

## ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОТИПОВ ДОБАВОЧНЫХ ХРОМОСОМ И ПОЯВЛЕНИЕ МИКРО-В-ХРОМОСОМ В КАРИОТИПЕ *Apodemus peninsulae* (Rodentia) НА ДАЛЬНЕМ ВОСТОКЕ РОССИИ

© 2023 г. Г. В. Рослик<sup>1</sup>, \*, И. В. Картавцева<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии Дальневосточного отделения  
Российской академии наук, Владивосток, 690022 Россия

\*e-mail: roslik\_g@mail.ru

Поступила в редакцию 15.12.2022 г.

После доработки 02.02.2023 г.

Принята к публикации 07.02.2023 г.

Описана изменчивость по числу и морфотипам макро-, мини- и микро-В-хромосом в кариотипах восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* долины р. Зея Амурской области. Микро-В-хромосомы в кариотипах мышей Российского Дальнего Востока обнаружены впервые. Выявлены две разнонаправленные тенденции географической изменчивости морфотипов В-хромосом. Первая обусловлена присутствием—отсутствием мини и/или микро, помимо макро-В-хромосом, у животных правого и левого берега р. Зея в северо-восточной части Верхнезейской равнины, а также в северной части Амурско-Зейской равнины. Вторая — клинальная изменчивость, характеризуется постепенным возрастанием в трех географических популяциях *A. peninsulae*, в направлении с севера на юг долины р. Зея, количественных характеристик В-хромосом: индекса  $\bar{x}B$  Мах микро,  $\bar{x}B$  Мах макро, числа морфотипов, числа клонов у особей-мозаиков, а также доли особей-мозаиков. Обнаруженное разнообразие морфотипов В-хромосом *A. peninsulae* для 13 регионов позволяет по-новому оценить географическую изменчивость добавочных хромосом этого вида на Дальнем Востоке России и предположить их адаптивную значимость для вида.

**Ключевые слова:** В-хромосомы, полиморфизм, мозаицизм, *Apodemus peninsulae*, клинальная изменчивость, морфотипы, модальное число, индекс  $\bar{x}B$ .

**DOI:** 10.31857/S0016675823070093, **EDN:** QPQAEZ

В геноме более чем 2828 видов эукариот присутствуют, помимо хромосом основного набора (А), добавочные (или В-) хромосомы [1]. К настоящему времени полиморфизм по В-хромосомам известен у 85 видов млекопитающих, более 2/3 из которых принадлежат к отряду Rodentia [2]. Часто В-хромосомы имеют гетерохроматиновую природу и состоят из повторяющихся последовательностей. Они не являются обязательными элементами генома, не подчиняются наследованию по законам Менделя, не оказывают существенного влияния на развитие организма [3–5]. В последнее время обсуждаются вопросы происхождения, эволюции, поведения в митозе и мейозе, молекулярного состава, пространственного расположения и вклада В-хромосом в архитектуру интерфазного ядра у млекопитающих [2, 6–13 и др.]. Тем не менее исследования числового и морфотипического разнообразия В-хромосом остаются первостепенными и не утрачивают своей актуальности при изучении кариотипов.

Числа В-хромосом у большей части видов млекопитающих варьируют от 1 до 17 [2]. Однако у двух видов — восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* Thomas, 1906 и копытного лемминга *Dicrostonyx torquatus* Pall., 1789 выявлены максимальные для млекопитающих числа В-хромосом. Так, у первого вида в некоторых популяциях Сибири это число доходит до 30 [14], а у второго вида на Чукотке (кроме о-ва Врангеля, где  $B = 0$ ) — до 42 [15]. Как правило, размеры В-хромосом млекопитающих либо меньше (почти у одной трети видов это микро-В-хромосомы), либо сопоставимы с А-хромосомами набора. Их морфология весьма разнообразна (от акро- до метацентрической и/или точкоподобной — в случае микро-В-хромосом). Крайне редко В-хромосомы превышают по размеру А-хромосомы, как, например, у бразильского перепончатопалого хомяка *Holochilus brasiliensis* и белохвостой чешуехвостой крысы *Uromys caudimaculatus* [2]. Наиболее широкий спектр разнообразия размерных и морфологических типов В-

хромосом отмечен у восточноазиатской мыши. К тому же вид распространен в Центральной, Южной Сибири, Прибайкалье, Дальнем Востоке России, Северной Монголии, Центральном, Восточном Китае, п-ове Корея, на севере Японии (о-ве Хоккайдо) [16].

В силу вышеуказанных кариотипических особенностей и широкого распространения этот вид часто используется как модельный объект для изучения хромосомного полиморфизма по В-хромосомам у млекопитающих.

Изменчивость по В-хромосомам *A. peninsulae* известна более 50 лет [17–19]. В литературе накоплены данные по изменчивости числа и морфологии В-хромосом у животных Сибири, Прибайкалья [20], Забайкалья, юга Дальнего Востока России, в том числе на островах Тихого океана, а также Китая, севера Японии (о-ве Хоккайдо), Ю. Кореи [21].

Спектр вариаций чисел В-хромосом в кариотипе восточноазиатской мыши разных регионов имеет широкий разброс. Так, вариации модальных чисел В-хромосом у животных Сибири 1–30 [14, 20], а на Дальнем Востоке России – 1–7 [21–24]. Объединение данных по регионам Дальнего Востока не выявило значительных различий по модальному числу В-хромосом, и среднее число В-хромосом на особь (индекс  $\bar{x}V$ ), изменяясь в разных точках отлова от 0 до 4, составило для региона 1.67 [23]. В объединенных выборках разных регионов Сибири, Бурятии и Монголии индекс  $\bar{x}V$  изменялся в более широких пределах, по сравнению с Дальним Востоком, варьируя от 5.9 до 23.0 [20].

Нередко исследователи упрощенно делят В-хромосомы на макро (структуры видимой морфологии) и микро (элементы без распознаваемой морфологии). Ранее была рассчитана частота встречаемости *A. peninsulae* с макро- и микро-В-хромосомами в разных регионах по ареалу [21]. При этом отмечено увеличение общего числа В-хромосом и частоты микро-, по сравнению с макро-В-хромосомами – у мышей Сибири [14, 20], Забайкалья, Японии [21]. По составу ДНК макро- и микро-В-хромосомы имеют повторы, сходные с разными районами плеч или прицентромерных районов хромосом основного набора. Сравнительный анализ макро- и микро-В-хромосом *A. peninsulae*, выполненный при помощи метода микродиссекции хромосом и FISH-анализа, не выявил в В-хромосомах особей Дальнего Востока России слабоконденсированных повторов ДНК, характерных для микро-В-хромосом Сибири [10, 25]. Поэтому была введена еще одна группа – мини-В-хромосомы, к которой отнесли

очень мелкие структуры особей дальневосточных популяций (первоначально классифицированных как микро), встречающиеся у них с небольшой частотой [11, 23, 26].

От акроцентрических хромосом основного (А-) набора В-хромосомы *A. peninsulae* резко отличаются как разнообразной морфологией – от акро- до метацентрических и микро-В-хромосом, так и размерами – от крупных, превышающих А-хромосомы, до мелких и точкоподобных. Создано несколько систем классификации морфотипов В-хромосом. Ю.М. Борисов [27] разделяет В-хромосомы на пять классов на основе размерно-морфологических характеристик. Мы рассматриваем шесть групп морфотипов, с учетом выделения “мини” В-хромосом [26].

На юге Дальнего Востока России разнообразие морфотипов В-хромосом *A. peninsulae* наиболее хорошо изучено для Приморского, Хабаровского краев и Еврейской автономной области [23, 24, 26, 28]. В этих регионах описаны преобладающие и редко встречающиеся морфотипы В-хромосом. Так, метацентрические В-хромосомы средних и мелких размеров отмечены здесь чаще всего, в то время как другие макро (крупные мета-, субмета-, субтелоцентрические; средние и мелкие субмета-, субтелоцентрические) и мини-В-хромосомы отмечены реже.

По морфотипическому многообразию выявлена клинальная изменчивость, связанная с сокращением числа морфотипов в направлении с востока ареала Приморского края на северо-запад – в Хабаровский край, Еврейскую АО и предположительно далее на запад, в Амурскую область [24]. В силу неравномерности кариологических исследований кариотипы *A. peninsulae* остаются малоизученными на обширной территории Амурской области. Этот регион фактически является белым пятном, так как описания кариотипов проведены лишь для пяти особей из двух удаленных точек [29, 30]. Настоящая работа является продолжением исследования морфотипов В-хромосом восточноазиатской мыши из ранее неизученных регионов Дальнего Востока России.

