

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ МОРФОТИПОВ В-ХРОМОСОМ ВОСТОЧНОАЗИАТСКОЙ МЫШИ (*APODEMUS PENINSULAE*) ПРИАМУРЬЯ

Г.В. Рослик¹, И.В. Картавцева¹, Л.В. Фрисман^{1,2}, У.В. Горобейко¹

¹Биолого-почвенный институт ДВО РАН,

пр-т 100-летия Владивостока 159, г. Владивосток, 690022,

e-mail: roslik_g@mail.ru, irina-kar52@rambler.ru, ich_tu_dir_weh@bk.ru

²Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН,

ул. Шолом-Алейхема 4, г. Биробиджан, 679016,

e-mail: l.frisman@mail.ru

*В статье приводятся результаты сравнительного анализа кариотипов *Apodemus peninsulae* из малоизученных районов Среднего Приамурья и прилегающих территорий. Проведено сопоставление как числовых, так и частотных характеристик встречаемости морфотипов В-хромосом у животных Верхнего, Среднего, Нижнего Приамурья, а также у особей центральной, восточной, западной и южной частей Приморского края. Обнаружена нестабильность вида по этим параметрам в пространстве и во времени. Выявлена клинальная изменчивость утраты редких морфотипов В-хромосом в популяциях рассматриваемого региона в направлении с востока на северо-запад.*

Ключевые слова: В-хромосомы, морфотип, кариотип, *Apodemus peninsulae*, Приамурье.

Введение

Животный мир Приамурья сформировался на стыке четырех ландшафтных комплексов (фаун): маньчжурской фауны смешанных и лиственных лесов, охотско-камчатской фауны елово-пихтовой тайги, восточно-сибирской или ангарской фауны светлохвойной тайги и даурско-монгольской степной фауны [6], что обуславливает здесь широкое видовое разнообразие и неиссякаемое внимание исследователей к его изучению. Наши интересы связаны с одним из представителей млекопитающих данного региона – восточноазиатской мышью *Apodemus peninsulae* Thomas, 1906, которая может служить модельным объектом для исследователей зоологов и генетиков по ряду причин.

Во-первых, *A. peninsulae* – это широкоареальный вид, распространенный на территории России к востоку от р. Обь в Сибири до побережья Тихого океана на Дальнем Востоке, обитает на о. Сахалин, а также в Северной Монголии, Корее, Японии (о. Хоккайдо) и в Китае [2]. Согласно недавней сводке по исследованию родентофауны Еврейской автономной области (ЕАО), данный вид отмечен здесь в самых разнообразных биотопах: тяготеет к лесным угольям, на разнотравных лугах обнаружен только рядом с облесенными территориями, изредка встречается на лугово-бо-

лотных пространствах, не обнаружен на разрабатываемых сельскохозяйственных полях [19]. Внутривидовая таксономия вида в целом далека от завершения, вследствие слабых морфологических отличий подвидов, границы распространения которых до сих пор спорны. Наибольшие разногласия вызывает форма, обитающая на территории Дальнего Востока России. Ряд авторов рассматривает мышей, занимающих территорию к востоку от оз. Байкал и до побережья Тихого океана, как подвид *A. peninsulae praetor* Miller, 1914 [8, 10, 21, 22 и др.]. По мнению других исследователей, на материковой части Дальнего Востока распространен подвид *A. p. peninsulae* Thomas, 1906 [1, 2, 5, 20 и др.], хотя реальные границы распространения этого подвида до сих пор неясны. Павленко [9], проводившей ревизию рода *Apodemus* с использованием данных электрофоретического исследования белков, на территории Дальнего Востока выделены две различающиеся группы мышей. Первая группа – юго-восточная, расположена к югу от р. Амур, включая Корейский п-ов. Здесь обитает подвид *A.p. peninsulae*, вторая – северо-западная группа, расположена к северу от р. Амур. На этой территории, по ее мнению, распространен подвид *A. p. praetor*.

Во-вторых, восточноазиатская мышь является еще и хромосомно-полиморфным видом. В

кариотипах этого вида, помимо хромосом основного набора с акроцентрической морфологией, как правило, содержатся добавочные (или В-) хромосомы. В-хромосомы разделяют на макрохромосомы различных размеров (от мелких до крупных) и морфологии: мета- (М), субмета- (SM), субтелоцентрические (ST), акроцентрические (А); микрохромосомы, без видимой морфологии [см. обзоры: 4; 21]; а также мини-В-хромосомы – очень мелкие, но с распознаваемой М или А морфологией [10, 15]. Ранее нами показано, что популяции мышей по ареалу отличаются по числу, частоте встречаемости, разнообразию морфотипов В-хромосом и по характеру мозаицизма [12, 14, 15, 21]. Отмечено, что частота встречаемости особей-мозаиков меняется в разных популяциях восточноазиатской мыши от 0,13 до 0,85 [12, 14, 21]. Дифференциация по числу и морфологии макро- и микро-В-хромосом шести подвидов восточноазиатской мыши (*A. p. nigritalus* Hollister, 1913 в Сибири, *A. p. major* Radde, 1862 non Pallas, 1779 в Монголии, *A. p. praetor* Miller, 1914 на российском Дальнем Востоке, *A. p. peninsulae* Thomas, 1906 в Корее, *A. p. giliacus* Thomas, 1907 в Японии (о-в Хоккайло), *A. p. sowerbyi* Jones, 1956 в Центральном Китае) была показана нами [21]. Накапливающиеся к настоящему времени данные о молекулярно-генетическом составе ДНК В-хромосом восточноазиатской мыши свидетельствуют об отсутствии в составе ДНК В-хромосом мышей Дальнего Востока повторов, характерных для ДНК микро-В-хромосом Сибири, с одной стороны, и о сходстве некоторых повторов ДНК макро-В-хромосом Сибири и Дальнего Востока, с другой стороны [16, 17, 23].

