

## КЛИНАЛЬНЫЙ РОСТ ЧИСЛА ТОЧЕЧНЫХ МИКРО-В-ХРОМОСОМ В КАРИОТИПАХ *Apodemus peninsulae* (Mammalia, Rodentia) В РЕСПУБЛИКЕ ТЫВА С ЮГА НА СЕВЕР

© 2022 г. Ю. М. Борисов<sup>1</sup>, \*, И. А. Кришчук<sup>2</sup>, \*\*, З. З. Борисова<sup>1</sup>

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

<sup>2</sup>Научно-практический центр Национальной академии наук Беларуси по биоресурсам,  
Минск, 220072 Республика Беларусь

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

\*\*e-mail: ikryshchuk@yandex.by

Поступила в редакцию 13.03.2021 г.

После доработки 20.09.2021 г.

Принята к публикации 22.09.2021 г.

Приведены новые данные по кариологической изменчивости мышей *Apodemus peninsulae* на территории Республика Тыва. По соотношению макро- и микро-В-хромосом у изученных ранее мышей в этом регионе и в настоящем исследовании стало возможным выделение нескольких географических популяций, объединяющих ряд исследованных пунктов отлова восточноазиатской мыши на территории бассейна р. Енисей в северном и южном направлениях от г. Кызыл (Республика Тыва). Наиболее значимый вклад в получение картины дифференциации популяций мышей с В-хромосомами по ареалу вносят частотные характеристики микро-В-хромосом.

**Ключевые слова:** корейская мышь, *Apodemus peninsulae* изменчивость кариотипа, добавочные, или В-хромосомы, клинальная изменчивость, Республика Тыва.

DOI: 10.31857/S0016675822030043

Присутствие добавочных, или В-хромосом (Bs) является старейшим известным фактом хромосомного полиморфизма [1, 2], но тем не менее после почти столетних исследований биологическую важность добавочных хромосом еще предстоит определить [3, 4]. Известно, что В-хромосомы отличаются от А-хромосом своими размерами, структурой и имеют следующие признаки: 1) их наличие не является обязательным, т.е. они могут присутствовать у одних организмов и в то же время отсутствовать у других организмов той же популяции; в мейозе они не спариваются (не конъюгируют) и не рекомбинируют ни с одной хромосомой диплоидного (или полиплоидного) А-набора; 3) их наследование является менделевским и нерегулярным [3, 4].

В-хромосомы обнаружены были у млекопитающих в 1965 г., среди которых можно отметить гигантского летучего кускуса (*Petauroides volans*) [5], лисицу (*Vulpes vulpes*) [6] и мышей *Reithrodontomys megalotis* [7]. На территории России в ранних исследованиях В-хромосомы были обнаружены у серебристо-черных лисиц *Vulpes vulpes* [8] и восточноазиатских (корейских) мышей *Apodemus peninsulae* [9–11].

В настоящее время установлено наличие добавочных В-хромосом у 85 видов млекопитающих, что составляет 1.94% всех кариотипически изученных видов [12]. Популяционным исследованиям широкоареальных видов с В-хромосомами пока не уделяется достаточного внимания, хотя у некоторых видов изменчивость числа и морфотипов В-хромосом существенна [11]. В род *Apodemus* включают 20 видов, среди них 30% несут В-хромосомы [12].

Как правило, у большинства видов млекопитающих, имеющих В-хромосомы, они представлены однотипными дополнительными хромосомами. Так, например, у *Apodemus (Sylvaemus) flavicollis* Melchior, 1834 – мелкие акроцентрические хромосомы [12], а у *Rattus rattus* Linnaeus, 1758 – метацентрические хромосомы [13].

В начале 70-х годов XX в. при изучении кариотипов корейских мышей *Apodemus giliacus* = *A. peninsulae* с о-ва Хоккайдо (Япония) были выявлены разные типы метацентрических хромосом – от мелких по размерам точечных до крупных. Таким образом, у корейской мыши (*Apodemus peninsulae*) было установлено многообразие морфотипов добавочных хромосом на о-ве Хоккайдо [14].