Цель настоящей работы – получить информацию о морфотипической изменчивости В-хромосом *A. peninsulae* в Амурской области и сравнить ее с имеющимися данными для мышей дальневосточной части ареала.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследованы В-хромосомы у 19 особей восточноазиатской мыши, отловленных в летние месяцы

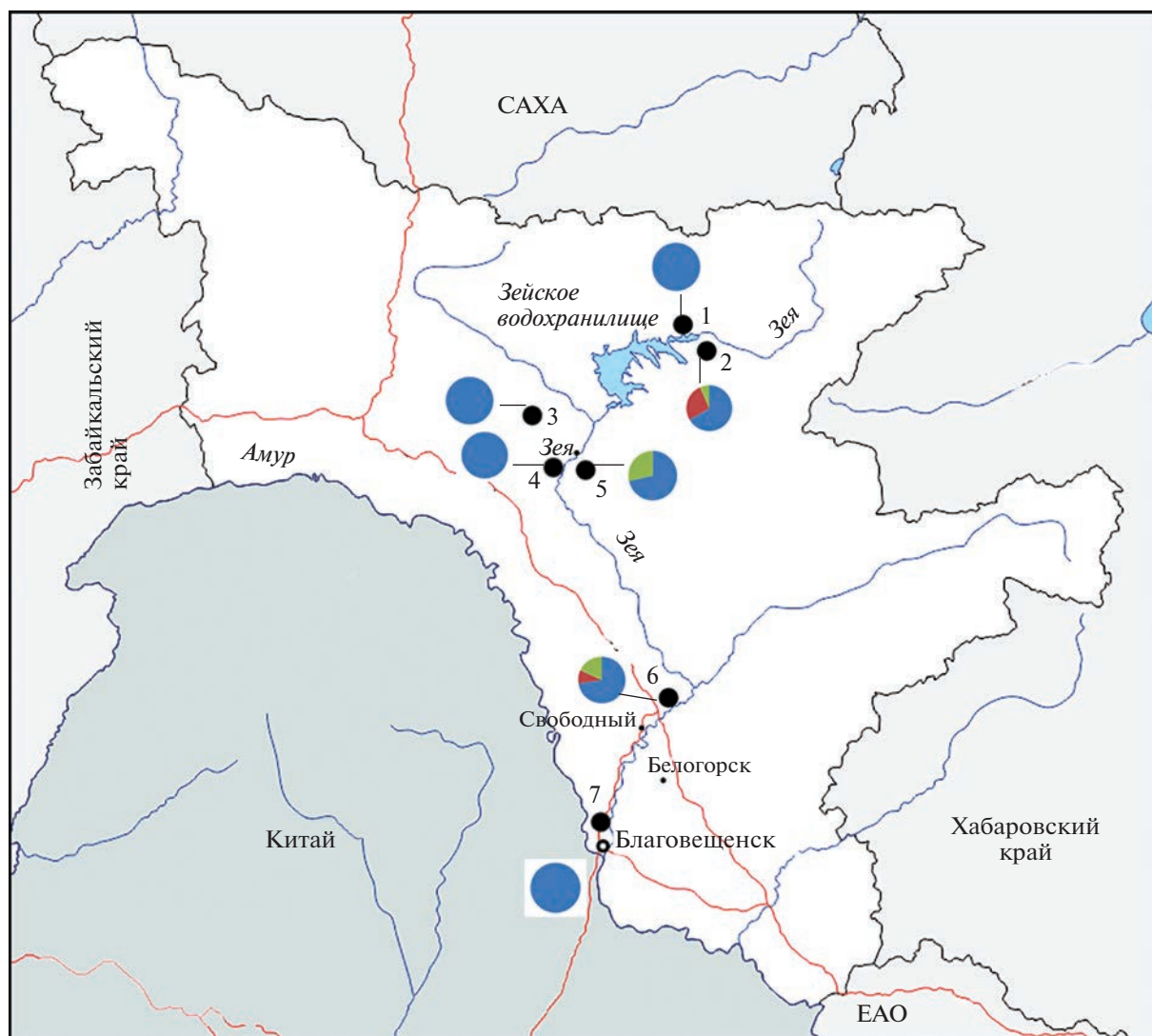
**Таблица 1.** Пункты, биотоп и годы отлова *Apodemus peninsulae* в долине р. Зея Амурской области

| Номер пункта отлова                                              | Месяц и год отлова | Число особей       | Географическое расположение/биотоп (координаты)                                                                                                                                        | Источник    |
|------------------------------------------------------------------|--------------------|--------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------|
| Северо-восток Верхнезейской равнины, географическая популяция I  |                    |                    |                                                                                                                                                                                        |             |
| 1                                                                | Июнь 2014 г.       | 1 ♀                | Зейский р-н, правый (или западный) берег Зейского водохранилища, окр. с. Бомнак/разнотравная поляна широколиственного леса (54°43'07" с. ш., 128°53'00" в. д.)                         | [30]        |
| 2                                                                | Июль 2015 г.       | 5 ♂♂               | Зейский р-н, левый (или восточный) приток р. Зея, долина р. Арги/участок широколиственного леса (54°40'17" с. ш., 129°6'36" в. д.)                                                     | Наши данные |
| Север Амурско-Зейской равнины, географическая популяция II       |                    |                    |                                                                                                                                                                                        |             |
| 3                                                                | Август 2013 г.     | 3 ♂♂               | Зейский р-н, правый (или западный) берег р. Зея, 32 км по дороге на запад от г. Зея/граница заболоченного участка и широколиственного леса (53°40'37" с. ш., 126°55'32" в. д.)         | »           |
| 4                                                                | Август 2013 г.     | 3 (1 ♂/2 ♀♀)       | Зейский р-н, правый (или западный) берег р. Зея, 11 км по дороге на юг от г. Зея/лесополоса вдоль дороги (53°40'20" с. ш., 127°03'40" в. д.)                                           | »           |
| 5                                                                | Август 2013 г.     | 4 (1 ♂/3 ♀♀)       | Зейский р-н, левый (или восточный) берег р. Зея, 9 км на юг по дороге от г. Зея/заболоченный участок вдоль дороги (53°41'15" с. ш., 127°16'01" в. д.)                                  | »           |
| Юго-восток Амурско-Зейской равнины, географическая популяция III |                    |                    |                                                                                                                                                                                        |             |
| 6                                                                | Август 2012 г.     | 4 ♂♂               | Свободненский р-н, правый (или западный) берег р. Зея, близ с. Желтоярово/разнотравный луг (51°31'09" с. ш., 128°25'46" в. д.)                                                         | »           |
| 7                                                                | Июль 1986 г.       | 4 ♂♂               | Благовещенский р-н, правый (или западный) берег р. Зея, 30 км на северо-восток от г. Благовещенск, близ с. Белогорье/овраг вблизи широколиственного леса (50°29' с. ш., 127°39' в. д.) | [29]        |
| 1–7                                                              | Всего              | 24<br>(18 ♂♂/6 ♀♀) |                                                                                                                                                                                        |             |

2012, 2013 и 2015 гг. в пяти пунктах (№ 2–6) долины р. Зея Амурской области (табл. 1, рис. 1). Также нами использованы характеристики кариотипов от пяти ранее изученных особей Амурской области из двух пунктов № 7 и 1 [29, 30].

В работе точки отлова объединены в географические популяции I–III, с учетом географических преград, климата и человеческой деятельности. Семь пунктов отлова находятся в долине р. Зея Амурской области на территории двух равнин – Верхнезейской и Амурско-Зейской. Верхнезейская равнина со всех сторон ограничена горными

хребтами: на севере – хребет Становой, на юге – система хребтов Тукурингра–Соктахан–Джагды. Территория равнины относится к зоне средней тайги, с характерными неблагоприятными условиями сурового климата, многолетней мерзлотой. Биотоп, пригодный для восточноазиатской мыши, здесь стал резко ограничен после образования Зейского водохранилища. После 1974 г. и до недавнего времени считали, что этот вид на Верхнезейской равнине отсутствует. Отлов *A. peninsulae* в пунктах № 1 и 2 [30, 31] позволил восстановить вопрос ее обитания на этой территории и сделать



**Рис. 1.** Пункты отлова и частота морфотипов макро (синий), мини (красный) и микро (зеленый) В-хромосом *A. peninsulae* в долине р. Зея. Цифры соответствуют пунктам отлова, приведенным в табл. 1–3.

вывод, что вид в этом районе изолирован от основного ареала [32]. Обе выборки расположены в северо-восточной части Верхнезейской равнины, недалеко друг от друга, поэтому мы рассматривали их как единую географическую популяцию I.

Остальные выборки сделаны в северной и юго-восточной частях Амурско-Зейской равнины долины р. Зея. Северная часть выборок, расположенных близко друг от друга, на правом и левом берегу р. Зея, взята в аграрных биотопах, близ широколиственных зон растительности. Считается, что Зейское водохранилище оказывает влияние на климат, растительность и распространение краеарейальных видов грызунов. Здесь восточноазиатская мышь находится близко к северной границе ареала [32]. Обитает в березняках, сфор-

мировавшихся в результате антропогенного воздействия на лесные экосистемы южной тайги. Эти выборки (№ 3, 4, 5) мы рассматривали как географическую популяцию II.

В юго-восточной части Амурско-Зейской равнины исследованы две точки (№ 6 и 7), расположенные в зоне луговой экосистемы, часто являющиеся вторичными как следствие уничтожения лиственных лесов. Климат здесь мягче, чем в северной части равнины, с более разнообразной растительностью [33]. Поэтому мы объединили эти точки в единую географическую популяцию III.