Общей характеристикой кариотипов животных Дальнего Востока России в целом является преимущественная встречаемость одной-двух метацентрических макро-В-хромосом мелких и средних размеров и отсутствие микро-В-хромосом [14, 15, 20, 23]. Однако степень кариологических исследований *A. peninsulae* на территории Дальнего Востока России весьма неравномерна. Наиболее хорошо изучены популяции этого вида из Приморского края, где нами описана система В-хромосом 280 особей [12, 14, 15, 21], а также есть сведения о кариотипах еще 116 особей, изученных другими исследователями [по: 4, 10]. Достаточно описаны кариотипы мышей Нижнего Приамурья [12, 14], особенно – с левого берега р. Амур, Хабаровского края (n=59), где числа В-хромосом, так же, как и в Приморье, изменяются от 0 до 7. Однако с других дальневосточных

территорий изучены лишь выборки ограниченного объема: правый берег р. Амур, Нижнее Приамурье (n=8, В=0–4), Среднее Приамурье (n=15, В=0–5) и Верхнее Приамурье (n=4, В=0–4) [12, 20, 21].

Цель настоящего исследования – выяснить особенности кариотипов животных с материковой части малоисследованного Среднего Приамурья (в пределах Еврейской автономной области и приграничной территории Хабаровского края) и сравнить их с кариотипами особей соседних территорий.

Для этого нам необходимо описать морфотипы В-хромосом в кариотипах животных из ранее не изученных точек Среднего Приамурья, выяснить, имеется ли граница, дифференцирующая популяции *A. peninsulae* по цитогенетическим параметрам, установить постоянство или изменчивость цитогенетических параметров во времени и пространстве и сопоставить полученные характеристики В-хромосом с таковыми у ранее исследованных животных Приамурья и Дальнего Востока России в целом.

Материалы и методы

Материалом настоящего исследования послужили 19 экземпляров восточноазиатской мыши *A. peninsulae*, отловленные в 2011, 2013, 2014 гг. в четырех локалитетах Среднего Приамурья: № 1 – окрестности с. Помпеевка, ЕАО (n=1), № 4 – окрестности заповедника «Бастак», ЕАО (n=14); № 5 – окрестности с. Кукан, Хабаровский край (n=2) и № 6 – окрестности с. Томское, Хабаровский край (n=2) (рис. 1). Кроме того, впервые приведены индивидуальные хромосомные характеристики от 15-ти животных, изученных нами ранее в двух локальных популяциях ЕАО: № 2 – окрестностях пос. Биракан (1991 г. отлова) [по: 20] и № 3 – окрестности г. Биробиджана (2004–2006, 2008 гг. отлова) [по: 14, 15] (табл. 1). В вышеупомянутых работах представлены обобщенные данные по кариотипам животных из локалитетов №№ 2 и 3.

Препараты метафазных хромосом готовили в лабораторных и полевых условиях по общепринятой методике для мелких млекопитающих, с предварительным колхицинированием животных [19]. Для анализа хромосомных чисел и морфологии хромосом препараты окрашивали 2%-м орсеином или 2%-м раствором азур-эозина (краситель Гимза, Merck, Германия). В целях оценки характера мозаицизма для каждой особи просчитано 27 и более метафазных пластинок. Особи-мозаики, как известно, имеют два и более клеточных клона.

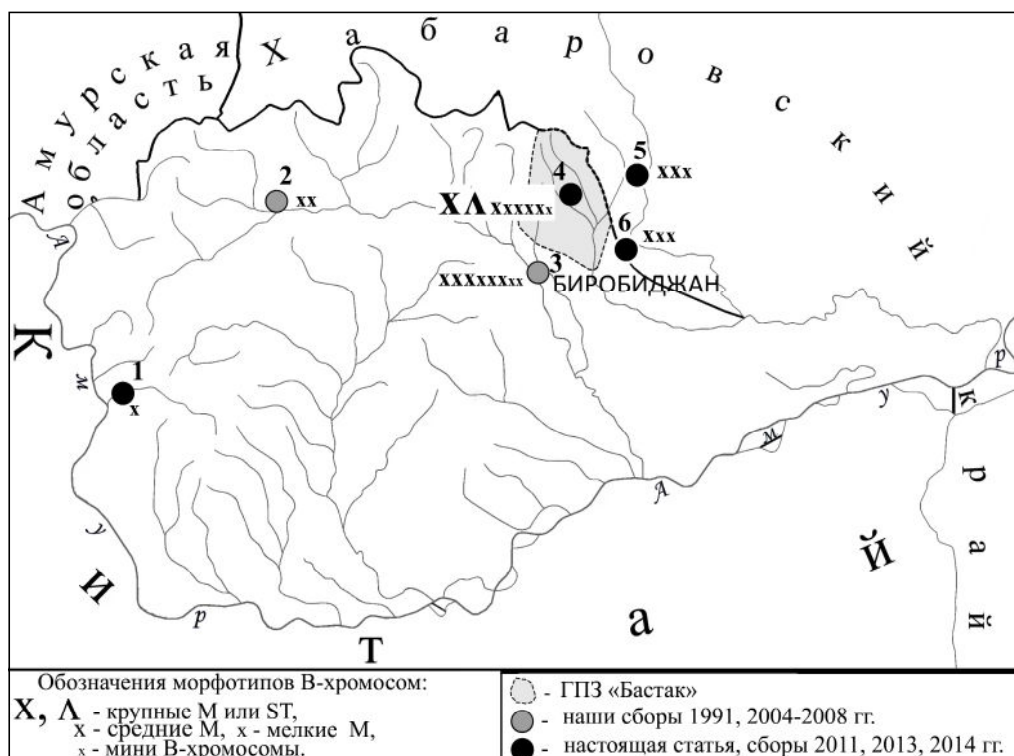


Рис. 1. Места отлова *Apodemus peninsulae* в Среднем Приамурье. Обозначения В-хромосом приведены знаками в легенде. Число этих знаков соответствует суммарному числу морфотипов В-хромосом для каждой локальной популяции. Цифры соответствуют номерам локалитета в табл. 1

Fig. 1. Capture places of *Apodemus peninsulae* in the Middle Priamurie. B chromosomes are designated by signs in the legend. The number of these signs corresponds to the total variants of B chromosome morphotypes for every local population. The figures correspond to the locality numbers given in Table 1

Клоны составляют 10% и более в гипоплоидных и 5% и более – в гиперплоидных классах клеток [10], тогда как у животных со стабильным кариотипом один клон клеток, а отклонения от модального значения, как правило, объясняются методическими погрешностями.