Исследования изменчивости кариотипа по числу В-хромосом у корейской мыши на территории России впервые были проведены в популяциях данного вида в Приморье [9]. В результате проведенных исследований было установлено, что почти все изученные особи *A. peninsulae* Приморья имели в своем кариотипе в основном 1–3 двуплечих макро-В-хромосом. Также следует отметить, что у исследуемых особей не было выявлено точечных микро-В-хромосом. Такая же картина с одной–тремя двуплечими макро-В-хромосомами в кариотипе у особей *A. peninsulae* наблюдалась и на побережье Телецкого озера (Горный Алтай) [15, 16]. Создавалось впечатление, что от Приморья до Алтая в континентальных популяциях *A. peninsulae* у всех мышей этого вида в кариотипе наблюдается однообразие морфотипа в виде двуплечих макро-В-хромосом. Однако дальнейшие исследования кариотипов сибирских мышей *A. peninsulae* позволили и в континентальных популяциях выявить разнообразие вариантов системы В-хромосом [11]. Впоследствии в кариотипах в сибирской популяции *A. peninsulae* севернее г. Красноярск было выявлено множество точечных В-хромосом, число которых варьировало от 1 до 30 [17].

Согласно данным различных исследований было выявлено, что среди млекопитающих корейская мышь демонстрирует один из самых широких спектров варибельности  $V_s$  как по числу (от 1 до 30) [17, 18], так и по морфологии хромосом [18]. Интересно, что у *A. peninsulae* наблюдается увеличение числа этих хромосом в половых клетках по сравнению с соматическими [19]. При изучении географической изменчивости кариотипов почти 600 особей *A. peninsulae* из 39 пунктов ее ареала было установлено, что все мыши из этой выборки имели дополнительные хромосомы [18]. Известно лишь две популяции восточноазиатской мыши, обитающие на островах Сахалин и Стенин, особи которых не имели в кариотипе В-хромосом [20]. В ряде работ было установлено, что для В-хромосом характерна степень изменчивости на популяционном, индивидуальном и тканевом уровнях [11, 14, 18, 19]. Наиболее значимый вклад в получение картины дифференциации популяций мышей с В-хромосомами по ареалу вносят частотные характеристики микро-В-хромосом [18].

Результаты указанных исследований позволили высказать предположение о разнонаправленной клинальной изменчивости вариантов системы В-хромосом у вида *A. peninsulae*. Так, в ряде работ [21, 22] в различных регионах Сибири, в том числе и в Западных Саянах, была выявлена локальная клинальная изменчивость точечных В-хромосом. Определенный интерес представляло исследование кариологической изменчивости по числу добавочных хромосом у восточноазиатской мыши на территории Республики Тыва, что могло бы позволить сравнить эти данные с ранее получен-

ными результатами из соседнего региона – Хакассии [23]. Ранее на территории Республики Тыва была предпринята попытка изучить кариотипы этого вида мыши, однако число исследованных животных было мало [24]. В связи с вышеизложенным целью настоящего исследования – дополнительное изучение кариотипов мышей из этого региона и сравнение их с данными работ [23, 24].

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом цитогенетического исследования послужили хромосомные препараты от 14 особей (восемь самцов и шесть самок) *Apodemus peninsulae*, отловленных в 2008 г. из трех пунктов удаленных локалитетов Республики Тыва (рис. 1). Кариологически изучены четыре особи из окрестностей пос. Туран, две – из окр. пос. Усть-Бурен и восемь – из окр. пос. Эрзин.

