

На правах рукописи

РОСЛИК ГАЛИНА ВЛАДИМИРОВНА

**Географическая изменчивость добавочных (B-) хромосом
восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* Thomas, 1906
(Rodentia, Mammalia)**

03.00.08 – зоология

03.00.25 – гистология, цитология, клеточная биология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Владивосток - 2006

Работа выполнена в лаборатории Эволюционной зоологии и генетики Биологопочвенного института ДВО РАН

Научный руководитель:
доктор биологических наук,
старший научный сотрудник
Картавцева Ирина Васильевна

Официальные оппоненты:
доктор биологических наук,
старший научный сотрудник
Челомина Галина Николаевна

доктор биологических наук,
профессор
Анисимов Алим Петрович

Ведущая организация: Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН

Защита состоится "15" декабря" в 13 часов
на заседании диссертационного совета Д 005.003.03 при Биологопочвенном институте
ДВО РАН по адресу: 690022, г. Владивосток-22, проспект 100 лет Владивостоку, 159,
факс: (4232) 310-193

С диссертацией можно ознакомиться в Центральной научной библиотеке ДВО РАН

Автореферат разослан "--" ноября 2006г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
доктор биологических наук, с. н.с.

И.В. Картавцева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Восточноазиатская мышь *Apodemus peninsulae* Thomas, 1906 - один из широкоареальных видов грызунов, обитающий на материковой части Азиатского континента - от лесных и степных зон Центральной и Восточной Сибири до Дальнего Востока (ДВ), включая 4 острова: два крупных – Сахалин (ДВ России) и Хоккайдо (Япония) - и два мелких – Русский и Стенина (Японское море, залив Петра Великого). Морфологическая дифференциация вида выражена слабо. Разные авторы выделяют от 3-х до 10-ти подвидов внутри вида (Jones, 1956; Bekasova, 1980а; б; Павленко, 1989; Corbet, 1978; Koh, Lee, 1994; Musser et al., 1996 и др.). Наибольшие разногласия среди исследователей вызывают границы распространения подвидов восточноазиатской мыши, в особенности – у подвидов, обитающих на материковой части ареала – от ДВ до Забайкалья (Воронцов и др., 1977; Павленко, 1997б; Костенко, 2000; Koh, Lee, 1994 и др.).

Интерес к *A. peninsulae* не ослабевает вследствие кариологической уникальности, поскольку вид характеризуется: а) наличием одного из высокого среди млекопитающих числа В-хромосом (варьируют от 0 до 24-х); б) резкими морфологическими различиями между А-хромосомами (одноплечими) и В-хромосомами (двуплечими или без видимой морфологии); в) наличием в системе В-хромосом этого вида разнообразных размерно-морфологических вариантов (по размерам – от крупных до точечных, по морфологии - от метацентриков до акроцентриков и микрохромосом, с неясным положением центромеры); г) существованием трех типов изменчивости по В-хромосомам: межпопуляционной, межиндивидуальной и внутрииндивидуальной (мозаичизмом). Причина мозаичизма у восточноазиатской мыши до сих пор не ясна.

В литературе накоплены данные по изменчивости числа и морфологии В-хромосом у популяций *A. peninsulae* юга Приморского края, о-вов Сахалин, Хоккайдо и Сибири, но исследования по ареалу были неравномерны (Волобуев, 1979; Раджабли, Борисов, 1979; Тимина и др., 1980; Борисов, 1986; Kral, 1971; Hayata, 1973; Bekasova et al., 1980 и др.). Изменчивость кариотипов мышей была изучена на уровнях межиндивидуального и межпопуляционного полиморфизма. Вопросы мозаичизма кариотипов *A. peninsulae* были недостаточно освещены. Практически не было проведено анализа характера мозаичизма между популяциями и подвидами. Было показано, что спектры хромосомной изменчивости по размаху чисел и по встречаемости разнообразных типов В-хромосом были шире у мышей Сибири и о-ва Хоккайдо, по сравнению с мышами юга Дальнего Востока. Однако эти данные не давали возможности судить о хромосомных характеристиках как признаках, дифференцирующих популяции и подвиды, поскольку большая часть ареала этого вида (практически от юга ДВ до Забайкалья) оставалась не исследованной, и картина распределения В-хромосом у мышей из этих популяций оставалась не ясной.

Проблема хромосомного полиморфизма - одна из центральных в цитогенетике. Популяционные исследования млекопитающих в целом весьма важны для понимания процесса видеообразования, особенно – у хромосомно-полиморфных видов. Восточноазиатская мышь может быть перспективным модельным объектом при исследовании феномена В-хромосом в кариотипах млекопитающих, что поможет внести ясность в понимание природы, роли и происхождения этих загадочных элементов геномов эукариот.

Цель и задачи исследования. Целью настоящей работы явилось исследование географической изменчивости В-хромосом восточноазиатской мыши на различных уровнях – внутривидовом, межпопуляционном, внутрипопуляционном и внутрииндивидуальном. Для достижения данной цели были поставлены следующие задачи:

1. Изучить кариотипы *Apodemus peninsulae* из ранее не исследованных материковых и островных популяций Забайкалья и Дальнего Востока.

2. Выявить характер изменчивости системы В-хромосом (по числу, размеру и морфологии) для каждой особи, популяций и подвидов.
3. Оценить хромосомные наборы у популяций восточноазиатской мыши по характеру мозаичизма в различных частях ареала.
4. Проанализировать изменчивость числа макро и микро В-хромосом *A. peninsulae* в материковых и островных популяциях и привести хромосомные характеристики подвидов.

Научная новизна. Впервые описаны кариотипы животных из ранее не изученных популяций Сибири и Дальнего Востока России: Республики Тыва, Еврейской Автономной, Амурской (Картавцева, Павленко, Слепова (**Рослик**), 1988; **Рослик** и др., 2003), Читинской (**Рослик**, Картавцева, 2003а; **Рослик** и др., 2005) и Магаданской областей, Хабаровского, Приморского краев (**Рослик**, 1994; Kartavtseva, **Roslik** et al., 2000; **Рослик** и др., 2003, 2004) и островов: Русский, Стенина, Сахалин (**Рослик**, Картавцева, 2003б; Kartavtseva, **Roslik**, 2004; **Roslik** et al., 2005). В кариотипах материковых дальневосточных популяций восточноазиатской мыши выявлены не описанные ранее в этом регионе размерные и морфологические типы В-хромосом: по размеру - крупные, мини и микрохромосомы, по морфологии - субмета-, субтело- и акроцентрические (Kartavtseva, **Roslik**, 2004; Rubtsov et al., 2004). У дальневосточных экземпляров показаны более широкие спектры изменчивости по числу В-хромосом (от 0 до 7), по сравнению с описанными ранее (от 0 до 5). Подтвержден мономорфизм кариотипов сахалинских популяций, как из ранее изученных, так и из новых локалитетов (Kartavtseva, **Roslik** et al., 2000), и обнаружена еще одна мономорфная популяция о-ва Стенина (**Roslik**, Kartavtseva, 2001; **Рослик** и др., 2003б, 2004; **Roslik** et al., 2005). Показаны различия в дифференциальном (С-) окрашивании А-хромосом мономорфных островных популяций животных, в сравнении с материковыми (Kartavtseva, **Roslik** et al., 2000; **Roslik**, Kartavtseva, 2001). Также разработана, а затем уточнена классификация системы В-хромосом на макро и микро В-хромосомы. Данные *in situ* гибридизации (FISH) позволили разделить самые мелкие В-хромосомы некоторых особей Сибири и ДВ на микро и мини В-хромосомы (Kartavtseva, **Roslik**, 2004; Rubtsov et al., 2004; Рубцов и др., 2005). В ходе исследования потомства самки, зараженной во время беременности вирусом клещевого энцефалита, была предложена гипотеза возникновения микро В-хромосом в дальневосточных популяциях в результате влияния на геном мышей вирусных инфекций (**Roslik** et al., 1998). Впервые для всех изученных особей восточноазиатской мыши из различных популяций ареала проведена ревизия данных по изменчивости цитогенетических характеристик В-хромосом и дана оценка характера мозаичизма на основе числа клеточных клонов. Также проанализированы кариологические характеристики подвидов *A. peninsulae*. Выявлены хромосомные параметры, дифференцирующие популяции и подвиды (Kartavtseva, **Roslik**, 2004), что позволило отнести к подвиду *A. p. major* популяции Бурятии (Картавцева, **Рослик**, 2006) и, вероятно, исследованные нами популяции Забайкалья (Читинской области).