Частоту встречаемости редких морфотипов В-хромосом рассчитывали как отношение доли особей, имеющих тот или иной редкий морфотип В-хромосом к доле всех особей, изученных в определенном регионе.

Хромосомные препараты просматривали под микроскопом Axioscop 40 (Zeiss, Германия). Для регистрации и обработки микроизображений использовали CCD-камеру AxioCam HR и программное обеспечение Axiovision (Carl Zeiss, Германия) ЦКП «Биотехнология и генетическая инженерия» Биолого-почвенного института ДВО РАН.

Результаты и обсуждение

В кариотипе всех изученных особей *A. peninsulae* постоянно присутствовало 48 хромосом основного набора акроцентрической морфологии,

включая половые хромосомы, а также от 1 до 4 В-хромосом, преимущественно двулучих по морфологии ($2n=48+1-4\text{ В}$). У особей со стабильным кариотипом число В-хромосом было постоянно во всех клетках, а у особей-мозаиков В-хромосомы варьировали в числе в клетках одной и той же особи (табл. 1).

Кариотип самки из локалитета № 1 (с. Помпеевка) был стабильным и содержал во всех клетках, помимо 48 акроцентрических хромосом, одну мелкую метацентрическую (М) В-хромосому.

Животные из локалитета № 2 (пос. Биракан) имели 0-2 В-хромосомы, аналогичные по морфотипам предыдущей особи – мелкие по размеру и метацентрические по морфологии [20]. Среди них были одна самка и один самец с мозаичными кариотипами и одна самка со стабильным кариотипом.

В кариотипах животных из локалитета № 3 (г. Биробиджан) числа В-хромосом варьировали от 1 до 5 [14, 15]. Из одиннадцати самцов восемь оказались особями-мозаиками. Три других самца и одна самка имели стабильные кариотипы. На

№*	Год отлова	Номер особи	Пол	Вариации чисел Bs	Морфотипы В-хромосом					
					Крупные		Средние	Мелкие	Мини-	Микро-
					М	ST				
1	2013	3278	♀	1	0	0	0	1	0	0
2	1991	40-91	♀	0-1	0	0	0	0-1	0	0
2	1991	41-91	♂	0-1	0	0	0	0-1	0	0
2	1991	47-91	♀	2	0	0	0	2	0	0
3	2004	1636	♂	1-2	0	0	0-2	0-2	0	0
3	2004	1637	♂	2	0	0	1	1	0	0
3	2005	1818	♂	2-4	0	0	1	1-3	0	0
3	2005	1819	♂	3-5	0	0	0	2-3	0-2	0
3	2005	1820	♀	1	0	0	0	1	0	0
3	2005	1821	♂	2-3	0	0	0	2-3	0	0
3	2006	1966	♂	1-2	0	0	0-1	1	0	0
3	2006	1968	♂	2	0	0	1	1	0	0
3	2006	1969	♂	2-4	0	0	2-3	0	0-1	0
3	2006	1970	♂	1	0	0	0	1	0	0
3	2008	2385	♂	2-3	0	0	2-3	0	0	0
3	2008	2386	♂	3-4	0	0	0-1	2-3	0-1	0
4	2011	3001	♂	4	0	1	0	3	0	0
4	2011	3002	♂	3	1	0	0	2	0	0
4	2014	3633	♂	1	0	0	0	1	0	0
4	2014	3635	♂	1	0	0	1	0	0	0
4	2014	3637	♀	3-4	0	0	1	2-3	0	0
4	2014	3638	♂	1	0	0	1	0	0	0
4	2014	3639	♀	1	0	0	0	1	0	0
4	2014	3645	♂	1-2	0	0	0	1-2	0	0
4	2014	3646	♀	1	0	0	0	1	0	0
4	2014	3647	♂	2	0	0	1	1	0	0
4	2014	3648	♀	1-3	0	0	0	1-3	0	0
4	2014	3649	♀	2-3	0	0	0	2	0-1	0
4	2014	3650	♀	1-2	0	0	0-1	1	0	0
4	2014	3651	♀	2-4	0	0	0	2-4	0	0
5	2014	3839	♀	2-3	0	0	2	0-1	0	0
5	2014	3840	♀	1-2	0	0	1	0-1	0	0
6	2014	3847	♀	2	0	0	0	2	0	0
6	2014	3848	♂	1	0	0	1	0	0	0

Примечание: * – номер локалитета, соответствует номеру на рис. 1

примере выборок разных лет можно проследить непостоянство этой популяции во времени. К примеру, в 2004 г. число В-хромосом у особей изменялось от 1 до 2, в 2005 г. – от 1 до 5, в 2006 г. – от 1 до 4, в 2008 г. – от 2 до 4. В 2004 г. в кариотипах мышей имелись средние и мелкие метацентрические В-хромосомы, а в 2005, 2006 и 2008 гг. к этим морфотипам добавились еще и мини-В-хромосомы (табл. 1).

