

Российская академия наук
Дальневосточное отделение
Биолого-почвенный институт

ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИИ

Том V



Владивосток
Дальнаука
2003

ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИИ. Том V. Сборник научных трудов. Владивосток: Дальнаука, 2003. 304 с.

В сборнике представлены материалы международного симпозиума «Эволюционные идеи в биологии», состоявшегося во Владивостоке в сентябре 2001 г. и посвященного памяти проф. Н. Н. Воронцова. В него включены 28 докладов ученых из России, Японии, Италии, США, Аргентины и Швеции, посвященных широкому кругу эволюционных вопросов, современным представлениям о виде и видообразовании, проблемам мегасистематики и теории классификации. Представлены результаты сравнительных молекулярно-генетических, цитогенетических и аллозимных исследований. Отражены успехи в изучении мезозойских и кайнозойских региональных флор и фаун. Предложены оригинальные взгляды на экологическую классификацию и филогению растений. Мемориальный раздел посвящен проф. Н. Н. Воронцову.

Сборник рассчитан на специалистов в области эволюционной биологии, генетики, палеонтологии, зоологии, ботаники и будет также полезен для преподавателей и студентов университетов.

PROBLEMS OF EVOLUTION. Vol. V. Collected papers. Vladivostok: Dalnauka, 2003. 304 p.

The book presents the reports of the international symposium "Evolutionary ideas in biology" (Vladivostok, September 2001), devoted to the memory of a prominent Russian scientist, professor N. N. Vorontsov. It includes 28 reports of scientists from Russia, Japan, Italy, USA, Argentina and Sweden. Articles cover a wide circle of evolutionary problems: a modern condition of a problem of species and speciation, megasystematics and the theory of classification. Results of comparative molecular genetics, cytogenetics and allozyme studies are submitted. Achievements in studying of Mesozoic and Cenozoic regional floras and faunas are presented. Original sights at ecological classification and plant phylogeny are offered. Memorial part is devoted to Prof. N. N. Vorontsov.

The book is intended for scientists in the field of evolutionary biology, genetics, paleontology, zoology, botany and also will be useful to teachers and students of universities.

Редакторы: д.б.н. *А. П. Крюков*, к.б.н. *Л. В. Якименко*
Editors: *A. P. Kryukov, L. V. Yakimenko*

Рецензенты: д.б.н. *А. А. Назаренко*, д.б.н. *В. А. Брыков*
Revised by *A. A. Nazarenko, V. A. Brykov*

*Издано по решению Редакционно-издательского совета
Биолого-почвенного института ДВО РАН*

ИЗМЕНЧИВОСТЬ И СТАБИЛЬНОСТЬ ЧИСЛА В-ХРОСОМ В МАТЕРИКОВЫХ И ОСТРОВНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ ВОСТОЧНОАЗИАТСКОЙ МЫШИ *APODEMUS PENINSULAE* (RODENTIA, MURIDAE)

Г. В. РОСЛИК¹, И. В. КАРТАВЦЕВА¹, М. ИВАСА²

¹Биолого-почвенный институт ДВО РАН, г. Владивосток 690022, Россия
E-mail: evolut@eastnet.febras.ru;

²Университет Хоккайдо, Саппоро 060-0811, Япония

Восточноазиатская лесная мышь *Apodemus peninsulae* Thomas, 1906 — широкоареальный вид, обитающий на материковой части Азиатского континента и на 4 островах: двух крупных — Сахалин и Хоккайдо — и двух мелких — Русский и Стенина (Японское море, залив Петра Великого). Кариотипы этого вида, помимо 48 хромосом основного набора, часто включают добавочные (или В-) хромосомы. Их число, размер и морфология бывают разнообразными, причем животные имеют либо стабильный кариотип ($2n$ постоянно в пределах клеток одной особи), либо мозаичный, с несколькими клеточными клонами (число хромосом варьирует в разных клетках у одной и той же особи). Среди животных со стабильными кариотипами встречаются как особи с В-хромосомами, так и без таковых.

Размах изменчивости числа В-хромосом у этого вида колеблется в значительных пределах. Примечательно, что пределы числового варьирования В-хромосом у материковых особей западной части ареала более широкие — от 0 до 24 (Волобуев, 1979; Волобуев, Тимина, 1980; Борисов, 1990а, б, в, г; и др.) — по сравнению с животными восточной части ареала, имеющими от 0 до 6 добавочных хромосом (Bekasova et al., 1980; Kartavtseva, Roslik, 1993; Abe et al., 1997; Kartavtseva et al., 2000). По структуре кариотипа выборки *A. peninsulae* разных островов имеют сходства и отличия как между собой, так и с материковыми мышами. К примеру, у мышей о-ва Сахалин описаны только стабильные кариотипы, поскольку В-хромосомы не обнаружены вовсе, т. е. популяция мономорфна (Bekasova et al., 1980; Kartavtseva, Roslik, 1993; Zima, Macholan, 1995; Abe et al., 1997; Kartavtseva, et al., 2000). У животных о-ва Хоккайдо (Япония) обнаружено от 1 до 13 В-хромосом, а проблема мозаичности и стабильности кариотипов у них не обсуждалась (Hayata et al., 1970; Hayata, 1973; Abe et al., 1998). Животные о-ва Русский, как правило, имеют мозаичные кариотипы с вариациями от 0 до 5 В-хромосом (Kartavtseva et al., 2000).

Интерес цитогенетиков к *A. peninsulae* не ослабевает вследствие кариологической уникальности этого вида, поскольку, помимо наличия самого высокого среди млекопитающих числа В-хромосом, вид характеризуется тремя типами полиморфизма по В-хромосомам: межпопуляционным, межиндивидуальным и внутриндивидуальным. На внутриндивидуальную изменчивость числа В-хромосом у *A. peninsulae* впервые обратили

внимание Т. С. Бекасова и Н. Н. Воронцов (1975), исследуя популяцию Уссурийского заповедника. К настоящему времени накоплен обширный материал по изменчивости числа и морфологии В-хромосом у восточноазиатской мыши, но тщательный анализ проведен в основном на уровнях межиндивидуального и межпопуляционного полиморфизмов. Вопросы внутриндивидуального полиморфизма (мозаицизма) и стабильности кариотипов мышей все еще недостаточно освещены.