Теоретическая и практическая значимость работы. Теоретическая ценность исследований кариотипов лесных мышей важна для понимания существования и роли «лишней» ДНК в организме млекопитающих. Анализ сложной системы В-хромосом у мышей позволяет разделять на группы сибирские и дальневосточные популяции мышей и высказывать разные гипотезы происхождения и эволюции макро и микро В-хромосом у животных Сибири и Дальнего Востока. Результаты кариологического анализа по нахождению и изучению в геномах восточноазиатской мыши сверхчисленных (добавочных) хромосом могут внести ясность в процессы хромосомные перестроек, приводящие к возникновению В-хромосом и к поиску аналогии сценариев возникновения и эволюции со сверхчисленными маркерными хромосомами человека (МХ). Практическое значение мышей в жизни человека разнообразно и существенно. В связи с тем, что лесные мыши широко распространены; являются основными компонентами многих биоценозов, вредителями сельского хозяйства, природными носителями ряда инфекционных заболеваний человека и животных, то исследования кариотипов мышей

важны также для решения задач теоретической цитогенетики и практической эпидемиологии и паразитологии.

Апробация работы. Основные положения и результаты работы были представлены на: Международных Маммологических конгрессах: 3-м Европейском (Финляндия, 1999), 9-м международном (IMC 9, Саппоро, Япония, 2005); международных конференциях: 1-й и 2-й конференциях по В-хромосомам (Испания: Мадрид, 1993; Бузион, 2004); международных симпозиумах: «Эволюционные и генетические исследования млекопитающих» (Владивосток, 1990), «Современные достижения в популяционной, эволюционной и экологической генетике» (Владивосток, MAPEEG, 1998; 2001); «Систематика и филогения грызунов и зайцеобразных» (Москва, 2000), "Грызуны Монголии и прилежащих территорий" (Монголия, 2003); "Экосистемы Монголии и приграничных территорий соседних стран: природные ресурсы, биоразнообразие и экологические перспективы" (Монголия, 2005); Всесоюзных и Всероссийских научных конференциях: 1-м съезде ВОГиС (Саратов, 1994); 3-м съезде ВОГиС (Москва, 2004); VII Всесоюзном совещании по грызунам (Свердловск, 1988), VII съезде териологического общества «Териофауна России и сопредельных территорий» (Москва, 2003); Всероссийской Сибирской зоологической конференции с участием зарубежных ученых (Новосибирск, 2004); Всероссийской научной конференции с международным участием «Биоразнообразие экосистем Внутренней Азии» (Улан-Удэ, 2006); региональных конференциях молодых ученых: III конференции молодых ученых и студентов "Актуальные вопросы современной биологии и биотехнологии" (Казахстан, 2003); конференциях-конкурсах БПИ ДВО РАН (1989, 1997, 1999); совместном заседании отделов зоологии и эволюционной биологии БПИ ДВО РАН (2006).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 26 работ.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, трех глав, выводов, списка литературы и приложения. Текст диссертации изложен 211 страницах, иллюстрирован 3 таблицами и 31 рисунком. Список литературы включает 332 наименования, в том числе 183 - на иностранных языках.

Благодарности. Автор выражает свою искреннюю и глубокую признательность моему научному руководителю – д.б.н. И.В. Картавцевой за всестороннюю поддержку и неоценимые советы на всех этапах работы. Также благодарю всех своих коллег: к.б.н. М.В. Павленко, к.б.н. В.П. Кораблева, к.б.н. К.В. Коробицыну, к.б.н. Л.В. Фрисман, к.б.н. И.С. Шереметьева, д.б.н. Г.Н. Челомину, д.б.н. Л.В. Якименко, д.б.н. А.А. Назаренко, д.б.н. В.А. Костенко (БПИ ДВО РАН) - за любезное предоставление отловленных мышей; к.б.н. И.Н. Шереметьеву (БПИ ДВО РАН) – за помошь в статистической обработке материала; отечественных и зарубежных коллег: д.б.н. Н.Е. Докучаева (ИБПС ДВО РАН), к.б.н. М.Е. Косого (ИЭиМ ДВО РАН), докторов Х. Сузуки, М.А. Иvasa, Й. Обара (Япония), Х.С. Ко (Ю. Корея): - за содействие и помошь в отлове животных; д.б.н. Н.Б. Рубцова и к.б.н. Т.В. Карамышеву (ИциГ СО РАН) – за проведение дифференциального FISH-окрашивания. Искренне благодарю сотрудников БПИ ДВО РАН: д.б.н. А.П. Крюкова, к.б.н. М.В. Павленко, к.б.н. М.В. Цвирка, д.б.н. С.Ю. Стороженко, д.б.н. В.А. Нестеренко и к.б.н. С.К. Холина - за критические замечания, ценные советы и рекомендации по оформлению работы.

Гранты РФФИ и ДВО. Работа выполнена при частичной поддержке грантов: РФФИ №№: 63119, 63137, 06-04-48969а; ДВО РАН №№: 03-1-0-06-018, 04-1-П12-55, 04-1-П24-56, 06-III-A-06-4734, 06-III-A-06-145.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Глава посвящена подробному литературному обзору, касающемуся проблемы хромосомного полиморфизма.

1.1. Изменчивость кариотипа

Рассмотрены типы хромосомных перестроек, затрагивающие изменения числа хромосом или их структуры. Особое внимание уделено полиморфизму, связанному с В-хромосомами эукариот: приведены сведения о распространении этих структур в различных таксонах, сформулированы общие признаки В-хромосом, свидетельствующие об их сходстве у растений и животных. К настоящему времени В-хромосомы выявлены более чем у 1300 видов растений и 500 видов животных, в том числе - у 55 видов млекопитающих (Camacho et al., 2000; Palestis et al., 2004a; Vujošević, Blagajević, 2004).

С использованием примеров на млекопитающих, а также - на растениях и насекомых, рассмотрены характерные особенности В-хромосом по: варьированию их числа, размеров, морфологии, их проявлению и влиянию на организм носителя, составу ДНК, поведению в митозе и мейозе, распределению в потомстве, аккумуляции.

1.2. К вопросу о происхождении и механизмах возникновения В-хромосом млекопитающих.

Приведены различные гипотезы происхождения и механизмы возникновения В-хромосом разных видов (обзор: Camacho et al., 2000). В литературе наиболее распространены две гипотетические модели, объясняющие происхождение В-хромосом у эукариот: «паразитическая» ("parasitic model", Östergren, 1945) и «гетерозисная» ("heterotic model", White, 1973). Большинство вопросов, связанных с происхождением В-хромосом, их молекулярной эволюцией, частотой встречаемости, а также с передачей в поколениях и ролью в эволюции генома требуют в каждом конкретном случае специального анализа.

1.3. Краткая характеристика объекта исследования

Приведены общие сведения о распространении, экологии и биологии восточноазиатской мыши (Банников, 1954; Наземные..., 1984; Чугунов, Катин, 1984; Алексеева, 1986; Артюхов и др., 1992; Громов, Ербаева, 1995; Костенко, 2000). Рассмотрены сложности в подвидовой систематике (Jones, 1956; Воронцов и др. 1977; Павленко, 1989; 1887а, б; Corbet, 1978; Koh, Lee, 1994; Громов, Ербаева, 1995; Musser et al., 1996; Костенко, 2000 и др.). Обобщены литературные данные об аллозимной (Павленко, 1989; 1997а, б), молекулярной (Suzuki et al., 1990; Челомина, 1990; 1993а, б; 2005) и кариологической (Kral, 1971; Hayata et al., 1970; Hayata, 1973; Бекасова, Воронцов, 1975; Воронцов и др., 1977; Бекасова, 1978; 1980а; Bekasova et al., 1980; Раджабли, Борисов, 1989; Волобуев, 1979; Волобуев, Тимина, 1980 и др.) изменчивости вида.

Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Материал

Материалом цитогенетического исследования послужили хромосомные препараты от 494 особей (291 самца и 203 самок) *Apodemus peninsulae* Thomas, 1906 из 63 локалитетов Сибири и Дальнего Востока (рис. 1). Мыши отловлены преимущественно сотрудниками лаборатории Эволюционной зоологии и генетики БПИ ДВО РАН с 1979 по 2004 годы, в том числе при участии автора – с 1986 г. Изучено четыре подвида: *A. p. nigritalus* Hollister, 1913 - мыши, отловленные в Сибири (№№ 1-12) - в Томской (1), Новосибирской (2), Читинской областях (6-12), Республиках: Алтай (3) и Тыва (4, 5); *A. p. praetor* Miller, 1914 - животные ДВ России (№№ 13-53 и о-вов Русский - 55, и Стенина - 56) - из Магаданской (13), Амурской (14) областей, Еврейской АО (15, 16), Хабаровского (17-24) и Приморского краев (25-53, 55, 56), *A. p. peninsulae* Thomas, 1906 - мыши Ю. Кореи (№ 54) и *A. p. giliacus* Thomas, 1907 - мыши о-ва Сахалин, Россия (№№ 57-62) и о-ва Хоккайдо, Япония (№ 63) (рис. 1). В общее число животных Приморского края также включены две лабораторные популяции мышей, полученные в совместных экспериментах с к.б.н. Косым М.Е. (Институт эпидемиологии и микробиологии, г. Владивосток), где родоначальников из природы - окрестностей Уссурийского заповедника (№ 36) искусственно заражали вирусами, носителями которых восточноазиатская мышь является в естественных условиях: клещевого энцефалита (КЭ) – лабораторная

