

**ДИНАМИКА СИСТЕМЫ В-ХРОСОМ В ПОПУЛЯЦИИ  
ВОСТОЧНОАЗИАТСКОЙ МЫШИ *Apodemus peninsulae*  
(Mammalia, Rodentia) СЕВЕРНОГО РЕГИОНА  
ПРИТЕЛЕЦКОЙ ТАЙГИ ГОРНОГО АЛТАЯ ЗА 36-ЛЕТНИЙ ПЕРИОД**

© 2024 г. И. А. Жигарев<sup>1, \*</sup>, Ю. М. Борисов<sup>2, \*\*</sup>

<sup>1</sup>Московский педагогический государственный университет, Москва, 119991 Россия

<sup>2</sup>Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, Москва, 119071 Россия

\*e-mail: i.zhigarev@gmail.com

\*\*e-mail: boriss-spb@yandex.ru

Поступила в редакцию 31.07.2023 г.

После доработки 08.11.2023

Принята к публикации 12.01.2024 г.

Прослежен процесс изменения числа и морфологии В-хромосом в популяции у мышей *Apodemus peninsulae* северного региона Прителецкой тайги Горного Алтая за 36-летний период (1978–2014 гг.) Выделено три временных периода. С 1978 по 2002 (24 года) – период устойчивого роста числа В-хромосом, с относительно равномерным средним увеличением на 1.4 хромосомы в десятилетие (от  $3.17 \pm 0.2$  до  $6.5 \pm 0.54$ ). После 2002 и до 2012 – период стабилизации показателя в узком диапазоне 6.3–6.9, но на более чем двукратно высоком уровне по сравнению с началом 1980-х г. (отличия достоверны), период после 2012 г. — наметившаяся тенденция к снижению числа дополнительных хромосом, до  $4.91 \pm 0.36$  (отличия также достоверны). Сходную динамику имеет и изменение индекса условной массы В-хромосом ( $mB$ ), причем в период стабилизации он был на максимуме для вида. Динамика разных морфотипов (вариантов) В-хромосом показывает неодинаковый вклад в общую динамику. Основной вклад вносят крупные, средние и мелкие метацентрические В-хромосомы. Микро-В-хромосомы и акроцентрики отсутствуют в период роста и появляются в период стабилизации на максимуме остальных показателей.

*Ключевые слова:* *Apodemus peninsulae*, динамика добавочных В-хромосом, Bs, кариотип.

DOI: 10.31857/S0016675824060035 EDN: BYDWNA

Регулярные цитогенетические исследования аномальных кариотипов млекопитающих, имеющих в своем составе дополнительные хромосомы (В-хромосомы, или Bs), начались во второй половине XX в. К настоящему времени накопленный материал уже позволяет не только делать существенные выводы в отношении общих закономерностей распределения дополнительных хромосом в разных частях ареала видов, т.е. в пространстве [1–5], но и выявлять изменения этих закономерностей во времени [6–9]. Такие возможности уникальны, при том что мы до сих пор имеем слабые представления о роли и наследовании дополнительных хромосом [10–14]. В научных изысканиях долговременные ряды данных обладают особой ценностью, тем более если они посвящены малопонятному феномену накопления в кариотипе дополнительных структур. Из известных нам работ в этой области следует указать на исследование

[7] по анализу кариотипов копытных леммингов (*Dicrostonyx torquatus*), в котором выявлена хронографическая стабильность систем В-хромосом в разных популяциях на полярном Урале, севере Якутии и на западе Чукотки. Частоты В-хромосом и их морфологические особенности были постоянными в течение 3–9 лет наблюдений. В исследовании показано, что система В-хромосом у копытных леммингов хорошо сбалансирована и весьма стабильна, а также, по-видимому, находится под достаточно жестким генетическим контролем [7]. М. Вуйошевич на протяжении пяти лет отмечал относительно постоянные частоты встречаемости и число В-хромосом в локальной популяции желтогорлой мыши (*A. flavicollis*) в Сербии [2, 15]. В этом регионе желтогорлые мыши имеют небольшое число дополнительных хромосом (обычно одну–две). Частота практически не менялась на фоне изменения плотности популяции мышей. Стабильную

частоту встречаемости дополнительных хромосом для того же вида отмечал и Д. Войчик с соавторами в Беловежской Пуше (Польша), где наблюдения продолжались на протяжении трех лет [16]. В другом примере, с восточноазиатскими мышами (*A. peninsulae*), обитающими в Уссурийском заповеднике, также была показана относительная стабильность среднего числа В-хромосом в популяциях, но уже за более длительный срок — 26 лет (1971–1997 гг.) [10, 17, 18]. Относительное постоянство популяционной системы В-хромосом *A. peninsulae* выявлено нами и для популяций Южного Прибайкалья [9]. Исследование в этом регионе продолжалось в течение 35 лет (1984–2019 гг.). Нужно сказать, что длительных наблюдений динамики дополнительных хромосом в популяциях грызунов не так уж много. Кроме работ, в которых исследователи описывают относительную стабильность популяционных показателей, характеризующих Vs во времени, есть и другие данные. Например, Я. Благоевич и М. Вуйошевич [19], отмечали сезонные изменения в частотах встречаемости дополнительных хромосом в популяции желтогорлых мышей в Югославии (Сербии), в год их аномально высокой плотности. Доля особей с дополнительными хромосомами падала от весны к осени. Авторы предполагают, что это связано с более высокой элиминацией мышей, имеющих Vs, в год аномально высокой плотности. За длительный период (1978–2006 гг.) изучения карiotипов восточноазиатских мышей (*A. peninsulae*) северного региона Прителецкой тайги Горного Алтая, включая окрестности пос. Артыбаш, нами был обнаружен феномен существования и достоверного увеличения числа В-хромосом в этой популяции [8]. Аналогичный процесс наблюдали и в популяции мышей на южном берегу Телецкого озера (расстояние между локалитетами более 70 км) с 1980 по 2011 г. [20]. Что интересно, в этих популяциях, населяющих побережье севера и юга Телецкого озера, на начальном этапе наблюдений (продолжительностью более 25 лет) отсутствовали особи с микро-В-хромосомами. Это кардинально отличало эти популяции от популяций, расположенных севернее и восточнее — в Сибири, Забайкалье и на Дальнем Востоке, где микро-В-хромосомы обычны [3, 10]. Точечные В-хромосомы в небольшом количестве были обнаружены в этих популяциях лишь на стадиях, когда среднее число Vs выросло в популяциях — на юге до 4.3, а на севере до 6.5 (в 1.6–2 раза, по сравнению с начальными годами наблюдений). В целом наблюдения за долговременной динамикой Vs дают противоречивые материалы. С одной стороны показывают относительную стабильность характеристик Vs в локальных популяциях, с другой — их динамичность.

Такие противоречивые материалы требовали продолжения исследований динамики системы В-хромосом этого вида в районах Прителецкой

тайги, поэтому в период 2008–2014 гг. мы продолжили изучение изменчивости числа и морфотипов Vs у мышей *A. peninsulae* в окрестностях пос. Артыбаш.