В настоящем исследовании сравниваются материковые и островные популяции *A. peninsulae* Дальнего Востока и юга Сибири. В том числе, впервые изучена популяция мышей о-ва Стенна. Предварительные сведения о числе и морфологии В-хромосом восточноазиатской мыши Тувы, Забайкалья и части локалитетов юга Дальнего Востока России опубликованы нами ранее (Картавцева и др., 1988; Картавцева и др., 1990; Kartavtseva, Roslik, 1993; Kartavtseva et al., 1999; Картавцева и др., 2000; Картавцева, 2002). Дополненные кариологические данные рассмотрены здесь с позиции характера стабильности и мозаичности кариотипов. Для животных каждого локалитета приведены сведения о стабильности и мозаичности кариотипов, даны общие значения диплоидных чисел, включая В-хромосомы (морфология последних не рассматривается). Также представлена картина географического распределения особей со стабильными кариотипами, без добавочных хромосом по материковой и островной частям ареала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКИ

Проанализированы кариотипы 448 лесных мышей из 45 материковых (362 особи) и 9 островных (86 особей) локалитетов (табл.).

Использованы стандартные методики приготовления митотических хромосомных препаратов из костного мозга мышей. Дифференциальное (С-) окрашивание препаратов выполнено по Самнеру (Sumner, 1972). Для каждого животного просчитано от 10 до 70 метафазных пластинок. Особи, имеющие 2 и более клона клеток (т. е. клеток с гиперпloidным числом хромосом, составляющих более 5% от общего числа проанализированных метафаз для каждого животного) считались мозаиками, согласно определению Д. К. Беляева с соавторами (1974).

Хромосомные характеристики восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* Thomas, 1906 из материковых и островных локалитетов юга Сибири и Дальнего Востока (по: Kartavtseva et al., 2000, с изменениями и дополнениями).

Chromosomal features in Korean field mouse, *Apodemus peninsulae* Thomas, 1906 from continental and insular localities of Southern Siberia and the Far East (from: Kartavtseva et al., 2000, with changes and additions).

№ локалитета	Место отлова	Вариации 2n**	Число животных			
			всего	с мозаичным 2n	со стабильным 2n	
					с В-хром.	без В-хром.
1	Томская обл.: г. Томск.	51-59	3	3	0	0
2	Алтай: с. Черга	52-59	3	3	0	0
3	Тува: с. Хандагайты	51-56	5	5	0	0
4	То же: г. Кызыл	61-66	2	2	0	0
5	Читинская обл.: пос. Новокручининский	49-50, 53	3	1	2	0
6	То же: г. Сретенск	54-57	2	2	0	0

Продолжение табл.

№ локалитета	Место отлова	Вариации 2п**	Число животных			
			всего	с мозаичным 2п	со стабильным 2п	
					с В-хром.	без В-хром.
7	То же: с. Боты	51-56	4	4	0	0
8	Амурская обл.: с. Белогорье	48-52	4	4	0	0
9	Еврейская АО: пос. Биракан	48-49, 49, 50	3	1	2	0
10	Магаданская обл.: г. Магадан	50	1	0	1	0
11	Хабаровский край: с. Красное	48-51, 48, 49	12	6	1	5
12	То же: г. Комсомольск-на-Амуре	48-53, 48	6	3	0	3
13	То же: с. Мариинское	52	1	0	1	0
14	То же: пос. Пивань	48-52, 48, 49	4	2	1	1
15	То же: с. Малышево	48-52, 48, 49, 50	12	7	2	3
16	То же: г. Советская Гавань	48-52	3	3	0	0
17	Приморский край: с. Красный Яр (Пожарский р-н)	49-52	1	1	0	0
18	То же: с. Мельничное (Красноармейский р-н)	48-52	5	5	0	0
19	То же: с. Благодатное, зап-к «Сихотэ-Алинский»	48-52	3	3	0	0
20	То же: пос. Рудная Пристань (Дальнегорский р-н)	48-54, 49, 50, 52	14	9	5	0
21	То же: г. Дальнегорск	48-52, 48, 49, 50	38	28	8	2
22	То же: пос. Хрустальный (Кавалеровский р-н)	48-53, 48	6	5	0	1
23	То же: с. Бульга-Фадеево (Чугуевский р-н)	48-53	2	2	0	0
24	То же: пос. Ольга (Ольгинский р-н)	50	1	0	1	0
25	То же: пос. Новолитовск (Находкинский р-н)	49-52	5	5	0	0
26	То же: пос. Авангард (Находкинский р-н)	49-52, 49	7	4	3	0
27	То же: с. Кучелиново (Шкотовский р-н)	49-52, 49	3	2	1	0
28	То же: с. Лукьяновка (Шкотовский р-н)	48-53	4	4	0	0
29	То же: с. Новонежино (Шкотовский р-н)	48-53, 49	6	4	2	0
30	То же: верховье р. Арсеньевка (Анучинский р-н)	48-51	5	5	0	0
31	То же: с. Каменушка, зап-к «Уссурийский»	48-53, 48, 49, 50, 51, 52	76	32	32	12
32	То же: с. Николаевка (Уссурийский р-н)	49-51, 51	3	2	1	0
33	То же: с. Буссевка (Спасский р-н)	48-52	3	3	0	0
34	То же: с. Турий Рог (Ханкайский р-н)	48-51	3	3	0	0

Окончание табл.

№ локалитета	Место отлова	Вариации 2n**	Число животных			
			всего	с моза- ичным 2n	со стабильным 2n	
					с В- хром.	без В- хром.
35	То же: с. Барабац-Левада (Пограничный р-н)	48-52	1	1	0	0
36	То же: пос. Пограничный (Пограничный р-н)	48	1	0	0	1
37	То же: с. Фадеевка (Октябрьский р-н)	49	1	0	1	0
38	То же: верховье р. Гранитная (Уссурийский р-н)	48-55, 48, 51	8	5	1	2
39	То же: с. Нежино (Надеждинский р-н)	48-53, 49, 50	8	6	2	0
40	То же: г. Владивосток	48-50, 48, 49, 50, 52	8	1	5	2
41	То же: ст. Приморская, зап-к «Кедровая Падь»	48-53, 48, 49, 50, 51	67	48	16	3
42	То же: с. Рязановка (Хасанский р-н)	49, 52	4	0	4	0
43	То же: пос. Краскино (Хасанский р-н)	49-50	3	3	0	0
44	То же: п-ов Гамова (Хасанский р-н)	48-52	6	6	0	0
45	То же: ст. Хасан (Хасанский р-н)	49-50	2	2	0	0
46	То же: о-в Стенина (Японское море)	48	16	0	0	16
47	То же: о-в Русский (Японское море)	48-52, 51, 53	13	11	2	0
48	Япония, о-в Хоккайдо: г. Томакомай	52-58, 52	7	6	1	0
49	Сахалинская обл., о-в Сахалин: ст. Сокол	48	31	0	0	31
50	То же: пос. Горнозаводск	48	5	0	0	5
51	То же: пос. Томари	48	5	0	0	5
52	То же: пос. Тымовск	48	1	0	0	1
53	То же: г. Александровск- Сахалинский	48	1	0	0	1
54	То же: г. Оха	48	7	0	0	7

Примечание. *Номера локалитетов соответствуют цифрам, указанным на рис. 1 и 2.

