

В-ХРОМОСОМЫ ВОСТОЧНОАЗИАТСКИХ МЫШЕЙ (*Apodemus peninsulae* Thomas, 1907 (Rodentia, Muridae)) НА ВОСТОЧНЫХ СКЛОНАХ ЦИНХАЙ-ТИБЕТСКОГО ПЛАТО (КНР)

© 2020 г. Ю. М. Борисов¹, И. А. Жигарев², *, Б. И. Шефтель¹, **

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, Москва, 119071 Россия

²Московский педагогический государственный университет, Москва, 129164 Россия

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

**e-mail: borissheftel@yahoo.com

Поступила в редакцию 10.11.2019 г.

После доработки 12.12.2019 г.

Принята к публикации 14.01.2020 г.

Впервые изучены хромосомные наборы восьми особей *Apodemus peninsulae*, отловленных в провинции Ганьсу (заповедник Лианьхуашань: Lianhuashan Natural Reserve) в 2012 г. Хромосомные наборы мышей содержали от 55 до 62 хромосом и включали 48 А-хромосом и 7–14 добавочных В-хромосом разной морфологии.

Ключевые слова: кариотип, В-хромосомы, *Apodemus peninsulae*, Цинхай-Тибетское плато.

DOI: 10.31857/S0016675820090039

Добавочные хромосомы (В-хромосомы) к настоящему времени открыты у многих видов не только животных, но и растений и грибов. У млекопитающих они отмечены у 55 видов. Большая их часть принадлежит к отряду грызунов (Rodentia). Например, из 20 видов мышей рода *Apodemus* дополнительные В-хромосомы выявлены у шести [1]. Одним из них является восточноазиатская, или корейская мышь (*A. peninsulae*). К настоящему времени хорошо изучен кариотип представителей этого вида из многих районов на севере ареала, в основном в пределах России, а также Японии, Кореи и Монголии. Практически у всех исследованных к настоящему времени *A. peninsulae* в индивидуальных кариотипах отмечены добавочные хромосомы, исключения редки [2]. Они имеют разные формы и количество: их число может достигать до 30 (в результате эти особи имеют в кариотипе 78 хромосом). Известна единственная популяция, обитающая на о-ве Сахалин, зверьки которой не имеют в кариотипе В-хромосом [3], однако в другой островной популяции – на о-ве Хоккайдо они имеются [4]. Наибольшее число В-хромосом выявлено у мышей, обитающих в Сибири [2, 3, 5–7].

Цитогенетики имеют особый интерес к этому виду вследствие его кариологической уникальности, поскольку он характеризуется некоторыми редкими особенностями. К ним следует отнести наличие самого высокого и разнообразного среди млекопитающих числа В-хромосом (оно варьиру-

ет от 0 до 30); резкое морфологическое различие между А-хромосомами (одноплечими) и В-хромосомами (чаще двуплечими); наличие в системе В-хромосом этого вида разнообразных размерно-морфологических вариантов (по размерам – от точечных до крупных, по морфологии – от микрохромосом, с неясным положением центромеры до двуплечих макро-В-хромосом); существование трех типов изменчивости по В-хромосомам: межпопуляционной, межиндивидуальной и внутрииндивидуальной (мозаицизм). Эти положения обуславливают перспективность использования восточноазиатских мышей в качестве модельного объекта при исследовании феномена В-хромосом в кариотипах млекопитающих. Это поможет внести ясность в понимание природы, роли и происхождения этих загадочных элементов геномов эукариот [2, 8, 9 и др.].

Восточноазиатская мышь распространена в Сибири от Алтая до Приморья, на северо-востоке Казахстана, в Северной Монголии, в Корее, на островах Сахалин и Хоккайдо, в Северо-Восточном и Центральном Китае до Цинхай-Тибетского плато на западе и провинции Юньнань на юге (рис. 1). Особый интерес представляют мыши, обитающие на восточных склонах Цинхай-Тибетского плато (КНР). Здесь сохранилось большое количество узкоареальных эндемичных видов мелких млекопитающих, населяющих уникальные реликтовые местообитания [10]. Примером подобных место-



Рис. 1. Ареал *A. peninsulae* и пункты отлова мышей на территории Китайской Народной Республики: 1 – в провинции Ганьсу; 2 – в провинции Шэньси; 3 – в провинции Шаньдун.