Цель работы — анализ долговременной, 36-летней, динамики числа и морфотипов добавочных хромосом в популяции восточноазиатских (корейских) мышей северного региона Прителецкой тайги Горного Алтая.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В 2008, 2010, 2011, 2012 и 2014 гг. в окрестностях пос. Артыбаш (Республика Алтай, территория НПФ Института систематики и экологии животных СО РАН) были отловлены 71 особь *A. peninsulae*. Координаты стационара — 51°47'42.4" N 87°18'14.1" E. Отлов живых мышей осуществляли живоловками в конце сезона размножения, в августе. Получены новые данные по хромосомным наборам 71 особи (табл. 1). Хромосомные препараты готовили по стандартной методике [21], анализ препаратов проведен на микроскопе Leica DM 5000. Для определения числа и морфотипов (вариантов) В-хромосом исследовали не менее 20 метафазных клеток от каждого животного. Для животных с мозаицизмом по числу хромосом использовали только модалное число хромосом. В-хромосомы были разделены по морфотипу на пять классов [3], четыре из которых представлены относительно крупными В-хромосомами, размер которых превышает 0,1 размера от самой большой акроцентрической А-хромосомы (ее размер 3.5–4.0 мкм). К первому классу отнесены большие двулучие макро-В-хромосомы, от половины размера самой крупной аутосомы до размера, сравнимого с размером всей хромосомы (крупные метацентрики). Второй класс включал средние метацентрики размером от 0.5 до 0,3 размера самой большой аутосомы. Третий класс был представлен небольшими двулучиевыми В-хромосомами размером примерно 0.3–0.1 размера самой крупной аутосомы (мелкие метацентрики). В четвертый класс вошли очень редко встречающиеся и, как правило, относительно небольшие акроцентрические В-хромосомы, равные по размерам В-хромосомам третьего класса. В пятый класс вошли микро-В-хромосомы — это точечные В-хромосомы с центромерами неясного положения.

Для статистической регистрации материала применяли разработанную Ю.М. Борисовым формулу цифрового кодирования морфотипов (вариантов) В-хромосом [22, 23].

Формулы вариантов представлены в табл. 1. Статистический анализ проведен по стандартным методикам с использованием программы Statistica 12. Для сравнения средних, после проверки на нормальность распределения, использовали

**Таблица. 1.** Формулы изменчивости вариантов (морфотипов) системы В-хромосом (Bs) восточноазиатских (корейских) мышей (*A. peninsulae*) окрестностей пос. Артыбаш (северный регион Прителецкой тайги, Республика Алтай) в 2008–2014 гг.

№ п/п	Год отлова	Пол	Число хромосом		Формула вариантов Bs
			$2n = 48 + Bs$	Bs	
1	2008	♂	52	4	04.0.1.1.1.01
2	2008	♀	52	4	04.0.2.1.1.00
3	2008	♂	53	5	05.1.1.2.0.01
4	2008	♂	54	6	06.1.1.2.0.02
5	2008	♀	54	6	06.1.2.1.1.01
6	2008	♂	54	6	06.2.1.2.1.00
7	2008	♂	54	6	06.1.1.2.2.00
8	2008	♀	55	7	07.0.2.2.2.01
9	2008	♀	55	7	07.2.1.2.2.00
10	2008	♂	55	7	07.1.2.2.2.00
11	2008	♂	56	8	08.0.1.2.4.01
12	2008	♀	55	7	07.2.3.0.1.01
13	2008	♀	56	8	08.3.2.1.1.01
14	2008	♂	57	9	09.1.2.4.1.01
15	2008	♀	58	10	10.3.1.2.1.03
16	2008	♂	58	10	10.3.1.6.0.00
17	2010	♂	52	4	04.1.0.3.0.00
18	2010	♀	53	5	05.1.2.2.0.00
19	2010	♂	53	5	05.2.2.1.0.00
20	2010	♀	54	6	06.2.1.3.0.00
21	2010	♂	54	6	06.2.2.2.0.00
22	2010	♂	54	6	06.1.1.4.0.00
23	2010	♂	54	6	06.2.0.4.0.00
24	2010	♀	55	7	07.1.2.4.0.00
25	2010	♀	55	7	07.3.1.3.0.00
26	2010	♀	57	9	09.3.2.4.0.00
27	2010	♂	58	10	10.2.2.6.0.00
28	2011	♀	51	3	03.2.0.1.0.00
29	2011	♀	52	4	04.0.0.2.0.02
30	2011	♂	52	4	04.3.0.1.0.00
31	2011	♀	52	4	04.0.2.2.0.00
32	2011	♂	53	5	05.0.2.2.0.01
33	2011	♀	53	5	05.1.1.3.0.00
34	2011	♂	53	5	05.0.0.5.0.00
35	2011	♂	54	6	06.1.2.2.0.01

Таблица 1. (окончание)

№ п/п	Год отлова	Пол	Число хромосом		Формула вариантов Bs
			$2n = 48 + Bs$	Bs	
36	2011	♂	54	6	06.2.2.1.0.01
37	2011	♀	55	7	07.2.0.4.0.01
38	2011	♀	56	8	08.1.2.2.1.0.2
39	2011	♂	56	8	08.0.4.4.0.00
40	2011	♂	56	8	08.2.6.0.0.00
41	2011	♀	57	9	09.2.2.4.0.01
42	2011	♀	57	9	09.2.5.1.1.00
43	2011	♀	58	10	10.2.2.4.0.02
44	2012	♀	51	3	03.2.0.1.0.00
45	2012	♀	52	4	04.0.0.2.0.02
46	2012	♂	52	4	04.3.0.1.0.00
47	2012	♀	53	5	05.0.2.3.0.00
48	2012	♂	53	5	05.0.2.2.0.01
49	2012	♀	53	5	05.1.1.3.0.00
50	2012	♂	53	5	05.0.0.5.0.00
51	2012	♂	54	6	06.1.2.2.0.01
52	2012	♂	54	6	06.2.2.1.0.01
53	2012	♀	55	7	07.2.0.4.0.01
54	2012	♀	56	8	08.1.2.2.1.0.2
55	2012	♂	56	8	08.0.4.4.0.00
56	2012	♂	56	8	08.2.6.0.0.00
57	2012	♀	57	9	09.2.2.4.0.01
58	2012	♀	57	9	09.2.5.1.1.00
59	2012	♀	58	10	10.2.2.4.0.02
60	2014	♀	51	3	03.2.1.0.0.00
61	2014	♀	51	3	03.2.0.1.0.00
62	2014	♂	52	4	04.0.0.2.0.02
63	2014	♀	52	4	04.3.0.1.0.00
64	2014	♂	53	5	05.0.2.3.0.00
65	2014	♀	53	5	05.0.2.2.0.01
66	2014	♂	53	5	05.1.1.3.0.00
67	2014	пол неизвестен	53	5	05.0.0.5.0.00
68	2014	♂	54	6	06.1.2.2.0.01
69	2014	♂	54	6	06.1.2.2.0.01
70	2014	♀	54	6	06.2.2.1.0.01
71	2014	♀	55	7	07.2.0.4.0.01

Примечание. Формула вариантов Bs обозначает: первые две цифры, отделенные точкой, – число всех Bs; последующие, отделенные точками, – число Bs в каждом из пяти морфотипов, от первого до пятого класса.