Мыши из локалитета № 4 (заповедник

«Бастак») имели как стабильные, так и мозаичные кариотипы. Так, в выборке 2011 г. отлова (n=2) кариотипы обоих самцов были стабильными. В них, помимо А-хромосом, постоянно присутствовали три или четыре В-хромосомы. Это были две или три мелкие метацентрические (М) В-хромосомы, в сочетании с одной крупной В-хромосомой, сопоставимой по размерам с 6–7 парами хромосом основного набора и имеющей либо метацентрическую (М), либо субтелоцентрическую (ST) морфо-

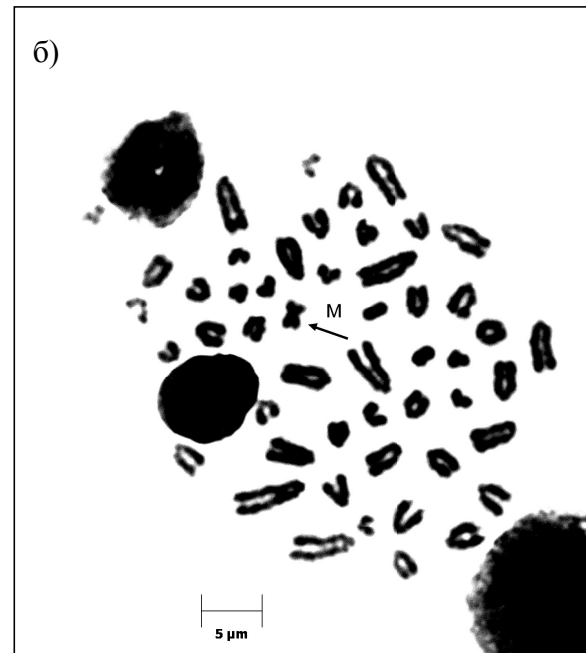
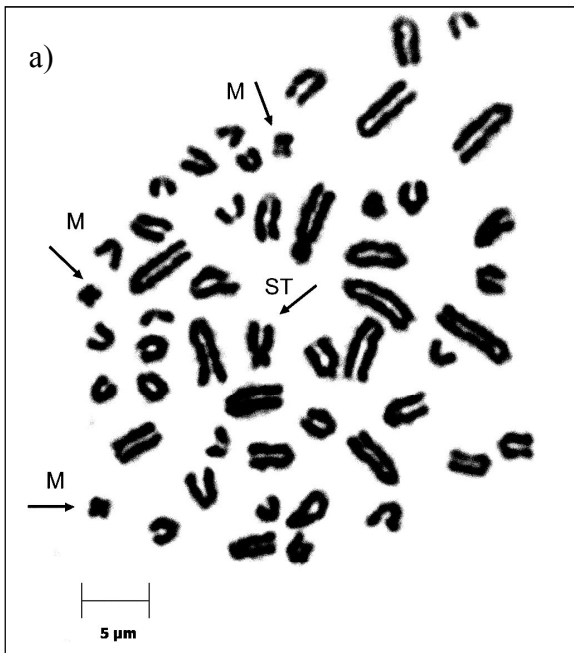


Рис. 2. Метафазные пластинки *A. peninsulae*: а – заповедник «Бастак», ЕАО, № 3001 ♂, $2n = 48+4B$ (три мелкие метацентрические – М и одна крупная субтелоцентрическая – ST); б – с. Кукан, Хабаровский край, № 3840, $2n = 48+1B$ ♀ (1 средний метацентрик – М). В-хромосомы обозначены стрелками, а их морфология – латинскими буквами

Fig. 2. Metaphase plates of *A. peninsulae*: a – Reserve «Bastak», № 3001 ♂, $2n = 48+4B$ (3 small metacentrics – M and 1 large subtelocentric – ST); b – Kukan vil., № 3840 ♀, $2n = 48+1B$ (1 middle metacentric – M). B chromosomes are marked with arrows, and their morphology – with Latin letters

логию у разных экземпляров (рис. 2а). В выборке животных 2014 г. отлова ($n=12$) исследовано пять самцов и семь самок. Половина мышей имели стабильный кариотип. Кариотипы пяти особей из них содержали одну, а одной особи – две метацентрических (М) В-хромосомы мелких и/или средних размеров. Другую половину выборки составили особи-мозаики, вариации В-хромосом в числе у которых были от 1 до 4. У одной самки-мозаика в кариотипе, помимо постоянно присутствующих двух мелких метацентрических (М) В-хромосом, имелась одна нестабильная мини-В-хромосома. Ранее такой редкий морфотип В-хромосом уже обнаруживался у трех мышей этого региона (в локалитете № 3). Примечательно, что в выборке 2014 г. у мышей заповедника «Бастак» в составе морфотипов В-хромосом представлены преимущественно метацентрические элементы средних или мелких размеров, а крупных В-хромосом здесь не обнаружено. Популяция заповедника «Бастак» (№ 4), аналогично популяции г. Биробиджана (№ 3), характеризуется нестабильностью числовых и морфологических параметров В-хромосом во времени. Параметры числа и частоты

встречаемости определенных морфотипов В-хромосом различались не только между локалитетами этого вида, но и внутри выборок одного и того же локалитета (табл. 1). Непостоянство числовых характеристик В-хромосом этого вида было ранее выявлено в популяциях двух заповедников Приморского края при изучении выборок разных лет и сезонов [3].

Обе самки из локалитета № 5 (с. Кукан) были мозаиками, с вариациями чисел В-хромосом от 1 до 2 и от 2 до 3 соответственно (рис. 2б), тогда как обе особи (самка и самец) из локалитета № 6 (с. Томское) имели стабильный кариотип с одной или с двумя В-хромосомами. По морфотипам В-хромосомы особей локалитетов №№ 5 и 6 были отнесены к средним и/или мелким метацентрическим (М) элементам (табл. 1).