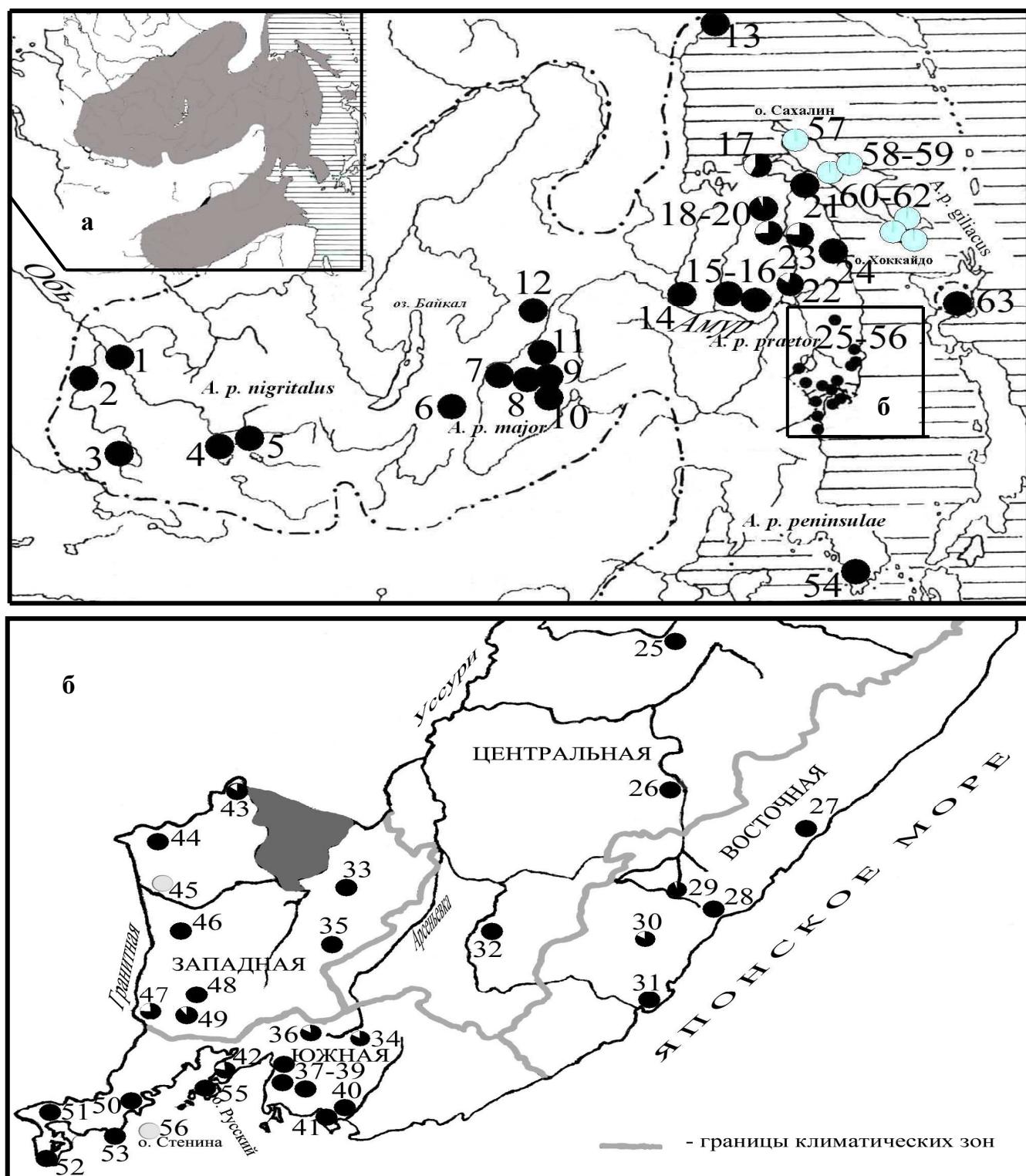


Рис. 1. Ареал (а) и точки отлова *Apodemus peninsulae* в популяциях Сибири и Дальнего Востока. На врезке б вынесены места сбора мышей в Приморском крае и указаны границы климатических зон. Темные кружки и сектора – частоты особей, имеющих В-хромосомы, светлые кружки и сектора – частоты особей без В-хромосом.

популяция 1 ($n=10$), полученная в серии близкородственных скрещиваний (до F6) от беременной самки и дальневосточной геморрагической лихорадкой с почечным синдромом (ГЛПС) - лабораторная популяция 2 ($n=3$).

Для каждого животного исследовано от 10 до 69 метафазных пластинок, в зависимости от качества препаратов и наличия мозаичизма. Из анализа были исключены метафазы с сильной спирализацией и неясной морфологией хромосом. Исследовано

10056 метафаз на 844 рутинно окрашенных хромосомных препаратах от 494 животных; обработано 185 пленок, полученных на дифференциальном окрашивании препаратах от 109 животных.

2.2. Методы исследования

В работе использована стандартная методика получения клеточных сусpenзий для мелких млекопитающих (Ford, Hamerton, 1956), с предварительной предрожжевой обработкой (Lee, Elder, 1980). Хромосомные препараты окрашены с применением разнообразных методик рутинного (лактат ацето-орсенин, азур - эозин по Романовскому) и дифференциального: C- (Sumner, 1972), G- (Seabright, 1971), Q- (Yoshida et al., 1975), Ag-NOR- (Münke, Schmidy, 1979) окрашивания, с небольшими модификациями. Препараты просматривали под световыми микроскопами "NU", "NU-2", "Jenaval" и флуоресцентным микроскопом "Olympus BH-2". Анализ системы В-хромосом для каждой особи проведен, основываясь на классификации Ю.М. Борисова (1986б; 1990а-г), с нашими уточнениями, где по размеру и морфологии выделено 5 классов В-хромосом, и данные записаны в виде формулы числового кодирования. Также мы разделяли В-хромосомы на две большие группы: макро В-хромосомы - это добавочные хромосомы видимой морфологии (т.е. I-IV классов, согласно вышеуказанной классификации: I - крупные m, sm, st, II - средние m, sm, st, III - мелкие m, sm, st, IV - мелкие a) и микро В-хромосомы - добавочные хромосомы V класса – очень мелкие, без выраженной морфологии (Kartavtseva, Roslik, 2004). Для некоторых дальневосточных и редко - сибирских особей, имеющих очень мелкие В-хромосомы с различимой морфологией, мы еще ввели термин "мини В-хромосомы" (Rubtsov et al., 2004а).

Средняя частота встречаемости В-хромосом на особь (коэффициент x_B) для каждой особи, популяции и по подвидам подсчитана на основе модальных значений хромосомных чисел (Zima, Macholán, 1995; Zima et al., 1999; Wójcik et al., 2004). При выявлении особей-мозаиков был использован критерий оценки по числу клеточных клонов (когда гипоплоидный класс клеток был равен или превышал 10%, а гиперплоидный составлял не менее 5% от модального числа), ранее разработанный Д.К. Беляевым с коллегами для исследования клеток лисиц с В-хромосомами (1974а). Животные с двумя и более клонами клеток классифицированы как мозаики. Графики и гистограммы построены с помощью программ Excel и Photoshop для Windows, обработка данных по частотным параметрам В-хромосом проведена на основе пакета компьютерных программ STATISTICA 6.0 для Windows (StatSoft, Inc., 1995).

Глава 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

3.1. Структура кариотипа *A. peninsulae* Thomas, 1906

В результате проведенного анализа хромосомных наборов 494 особей из 54 материковых ($n=401$) и 9 островных ($n=93$) локалитетов Сибири и ДВ было выявлено, что кариотипы *A. peninsulae* содержали от 48 до 66 хромосом. Систему В-хромосом изученных животных составляют разнообразные размерные (от крупных до мелких и точечных), морфологические (от мета- и субметацентрических до акроцентрических и микрохромосом, с неясным положением центромеры) и числовые (от 0 до 18) варианты. В разных географических популяциях, среди разных особей, а также в разных клетках у одной особи встречены разнообразные сочетания определенных типов В-хромосом.

Приведены примеры рутинного и разных типов дифференциального (C-, G-, Q-, Ag-NOR-) окрашивания А- и В-хромосом мышей. Основной набор хромосом у всех животных состоял из 48 постоянно присутствующих А-хромосом, образующих плавно убывающий по величине ряд акроцентриков. Особи без В-хромосом встречены редко (рис. 1). В-хромосомы легко отличались по морфологии от А-хромосом. В большей части материковых дальневосточных популяций мышей обнаружены преимущественно макро

В-хромосомы. В ряде других популяций (чаще сибирских и хоккайдской) имелись животные с различными сочетаниями макро и микро В-хромосом.

