

ПОЛИМОРФИЗМ И МОЗАИЦИЗМ ПО ЧИСЛУ В-ХРОМОСОМ
У ВОСТОЧНОАЗИАТСКОЙ МЫШИ *APODEMUS PENINSULAE* (RODENTIA)
ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

© Г. В. Рослик,¹ И. В. Картавецва

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток;

¹ электронный адрес: roslik_g@mail.ru

Анализ кариотипов *Apodemus peninsulae* ($n = 355$) из 41 точки отлова Дальнего Востока России позволил выявить В-хромосомы у 87.9 % животных, из них 61.7 % особи-мозаики. Изучены разные уровни числовой изменчивости В-хромосом: меж- и внутривидовой, а также внутрииндивидуальный (мозаицизм). Показано непостоянство частот встречаемости животных с В-хромосомами и особей-мозаиков между разными выборками. Впервые исследованы размах изменчивости модальных чисел В-хромосом и варьирование индекса xV (от 0 до 4, в среднем xV составил 1.67) в разных выборках и популяциях этого вида. В географических регионах в обеих группах животных (со стабильным и мозаичным кариотипами) с разной частотой выявлены особи с преобладающими числами В-хромосом (как правило, 0—2). Отмечены более широкие спектры изменчивости числа В-хромосом у особей-мозаиков (от 0 до 7) по сравнению с животными со стабильным кариотипом (от 0 до 4). Обсуждается значимость для вида высокой частоты встречаемости особей с В-хромосомами и с мозаицизмом. Предполагаются адаптивная роль невысоких чисел В-хромосом (1—2), а также несбалансированность системы В-хромосом для вида в целом.

Ключевые слова: *Apodemus peninsulae*, Дальний Восток России, В-хромосомы, особи-мозаики, индекс xV .

С каждым годом увеличивается число публикаций, указывающих на наличие у млекопитающих разного таксономического ранга добавочных (В) хромосом. Из 55 видов млекопитающих с В-хромосомами 42 вида составляют грызуны (Vujčoević, Blagojević, 2004). Восточноазиатская мышь *Apodemus peninsulae* Thomas, 1906, широко распространенная в лесных и (или) степных зонах Сибири, Дальнего Востока России, Монголии, Китая, Кореи и Японии (о-в Хоккайдо), может служить модельным объектом при исследовании полиморфизма по добавочным хромосомам в природных популяциях млекопитающих. В кариотипе этого вида имеется 48 акроцентрических хромосом, образующих убывающий по величине ряд. Хромосомный полиморфизм *A. peninsulae* связан с присутствием добавочных хромосом. Этот вид уникален тем, что у животных с высокой частотой встречены В-хромосомы, различающиеся по числу и размерно-морфологическим типам как между разными особями, так и между клетками одной особи (мозаицизм), что позволяет изучать систему В-хромосом на различных уровнях изменчивости вида — межпопуляционном, внутривидовом и внутрииндивидуальном. Так, частота особей с В-хромосомами в дальневосточных популяциях *A. peninsulae* может изменяться от 0 до 1.0, в сибирских — от 0.99 до 1.00 (Kartavtseva et al., 2000; Kartavtseva, Roslik, 2004).

Кроме того, у этого вида один из самых высоких среди млекопитающих спектр вариаций чисел В-хромосом — от 0 до 24. Максимально встреченное число В-хро-

мосом в природных популяциях восточноазиатской мыши Сибири составляет 24, Прибайкалья — 14, Забайкалья — 9, Монголии — 13, Китая — 14, Японии — 13, Ю. Кореи — 6 и Дальнего Востока России — 7 (Kartavtseva, Roslik, 2004). Сведения по изменчивости среднего числа В-хромосом на особь (индекса xV) имеются для некоторых популяций восточноазиатской мыши Сибири (Борисов, 1990б, 1990в, 1990г, 2008; Борисов и др., 2007) и Забайкалья (Рослик и др., 2005). Для мышей Дальнего Востока России, как и Монголии, Китая, Кореи и Японии, таких сведений нет, что затрудняет сопоставление данных по всему ареалу вида.

Мозаицизм по числу В-хромосом у *A. peninsulae* впервые был описан для мышей Томской обл. и Красноярского края (Волобуев, 1979; Раджабли, Борисов, 1979). Дальнейшие исследования показали наличие особей-мозаиков и в других местах ареала этого вида (Волобуев, 1980; Волобуев, Тимина, 1980; Тимина и др., 1980; Bekasova et al., 1980; Koh, 1986; Борисов, 1990а, 1990б, 1990в, 1990г; Wang et al., 2000; Рослик и др., 2003, 2005; Kartavtseva, Roslik, 2004). Частота особей-мозаиков варьировала от 0.05 в Ю. Корею (Koh, 1986) до 0.85 в популяции о-ва Русский Приморского края (Kartavtseva, Roslik, 2004). Однако до настоящего времени практически отсутствует информация о распределении хромосомных чисел у особей с мозаичными кариотипами. Также остается невыясненным, постоянны ли во времени частоты животных с В-хромосомами и с мозаичными кариотипами в отдельно взятой популяции.

Настоящая работа посвящена исследованию во времени и пространстве системы В-хромосом природной популяции *A. peninsulae* Дальнего Востока России. В ней представлены результаты изучения индивидуальной, меж- и внутривидовой изменчивости с помощью сравнительного анализа выборок популяций трех географических регионов по ряду частотных показателей: спектрам вариаций модальных чисел, индексу хВ, доле особей с В-хромосомами, доле особей со стабильными и мозаичными кариотипами, межиндивидуальным вариациям чисел В-хромосом у особей со стабильными и мозаичными кариотипами.

Материал и методика

Материалом для данного исследования послужили хромосомные препараты 355 особей (207 ♂♂ и 148 ♀♀) восточноазиатской мыши, отловленных с 1980 по 2008 г. в материковых популяциях Дальнего Востока России (см. таблицу).

В работе использована стандартная методика получения клеточных суспензий прямым способом из красного костного мозга (Ford, Hamerton, 1956). Стимуляцию митотического деления клеток проводили за 1 сут до забоя, с помощью подкожной инъекции (0.5 мл на 25 г массы животного) раствора пекарских дрожжей (Lee, Elder, 1980). За 30 мин до забоя животным внутривенно вводили раствор колхицина (Merck, 1 мл 0.04%-ного раствора на 100 г массы особи). Костный мозг из бедренной кости вымывали в центрифужную пробирку при помощи медицинского шприца, наполненного гипотоническим раствором (0.56%-ным раствором KCl) и затем оставляли для инкубации на 20—25 мин при комнатной температуре. После гипотонии фиксировали клеточный осадок смесью 96%-ного этанола и ледяной уксусной кислоты (3 : 1). Препараты готовили методом раскапывания суспензии клеток на охлажденные влажные предметные стекла. Высушенные препараты окрашивали 2%-ным раствором ацетоорсеина или 2%-ным раствором азур-эозина (красителем Гимза, Merck, Германия).

Окрашенные хромосомные препараты анализировали под микроскопами NU, Jenaval, Axioplan-2-imaging (Zeiss, ФРГ) и Axioscop (Zeiss, ФРГ). При микрофотографировании использовали пленку «Микрат-300» и фотонасадку «Practica», «Pentacon» при конечном увеличении 1000×. При исследовании части хромосомных препаратов для регистрации и обработки микроизображений использовали цифровую камеру Canon Power Shot A95 или CCD-камеру AxiCam HR и программное обеспечение AXIOVISION фирмы Carl Zeiss MicroImaging GmbH (Германия).

Для каждого животного исследовано от 10 до 69 метафазных пластинок. Для особей-мозаиков число просчитанных клеток было не менее 22, чтобы с высокой достоверностью (90—95 %) оценить, что данные метафазы являются клеточными клонами, согласно рекомендациям, разработанным для анализа мозаицизма человека (Hook, 1977).

Среднее число В-хромосом на особь (индекс хВ) определяли на основе модальных хромосомных чисел животных в каждом месте отлова. Для этого показателя вслед за другими исследователями (Zima, Macholán, 1995) использовали обозначение «индекс хВ».