Суспензии хромосом получены из клеток костного мозга в полевых условиях по стандартной методике [34]. Для идентификации числа и

морфологии хромосом использованы методы рутинного окрашивания (ацето-орсеином или красителем Гимза), а для окраски на структурный гетерохроматин (С-бэндинг) метод, предложенный А.Т. Самнером [35]. Для кариотипирования каждой особи проанализировано не менее 21 метафазы. Хромосомные препараты просмотрены под микроскопом Axioskop 40 (Carl Zeiss, Германия). Для регистрации и обработки микроизображений использованы CCD-камера AxioCam HR и программное обеспечение Axiovision (Carl Zeiss) ЦКП “Биотехнология и генетическая инженерия” ФНЦ биоразнообразия ДВО РАН.

По размерам и морфологии выделены шесть групп морфотипов В-хромосом [26]: 1 – крупные (L) мета- (L-m), субмета- (L-sm), субтелоцентрические (L-st); 2 – средние (M) мета- (M-m), субмета- (M-sm), субтелоцентрические (M-st); 3 – мелкие (S) мета- (S-m), субмета- (S-sm), субтелоцентрические (S-st); 4 – мелкие (S) акроцентрические (S-a); 5 – очень мелкие (SS) мини-В-хромосомы (SS-mini), в 2–3 раза мельче мелких аутосом и имеющие хотя бы одно видимое плечо; 6 – очень мелкие микро (SS-micro) В-хромосомы, точкообразные, без распознаваемой морфологии, в 5–6 и более раз мельче мелких хромосом основного набора.

В сравнительном анализе использовано разное деление В-хромосом на макро (структуры из групп морфотипов 1–4), мини (группа 5) и микро (группа 6).

При оценке характера мозаицизма использован критерий учета клеточных клонов, ранее разработанный Д.К. Беляевым с коллегами для исследования клеток костного мозга серебристо-черных лисиц с В-хромосомами [36]. Клоном считали клетки, когда гипоплоидный класс клеток был равен или превышал 10%, а гиперплоидный составлял не менее 5% от модального числа. Животные с двумя и более клонами клеток классифицировали как мозаиков, а с одним клоном – как имеющих стабильный кариотип.

Для особей из каждой точки отлова приведены числовые параметры В-хромосом ( $M_o$  – мода, или модальное число,  $\bar{x}B$  – среднее число В-хромосом на особь,  $Max$  – максимальное число В-хромосом и  $SE$  – стандартная ошибка средних), которые вычислены с использованием пакета статистических программ Statistica TIBCO Software Inc. [37]. Индекс  $\bar{x}B M_o$  рассчитан по модальным хромосомным числам для каждого пункта отлова как суммарное отношение чисел В-хромосом в модальных клонах животных к числу особей, вслед за другими исследователями [38].

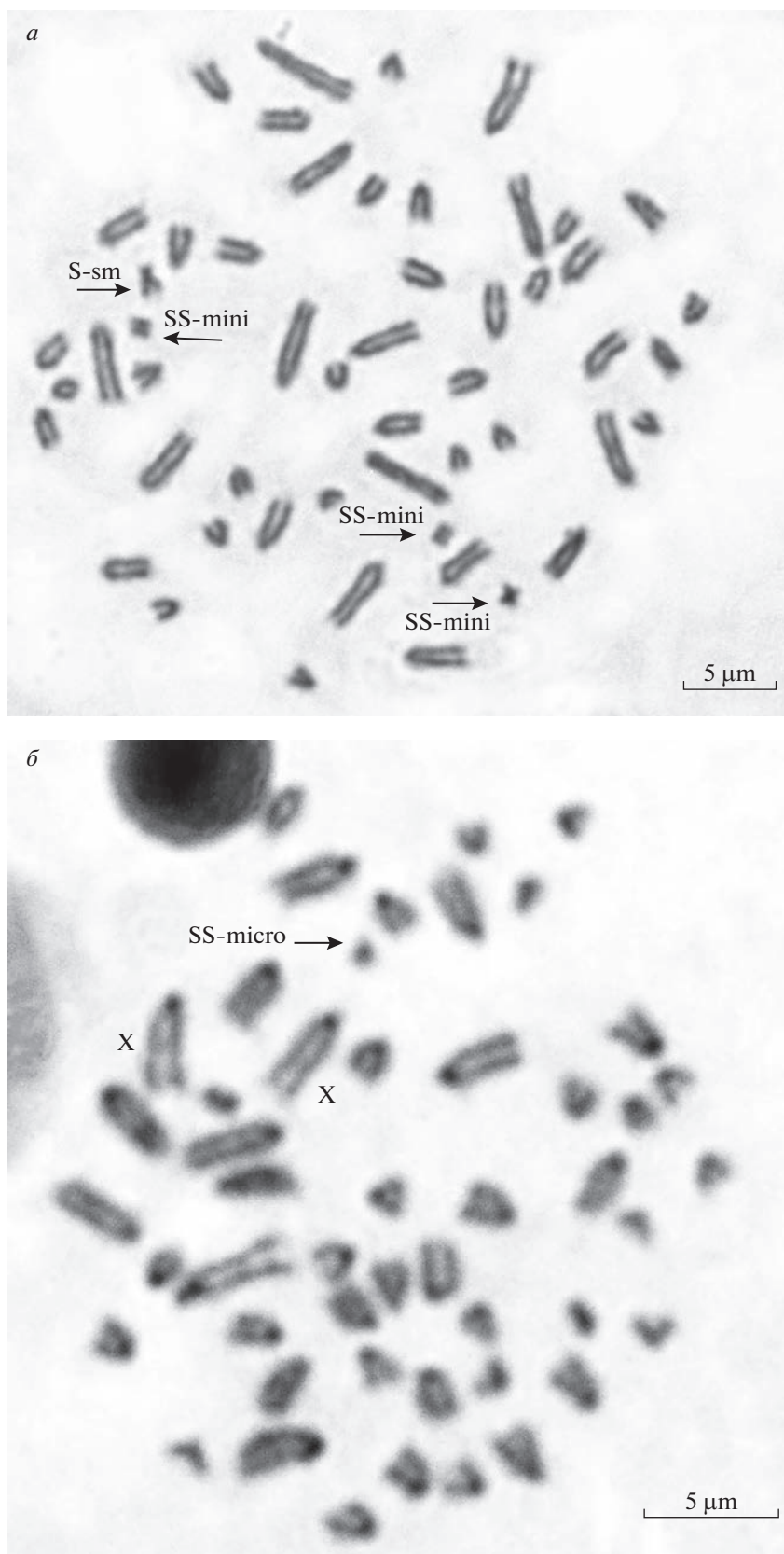
Для учета информации об изменчивости числовых и морфологических характеристик В-хромосом дополнительно приведен индекс  $\bar{x}B Max$  – среднее число В-хромосом на особь по клону с максимальным числом В-хромосом, так как у животных с мозаицизмом он отличен от индекса  $\bar{x}B M_o$ , а у мышей со стабильным кариотипом эти индексы имеют равные значения.

Для расчета доли особей с макро-, мини- и микро-В-хромосомами, а также для оценки разнообразия морфотипов В-хромосом у животных разных регионов Дальнего Востока России использовали пакет программы xls для Windows 10. Частоту каждого морфотипа В-хромосом (в %) рассчитывали относительно общей суммы В-хромосом, найденных в кариотипах всех животных региона. В сравнительном анализе характеристик В-хромосом юга Дальнего Востока России, помимо 24 изученных экземпляров из Амурской области, дополнительно привлечены данные кариотипов 503 животных ЕАО, Хабаровского, Приморского краев и Сахалинской области [21, 23, 24, 28]. При составлении дендрограмм частоты встречаемости морфотипов В-хромосом мы заново перераспределили географически близкие выборки по 13 регионам Дальнего Востока России (10 – с континентальной части и 3 – с островов).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Кариотипы *A. peninsulae* долины р. Зея Амурской области (групп I–III) включали 48 убывающих по величине акроцентрических хромосом основного набора (А-хромосомы), а также варьирующие от 0 до 5 добавочные (В-) хромосомы ( $2n = 48–53$ ). Всего у животных из Амурской области обнаружено семь морфотипов В-хромосом. Индивидуальные кариотипы особей представлены разнообразными сочетаниями одного–трех морфотипов В-хромосом (рис. 2,а). Найдены здесь следующие В-хромосомы: 0–5 макро (L-m, M-m, M-sm, S-m, S-sm), 0–3 мини (SS-mini) и впервые для Амурской области (а также для Дальнего Востока России) 0–2 микро (SS-micro). Одна половина исследованных животных имела мозаичные (среди них 8 самцов и 4 самки), другая половина – стабильные кариотипы (10 самцов и 2 самки).

При дифференциальном С-окрашивании В-хромосом большая часть двуплечих макро и мини элементов не имела С-блоков в прицентромерных районах. У них, как правило, с разной интенсивностью окрашивались дистальные районы плеч или плечи почти целиком, без прицентромерной области. В целом сигнал их окраски был



**Рис. 2.** Метафазные пластинки *A. peninsulae*: *a* – рутинная окраска ацето-орсеином самца № 3952 из пункта № 2, долина р. Арги,  $2n = 48 + 4Bs$  (1 S-sm + 3 SS-mini-m); *б* – С-окрашивание хромосом самки № 3314 из пункта № 5, левый берег р. Зея,  $2n = 48 + 1B$  (1 SS-micro). Стрелками указаны В-хромосомы, X – половые X-хромосомы.