Хромосомные препараты готовили прямым методом из клеток костного мозга мышей с предварительным введением внутривенно 0.5 мл 0.04%-ного раствора колхицина [25, 26]. Для характеристики кариотипа каждого животного мы использовали анализ не менее чем 20 метафазных пластинок. Работа с препаратами осуществлялась с помощью микроскопа Leica D-500. Подсчет хромосом выполняли в программе LAS V3.8. При обработке материала собственных и литературных данных мы учитывали только вариант с модальным числом В-хромосом мышей, отловленных в различных пунктах на территории Республики Тывы (табл. 1).

В настоящей работе нами использована система классификации В-хромосом и формула цифрового кодирования систем В-хромосом [18]. 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-ахроцентрики, мелкие, равные 17–23 парам А-хромосом, наконец пятая цифра – это В-хромосомы V класса, точечные или микро-В-хромосомы, с неясным положением центромеры, в несколько раз мельче самых мелких А-хромосом набора. Основываясь на этой классификации, для каждой особи проведен анализ системы В-хромосом (табл. 1, рис. 2).

Для понимания специфики происхождения и существования дополнительных хромосом большое значение имеет не только соотношение числа В-хромосом различных морфотипов, но и измен-



**Рис. 1.** Пункты отлова *Apodemus peninsulae* на территории Республики Тыва: № 1 – Туран, № 2 – Усть-Бурен, № 3 – Эрзин.

чивость общего количества хроматина добавочных хромосом. Для этих целей использовали индекс условной массы В-хромосом в кариотипе особи (индекс mB) [27]. В этом случае каждому размерному классу присваивается условный балл: точечным микро-В-хромосомам (V класс) – 1 балл, более крупным и относительно схожим по размерам хромосомам IV и III классов – 2 балла и далее по возрастающей: хромосомам II класса – 3 балла и I классам – 4 балла. Баллы суммируются,

демонстрируя определенную характеристику условной массы В-хромосом особи.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

У всех 14 особей *A. peninsulae* был определен основной стабильный набор А-хромосом данного вида. Он представлен 23 парами акроцентрических аутосом и двумя половыми хромосомами:

**Таблица 1.** Формулы вариантов системы В-хромосом *Apodemus peninsulae*, отловленных в трех пунктах Республики Тыва

Пункт отлова	Номер особи	Пол	2n	Bs	Формула Bs	Индекс mB
Туран	1	♂	63	15	0.0.0.1.14	16
	2	♂	62	14	2.0.02.0.10	14
	3	♀	69	21	0.1.0.0.20	24
	4	♀	66	18	1.2.0.2.13	17
Усть-Бурен	1	♂	64	16	0.2.1.0.13	16
	2	♀	60	12	0.2.0.0.10	14
Эрзин	1	♀	51	3	0.2.0.0.01	9
	2	♀	52	4	0.1.1.0.02	9
	3	♂	53	5	0.0.1.0.04	7
	4	♀	51	3	0.0.0.0.03	3
	5	♂	52	4	0.2.0.0.02	10
	6	♂	50	2	0.1.0.0.01	5
	7	♂	49	1	0.0.0.0.01	1
	8	♂	49	1	0.0.0.0.01	1

Примечание. mB – индекс условной массы В-хромосом в кариотипе особи.