При распознавании у животных стабильных или мозаичных кариотипов использован критерий подсчета клеточных клонов, разработанный для исследования клеток

костного мозга лисиц с В-хромосомами (Беляев и др., 1974а). Животные со стабильным кариотипом обычно имели постоянное число хромосом во всех проанализированных метафазах. У таких мышей небольшие отклонения от модального числа (2—4 %) носили, как правило, гипоплоидный характер. У особей-мозаиков отклонения от модального числа превышали долю анеуплоидных клеток с В-хромосомами у животных со стабильным кариотипом. В тех случаях, когда такие отклонения в гипоплоидных классах клеток составляли 10 % и более относительно всех метафаз отдельной особи, а в гиперплоидных — от 5 % и выше, эти классы клеток мы считали клеточными клонами. Животных с двумя клеточными клонами и более классифицировали как мозаиков, а с одним клоном — как имеющих стабильный кариотип.

В некоторых случаях у особей-мозаиков наряду с модальными числами с В-хромосомами имелись таковые и без В-хромосом. Если у особей-мозаиков количество метафазных пластинок с 48 хромосомами численно превышало количество метафазных пластинок с 1—2 и т. д. В-хромосомами (49, 50 и пр.), мы относили их в графу с модальным числом 0 В-хромосом. Чтобы различать фактическое число особей без В-хромосом от общего числа особей с модальным числом 0 В-хромосом, в отдельной графе приведено число животных, в кариотипах которых выявлены В-хромосомы (nB) (см. таблицу).

Результаты и обсуждение

Частота встречаемости животных с В-хромосомами. Основной хромосомный набор у всех изученных *A. peninsulae* состоял из постоянно присутствующих во всех клетках 48 хромосом (А-хромосом), акроцентрических по морфологии и часто имеющих очень небольшие «плечики», которые удается рассмотреть на метафазах со слабой и средней степенью спирализации ДНК хромосом (рис. 1, а). Варибельная часть кариотипа представлена 0—7 В-хромосомами, преимущественно мета- или субметацентрическими по морфологии и варьирующими в размере от крупных, средних и мелких до мини-хромосом, которые в 2—3 раза мельче самых мелких из А-хромосом (рис. 1, б, в). Добавочные хромосомы обнаружены в кариотипах большей части животных (n = 312, или 87.9 %). Доли таких особей в Хабаровском (77.6 %, n = 52) и Приморском (89.6 %, n = 240) краях значительно различались. В кариотипах всех мышей Магаданской (n = 1), Амурской (n = 4) областей и Еврейской АО (n = 15) со 100 % частотой зарегистрированы В-хромосомы. Добавление нового материала к ранее изученным данным по частотам встречаемости особей с В-хромосомами у восточноазиатской мыши Дальнего Востока (Рослик и др., 2003; Kartavtseva, Roslik, 2004) не изменило эти показатели, что, вероятно, свидетельствует в пользу стабильности данной частоты в географических регионах.

Нами впервые проведен анализ изменчивости частоты встречаемости животных с В-хромосомами в выборках разных лет из 11 популяций трех географических регионов (см. таблицу). Так, в четырех выборках популяции № 4 Еврейской АО В-хромосомы имелись в кариотипах всех особей. В четырех популяциях Хабаровского края (№ 5, 6, 8 и 9) этот показатель изменялся в выборках разных лет. Как правило, в разных выборках присутствовало небольшое число особей без В-хромосом, хотя в другие годы выявлены только животные с В-хромосомами. Ана-

Спектр хромосомной изменчивости и средняя частота В-хромосом на особь (индекс В) у восточноазиатской мыши Дальнего Востока России

Но-мер	Место и год отлова	Распределение особей с модальным числом В-хромосом							n	nB	xB
		0	1	2	3	4	5	6			
1	Магаданская обл. (МО): г. Магадан, 1998			1					1	1	2.0
2	Амурская обл. (АО): с. Белогорье, 1986		1	2	1				4	4	2.0
Еврейская автономная обл. (ЕАО):											
3	ЕАО: г. Биракан, 1991	1	1	1					3	3	1.0
4	ЕАО: г. Биробиджан, всего		3	3	6				12	12	2.25
	2004		1	1					2	2	1.5
	2005		1		3				4	4	2.5
	2006		1	2	1				4	4	2.0
	2008				2				2	2	3.0
I	Всего АО+ЕАО: № 2—4	1	5	6	7				19	19	2.0
Хабаровский край (ХК):											
5	ХК: пос. Красное, всего	9	2	5					16	9	0.75
	1980	3		1					4	1	0.5
	1981	4	1	1					6	3	0.5
	1982	1							1	1	0
	1996	1	1	3					5	4	1.4
6	ХК: оз. Эворон, всего	2	1	9	3	2		1	18	17	2.39
	2001	1		8	1	2			12	11	2.25
	2002	1	1	1	2			1	6	6	2.67
7	ХК: пос. Солнечный, 2001	1							1	0	0
8	ХК: г. Комсомольск-на-Амуре, всего	4	1	3	2	1			11	8	1.5
	1983	4		2	1				7	4	1.0
	2001		1	1	1	1			4	4	2.5
9	ХК: пос. Пивань, всего	2	1	1					4	3	0.75
	1983	1		1					2	2	1.0
	1994	1	1						2	1	0.5
10	ХК: с. Мариинское, 1996					1			1	1	4.0
11	ХК: с. Малышево, 1986	3	3	6		1			13	11	1.46
12	ХК: пос. Заветы Ильича, 1986		1	1	1				3	3	2.0
II	Всего ХК: № 5—12	21	9	25	6	5		1	67	52	1.55
Приморский край (ПК):											
13	ПК: с. Красный Яр, 1996			1					1	1	2.0
14	ПК: с. Мельничное, 1980	1	1	1	1	1			5	5	2.0
15	ПК: с. Благодатное, заповедник «Сихотэ-Алинский», 1989		1	1		1			3	3	2.33
16	ПК: пос. Рудная Пристань, всего	1	4	5	2	2			14	14	2.0
	1990	1	2	1	1				5	5	1.4
	1991		1	2					3	3	1.67
	1993		1	2	1	2			6	6	2.67
17	ПК: г. Дальнегорск, всего	10	13	13	1				37	35	1.14
	1982	2		2					4	4	1.0
	1983	6	2	2					10	9	0.6
	1987			1					1	1	2.0
	1990	2	4	7					13	12	1.38
	1991		7	1	1				9	9	1.33
18	ПК: пос. Хрустальный, 1988	1	2	2	1				6	5	1.5
19	ПК: пос. Ольга, 1999			1					1	1	2.0
20	ПК: пос. Чугуевка, 1984		1			1			2	2	2.5

Продолжение таблицы

Но- мер	Место и год отлова	Распределение особей с модальным числом В-хромосом							n	nB	xВ	
		0	1	2	3	4	5	6				7
21	ПК: Синий хребет, с. Бусеевка, 1987		1		1	1				3	3	2.67
22	ПК: верховье р. Арсеньевка, 1996	2	4	1						7	5	0.86
23	ПК: с. Николаевка, 1998		1		1					2	2	2.0
24	ПК: с. Каменушка, «Уссурийский» за- поведник, всего	17	30	24	9	5				85	71	1.7
	1987		4	1						5	5	1.2
	1989	1	2	1						4	3	1.0
	1990	3	5	2	1	1				12	9	1.33
	1992					1				1	1	4.0
	1995	1	1		1					3	3	1.33
	1996	3	8	9	3	1				24	21	1.63
	1997	1	3	6	1					11	10	1.64
	1998		1	4	3	2				10	10	2.6
	1999	8	6	1						15	9	0.53
25	ПК: верховье р. Гранитная, 2000	2	1		4				1	8	6	2.5
26	ПК: с. Новонежино, 1999		4	1		1				6	6	1.67
27	ПК: с. Лукьяновка, 1990	1	1			2				4	4	2.25
28	ПК: с. Кучелиново, 1989		1	1		1				3	3	2.33
29	ПК: пос. Новолитовск, 1996					1				1	1	4.0
30	ПК: пос. Авангард, всего		3	2	2	2				9	9	2.33
	1986			1		1				2	2	3.0
	1994		1		1					2	2	2.0
	1996		1							1	1	1.0
	1997		1	1						2	2	1.5
	2001				1	1				2	2	3.5
31	ПК: г. Владивосток, всего	2	2	3	1	1				9	7	1.67
	1988			1	1					2	2	2.5
	1992		1	2		1				4	4	2.25
	1998	2	1							3	1	0.33
32	ПК: с. Турий Рог, 1986	1	6							7	6	0.86
33	ПК: с. Барабаш-Левада, 1985					1				1	1	4.0
34	ПК: пос. Пограничный, 2000	1								1	0	0
35	ПК: с. Фадеевка, 2000		1							1	1	1.0
36	ПК: с. Нежино, р. Ананьевка, 1990		4	1	3					8	8	1.88
37	ПК: заповедник «Кедровая падь», всего	3	6	10	6	2	2			29	26	2.14
	1994		3	3						6	6	1.5
	1995		2	2	2	2				8	8	2.5
	1996	3	1	5	4		2			15	12	2.2
38	ПК: с. Рязановка, 1992		2			2				4	4	2.5
39	ПК: пос. Краскино, 1996		1	2						3	3	1.67
40	ПК: ст. Хасан, 1997		1	1						2	2	1.5
41	ПК: п-ов Гамова, 1981, 1982, 1987—1990	1	3		1	1				6	6	1.67
III	Всего ПК: № 13—41	43	94	70	33	25	2	0	1	268	240	1.68
	Итого: № 1—41	65	108	102	46	30	2	0	2	355	312	1.67