Таблица 2. Индивидуальные вариации чисел и частота морфотипов В-хромосом (Bs) трех групп *A. peninsulae* долины р. Зея

| Номер<br>пункта<br>отлова        | № особи | Пол | Морфотипы Bs (по B Max) |             |             |             |             |             |             |             |         |    | Число Bs |   |             | x̄B<br>Max ± SE | x̄B<br>Mo ± SE |
|----------------------------------|---------|-----|-------------------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|---------|----|----------|---|-------------|-----------------|----------------|
|                                  |         |     | тасто                   |             |             |             |             | SS-mini     |             | SS-micro    | B       | Mo | Max      |   |             |                 |                |
|                                  |         |     | L-m                     | M-m         | M-sm        | S-m         | S-sm        |             |             |             |         |    |          |   |             |                 |                |
| Географическая популяция I       |         |     |                         |             |             |             |             |             |             |             |         |    |          |   |             |                 |                |
| 1                                | 3627    | ♀   | 0                       | 0           | 0           | 2           | 0           | 0           | 0           | 0           | 0       | 2  | 2        | 2 | 2.00        | 2.00            |                |
| 2                                | 3951    | ♂   | 0                       | 0           | 0           | 1           | 0           | 0           | 0           | 1           | 2       | 2  | 2        | 2 | 3.00 ± 0.63 | 3.00 ± 0.63     |                |
| 2                                | 3952    | ♂   | 0                       | 0           | 0           | 0           | 1           | 3           | 0           | 0           | 4       | 4  | 4        | 4 |             |                 |                |
| 2                                | 3953    | ♂   | 0                       | 0           | 0           | 1           | 0           | 1           | 0           | 0           | 2       | 2  | 2        | 2 |             |                 |                |
| 2                                | 3955    | ♂   | 0                       | 0           | 0           | 2           | 0           | 0           | 0           | 0           | 2       | 2  | 2        | 2 |             |                 |                |
| 2                                | 3956    | ♂   | 0                       | 0           | 0           | 5           | 0           | 0           | 0           | 0           | 5       | 5  | 5        | 5 |             |                 |                |
| x̄B Max ± SE по морфотипам (I)   |         |     | 0                       | 0           | 0           | 1.83 ± 0.70 | 0.17 ± 0.17 | 0.67 ± 0.49 | 0.17 ± 0.17 | 0.17 ± 0.17 | 2, 4, 5 | 2  | 5        | 5 | 2.83 ± 0.54 | 2.83 ± 0.54     |                |
| Географическая популяция II      |         |     |                         |             |             |             |             |             |             |             |         |    |          |   |             |                 |                |
| 3                                | 3348    | ♂   | 0                       | 1           | 0           | 0           | 0           | 0           | 0           | 0           | 1       | 1  | 1        | 1 | 2.00 ± 1.00 | 2.00 ± 1.00     |                |
| 3                                | 3349    | ♂   | 0                       | 1           | 0           | 3           | 0           | 0           | 0           | 0           | 4       | 4  | 4        | 4 |             |                 |                |
| 3                                | 3351    | ♂   | 0                       | 0           | 0           | 1           | 0           | 0           | 0           | 0           | 1       | 1  | 1        | 1 |             |                 |                |
| 4                                | 3318    | ♀   | 0                       | 0           | 0           | 1           | 1           | 0           | 0           | 0           | 2       | 2  | 2        | 2 | 2.67 ± 0.33 | 2.67 ± 0.33     |                |
| 4                                | 3319*   | ♀   | 1                       | 0           | 0           | 2           | 0           | 0           | 0           | 0           | 1-3     | 3  | 3        | 3 |             |                 |                |
| 4                                | 3321    | ♂   | 1                       | 1           | 0           | 1           | 0           | 0           | 0           | 0           | 3       | 3  | 3        | 3 |             |                 |                |
| 5                                | 3311*   | ♂   | 0                       | 1           | 0           | 1           | 1           | 0           | 0           | 0           | 0-3     | 1  | 3        | 3 | 1.75 ± 0.48 | 0.75 ± 0.25     |                |
| 5                                | 3312*   | ♀   | 0                       | 0           | 0           | 1           | 0           | 0           | 0           | 1           | 1-2     | 1  | 2        | 2 |             |                 |                |
| 5                                | 3313*   | ♀   | 0                       | 1           | 0           | 0           | 0           | 0           | 0           | 0           | 0-1     | 0  | 1        | 1 |             |                 |                |
| 5                                | 3314*   | ♀   | 0                       | 0           | 0           | 0           | 0           | 0           | 0           | 1           | 0-1     | 1  | 1        | 1 |             |                 |                |
| x̄B Max ± SE по морфотипам (II)  |         |     | 0.20 ± 0.13             | 0.50 ± 0.17 | 0           | 1.00 ± 0.30 | 0.20 ± 0.13 | 0           | 0.20 ± 0.13 | 0.20 ± 0.13 | 0-4     | 1  | 4        | 4 | 2.10 ± 0.34 | 1.70 ± 0.40     |                |
| Географическая популяция III     |         |     |                         |             |             |             |             |             |             |             |         |    |          |   |             |                 |                |
| 6                                | 3165*   | ♂   | 0                       | 0           | 0           | 2           | 0           | 0           | 0           | 2           | 2-4     | 2  | 4        | 4 | 2.75 ± 0.48 | 2.00 ± 0.00     |                |
| 6                                | 3166    | ♂   | 0                       | 1           | 0           | 1           | 0           | 0           | 0           | 0           | 2       | 2  | 2        | 2 |             |                 |                |
| 6                                | 3167*   | ♂   | 0                       | 0           | 0           | 2           | 0           | 1           | 0           | 0           | 2-3     | 2  | 3        | 3 |             |                 |                |
| 6                                | 3168*   | ♂   | 0                       | 1           | 1           | 0           | 0           | 0           | 0           | 0           | 1-2     | 2  | 2        | 2 |             |                 |                |
| 7                                | 18-86*  | ♂   | 0                       | 2           | 0           | 0           | 0           | 0           | 0           | 0           | 0-2     | 1  | 2        | 2 | 3.00 ± 0.58 | 2.00 ± 0.41     |                |
| 7                                | 19-86*  | ♂   | 1                       | 1           | 0           | 2           | 0           | 0           | 0           | 0           | 2-4     | 3  | 4        | 4 |             |                 |                |
| 7                                | 20-86*  | ♂   | 1                       | 1           | 0           | 1           | 0           | 0           | 0           | 0           | 1-2     | 2  | 2        | 2 |             |                 |                |
| 7                                | 21-86*  | ♂   | 0                       | 2           | 0           | 2           | 0           | 0           | 0           | 0           | 1-4     | 2  | 4        | 4 |             |                 |                |
| x̄B Max ± SE по морфотипам (III) |         |     | 0.25 ± 0.16             | 1.00 ± 0.27 | 0.13 ± 0.13 | 1.25 ± 0.31 | 0           | 0.13 ± 0.13 | 0.25 ± 0.25 | 0.25 ± 0.25 | 0-4     | 2  | 4        | 4 | 3.00 ± 0.33 | 2.00 ± 0.19     |                |
| x̄B max ± SE по морфотипам (все) |         |     | 0.17 ± 0.08             | 0.54 ± 0.13 | 0.04 ± 0.04 | 1.29 ± 0.24 | 0.13 ± 0.07 | 0.21 ± 0.13 | 0.21 ± 0.10 | 0.21 ± 0.10 | 0-5     | 2  | 5        | 5 | 2.58 ± 0.23 | 2.08 ± 0.23     |                |

Примечание. Номер пунктов отлова см. в табл. 1; \* отмечены особи-мозаики, для них в столбцах "Морфотипы Bs" указано максимальное число В-хромосом в клоне. Мо — мода (модальное число Bs в клоне); Max — максимум (максимальное число Bs в клоне); x̄B Mo — среднее число Bs на особь, по модальным значениям Bs; x̄B Max — средние значения индекса на особь, рассчитанные по максимальным числам Bs, ±SE — стандартные ошибки средних.