**Для каждого географического локалитета показаны: а) размах изменчивости диплоидных чисел (2n) для особей-мозаиков, б) жирным шрифтом указаны 2n для животных со стабильными кариотипами.

Notes. *Numbers of localities in the table are the same as in Fig. 1 and 2.

**Every geographic localities in the table shows: a) the range of variability in diploid numbers (2n) in specimen-mosaics, b) 2n (the bold type) of animals with stable karyotypes.

РЕЗУЛЬТАТЫ

На основе анализа хромосомных наборов восточноазиатских мышей из 45 материковых (№ 1–45) и 9 островных (№ 46–54) локалитетов юга Сибири и Дальнего Востока была составлена таблица. В ней содержатся сведения о диплоидных числах ($2n$) особей-мозаиков и впервые приводятся значения $2n$ для особей со стабильными кариотипами (выделены жирным шрифтом в табл.). Также для каждого локалитета приводится число животных со стабильными и мозаичными кариотипами. Среди группы животных со стабильными кариотипами в отдельную графу выделены особи, не имеющие в своих кариотипах В-хромосом. На рисунках 1 и 2 показаны частоты таких животных по каждому изученному локалитету.

Почти все исследованные животные юга Сибири (№ 1–7, $n=22$) имеют высокие диплоидные числа: $2n$ у них изменяется от 49 до 66. Причем почти все, за исключением двух животных из Читинской области (№ 5), имеют мозаичные кариотипы с разным числом клонов клеток. В данном регионе мы не встретили ни одного животного с клеточным клоном $2n=48$, т. е. частота особей без В-хромосом здесь равна 0 (см. рис. 1).

У животных материковой части дальневосточного региона (№ 8–45, $n=340$) выявлены несколько иные кариотипические характеристики, чем у мышей юга Сибири. Вариации диплоидных чисел у них были невысокими (см. табл.). У особей Амурской, Еврейской, Магаданской областей, Хабаровского и Приморского краев $2n$ изменялось от 48 до 52. Только для некоторых локалитетов Приморского края эти вариации были несколько шире — от 48 до 53 (№ 23, 28, 29, 31, 39) и даже до 54 (№ 20) и 55 (у 1 особи из локалитета № 38).

У животных из ряда локалитетов (№ 8, 16–19, 23, 25, 28, 30, 33–35, 43–45) отмечены только мозаичные кариотипы. В других локалитетах встречены особи, имеющие как мозаичные, так и стабильные кариотипы (№ 9, 11, 12, 14, 15, 20–22, 26, 27, 29, 31, 32, 38–41). Животные со стабильными кариотипами имели более узкий спектр хромосомной изменчивости, чем особи-мозаики. К примеру, в локалите № 21 число хромосом изменялось от 48 до 52 у мозаиков, а животные со стабильными кариотипами имели следующие диплоидные числа: 48, 49, 50. Также выявлены локалитеты, где отмечены животные только со стабильными кариотипами (№ 10, 13, 24, 36, 37, 42) (см. табл. 1).

В дальневосточном регионе среди особей-мозаиков преимущественно отмечены животные, имеющие клеточный клон с $2n=48$ (см. табл. 1). Однако, в ряде популяций такой клон не встречен (локалитеты № 17, 25–27, 32, 43, 45).

У животных со стабильными кариотипами также встречены особи без клона с $2n=48$ (№ 9, 10, 13, 20, 24, 26, 27, 29, 32, 37, 39, 42). Заслуживает внимания факт, что максимальная частота встречаемости особей без В-хромосом ($2n=48$) была разной для разных локалитетов. Так, для мышей из локалитетов Амурской, Еврейской и Магаданской областей (№ 8–10) эта частота составила 0, для животных Хабаровского края (№ 11–16) — не превышала 0,5 (см. рис. 1). Для особей Приморского края она была не более 0,3 (см. рис. 2). Исключением явился локалитет № 36, где эта частота составила 1,0, но там изучено лишь 1 животное, имевшее стабильный, без В-хромосом кариотип. Если объединить это животное с особями из территориально близких локалитетов (№ 37 и 38), то значение частоты изменится в сторону понижения, и усредненная частота составит 0,2, что не превышает максимальную частоту 0,3, характерную для мышей данного региона.

Анализ животных из двух больших регионов (Хабаровский и Приморский край) показал, что доля всех особей со стабильными кариотипами составляет 0,53 — для мышей Хабаровского и 0,35 — для Приморского краев. Остальную часть составляют животные с мозаичными кариотипами. Также было выявлено, что в первом регионе преобладают мыши без В-хромосом, во втором — с 1 и 2 В-хромосомами, хотя доля особей с

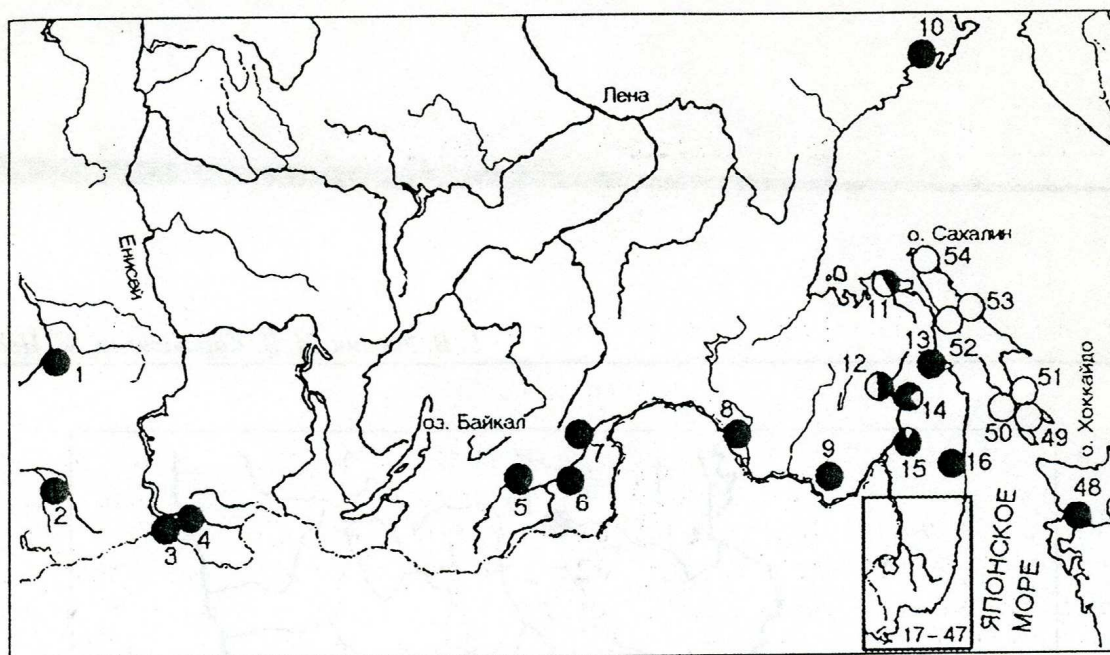


Рис. 1. Точки отлова лесных мышей *Apodemus peninsulae* и распределение частоты животных без В-хромосом (светлые сектора) по локалитетам юга Сибири и Дальнего Востока. Темным секторам соответствует частота особей с В-хромосомами. Номера локалитетов те же, что в таблице. Локалитеты № 17–47 Приморского края вынесены на рис. 2