Примечание. n — число изученных особей, nB — число особей с В-хромосомами. *Жирным шрифтом* выделены суммарные значения числа особей и xB для выборок животных, проанализированных в течение ряда лет, а *ниже курсивным шрифтом* — значения этих показателей для каждого года отлова.

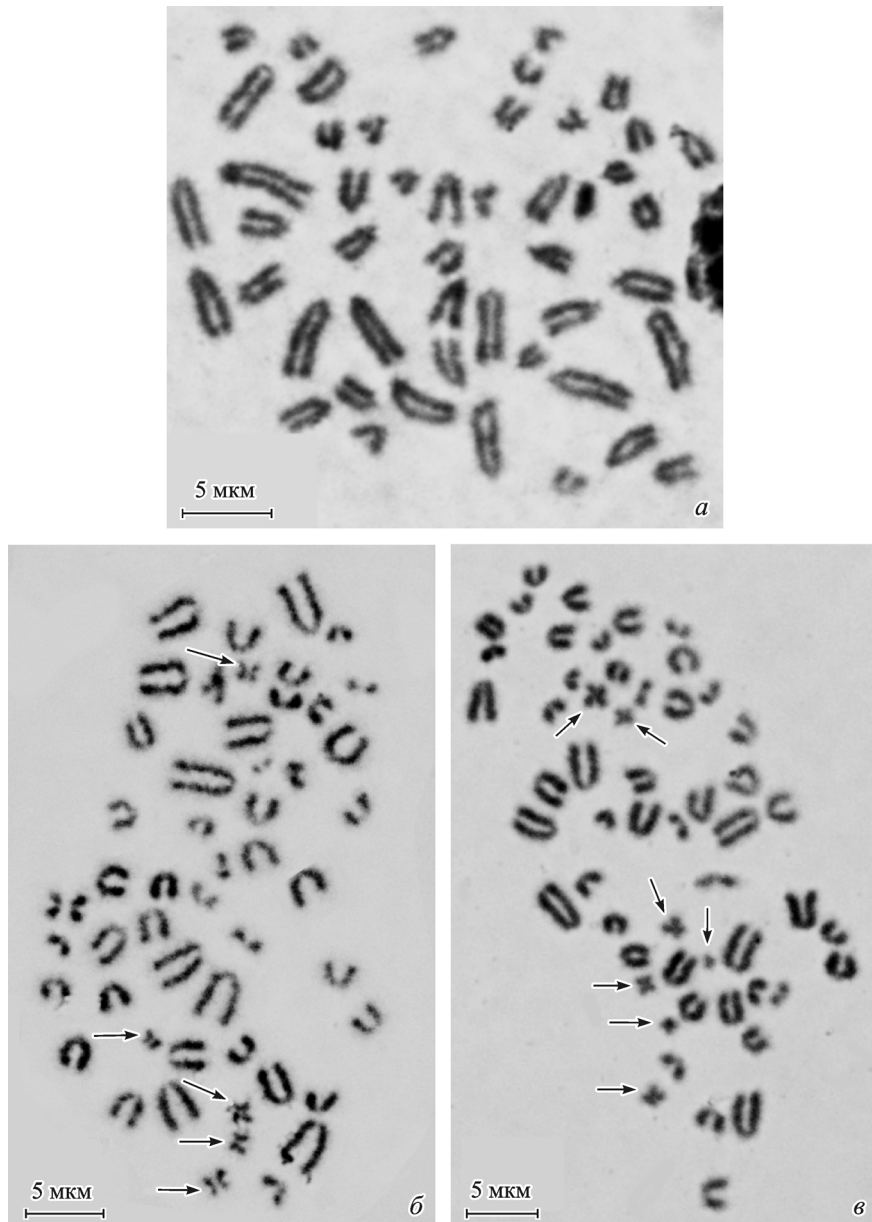


Рис. 1. Метафазные пластинки *Apodemus peninsulae* из Приморского края.

a — животное без В-хромосом (1230 ♂, № 34) с $2n = 48$; *б, в* — особь-мозаик (1212 ♂, № 25) с двумя модальными клеточными клонами: *б* — с $2n = 48 + 5$ В-хромосом, *в* — с $2n = 48 + 7$ В-хромосом. Основной набор представлен убывающими по размеру акроцентрическими хромосомами. В-хромосомы (указаны стрелками) по морфологии мета- или субметацентрические, по размеру — средние, мелкие и мини.

логичная картина наблюдалась и в Приморском крае (№ 17, 24, 31 и 37). Для популяции № 24 ранее отмечена изменчивость доли особей с В-хромосомами в выборках разных сезонов года (Картавцева, 1999). В Приморском крае обнаружены популяции (№ 16 и 30), где во всех выборках зарегистрирована постоянно высокая (100 %) частота животных с В-хромосомами. Следует заметить, что в популяции № 30 из-за постоянно низкой ее численности (около 5 %) выборки были небольшие (по 1—2 особи). Возможно, в годы поднятия численности этой популяции мы сможем обнаружить и животных без В-хромосом.

Полученные хромосомные данные свидетельствуют о том, что для восточноазиатской мыши двух регионов (Хабаровский и Приморский края) характерно варьирование доли особей с В-хромосомами как в разные годы изучения одной популяции, так и в разных популяциях.

По-видимому, варьирование частоты особей с В-хромосомами — явление не случайное. Подобные частотные вариации описаны и у других видов млекопитающих. Известно, что частота особей с В-хромосомами в ряде популяций *S. flavicollis* Югославии может изменяться в разные сезоны года (Blagojević, Vujošević, 1995; Vujošević, Blagojević, 1995). Имеются и противоположные сведения о том, что указанная частота этого же вида может оставаться постоянной в течение 5 лет и более (Vujošević, 1992). Аналогичные сведения о постоянстве частот В-хромосом и их морфологических типов в течение 3—9 лет исследования отмечены в популяциях копытного лемминга *Dicrostonyx torquatus* Полярного Урала, севера Якутии и запада Чукотки (Гилева, 2004).