критерий Стьюдента ( $t$  - критерий). Для оценки степени флуктуации показателей во времени использовали индекс стабильности –  $IS$  [24]. Показатель  $IS$  принимает значение от 0 до 1 и легко интерпретируется. При значении близком к «0» он показывает предельную нестабильность, а при «1» – наоборот, предельную стабильность, обычно этот показатель принимает промежуточные значения. Разнообразию морфотипов В-хромосом оценивали индексом разнообразия Животовского [25, 26], который «чувствителен» к редким морфотипам хромосом в выборке:

$$\mu = (\sum \sqrt{p_i})^2,$$

где  $p_i$  – доля  $i$ -того класса морфотипов  $Bs$  в выборке.

Показатель  $\mu$ , как и другие индексы разнообразия, демонстрирует степень разнообразия с учетом частоты встречаемости морфотипов  $Bs$ . Кроме этого есть возможность оценить статистическую значимость индекса через расчет его статистической ошибки (SE). При равных частотах, когда приходится говорить о максимальной выравненности разных морфотипов  $Bs$  в выборке и максимальном разнообразии, показатель  $\mu$  в нашем случае равен 5 (т.е. числу классов морфотипов  $Bs$ ). При монодоминантности, когда выборка представлена только одним классом морфотипа  $Bs$ ,  $\mu = 1$ . В остальных случаях, при неравномерном распределении, что встречается значительно чаще,  $\mu$  принимает промежуточные значения.

Индекс условной “массы” (индекс  $mB$ ) В-хромосом рассчитан по методу предложенному Г.В. Рослик и И.В. Картавцевой [27].

В анализе долговременных рядов изменений числа и морфотипов В-хромосом кроме оригинального материала за период 2008–2014 гг. (71 особь) использованы опубликованные нами ранее данные по 82 особям за предшествующий период, с 1978 по 2006 гг. [8]. Из этой публикации использовали материал только по мышам локальной популяции окрестностей пос. Артыбаш (северного региона Прителецкой тайги Горного Алтая), материал был перепроверен и статистически проанализирован заново. Обнаружены незначительные неточности в сравнении с опубликованными ранее данными, которые исправлены. В частности, в нашей работе [8] особь (зоологический номер 32), которая была отловлена в 2002 г., ошибочно отнесена к выборке из локальной популяции окрестностей пос. Артыбаш. Она была отловлена в 50 км севернее, в районе с. Турочак, Республика Алтай (52°17'28.3"N 87°07'17.1"E). Она исключена из анализа в этой публикации.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Изменчивость числа и морфологии В-хромосом в кариотипах 71 особи мышей, отловленных в северном регионе Прителецкой тайги в период с 2008 по 2014 г., представлена в табл. 1. Далее в статье анализируется объединенный материал по 153 особям (за период 1978–2014 гг.).

### Число В-хромосом

Основной набор А-хромосом *A. peninsulae* стабильен и состоит из 48 акроцентрических хромосом (46 аутосом и двух половых хромосом). Дополнительные хромосомы ( $Bs$ ) кариотипа мышей относительно изменчивы как по числу, так и по морфологии. За 36-летний период наблюдений в окрестностях северных береговых биотопов оз. Телецкое только одна особь не имела  $Bs$ , остальные 153 были с дополнительными хромосомами. Их число варьировало от 1 до 10, что можно характеризовать как обычный диапазон в сравнении с другими участками ареала [3]. Наибольшее число  $Bs$  отмечено в Центральной Сибири, до 30 [3], в Тыве, до 15 [3], в Китае (провинция Гансю) – до 14 [28]. В ряде районов максимальные значения низкие, так в Иркутской области, максимальное число  $Bs$  – 3 [9], а Приморье – 6 [4, 10].

Долговременные наблюдения за особенностями изменения числа и формы добавочных хромосом в популяциях крайне редки. Ранее мы провели описание характера этих изменений в исследуемом районе за длительное время с 1978 по 2006 гг. [8]. Полученные результаты уверенно демонстрировали устойчивый и достоверный рост числа добавочных хромосом в популяции этого региона Горного Алтая за указанный период (рис. 1). В начале статьи мы показали, что в других районах – таких как Южное Прибайкалье – восточноазиатских мышей напротив показало отсутствие каких-либо статистических изменений показателей кариотипа добавочных хромосом. Здесь отмечены выраженная стабильность и низкая вариабельность  $Bs$  как для количественных показателей, так и для морфотипов добавочных хромосом. Очевидно, что эта динамика, наряду с “точечными” характеристиками популяционных показателей генотипов, показывает наличие региональных популяционных отличий закономерностей образования, наследования и распределения  $Bs$  по крайней мере у *A. peninsulae*.

Наблюдения за мышами из популяции северного региона Прителецкой тайги после 2008 г. показали стабилизацию кариотипа (рис. 1). Рассматривая всю динамику за 36 лет, можно выделить три временных периода. С 1978 по 2002 гг. (24 года) – период устойчивого роста числа В-хромосом, с относительно равномерным средним увеличением на 1.4 хромосомы в десятилетие (с  $3.17 \pm 0.2$  до 6.5

$\pm 0.54$ ). Отличия средних между периодами начала роста (1978–1980 гг.) и конца роста (2002 г.) достоверны при  $p = 0.0000001$ . Период стабилизации, продолжавшийся после 2002, до 2012, на более чем двукратно высоком уровне, по сравнению с началом 1980-х годов. И третий период (после 2012 г.) – наметившаяся тенденция к снижению числа дополнительных хромосом ( $4.91 \pm 0.36$ ). Изменения среднего числа Bs и их минимальных и максимальных показателей в разные периоды динамики показаны на рис. 2. Различия среднего числа Bs между разными периодами достоверны: между периодом роста и периодом стабилизации ( $p = 0.0000000000001$ ), между периодом стабилизации и периодом спада ( $p = 0.0069$ ).

Среднее число В-хромосом, наблюдаемое в период стабилизации (рис. 1) колебалось в узком диапазоне 6.3–6.9 (без достоверных различий между собой), что, вероятно, свидетельствует о достижении популяционного максимума уровня числа В-хромосом для мышей этой популяции в реальных экологических условиях. Именно в этот период встречаются мыши с максимальным значением в 10 добавочных хромосом. Однако эти встречи редки, по одному–двум зверькам в годовой выборке, что дает основание предполагать критичность для особей этой популяции такого большого числа В-хромосом. Предположительно необычно высокое число В-хромосом в популяции может приводить к негативным последствиям для ее особей. Показано отрицательное влияние увеличения числа В-хромосом на фенотипические признаки их носителей у особей *Dicrostonyx torquatus* с наибольшим числом В-хромосом и отмечена тенденция к снижению показателя репродуктивного успеха [7]. Критичность увеличения числа Bs обсуждается в работе М. Вуйошевич с соавт. [2]. Высокая, значимая и отрицательная корреляция между частотой встречаемости в популяции и количеством хромосом описана в нашей работе [3]. Это может свидетельствовать о наличии возможных механизмов элиминации особей или клеток с большим количеством Bs.