С-окрашивание. Анализ дифференциального С-окрашивания аутосом восточноазиатской мыши на структурный гетерохроматин показал, что все изученные популяции имели сходство в локализации С-блоков в прицентромерных районах всех аутосом и половой Х-хромосомы. Исключение составили особи двух о-вов Сахалин и Стенина, где на двух-трех или на одной парах средних аутосом, соответственно, отсутствовали С-блоки, тогда как на одной-двух других парах аутосом наблюдалось увеличение размеров прицентромерных С-блоков (Kartavtseva, Roslik et al., 2000; Roslik, Kartavtseva, 2001; Roslik и др., 2003). Половые хромосомы хорошо идентифицировались С-методом: это крупная по величине акроцентрическая Х-хромосома и средняя либо одна из мелких (примерно соотносимых по размеру с 17-18 парами аутосом) акроцентрическая Y-хромосома, которая обычно имела плотное гомогенное окрашивание. С-окраска оказалась наиболее показательна для изучения В-хромосом. Микро В-хромосомы обычно окрашивались полностью С-положительно и интенсивнее, чем гетерохроматин половых хромосом. На препаратах со слабой спирализацией хромосом у некоторых особей, чаще – дальневосточных популяций, видна двуплечая структура некоторых микрохромосом. Двупление макрохромосомы у мышей Приморского, Хабаровского краев имели слабое гомогенное окрашивание. Отмечено сходство рисунка С-окраски самой крупной субтелоцентрической В-хромосомы особи из пос. Новолитовск (юг Приморского края) с половой Х-хромосомой, но интенсивность окраски В-хромосомы более слабая, и характер окрашивания - более размытый. Рядом авторов в популяциях мышей ДВ России, Китая и Кореи также выявлено слабое С-окрашивание макро В-хромосом (негативное, по сравнению с А-хромосомами) (Bekasova et al., 1980; Abe et al., 1997; Wang et al., 2000). В популяциях мышей Сибири и Хоккайдо на двуплечих макро В-хромосомах нами выявлены прицентромерные С-блоки, аналогично таковым на А-хромосомах. Подобная картина наличия С-блоков на макро В-хромосомах и интенсивная С-окраска микро В-хромосом описана другими авторами для некоторых сибирских и японских популяций вида (Раджабли, Борисов, 1979; Борисов, 1980а, б; Волобуев, 1980; Тимина и др., 1980; Борисов, 1981; 1990б; Борбиеv, 1991; Abe et al., 1997; Trifonov et al., 2002). Различный характер С-окрашивания макро В-хромосом дальневосточных особей, с одной стороны, и сибирских и хоккайдских мышей, с другой, позволяет предполагать различные механизмы и пути возникновения В-хромосом в популяциях ДВ, Сибири и о-ва Хоккайдо (Картавцева, 2002; Андреенкова и др., 2003; Kartavtseva, Roslik, 2004; Рубцов и др., 2004а, б; Rubtsov et al., 2004а, б; Рубцов и др., 2005).

G-окрашивание. G-окраска хромосом позволила надежно идентифицировать гомологичные хромосомы. По нашему мнению, характер G-исчерченности аутосом исследованных животных аналогичен у мышей из разных популяций Сибири и ДВ. Половая Х-хромосома имела ярко окрашенный G-сегмент в прицентромерном районе, а также – два G-сегмента в интеркалярной области, которые, в свою очередь, состоят из сдвоенных ярких G-блоков, что различимо при слабой спирализации. Половая Y-хромосома очень интенсивно окрашена в области теломерных районов и менее интенсивно – в области прицентромерного района. Двупление В-хромосомы приморских популяций мышей часто имели плотность окрашивания, аналогичную Х-хромосоме, т.е. по всей длине. Однако характер их окрашивания был более размытый, чаще всего, без четких G-сегментов. Крупные и средние В-метацентрики имели либо целиком интенсивное G-окрашивание, либо более интенсивное – в области плечей, а в области центромеры интенсивность окраски была низкая. Мелкие же В-метацентрики имели, как правило, гомогенное слабое (негативное) окрашивание по всей длине хромосомы. Также негативно (слабо, диффузно) окрашивались мини и микро В-хромосомы (Kartavtseva, Roslik et al., 2000; Kartavtseva, Roslik, 2004). Практически отсутствие G-исчерченности на макро В-хромосомах, их интенсивная окраска по всей длине, и негативный характер окраски микро В-хромосом подтверждается также и литературными данными (Bekasova et

al., 1980; Борисов, 1980а, б; Волобуев, 1980а; Тимина и др., 1980; Борисов, 1981; 1990б; Борбиев, 1991; Abe et al., 1997; Wang et al., 2000).

Q-окрашивание. Мы изучили часть особей *A. p. praetor* (n=22) и 1 особь *A. p. giliacus* (Сахалин) на способность их хромосом к Q-окрашиванию. По интенсивности флуоресценции А- и В-хромосомы *A. p. praetor* слегка отличались друг от друга. В-хромосомы окрашивались практически целиком и специфических Q-полос не имели. Крупные и средние макро В-хромосомы имели почти гомогенное окрашивание плечей и более слабое окрашивание околоцентромерных областей. Мелкие макро и мини В-хромосомы имели менее интенсивную флуоресценцию, чем крупные. Характер окрашивания Q-полос А-хромосом всех исследованных особей был идентичен G-дифференциации. Сходства в характере G- и Q-окрашивания А- и В-хромосом при исследовании кариотипов животных отмечали многие исследователи. Слабая флуоресценция микро В-хромосом были отмечены и другими авторами у *A. peninsulae* (Hayata, 1973; Abe et al., 1997), а, например, у крысоподобного хомячка также показана тусклая флуоресценция мелких В-хромосом, сходная с флуоресценцией короткого плача У хромосомы (Борисов, 1980в).

Ag-NOR-окрашивание. Нами впервые было изучено Ag-NOR-окрашивание этого вида и показана локализация ЯО-районов в теломерной области не только двух пар средних аутосом, но и двуплечих В-хромосом, но размер ЯО-блоков на В-хромосомах часто меньше, чем на аутосомах (Картавцева, Павленко, Слепова (Рослик), 1988; Боескоров и др., 1995; Rubtsov et al., 2004а). Другие исследователи выявляли ЯО-районы только на аутосомах восточноазиатской мыши, а на В-хромосомах им не удавалось их обнаружить (Борбиев, 1991; Wang et al., 2000; Trifinov et al., 2002). Обычно на В-хромосомах млекопитающих редко выявляются районы ядрышкового организатора. Хотя у двух видов бразильских грызунов (*Akodon montensis* и *Oryzomys angouya*) также обнаружены ЯО-районы на В-хромосомах (Silva, Yonenaga-Yassuda, 2004).

Если сравнить способность к дифференциальному окрашиванию микро В-хромосом восточноазиатской мыши и микрохромосом представителей других позвоночных (например, птиц семейства Corvidae), имеющих в кариотипах эти микрохромосомы в качестве обязательного элемента набора, то можно увидеть некоторые различия. В противоположность интенсивной С-окраске микро В-хромосом мышей, лишь небольшая часть микрохромосом птиц окрашиваются почти целиком С-положительно, другие же почти не имеют С-окраски. При G- и Q-окраске некоторые из более крупных по размеру микрохромосом птиц имеют поперечную исчерченность, а при Ag-NOR-окрашивании ЯО-районы выявляются именно на микрохромосомах птиц (Рослик, Крюков, 2001). Тогда как при этих же типах окраски микро В-хромосомы мышей окрашены негативно, а ЯО-районы выявляются только на макро В-хромосомах, как было выявлено нами у 25 сибирских и дальневосточных особей (Картавцева, Павленко, Слепова (Рослик), 1988; Rubtsov et al., 2004а).

Система В-хромосом восточноазиатской мыши материковых популяций

В ходе исследования кариотипов восточноазиатской мыши нами были выявлены как животные со стабильными кариотипами, так и особи-мозаики, с вариациями хромосомных чисел. Для каждой популяции восточноазиатской мыши характерны свои хромосомные характеристики (Картавцева, Павленко, Слепова (Рослик), 1988; Картавцева, Павленко, Рослик, 1990; Kartavtseva, Roslik, 1993; Kartavtseva et al., 1999; Картавцева, Рослик, Павленко, 2000; Roslik, Kartavtseva, 2001; Картавцева, Рослик, 2006; обзоры: Рослик и др., 2003; 2004; 2005; Рослик, Картавцева, 2003а; Kartavtseva, Roslik et al., 2000; Kartavtseva, Roslik, 2004; Roslik et al., 2005; Rubtsov et al., 2004а, б; Рубцов и др., 2004б; 2005). В данном разделе для каждого места отлова подробно описаны спектры изменчивости числа, размеров и морфологии В-хромосом у мышей со стабильными кариотипами и у особей-мозаиков, рассчитаны значения средней частоты В-хромосом на особь (индекс хВ) и число клеточных клонов. Для каждой особи представлены варианты клонов в виде формулы числового кода, а также процент

каждого клона клеток. Хромосомные характеристики подробно рассмотрены, сначала для материковых, а затем - островных популяций, с учетом подвидовой принадлежности животных. Обобщенные данные по хромосомным характеристикам (вариациям $2n$, коэффициентам xB , числу клонов, % особей-мозаиков и др.) объединенных популяций и подвидов приведены в таблице.