обитаний служат хвойные леса и сопутствующие им растительные формации восточных склонов, исчезнувшие за пределами данного изолята. Такие растительные сообщества занимают юго-запад провинции Ганьсу, запад провинции Сычуань и северо-запад провинции Юньнань. Важная особенность этих горных хвойных лесов состоит в том, что они расположены между 30° и 35° с.ш. и изолированы степями и пустынями от схожих с ними северных таежных лесов. Существует точка зрения, что таежные экосистемы сформировались в горах Центральной Азии и лишь потом проникли на север, где заняли огромные пространства в Евразии и Северной Америке [11]. Поэтому мы предполагаем, что здесь могут существовать восточноазиатские мыши с уникальными сочетаниями классов В-хромосом.

Данные о числе и морфотипах В-хромосом восточноазиатских мышей с территории Китая практически отсутствуют. Известна единственная работа [12], в которой приведены кариотипические материалы по мышам из двух провинций Центрального Китая (рис. 1, пункты 2 и 3).

Цель настоящей работы – анализ кариотипических особенностей и, в первую очередь, системы добавочных В-хромосом *A. peninsulae*, обитающих

на восточных склонах Цинхай-Тибетского плато (Китай).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Отлов мелких млекопитающих проводили в окрестностях природного резервата Лианьхуашань в 2012 г. (Lianhuashan Natural Reserve), провинции Ганьсу (КНР) (рис. 1, пункт 1). Отловы были проведены в различных биотопах на трех высотных уровнях: 1) на высоте 2400 м над ур. м. на горных склонах с ксероморфными кустарниками, чередующимися с небольшими участками возделываемых полей; 2) в хвойных лесах и на пойменном лугу в долине небольшой речки на высоте 2850 м над ур. м.; 3) в зарослях кустарников на скальных склонах альпийского пояса на высоте 3100 м над ур. м. Подробно природные условия резервата описаны в монографии [13]. Всего кариотипировано восемь особей *A. peninsulae*. Восточноазиатские мыши ловились преимущественно в антропогенно-трансформированных биотопах.

Препараты изготовляли из клеток селезенки с применением технических приемов предложенных Е.Ю. Крысановым с коллегами [14].



Рис. 2. Основной А-набор (48 акроцентрических хромосом) (а) и В-хромосомы: одна средняя метацентрическая (б), одна мелкая метацентрическая (в) и девять микро В-хромосом (г) самца *A. peninsulae* (Китай, юг провинции Ганьсу, заповедник Лианьхуашань в 2012 г.).

Для характеристики кариотипа каждого животного использовали анализ более чем 20 метафазных пластинок. В настоящей работе нами применялась система классификации В-хромосом и формула их цифрового кодирования по Ю.М. Борисову [5, 6, 15]. В формуле цифрового кодирования выделено пять классов В-хромосом по их размерам и морфологическим характеристикам. Согласно этой формуле первая цифра — это В-хромосомы I класса: двуплечие, крупных размеров, равные по размерам 1–8 парам А-хромосом; вторая цифра — это В-хромосомы II класса: двуплечие, средних размеров, равные 9–16 парам А-хромосом; третья — это В-хромосомы III класса: двуплечие, мелкие, равные 17–23 парам А-хромосом; четвертая цифра — это составляющие IV класс В-acrocentрики, мелкие, равные 17–23 парам А-хромосом; наконец, пятая цифра — это В-хромосомы V класса, или микро В-хромосомы, с неясным положением центромеры, в несколько раз мельче самых мелких А-хромосом набора.