Location of trapping sites of Korean field mice, *Apodemus peninsulae* and distribution of animals frequency without B chromosomes (light sectors) in localities of Southern Siberia and Far East. Dark sectors correspond to frequency of specimens with B chromosomes. Numbers of localities are the same as in the table. Localities of Primorsky Territory № 17–47 are shown on Fig. 2

$2n=48$ также довольно высока (рис. 3). Среди животных-мозаиков в Хабаровском крае преобладает клоны клеток с $2n=48$ и 50, реже встречаются клоны с $2n=49$ и 51, а в Приморском чаще отмечаются клоны с $2n=49$ и 50, реже — $2n=48$, 51 и 52.

Были выявлены особенности кариотипов *A. peninsulae* островной части Дальнего Востока. У мышей острова Стенина (№ 46, $n=16$) обнаружены стабильные, без полиморфизма и без В-хромосом кариотипы: ($2n=48$). Частота особей без В-хромосом у них, следовательно, составила 1,0 (см. рис. 2).

Животные о-ва Русский (№ 47, $n=13$) имели в кариотипах от 0 до 5 В-хромосом. У особей-мозаиков вариации $2n$ были такие же, как у территориально близких материковых мышей Приморья — от 48 до 52 (см. табл.). Также были выявлены особи со стабильными кариотипами ($2n=51$ и 53), где частота особей без В-хромосом равнялась 0 (см. рис. 2).

У животных из одного локалитета острова Хоккайдо (Япония) (№ 48, $n=7$) обнаружены в основном мозаичные кариотипы с вариациями диплоидных чисел от 52 до 58 (см. табл.). Отмечено одно животное со стабильным кариотипом ($2n=52$), а животных без В-хромосом не встречено (см. рис. 1).

У мышей из 6 локалитетов острова Сахалин (№ 49–54, $n=50$) выявлены стабильные кариотипы с $2n=48$ (см. табл.). Частота особей без В-хромосом здесь равна 1,0. (см. рис. 1).

Анализ дифференциального окрашивания хромосом на структурный гетерохроматин показал, что все изученные материковые популяции мышей сходны по локализации С-блоков в прицентромных районах всех аутосом и половой X-хромосомы. Половая Y-хромосома имела плотное гомогенное окрашивание. У животных из всех исследован-

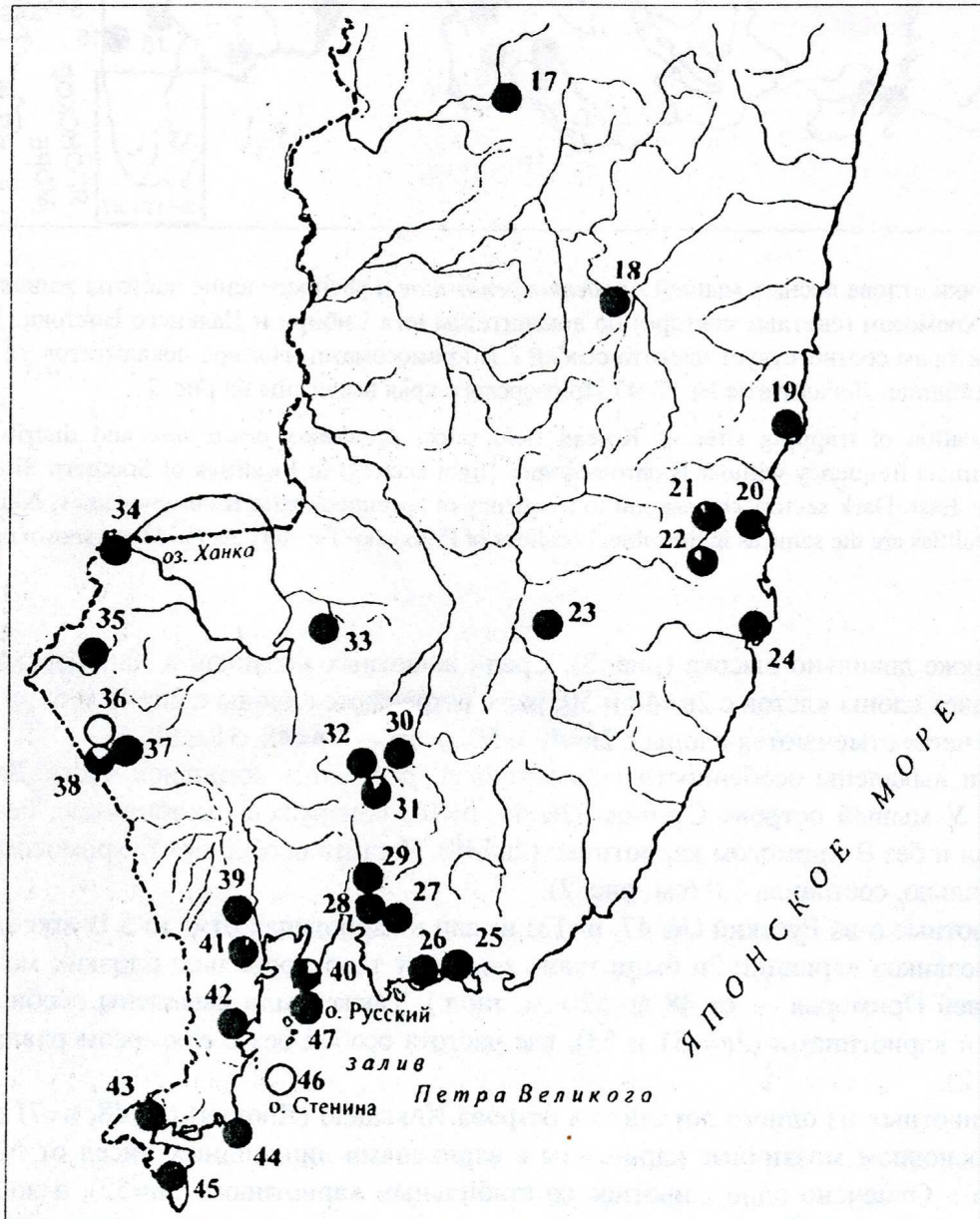


Рис. 2. Точки отлова *A. peninsulae* и распределение частоты особей без В-хромосом по локалитетам Приморского края. Обозначения те же, что на рис. 1

Location of trapping sites of *A. peninsulae* and distribution of specimens frequency without B chromosomes in localities of Primorsky Territory. Symbols are the same as in Fig. 1

ных популяций Дальнего Востока России двуплечие добавочные хромосомы окрашены гомогенно по всей длине, но менее плотно, чем Y-хромосома. У мышей о-ва Хоккайдо С-блоки располагались в прицентромерных районах двуплечих В-хромосом. Точечные В-хромосомы у всех изученных нами животных имели плотное С-окрашивание. У мышей о-ва Русский С-блоки на А- и В-хромосомах распределены аналогично таковым в кариотипах материковых животных.