Таблица. Хромосомные характеристики восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* Thomas, 1906 из материковых и островных локалитетов Сибири и ДВ

Локалитет* / число клонов	Вариации $2n^{**}$	xB (min-max)	n	% животных		
				моза- иков	со стабильным $2n$	
					с В- хр.	без В- хр.
Сибирь (№№ 1-12) <i>A. p. nigritalus</i> Hollister, 1913						
Западная Сибирь (№№ 1-3)/1-7	51-59/55	6,56 (6-7)	7	85,7	14,3	0
Республика Тыва (№№ 4-5)/2-6	51-66	10,1 (5,2-15)	7	100,0	0	0
Читинская область (№№ 6-12)/1-6	48-57/50-55	5,37 (3,8-7)	25	76,0	24,0	0
Дальний Восток, материковые популяции: <i>A. p. praetor</i> Miller, 1914						
Магаданская, Амурская, Еврейская	48-52/50	1,63 (1,0-2,0)	10	70,0	30,0	0
Автон. области (№№ 13-16)/1-4						
Хабаровский край (№№ 17-24)/1-5	48-55/48-52	1,60 (0-4,0)	67	61,2	16,4	22,4
Приморский край (№№ 25-53)/1-6	48-55/48-52	1,84 (0-4)	281	62,3	27,4	10,3
<i>A. p. peninsulae</i> Thomas, 1906						
Ю. Корея (№ 54)/2,3	48-51	1,5	4	100,0	0	0
ДВ, островные популяции: <i>A. p. praetor</i> Miller, 1914						
о-в Русский (№ 55)/1-5	48-52/49-53	1,93	15	66,7	33,3	0
о-в Стенина (№ 56)/1	48	0	16	0	0	100,0
<i>A. p. giliacus</i> Thomas, 1907						
о-в Сахалин: (№№ 57-62)/1	48	0	55	0	0	100,0
о-в Хоккайдо (№ 63, Япония)/2-4	51-58	6,43	7	100,0	0	0

Примечание: * - номера локалитетов соответствуют цифрам, указанным на рис. 1; ** - для регионов показаны: размах изменчивости диплоидных чисел ($2n$) для особей-мозаиков, а через дефис – $2n$ для животных со стабильными кариотипами; xB – среднее число В-хромосом на особь, усредненное значение для региона.

На материковой части ареала исследованы кариотипы 39 животных из 12-ти сибирских локалитетов и 362 особи из 42 места отлова в популяциях ДВ России и Кореи. Данные по характеру и качеству мозаичизма для изученных популяций даны в таблице и будут обобщены ниже.

В ходе нашего исследования выяснилось, что в кариотипах всех экземпляров *A. p. nigritalus* сибирских популяций и *A. p. praetor* Магаданской, Амурской и Еврейской Автономной областей присутствовали В-хромосомы. Особи, не имеющие В-хромосом в наборах, встречены только в некоторых популяциях Хабаровского (22,4% мышей) и Приморского (10,3% особей) краев (табл. и рис. 1).

В большинстве сибирских популяций *A. p. nigritalus* численно преобладал 5-й класс – микрохромосомы, хотя отмечены все 1-5 размерно-морфологические классы В-хромосом. Наиболее часто обнаружены хромосомные числа: 53, 55 и 54. Среднее число В-хромосом на особь изменялось от 3,8 до 7 и до 15.

В целом, описанные материковые дальневосточные популяции *A. p. praetor* отличались от сибирских по количественному и качественному составу входящих в их кариотипы В-хромосом. Общие тенденции популяций ДВ сводятся к более низким вариациям диплоидных чисел (от 48 до 55), по сравнению с сибирскими популяциями (от 48 до 66). Наиболее часто отмечено 50 и 49 хромосом у животных Магаданской, Амурской областей и Еврейской АО; 48 и 50 хромосом – у мышей Хабаровского края и 49 и 50 – у животных Приморского края. Чаще всего в популяциях ДВ встречены макрохромосомы 2-го и 3-го, реже 1-го и 4-го классов и микрохромосомы. Следует отметить, что большая часть выявленных нами микро В-хромосом у дальневосточных особей, вероятно, должны быть отнесены к минихромосомам, вследствие наличия у некоторой части этих В-хромосом распознаваемой морфологии (Rubtsov et al., 2004a). Индекс хВ изменялся в разных популяциях ДВ: от 0 до 2,67, максимально – до 4. Хромосомные характеристики (коэффициент хВ, частоты встречаемости особей-мозаиков и др.) в разных популяциях и даже в одной и той же популяции в разные годы исследования изменялись волнообразно, от года к году.

Изученные 4 особи популяции *A. p. peninsulae* № 54 Корейского полуострова были мозаиками с разбросом хромосомных чисел от 48 до 51 (табл.). Эти животные оказались сходными по числу, размерам и морфологии В-хромосом, преобладанию клеток с $2n=49$, характеру мозаицизма, индексу хВ ($=1,5$) со многими дальневосточными, в особенности с приморскими, популяциями *A. p. praetor*.

Хромосомные характеристики островных популяций *A. peninsulae*

Исследовано два подвида *A. peninsulae*, отловленных на четырех дальневосточных островах ($n=93$): популяции *A. p. praetor* Miller, 1914 о-вов Русский и Стенина и популяции *A. p. giliacus* Thomas, 1907 о-вов Сахалин (6 мест отлова) и Хоккайдо (Япония) (Kartavtseva, Roslik, 1993; Sawaguchi et al., 1998a, b; Kartavtseva et al., 1999; Карташева, Розлик, Павленко, 2000; Kartavtseva, Roslik et al., 2000; Roslik, Kartavtseva, 2001; Roslik, Карташева, 2003б; Розлик и др., 2003; 2004; Kartavtseva, Roslik, 2004; Roslik et al., 2005). Островные подвиды по кариологическим характеристикам оказались неоднородны. В кариотипах *A. p. giliacus* о-ва Сахалин и *A. p. praetor* о-ва Стенина (Залив Петра Великого, юг Приморья) В-хромосом не обнаружено (табл.). Так, изучая кариотипы мышей о-ва Сахалин на протяжении ряда лет, мы не выявили ни одной особи с В-хромосомами, однако в длительной культуре клеток у сахалинских мышей появлялись полиплоидные клетки, имеющие В-хромосомы (Sawaguchi, Obara, Kartavtseva, Roslik et al., 1998a, b). Кариотипы всех мышей двух других о-вов - Русский и Хоккайдо характеризовались полиморфизмом по В-хромосомам. По размаху изменчивости числа В-хромосом, соотношению в кариотипе разных размерно-морфологических классов В-хромосом и характеру мозаицизма мыши о-вов Русский и Хоккайдо кардинально отличались друг от друга. В хромосомных наборах *A. p. praetor* о-ва Русский имелось от 0 до 5 В-хромосом ($2n=48-53$) (табл.), и преобладали клетки с 0 и с 1-й В-хромосомой, треххлоновые особи-мозаики и встречаемость мышей-мозаиков была 66,7%. Среди модальных хромосомных чисел преобладали клетки с 48 и 49 хромосомами. Очевидно, что по хромосомным характеристикам эти особи были близки с некоторыми материковыми приморскими и хабаровскими популяциями мышей. У *A. p. giliacus* о-ва Хоккайдо имелось от 3 до 10 В-хромосом ($2n=51-58$), преобладали клетки с 4-мя, а также с 8-ю В-хромосомами. Среди модальных чисел преобладали клетки с 56 и 52 хромосомами, чаще отмечены четыреххлоновые особи-мозаики, что сближает их с сибирскими животными (табл.).

3.2. Анализ хромосомных параметров *A. peninsulae*

По результатам дискриминантного анализа показано, что в количественном и качественном составе В-хромосом, имеющихся в кариотипах популяций *A. peninsulae* Сибири и ДВ, выявлены недостоверные различия между самцами и самками по всем параметрам и коэффициентам Краскал-теста (Kruskal-Wallis ANOVA by Ranks) и медианного теста (Median Test). Различия были недостоверны как между особями без В-хромосом (Kruskal-Wallis test: H (df=1, N=494)=0,2524743; p=0,6153; Median Test: $\chi^2=0,2529864$, df=1, p=0,6150), так и между мышами с разными числами и типами В-хромосом, например, с 1-2 макро В-хромосомами (Kruskal-Wallis test: H (df=1, N=494)=0,6378704; p=0,4245; Median Test: $\chi^2=0,000000$, df=1, p=1,000).

Благодаря анализу системы В-хромосом восточноазиатской мыши Сибири и ДВ, нами были выявлены все описанные в литературе размерные типы В-хромосом, включая микрохромосомы. Кроме того, были найдены новые размерные типы, такие как сверхкрупная субтелоцентрическая В-хромосома, превышающая самые крупные А-хромосомы набора; мини В-хромосомы, в 2-3 раза мельче самых мелких А-хромосом, но имеющие различимую морфологию - в некоторых популяциях Приморского, Хабаровского краев (Kartavtseva, Roslik, 2004; Rubtsov et al., 2004a) и Читинской области.

Также были обнаружены все возможные морфологические типы В-хромосом: от двуплечих до акроцентрических и точечных, с неясным положением центромеры. Редко отмечены средние и мелкие sm и st, еще реже - мелкие а и крупные sm и st.