Для оценки общего количества хроматина добавочных хромосом мы использовали индекс условной массы В-хромосом кариотипа особи (индекс *mB*), предложенный Г.В. Рослик и И.В. Картавцевой [16].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

У всех восьми особей *A. peninsulae* был определен основной стабильный набор А-хромосом данного вида. Он представлен 23 парами акроцентрических аутосом и двумя половыми хромосомами: крупной акроцентрической X-хромосомой и мелкой акроцентрической Y-хромосомой (рис. 2). Варибельная часть кариотипа у этих мышей представлена 7–14 дополнительными В-хромосомами. Таким образом, кариотипы исследованных мышей име-

ют от 55 до 62 хромосом. Спектр изменчивости вариантов системы В-хромосом восьми мышей *A. peninsulae*, отловленных в провинции Ганьсу (заповедник Лианьхуашань), показан с помощью формул цифрового кодирования в табл. 1.

В кариотипах всех исследуемых зверьков имелись точечные микрохромосомы, их число варьировало у разных особей от 6 до 11. Практически все особи (87.5%) имели по одной мелкой метацентрической хромосоме. При этом у исследуемых мышей отсутствовали крупные метацентрики (для сравнения — в северных частях ареала они присутствуют у 28% особей [2]), а также акроцентрики (в северных частях ареала они присутствуют у 12% особей). Таким образом основная изменчивость у исследуемых особей касалась вариации количества средних метацентрических (изменялись от 0 до 2) и точечных (изменялись от 6 до 11) добавочных хромосом. Долевое соотношение добавочных хромосом отображено на рис. 3. Среднее число В-хромосом — популяционный индекс (*xB*) у восьми особей составил 10.25 ± 0.88 . В целом эти особенности соответствуют характеру изменчивости в северных (сибирских) популяциях.

Для оценки суммарной “массы” добавочных хромосом в кариотипе *A. peninsulae* можно использовать относительный индекс условной массы В-хромосом (индекс *mB*). Он позволяет сравнить разные выборки по объему добавочного хроматина в клетках мышей разных популяций. Этот индекс показывает умеренные значения для мышей окрестностей заповедника Лианьхуашань (12.4 ± 1.5). Подобные показания характерны для многих районов Сибири и Забайкалья [2]. Наименьшее значение индекс *mB* приобретает в Приморье (4.1 ± 0.3), а наибольшее — в Кемеровской области и на юге Красноярского края (индексы *mB* > 18).

Таблица 1. Популяционные варианты системы В-хромосом *A. peninsulae* в Китае (юг провинции Ганьсу, заповедник Лианьхуашань) в 2012 г.

№	Пол	Система В-хромосом	Количество хромосом		Формула цифрового кодирования Bs				
			(2n = 48)+Bs	Bs	X	X	x	v	·
1	♀	x	55	7	0	0	1	0	6
2	♀	x	55	7	0	0	1	0	6
3	♂	57	9	0	0	0	0	9
4	♂	x	58	10	0	0	1	0	9
5	♂	Xx	59	11	0	1	1	0	9
6	♂	x	60	12	0	0	1	0	11
7	♀	XXx	60	12	0	2	1	0	9
8	♂	XXx	62	14	0	2	1	0	11
	♀: 3, ♂: 5	Сумма		82	0	5	7	0	70
Доля и ошибка доли, %				100	0	6.1 ± 2.7	8.5 ± 3.1	0	85.4 ± 3.9
Популяционный индекс xB, с ошибкой				10.25 ± 0.88	0	0.63 ± 0.32	0.88 ± 0.13	0	8.75 ± 0.67
Коэффициент вариации, %				24	0	147	40	0	22

Примечание. X – крупные метацентрики; X – средние метацентрики; x – мелкие метацентрики; v – акроцентрики; · – микро В-хромосомы.