С-окрашивание хромосом островных популяций мышей без В-хромосом (с о-вов Стенина и Сахалин) оказалось несколько иным. Ранее нами были показаны особенности хромосом основного набора мышей о-ва Сахалин по распределению прицентромерного гетерохроматина. В отличие от всех исследованных популяций мышей (включая хоккайдскую) у сахалинских мышей на 2–3 парах А-хромосом не выявлено С-блоков

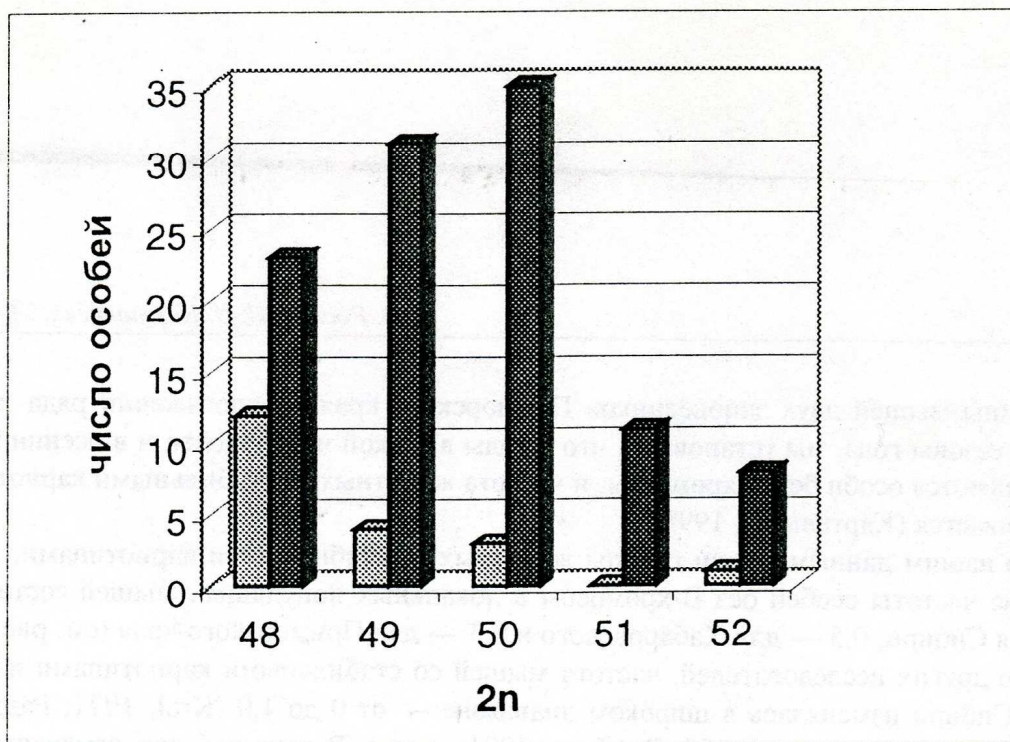


Рис. 3. Распределение диплоидных чисел в популяциях *A. peninsulae* со стабильными кариотипами из Хабаровского (светлые столбцы) и Приморского (темные столбцы) краев
Distribution of diploid numbers in karyotypically stable populations of *A. peninsulae* from Khabarovsk (light columns) and Primorsky (dark columns) Territories

(Kartavtseva et al., 2000). У стенинских мышей на одной паре аутосом также не обнаружено С-блоков в прицентромерной области, а все остальные пары аутосом содержали малое количество С-гетерохроматина. Кроме того, Y-хромосома животных о-ва Стенина по размеру меньше, чем таковая территориально близких мышей материковой части Приморского края.

ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ собственных и литературных данных показал, что большая часть исследованных материковых популяций *A. peninsulae* характеризуется полиморфизмом, обусловленным присутствием разного числа В-хромосом. Были встречены животные как с мозаичными, так и со стабильными кариотипами, но преобладали первые. Дальневосточные мыши имели более узкий спектр изменчивости диплоидных чисел по сравнению с сибирскими мышами. По характеру С-окрашивания материковые особи Дальнего Востока России сходны между собой и мышами Корейского п-ова (Abe et al., 1997; Картавецца, 2002). С последними их также объединяет разброс диплоидных чисел: от 48 до 55 для мышей Дальнего Востока России (наши данные) и от 50 до 54 для животных Корейского п-ова (Koh, 1986; Abe et al., 1997). Среди группы животных со стабильными кариотипами чаще отмечены особи с В-хромосомами, чем без таковых. Клоны клеток с $2n=48$ ($B=0$) отмечены нами во всех локалитетах острова Сахалин, в большинстве локалитетов Нижнего Амура (№ 11, 12, 14, 15), лишь в некоторых материковых локалитетах юга Приморского края и на двух мелких островах Залива Петра Великого (Стенина и Русский). Ранее нами была предложена гипотеза, согласно которой появление особей без В-хромосом может быть связано с колебаниями численности популяции. Так, изучая

кариотипы мышей двух заповедников Приморского края на протяжении ряда лет и в разные сезоны года, мы установили, что в годы высокой численности и в осенний период появляются особи без В-хромосом, и частота животных со стабильными кариотипами увеличивается (Картавецва, 1999).

По нашим данным, среди группы животных со стабильными кариотипами, максимальные частоты особей без В-хромосом в локальных популяциях мышей составляли: 0 — для Сибири, 0,5 — для Хабаровского и 0,3 — для Приморского края (см. рис 1). По мнению других исследователей, частота мышей со стабильными кариотипами из популяций Сибири изменялась в широком диапазоне — от 0 до 1,0 (Kral, 1971; Раджабли, Борисов, 1979; Борисов, 1990б; Борбиев, 1991; и др.). В этих работах отмечены лишь единичные находки особей без В-хромосом, т. е. частота встречаемости таких животных близка к 0 (Kral, 1971; Борисов, 1981, 1990а. г). Для особей Приморского края ранее была отмечена более высокая частота встречаемости животных со стабильными кариотипами — 0,6. Из них частота особей без В-хромосом составляла 0,2 (Bekasova et al., 1980; Бекасова, 1984), т. е. не превышала выявленную нами максимальную для этого региона частоту. Таким образом, по частоте встречаемости мышей без В-хромосом из разных локалитетов очевидно сходство наших результатов с литературными данными.