Макро В-хромосомы встречены во всех исследованных популяциях *A. peninsulae*, хотя в каждой популяции преобладали свои размерно-морфологические типы В-хромосом. Общим признаком системы В-хромосом изученных нами одной хоккайдской и сибирских популяций восточноазиатской мыши является преобладание 5-го класса В-хромосом (микрохромосом), но, как правило, в сочетаниях со 2-м и 3-м, реже – с 1-м или 4-м классами макрохромосом. Это сближает животных с особями, изученными другими авторами из Западных Саян, Восточной Сибири, Монголии и о-ва Хоккайдо (Kral, 1971; Hayata, 1973; Волобуев, 1979; Раджабли, Борисов, 1979; Борисов, 1986б; 1990б, в; Борбиеv, 1991; Борисов, Малыгин, 1991 и др.). Для дальневосточных популяций (материковых российских, корейских популяций и экземпляров о-ва Русский), напротив, показано преобладание макро В-хромосом 2-го и 3-го классов и редко отмечены макрохромосомы 1-го и 4-го классов, а также – мини и микро В-хромосомы. По этим особенностям системы В-хромосом большая часть популяций ДВ близка к популяциям Прибайкалья, Телецкого озера и Коломинской популяцией, где выявлены только макро В-хромосомы и отсутствуют микрохромосомы (Kral, 1971; Волобуев, 1979; Тимина и др., 1980; Борисов, 1986а; 1990а, г; Zima, Macholán, 1995). Некоторые популяции Приморского и Хабаровского краев, где число микро В-хромосом не превышает трех, близки популяциям Бурятии (Борбиеv, 1991; Борисов, Малыгин, 1991) и некоторым популяциям о-ва Хоккайдо (Abe et al., 1997).

При сопоставлении разных типов В-хромосом в изученных популяциях, было выявлено, что систему В-хромосом забайкальских животных составляют варианты, имеющиеся в кариотипах как сибирских (сочетания макро В-хромосом с обязательно присутствующими микро В-хромосомами, но число последних не превышает 9-ти), с одной стороны, так и дальневосточных особей (наличие двуплечих, чаще мелких и/или средних макро В-хромосом, не превышающее 6-ти в числе) - с другой стороны. Также изученные нами мыши Читинской области по системе В-хромосом были близки к большей части изученных другими авторами забайкальских животных: бурятским особям и экземплярам из северо-восточной Монголии. Из чего нами ранее было сделано предположение о принадлежности мышей Бурятии к подвиду *A. p. major* Radde, 1862 (Картавцева, Рослик, 2006).

В литературе имеются работы по кариологии рыб, ящериц, в которых также были выявлены разные размерно-морфологические типы макро и микро В-хромосом, и найдены особи, как имеющие только макро, так и только микро В-хромосомы (Maistro et

al., 1992; Moreira-Filho et al., 2004; Bertolotto et al., 2004). Уникальность встречаемости разных типов В-хромосом в кариотипах восточноазиатской мыши состоит в том, что в природных популяциях нами практически не встреченено особей, несущих исключительно микро В-хромосомы, а выявлены особи либо только с макро В-хромосомами (большая часть дальневосточных животных), либо особи, имеющие сочетания макро и микро В-хромосом (сибирские, хоккайдские животные).

Наши исследования дополнили литературные данные о числовых вариациях В-хромосом в разных популяциях восточноазиатской мыши Сибири и Дальнего Востока. Так, в материковых популяциях спектры изменчивости по варьированию чисел В-хромосом были шире у сибирских особей (0-18, до 17 микрохромосом), в сравнении с дальневосточными (0-7, до 3 микрохромосом), а в островных популяциях – у хоккайдских (3-10, до 8 микрохромосом) шире, чем у особей о-ва Русский (0-5, до 2 микрохромосом) (табл.). Исследованные нами хоккайдская и сибирские популяции имели сходства кариотипов с изученными другими авторами некоторыми популяциями *A. peninsulae* Западной и Восточной Сибири, Прибайкалья, Монголии, Японии и Китая (Hayata et al., 1970; Hayata, 1973; Волобуев, 1979; Тимина и др., 1980; Борисов, 1990в; г; Борисов, Малыгин, 1991; Abe et al., 1997; Wang et al., 2000).

Исследованные нами хоккайдская и сибирские популяции имели сходства кариотипов с изученными другими авторами некоторыми популяциями *A. peninsulae* Западной и Восточной Сибири, Прибайкалья, Монголии, Японии и Китая (Hayata et al., 1970; Hayata, 1973; Волобуев, 1979; Тимина и др., 1980; Борисов, 1990в; г; Борисов, Малыгин, 1991; Abe et al., 1997; Wang et al., 2000).

По обобщенным собственным и литературным данным, числа макро/микро В-хромосом у сибирских животных изменялись от 0 до 10/и от 0 до 20, а - , а у дальневосточных – от 0 до 7/ и от 0 до 3 (0-2 мини), соответственно.

Согласно собственным и литературным данным, во всех популяциях восточноазиатской мыши Сибири (1-4), Монголии (5) и о-ва Хоккайдо (16), а также в одной центрально-китайской популяции (11) существование высоких чисел В-

хромосом обусловлены наличием, как правило, микро В-хромосом, тогда как в

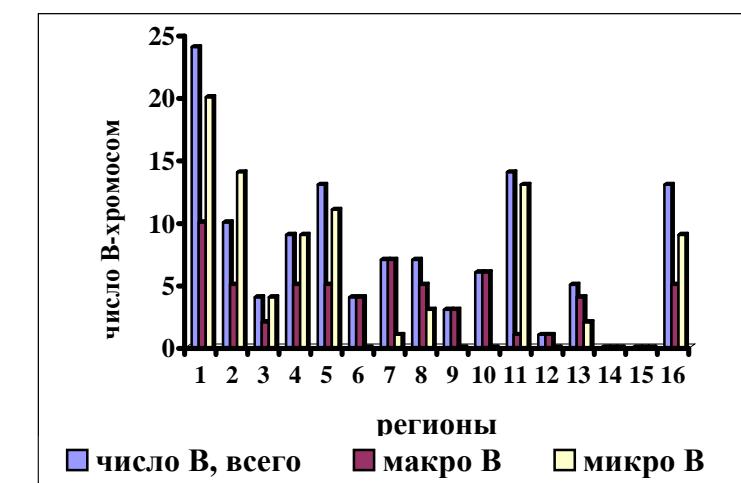


Рис. 2. Кариологические характеристики подвидов *Apodemus peninsulae* в разных географических регионах: материковые популяции - *A. p. nigritalus*: 1 – юго-западная Сибирь, 2 – оз. Байкал, 3 – Бурятия, 4 – Читинская область; *A. p. major*: 5 – Монголия; *A. p. praetor*: 6 – Магаданская, Амурская, Еврейская Автономная область, 7 – Хабаровский край, 8 – Приморский край, 9 – северо-восточный Китай; *A. p. peninsulae*: 10 – Корея; *A. p. sowerbyi*: 11, 12 – центр. Китай; островные популяции - *A. p. praetor*: 13 – о-в Русский, 14 – о-в Стенина; *A. p. giliacus*: 15 – о-в Сахалин, 16 – о-в Хоккайдо.

хромосом обусловлены наличием, как правило, микро В-хромосом, тогда как в дальневосточных популяциях мышей (6-10, 12, 13) в создание их системы В-хромосом очевиден вклад макро В-хромосом (рис. 2).

Дискриминантный анализ популяций мышей с разными вариациями чисел макро и микро В-хромосом позволил достоверно разделить их на две крупные группы: сибирскую и дальневосточную (рис. 3). Не показано отличий у особей левого и правого берега р. Амур Хабаровского края. Более того, эти экземпляры оказались внутри облака, описывающего положение на плоскости двух канонических переменных особей Приморского края, что позволило в последующем анализе объединить эти группы животных. Согласно данным статистического анализа, по числовым вариациям макро В-хромосом исследованные популяции мышей Сибири и ДВ фактически перекрываются и не имеют достоверных различий между собой. Основной вклад в дискриминацию между группами сибирских и дальневосточных популяций мышей вносят разные числовые вариации микро В-хромосом. Причем, перекрывание областей отмечено у особей Сибири

и о-ва Хоккайдо, с одной стороны и мышей ДВ и о-ва Русский – с другой, что также соответствует полученным кариологическим данным (рис. 3).