Как показано выше, в целом для всех популяций восточноазиатской мыши характерно преобладание живот-

ных, имеющих В-хромосомы. Проанализировав собственные и литературные данные и рассчитав среднюю частоту встречаемости особей с В-хромосомами для вида *A. peninsulae* в целом, мы отметили довольно высокое ее значение — 82 % ($n = 1207$). Высокая частота встречаемости особей с В-хромосомами выявлена и у других животных. Например, у копытных леммингов она составляет 0,90, $n = 86$ (Гилева, 2004). У желтогорлой мыши Европы эта частота несколько ниже: 45 %, $n = 652$ (Wójcik et al., 2004), 33 %, $n = 995$ (Vujošević et al., 2005) и 20,5 %, $n = 44$ (Rovatsos et al., 2008). Немаловажно, что для желтогорлой мыши удалось обнаружить специфичные ДНК-профили, характерные для особей с В-хромосомами (независимо от числа последних) и отсутствующие у мышей без В-хромосом (Tanić et al., 2000). Высокая частота встречаемости животных с В-хромосомами у *A. peninsulae* и некоторых других видов группы «*Apodemus*», вероятно, подразумевает существование неких механизмов ее поддержания и накопления. По-видимому, можно предполагать наличие мейотического драйва В-хромосом у восточноазиатской мыши аналогично многим видам животных (Samacho et al., 2000). В основе механизма такого хромосомного драйва могут лежать, возможно, структурно-морфологические особенности В-хромосом *A. peninsulae* (Rubtsov et al., 2004; Рубцов и др., 2005). Постоянное присутствие в геноме большинства особей восточноазиатской мыши «лишнего» хромосомного материала позволяет предположить, что животные, несущие В-хромосомы, очевидно, имеют определенные селективные преимущества перед мышами без этих структур, особенно в периоды резкого падения (по различным причинам) численности популяции.

Изменчивость модального числа В-хромосом. Впервые для восточноазиатской мыши Дальнего Востока России исследованы модальные хромосомные числа, размах изменчивости которых составил от 48 до 55. Нами замечено, что в каждой конкретной популяции преобладали особи с определенным модальным числом В-хромосом (см. таблицу). Особенно ярко эта тенденция прослеживается в популяциях, где изучены относительно большие выборки мышей. Например, в юго-западной популяции Приморского края (№ 25) чаще встречены животные с 3 В-хромосомами (50 %), а в популяции № 11 Хабаровского края 46,2 % мышей имели по 2 В-хромосомы. Подобная тенденция преобладания определенных чисел В-хромосом отмечена для отдельных выборок одной популяции, взятых в разные годы. Так, в популяции № 6 Хабаровского края в 2001 г. преимущественно выявлены особи с 2 В-хромосомами (58,3 %), в 2002 г. — с 3 В-хромосомами (33,3 %). У животных заповедника «Кедровая Падь» (№ 37) в 1994 и 1995 гг. с равной вероятностью были встречены особи с 1, 2 и 1, 2, 3 и 4 В-хромосомами соответственно, а в 1996 г. незначительно преобладали мыши с 2 (33,3 %) и 3 (26,7 %) В-хромосомами. В заповеднике «Уссурийский» (№ 24) в 1990 г. преимущественно отмечены особи с 1 В-хромосомой (41,7 %), в 1996—1998 гг. — с 2 В-хромосомами (доли таких особей составили 37,5, 54,5 и 40,0 % соответственно), а в 1999 г. — без В-хромосом (53,3 %).

Суммируя данные по географическим регионам, можно видеть, что в популяциях Амурской обл. и Еврейской АО преимущественно встречаются животные с 3 (36,8 %) и 2 (31,6 %) В-хромосомами. В Хабаровском крае преобладали животные с 2 В-хромосомами (37,3 %) и без В-хромосом (31,3 %), в Приморском крае — с 1 (35,1 %) и с 2 (26,1 %) В-хромосомами. Выявлено суже-

ние числовых спектров В-хромосом у животных Амурской обл. и Еврейской АО по сравнению с мышами Хабаровского и Приморского краев. Общей тенденцией для животных трех регионов является встречаемость мышей с 2 В-хромосомами, однако частота таких особей несколько различается (см. таблицу).

Обобщив литературные данные по модальным числам мышей других регионов, мы также отмечаем, что для каждого региона характерны свои значения данной характеристики. Так, в Восточной Сибири чаще встречаются особи с 4, 5 и 7 В-хромосомами (Борисов, 1990в), в Томской обл. — с 2 и 9 (Волобуев, 1980; Тимина и др., 1980; Рослик, Картавецва, 2003), в Красноярском крае — с 21 и 22 (Борисов, 1990в), в Западных Саянах — с 5, 6 и 3 (Борисов, 1990б), в Горном Алтае — с 2, 3 и 5, 6 (Борисов, 2008), в Прибайкалье — с 3 и 9—10 (Борисов, 1990г), в Монголии — с 3, 4 и 6 (Борисов, Малыгин, 1991), в Бурятии — с 4 (Борисов, Малыгин, 1991), в Тыве и Читинской обл. — с 5 и 6 (Рослик, Картавецва, 2003; Рослик и др., 2005), в Китае — с 0, 1 и 6 (Wang et al., 2000), Ю. Корея — с 2 и 3 (Koh, 1986; Abe et al., 1997), в природных популяциях Японии — с 6 и 7 В-хромосомами (Hayata, 1973; Abe et al., 1997).

Изменчивость среднего числа В-хромосом на особь (индекса xV). В настоящей работе впервые приводится индекс xV для каждого места отлова мышей из популяций Дальнего Востока, рассчитанный по индивидуальным модальным числам хромосом. В различных географических дальневосточных популяциях восточноазиатской мыши индекс xV варьировал от 0 до 4. В среднем в дальневосточных популяциях вида он равен 1,67. Отклонения от среднего значения в конкретных географических регионах были незначительными. Так, в Магаданской, Амурской областях и Еврейской АО этот индекс xV был 2,0, в Хабаровском крае он составил 1,55, в Приморском крае — 1,68 (см. таблицу).

Небольшие усредненные значения индекса xV — от 2,3 до 4,0, близкие к дальневосточным популяциям *A. peninsulae*, отмечены в нескольких единичных сибирских популяциях южного Прибайкалья, юго-западного Забайкалья, Западных Саян, Восточной Сибири (Борисов, 1990б, 1990в, 1990г) и Читинской обл. (Рослик и др., 2005). В большинстве других популяций Сибири значения этого индекса были более высокими: 4,5 — в Читинской обл. (Рослик и др., 2005) и Горном Алтае (Борисов, 2008), 13,2 — в Красноярском крае (Борисов, 1990в) и максимально 20,7 — в пос. Майна Красноярского края (по: Волобуев, 1980; Тимина и др., 1980). Данные о высоких модальных числах хромосом также свидетельствуют в пользу высоких значений индекса xV для животных Японии (с о-ва Хоккайдо) (Hayata, 1973; Abe et al., 1997), Центрального Китая (Wang et al., 2000) и Монголии (Борисов, Малыгин, 1991). У других видов рода *Apodemus*, где обнаружены добавочные хромосомы, индекс xV , как правило, редко превышает 1,0 (Wójcik et al., 2004).

Как видно из табличных данных, в выборках различных годов отлова из 11 популяций (№ 4, 5, 6, 8, 9, 16, 17, 24, 30, 31, 37) индекс xV либо варьировал, либо оставался практически неизменным. На примере девятилетнего исследования кариотипов особей заповедника «Уссурийский» (№ 24) можно проследить, что индекс xV в 1987, 1989 и 1990 гг. слабо изменялся и был равен 1,2, 1,0 и 1,33 соответственно. В 1992 г. он возрос до 4,0, в 1995 г. понизился до 1,33, а затем вновь плавно нарастал: в 1996 и 1997 гг. он составил 1,63 и 1,64 соответственно и в

1998 г. — 2.6, а в 1999 г. резко упал до минимального значения 0.53. Аналогичная картина циклического подъема и снижения индекса хВ наблюдалась и в других популяциях (см. таблицу). Вопрос о том, почему в различные годы преобладают животные с тем или иным числом В-хромосом, остается открытым. Существующие на этот счет предположения весьма разноплановы и спекулятивны. Для желтогорлой мыши была предпринята попытка проследить связь между частотой особей с В-хромосомами, индексом хВ и степенью промышленных загрязнений, однако корреляция не была установлена (Zima et al., 1999). Большая часть исследованных нами мышей была из экологически чистых регионов и небольшая — из зоны промышленного кризиса (№ 16 и 17). Различий в индексе хВ между данными популяциями установлено не было. Вариации числа В-хромосом, по-видимому, могут быть связаны с численностью популяций (Vujošević, Vladojević, 1995; Картавцева, 1999; Wójcik et al., 2004). К числу предположений относится также гипотеза о связи В-хромосом с определенным вирусным заболеванием (клещевым энцефалитом), носителями которого в природе являются мелкие грызуны (Бекасова, Воронцов, 1975; Kartavtseva, Roslik, 2004). Существуют данные о том, что у рыжей полевки вирусные инфекции могут вызывать повышенную частоту мутаций (Гилева и др., 2001).