По частоте встречаемости чисел В-хромосом у особей-мозаиков и у животных со стабильными кариотипами получены сходные данные. К примеру, в Приморском крае и у первой, и у второй групп мышей чаще отмечены животные с 1 и с 2 В-хромосомами. Это почти согласуется с данными прошлых лет по Приморскому краю, где у животных со стабильными кариотипами также преобладали особи с 2 В-хромосомами ($2n=50$) и без В-хромосом ($2n=48$), а у особей с мозаичными кариотипами клон клеток с $2n=50$ также являлся преобладающим (Бекасова, 1984). Некоторое отличие состоит лишь в том, что, по нашим данным, у мышей Приморья, имеющих стабильные кариотипы, менее распространены клоны с $2n=48$, зато чаще встречаются клоны с $2n=49$ (см. рис. 3). Вероятно, это может быть связано с гораздо большим числом исследованных нами животных в Приморском крае. При изучении большего числа особей обнаруживаются самые разные варианты $2n$, и может изменяться частота встречаемости какого-то клона. В Хабаровском крае у особей со стабильными кариотипами преобладает клон с $2n=48$. Вероятно, поэтому в Хабаровском крае получены более высокие значения частоты животных без В-хромосом по сравнению с Приморским, где клон с $2n=48$ не является преобладающим. Можно, по-видимому, предположить, что географически близкие популяции мышей с наиболее часто встречаемыми клонами клеток имеют некое селективное преимущество перед животными с иными клеточными клонами. Так, например, в Хабаровском крае особи без В-хромосом и с 1 В-, а в Приморском крае — с 1 и 2 В-хромосомами отмечаются наиболее часто.

Для островных популяций *A. peninsulae* были выявлены несколько иные карриологические характеристики, причем, для каждого острова разные. Так, среди животных со стабильными кариотипами значения частот особей с $2n=48$ (без В-хромосом) оказались крайние: либо 0 (мыши о-вов Русский и Хоккайдо) либо 1,0 (животные о-вов Сахалин и Стенна). По этому признаку выборки мышей островов Русский и Хоккайдо оказались аналогичны почти всем животным из сибирских локалитетов. Особи о-ва Хоккайдо также близки к мышам Сибири по количественным значениям и морфологии добавочных хромосом, поскольку они имеют до 6 (Abe et al., 1997), до 10 (наши данные) и даже до 13 В-хромосом, преимущественно точечных, без видимой морфологии (Hayata et al., 1970; Hayata, 1973). Также с сибирскими мышами их объединяет сходство в центромерном С-окрашивании добавочных двуплечих хромосом. По структуре кариотипа ($2n$ варьирует от 48 до 53) и характеру С-окрашивания аутосом и В-хромосом мыши острова Русский ближе к особям материковой части Дальнего Востока России, но отличаются от

хоккайдских и сибирских популяций. Согласно данным электрофореза белков крови, у экземпляров *A. peninsulae* о-ва Русский также выявлено сходство с материковыми животными по наличию только основного аллеля трансферрина, преобладающего у мышей из всех исследованных локалитетов юга Дальнего Востока России (Павленко, 1989).

Животные о-ва Сахалин изучались нами на протяжении нескольких лет, и В-хромосомы в клетках костного мозга у них не были выявлены. Этот факт подтверждает обнаруженный ранее Т. С. Бекасовой (Bekasova et al., 1980) мономорфизм популяций мышей о-ва Сахалин в отличие от преимущественно полиморфных материковых популяций этого вида. С другой стороны, по данным аллозимного анализа, не выявлено существенных различий между сахалинскими и материковыми дальневосточными популяциями *A. peninsulae* (Павленко, 1989; Павленко, Картавцева, 1998). Из чего было сделано предположение, что сахалинская форма конспецифична материковой *A. peninsulae*. Карриологические данные свидетельствуют о подвидовой самостоятельности мышей острова Сахалин. Электрофоретические данные не противоречат этому заключению (Павленко, Картавцева, 1998).

По мнению зоологов, мыши о-вов Сахалин и Хоккайдо принадлежат к одному и тому же виду и подвиду *A. p. giliacus* (Воронцов и др., 1977), хотя они и различаются по отсутствию — наличию в кариотипах В-хромосом. Хромосомные препараты мышей из окрестностей сахалинского г. Оха (№ 54), были исследованы двумя методами: прямым — из костного мозга (наши данные) и методом длительной культуры ткани клеток кожи хвоста (Sawaguchi et al., 1998a, b). В результате были получены интересные данные. Как нами было показано выше, в клетках костного мозга (первый метод — прямой) у 7 животных В-хромосом не обнаружено. В результате использования второго метода было выявлено, что от трех из 7 тех же кариотипированных нами особей получены полиплоидные клетки с добавочными хромосомами. Морфология этих В-хромосом варьировала от метацентрической до точечной. Интересно, что характер С-окрашивания В-хромосом в полиплоидных клетках был схож с таковым в клетках мышей хоккайдской популяции (Sawaguchi et al., 1998a). Такое сходство может свидетельствовать в пользу единого происхождения восточноазиатских мышей о-вов Сахалин и Хоккайдо. Можно, вероятно, предполагать, что кариотипы *A. peninsulae* имеют некие скрытые резервные механизмы, способствующие, при определенных условиях (в данном случае — при длительном культивировании клеток), приводить к возникновению *de novo* В-хромосом.

Благодаря исследованию мышей о-ва Стенина была найдена еще одна островная популяция, в кариотипе которой отсутствуют добавочные хромосомы. Однако, чтобы с уверенностью судить о природе мономорфизма популяции мышей о-ва Стенина, необходимо ее дополнительное изучение. Можно предположить, что на о-ве Стенина, как и в случае с мышами о-ва Сахалин, действует принцип основателя, что в условиях изолированности популяции приводит к ее мономорфизму по многим признакам, в том числе и карриологическим.