Таим образом, наиболее разнообразными по числу и морфотипам В-хромосом оказались мыши из локалитетов №№ 3 и 4. Суммарно в этих выборках отмечено до восьми вариантов морфотипов В-хромосом, тогда как в остальных локалитетах число вариантов морфотипов В-хромосом не превышало трех (рис. 1). Сравнительный анализ ка-

риотипов мышей показал, что вновь исследованные животные сопоставимы с ранее изученными особями из других локалитетов ЕАО и прилегающих территорий по числовым вариациям и наиболее распространенным морфотипам В-хромосом. Ранее было показано, что в популяциях Дальнего Востока России числа В-хромосом варьируют от 0 до 7, встречены макро- и мини-В-хромосомы, а микро-В-хромосомы не найдены [21, 23]. К примеру, в популяциях мышей Забайкальского края и Сибири числовые вариации В-хромосом выше, чем на Дальнем Востоке, отмечены макро- и микро-В-хромосомы, и последние численно преобладают над макро-В-хромосомами [10, 13, 21].

Помимо часто встречаемых, ранее нам удалось выделить еще и разнообразные редкие варианты морфотипов В-хромосом: крупные мета-, субмета-, субтелоцентрические; средние и мелкие субмета- и субтелоцентрические, а также мини-В-хромосомы [10, 15].

Примечательно то, что крупные по размеру добавочные хромосомы найдены в кариотипах мышей Среднего Приамурья впервые, хотя такие В-хромосомы ранее отмечались в популяциях мышей соседних территорий – Верхнего и Нижнего Приамурья, а также Приморья [11, 15]. Суммарно на территории Верхнего, Среднего и Нижнего Приамурья (n=105) и Приморья (n=280) в кариотипах 8,8% *A. peninsulae* найдены крупные В-хромосомы метацентрической (М), субтелоцентрической (ST) и субметацентрической (SM) морфологии.

Сравнительный анализ кариотипов мышей Приамурья и Приморья позволил выявить ряд

сходств и различий в частотном распределении особей с редкими морфотипами В-хромосом.

Вызывает интерес тот факт, что в Приамурье, а также в Приморье редкие морфотипы В-хромосом выявлены преимущественно в кариотипах самцов. Причем в Приамурье самцы вносят большой вклад в появление и макро- (объединенные варианты крупных, средних и мелких редких В-хромосом), и мини-В-хромосом, тогда как в Приморье вклад самцов наибольший в появлении редких вариантов макро-В-хромосом, чем мини-В-хромосом (рис. 3а).

К тому же в обоих регионах редкие морфотипы В-хромосом (макро- и мини-) чаще всего выявлены в кариотипах особей-мозаиков, по сравнению с животными со стабильным кариотипом (рис. 3б). Этот факт, по-видимому, свидетельствует о большей пластичности кариотипов особей-мозаиков.

Как правило, редкие варианты В-хромосом в кариотипе присутствуют в сочетании с наиболее распространенными метацентрическими В-хромосомами средних или мелких размеров. В связи с этим необходимо оговорить тот факт, что мы не сочли целесообразным отобразить наиболее часто встречаемые средние и мелкие метацентрические В-хромосомы (М), поскольку их доля, как правило, близка к 0,8–1, за исключением доли особей без В-хромосом (табл. 2).

В Приамурье выявлено 18 (17,1%) редких вариантов В-хромосом. К примеру, крупный морфотип М выявлен с частотой 7,6%, крупный морфотип ST – 1,9%, а мини-В-хромосомы – 7,6%, тогда как крупный морфотип SM, равно как и

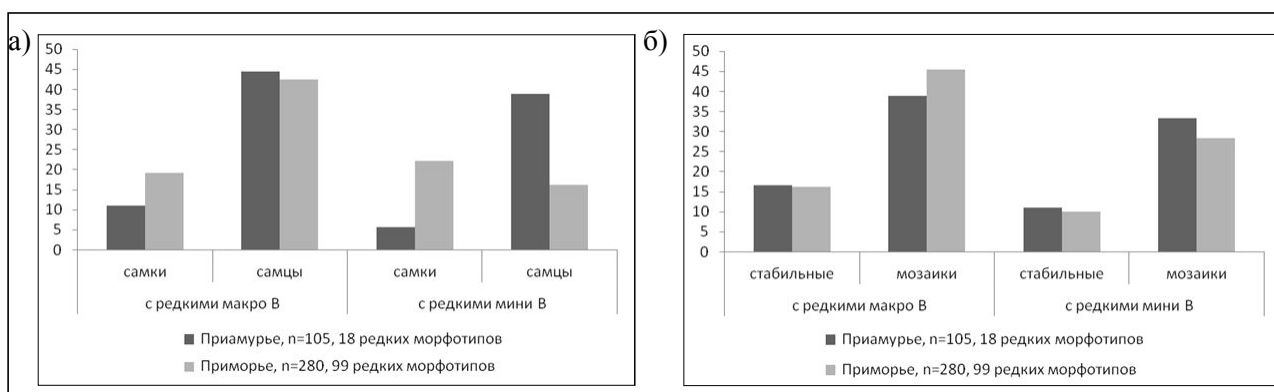


Рис. 3. Распределение редких морфотипов макро- и мини-В-хромосом у *A. peninsulae* Приамурья и Приморья: а – у самок и самцов; б – у животных со стабильным кариотипом и у особей-мозаиков

Fig. 3. Distribution of rare morphotypes of macro and mini B chromosomes in *A. peninsulae* from Priamurie and the Primorsky Territory: a – in females and males; b – in animals with stable karyotypes and in mosaics

средние и мелкие SM и ST морфотипы, здесь не были обнаружены вовсе (табл. 2).

В Приморье найдено 99 (35,4%) редких вариантов В-хромосом [по: 10, 15]. Здесь крупный морфотип М выявлен у 5,4%, крупный SM – у 1,4%, крупный ST – у 1,8% особей, а на долю средних SM+ST приходится 7,8%, мелких SM+ST – 5,3%, мини-В-хромосом – 13,6% особей (табл. 2), часть из последних ранее была отнесена (возможно, ошибочно) к микро-В-хромосомам [10].