Вариации индекса хВ разных годов исследования продемонстрированы для популяции этого же вида в выборках с Телецкого оз. (Горный Алтай), где этот индекс от 2.3 в 1980 г. вырос до 6.5 в 2002 г. (Борисов и др., 2007). Одной из причин резкого подъема индекса хВ в выборках, возможно, явилось техногенное воздействие. Высокотоксичное жидкое неотработанное ракетное топливо (гептил и его производные) сбрасывается в данном районе и может негативно воздействовать на растения и животных, хотя также не исключено и влияние вирусного мутагенеза на организм мышей (Борисов, 2008).

С другой стороны, существуют сведения, свидетельствующие в пользу постоянства индекса хВ. Так, например, на особях лабораторных колоний двух подвидов копытных леммингов показано, что значения индекса хВ сходны с таковыми из природных популяций, из которых происходили родоначальники колоний, несмотря на разницу условий виварного содержания животных и природных условий (Gileva, 2003; Гилева, 2004). Учитывая постоянство индекса хВ, а также факт крайне редкой встречаемости у копытных леммингов митотически нестабильных особей-мозаиков (от 1.9 до 3.8 %), логично предполагать, что система В-хромосом у этого вида, по-видимому, является хорошо сбалансированной и устойчивой в противоположность системе В-хромосом у восточноазиатской мыши.

Распределение чисел В-хромосом в клетках животных со стабильным кариотипом и у особей-мозаиков. Кариотипы 219 (61.7 %) исследованных животных были мозаичными и 136 (38.3 %) — стабильными. Животные со стабильным кариотипом были как с В-хромосомами ($n = 93$), так и без таковых структур.

В группе мышей со стабильным кариотипом отмечена изменчивость числа В-хромосом от 0 до 4. В Магаданской обл. и Еврейской АО из 6 таких особей 66.7 % имели в кариотипах по 2 В-хромосомы. В Хабаровском крае ($n = 26$) 57.7 % мышей были без В-хромосом и 26.9 % — с 2 В-хромосомами. В Приморском крае ($n = 104$) 30.8 % особей были с 1 В-хромосомой, 26.9 % — без В-хромосом

и 23.9 % — с 2 В-хромосомами (рис. 2, а). Общим свойством этой группы является встречаемость в разных регионах особей с 2 В-хромосомами, и частота таких особей в регионах варьирует.

В группе особей-мозаиков были выявлены более разнообразные спектры сочетаний чисел В-хромосом, которые по размаху изменчивости (от 0 до 7) были значительно выше, чем в группе мышей со стабильным кариотипом. Максимальные числа В-хромосом (5—7) зарегистрированы лишь у небольшого числа особей-мозаиков. В Еврейской автономной и Амурской областях ($n = 14$) по 21.4 % особей-мозаиков имели 1—2 и 2—4 В-хромосомы и по 14.3 % животных содержали 0—1 и 2—3 В-хромосомы (рис. 2, б, 1). В Приморском крае ($n = 164$) преобладали мозаики со следующими числовыми спектрами В-хромосом: 1—2 (19.5 % особей), 0—2 (17.1 %) и 0—1 (15.2 %) (рис. 2, б, 3). В Хабаровском крае ($n = 41$) преобладали особи как со сходными с мышами вышеупомянутых регионов спектрами В-хромосом: 0—1 (19.5 %), 1—2 (17.1 %), так и с несколько иными: 1—3 (17.1 %), 2—3 (14.6 %), 0—2 (12.2 %) (рис. 2, б, 2). Общей характеристикой этой группы является нахождение во всех трех регионах мозаиков с 1—2, 0—2 и 0—1 В-хромосомами, но частоты встречаемости таких особей в регионах немного различаются. Спектры числовых сочетаний В-хромосом у особей-мозаиков в целом более многообразны по сравнению с группой мышей со стабильным кариотипом. Хотя эти спектры часто были аналогичными по числу В-хромосом, но также включали в себя и более высокие числа В-хромосом, не выявленные у животных со стабильным кариотипом. Схожее мнение о том, что спектры числовой изменчивости В-хромосом выше именно в группе особей-мозаиков, имеют исследователи сибирских популяций этого же вида (Волобуев, 1980; Тимина и др., 1980). По-видимому, именно особи-мозаики вносят наибольший вклад в изменчивость и появление более широких спектров варьирования чисел В-хромосом.

Тот факт, что в популяциях восточноазиатской мыши и некоторых видов млекопитающих постоянно поддерживаются высокие доли особей-мозаиков, может свидетельствовать в пользу того, что варианты сочетаний определенных чисел В-хромосом у мозаиков выполняют какую-то адаптивную роль в тот или иной момент переживания популяцией неблагоприятных условий среды. Периодически изменяющиеся условия жизни должны вызывать циклические преобразования в структуре популяции видов как результат действия отбора. При смене условий обитания в течение сезона повышаются частоты встречаемости особей с генотипами, наиболее адаптированными в конкретных условиях (Алтухов, 2003). Очевидно, не следует забывать и о параллелизме. Так, особи *A. peninsulae* из разных географических регионов, различных мест обитания и принадлежащие к разным подвидам (например, сибирские, монгольские и хоккайдские мыши) могут иметь сходные по числу, но различные по составу варианты системы В-хромосом (Kartavtseva, Roslik, 2004).

Имеются данные о сопряженности числа В-хромосом и характера мозаицизма с фенотипическими эффектами у животных. Влияния добавочных хромосом на плодовитость и жизнеспособность лисиц *Vulpes vulpes* не обнаружено (Беляев и др., 1974а). Однако между поведением серебристо-черных лисиц и характером вариации числа В-хромосом была выявлена коррелятивная связь. Показа-