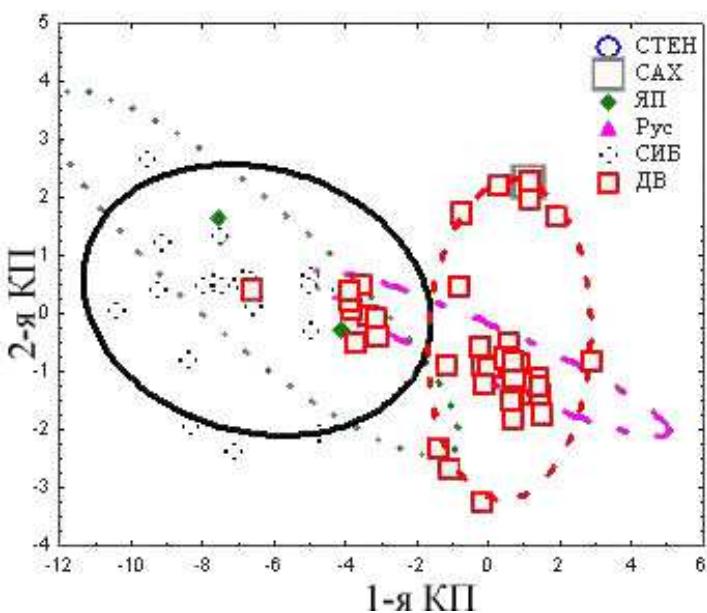


Рис. 3. Распределение объединенных выборок восточноазиатской мыши с разными числами В-хромосом в материковых и островных популяциях регионов: СИБ – Сибири, ДВ - Дальнего Востока России (материковые популяции) и островов: САХ - Сахалин, СТЕН - Стенина, Рус - Русский; ЯП - Хоккайдо (Япония).

у других видов этого же рода она более низкая (Wójcik et al., 2004). В целом по ареалу получена наиболее гетерогенная картина по частоте особей с микро В-хромосомами, чем по частоте особей с макро В-хромосомами. Наибольшие значения частоты особей с микро В-хромосомами выявлены в большинстве сибирских, монгольских, хоккайдских и некоторых китайских популяциях восточноазиатской мыши.

Исследование мозаичизма у восточноазиатской мыши

В популяциях восточноазиатской мыши было выявлено 2 типа кариотипов – стабильный и мозаичный. В разделе приведены частоты встречаемости особей-мозаиков в разных популяциях и обобщены данные по характеру мозаичизма и варьированию числа клеточных клонов в каждом регионе.

Наши данные дополнили известные литературные сведения о существовании у восточноазиатской мыши изменчивости по В-хромосомам на внутрииндивидуальном уровне (Бекасова, Воронцов, 1975; Раджабли, Борисов, 1979; Волобуев, 1980а; обзоры: Рослик и др, 2003; Kartavtseva, Roslik, 2000; Kartavtseva, Roslik, 2004). У большей части изученных нами особей мозаичизм преимущественно был связан с варьированием числа В-хромосом в разных клетках одной особи. Хотя некоторые особи из многих популяций Сибири и Дальнего Востока оказались также мозаиками и по размерам или морфологии В-хромосом, т.е. при одном и том же числе хромосом в разных клонах у одной и той же особи выявлялись разные типы добавочных хромосом.

Частоты встречаемости особей-мозаиков изменялись в разных регионах от 0 до 100%. Анализ усредненных значений частоты особей-мозаиков показал, что для сибирских локалитетов эти значения были чуть более 80%, а для мышей разных дальневосточных регионов - более 60% (табл.). Для корейских и японских мышей эта частота была 100%, но там нами исследованы небольшие выборки животных из единичных локалитетов. Согласно обобщенным собственным и литературным данным, в разных регионах частоты особей-мозаиков изменялись от 0,08 (Ю. Корея) до 0,76

Как отмечено нами и другими исследователями, животные без В-хромосом встречены очень редко. Частота встречаемости особей с В-хромосомами в разных регионах изменялась от 0 до 1. По нашим данным, животные без В-хромосом найдены лишь в некоторых популяциях Хабаровского и Приморского краев и полностью отсутствуют в популяциях Сибири, Кореи и о-вов Русский и Хоккайдо (рис. 1). Напротив, в популяциях двух других дальневосточных островов (Сахалин и Стенина), встречены только особи, не имеющие В-хромосом. В роде *Apodemus* именно у восточноазиатской мыши выявлены самые высокие значения частоты особей с В-хромосомами. В целом для вида этой частота составила 0,82 ($n=1187$). К примеру, для вида *A. flavicollis* эта частота тоже довольно высокая – 0,45 ($n=652$), а

(Читинская область) и до 1,0 (Япония). Японские исследователи не учитывают существование мозаицизма у восточноазиатской мыши, считая картину численной изменчивости методическими погрешностями.

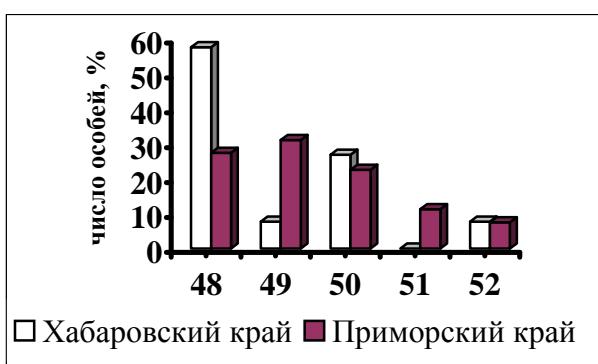


Рис. 4. Распределение числа хромосом ($2n$) у особей со стабильными кариотипами в популяциях мышей Хабаровского и Приморского краев. По оси x – число хромосом, по оси z – процент особей.

Крае преобладали клетки с 48-ю (57,7% клеток), а также 50-ю (26,9%) хромосомами, а в Приморском крае - с 49-ю (31,1%) и 48-ю (27,4%) и с 50-ю (22,6%) хромосомами (рис. 4). Вероятно, это может быть связано с флюктуациями численности популяций животных. При этом имеет значение также и величина выборки, поскольку при объединении данных по регионам и усреднении частоты особей-мозаиков мы наблюдаем естественное изменение значения этой частоты. Ранее И.В. Карташева (1999) на примере изучения кариотипов *A. peninsulae* двух заповедников (Уссурийский и Кедровая Падь), показала, что частота особей-мозаиков изменяется также в зависимости от сезона года (весна, лето, осень).

Общее число клонов в разных популяциях мышей Сибири изменялось от 1 до 7, а в популяциях ДВ – от 1 до 6. Показано, что по характеру мозаицизма популяции Сибири и ДВ отличались по преобладающим типам клеточных клонов. Так, в сибирских популяциях преобладали трех-, четырех- и пятиклоновые мозаики, реже встречены одно- и двухклоновые, хотя у забайкальских мышей преобладали именно одно- и двухклоновые животные. В популяции о-ва Хоккайдо преобладали четырехклоновые мозаики (как и в Сибири), а в дальневосточных популяциях – одно-, двух- и трехклоновые, а четырехклоновые и выше встречались редко. У мышей о-ва Русский чаще отмечены трехклоновые мозаики (как в некоторых материковых ДВ популяциях), а на о-вах Стенина и Сахалин встречены только животные с одним клоном, без В-хромосом. Характер мозаицизма восточноазиатской мыши сопоставим с таковым у других млекопитающих. Так, у серебристо-черных лисиц выявлено до 6 (Беляев и др., 1974б), у косули – до 5 клеточных клонов (Данилкин, 1999).

Общая кариологическая характеристика *A. peninsulae* на основе некоторых частотных параметров В-хромосом

Мы провели обобщенное межпопуляционное сравнение всех исследованных нами особей по некоторым характеристикам В-хромосом: коэффициенту x_B , частоте встречаемости особей-мозаиков и частоте особей без В-хромосом, используя кластерный анализ (рис. 5). На его основе были рассчитаны средние показатели по этим частотам для 16 географических регионов: Западная Сибирь (ЗС), Республика Тыва (Т), Читинская (ЧО), Магаданская (МАГ), Амурская (АО) области, Еврейская АО (ЕО), Хабаровский край (ХАБ), 4 зоны Приморского края (ЦП, ЗП, ВП, ЮП – центральная, западная, восточная и южная), Корея (КОР) и острова: Русский (РУС), Стенина (СТЕН), Сахалин (САХ) и Хоккайдо (ХОК). Согласно проведенному Краскал-тесту, популяции достоверно различаются ($H(df=15, N=66)=42,1531, p=0,0002$) по коэффициентам x_B . Животные

Впервые нами выявлена тенденция к изменению частоты встречаемости особей-мозаиков и животных со стабильными кариотипами, не только в разных географических локалитетах, но и в одном и том же локалитете – для выборок, проанализированных в разные годы отлова. Более того, по нашим данным, кривые по распределению клеток с разным числом хромосом у особей-мозаиков и животных со стабильными кариотипами, как правило, не совпадают и изменяются в разных популяциях и в одной популяции в разные годы исследования. Например, в объединенных группах особей со стабильными кариотипами в Хабаровском

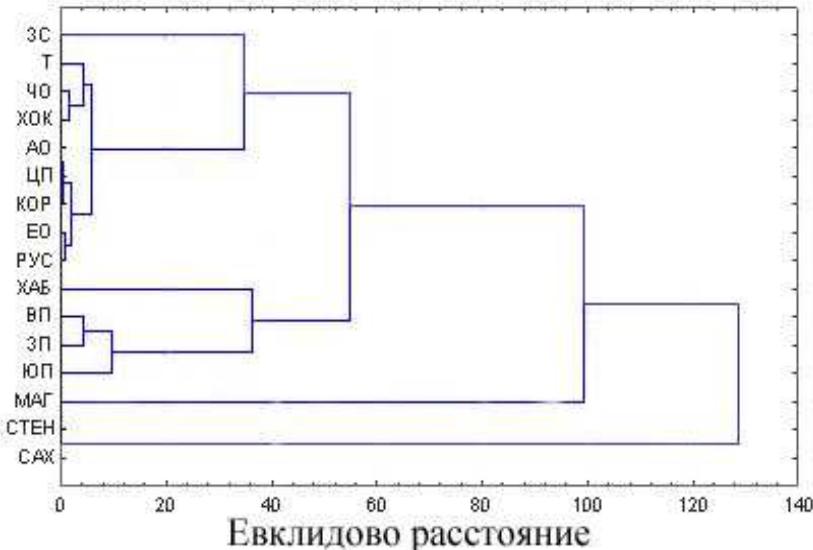


Рис. 5. Кластерный анализ популяций восточноазиатской мыши на основе трех частотных параметров (средней частоты В-хромосом на особь (x_B), частоты особей-мозаиков и частоты особей без В-хромосом). Обозначения регионов даны в тексте.