Следует, вероятно, обратиться к истории возникновения островов, на которых обитает восточноазиатская мышь. Все они являются островами материкового шельфа и до последней трансгрессии моря были частью суши. Отделение их от материка происходило в разное время. Так, остров Сахалин потерял территориальную связь с о-вом Хоккайдо около 12 тысяч лет назад (тыс. л. н.), а с материком — 7 тыс. л. н.; остров Стенина отделился от материка 10 тыс. л. н., а остров Русский — 8,5 тыс. л. н. (Велижанин, 1976). В результате возникли островные популяции мышей, которые, вследствие существования непреодолимых для мелких млекопитающих внешних преград (морских проливов), не могли участвовать в генетическом обмене с материковыми популяциями этого же вида. Можно предполагать, что для большинства островных популяций

A. peninsulae (исключение составляет лишь остров Русский) периоды в 10–12, а для острова Сахалин и в 7 тысяч лет — достаточные, чтобы происходящие эволюционные процессы были заметны на кариологическом уровне. Вероятно, здесь немаловажную роль должна играть и удаленность островов от материка. По-видимому, на островах Сахалин, Стенина и Хоккайдо уже сформировались вполне устойчивые популяции мышей, имеющие определенные для каждого острова кариотипические характеристики. Напротив, поскольку остров Русский и отделился от материка сравнительно недавно, расположен он довольно близко к матерiku и, теоретически, возможны миграции мышей на материк или на остров, например, с завозом человеком, то следует ожидать совпадения признаков у мышей этого острова и материка.

По-видимому, логично предположить, что полиморфизм по В-хромосомам у *A. peninsulae* может быть связан и с адаптациями разных популяций мышей к изменениям условий (экологических, климатических и др.) окружающей среды. Картина сложного распределения особей с разным числом В-хромосом и без них по различным локалитетам, вероятно, отражает эту ситуацию.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, обобщены данные хромосомного полиморфизма, обусловленного присутствием добавочных хромосом в кариотипах материковых и ряде островных локалитетов *A. peninsulae*. Анализ кариологических данных позволил выявить ряд региональных особенностей в распределении особей с В-хромосомами и без них по разным локалитетам. Так, в материковых популяциях мышей преобладали особи с В-хромосомами и с мозаичными кариотипами. Доли животных со стабильными кариотипами и без В-хромосом на материке изменялись от 0 (сибирские популяции) до 0,3–0,5 (Приморский и Хабаровский края). На островах обнаружены особи или только с В-хромосомами (о-ва Русский и Хоккайдо), или без В-хромосом: (о-ва Сахалин и Стенина). По способности к окрашиванию на структурный гетерохроматин островные животные также имеют свои особенности. Так, у *A. peninsulae* о-вов Сахалин и Стенина на 2–3 парах и на 1 паре аутосом, соответственно, С-блоки не выявляются. По вариациям диплоидных чисел и по характеру С-окрашивания аутосом и двуплечих В-хромосом обнаружены сходства между популяциями мышей о-ва Русский и материковыми мышами Дальнего Востока России, с одной стороны, и между *A. peninsulae* о-ва Хоккайдо и сибирскими мышами — с другой. Сложная картина распределения по разным материковым и островным локалитетам особей с В-хромосомами и без них, по-видимому, может отражать адаптацию популяций мышей к изменяющимся условиям окружающей среды и историю формирования изолированных островных популяций этого вида.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность за помощь в отлове животных сотрудникам Биолого-почвенного института ДВО РАН: М. В. Павленко, С. Е. Храпко, К. В. Корибицыной, Л. В. Фрисман, Л. В. Якименко, А. П. Крюкову, О. В. Уфыркиной и И. С. Шереметьеву.

ЛИТЕРАТУРА

- Бекасова Т. С., Воронцов Н. Н. Популяционный хромосомный полиморфизм азиатских лесных мышей *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Muridae) // Генетика. 1975. Т. 11, № 6. С. 89–94.
- Бекасова Т. С. В-хромосомы азиатских лесных мышей *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Muridae) // Вопросы изменчивости и зоогеографии млекопитающих. Сб. научн. тр. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1984. С. 14–29.

- Беляев Д. К., Волобуев В. Т., Раджабли С. И., Трут Л. Н. Полиморфизм и мозаицизм по добавочным хромосомам у серебристо-черных лисиц // Генетика. 1974. Т. 10, № 2. С. 58–67.
- Борбиев Т. Э. В-хромосомы восточноазиатской мыши (*Apodemus peninsulae*): изменчивость и поведение в мейозе. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Наук. М., 1991. 21 с.
- Борисов Ю. М. Популяционная цитогенетика грызунов (Mammalia, Rodentia) // Итоги науки и техн. ВИНТИ. Общая генетика. 1981. Т. 7. С. 79–152.
- Борисов Ю. М. Цитогенетическая структура популяции *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Muridae) на побережье Телецкого озера (Алтай) // Генетика. 1990а. Т. 26, № 7. С. 1212–1220.
- Борисов Ю. М. Изменчивость цитогенетической структуры популяции *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Muridae) в Западных Саянах // Генетика. 1990б. Т. 26, № 8. С. 1484–1491.
- Борисов Ю. М. Цитогенетическая дифференциация популяции *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Muridae) в Восточной Сибири // Генетика. 1990в. Т. 26, № 10. С. 1828–1839.
- Борисов Ю. М. Система В-хромосом — маркер популяции *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Muridae) в Прибайкалье // Генетика. 1990. Т. 26, № 12. С. 2215–2224.
- Велижанин А. Г. Время изоляции материковых островов северной части Тихого океана // Докл. АН СССР. 1976. Т. 231, № 1. С. 205–207.
- Волобуев В. Т. Кариологический анализ трех сибирских популяций азиатской лесной мыши *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Muridae) // Докл. АН СССР. 1979. Т. 248, № 6. С. 1452–1454.
- Волобуев В. Т., Тимина Н. Ю. Необычайно высокое число В-хромосом и мозаицизм по ним у азиатской лесной мыши *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Muridae) // Цитология и генетика. 1980. Т. 14, № 13. С. 43–45.
- Воронцов Н. Н., Бекасова Т. С., Крал Б., Коробицына К. В., Иваницкая Е. Ю. О видовой принадлежности азиатских лесных мышей рода *Apodemus* Сибири и Дальнего Востока // Зоол. журн. 1977. Т. 56, вып. 3. С. 437–449.
- Картавцева И. В., Павленко М. В., Слепова (Рослик) Г. В. Новые данные о добавочных хромосомах восточноазиатских мышей (*Apodemus peninsulae*) Забайкалья и Дальнего Востока // Грызуны. Тез. докл. VII Всес. Совещания. Нальчик: М., 1988. Т. 1. С. 72–73.
- Картавцева И. В., Павленко М. В., Рослик Г. В. Кариотипические особенности восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* Thomas, 1907 из Тувы // Эволюционные и генетические исследования млекопитающих. Тез. докл. Всес. Совещания. Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. Ч. II. С. 85–86.
- Картавцева И. В. Добавочные хромосомы, мозаицизм и динамика численности в двух популяциях восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* (Rodentia) Приморского края в различные сезоны года // Генетика. 1999. Т. 35, № 7. С. 949–955.
- Картавцева И. В., Рослик Г. В., Павленко М. В. Добавочные хромосомы и систематика восточноазиатской мыши (*Apodemus peninsulae*) // Систематика и филогения грызунов и зайцеобразных. Сб. статей Междунар. Симп. / Ред. А. К. Агаджанян, В. Н. Орлов. М., 2000. С. 65–66.
- Картавцева И. В. Кариосистематика лесных и полевых мышей (Rodentia, Muridae). Владивосток: Дальнаука, 2002. 142 с.
- Павленко М. В. Внутривидовая дифференциация и геногеография трансферринов восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* // Современные подходы к изучению изменчивости. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. С. 61–73.
- Павленко М. В., Картавцева И. В. Таксономическое положение *Apodemus* (Rodentia, Muridae) Сахалина: результаты аллозимного, хромосомного и морфологического анализа // Биологическое разнообразие животных Сибири. Мат. научн. конфер., посвященной 110-летию начала регулярных зоологических исследований и зоологического образования в Сибири. Томск, 1998. С. 82–83.
- Раджабли С. И., Борисов Ю. М. Варианты системы добавочных хромосом у континентальных форм *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Muridae) // Докл. АН СССР. 1979. Т. 248, № 4. С. 979–981.
- Abe S., Han S. H., Kojima H., Ishibashi Y., Yoshida M. C. Differential staining profiles of B-chromosomes in the East-Asiatic wood mouse *Apodemus peninsulae* // Chromosome Sci. 1997. V. 1, N 1. P. 7–12.
- Bekasova T. S., Vorontsov N. N., Korobitsyna K. V., Korablev V. P. B-chromosomes and comparative karyology of the mice of the genus *Apodemus* // Genetica. 1980. V. 52–53. P. 33–44.

