья и Дальнего Востока. В кн.: Грызуны: тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Свердловск: УрО АН СССР. 1 : 72—73.
- Павленко М. В. 1989. Внутривидовая дифференциация и геногеография трансферринов восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae*. В кн.: Современные подходы к изучению изменчивости: сб. научн. тр. Владивосток: ДВО АН СССР. 61—73.
- Попова Н. А., Тимина Н. Ю., Фрумкис А. Э. 1980. Поведение В-хромосом азиатской лесной мыши на стадии диакинез—метафаза I. В кн.: Проблемы популяционной и эволюционной цитогенетики растений и животных. Томск: Изд-во Томск. ун-та. 124—127.
- Рослик Г. В., Картавецца И. В. 2003. Исследование добавочных хромосом восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* Thomas, 1906 (Rodentia) из Сибири, Алтая, Тывы и Забайкалья. В кн.: Эрдем Шинжилгээний Бутээл = Грызуны Монголии и прилежащих территорий. Матер. Ин-та биологии. Монголия, Улаанбаатар. 24 : 133—139.
- Рослик Г. В., Картавецца И. В. 2009. Полиморфизм и мозаицизм по числу В-хромосом у восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* (Rodentia) Дальнего Востока России. Цитология. 51 (11) : 929—939.
- Рубцов Н. Б., Борисов Ю. М., Карамышева Т. В., Бочкарев М. Н. 2009. Механизмы происхождения и эволюции В-хромосом у восточноазиатских мышей *Apodemus peninsulae* (Mammalia, Rodentia). Генетика. 45 (4) : 449—457.
- Рубцов Н. Б., Бородин П. М. 2002. Эволюция хромосом: от А до В и обратно. Природа. 3 : 59—66.
- Рубцов Н. Б., Карамышева Т. В., Картавецца И. В., Андреевская О. В., Бочкарев М. Н., Рослик Г. В., Рубцов Д. Н., Перепелова Е. А., Бугров А. Г. 2005. В-хромосомы: ДНК, происхождение, эволюция. Биол. мембраны. 22 (3) : 196—211.
- Трифонов В. А., Дементьева П. В., Беклемишева В. Р., Юдкин Д. В., Воробьева Н. В., Графодатский А. С. 2010. Добавочные хромосомы, сегментные дубликации и эволюция. Генетика. 46 (9) : 1234—1236.
- Ford C. F., Hamerton J. L. 1956. A colchicine hypotonic citrate squash preparation for mammalian chromosomes. Stain Technol. 31 : 247—251.
- Graphodatsky A. S., Kukekova A. V., Yudkin D. V., Trifonov V. A., Vorobieva N. V., Beklemisheva V. R., Perelman P. L., Graphodatskaya D. A., Trut L. N., Yang F., Ferguson-Smith M. A., Acland G. M., Aguirre G. D. 2005. The proto-oncogene C-KIT maps to canid B-chromosomes. Chromosome Res. 13 : 113—122.
- Hook E. B. 1977. Exclusion of chromosomal mosaicism: tables of 90 %, 95 %, and 99 % confidence limits and comments on use. Amer. J. Hum. Genet. 29 : 94—97.
- Karamysheva T. V., Andreenkova O. V., Bochkaev M. N., Borissov Y. M., Bogdanchikova N., Borodin P. M., Rubtsov N. B. 2002. B chromosomes of Korean field mouse *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Murinae) analysed by microdissection and FISH. Cytogenet. Genome Res. 96 : 154—160.
- Kartavtseva I. V., Roslik G. V. 2004. A complex B chromosome system in the Korean field mouse *Apodemus peninsulae*. Cytogenet. Genome Res. 106 (2—4) : 271—278.
- Kartavtseva I. V., Roslik G. V., Pavlenko M. V., Amachaeva E. Yu., Sawaguchi S., Obara Y. 2000. The B-chromosome system of the Korean field mouse *Apodemus peninsulae* in the Russian Far East. Chromosome Sci. 4 : 21—29.
- Kolomiets O. L., Borbiev T. E., Safronova L. D., Borisov Y. M., Bogdanov Y. F. 1988. Synaptonemal complex analysis of B-chro-

mosome behavior in meiotic prophase I in the East-Asiatic mouse *Apodemus peninsulae* (Muridae, Rodentia). *Cytogenet. Cell Genet.* 48 : 183—187.