**Таблица 3.** Характер мозаицизма кариотипов *A. peninsulae* долины р. Зея Амурской области

| Номер пункта отлова | Число особей | Вариации чисел В-хромосом с учетом клонов | Доля животных с числом клонов 1–4 |      |      |      | Доля особей с мозаицизмом |
|---------------------|--------------|-------------------------------------------|-----------------------------------|------|------|------|---------------------------|
|                     |              |                                           | 1                                 | 2    | 3    | 4    |                           |
| 1                   | 1            | 2                                         | 1.00                              | 0    | 0    | 0    | 0                         |
| 2                   | 5            | 2, 4, 5                                   | 1.00                              | 0    | 0    | 0    | 0                         |
| <i>I всего</i>      | 6            | 2–5                                       | 1.00                              | 0    | 0    | 0    | 0                         |
| 3                   | 3            | 1, 4                                      | 1.00                              | 0    | 0    | 0    | 0                         |
| 4                   | 3            | 1–3                                       | 0.67                              | 0    | 0.33 | 0    | 0.33                      |
| 5                   | 4            | 0–3                                       | 0                                 | 0.75 | 0.25 | 0    | 1.00                      |
| <i>II всего</i>     | 10           | 0–4                                       | 0.50                              | 0.30 | 0.20 |      | 0.50                      |
| 6                   | 4            | 1–4                                       | 0.25                              | 0.50 | 0.25 | 0    | 0.75                      |
| 7                   | 4            | 0–4                                       | 0                                 | 0.25 | 0.50 | 0.25 | 1.00                      |
| <i>III всего</i>    | 8            | 0–4                                       | 0.12                              | 0.38 | 0.38 | 0.12 | 0.88                      |

Примечание. Номера пунктов отлова (арабские цифры) или объединенных локальных популяций (римские цифры) соответствуют номерам на рис. 1 и в табл. 1 и 2; 1 клон – животные со стабильным кариотипом (=с одним клеточным клоном).

размытым и более слабым, чем у С-блоков прицентромерных районов плеч аутосом, что характерно для С-окрашивания В-хромосом животных Дальнего Востока [22, 29]. Однако у некоторых особей на крупных и мелких двуплечих В-хромосомах, а также на части очень мелких В-хромосом имелись С-блоки в прицентромерном районе. Следует заметить, что по сравнению с аутосомами на двуплечих В-хромосомах эти С-блоки окрашивались слабее. Напротив, часть очень мелких В-хромосом были ярко окрашены при С-бэндинге и были определены нами как микро-В-хромосомы (рис. 2, б). Характер их окраски был аналогичен С-окрашиванию многих мелких микро-В-хромосом животных из популяций Сибири и о. Хоккайдо Японии [21].

Количественные и морфотипические характеристики В-хромосом (табл. 2), а также характер мозаицизма (табл. 3) были изменчивы в I–III географических популяциях *A. peninsulae* долины р. Зея.

В кариотипах мышей географической популяции I из Верхнезейской равнины (пункты № 1 и 2) выявлено наибольшее число В-хромосом, равное 5, которое представлено сочетаниями 1–5 макро, 0–3 мини и 0–1 микро добавочных хромосом. Среднее число В-хромосом на особь ( $\bar{x}B_{Mo}$ ) со-

ставляло 2 и 3, в пунктах № 1 и 2 соответственно. Суммарно для этих животных индекс  $\bar{x}B_{Mo} = \bar{x}B_{Max} = 2.83$ . Выявлено четыре морфотипа В-хромосом, где преобладал клон с двумя мелкими метацентрическими (S-m) В-хромосомами. Реже встречены мини, S-sm и микро-В-хромосомы. Мозаицизма среди шести особей не обнаружено.

В кариотипах мышей географической популяции II сочетания В-хромосом составили: 0–4 макро, 0 мини и 0–1 микро. Пределы варьирования индекса  $\bar{x}B_{Mo}$  были широкие – от 0.75, 2.00 и до 2.67, в пунктах отлова № 5, 3, 4 соответственно. Для этих мышей  $\bar{x}B_{Mo}$  составил 1.70, а  $\bar{x}B_{Max} = 2.10$  (табл. 2). Обнаружено пять морфотипов В-хромосом. Чаще всего отмечены животные, имеющие в модальном клоне 1 S-m или 1 M-m В-хромосому. Редко зарегистрированы L-m, S-sm из группы макро-В-хромосом, а также микро-В-хромосомы. Среди мышей популяции II обнаружено четыре самца и одна самка со стабильными кариотипами (№ 3, 4). Одна самка 3319 из точки № 4 и все особи (1 самец и 3 самки) из точки № 5 были двух- или трехклоновыми особями-мозаиками (табл. 2, 3).

Сочетания В-хромосом в кариотипах мышей географической популяции III (№ 6 и 7) Амур-

ско-Зейской равнины были: 2–4 макро, 0–1 мини, 0–2 микро. Индекс  $\bar{x}V$  Мо равнялся 2.00 в обеих точках отлова. Для мышей  $\bar{x}V$  Мах = 3.00 (табл. 2). Найдено шесть морфотипов В-хромосом. Как и в популяции II, здесь преобладали мыши, имеющие в модальном клоне 2 S-m и/или M-m В-хромосомы. Кроме того, из макро-В-хромосом редко отмечены L-m, M-sm, а также мини- и микро-В-хромосомы. Среди исследованных восьми самцов выявлены преимущественно особи-мозаики с двумя, тремя и четырьмя клонами клеток (табл. 3). Лишь один самец 3166 из пункта № 6 имел стабильный кариотип.

У животных географических популяций II и III Амурско-Зейской равнины вариации чисел В-хромосом в кариотипе зверьков были схожи – от 0 до 4.

Объединение хромосомных данных от мышей с левого и правого берега р. Зeya показало, что у первых (№ 2, 5) отсутствовали некоторые морфотипы макро-В-хромосом (M-m, L-m). Однако у них имелись SS-micro и/или SS-mini В-хромосомы, которые не обнаружены у большинства животных с правого берега (№ 1, 3, 4, 7) р. Зeya. Исключение составили два правобережных самца-мозаика 3165 и 3167 из точки № 6, которые содержали либо микро-, либо мини-В-хромосомы соответственно (см. рис. 1 и табл. 2).

Сопоставление полученных данных выявило две тенденции географической изменчивости в Амурской области. Одна связана с наличием у *A. peninsulae* географических популяций I и II с левого берега р. Зeya (пункты № 2 и 5) всех типов В-хромосом (макро, мини, микро), а с правого берега (№ 1, 3, 4) только макро-В-хромосом (рис. 1, табл. 2). В географической популяции III нижнего течения р. Зeya такой изменчивости нет, зверьки из двух пунктов правого берега р. Зeya имели разнородные кариотипы: в пункте № 7 присутствовали только макро-В-хромосомы, в № 6 – макро-, мини- и микро-В-хромосомы.

Также у изученных *A. peninsulae* была отмечена клинальная изменчивость в направлении с севера на юг долины р. Зeya (от I ко II и III географическим популяциям), обусловленная постепенным возрастанием пяти количественных показателей В-хромосом: 1) индекса  $\bar{x}V$  Мах микро – от 0.17, 0.20 до 0.25; 2) индекса  $\bar{x}V$  Мах макро – от 2.00, 1.90 до 2.63; 3) числа морфотипов – от 4, 5 до 6; 4) числа клонов у особей-мозаиков – от 1, 1–3 до 1–4; 5) доли особей-мозаиков – от 0.05 до 0.88 (см. табл. 2 и 3).

Выше показано плавное возрастание значений индекса  $\bar{x}V$  Мах для микро и для всех макро-В-

хромосом. Вклад определенного морфотипа в процесс нарастания суммарного индекса  $\bar{x}V$  Мах макро-В-хромосом не равномерен в географических популяциях I–III. Так, преобладающий морфотип – мелкие метацентрические В-хромосомы имеет везде высокие значения  $\bar{x}V$  Мах S-m – 1.83, 1.00, 1.29. Наиболее ярко возрастание индекса  $\bar{x}V$  Мах от популяций I к III проявляется в нескольких морфотипах макро-В-хромосом: M-m (0, 0.50, 1.00), L-m (0, 0.20, 0.25), M-sm (0, 0, 0.13). Напротив, значение  $\bar{x}V$  Мах морфотипа S-sm имеет тенденцию к понижению в вышеуказанных популяциях – 0.17, 0.20, 0. Также снижение  $\bar{x}V$  Мах наблюдается у морфотипа SS-mini – 0.67, 0, 0.13.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнительный анализ представленных выше кариотипических характеристик В-хромосом мышей Амурской области и имеющих к настоящему времени сведений о В-хромосомах животных Дальнего Востока России позволил выявить ряд сходств и различий между географическими регионами.

### Оценка числовых параметров В-хромосом

Наибольшие сходства выявлены по количественным параметрам В-хромосом (общее число, модальное число, индекс  $\bar{x}V$  Мо) у животных Амурской области и Еврейской автономной области (ЕАО). Вариации чисел В-хромосом в кариотипах мышей этих двух регионов были схожи (0–5). Модальное число В-хромосом в Амурской области было 2, а в ЕАО – 1. В разных пунктах отлова долины р. Зeya разброс  $\bar{x}V$  Мо был от 0.75 до 3.00, обобщенный  $\bar{x}V$  Мо для всех особей = 2.08. В ЕАО разброс  $\bar{x}V$  Мо для разных мест отлова составлял от 1.0 до 2.25, итоговый для всех  $\bar{x}V$  Мо = 2.0 [24]. В Хабаровском и Приморском краях по сравнению с долиной р. Зeya и ЕАО вариации чисел В-хромосом были немного выше – от 0 до 7, размах  $\bar{x}V$  Мо составил от 0 до 4, а итоговый  $\bar{x}V$  Мо был, наоборот, ниже – 1.55 и 1.68 соответственно [23].