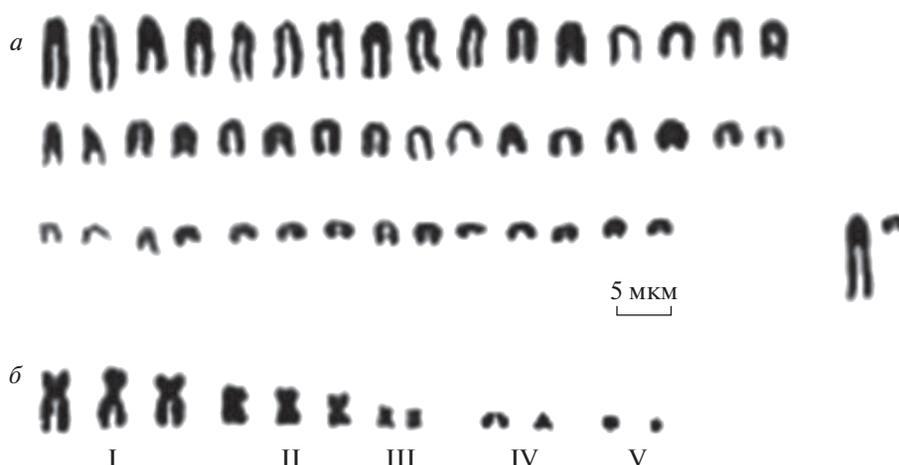


Рис. 2. Кариограмма *Apodemus peninsulae*. а – 48 акроцентрических А-хромосом; б – I–V классов В-хромосом.

крупной акроцентрической X-хромосомой и мелкой акроцентрической Y-хромосомой (рис. 2).

Вариабельная часть кариотипа у этих мышей представлена 1–21 дополнительными В-хромосомами, среди которых 1–5 макро- и 1–14 микрохромосом (табл. 1).

Особь из окрестностей пос. Туран (пункт № 1, рис. 1) имели самые высокие диплоидные числа ( $2n = 62–69$ ) и числа В-хромосом (14–21). Среднее число В-хромосом на особь у четырех исследуемых особей из Турана также было высокое (17) и выше, чем в окр. г. Кызыл, расположенного между пунктами 1 (Туран) и 2 (Усть-Бурен). Ранее в работе Г.В. Рослик и И.В. Картавцевой [24] для мышей из окр. г. Кызыл были приведены промежуточные числа точечных В-хромосом (13–17), т.е. их число меньше, чем в окр. Турана (14–20), расположенного севернее. Далее, на севере в окр. пос. Майна по данным В.Т. Волобуева и Н.Ю. Тиминой у мышей число В-хромосом доходило до 24 и в основном преобладали точечные добавочные хромосомы [23].

В самом южном из изученных нами пунктов № 3 было выявлено минимальное число В-хромосом – 1–5 и точечных – 1–4 (табл. 1).

Таким образом, при изучении кариотипов мыши *Apodemus peninsulae* в Республике Тыва нами выявлен локальный клинальный рост числа точечных микро-В-хромосом с юга (пункт № 3) на север (пункт № 1) и далее до окр. пос. Майна [23].

В работе [28] авторы документировали наличие клинального снижения частоты редких морфотипов добавочных хромосом у *A. peninsulae* с востока на северо-запад в исследуемой области Восточной Азии. При изучении добавочных хромосом желтогорлой мыши было выявлено при-

сутствие Vs в 40 популяциях из Сербии, и частоты варьировали от 0.11 до 0.67; как правило, частота животных с Vs увеличивается с высотой в сторону более суровых климатологических условий [12].

Результаты работы [18] позволяют подвести итоги изменчивости морфотипов В-хромосом у мышей *A. peninsulae* в бассейне р. Енисей по всему Енисейскому меридиану, от истоков до северной части ареала этого вида в районе устья рек Ангары и Енисея. Всего нами в бассейне р. Енисей по всему Енисейскому меридиану кариологически изучено более 100 особей по соотношению макро- и микро-В-хромосом у изученных нами ранее мышей [18] и мышей настоящего исследования. Выделено несколько географических популяций, объединяющих ряд исследованных пунктов отлова восточноазиатской мыши на территории бассейна р. Енисей в северном и южном направлениях от г. Кызыл (Республика Тыва). На рис. 3 показаны метафазные пластинки *A. peninsulae* из трех пунктов отлова.

Интересные систематические выкладки были получены при изучении В-хромосом мышей рода *Apodemus*. Оказалось, что описание хромосомного полиморфизма у видов-синонимов *A. speciosus* [15] и *A. giliacus* [14] на самом деле относится к *A. peninsulae* [9] и только для этого вида характерно наличие В-хромосом [9, 18]. При этом на всем ареале мыши рода *Apodemus* имеют в кариотипе  $2n$  от 48 до 78 хромосом. Шесть видов мышей данного рода несут добавочные хромосомы в своем кариотипе [12], а среди мышей вида *A. peninsulae* подавляющее большинство особей на протяжении всего своего ареала имеют В-хромосомы [18].