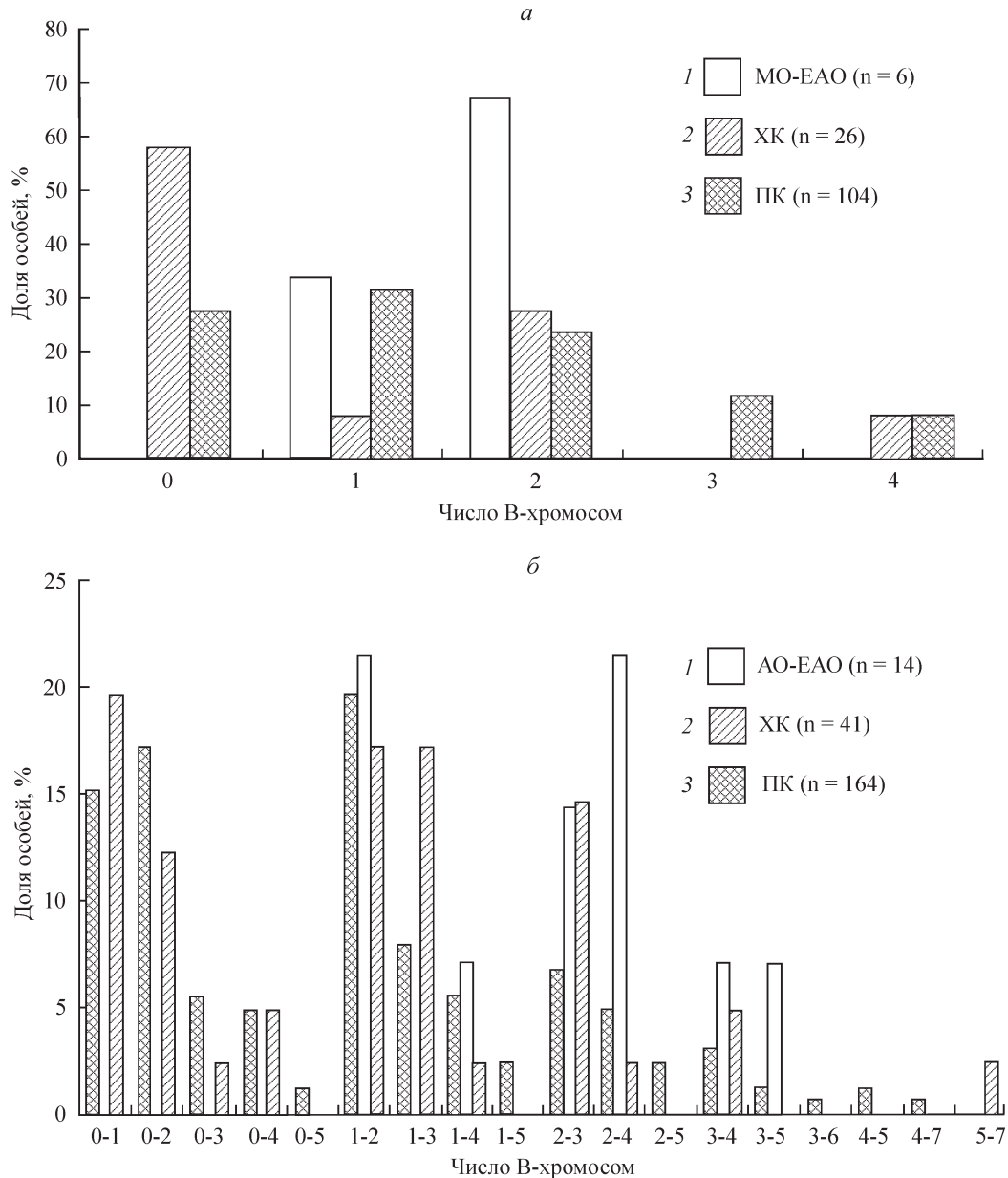


Рис. 2. Распределение животных по числу В-хромосом в разных географических регионах Дальнего Востока России. а — доли особей со стабильными кариотипами; б — доли особей-мозаиков. Столбики: 1 — объединенные данные для популяций Магаданской (МО), Амурской (АО) областей и Еврейской АО (ЕАО); 2 — для Хабаровского края (ХК), 3 — для Приморского края (ПК).

ны достоверные различия между группой животных, селектированных по поведению на доместикационный эффект и агрессивность, по сравнению с неселектированными. Было доказано повышение доли особей-мозаиков (до 72.7 % у ручных лисиц и 67.7 % у агрессивных в сравнении с 43.6 % и 56.0 % у неселектированных) и появление высокклоновых животных в группе ручных лисиц (Беляев и др., 1974б). Возможно, у енотовидной собаки *Nyctereutes procyonoides procyonoides* фермерского разведения может наблюдаться ситуация, как у серебристо-черных лисиц. У этого вида выявлен высокий уровень мозаицизма — 92.3 % (Szczerbal et al., 2005) (или 76.9 % по критерию настоящей работы), который, вероятно, также может быть связан с разведением животных в неволе. Селективно значимые фенотипические эффекты (изменение линейных размеров тела и(или) краниометрических признаков), связанные с присутствием В-хромосом, были отмечены

также у копытных леммингов (Гилева 1982, 2004; Gileva, 2003) и желтогорлой мыши (Blagojević, Vujošević, 2000; Jojić et al., 2007). Таким образом, В-хромосомы у млекопитающих, по-видимому, участвуют в генетическом контроле ряда количественных признаков — роста, развития и др.

Феномен мозаицизма хорошо известен в медицинской литературе, касающейся исследований аномалий аутосом и половых хромосом человека. У пациентов с различными хромосомными нарушениями уровень мозаицизма составляет от 1—2 до 75 % (Hassold et al., 1988; Akbari et al., 1998; Hassanzadeh et al., 2005; Araújo, Ramos, 2008). У эмбрионов человека доля мозаиков с разными хромосомными aberrациями может достигать 100 % (Malmgren et al., 2002). Негативное влияние анеуплоидии по 21 паре аутосом на фенотипическое проявление нивелируется у особей-мозаиков, имеющих смешанные клет-

ки — с трисомией и нормальные. При этом чем больше доля клеток с нормальным кариотипом, тем меньше фенотипическое проявление синдрома (Werner et al., 1982). Экстраполируя эти результаты на наши данные, можно предположить, что максимальные числа В-хромосом (5—7), обнаруженные у особей-мозаиков *A. peninsulae*, вероятнее всего, не несут адаптивной нагрузки. Как показано выше, в кариотипах *A. peninsulae* Дальнего Востока преимущественно содержатся 0—2 В-хромосомы. В 2—4 раза реже найдены животные, имеющие 3—4 В-хромосомы, и крайне редко — особи-мозаики с 5 и 7 В-хромосомами. Очевидно, животные с 1—2 В-хромосомами имеют определенные селективные преимущества перед мышами с более высоким числом В-хромосом. Немеделевское наследование В-хромосом, приводящее к митотической нестабильности их числа, является фактором повышения частоты В-хромосом в природных популяциях. Однако распространение этих В-хромосом в популяциях все же не безгранично. По-видимому, имеются какие-то механизмы, регулирующие сохранение у дальневосточных мышей именно невысоких чисел В-хромосом. Аналогичная картина по ограничению в клетках числа В-хромосом и по наибольшей частоте встречаемости метафаз с определенными числами хромосом была выявлена для серебристо-черных лисиц. У них редко отмечены хромосомные числа выше 38, где $V = 4$ (Беляев и др., 1974а, 1974б).

Избыток генетического материала, выраженного в максимальных числах В-хромосом, по-видимому, может оказывать отрицательное воздействие на организм носителя. Однако факт выявления наиболее широких спектров чисел В-хромосом и максимальных чисел В-хромосом именно у особей-мозаиков свидетельствует о том, что мозаицизм по В-хромосомам, очевидно, очень важен для организма, поскольку, вероятно, позволяет уменьшить отрицательное воздействие избыточного материала ДНК В-хромосом.

FISH-анализ В-хромосом *A. peninsulae* из нескольких популяций Приморского и Хабаровского краев показал сходство этих структур по составу ДНК и вероятное их происхождение путем амплификации прицентромерных участков половых хромосом, а также выявил различия в происхождении В-хромосом дальневосточных и сибирских популяций (Rubtsov et al., 2004; Рубцов и др., 2005). Поскольку состав В-хромосом у мышей из дальневосточных популяций по сравнению с таковым мышей сибирских популяций оказался относительно однородным, встает вопрос: что важнее для *A. peninsulae* Дальнего Востока — количество ДНК В-хромосом (число и размеры) или сочетание вариантов разных размерно-морфологических типов В-хромосом? Ответа на этот вопрос пока не получено. Хотя для других видов животных, например кобылок *Eupreopcnemis plorans*, имеются сведения о том, что некоторые из основных морфотипов В-хромосом имеют эндемичный характер распространения (Bakkali et al., 1999; Cabrero et al., 1999; Дзюбенко и др., 2006).

В заключение можно сказать, что благодаря многолетнему изучению выборок восточноазиатской мыши Дальнего Востока России были проанализированы межпопуляционный, внутривидовой полиморфизм и мозаицизм по числу В-хромосом. В-хромосомы выявлены в кариотипах большей части изученных животных (87,9%), из которых 61,7% составили особи-мозаики. Нам впервые удалось выявить непостоянство в частотах встречаемости животных с В-хромосомами в разных вы-

борках этого вида, а также исследовать размах изменчивости модальных чисел В-хромосом (от 0 до 7) и варьирование индекса xV (от 0 до 4) не только у особей разных популяций, но и в выборках одной популяции. На основе анализа двух групп животных (со стабильным кариотипом и особей-мозаиков) было показано преобладание мышей с определенными числами В-хромосом (как правило, 0—2), но с разной частотой в трех географических регионах. У особей-мозаиков отмечены более широкие спектры изменчивости числа В-хромосом (от 0 до 7) в отличие от животных, имеющих стабильный кариотип (от 0 до 4). Невысокие числа В-хромосом (1—2), по-видимому, играют адаптивную роль в отличие от максимальных чисел В-хромосом (5—7), хотя последние и отмечены с низкой частотой у особей-мозаиков.

На основе исследования числовых характеристик В-хромосом в выборках различных лет и в разных природных материковых популяциях восточноазиатской мыши Дальнего Востока России мы предположили, что в целом система В-хромосом этого вида, вероятно, несбалансированная и неустойчивая. Однако о сбалансированности системы В-хромосом *A. peninsulae* по морфологическим и размерным характеристикам, вероятно, следует судить после изучения этих показателей.