Более низкая частота встречаемости редких морфотипов В-хромосом в Приамурье (в 2,1 раза меньше), по сравнению с Приморьем, неудивительна. Поскольку ранее было показано, что животные *A. peninsulae* Приморского края являются очень разнообразными как по кариологическим [15], по молекулярно-генетическим [25], так и по генетико-биохимическим показателям [8, 9], что авторы связывали с существованием в прошлом на территории Приморского края одного из рефугиумов этого вида [24].

Внутри популяций отдельных регионов Приамурья имеются свои особенности в частотном распределении редких морфотипов В-хромосом. К примеру, у мышей Нижнего Приамурья крупные добавочные хромосомы встречены в 1,5 раза чаще, чем мини-В-хромосомы, тогда как у особей Среднего Приамурья, наоборот, крупные морфотипы макро-В-хромосом отмечены в 2 раза реже, чем мини-В-хромосомы. У половины жи-

вотных Верхнего Приамурья к настоящему времени найдены только крупные редкие варианты В-хромосом (табл. 2). Возможно, увеличение выборки и расширение области изучения Верхнего Приамурья изменит картину встречаемости редких морфотипов В-хромосом у мышей этого региона и Приамурья в целом.

Территория Приморского края является неоднородной по рельефу и климатическим условиям. Основными крупными физико-географическими подразделениями территории Приморского края являются Сихотэ-Алинская (сюда входят макросклоны: Япономорский (Восточный и Южный Сихотэ-Алинь), Усури-Ханкайский (Центральный и Западный Сихотэ-Алинь) и Восточно-Маньчжурская горные области, а также Западно-Приморская равнина [7]. Для удобства проведения сравнительного анализа морфотипов В-хромосом животных Приамурья и Приморья мы распределили локальные популяции Приморского края в четыре условные группы: центральную, западную, восточную и южную [10].

Наибольшие сходства по вариантам встречаемости редких морфотипов В-хромосом (крупных размеров макро- и мини-В-хромосом) выявлены у животных Среднего Приамурья и Центрального Приморья, хотя частоты несколько различались (табл. 2). В Западной зоне Приморья доля животных с мини-В-хромосомами в 1,3 раза больше, чем с макро-В-хромосомами. В

Таблица 2

Частота встречаемости редких морфотипов В-хромосом в кариотипах *A. peninsulae*

Table 2

Frequency of rare В chromosome morphotypes occurrence in karyotypes of *A. peninsulae*

Район исследования и число изученных особей (n)	Доля особей с морфотипами В-хромосом:								В=0
	Крупными			Средними		Мелкими		Мини-	
	М	SM	ST	SM	ST	SM	ST	М/А	
Приамурье									
Верхнее, n = 4	0,500	0	0	0	0	0	0	0	0
Среднее, n = 34	0,029	0	0,029	0	0	0	0	0,118	0
Нижнее, n = 67	0,075	0	0,015	0	0	0	0	0,060	0,224
Всего, n = 105,	0,076	0	0,019	0	0	0	0	0,076	0,143
Приморье									
Центральное, n = 8	0,125	0,125	0	0	0	0	0	0,125	0
Западное, n = 32	0,063	0	0,031	0,094	0	0	0	0,250	0,125
Восточное, n = 72	0,023	0,014	0,023	0,097	0,042	0,056	0,056	0,056	0,069
Южное, n = 168	0,060	0,012	0,012	0,036	0,018	0,030	0,012	0,149	0,125
Всего, n = 280	0,054	0,014	0,018	0,057	0,021	0,032	0,021	0,136	0,107

дополнение здесь появляются и новые варианты, отсутствующие в Приамурье и Центральном Приморье – средние по размеру SM и ST В-хромосомы. Сходства кариологических характеристик животных Приамурья, а также Западного и Центрального Приморья, вероятно, связано с их территориальной близостью.

В кариотипах мышей Южного и Восточного Приморья присутствуют все вышеупомянутые редкие варианты и добавляются еще новые – мелкие SM и ST В-хромосомы. Так, в Южном Приморье мыши с крупными редкими вариантами В-хромосом превалируют над животными со средними и мелкими вариантами. Однако доля особей со всеми редкими вариантами макро-В-хромосом здесь в 1,2 раза больше, чем доля особей с мини-В-хромосомами.

От Приамурья весьма значительно отличается Восточное Приморье. В последнем встречаются преимущественно крупные, средние и мелкие SM и ST В-хромосомы, и в меньшей степени (в 5,6 раза реже, чем макро-) – мини-В-хромосомы (табл. 2). Широкое разнообразие кариотипов мышей Восточного и Южного Приморья, вероятно, связано с тем, что эти территории относятся к общему бассейну Японского моря [26] с ярко выраженным муссонным климатом. От них хребет Сихотэ-Алинь разделяет территории Западного и Центрального Приморья, где господствует континентальный климат.

В целом для вида, как правило, характерно присутствие в кариотипе В-хромосом. Однако в некоторых материковых популяциях Нижнего Приамурья и Приморья (за исключением Центрального), а также в популяциях мышей двух дальневосточных островов – Сахалина и Стенина – ранее обнаружены экземпляры, у которых В-хромосомы отсутствуют [12, 14, 20, 21], тогда как в популяциях Среднего и Верхнего Приамурья не найдено животных без В-хромосом. Особей без В-хромосом также не обнаружено в популяциях Забайкальского края, Монголии, Японии, Кореи, двух популяциях Китая [21]. В популяциях Сибири и одной популяции Центрального Китая находки животных без В-хромосом единичны [21]. Можно предположить, что по этому признаку у мышей имеются некие барьеры, препятствующие появлению особей без В-хромосом в популяциях Среднего и Верхнего Приамурья.