Восточноазиатская мышь населяет обширную территорию Сибири и Дальнего Востока (от Алтая до Тихого океана). Почти у всех кариологиче-

ски изученных мышей этого вида обнаружены разнообразные варианты системы макро- и микро-В-хромосом, которые изменяются как по количеству, так и по морфологии [18]. Число В-хромосом у отдельных особей достигает до 30. Находки особей *A. peninsulae* без В-хромосом очень редки, что, по-видимому, так же, как и у черных крыс *Rattus rattus* [13], указывает на селективное преимущество восточноазиатских мышей с системой В-хромосом по сравнению с мышами этого вида без В-хромосом. Действительно маловероятно, чтобы полиморфизм, который был создан отбором, увеличивающим разнообразие, приводил к видообразованию. Вид терял бы все преимущества, которые дает адаптивный полиморфизм, создающий возможность более совершенного использования среды, если бы он распался на ряд узкоспециализированных видов. Поэтому виды с хромосомным полиморфизмом во многих отношениях являются идеальными объектами для изучения процессов становления адаптации к условиям среды на генетической базе естественного отбора [29].

Согласно исследованиям [30–32] система В-хромосом хорошо сбалансирована и весьма устойчива и находится, видимо, под достаточно жестким генетическим контролем. Выше упоминалось, что для оценки суммарной “массы” добавочных хромосом в кариотипе *A. peninsulae* можно использовать относительный индекс условной массы В-хромосом (индекс *mV*) [33]. Данный индекс позволяет сравнить разные выборки по объему добавочного хроматина в клетках мышей разных популяций. Так, самые низкие средние показатели *mV* зарегистрированы в Приморье [18].

Значение индекса *mV* еще больше усиливает представление об адаптивности не просто наличия добавочных хромосом, а наличия определенной их массы в клетках восточноазиатских мышей. В популяциях редко встречаются мыши, имеющие как малое, так и очень большое значение индекса *mV*. Число добавочных точечных микрохромосом в разных регионах изменяется от 0 до 30 [19]. Доля зверьков *A. peninsulae*, имеющих большое число точечных микро-В-хромосом, прогрессивно падает, точно так же, как в случае с крупными добавочными хромосомами [19]. Вероятно, для каждой популяции существует оптимальное число макро- и микро-В-хромосом, которые и определяют цитогенетическую дифференциацию одной популяции от другой [18].

Эволюционная и популяционная судьба В-хромосом зависит в первую очередь от особенностей их наследования. Будучи у многих видов менделевским, оно является одним из основных факторов повышения частоты В-хромосом в природ-



Рис. 3. Метафазные пластинки *Apodemus peninsulae*. а – Туран (4, табл. 1); б – Усть-Бурен (2, табл. 1); в – Эрзин (1, табл. 1).

ных популяциях. У большинства животных и растений, в геномах которых содержатся В-хромосомы, наблюдается увеличение их числа в герминативных клетках по сравнению с соматическими благодаря митотическому и/или мейотическому драйву различной природы, так что трансмиссионное отношение превышает 0.5 [30]. В отсутствие противодействующих факторов этот феномен привел бы к неограниченному распространению В-хромосом в природных популяциях. Поскольку такого распространения не наблюдается, ясно, что противодействующие факторы имеются. Среди них следует упомянуть прежде всего регуляцию драйва В-хромосом со стороны А-генома, показанную для некоторых растений и прямокрылых, и негативное влияние высоких чисел В-хромосом на фенотипические признаки их носителей [30].