Авторы выражают благодарность за помощь в отлове животных коллегам: М. В. Павленко, К. В. Коробицыной, Л. В. Фрисман, Л. В. Якименко, А. А. Назаренко (БПИ ДВО РАН), М. Е. Косому (ИЭИМ ДВО РАН) и Н. Е. Докучаеву (ИБПС ДВО РАН). Искренне благодарим К. В. Коробицыну за любезное предоставление части хромосомных препаратов от сборов 1980—1985 гг. из коллекции, хранящейся в Лаборатории эволюционной зоологии и генетики БПИ ДВО РАН, а также А. П. Крюкова за критические замечания по оформлению рукописи.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 06-04-48969), ДВО РАН (проекты 06-III-A-06-145 и 06-III-A-06-473) и программы фундаментальных исследований президиума РАН «Генетические процессы в природных популяциях ценных, редких и модельных видов растений и животных российского Дальнего Востока», а также при технической поддержке Центра коллективного пользования микроскопических объектов Биолого-почвенного института ДВО РАН (Владивосток).

Список литературы

- Алтухов Ю. П. 2003. Генетические процессы в популяциях: Учеб. пособие. 3-е изд., перераб. и доп. М.: ИКЦ Академкнига. 431 с.
- Бекасова Т. С., Воронцов Н. Н. 1975. Популяционный хромосомный полиморфизм у азиатских лесных мышей *Apodemus peninsulae*. Генетика. 11 (6) : 89—94.
- Беляев Д. К., Волобуев В. Т., Раджабли С. И., Трут Л. Н. 1974а. Полиморфизм и мозаицизм по добавочным хромосомам у серебристо-черных лисиц. Генетика. 10 (2) : 58—67.
- Беляев Д. К., Волобуев В. Т., Раджабли С. И., Трут Л. Н. 1974б. Исследование природы и роли добавочных хромосом серебристо-черных лисиц. Сообщение II. Добавочные хромосомы при селекции животных по поведению. Генетика. 10 (8) : 83—91.
- Борисов Ю. М. 1990а. Цитогенетическая структура популяции *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Muridae) на побережье Телецкого озера (Алтай). Генетика. 26 (7) : 1212—1220.

- Борисов Ю. М. 1990б. Изменчивость цитогенетической структуры популяций *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Muridae) в Западных Саянах. Генетика. 26 (8) : 1484—1491.
- Борисов Ю. М. 1990в. Цитогенетическая дифференциация популяций *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Muridae) в Восточной Сибири. Генетика. 26 (10) : 1828—1839.
- Борисов Ю. М. 1990г. Система В-хромосом — маркер популяций *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Muridae) в Прибайкалье. Генетика. 26 (12) : 2215—2225.
- Борисов Ю. М. 2008. Процесс увеличения числа и вариантов системы В-хромосом мышшей *Apodemus peninsulae* в популяции Горного Алтая за 26-летний период. Генетика. 44 (9) : 1227—1237.
- Борисов Ю. М., Бочкарев М. Н., Карамышева Т. В., Лаухина О. В., Борисова З. З., Рубцов Н. Б. 2007. Феномен увеличения числа В-хромосом у восточноазиатских мышшей (*Apodemus peninsulae*, Rodentia, Muridae) в популяции из Горного Алтая. Докл. РАН. 412 (1) : 126—128.
- Борисов Ю. М., Малыгин В. М. 1991. Клиновидная изменчивость системы В-хромосом восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* из Бурятии и Монголии. Цитология. 33 (1) : 106—111.
- Волобуев В. Т. 1979. Кариологический анализ трех сибирских популяций азиатской лесной мыши *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Muridae). ДАН СССР. 248 (6) : 1452—1454.
- Волобуев В. Т. 1980. Система В-хромосом азиатской лесной мыши *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Muridae). Сообщение I. Структура кариотипа, G- и C-полосы и характер вариации числа В-хромосом. Генетика. 16 (7) : 1277—1284.
- Волобуев В. Т., Тимина Н. Ю. 1980. Необычайно высокое число В-хромосом и мозаицизм по ним у азиатской лесной мыши *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Muridae). Цитология и генетика. 14 (13) : 43—45.
- Гилева Э. А. 1982. В-хромосомы у копытного лемминга *Dicrostonyx torquatus* Pall. (1779): С-гетерохромативная природа и фенотипический эффект. ДАН СССР. 262 (4) : 989—992.
- Гилева Э. А. 2004. Система В-хромосом у копытных леммингов *Dicrostonyx torquatus* Pall., 1779 из природных и лабораторных популяций. Генетика. 40 (12) : 1686—1694.
- Гилева Э. А., Полявина О. В., Алекина Н. С., Демина В. Т., Осипова О. В., Бернштейн А. Д. 2001. Вирусные инфекции и хромосомные нарушения у рыжей полевки из природных и лабораторных популяций. Генетика. 37 (4) : 504—510.
- Дзюбенко В. В., Караган Г. А., Чиплак Б., Рубцов Н. Б., Бугров А. Г. 2006. Полиморфизм по добавочным (В) хромосомам в армянских и турецких популяциях плавучей кобылки *Eyprepocnemis plorans plorans*. Цитология. 48 (12) : 1016—1022.
- Картавецва И. В. 1999. Добавочные хромосомы, мозаицизм и динамика численности в двух популяциях восточноазиатской мыши (*Apodemus peninsulae*, Rodentia) Приморского края в различные сезоны года. Генетика. 35 (7) : 949—955.
- Раджабли С. И., Борисов Ю. М. 1979. Варианты системы добавочных хромосом у континентальных форм *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Muridae). ДАН СССР. 248 (4) : 979—981.
- Рослик Г. В., Картавецва И. В. 2003. Исследование добавочных хромосом восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* Thomas, 1906 (Rodentia) из Сибири, Алтая, Тывы и Забайкалья. В кн.: Эрдем Шинжилгэний Бутээл = Грызуны Монголии и прилежащих территорий. Матер. Ин-та биологии. Монголия, Улаанбаатар. 24 : 133—139.
- Рослик Г. В., Картавецва И. В., Иваса М. 2003. Изменчивость и стабильность числа В-хромосом в материковых и островных популяциях восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Muridae). В кн.: Проблемы эволюции. Сб. науч. тр. Владивосток: Дальнаука. 5 : 136—149.
- Рослик Г. В., Картавецва И. В., Павленко М. В., Кораблев В. П. 2005. Частота встречаемости В хромосом у восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* (Rodentia) Читинской области. В кн.: Экосистемы Монголии и приграничных территорий соседних стран: природные ресурсы, биоразнообразие и экологические перспективы. Матер. Междунар. конф. Монголия, Улаанбаатар. 307—309.
- Рубцов Н. Б., Карамышева Т. В., Картавецва И. В., Андреевкова О. В., Бочкарев М. Н., Рослик Г. В., Рубцов Д. Н., Перепелов Е. А., Бугров А. Г. 2005. В хромосомы: ДНК, происхождение, эволюция. Биол. мембраны. 22 (3) : 196—211.
- Тимина Н. Ю., Попова Н. А., Нагребецкая М. И., Михайлова Е. А. 1980. Полиморфизм и мозаицизм по В-хромосомам у азиатской лесной мыши *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Muridae). В кн.: Проблемы популяционной и эволюционной цитогенетики растений и животных. Томск: Изд-во Томск. ун-та. 128—138.
- Abe S., Han S. H., Kojima H., Ishibashi Y., Yoshida M. C. 1997. Differential staining profiles of B-chromosomes in the East-Asiatic wood mouse *Apodemus peninsulae*. Chromosome Sci. 1 : 7—12.
- Akbari M. T., Behjati F., Ashtiani Z. O., Khaleghian M. 1998. Chromosomal abnormalities in a referred population: a report of 383 Indian cases. Acta med. Iran. 36 : 64—69.
- Araújo A., Ramos E. S. 2008. Cryptic mosaicism involving a second chromosome X in patients with Turner syndrome. Braz. J. Med. Biol. Res. 41 : 368—372.
- Bakkali M., Cabrero J., López-León M. D., Perfectti F., Camacho J. P. M. 1999. The B chromosome polymorphism of the grasshopper *Eyprepocnemis plorans* in North Africa. I. B variants and frequency. Heredity. 83 : 428—434.
- Bekasova T. S., Vorontsov N. N., Korobitsyna K. V., Korablev V. P. 1980. B chromosomes and comparative karyology of the mice of the genus *Apodemus*. Genetica. 52—53 : 33—43.
- Blagojević J., Vujošević M. 1995. The role of B chromosomes in the population dynamics of yellow-necked wood mice *Apodemus flavicollis* (Rodentia, Mammalia). Genome. 38 : 472—478.
- Blagojević J., Vujošević M. 2000. Do B chromosomes affect morphometric characters in yellow-necked mice *Apodemus flavicollis* (Rodentia, Mammalia)? Acta theriol. 45 : 129—135.
- Cabrero J., López-León M. D., Bakkali M., Camacho J. P. M. 1999. Common origin of B chromosome variants in the grasshopper *Eyprepocnemis plorans*. Heredity. 83 : 435—439.
- Camacho J. P. M., Sharbel T. F., Beukeboom L. W. 2000. B-chromosome evolution. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci. 355 : 163—178.
- Ford C. F., Hamerton J. L. 1956. A colchicine hypotonic citrate squash preparation for mammalian chromosomes. Stain Technol. 31 : 247—251.
- Gileva E. A. 2003. B chromosomes: transmission and phenotypic effects (the case of *Dicrostonyx torquatus*). In: Problems of evolution. Collected papers. Vladivostok: Dalnauka. 5 : 127—135.
- Hassanzadeh M. N., Seyyedi S. A., Aboutorabi R. 2005. Effects of karyotype variations on phenotype of patients with Turner syndrome. Iran. J. Med. Sci. 30: 182—185.
- Hassold J., Benham F., Leppert M. 1988. Cytogenetic and molecular analysis of sex-chromosome monosomy. Amer. J. Hum. Genet. 42 : 534—541.
- Hayata I. 1973. Chromosomal polymorphism caused by supernumerary chromosomes in the field mouse, *Apodemus giliacus*. Chromosoma. 42 : 403—414.
- Hook E. B. 1977. Exclusion of chromosomal mosaicism: tables of 90 %, 95 %, and 99 % confidence limits and comments on use. Amer. J. Hum. Genet. 29 : 94—97.
- Jojić V., Blagojević J., Ivanović A., Bugarski-Stanojević V., Vujošević M. 2007. Morphological integration of the mandible in yellow-necked mice: the effects of B chromosomes. J. Mammal. 88 : 689—695.
- Kartavtseva I. V., Roslik G. V. 2004. A complex B chromosome system in the Korean field mouse *Apodemus peninsulae*. Cytogenet. Genome Res. 106 : 271—278.
- Kartavtseva I. V., Roslik G. V., Pavlenko M. V., Amachaeva E. Yu., Sawaguchi S., Obara Y. 2000. The B chromosome system of the Korean field mouse *Apodemus peninsulae* in the Russian Far East. Chromosome Sci. 4 : 21—29.
- Koh H. S. 1986. Systematic studies of Korean Rodents. II. A chromosome analysis in Korean field mice, *Apodemus peninsulae peninsulae* Thomas (Muridae, Rodentia), from Mungyong, with the comparison of morphometric characters of these Korean field