Итак, наше сравнительное исследование редких морфотипов В-хромосом показало, что популяции *A. peninsulae* Приамурья, а также Центрального и Западного Приморья имеют

максимальные отличия с юго-восточными популяциями Приморья. Границей между ними, возможно, является хребет Сихотэ-Алинь, ограничивающий распространение некоторых редких морфотипов на северо-запад. Причем юго-восточный макросклон Сихотэ-Алиня (Япономорский) характеризуется самым высоким разнообразием морфотипов В-хромосом, в том числе и по редким вариантам. Далее, продвигаясь к западу (Уссури-Ханкайский макросклон Сихотэ-Алиня), начиная от р. Уссури, притока р. Амур, затем через Центральное Приморье и далее к северу, до Приамурья, мы наблюдаем утрату редких средних и мелких SM и ST В-хромосом. Налицо клинальная изменчивость по этому признаку в направлении с востока ареала восточноазиатской мыши на северо-запад. Этот факт позволяет нам утверждать о наличии внутривидовой географической изменчивости. Утрата у мышей Приамурья части редких морфотипов В-хромосом, вероятно, может свидетельствовать о различиях (не подвидовых, а, возможно, разных кариоформ) популяций как наиболее вероятном результате их адаптации к изменяющимся условиям среды. В Приамурье и в Приморье, вероятно, обитает один хромосомно-полиморфный подвид (*A.p. praetor/A.p. peninsulae?*), однако границы его распространения на запад в Верхнем Приамурье пока остаются не выясненными. Можно полагать, что восточноазиатская мышь с территорий Приамурья плюс Приморье имеет общий кариофонд, включающий разнообразные морфотипы В-хромосом, которые каким-то образом могут сохраняться в этом кариофонде, а затем проявляться (может быть, только в определенные годы) с разной частотой в популяциях. Не известно, какие еще редкие морфотипы В-хромосом будут найдены в Верхнем Приамурье. Предположительно, где-то в этом регионе должна проходить граница для редких крупных морфотипов мини- и/или микро-В-хромосом, однако для решения этих вопросов необходимы дополнительные исследования.

Заключение

Таким образом, сравнительное исследование добавочных хромосом восточноазиатской мыши Приамурья и Приморья позволило получить сведения по индивидуальным кариотипическим показателям (наличию В-хромосом, их числу, морфотипам, частоте встречаемости редких морфотипов) для животных ранее слабо исследованного Среднего Приамурья. Были выявлены сходства и различия по числу и встречаемости редких морфотипов В-хромосом у мышей Средне-

го, Нижнего, части Верхнего Приамурья и животных Приморья. У мышей среднего Приамурья и Приморья были найдены общие редкие морфотипы В-хромосом – крупные варианты М и ST морфологии и мини-В-хромосомы. Наше исследование позволило выявить общую закономерность по встречаемости редких морфотипов В-хромосом в кариотипах животных Приамурья и Приморья: они чаще отмечены у особей-мозаиков, которые преимущественно являются самцами. Оказалось, что популяции *A. peninsulae* этих регионов не постоянны по числу и морфотипам В-хромосом ни в пространстве, ни во времени. Приамурье, по сравнению с Приморьем, имеет менее широкое разнообразие редких морфотипов В-хромосом. Кроме того, хребет Сихотэ-Алинь (а не р. Амур) выступает барьером, разделяющим популяции мышей Приамурья и Приморья по частоте встречаемости и разнообразию редких вариантов морфотипов В-хромосом. Выявлена клинальная изменчивость в направлении с востока на северо-запад ареала *A. peninsulae*. В этом направлении наблюдается утрата некоторых редких морфотипов В-хромосом. Все вышеприведенные факты, к сожалению, не позволяют с уверенностью разделять этот вид на подвиды в Приамурье и в Приморье. Вероятнее всего, на территории вышеуказанных регионов обитает единый подвид, имеющий разные кариоформы.

Суммируя все известные данные, можно заключить, что кариотипы мышей Приамурья и Приморья имеют сходства по ряду признаков (числовым характеристикам, по наиболее распространенным морфотипам В-хромосом). Кроме того, есть различия этих популяций между собой. Цитогенетических параметров, четко отличающих мышей левого и правого берегов р. Амур, мы не выявили, из чего следует, что на данном этапе исследования у этого вида не выявлено корреляции между цитогенетическими и биохимическими параметрами. Наиболее значимые различия имеются у дальневосточных и географически более отдаленных популяций, например, Забайкалья и Сибири. Границы, дифференцирующие забайкальские и дальневосточные популяции этого вида, вероятно, следует искать дальше на северо-запад, в Верхнем Приамурье. Для этого необходимы дальнейшие генетико-биохимические и цитогенетические исследования мышей центральной и северо-восточной частей Верхнего Приамурья, граничащих с Забайкальским краем.

ЛИТЕРАТУРА:

1. Воронцов Н.Н., Бекасова Т.С., Крал Б., Коробицына К.В., Иваницкая Е.Ю. О видовой принадлежности азиатских лесных мышей рода *Apodemus* Сибири и Дальнего Востока // Зоологический журнал. 1977. Т. 56, вып. 3. С. 437–449.
2. Громов И.М., Ербаева М.А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб., 1995. 522 с.
3. Картавцева И.В. Добавочные хромосомы, мозаицизм и динамика численности в двух популяциях восточноазиатской мыши (*Apodemus peninsulae*, Rodentia) Приморского края в различные сезоны года // Генетика. 1999. Т. 35, № 7. С. 949–955.
4. Картавцева И.В. Кариосистематика лесных и полевых мышей (Rodentia, Muridae). Владивосток: Дальнаука, 2002. 142 с.
5. Картавцева И.В., Рослик Г.В., Павленко М.В. Добавочные хромосомы и систематика восточноазиатской мыши (*Apodemus peninsulae*) // Систематика и филогения грызунов и зайцеобразных: сб. статей междунар. симп. / ред. А.К. Агаджанян, В.Н. Орлов. М., 2000. С. 65–66.
6. Куренцов А.И. Зоогеография Приамурья. М.; Л.: Наука, 1965. 155 с.
7. Научный сайт о Приморском крае. География Приморского края. URL: <http://www.geografia.ru/primor.html> (дата обращения: 24.04.2016–01.06.2016).
8. Павленко М.В. Внутривидовая дифференциация и геогеография трансферринов восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* // Современные подходы к изучению изменчивости: сб. науч. тр. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. С. 61–73.
9. Павленко М.В. Белковый полиморфизм, генетическая дифференциация и систематика мышей рода *Apodemus*: дисс. ... канд. биол. наук / Биолого-почвенный ин-т ДВО РАН. Владивосток, 1997. 323 с.
10. Рослик Г.В. Географическая изменчивость добавочных (В-) хромосом восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* Thomas, 1906 (Rodentia, Mammalia): дисс. ... канд. биол. наук / Биолого-почвенный ин-т ДВО РАН. Владивосток, 2006. 252 с.
11. Рослик Г.В., Картавцева И.В. Исследование добавочных хромосом восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* Thomas, 1906 (Ro-