Кроме нашего материала, с территории Китая известны кариотипы 12 особей *A. peninsulae* из двух районов в центральной части страны [12]: семь особей из провинции Шаньдун (Tai, Shandong Prov. (рис. 1, пункт 3)) и пять особей из провинции Шэньси (Qinling, Shaanxi Prov. (рис. 1, пункт 2)). У зверьков из провинции Шэньси число В-хромосом варьировало от 0 до 1. Все они бы-

ли макро В-хромосомы, микро В-хромосомы у них не выявлены. У зверьков из провинции Шаньдун число В-хромосом варьировало от 5 до 14. Одна из них была метацентрическая макро В-хромосома, а число микро В-хромосом изменялось от 4 до 13.

Таким образом, мы установили, что, несмотря на реликтовые местообитания восточных склонов Цинхай-Тибетского плато, восточноазиатские мыши, обитающие в этих местах, не имеют уникальных сочетаний различных классов В-хромосом. Такое положение, по всей видимости, объясняется тем, что данный вид не является коренным компонентом реликтовых экосистем, а проникает сюда лишь по нарушенным местообитаниям.

В целом по соотношениям различных классов хромосом, особенно по большому количеству микро В-хромосом, кариотипы зверьков из данного региона больше всего напоминают кариотипы зверьков с южного берега оз. Байкал (Бурятия) [17]. Напротив, эти кариотипы существенно отличаются от кариотипов зверьков, собранных в соседней китайской провинции Шэньси.

Важно заключить, что добавочные хромосомы в кариотипах представителей *A. peninsulae*, по крайней мере континентальных популяций, присутствуют практически всегда и являются скорее обязательным, чем нежелательным компонентом. Однако вопрос адаптивности этого цитогенетического феномена остается открытым, что требует дальнейших исследований изменчивости добавочных хромосом в популяциях *A. peninsulae*.

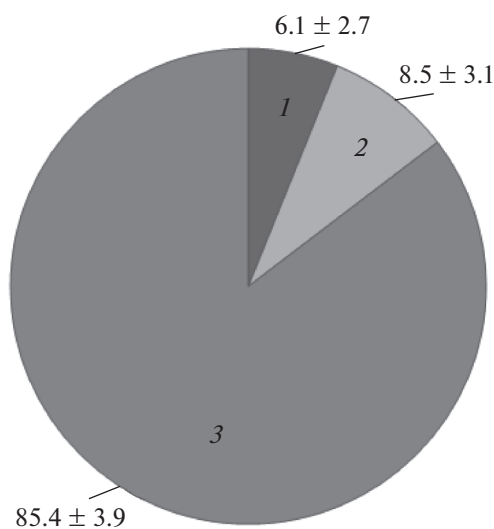


Рис. 3. Доли классов (в %) В-хромосом *A. peninsulae* в Китае (юг провинции Ганьсу, заповедник Лианьхуашань) в 2012 г. 1 – средние метацентрики; 2 – мелкие метацентрики; 3 – микро В-хромосомы.

Благодарим А.Ю. Александрову за помощь в приготовлении хромосомных препаратов восточноазиатских мышей. Благодарим научный, административный и технический персонал Национального резервата Лианхуашань за постоянную помощь в проведении исследований.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ-ГФЕН (11-04-91188).