#### Индекс условной массы В-хромосом.

Схожая динамика отмечена и для среднего значения индекса условной “массы” (индекса  $mB$ ) В-хромосом (рис. 3). Напомним, что индекс позволяет охарактеризовать весь массив дополнительных хромосом в клетке. Чем он выше, тем “массивнее” набор дополнительных хромосом. Ранее мы отмечали [3], что в пределах обширного ареала вида в разных популяциях редко встречаются мыши, имеющие как малое, так и очень большое значение индекса  $mB$ . Чаще всего индекс принимает значения от 4 до 11 (более 50% случаев, при среднем –  $10.7 \pm 0.26$  и при моде = 4).

Возможно, что большая «масса» дополнительных хромосом в клетке осложняет процесс наследования и деления. Однако редкие встречи зверьков с малым значением индекса (0–3, всего 8% случаев по 598 зверькам со всего ареала [3]), поддерживают версию об адаптивности не просто наличия добавочных хромосом, а наличия определенной их “массы” в клетках восточноазиатских мышей. По нашим данным [3], средний показатель индекса  $mB$  на западе ареала (районы Центральной Сибири) существенно выше (практически в 2 раза), чем на востоке и юге (Прибайкалье, Дальний Восток, Япония, Монголия, Китай), –  $13.4 \pm 0.35$ , против  $7.0 \pm 0.26$ , отличия достоверны ( $p = 0.0000001$ ).

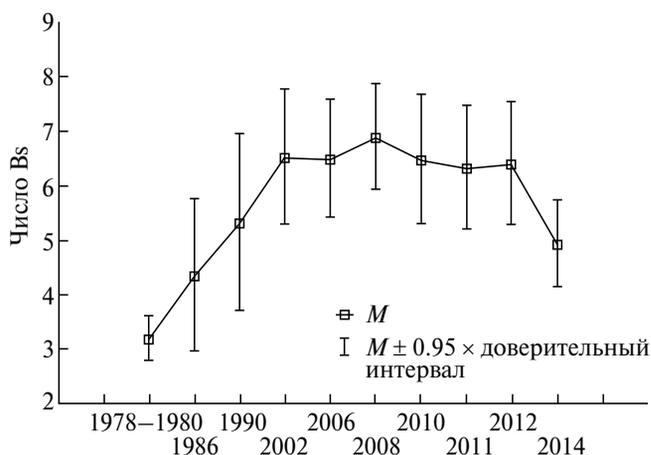


Рис. 1. Динамика среднего числа ( $M$ ) дополнительных хромосом (Bs) суммарно всех морфотипов у *A. peninsulae* в популяции северного региона Прителецкой тайги Горного Алтая в 1978–2014 гг.

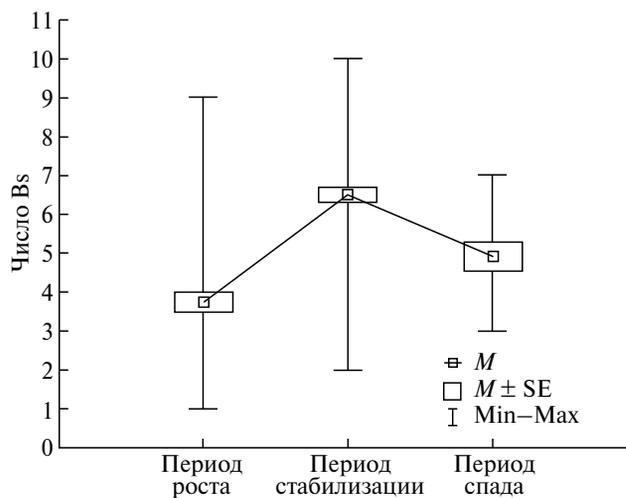
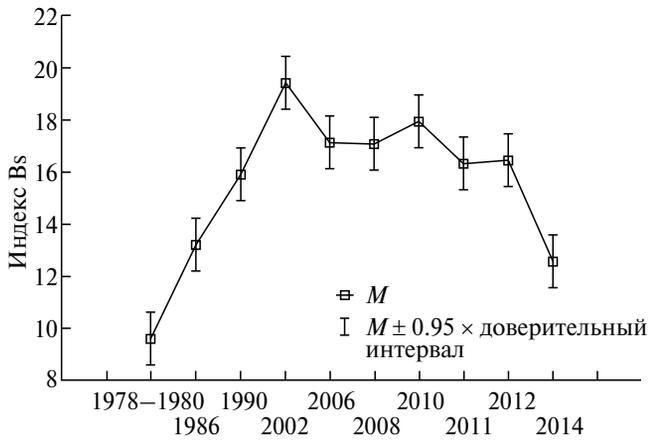


Рис. 2. Изменения среднего числа ( $M$ ) дополнительных хромосом (Bs) у *A. peninsulae* в популяции северного региона Прителецкой тайги Горного Алтая в разные периоды динамики Bs.



**Рис. 3.** Динамика среднего значения индекса условной «массы» В-хромосом ( $mB$ ) у *A. peninsulae* в популяции северного региона Прителецкой тайги Горного Алтая в период с 1978 по 2014 г.

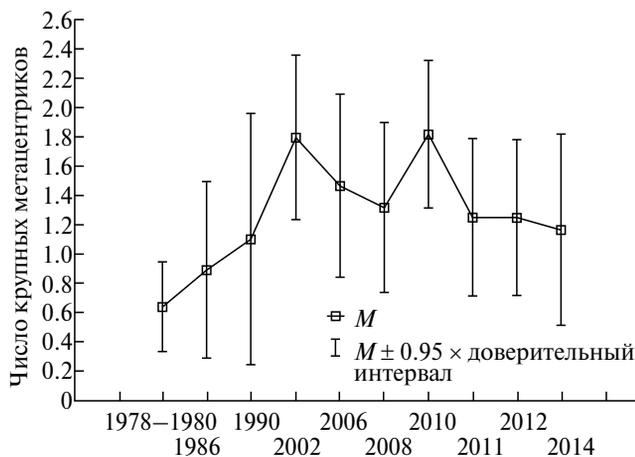
Все это укладывается в общую картину долговременной динамики индекса  $mB$  в окрестностях оз. Телецкое. В начале 80-х гг. XX века значение индекса  $mB$  было умеренным —  $9.6 \pm 0.67$ , несколько ниже среднего по региону. Как видно из рис. 3, неуклонный рост показателя закончился в 2002 г. на довольно высокой максимальной отметке —  $19.4 \pm 1.69$ , что редко встречается в других популяциях этого вида. Далее произошла стабилизация, опять же на относительно высоком уровне (от 16 до 18), с дальнейшей тенденцией к падению. В 2014 г. значение индекса приблизилось к среднему по региону, которое для всей алтайской популяции составляет  $14.6 \pm 0.46$ . Такие колебания могут указывать на включение в популяции механизмов регуляции по принципу обратных отрицательных

связей, которые, возможно, основаны на более значимой элиминации особей (или клеток) с высокой «массой» дополнительных хромосом. При этом остается непонятна причина длительного (более 20-летнего) увеличения числа и «индекса условной массы» Bs в популяции.