Повышение компонентов приспособленности наблюдается у носителей небольшого числа В-хромосом по сравнению с особями, у которых они отсутствуют, что подтверждает гипотезу об адаптивной природе полиморфизма по числу В-хромосом [30].

В Хакасии на севере республики индекс  $mB$  составляет  $23.0 \pm 4.6$  ( $n = 3$ ), а на юге всего лишь  $8.3 \pm 0.7$  (отличия достоверны,  $t = 5.5$ ,  $p = 0.000005$ ) [18].

Дальнейшие исследования популяционной изменчивости В-хромосом и их соотношение с другими проявлениями хромосомной нестабильности последовательностей ДНК в А- и В-хромосомах позволят пролить свет на микроэволюционные процессы в популяциях млекопитающих.

Молекулярный состав  $B_s$ , известный в настоящее время для ряда видов млекопитающих [12, 31–35], подтверждает наличие кодирующих белок генов и транскрипционную активность для некоторых из них. Идея о том, что В-хромосомы инертны, устарела. Содержание их, очевидно, неодинаково для всех видов, поэтому современные модели должны быть адаптированы, учитывая, что В-хромосомы не являются неактивными, как считалось ранее [12].

Показанный в работе [35] феномен амплификации разнородных протяженных участков генома свидетельствует о новой форме эволюции кариотипа. Вариабельность по копияности дублированных сегментов разных  $B_s$  значительно усиливается полиморфизмом по числу добавочных хромосом, делая хромосомные сегментные дубликации гипервариабельными вариантами генома [35].

За последнее десятилетие выяснилось, что вторяющиеся последовательности ДНК — это не

бессмысленный набор ДНК. Такая ДНК является хранилищем информации об эволюции и источником факторов, влияющих на функционирование генома [12, 31–35]. Популяционные исследования показывают, что у *A. flavicollis* В-хромосомы оказывают некоторое влияние на фенотип [12]. В частности, носители В-хромосом считаются лучше приспособленными к суровым условиям окружающей среды [12]. Подобные явления могут быть вызваны присутствием различных последовательностей генов, независимо от того, являются ли они полными и/или вырожденными, наряду с транскрипционной активностью некоторых из этих генов, отмеченной для В-хромосом отдельных видов [12, 31–35]. В целом это свидетельствует о том, что присутствие В-хромосом может обеспечить больший эволюционный потенциал для их носителей [8, 18, 35].

Авторы благодарны А.В. Сурову за предоставление мышей из пункта Усть-Бурен, а также М.Ю. Борисову за помощь в отлове мышей и техническую помощь при оформлении статьи.

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. Wilson E.B. Note on the chromosome-groups of *Metapodius* and *Banasa* // Biol. Bull. 1907. V. 12. № 5. P. 303.
2. Randolph L.F. Types of supernumerary chromosomes in maize // Anatomical Record. 1928. V. 41. P. 102.
3. Jones R.N. В chromosomes drive // Am. Naturalist. 1991. P. 430–442.
4. Борисов Ю.М., Мышлявкина Т.А. В-хромосомы // Усп. соврем. биологии. 2018. Т. 138. С. 336–351.
5. Hayman D.L., Martin P.G. Supernumerary chromosomes in the marsupial *Schoinobates volans* (Ker) // Aust. J. Biol. Sci. 1965. V. 18(5). P. 1081–1082. <https://doi.org/10.1071/bi9651081>
6. Moore J.W., Elder R.L. Chromosome of the fox // J. Hered. 1965. V. 56. P. 142–143. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.jhered.a107394>
7. Shellhammer H.S. Supernumerary chromosomes of the harvest mouse, *Reithrodontomys megalotis* // Chromosoma. 1969. V. 27. P. 102–108. <https://doi.org/10.1007/BF00326114>
8. Беляев Д.К., Волобуев В.Т., Раджабли С.И., Трут Л.Н. Полиморфизм и мозаицизм по добавочным хромосомам у серебристо-черных лисиц // Генетика. 1974. Т. 10. № 2. С. 58–67.
9. Bekasova T.S., Vorontsov N.N., Korobitsyna K.V., Korablev V.P. В-chromosomes and comparative karyol-