### Характер мозаицизма

Как известно, доля животных Дальнего Востока с мозаицизмом довольно высока – 61.70 [23]. В регионах доли особей-мозаиков составили: 0.53 – в ЕАО [24], 0.57 – в Приморском, 0.67 – в Хабаровском крае [21]. Изученные животные долины р. Зeya по степени мозаицизма (его доля 0.50) близки к особям из ЕАО. Стабильность кариотипов мышей Приморского и Хабаровского краев

чаще всего связана с наличием особей без В-хромосом, а не с постоянным числом  $2n + Bs$  [26, 29].

Исследованные животные также схожи с другими особями Дальнего Востока по характеру мозаицизма и преобладанию двух- и трехклоновых мозаиков [23, 39]. Более высокие клоны клеток (от 4 и более) ранее выявлены у мышей из точки № 7 Амурской области, а также из Забайкалья, Алтая и Республики Тыва [39].

Сравнительный анализ количественных характеристик стабильных и мозаичных кариотипов *A. peninsulae* показал увеличение числовых спектров В-хромосом у особей-мозаиков [22–24, 26]. Ранее выявлено, что в Среднем (ЕАО) и Нижнем (Хабаровский край) Приамурье, а также в Приморском крае редкие морфотипы макро- и мини-В-хромосом чаще всего встречаются в кариотипах особей-мозаиков, по сравнению с животными со стабильным кариотипом. Этот факт, по-видимому, свидетельствует о большей пластичности кариотипов особей-мозаиков.

Также имеются сведения, что в объединенных популяциях разных регионов Дальнего Востока редкие морфотипы В-хромосом чаще всего найдены в кариотипах самцов [24]. Последние вносят наибольший вклад в появление как редких вариантов макро-, так и мини-В-хромосом — в Приамурье и редких макро-В-хромосом — в Приморском крае. Для животных Амурской области преждевременно проводить подобный анализ, так как самцы составили 3/4 выборки.

#### *Частота особей с макро-, мини- и микро-В-хромосомами*

Выше показано, что В-хромосомы присутствовали в кариотипах особей всех изученных групп мышей долины р. Зея. Обычно в кариотипе животных с В-хромосомами представлено несколько морфотипов В-хромосом. Как правило, обязательно присутствуют макро, иногда в сочетаниях с мини- или микро-В-хромосомами. Распределение животных с макро-, мини- и микро-В-хромосомами неравнозначно (табл. 2). Так, частота особей с макро-В-хромосомами равнялась 1.0 почти во всех пунктах, за исключением № 5, где эта частота составила 0.75 из-за того, что в мозаичном кариотипе самки № 3314 выявлена только 0–1 микро-В-хромосома, а макро-В-хромосомы отсутствовали. Доля всех животных с макро-В-хромосомами в долине р. Зея составила 0.96. В разных регионах Дальнего Востока России доли особей с макро-В-хромосомами были высокие и изменялись от 0.78 до 1.00 [21]. Этот факт свидетельствует в пользу того, что макро-В-хромосомы

являются основными элементами, вносящими вклад в общую составляющую числа В-хромосом, характеризующую кариотипы мышей дальневосточного региона в целом.

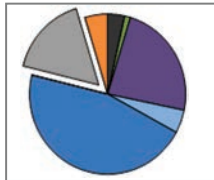
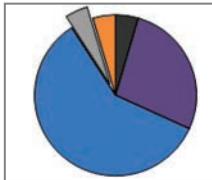
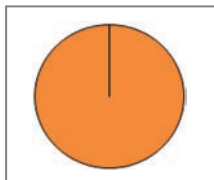
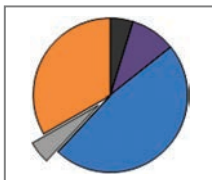
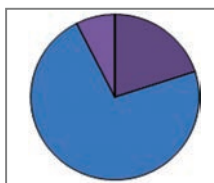
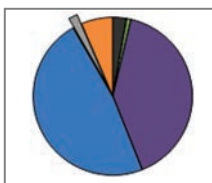
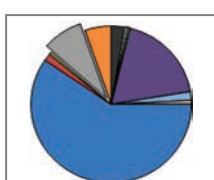
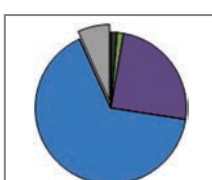
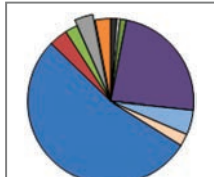
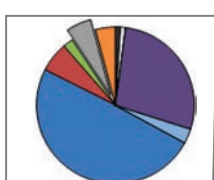
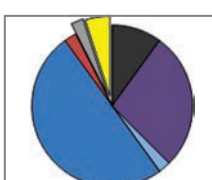
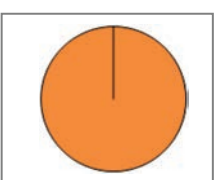
Частоты мини- и микро-В-хромосом в половине точек исследования равнялись 0 (№ 1, 3, 4, 7). В точке № 5 отсутствовали лишь мини-В-хромосомы, а частота микро была 0.50. Частоты мини и микро составили в точке № 2 — по 0.25, а в точке № 6 — 0.40 и 0.20 соответственно. В целом для всех животных долины р. Зея частоты особей с мини- и микро-В-хромосомами были 0.13 и 0.17 соответственно, а суммарно доля мышей с мини- плюс микро-В-хромосомами составила здесь 0.30. Для ранее изученных *A. peninsulae* Дальнего Востока мини- и микро-В-хромосомы отмечены реже. Так, в ЕАО доля особей с мини-В-хромосомами составила 0.17, с микро — 0, в то время как в кариотипах мышей Хабаровского и Приморского краев мини плюс ранее описанные как микро, но предположительно тоже мини-В-хромосомы [11], встречаются реже в 2 и более раз — с частотой 0.06 и 0.14 соответственно [21, 24, 26].

#### *Географическая изменчивость морфотипов В-хромосом*

Обнаруженные выше две разнонаправленные тенденции географической изменчивости морфотипов В-хромосом *A. peninsulae* в Амурской области заслуживают особого внимания.

С одной стороны, изменчивость обусловлена присутствием–отсутствием мини и/или микро, помимо макро, В-хромосом у животных географических популяций I и II правого и левого берега р. Зея в северо-восточной части Верхнезейской равнины, а также в северной части Амурско-Зейской равнины. По-видимому, для мышей локальных популяций I и II р. Зея выступает физическим барьером, разделяющим особей с макро- и мини- или микро-В-хромосомами. Различия по морфологии В-хромосом у *A. peninsulae*, обитающих на противоположных берегах других крупных рек, ранее также наблюдали исследователи, хотя и не во всех случаях. Аналогичная ситуация известна для животных из мест отлова близ рек Енисей, Ангара. Например, в среднем течении левого берега р. Енисей описаны только микро-В-хромосомы [14], тогда как на правом берегу р. Енисей (и его притоков р. Кан, р. Ангара), а также близ г. Красноярск на левом берегу имелись особи или только с макро- или с сочетаниями макро- и микро-В-хромосом. Долина р. Ангара в Байкальском регионе также разделяет мышей с макро- и микро-В-хромосомами [40]. По описа-

**Таблица 4.** Дендрограммы разнообразия морфотипов Bs в объединенных выборках *A. peninsulae* из 13 регионов Дальнего Востока России

| Номер пункта отлова | Регион и число: точек отлова/особей, <i>n</i> //морфотипов | Дендрограмма                                                                        | Номер пункта отлова                                                                                                                                                                                                                                         | Регион и число: точек отлова/особей, <i>n</i> //морфотипов      | Дендрограмма                                                                          |
|---------------------|------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------|
| 1                   | Приморский край (ПК), запад, 8/ <i>n</i> = 32//7           |    | 8                                                                                                                                                                                                                                                           | Хабаровский край (ХК), правый берег р. Амур, 3/ <i>n</i> = 8//5 |    |
| 2                   | ПК, о. Стенина, 1/ <i>n</i> = 16//1                        |    | 9                                                                                                                                                                                                                                                           | ХК, низовья р. Амур, 1/ <i>n</i> = 16//5                        |    |
| 3                   | ПК, о. Русский, 2/ <i>n</i> = 15//3                        |    | 10                                                                                                                                                                                                                                                          | ХК, левый берег р. Амур, 6/ <i>n</i> = 47//6                    |    |
| 4                   | ПК, юг, 14/ <i>n</i> = 168//11                             |   | 11                                                                                                                                                                                                                                                          | Еврейская автономная обл. (ЕАО), 4/ <i>n</i> = 30//5            |   |
| 5                   | ПК, восток, 5/ <i>n</i> = 72//11                           |  | 12                                                                                                                                                                                                                                                          | Амурская обл. (АО), левый берег р. Зея, 2/ <i>n</i> = 9//5      |  |
| 6                   | ПК, центр, 4/ <i>n</i> = 44//9                             |  | 13                                                                                                                                                                                                                                                          | АО, правый берег р. Зея, 5/ <i>n</i> = 15//7                    |  |
| 7                   | Сахалинская обл., о. Сахалин, 6/ <i>n</i> = 55//1          |  | <div><div><div>Large M</div><div>Large ST</div><div>Middle SM</div><div>Small M</div><div>Small ST</div><div>Micro</div></div><div><div>Large SM</div><div>Middle M</div><div>Middle ST</div><div>Small SM</div><div>Mini</div><div>B = 0</div></div></div> |                                                                 |                                                                                       |

Примечание. № 1–11 – данные по ранее опубликованным работам [21, 22, 24, 28, 44]; № 12, 13 – настоящая статья. Секторы мини (серый цвет) и микро (желтый цвет) вынесены за границы дендрограмм. Все остальные секторы (кроме B = 0) принадлежат к макро-B-хромосомам.