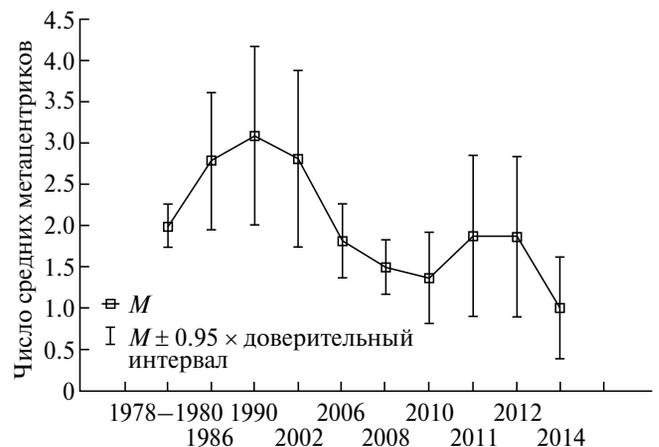
#### Динамика различных морфотипов (вариантов) Bs

Динамика морфотипов дополнительных хромосом за 36 лет наблюдений выглядела разнонаправленно. Например, среднее число крупных метацентриков в какой-то степени повторяло общую динамику среднего числа Bs (рис. 4), однако их количество в клетках относительно небольшое и очевидно оно не вносило определяющего вклад в общее число Bs (всего 19–28% от общего количества). Нужно сказать, что у этого вида крупные метацентрики встречаются достаточно редко (по нашим данным [3] только  $27,8 \pm 1,83\%$  от 598 исследованных особей по всему ареалу имеют эти хромосомы). Особенно редки они в популяциях Дальнего Востока [4].

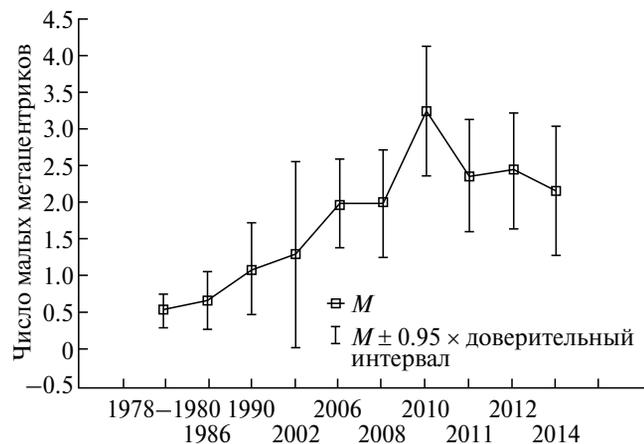
Второй морфотип дополнительных хромосом — *среднеразмерные* метацентрики, вносят основной вклад в суммарное количество Bs. Их доля в разные годы составляет от 20 до 64% от общего количества. Рост наблюдали в первый период динамики до 1990 г., что во многом определяло общий рост. Затем, их число и доля начали падать (рис. 5). Количество *мелких* метацентриков статистически росло до 2010 г. (рис. 6), затем упало и стабилизировалось на высоком уровне (средние в пределах 2.17–2.44) в последние годы (с 2011 по 2014). Таким образом отмеченная стабилизация в 2002–2012 гг. в большой степени является компромиссом разнонаправленных тенденций в динамике



**Рис. 4.** Динамика среднего числа ( $M$ ) крупных метацентриков (I класса Bs) у *A. peninsulae* в популяции северного региона Прителецкой тайги Горного Алтая в 1978–2014 гг.

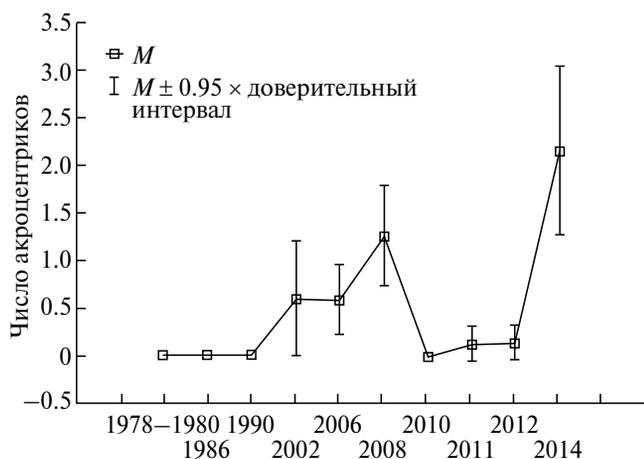


**Рис. 5.** Динамика среднего числа ( $M$ ) средних метацентриков (II класса Bs) у *A. peninsulae* в популяции северного региона Прителецкой тайги Горного Алтая в 1978–2014 гг.



**Рис. 6.** Динамика среднего числа ( $M$ ) мелких метацентриков (III класса  $Bs$ ) у *A. peninsulae* в популяции северного региона Прителецкой тайги Горного Алтая в 1978–2014 гг.

средних и мелких метацентриков: количество первых падало, а вторых росло. *Акроцентрики и точечные* микро- $B$ -хромосомы не вносят существенного вклада в общую динамику числа  $Bs$  (рис. 7 и 8). Их объединяет одна особенность – эти морфотипы дополнительных хромосом отсутствуют в исследуемой локальной популяции в периоде нарастания и относительно низких значений показателей общего количества  $Bs$ . Они начинают появляться в популяции на втором этапе динамики, когда рост числа  $Bs$  закончился на высоком уровне значений и стабилизировался. И все же в период стабилизации и начале спада их число в кариотипах было небольшим (суммарно не более 10%); интересно, что иногда они исчезали (2010 г.) в выборках и затем появлялись вновь. Похожая ситуация



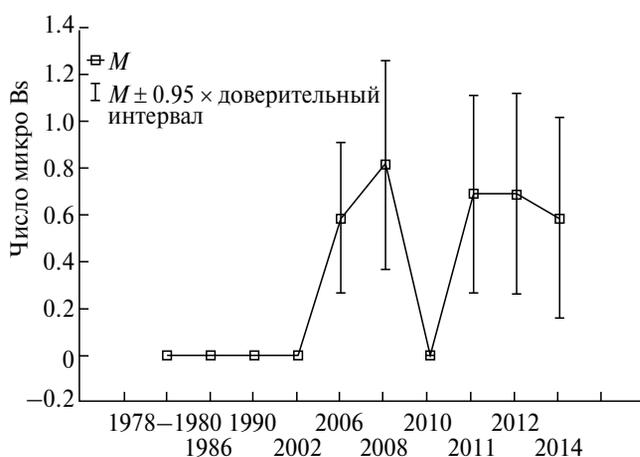
**Рис. 7.** Динамика среднего числа ( $M$ ) акроцентриков (IV класса  $Bs$ ) у *A. peninsulae* в популяциях северного региона Прителецкой тайги Горного Алтая в 1978–2014 гг.

с изменением количества акроцентриков и точечных микро- $B$ -хромосомы развивалась на южном берегу Телецкого озера (на расстоянии более 70 км) [20] – они отсутствовали на ранних этапах наблюдений (1980 г), когда среднее число  $Bs$  было низким, и появились (в небольшом количестве) после их увеличения в 1,6 раза (с 2.7 до 4.2) ( $p < 0.0001$ ) в 2011 г.