- Hayata I., Shimba H., Kobayashi T., Makino S. Preliminary accounts on the chromosomal polymorphism in the field mouse, *Apodemus giliacus*, a new form from Hokkaido // Proc. Jap. Acad. 1970. V. 46, N 6. P. 567–571.
- Hayata I. Chromosomal polymorphism caused by supernumerary chromosomes in the field mouse, *Apodemus giliacus* // Chromosoma. 1973. V. 42. P. 403–414.
- Kartavtseva I. V., Roslik G. V. B-chromosomes of wood mice genus *Apodemus* // Abstr. 1st B-chromosome conference. Madrid. 1993. P. 13.
- Kartavtseva I. V., Pavlenko M. V., Obara Y., Roslik G. V., Amachaeva E. Yu., Suzuki H. B-chromosomes and allozyme variation in wood mice *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Muridae) from Russian Far East // Abstr. 3-rd European Congress of Mammalogy. Jyväskylä, Finland, 1999. P. 138.
- Kartavtseva I. V., Roslik G. V., Pavlenko M. V., Amachaeva E. Yu., Sawaguchi S., Obara Y. The B-chromosome system of the Korean field mouse *Apodemus peninsulae* in the Russian Far East // Chromosome Sci. 2000. V. 4. P. 21–29.
- Koh H. S. Systematic studies of Korean Rodents: II. A chromosome analysis in Korean Field Mice, *Apodemus peninsulae peninsulae* Thomas (Muridae, Rodentia), from Mungyong, with the comparison of morphometric characters of these Korean Field Mice to sympatric Striped Field Mice, *A. agrarius corea* Thomas // Korean J. Syst. Zool. 1986. V. 2, N 1. P. 1–10.
- Kral B. Chromosome characteristics of Certain murine rodents (Muridae) of the Asiatic part of the USSR // Zool. Listy. 1971. V. 20, N 4. P. 331–347.
- Sawaguchi S., Obara Y., Kartavtseva I. V., Roslik G. V., Shin H. E., Han S. H. Novel maintenance mode of the B chromosomes in *Apodemus peninsulae* from 4 areas bordering on the Sea of Japan // Abstr. Intern. Symp. "Modern achievements in population, evolutionary and ecological genetics". Vladivostok, 1998a. P. 16–17.
- Sawaguchi S., Obara Y., Kartavtseva I. V., Roslik G. V., Shin H. E., Sang H. H. Maintenance mode of the B chromosomes in *Apodemus peninsulae* from 4 areas bordering on the Sea of Japan // Abstr. 49-th Annual Meeting Hiroshima // Chromosome Science. 1998b. V. 2, N 3. P. 161.
- Sumner A. T. A simple technique for demonstrations centromeric heterochromatin // Exp. Cell Res. 1972. V. 75, N 1. P. 304–306.
- Zima J., Macholan M. B-chromosomes in the wood mice (genus *Apodemus*) // Acta Theriologica. 1995. Suppl. 3. P. 75–86.

VARIABILITY AND STABILITY OF B CHROMOSOME NUMBER IN THE KOREAN FIELD MICE *APODEMUS PENINSULAE* (RODENTIA, MURIDAE) FROM CONTINENTAL AND INSULAR POPULATIONS

G. V. ROSLIK¹, I. V. KARTAVTSEVA¹, M. IWASA²

¹Institute of Biology and Soil Science, FEB RAS, Vladivostok 690022, Russia

²Hokkaido University, Kita-ku, Sapporo 060-0811, Japan

Mitotic chromosomes of 448 specimens of *Apodemus peninsulae* from 45 continental (from Siberia to Primorye) and 9 insular (from the islands: Russky, Stenin, Sakhalin and Hokkaido) local populations were analysed. Chromosomal polymorphism due to the presence of B chromosomes was exhibited in mice karyotypes from both continental and a two of insular localities (Russky and Hokkaido Islands). Mice with B chromosomes and with mosaic karyotypes were predominant among continental populations of *A. peninsulae*. The range of chromosome variability was much higher in mice from Siberia and Hokkaido Island in comparison with those from the Far East of Russia. In some of localities also animals without B chromosomes were occasionally found. For individual populations, the highest frequency

of specimens without B chromosomes was approximately 0,5 in Khabarovsk Region, 0,3 in Primorsky Region, and 0 in Siberia. As to insular mice populations, the frequency was either 0 (in Russky and Hokkaido) or 1,0 (in Sakhalin and Stenin). The mice karyotypes from the two latter islands were surprisingly stable and B chromosomes were absent there. In addition, these animals were different from others in a few karyological features. In *A. peninsulae* from Siberia and the Far East (including Russky Island) constitutive heterochromatin at the pericentromeric regions of all autosomes is usually displayed on C-banding patterns. The C-bands are not revealed in 2–3 pairs and in 1 pair of autosomes in mice from the islands of Sakhalin and Stenin respectively.

Thus, on the one hand, within the system of B chromosomes and the C-banding patterns of autosomes and banded B chromosomes, mice from Russky Island are similar with those from the continental Far-Eastern mice. On the other hand, there was the same similarity between mice from Hokkaido Island and Siberia. The pattern of complicated distribution of *A. peninsulae* with and without B chromosomes among different continental and insular localities may, probably, reflect the adaptation of populations to the environmental changes and the history of forming of isolated insular population of this species.