- ogy of the mice of the genus *Apodemus* // *Genetica*. 1980. V. 52–53. P. 33–43.
10. Волобуев В.Т. Система В-хромосом азиатской лесной мыши *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Muridae) // *Генетика*. 1980. Т. 16. № 7. С. 1277–1284.
  11. Раджабли С.И., Борисов Ю.М. Варианты системы добавочных хромосом у континентальных форм *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Muridae) // *Докл. АН СССР*. 1979. Т. 248. № 4. С. 979–981.
  12. Vujosevic M., Rajicic M., Blagojevic J. B chromosomes in populations of mammals Revisited // *Genes*. 2019. V. 9(10). P. 487. <https://doi.org/10.3390/genes9100487>
  13. Yosida T.H. Supernumerary chromosomes in the black rat (*Rattus rattus*) and their distribution in three geographic variants // *Cytogenet. Cell Genet.* 1977. V. 18. P. 149–155.
  14. Hayata I. Chromosomal polymorphism caused by supernumerary chromosomes in the field mouse *Apodemus giliacus* // *Chromosoma*. 1973. V. 42. P. 403–414.
  15. Kral B. Chromosome characteristics of certain murine rodents (Muridae) of the Asiatic part of the USSR // *Zool. Listy*. 1971. V. 20. № 4. P. 331–347.
  16. Борисов Ю.М. Цитогенетическая структура популяции *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Muridae) на побережье Телецкого озера (Алтай) // *Генетика*. 1990. Т. 26. № 7. С. 1212–1220.
  17. Борисов Ю.М., Афанасьев А.Г., Лебедев Т.Т., Бочкарев М.Н. Множество микро-В-хромосом в сибирской популяции мышей *Apodemus peninsulae* // *Генетика*. 2010. Т. 46. № 6. С. 798–804.
  18. Borisov Yu.M., Zhigarev I.A. B-chromosome system in the Korean field mouse *Apodemus peninsulae* Thomas 1907 (Rodentia, Muridae) // *Genes*. 2018. V. 9. P. 147–158. <https://doi.org/10.3390/genes9100472>
  19. Kolomiets O.L., Borbiev T.E., Safronova L.D. et al. Synaptonemal complex analysis of B-chromosome behavior in meiotic prophase I in the East-Asiatic mouse *Apodemus peninsulae* (Muridae, Rodentia) // *Cytogenet. Cell Genet.* 1988. V. 48. № 3. P. 183–187.
  20. Kartavtseva I.V., Roslik G.V. A complex B chromosome system in the Korean field mouse *Apodemus peninsulae* // *Cytogenet. Genome Res.* 2004. V. 106. № 2–4. P. 271–278.
  21. Борисов Ю.М. Изменчивость цитогенетической структуры популяций *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Muridae) в Западных Саянах // *Генетика*. 1990. Т. 26. № 8. С. 1484–1491.
  22. Борисов Ю.М., Малыгин В.М. Клинальная изменчивость системы В-хромосом восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* из Бурятии и Монголии // *Цитология*. 1991. Т. 33. № 1. С. 106–111.
  23. Волобуев В.Т., Тимина Н.Ю. Необычайно высокое число В-хромосом и мозаицизм по ним у азиатской лесной мыши *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Muridae) // *Цитология и генетика*. 1980. Т. 14. № 13. С. 43–45.
  24. Рослик Г.В., Картавецова И.В. Исследование добавочных хромосом восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* Thomas, 1906 (Rodentia) из Сибири, Алтая, Тывы и Забайкалья // *Эрдэм Шинжилгээний Бүтээл, Proc. Institute of Biology (Грызунь Монголии и прилежащих территорий)*. 2003. № 24. С. 133–139.
  25. Ford C.F., Hamerton J.L. A colchicine hypotonic citrate squash preparation for mammalian chromosomes // *Stain Technol.* 1956. V. 31. P. 247–251. <https://doi.org/10.3109/10520295609113814>