Интересно, что в популяциях Южного Прибайкалья, где как минимум 35 лет существует стабильная  $Bs$ -система, у зверьков всегда имеются микро- $B$ -хромосомы, причем их доля велика (72–76% от всех  $Bs$ ) [9]. В исследуемой популяции доля точечных хромосом составляет только 6.3% от всех  $Bs$  за все время наблюдений, а в периодах стабилизации и спада числа  $Bs$  она колеблется в пределах 9.0–11.8%.

#### Индекс стабильности – $IS$

По характеру динамики числа дополнительных хромосом разных морфотипов можно выделить две группы. В первую группу входят все метацентрики – крупные, средние и мелкие, они статистически, от года к году, изменяются умеренно, без резких колебаний, независимо от трека изменений. Диапазон значений их индексов  $IS$  компактен и находится в зоне умеренно-стабильного уровня динамики показателя (0.79–0.8, табл. 2). Вторая группа, в которую попадают относительно мелкие дополнительные хромосомы – акроцентрики и микро- $B$ -хромосомы, наоборот, имеют относительно низкую стабильность, а индексы находятся в зоне, характеризующей флуктуирующий тип динамики (табл. 2). Очевидно, что их появление в популяции только при высоких средних значениях числа  $Bs$  и



**Рис. 8.** Динамика среднего числа ( $M$ ) микро- $B$ -хромосом (V класса  $Bs$ ) у *A. peninsulae* в популяции северного региона Прителецкой тайги Горного Алтая в 1978–2014 гг.

**Таблица 2.** Индекс стабильности ( $IS \pm SE$ , [22]) динамики числа дополнительных хромосом разных морфотипов *A. peninsulae* в популяции северного региона Прителецкой тайги Горного Алтая (1978–2014 гг.)

Индекс	Метацентрики:			Акроцентрики	Микро-Bs
	крупные	средние	мелкие		
$IS \pm SE$	$0.80 \pm 0.04$	$0.80 \pm 0.05$	$0.79 \pm 0.05$	$0.35 \pm 0.18$	$0.43 \pm 0.20$

индекса *mB* как-то связано либо с ростом “«массивности»” дополнительных хромосом в клетках, либо с фактом стабилизации роста Bs.

#### Индекс разнообразия морфотипов

Для понимания структуры распределения дополнительных хромосом в популяции важно оценить закономерности изменения общего разнообразия В-хромосом в разные временные срезы. Наибольшее разнообразие морфотипов в популяции наблюдается в период стабилизации числа хромосом. В пределах этого отрезка времени (2002–2012 гг.) индекс разнообразия Животовского достигает очень высокого показателя –  $4.58 \pm 0.06$ . Причем это обусловлено не только присутствием в периоде стабилизации всех пяти морфотипов Bs, но и их повышенной долевым выравниванием. Наименьшее разнообразие наблюдается в периодах роста ( $2.74 \pm 0.17$ ), что объясняется присутствием в выборке только трех морфотипов – I, II и III класса метацентриков (acroцентриков и точечных хромосом не было), а также высоким уровнем доминирования среди них среднеразмерных метацентриков (62.1%), которые во многом определяли темп роста общего числа Bs. В период снижения числа дополнительных хромосом разнообразие было умеренным, ниже предшествующего ему периода стабилизации, но выше периода роста –  $3.8 \pm 0.28$ . Это было обусловлено, с одной стороны, присутствием в выборке только четырех морфотипов из пяти (отсутствовали акроцентрики), а с другой, – выраженным доминированием мелких метацентриков (44%). Все это свидетельствует о существенных перестройках в структуре распределения дополнительных хромосом в разные периоды изменений числа хромосом в локальной популяции за продолжительное время наблюдений. Кстати, в стабильных по Bs популяциях *A. peninsulae* Южного Прибайкалья [9] индекс разнообразия невелик (за все годы он равен  $2.7 \pm 0.04$ ). В популяции присутствуют все пять морфотипов Bs, однако низкий показатель разнообразия обусловлен высоким доминированием точечных хромосом (их доля более 70%).

Таким образом, в результате длительного, 36-летнего периода наблюдений за динамикой систем дополнительных хромосом в популяциях восточноазиатских мышей тайги северного побережья

Телецкого озера (Горный Алтай) удалось зафиксировать три периода динамики числа и условной “массы” Bs: рост, стабилизацию и спад. Различия между периодами статистически доказаны. На фоне других, в общем – то немногочисленных, многолетних популяционных наблюдений за этими загадочными структурами, показывающих относительную стабильность этих систем, впервые удалось показать их направленные изменения. Период длительного роста числа В-хромосом обнаружен только в популяциях восточноазиатских мышей Горного Алтая: на севере [8] и юге [20] Прителецкой тайги. Пока трудно сказать о наличии или отсутствии подобных явлений в других частях ареала или у других видов: слишком мало долгосрочных наблюдений.

На сегодняшний день остается малопонятным механизм изменения во времени системы Bs в популяциях мышей Горного Алтая (т.е. изменения соотношения морфотипов В-хромосом и их количества во временном ряду населения). В частности, нет объяснения механизму, определяющему выявленную направленность этого процесса в локальных популяциях Горного Алтая. Возможны две гипотезы. Первая может основываться на предположении, что появление в клетках новообразований происходит случайно и приводит к формированию разных вариантов систем Bs, а направленность этому процессу придает отбор (экзогенная направленность, обусловленная факторами отбора). Это вполне аналогично мутационному процессу и отбору в популяции. В этом случае нужно предположить наличие повышенной адаптивности мышей с определенными параметрами системы Bs. Такое предположение могло бы быть приемлемым объяснением в случае с популяциями, которые имеют стабильные параметры системы Bs и подвержены стабилизирующему отбору. Однако в нашем случае нужно объяснить движущий отбор, причем имеющий высокую селективность и соответственно скорость отбора (в период роста в течение 24 лет число Bs увеличивалось в среднем на 1.4 хромосомы в десятилетие, а в период стабилизации – вектор предполагаемого отбора вдруг резко изменился). Объяснить это имеющимися фактами достаточно трудно. Более того, в рамках этого предположения нельзя объяснить, почему в выборках разных периодов нередко отсутствует полный набор морфотипов Bs? В частности, на это указывает факт

отсутствия в выборках точечных хромосом и акроцентриков в период роста. Маловероятным кажется и влияние популяционного дрейфа на подобную динамику в связи с тем, что наличие схожих изменений (по крайней мере наличие направленного роста числа Bs) наблюдали фактически одновременно в двух локальных популяциях: на севере и на юге Телецкого озера, на расстоянии более 70 км друг от друга [20].

Второе объяснение наблюдаемой направленности процесса изменения Bs в популяциях Горного Алтая может быть результатом направленных изменений непосредственно в клетках. Некоторые косвенные факты поддерживают эту гипотезу. Например, наличие определенных черт регуляции по принципу обратных отрицательных связей: вначале происходит наращивание «массы» В-хромосом до максимальных показателей для вида, а затем ее стабилизация и спад. Предположения о том, что максимальные «массы» дополнительных хромосом критичны для жизнедеятельности, обсуждались в данной статье выше и в других работах [2, 3, 7, 11]. Возможно, что наращивание числа Bs и их «массы» как-то связано с изменением соотношения морфотипов в процессе выявленной динамики. На это же указывает разнонаправленные динамики и отсутствие части морфотипов Bs в период роста их числа.