- dentia) из Сибири, Алтая, Тывы и Забайкалья // Эрдем Шинжилгээний Бүтээл (Грызуну Монголии и прилежащих территорий): материалы института Биологии. Монголия, Улаанбаатар, 2003. № 24. С. 133–139.
12. Рослик Г.В., Картавецова И.В., Иваса М. Изменчивость и стабильность числа В-хромосом в материковых и островных популяциях восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Muridae). Проблемы эволюции: сб. науч. тр. Т. 5. Владивосток: Дальнаука. 2003. С. 136–149.
 13. Рослик Г.В., Картавецова И.В., Павленко М.В., Кораблев В.П. 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: материалы междунар. конф. Монголия, Улаанбаатар, 2005. С. 307–309.
 14. Рослик Г.В., Картавецова И.В. Полиморфизм и мозаицизм по числу В-хромосом у восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* (Rodentia) Дальнего Востока России // Цитология. 2009. Т. 51, № 11. С. 929–939.
 15. Рослик Г.В., Картавецова И.В. Морфотипы В-хромосом *Apodemus peninsulae* (Rodentia) Дальнего Востока России // Цитология. 2012. Т. 54, № 1. С. 66–77.
 16. Рубцов Н.Б., Карамышева Т.В., Картавецова И.В., Андреевская О.В., Бочкарев М.Н., Рослик Г.В., Рубцов Д.Н., Перепелов Е.А., Бугров А.Г. В-хромосомы: ДНК, происхождение, эволюция // Биологические мембраны. 2005. Т. 22, № 3. С. 196–211.
 17. Рубцов Н.Б., Картавецова И.В., Рослик Г.В., Карамышева Т.В., Павленко М.В., Иваса М.А., Ко Х.С. Особенности В-хромосом восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* (Thomas, 1906) Забайкалья и Дальнего Востока, выявленные FISH методом // Генетика. 2015. Т. 51, № 3. С. 341–350.
 18. Фрисман Л.В., Капитонова Л.В., Поляков А.В. Родентофауна Среднеамурской низменности и прилежащих низкогорий // Региональные проблемы. 2013. Т. 16, № 2. С. 47–53.
 19. Ford C.F., Hamerton J.L. A colchicine hypotonic citrate squash preparation for mammalian chromosomes // Stain Technol. 1956. Vol. 31. P. 247–251.
 20. Kartavtseva I.V., Roslik G.V., Pavlenko M.V., Amachaeva E.Yu., Sawaguchi S., Obara Y. The B-chromosome system of the Korean field mouse *Apodemus peninsulae* in the Russian Far East // Chromosome Sci. 2000. Vol. 4. P. 21–29.
 21. Kartavtseva I.V., Roslik G.V. A complex B chromosome system in the Korean field mouse, *Apodemus peninsulae* // Cytogenetic and Genome Research. 2004. Vol. 106. P. 271–278.
 22. Jones J.K.Jr. Comments on the taxonomic status of *Apodemus peninsulae*, with description of a new subspecies from North China // Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist. 1956. Vol. 9, № 4. P. 337–346.
 23. Rubtsov N.B., Karamysheva T.V., Andreenkova O.V., Bochkaev M.N., Kartavtseva I.V., Roslik G.V., Borissov Y.M. Comparative analysis of micro and macro B chromosomes in the Korean field mouse *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Murinae) performed by chromosome microdissection and FISH // Cytogenetic and Genome Research. 2004. Vol. 106. P. 289–294.
 24. Sakka H., Quere J.P., Kartavtseva I.V., Pavlenko M.V., Chelomina G.N., Atopkin D.M., Bogdanov A.S. and Michaux J. Comparative phylogeography of four *Apodemus* species (Mammalia: Rodentia) in the Asian Far East: evidence of Quaternary climatic changes in their genetic structure // Biological Journal of the Linnean Society. 2010. Vol. 100. P. 797–821.
 25. Serisawa K., Suzuki H., Iwasa M.A., Tsuchiya K., Pavlenko M.V., Kartavtseva I.V., Chelomina G.N., Dokuchaev N.E., Han S.-H. A spatial aspect on mitochondrial DNA genealogy in *Apodemus peninsulae* from East Asia // Biochemical Genetics. 2002. Vol. 40, № 5/6. P. 149–161.
 26. Simonov E.A., Dahmer T.D. (Eds). Amur-Heilong River Basin Reader. Hong Kong, Ecosystems Ltd., 2008. 426 p.

The article presents the results of a comparative analysis of Apodemus peninsulae karyotypes from the insufficiently explored Middle Priamurie region and adjacent territories. The authors carried out a comparative analysis of numerical characteristics and frequency of B chromosome morphotypes in animals of the Upper, Middle and Lower Priamurie, as well as in species from central, eastern, western and southern parts of the Primorsky Territory. Spatial and temporal instability of the species by these parameters have been revealed. It is discovered the clinal variability relevant to the loss of rare B-chromosome morphotypes in populations of the considered region – from the East to the Northwest.

Keywords: B chromosomes, morphotype, karyotype, *Apodemus peninsulae*, Priamurie.