нию авторов, в кариотипе мышей их трех точек отлова на западном побережье оз. Байкал присутствовали только макро-В-хромосомы, а у мышей из восьми точек отлова с юго-восточного побережья оз. Байкал имелись макро- и микро-В-хромосомы. Напротив, проведенный нами ранее сравнительный анализ кариотипов восточноазиатской мыши с левого, правого берегов и низовьев р. Амур (см. табл. 4) выявил между ними только частотные отличия по встречаемости одних и тех же морфотипов В-хромосом [26].

С другой стороны, описанная здесь клинальная изменчивость в направлении с севера на юг долины р. Зея связана с постепенным возрастанием в географических популяциях объединенных выборок ряда количественных показателей В-хромосом. Ранее клинальная изменчивость за счет возрастания только числа микро (точечных) В-хромосом, но в направлении с юга на север была описана для этого вида в Западных Саянах [41], Бурятии, Монголии [42] и Тыве [43]. Можно предположить, что эта изменчивость может играть адаптивную роль для популяций *A. peninsulae*.

#### *Сравнительный анализ морфотипического разнообразия В-хромосом на Дальнем Востоке*

Анализ новых и ранее полученных данных позволил построить дендрограммы морфотипического разнообразия В-хромосом для 13 регионов юга Дальнего Востока (табл. 4). Из распределения морфотипов В-хромосом, представленного на дендрограммах, следует, что на юге Дальнего Востока России выявлены животные, хромосомные наборы которых имеют разнообразные морфотипы В-хромосом, их частота и количество различаются в выборках из регионов. Так, в кариотипах *A. peninsulae* из исследованных точек Амурской области и всего Дальнего Востока России [24, 28, 44] наиболее часто встречены средние и/или мелкие метацентрические (М-т и/или S-т) макро-В-хромосомы. Редкие морфотипы в каждом регионе имели отличия по частоте и числу.

В кариотипах животных из большинства регионов присутствовали В-хромосомы. Исключение составили лишь выборки, собранные на двух островах — Стенина и Сахалин (дендрограммы № 2, 7 в табл. 4), где В-хромосомы отсутствовали в кариотипах всех особей. В регионах континентальной части Хабаровского и Приморского краев доли особей без В-хромосом были невысокие — 0.03–0.05. Распределение В-хромосом *A. peninsulae* по морфотипам в регионах имело свои особенности. У животных из большинства регионов Дальнего Востока (№ 3, 5, 6, 8, 10, 11, 13) более 90% доба-

вочных хромосом принадлежали к группам макро-, и от 2 до 8% — к мини- или микро-В-хромосомам. В кариотипах животных трех регионов (№ 1, 9 и 12) частота макро-В-хромосом снижалась до 79, 62 и 68% соответственно. Причины понижения частоты макро-В-хромосом в каждом случае различные. В западных выборках Приморского края (дендрограмма № 1) они связаны с появлением мини-В-хромосом, на левом берегу р. Зея (№ 12) — с мини- плюс микро-В-хромосомами, в низовьях р. Амур Хабаровского края (№ 9) — с выявлением 33% животных без В-хромосом.

На Дальнем Востоке России наибольшее морфотипическое разнообразие обнаружено в кариотипах *A. peninsulae* юга (№ 4) и востока (№ 5) Приморского края, где максимально найдено 11 морфотипов (табл. 4). В центральной (№ 6) и западной (№ 1) частях Приморского края число морфотипов снижалось — до девяти и семи соответственно. Далее при движении на северо-запад это число еще ниже: шесть — в Хабаровском крае (суммарно для № 8, 9, 10) и пять — в ЕАО (№ 11) [24, 28]. В настоящем исследовании в Амурской области выявлено семь морфотипов В-хромосом, аналогично животным западной части Приморского края. Причем эти морфотипы найдены у мышей правого берега р. Зея (№ 13 в табл. 4). Напротив, животные левого берега р. Зея Амурской области (№ 12) имели пять морфотипов, аналогично числу морфотипов В-хромосом для мышей соседних близких регионов: ЕАО (№ 11), правого берега р. Амур (№ 8), а также низовьев р. Амур Хабаровского края (№ 9).

Оценивая картину географической изменчивости морфотипов В-хромосом *A. peninsulae* в изученных регионах Дальнего Востока России в целом, следует отметить, что характер изменчивости В-хромосом в Амурской области, по-видимому, несколько иной. Несмотря на сходство в количестве морфотипов между вышеупомянутыми регионами, имеются различия в частоте встречаемости основных, редких, а также новых морфотипов (микро) В-хромосом. Животные каждой из исследованных точек отлова имели свои вариации чисел и свой набор макро-, мини- и микро-В-хромосом, которые отличали их от соседних пунктов отлова. В Амурской области особенность полиморфизма связана с появлением в кариотипе животных микро-В-хромосом и как следствие этого — с различиями в превалирующих морфотипах между право и левобережными популяциями и общим числе морфотипов. Для разных регионов Дальнего Востока морфотипические характеристики В-хромосом, вероятно, важнее, чем количественные, и могут выступать фактором,

дифференцирующим популяции или группы популяций.

Наблюдаемая географическая дифференциация популяций *A. peninsulae* по морфотипам В-хромосом на Дальнем Востоке России предположительно, связана с адаптацией различных популяций к разным условиям обитания, меняющимся климатическим условиям, спектру зоонозных инфекций у мышей-носителей и в целом может иметь большое значение для вида.

Авторы выражают благодарность сотрудникам ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН И.Н. Шереметьевой, У.В. Горобейко за оказанную помощь в отлове *A. peninsulae* в долине р. Зея. Также искренне признательны за помощь в организации проживания и перемещения на территории Зейского заповедника сотрудникам ФГБУ “Зейский государственный природный заповедник” Е.В. Игнатенко и С.Ю. Игнатенко.

Работа выполнена в рамках Государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 121031500274-4).

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. D'Ambrosio U., Alonso-Lifante M.P., Barros K. et al. B-chrom: A database on B-chromosomes of plants, animals and fungi // *New Phytol.* 2017. P. 635–642. <https://doi.org/10.1111/nph.14723>
2. Vujošević M., Rajičić M., Blagojević J. B chromosomes in populations of mammals revisited // *Genes.* 2018. V. 9. № 10. P. 110–136. <https://doi.org/10.3390/genes9100487>
3. Jones R.N., Rees H. *B Chromosomes*. L.; N.Y.; Paris: Acad. Press, 1982. 266 p.
4. Camacho J.P.M., Sharbel T.F., Beukeboom L.W. B-chromosome evolution // *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 2000. V. 355. P. 163–178.
5. Camacho J.P.M. Chapter 4. B chromosomes // *The Evolution of the Genome* / Ed. Gregory T. Burlington, USA: Acad. Press, 2005. P. 223–286.
6. Vujošević M., Blagojević J. B-chromosomes in populations of mammals // *Cytogenet. Genome Res.* 2004. V. 106. № 2–4. P. 247–256. <https://doi.org/10.1159/000079295>
7. Makunin A.I., Dementyeva P.V., Graphodatsky A.S. et al. Genes on B chromosomes of vertebrates // *Mol. Cytogenet.* 2014. V. 7. P. 99. <https://doi.org/10.1186/s13039-014-0099-y>
8. Rajičić M., Romanenko S.A., Karamysheva T.V. et al. The origin of B chromosomes in yellow-necked mice (*Apodemus flavicollis*) – Break rules but keep playing the game // *PLoS One.* 2017. V. 12. № 3. e0172704. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0172704>
9. Houben A., Jones N., Martins C., Trifonov V. Evolution, composition and regulation of supernumerary B chromosomes // *Genes.* 2019. V. 10. P. 161. <https://doi.org/10.3390/genes10020161>
10. Rubtsov N.B., Karamysheva T.V., Andreenkova O.V. et al. 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.* 2004. V. 106. № 2–4. P. 289–294. <https://doi.org/10.1159/000079301>
11. Рубцов Н.Б., Картавецца И.В., Рослик Г.В. и др. Особенности В-хромосом восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* (Thomas, 1906) Забайкалья и Дальнего Востока, выявленные FISH-методом // *Генетика.* 2015. Т. 51. № 3. С. 341–350.
12. Rubtsov N.B., Borisov Yu.M. Sequence composition and evolution of mammalian B chromosomes // *Genes.* 2018. V. 9. № 10. P. 91–109. <https://doi.org/10.3390/genes9100490>
13. Karamysheva T., Romanenko S., Makunin A. et al. New Data on organization and spatial localization of B-chromosomes in cell nuclei of the yellow-necked mouse *Apodemus flavicollis* // *Cells.* 2021. V. 10. P. 1819. <https://doi.org/10.3390/cells10071819>
14. Борисов Ю.М., Афанасьев А.Г., Лебедев Т.Т., Бочкарев М.Н. Множество микро-В-хромосом в сибирской популяции мышей *Apodemus peninsulae* ( $2n = 48 + 4-30$  В-хромосом) // *Генетика.* 2010. Т. 46. № 6. С. 798–804.
15. Чернявский Ф.Б., Козловский А.И. Видовой статус и история копытных леммингов (*Dicrostonyx*, Rodentia) острова Врангеля // *Зоол. журн.* 1980. Т. 59. Вып. 2. С. 266–273.
16. Громов И.М., Ербаева М.А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб.: ЗИН РАН, 1995. 522 с.
17. Kral B. Chromosome characteristics of certain murine rodents (Muridae) of the Asiatic part of the USSR // *Zool. Listy.* 1971. V. 20. № 4. P. 331–347.
18. Hayata J. Chromosomal polymorphism caused by supernumerary chromosomes in field mouse, *Apodemus giliacus* // *Chromosoma.* 1973. V. 42. № 4. P. 403–414. <https://doi.org/10.1007/BF00399408>
19. 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. 33–43.
20. Borisov Y.M., Zhigarev I.A. B chromosome system in the Korean field mouse *Apodemus peninsulae* Thomas, 1907 (Rodentia, Muridae) // *Genes.* 2018. V. 9. № 10.