Такие колебания могут указывать на включение механизмов регуляции по принципу обратных отрицательных связей, которые, возможно, основаны на более значимой элиминации клеток (или особей) с высокой «массой» дополнительных хромосом. При этом остается непонятна причина длительного (более 20-летнего) увеличения числа и «индекса условной массы» Bs в популяции.

Предположительно возникновение В-хромосом, по мнению Н.Б. Рубцова с соавт. [11, 14], происходит из небольшого числа конкретных А-хромосом. Замечено, что Bs чаще встречаются у млекопитающих с акроцентрическими хромосомами [29–31]. Высокая частота встречаемости изохромосом среди Bs указывает на существование в их прицентромерных районах горячих точек хромосомных перестроек, которые, вероятно, присутствуют и в предковых А-хромосомах. Это подтверждается классическими методами дифференциальной окраски [32] и с использованием метода FISH [14, 33, 34]. Возможно, в разных популяциях *A. peninsulae* эти горячие точки локализованы в разных А-хромосомах. Это подтверждают данные об отличиях состава ДНК прицентромерных районов В-хромосом мышей из Приморья и Западной Сибири [14, 33].

Частота разрыва хромосом в горячих точках и их последующая амплификация обуславливают разное соотношение числа и морфотипов

В-хромосом. Для объяснения изменений числа и морфологии дополнительных хромосом Н.Б. Рубцов и Ю.М. Борисов [14] предполагают влияние следующих факторов: 1) изменение скорости увеличения В-хромосом в результате амплификации ДНК; 2) изменение числа и состава морфотипов В-хромосом в процессе мейотического драйва; 3) изменение частоты перестроек В-хромосом и, как следствие, изменение их морфологии; 4) изменение частоты формирования В-хромосом из предковой А-хромосомы. Такой механизм, на наш взгляд, должен приводить к обязательному присутствию в клетках точечных хромосом как начального этапа их модификаций. Действительно, в восточных популяциях они имеются всегда и их доля велика [3, 9]. Однако в нашем случае, как раз они отсутствуют при низких значениях числа Bs и в период их роста. Для объяснения этого можно предположить, что их появление и дальнейшая амплификация ДНК различных районов В-хромосом происходят быстро, без замедления. Возможно, все эти изменения являются элементами эгоистического поведения ДНК. Так или иначе речь идет о направленной дестабилизации генома.

Неясна причина возникновения изменений, является ли это результатом воздействия внешних факторов на организмы или это эндогенные (внутриорганизменные или внутриклеточные) изменения.

Трудно что-либо убедительно высказать о причинах роста числа В-хромосом в популяциях Горного Алтая на период последней четверти XX в.. На данный момент высказывалось несколько предположений: влияние остатков гептила (НдМГ-несимметричного демитилгидразина), сохранившегося в отработанных ракетных ступенях космических кораблей, которые технически сбрасываются в районе Горного Алтая, а также влияние вирусного мутагенеза на хромосомный аппарат мышей [8, 20]. Первая гипотетическая причина не дает ответа на вопрос: почему в 2002 г. рост остановился и наступила стабилизация. Кроме того, нет информации о концентрации гептила и его производных в местах обитания мышей. Нет убедительных доказательств и вирусного происхождения направленного роста. Предположение о влиянии вирусных инфекций на возможность дестабилизации генома, вызванного увеличением частоты разрывов в горячих точках перестроек А-хромосом, уже высказывалось в литературе [14], однако в нашем случае, это может быть только предположением.

Очевидно, что для дальнейшего понимания долговременных изменений кариотипов восточноазиатских мышей в регионе, необходимо продолжить наблюдения.

Авторы выражают благодарность директору Института систематики и экологии СО РАН

члену-корр. В.В. Глупову и заместителю директора, д.б.н. Ю.Н. Литвинову за оказанное содействие в организации работ на Телецком стационаре, также к.б.н. С.А. Абрамову за помощь в отлове мышей.

Все эксперименты на мышах проводили в соответствии с правилами, принятыми Европейской конвенцией по защите позвоночных животных, используемых в экспериментальных и других научных целях (1986). Материал был собран и обработан до организации комитетов по биоэтике, протокол работы был одобрен Биоэтическим комитетом ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН (протокол №1, 2017-03-17).

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. *Vujošević, M.; Blagojević, J.* В chromosomes in populations of mammals // *Cytogenet Genome Res.* 2004. V. 106. P. 247–256.  
<https://doi.org/10.1159/000079253>
2. *Vujosevic M., Rajicic M., Blagojevic J.* В Chromosomes in populations of mammals revisited // *Genes.* 2018. V. 9 (10). P. 110–136.
3. *Borisov Yu.M., Zhigarev I.A.* В Chromosome System in the Korean Field Mouse *Apodemus peninsulae* Thomas 1907 (Rodentia, Muridae) // *Genes.* 2018. V. 9 (10). P. 147–158.  
<https://doi.org/10.3390/genes9100472>
4. *Рослик Г.В., Картавцева И.В.* Изменчивость морфотипов добавочных хромосом и появление микро-В-хромосом в кариотипе *Apodemus peninsulae* (Rodentia) на Дальнем Востоке России // *Генетика.* 2023. Т. 59. № 7. С. 789–803.  
<https://doi.org/10.31857/S0016675823070093>
5. *Blagojević J., Malkov S., Rajičić M., et al.* Variation in the frequency of B chromosomes in small isolated populations of *Apodemus flavicollis* // *BMC Proceedings.* 2023. V. 17 (Suppl 20). P. 6.: S2O2.  
<https://doi.org/10.1186/s12919-023-00284-9>
6. *Zhigarev I.A., Borisov Y.* Different populations of *Apodemus peninsulae* in Siberia (Russia) show different degree of stability of Bs systems: Results of 36 years of observations // *BMC Proceedings.* 2023. V. 17 (Suppl 20). P. 7.: S2-P2.  
<https://doi.org/10.1186/s12919-023-00284-9>
7. *Гилева Э.А.* Система В-хромосом у копытных леммингов *Dicrostonyx torquatus* Pall., 1779 из природных и лабораторных популяций // *Генетика.* 2004. Т. 40. № 12. С. 1686–1694.
8. *Борисов Ю.М.* Процесс увеличения числа и вариантов системы В-хромосом мышей *Apodemus peninsulae* в популяции Горного Алтая за 26-летний период // *Генетика.* 2008. Т. 44. № 9. С. 1227–1237.
9. *Жигарев И.А., Крищук И.А., Борисова З.З., Борисов Ю.М.* Стабильность популяционной системы В-хромосом корейской мыши *Apodemus peninsulae* (Mammalia, Rodentia) в южном Прибайкалье: 35 лет наблюдений // *Генетика.* 2022. Т. 58. № 5. С. 562–569.  
<https://doi.org/10.31857/S0016675822050125>
10. *Картавцева И.В.* Кариосистематика лесных и полевых мышей (Rodentia, Muridae). Владивосток: Дальнаука, 2002. 142 с.
11. *Рубцов Н.Б., Борисов Ю.М., Карамышева Т.В., Бочкарев М.Н.* Механизмы возникновения и эволюции В-хромосом у восточноазиатских мышей *Apodemus peninsulae* (Mammalia, Rodentia) // *Генетика.* 2009. Т.45. № 4. С. 449–457.
12. *Рубцов Н.Б., Картавцева 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.  
<https://doi.org/10.7868/S001667581503011X>
13. *Борисов Ю.М., Мышлявкина Т.А.* В-хромосомы // *Успехи соврем. биологии.* 2018. Т. 138. С. 336–351.
14. *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>
15. *Vujošević M.* В-chromosome polymorphism in *Apodemus flavicollis* (Rodentia, Mammalia) during five years // *Caryologia.* 1992. V. 45. P. 347–352.  
<https://doi.org/10.1080/00087114.1992.10797237>
16. *Wójcik J.M.; Wójcik A.M., Macholán M. et al.* The mammalian model for population studies of B chromosomes: the wood mouse (*Apodemus*) // *Cytogenet. Genome Res.* 2004. V. 106. P. 264–270.  
<https://doi.org/10.1159/000079297>
17. *Бекасова Т.С., Воронцов Н.Н.* Популяционный хромосомный полиморфизм азиатских лесных мышей *Apodemus peninsulae* // *Генетика.* 1975. Т. 11. № 6. С. 89–94.
18. *Bekasova T.S., Vorontsov N.N., Korobitsyna K.V., Korablev V.P.* В-chromosomes and comparative karyology of the mice of the genus *Apodemus* // *Genetica* 1980. V. 52–53. P. 33 – 43.
19. *Blagojević J., Vujosević M.* The role of B chromosomes in the population dynamics of yellow-necked wood mice *Apodemus flavicollis* (Rodentia, Mammalia) //