  26. Орлов В.Н. Кариосистематика млекопитающих. Цитогенетические методы в систематике млекопитающих. М.: Наука, 1974. 208 с.
  27. Рослик Г.В., Картавецова И.В. Морфотипы В-хромосом *Apodemus peninsulae* (Rodentia) Дальнего Востока России // *Цитология*. 2012. Т. 54. № 1. С. 66–77.
  28. Roslik G.V., Kartavtseva I.V. Geographic differentiation of B chromosomes in *Apodemus peninsulae* (Rodentia) from the east Asia // *Modern Achievements in Population, Evolutionary, and Ecological Genetics: Intern. Symp. Vladivostok, September 3–8, 2017*. P. 35.
  29. Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с.
  30. Гилева Э.А. Система В-хромосом у копытных леммингов *Dicrostonyx torquatus* Pall., 1779 из природных и лабораторных популяций // *Генетика*. 2004. Т. 40. № 12. С. 1686–1694.
  31. Trifonov V.A., Perelman P.L., Kawada S.I. Complex structure of B-chromosomes in two mammalian species: *Apodemus peninsulae* (Rodentia) and *Nyctereutes procyonoides* (Carnivora) // *Chromosome Res.* 2002. V. 10. P. 109–116. <https://doi.org/10.1023/A:1014940800901>
  32. Rubtsov N.B., Karamysheva T.V., Andreenkova O.V. et al. Comparative analysis of micro and macro B chromosomes of Korean field mouse *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Murinae) performed by chromosome microdissection and FISH // *Cytogenet. Genome Res.* 2004. P. 289–294. <https://doi.org/10.1159/000056786>
  33. Rubtsov N.B., Borisov Yu.M. Review: Sequence composition and evolution of mammalian B chromosomes // *Genes*. 2018. V. 9. P. 91–109. <https://doi.org/10.3390/genes9100490>
  34. Makunin A., Romanenko S., Beklemisheva V. et al. Sequencing of supernumerary chromosomes of red fox and raccoon dog confirms a non-random gene acquisition by B chromosomes // *Genes*. 2018. V. 9. <https://doi.org/10.3390/genes9080405>
  35. Trifonov V.A., Demytyeva P.V., Beklemisheva V.R. et al. Supernumerary chromosomes, segmental duplications, and evolution // *Rus. J. Genet.* 2010. V. 46. № 9. P. 1094–1096. <https://doi.org/10.1134/S1022795410090206>

## Clinal Growth in the Number of Point Micro-B-Chromosomes in *Apodemus peninsulae* (Mammalia, Rodentia) Cariotypes in the Republic of Tyva from South to North

Yu. M. Borisov<sup>a, \*</sup>, I. A. Kryshchuk<sup>b, \*\*</sup>, and Z. Z. Borisova<sup>a</sup>

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

<sup>b</sup> *Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus on Bioresource, Minsk, 220072 Republic Belarus*

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

\*\**e-mail: ikryshchuk@yandex.by*

New data on the karyological variability of *Apodemus peninsulae* mice (Thomas, 1906) in the Tyva Republic are presented. By the ratio of macro- and micro-B-chromosomes in the mice we studied earlier in this region and in the present study, it became possible to isolate several geographical populations that combine a number of studied catch points of East Asian mice in the territory of the Yenisei River basin in the northern and southern directions from Kyzyl (Republic of Tyva) The frequency distribution of micro B-chromosomes makes the most significant contribution to obtaining a differentiation pattern of populations of mice with B-chromosomes by area.

**Keywords:** Korean mouse, *Apodemus peninsulae* karyotype variability, accessory or B-chromosomes, clinal variability, Tyva Republic.