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. *Vujosevic M., Blagojević J.* В chromosomes in populations of mammals // *Cytogenet. Genome Res.* 2004. V. 106. № 2–4. P. 247–256. <https://doi.org/10.1159/000079253>
2. *Borisov Y.M., Zhigarev I.A.* В Chromosome system in the Korean field mouse *Apodemus peninsulae* Thomas, 1907 (Rodentia, Muridae) // *Genes.* 2018. V. 9. № 472. <https://doi.org/10.3390/genes9100472>
3. *Kartavtseva I.V., Roslik G.V.* A complex В chromosome system in the Korean field mouse, *Apodemus peninsulae* // *Cytogenet. Genome Res.* 2004. V. 106. № 2–4. P. 271–278. <https://doi.org/10.1159/000079298>
4. *Nayata J.* Chromosomal polymorphism caused by supernumerary chromosomes in field mouse, *Apodemus giliacus* // *Chromosoma.* 1973. V. 42. № 4. P. 403–414.
5. *Борисов Ю.М.* Географическая изменчивость вариантов системы добавочных хромосом у континентальных форм *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Muridae) // *Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук.* 1980. № 15(330). С. 61–69.
6. *Борисов Ю.М.* Система В-хромосом восточноазиатской мыши как интегрирующий и дифференцирующий признак популяций // *Докл. АН СССР.* 1986. Т. 288. № 3. С. 720–724.
7. *Борисов Ю.М., Афанасьев А.Г., Лебедев Т.Т., Бочкарев М.Н.* Множество микро-В-хромосом в сибирской популяции мышей *Apodemus peninsulae* ($2n = 48 + 12 - 30$ В-хромосом) // *Генетика.* 2010. Т. 46. № 6. С. 798–804.
8. *Houben A., Jones N., Martins C., Trifonov V.* Evolution, composition and regulation of supernumerary В chromosomes // *Genes.* 2019. V. 10. № 161.
9. *Trifonov V.A., Perelman P.L., Kawada S.-I. et al.* Complex structure of В-chromosomes in two mammalian species: *Apodemus peninsulae* (Rodentia) and *Nyctereutes procyonoides* (Carnivora) // *Chromosome Res.* 2002. V. 10. № 2. P. 109–116.
10. *Шефтель Б.И., Банникова А.А., Фанг Ю. и др.* Заметки по фауне, систематике и экологии мелких млекопитающих юга провинции Ганьсу (Китайская Народная Республика) // *Зоол. журн.* 2017. Т. 96. № 2. С. 232–248.
11. *Толмачев А.И.* К истории возникновения и развития темной восточной тайги. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 155 с.
12. *Wang J., Zhao X., Qi H. et al.* Karyotypes and В chromosomes of *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Mammalia) // *Acta Theriologica Sinica.* 2000. V. 20. № 4. P. 289–296.
13. *Sun Y.-H., Fang Y., Klaus S. et al.* Nature of the Lianhuashan Natural Reserve. Liaoning Sci. and Technology Publ. House, 2008. 100 p.
14. *Крысанов Е.Ю., Демидова Т.Б., Шефтель Б.И.* Простой метод приготовления препаратов хромосом мелких млекопитающих // *Зоол. журн.* 2009. Т. 88. № 2. С. 234–238.
15. *Борисов Ю.М.* Цитогенетическая дифференциация популяций восточноазиатской мыши в Восточной Сибири // *Генетика.* 1990. Т. 26. № 10. С. 1828–1839.
16. *Рослик Г.В., Картавцева И.В.* Морфотипы В-хромосом *Apodemus peninsulae* (Rodentia) Дальнего Востока России // *Цитология.* 2012. Т. 54. № 1. С. 66–77.
17. *Борисов Ю.М., Шефтель Б.И., Сафронова Л.Д., Александров Д.Ю.* Устойчивость популяционных систем В-хромосом восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* Прибайкалья и Северной Монголии // *Генетика.* 2012. Т. 48. № 10. С. 1190–1199.

В-Chromosomes of Korean Mice (*Apodemus peninsulae* Thomas, 1907 (Rodentia, Muridae)) on the Eastern Slopes of the Qinghai-Tibet Plateau (China)

Yu. M. Borisov^a, I. A. Zhigarev^{b,*}, and B. I. Sheftel^{a,}**

^a*Severtsov Institute of Ecology and Evolution Russian Academia of Science, Moscow, 119071 Russia*

^b*Moscow Pedagogical State University, Moscow, 129164 Russia*

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

**e-mail: borissheftel@yahoo.com

Chromosome sets of 8 *Apodemus peninsulae* individuals captured in Gansu province (Lianhuashan Natural Reserve) were studied for the first time in 2012. Chromosome sets of mice contained from 55 to 62 chromosomes and included 48 A-chromosomes and 7–14 additional В-chromosomes of different morphologies.

Keywords: karyotype, Bs, *Apodemus peninsulae*, Qinghai-Tibetan Plateau.