Lee M. R., Elder F. F. 1980. Yeast stimulation of bone marrow mitosis for cytogenetic investigation. *Cytogenet. Cell Genet.* 26 : 36—40.

Matsubara K., Nishida-Umehara C., Tsuchiya K., Nukaya D., Matsuda Y. 2004. Karyotypic evolution of *Apodemus* (Muridae, Rodentia) inferred from comparative FISH analyses. *Chromosome Res.* 12 : 383—395.

Matsubara K., Yamada K., Umemoto S., Tsuchiya K., Ikeda N., Nishida C., Chijiwa T., Moriwaki K., Matsuda Y. 2008. Molecular cloning and characterization of the repetitive DNA sequences that comprise the constitutive heterochromatin of the A and B chromosomes of the Korean field mouse (*Apodemus peninsulae*, Muridae, Rodentia). *Chromosome Res.* 16 : 1013—1026.

Obara Y., Ohta M., Tsuchiya K. 2007. Patterns of distribution of Ag-NORs in the genus *Apodemus* and their evolutionary implications. *Chromosome Sci.* 10 : 7—14.

Rubtsov N. B., Karamysheva T. V., Andreenkova O. V., Bochkarev M. N., Kartavtseva I. V., Roslik G. V., Borissov Y. M. 2004. Comparative analysis of micro and macro B chromosomes in the

Korean field mouse *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Murinae) performed by chromosome microdissection and FISH. *Cytogenet. Genome Res.* 106 : 289—294.

Sakka H., Quéré J. P., Kartavtseva I., Pavlenko M., Chelomina G., Atopkin D., Bogdanov A., Michaux J. 2010. Comparative phylogeography of four *Apodemus* species (Mammalia: Rodentia) in the Asian Far East: evidence of Quaternary climatic changes in their genetic structure. *Biol. J. Linn. Soci.* 100 : 797—821.

Serisawa K., Suzuki H., Iwasa M. A., Tsuchiya K., Pavlenko M. V., Kartavtseva I. V., Chelomina G. N., Dokuchaev N. E., Han S.-H. 2002. A spatial aspect on mitochondrial DNA genealogy in *Apodemus peninsulae* from East Asia. *Biochem. Genet.* 40 : 149—161.

Vujošević M., Blagojević J. 2004. B chromosomes in populations of mammals. *Cytogenet. Genome Res.* 106 : 247—256.

Yudkin D. V., Trifonov V. A., Kukekova A. V., Vorobieva N. V., Rubtsova N. V., Yang F., Acland G. M., Ferguson-Smith M. A., Graphodatsky A. S. 2007. Mapping of *KIT* adjacent sequences on canid autosomes and B chromosomes. *Cytogenet. Genome Res.* 116 : 100—103.

Поступила 21 VI 2011

B CHROMOSOME MORPHOTYPES OF *APODEMUS PENINSULAE* (RODENTIA) FROM THE RUSSIAN FAR EAST

G. V. Roslik, I. V. Kartavtseva

Institute of Biology and Soil Science, Far Eastern Branch of RAS, Vladivostok;
e-mail: roslik_g@mail.ru, irina-kar52@rambler.ru

Polymorphism of B chromosome morphotypes in the natural populations of the Korean field mouse *Apodemus peninsulae* ($n = 367$) has been studied in five regions of the Russian Far East: Magadan and Amur regions, the Jewish Autonomous region, Khabarovsk and Primorskii regions. Six groups of B chromosome morphotypes have been described on the size and morphological parameters. On the basis of their combinations 78 cell clones have been revealed, 23 of which are found in the animals with a stable karyotype and 76 — in mosaics. The mosaics have also more diverse and unique combinations of B chromosome morphotypes. No differences between the geographic and local populations of mice on the studied characteristics have been found. Homogeneous structure of DNA in the B chromosomes of this species at the territory of the Russian Far East, as shown previously, allowed us to combine the numerical and dimensional data for each clone by introduction conditional «mass quantity» of B chromosomes (mB index). The leading role of natural selection in production of «critical» mass of supernumerary chromosomes in individuals with a stable karyotype and the weakening of its role in mosaics has been suggested.

Key words: B chromosomes, morphotypes, *Apodemus peninsulae*, mosaics, mB index.