mice to sympatric Striped field mice, *A. agrarius corea* Thomas. Korean J. Syst. Zool. 2 : 1—10.

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

Malmgren H., Sahlen S., Inzunza J., Aho M., Rosenlund B., Fridstrom M., Hovatta O., Ahrlund-Richter L., Nordenskjold M., Blennow E. 2002. Single cell CGH analysis reveals a high degree of mosaicism in human embryos from patients with balanced structural chromosome aberrations. Mol. Hum. Reprod. 8 : 502—510.

Rovatsos M. T., Mitsainas G. P., Tryfonopoulos G. A., Stamatopoulos C., Giagia-Athanasopoulou E. B. 2008. A chromosomal study on Greek populations of the genus *Apodemus* (Rodentia, Murinae) reveals new data on B chromosome distribution. Acta Theriol. 53 : 157—167.

Rubtsov N. B., Karamysheva T. V., Andreenkova O. V., Bochkarev M. N., Kartavtseva I. V., Roslik G. V., Borissov Y. M. 2004. Comparative analysis of micro and macro B chromosomes in the Korean field mouse *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Murinae) performed by chromosome microdissection and FISH. Cytogenet. Genome Res. 106 : 289—294.

Szczerbal I., Kaczmarek M., Switonski M. 2005. Compound mosaicism, caused by B chromosome variability, in the chinese racoon dog (*Nyctereutes procyonoides procyonoides*). Folia biol. (Kra-kow). 53 : 155—159.

Tanić N., Dedović N., Vujošević M., Dimitrijević B. 2000. DNA profiling of B chromosomes from the yellow-necked mouse *Apodemus flavicollis* (Rodentia, Mammalia). Genome Res. 10 : 55—61.

Vujošević M. 1992. B-chromosome polymorphism in *Apodemus flavicollis* (Rodentia, Mammalia) during five years. Caryologia. 3—4 : 347—352.

Vujošević M., Blagojević J. 1995. Seasonal changes of B-chromosome frequencies within the population of *Apodemus flavicollis* (Rodentia) on Cer mountain in Yugoslavia. Acta theriol. 40 : 131—137.

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

Vujošević M., Jojić V., Blagojević J. 2005. Intra individual variation in the number of B chromosomes in the yellow-necked mouse, *Apodemus flavicollis* (Mammalia, Rodentia). Folia biol. 53 : 1—4.

Wang J., Zhao X., Qi H., Koh H. S., Zhang L., Guan Z., Wang Ch. 2000. Karyotypes and B chromosomes of *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Mammalia). Acta theriol. Sin. 20 : 289—296.

Werner W., Herrmann F. H., John B. 1982. Cytogenetic studies of a family with trisomy 21 mosaicism in two successive generations as the cause of Down's syndrome. Hum. Genet. 60 : 202—204.

Wójcik J. M., Wójcik A. M., Macholán M., Piálek J., Zima J. 2004. The mammalian model for population studies of B chromosomes: the wood mouse (*Apodemus*). Cytogenet. Genome Res. 106 : 264—270.

Zima J., Ieradi L. A., Allegra F., Sartoretti A., Wlosoková E., Cristaldi M. 1999. Frequencies of B chromosomes in *Apodemus flavicollis* are not directly related to mutagenetic environmental effects. Folia zool. 48 : 115—119.

Zima J., Macholán M. 1995. B chromosomes in the wood mice (genus *Apodemus*). Acta theriol. 3 : 75—86.

Поступила 25 IX 2008

B CHROMOSOME NUMBER POLYMORPHISM AND MOSAICISM OF THE KOREAN FIELD MOUSE *APODEMUS PENINSULAE* (RODENTIA) IN THE RUSSIAN FAR EAST

G. V. Roslik,¹ I. V. Kartavtseva

Institute of Biology and Soil Science FEB RAS, Vladivostok,

¹ e-mail: roslik_g@mail.ru

Karyotype analysis of the *Apodemus peninsulae* (n = 355) from 41 trapping points from the Russian Far East made it possible to reveal B chromosomes in 87.9 % animals, where 61.7 % among them were mosaics. Different levels of B chromosome numbers variability such as inter — and intrapopulation, and intraindividual (mosaicism) as well have been studied. It has been revealed that frequencies of occurrence of individuals with B chromosomes and mosaicism were not constant between different population's samples. The range of the modal B chromosome number variations and the xB index variability (from 0 to 4, xB averaged 1.67) both have been first investigated in different samples and populations of this species. Individuals with the predominant B chromosome numbers (as a rule, 0—2) have been revealed in both groups of animals (with stable and mosaic karyotypes) but the frequency was different in the geographical regions. The spectra of B chromosome variability were wider in mosaics (0—7) in comparison with animals with stable karyotypes (0—4). High frequency of individuals with B chromosomes and with mosaicism, and their significance for the species is discussed. The adaptive role of the low number of B chromosomes (1—2) is assumed and the B chromosome system seems not to be balanced in the species in whole.

Key words: *Apodemus peninsulae*, the Russian Far East, B chromosomes, mosaicism, xB index.