- Р. 147–158.  
<https://doi.org/10.3390/genes9100472>
21. Kartavtseva I.V., Roslik G.V. A complex B chromosome system in the Korean field mouse, *Apodemus peninsulae* // Cytogenet. Genome Res. 2004. V. 106. № 2–4. P. 271–278.  
<https://doi.org/10.1159/000079298>
  22. Картавцева И.В. Кариосистематика лесных и полевых мышей (Rodentia, Muridae). Владивосток: Дальнаука, 2002. 142 с.
  23. Рослик Г.В., Картавцева И.В. Полиморфизм и мозаицизм по числу В-хромосом у восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* (Rodentia) Дальнего Востока России // Цитология. 2009. Т. 51. № 11. С. 929–939.
  24. Рослик Г.В., Картавцева И.В., Фрисман Л.В., Горобейко У.В. Сравнительное исследование морфотипов В-хромосом восточноазиатской мыши (*Apodemus peninsulae*) Приамурья // Региональные проблемы. 2016. Т. 19. № 3. С. 113–122.
  25. Рубцов Н.Б., Карамышева Т.В., Картавцева И.В. и др. В хромосомы: ДНК, происхождение, эволюция // Биол. мембраны. 2005. Т. 22. № 3. С. 196–211.
  26. Рослик Г.В., Картавцева И.В. Морфотипы В-хромосом *Apodemus peninsulae* (Rodentia) Дальнего Востока России // Цитология. 2012. Т. 54. № 1. С. 66–77.
  27. Борисов Ю.М. Система В-хромосом восточноазиатской мыши как интегрирующий и дифференцирующий признак популяций // Докл. АН СССР. 1986. Т. 288. № 3. С. 720–724.
  28. Рослик Г.В., Картавцева И.В. Изменчивость редких морфотипов В-хромосом *Apodemus peninsulae* Центрального Приморья // Изв. Иркутского гос. ун-та. Серия Биология. Экология. 2017. Т. 22. С. 96–102.
  29. Kartavtseva I.V., Roslik G.V., Pavlenko M.V. et al. The B-chromosome system of the Korean field mouse *Apodemus peninsulae* in the Russian Far East // Chromosome Sci. 2000. V. 4. P. 21–29.
  30. Картавцева И.В., Шереметьева И.Н., Горобейко У.В., Васильева Т.В. Находки полевки-экономки и восточноазиатской мыши (*Alexandromys oeconomus* и *Apodemus peninsulae*, Rodentia), а также их хромосомные характеристики (Верхнезейская равнина) // Зоол. журн. 2015. Т. 94. № 11. С. 1351–1355.  
<https://doi.org/10.7868/S0044513415080085>
  31. Шереметьева И.Н., Картавцева И.В., Васильева Т.В. Обитает ли эвронская полевка (*Alexandromys evonensis*) на северо-востоке Верхнезейской равнины? // Зоол. журн. 2017. Т. 96. № 4. С. 477–484.  
<https://doi.org/10.7868/S0044513417020076>
  32. Подольский С.А., Левик Л.Ю., Павлова К.П., Красикова Е.К. Редкие и краеаральные виды грызунов бассейна р. Зеи в условиях влияния гидростроительства // Амурский зоол. журн. 2016. Т. VIII. № 2. С. 154–167.
  33. Куренцова Г.Э. Очерк растительности Еврейской автономной области. Владивосток: Дальневосточное кн. изд-во, 1967. 64 с.
  34. Ford C.F., Hamerton J.L. A colchicine hypotonic citrate squash preparation for mammalian chromosomes // Stain Technol. 1956. V. 31. P. 247–251.  
<https://doi.org/10.3109/10520295609113814>
  35. Sumner A.T. A simple technique for demonstrating centromeric heterochromatin // Exp. Cell Res. 1972. V. 75. № 1. P. 304–306.  
[https://doi.org/10.1016/0014-4827\(72\)90558-7](https://doi.org/10.1016/0014-4827(72)90558-7)
  36. 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.
  37. TIBCO Software Inc. Statistica (программный продукт для анализа данных), версия 13. 2017. <http://www.tibco.com/products/tibco-statistica>
  38. Zima J., Macholán M. B chromosomes in the wood mice (genus *Apodemus*) // Acta Theriologica. 1995. V. 3. P. 75–86.
  39. Рослик Г.В. Характер мозаицизма кариотипов восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae*: Матер. I-го съезда ВОГИС, Саратов // Генетика. 1994. Т. 30. Приложение. С. 134.
  40. Борисов Ю.М., Моролдоев И.В., Шефтель Б.И. и др. Дифференциация популяционных систем В-хромосом восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* Байкальского региона // Изв. Иркутского гос. ун-та. Серия Биология. Экология. 2017. Т. 21. С. 41–49.
  41. Борисов Ю.М. Изменчивость цитогенетической структуры популяций *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Muridae) в Западных Саянах // Генетика. 1990. Т. 26. № 8. С. 1484–1491.
  42. Борисов Ю.М., Малыгин В.М. Клиальная изменчивость системы В-хромосом восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* из Бурятии и Монголии // Цитология. 1991. Т. 33. № 1. С. 106–111.
  43. Борисов Ю.М., Кришук И.А., Борисова З.З. Клиальный рост числа точечных микро-В-хромосом в кариотипах *Apodemus peninsulae* (Mammalia, Rodentia) в Республике Тыва с юга на север // Генетика. 2022. Т. 58. № 3. С. 311–318.  
<https://doi.org/10.31857/S0016675822030043>
  44. Рослик Г.В., Картавцева И.В. Географическая изменчивость морфотипов В-хромосом *Apodemus peninsulae* на Дальнем Востоке России // Актуальные проблемы зоогеографии и биоразнообразия Дальнего Востока России: Матер. Всерос. симп., посв. 150-летию со дня рождения В.К. Арсеньева (Хабаровск, 29–31 марта 2022 г.) / Под ред. Рожнова В.В. Хабаровск: БФ “Биосфера”, 2022. С. 231–235.

## Variability of Supernumerary Chromosome Morphotypes and the Emergence of Micro-B-Chromosomes in the Karyotype of *Apodemus peninsulae* (Rodentia) in the Russian Far East

G. V. Roslik<sup>a, \*</sup> and I. V. Kartavtseva<sup>a</sup>

<sup>a</sup>Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far East Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690022 Russia

\*e-mail: roslik\_g@mail.ru

Variability in the number and morphotypes of macro, as well as mini and micro B-chromosomes of *Apodemus peninsulae* in the valley Zeya River from Amur region is described. Micro B chromosomes were found in the karyotypes of the Korean field mice from the Far East of Russia for the first time. Two opposite trends in the geographic variability of B chromosome morphotypes have been identified. The first one is due to the presence/absence of mini and/or micro, in addition to macro B-chromosomes, in animals from the right and left river banks in the northeastern part of the Upper Zeya Plain, as well as in the northern part of the Amur-Zeya Plain. The second is a clinal variability is characterized by a gradual increase in three combined geographic populations of *A. peninsulae* of numerical parameters of B-chromosomes: index  $\bar{x}B$  Max micro,  $\bar{x}B$  Max macro, the number of morphotypes, the number of clones in mosaics, and the proportion of mosaics in the direction from north to south of the Zeya River valley. The revealed diversity of *A. peninsulae* B-chromosome morphotypes for 13 regions allows us to re-evaluate the geographical variability of additional chromosomes of this species in the Russian Far East Adaptive value of B-chromosome morphotypes for the species has been also assumed.

**Keywords:** B chromosomes, polymorphysm, morphotypes, mosaicism, *Apodemus peninsulae*, cline variability, modal number,  $\bar{x}B$  index.