- Genome. 1995. V. 38. P. 472–478.  
<https://doi.org/10.1139/g95-062>
20. *Borisov Y.M., Abramov S.A., Borisova M.Y., Zhigarev I.A.* The occurrence of dot-like micro B chromosomes in Korean field mice *Apodemus peninsulae* from the shore of the Teletskoye Lake (Altai Mountains) // *Comparative Cytogenet.* 2020. V. 14. N. 1. P. 97–105.  
<https://doi.org/10.3897/CompCytogen.v14i1.47659>
  21. *Орлов В.Н.* Кариосистематика млекопитающих: цитогенетические методы в систематике млекопитающих. М.: Наука, 1974. 206 с.
  22. *Борисов Ю.М.* Система В-хромосом – маркер популяций *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Muridae) в Прибайкалье. *Генетика.* 1990. Т. 26. № 12. С. 2215–2224.
  23. *Борисов Ю.М.* Цитогенетическая дифференциация популяций восточноазиатской мыши в Восточной Сибири. *Генетика.* 1990. Т. 26. № 10. С. 1828–1839.
  24. *Zhigarev I.A.* Estimation of population size stability in small mammals // *Dokl Biol Sci.* 2005. V. 403. P. 306–309.  
<https://doi.org/10.1007/s10630-005-0120-z>
  25. *Животовский Л.А.* Показатель внутривидового разнообразия // *Журн. общей биологии.* 1980. Т. 41. № 6. С. 828–836.
  26. *Животовский Л.А.* Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991. 271 с.
  27. *Рослик Г.В., Картавецва И.В.* Морфотипы В-хромосом *Apodemus peninsulae* (Rodentia) Дальнего Востока России // *Цитология.* 2012. Т. 54. № 1. С. 66–77.
  28. *Борисов Ю.М., Жигарев И.А., Шефтель Б.И.* В-хромосомы восточноазиатских мышей (*Apodemus peninsulae* Thomas, 1907 (Rodentia, Muridae)) на восточных склонах Цинхай-Тибетского плато (КНР) // *Генетика.* 2020. Т. 56. № 10. С. 1184–1188.  
<https://doi.org/10.31857/S0016675820090039>
  29. *Palestis B.G., Trivers R., Burt A., Jones R.N.* The distribution of B chromosomes across species // *Cytogenet. Genome Res.* 2004. V. 106. P. 151–158.  
doi: 10.1111/j.0014-3820.2005.tb01035.x
  30. *Levin D.A., Palestis B.G., Jones R.N., Trivers R.* Phyletic hot spots for B chromosomes in angiosperms // *Evolution.* 2005. V. 59. P. 962–969.  
<https://doi.org/10.1159/000079281>
  31. *Trivers R., Burt A., Palestis B.G.* B chromosomes and genome size in flowering plants // *Genome.* 2004. V. 47. P.1–8.  
<https://doi.org/10.1139/g03-088>
  32. *Борисов Ю.М.* Популяционная цитогенетика грызунов (Mammalia. Rodentia) // *Итоги науки и техники. Общая генетика.* М.: ВИНТИ, 1981. Т. 7. С. 79–152.
  33. *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. P.289–294.  
<https://doi.org/10.1159/000079301>
  34. *Rubtsov N.B., Kartavtseva I.V., Roslik G.V. et al.* Features of the B chromosome in Korean field mouse *Apodemus peninsulae* (Thomas, 1906) from Transbaikalia and the Far East identified by the FISH method. // *Russ. J. Genet.* 2015. V. 51. № 3. P. 278–288.  
<https://doi.org/10.1134/S1022795415030114>

## Dynamic of the B Chromosome's System in the Population of the Korean Field Mouse *Apodemus Peninsulae* (Mammalia, Rodentia) from the Northern Region of the Teletskaya Taiga of Altai Mountains Over a 36-Year Period

I. A. Zhigarev<sup>1, \*</sup>, Yu. M. Borisov<sup>2, \*\*</sup>

<sup>1</sup>Moscow Pedagogical State University, Moscow, 119991 Russia

<sup>2</sup>Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Science, Moscow, 119071 Russia

\*e-mail: i.zhigarev@gmail.com

\*\*e-mail: boriss-spb@yandex.ru

The process of changes of the number and morphology of B-chromosomes in the populations of mice (*Apodemus peninsulae*) in the northern region of the Teletskaya taiga of Altai Mountains: over a 36-year period (1978–2014) was traced. Three time's phases can be distinguished. From 1978 to 2002 (24 years) – a phase of steady growth in the number of B chromosomes, with a relatively uniform average increase of 1.4 chromosomes per decade (from  $3.17 \pm 0.2$  to  $6.5 \pm 0.54$ ). The stabilization's phase of the indicator in a narrow range of 6.3–6.9 (2002–2012), but at more than a twofold high level compared to the beginning of the 1980s (differences are significant) and the period (2012–2014) of the emerging trend towards a decrease in the number of additional chromosomes (differences are also significant). The change in the index of the conditional mass of B chromosomes (mB) also has similar dynamics, and during the period of stabilization it was at its maximum for the species. The dynamics of different types of B-chromosomes shows an unequal contribution to the overall dynamics. The main contribution is made by macro-B-metacentrics. Micro-B-chromosomes and acrocentrics are absent in the growth phase and appear in the stabilization phase at the maximum of other indicators.

**Keywords:** *Apodemus peninsulae*, B chromosome dynamics, Bs, karyotype.