распределились в два больших кластера: в одном были особи Магаданской области и о-ов Сахалин и Стенина; а в другом – все остальные мыши. В свою очередь, второй кластер имел два кластера: первый – составили все сибирские и хоккайдские популяции, затем – особи Амурской области, Ерейской АО, Кореи, центрального Приморья и о-ва Русский. В следующий кластер вошли все остальные животные Хабаровского и Приморского краев (рис. 5).

Характеристика системы В-хромосом *A. peninsulae*, учитывая разделение по подвидам

Для *A. p. nigritalus*

отмечены следующие пределы варьирования: $2n$ – от 48 до 66, чисел В-хромосом – от 0 до 18, чисел макро/микро В-хромосом – 0-6/0-17 (1-6/1-8 – в Западной Сибири, 0-6/0-17 – в Тыве, **0-5/0-9, 0-1 мини – в Читинской области**), индекса x_B – от 3,8 до 15 (средние значения были: 6,6 в Западной Сибири, 10,1 – Тыве, **5,4 – в Читинской области**), числа клонов – от 1 до 7 (от 1 до 6 – в Тыве и Читинской области). Частота встречаемости особей с В-хромосомами была 100%, частота встречаемости особей-мозаиков изменялась от 0 до 1, в среднем для популяций составила 0,82, преобладали высококлоновые (пяти-, трех- и четырехклоновые), а в **Читинской области - одно- и двухклоновые особи-мозаики**.

Подвид *A. p. praetor* оказался кариологически очень гетерогенным. Отмечены следующие пределы варьирования: $2n$ – от 48 до 55, чисел В-хромосом – от 0 до 7, чисел макро/микро В-хромосом – 0-7/0-3 (0-4/0 – в Магаданской и Амурской областях, 0-2/0 – в Ерейской АО, 0-7/0, 0-1 мини – в Хабаровском крае, 0-5/0-3, 0-2 мини – в Приморском крае, включая и о-в Русский) индекса x_B – 0 до 4 (средние значения в объединенных географических выборках были: 2 – Магаданской и Амурской областях, 1,3 – в Ерейской АО, 1,6 – в Хабаровском крае, и 1,8-2 – в четырех климатических зонах Приморского края, и 1,9 на о-ве Русский), числа клонов – от 1 до 6. Частота встречаемости особей с В-хромосомами и частота особей-мозаиков изменились от 0 до 1, последняя в среднем составила 0,62 – для всех материковых популяций ДВ и 0,67 – для о-ва Русский. Преобладали низкоклоновые животные (одно-, двухклоновые – в Магаданской, Амурской областях, Ерейской АО, Хабаровском и Приморском краях, одно и трехклоновые – у мышей о-ва Русский, один клон, без В-хромосом – у мышей о-ва Стенина).

Учитывая промежуточные хромосомные параметры между некоторыми сибирскими *A. p. nigritalus* и дальневосточными *A. p. praetor* (по вариациям чисел В-хромосом и качеству мозаичизма) у популяций восточноазиатской мыши Читинской области, а также сходство последних с монгольскими *A. p. major*, мы отнесли забайкальских особей к подвиду *A. p. major*.

Для *A. p. peninsulae* отмечены следующие пределы варьирования: $2n$ – от 48 до 51, чисел В-хромосом – от 0 до 3, чисел макро/микро В-хромосом – 0-3/0, числа клонов – от 1 до 3, индекса x_B составил 1,5. Частота встречаемости особей с В-хромосомами и частота особей-мозаиков была 1,0. Встречены двух- и трехклоновые особи-мозаики.

Неоднородным по кариологическим признакам оказался островной подвид *A. p. giliacus*. Отмечены следующие пределы варьирования для популяции о-ва Хоккайдо: $2n$ – от 51 до 58, чисел В-хромосом – от 3 до 10, чисел макро/микро В-хромосом – 0-4/1-8, а индекс хВ составил 6,4; число клонов изменилось от 2 до 4; частоты встречаемости особей с В-хромосомами и особей-мозаиков равнялись 1,0 и преобладали мозаики ч 4-мя клонами. В популяциях о-ва Сахалин имелся только 1 клон – без В-хромосом.

Итак, нами показано, что наиболее сильно дифференцируют популяции, а иногда и подвиды числовые характеристики В-хромосом: вариации числа макро и/или микрохромосом и индекс хВ. Разнообразие системы В-хромосом просто потрясающее. В разных местах ареала могут встречаться сходные варианты и сочетания размерно-морфологических типов В-хромосом, но и у географически близких популяций при равном числе В-хромосом могут быть выявлены их разнообразные размерно-морфологические сочетания.

Вполне вероятно, что характер изменчивости разных признаков у восточноазиатской мыши связан с историей расселения вида. В то же время, характер кариологической изменчивости не всегда совпадает с изменчивостью по морфологическим, биохимическим и молекулярным признакам. Так, на основе биохимических данных, делалось предположение, что река Амур может выступать барьером, ограничивающим генетический обмен между право- и левобережными популяциями (Павленко, 1989; 1997а, б). Однако кариологические данные выявили генетическую однородность лево- и правобережных популяций *A. peninsulae*. В исследованиях на желтогорлой мыши также было показано, что уровень белкового полиморфизма и/или средней гетерозиготности не связан с частотой распределения особей с В-хромосомами по ареалу (Wojcik et al., 2004). Картина кариологической изменчивости у восточноазиатской мыши в целом согласуется с характером распределения разных гаплотипов mt ДНК гена цитохрома b (Serizawa et al., 2002; Челомина, 2005), где также показана наибольшая гетерогенность в популяциях Приморья и Сибири. Исключение составили корейские особи, которые, по молекулярным данным, оказались ближе к сибирским животным, тогда как по кариологическим – они ближе к приморским особям. Хоккайдские животные также по кариологическим данным ближе к сибирским, а по молекулярным – они ближе к приморским мышам.

Таким образом, по особенностям системы В-хромосом *A. peninsulae*, оказалось возможным разделить всех животных на две крупные группы: 1) «сибирскую» - включает почти все популяции Запада и Востока Сибири, Прибайкалье, Монголию, о-в Хоккайдо и одну китайскую провинцию и 2) « дальневосточную » – входят все дальневосточные популяции мышей, включая корейские и китайские, а также животные о-вов Русский, Стенина, Сахалин, Телецкого озера, новоангарские и часть прибайкальских особей. Забайкальские мыши занимают промежуточное положение между этими большими группами, т.к. имеют сходства в системе В-хромосом с обеими группировками мышей.

3.3. Происхождение и эволюция В-хромосом восточноазиатской мыши

В разделе обсуждаются причины формирования кариотипов с полиморфизмом и без него в островных популяциях восточноазиатской мыши, а также приводятся две основные гипотезы мономорфизма (принцип основателя и вирусные инфекции) сахалинских популяций.

Так, в литературе имела место гипотеза о связи внутрипопуляционного полиморфизма по В-хромосомам с последствиями вирусных заболеваний (Бекасова, Воронцов, 1975). В частности, мономорфизм сахалинских мышей связывали с различной степенью участия мышей с острова и с материка в поддержании природных очагов клещевого энцефалита (КЭ). Отсутствие В-хромосом у сахалинской популяции мышей связывали с отсутствием КЭ на о-ве Сахалин (Бекасова, 1980а; 1984). Позднее было доказано наличие КЭ на Сахалине (Артюхов и др., 1992; Евсеева, 1998). Также было

показано что на западе и востоке России циркулируют разные штаммы вирусов КЭ, имеющие свои антигенные характеристики (Злобин и др., 1990).

Мы наблюдали факт возникновения микро В-хромосом в лабораторной популяции 1, после заражения беременной самки вирусом КЭ. Ранее у особей из природы, откуда была родонаучальница лабораторной линии, не было найдено микрохромосом, хотя позднее были выявлены, предположительно, мини В-хромосомы. У всех же лабораторных особей имелись микро В-хромосомы, как обязательный элемент системы В-хромосом. Размер их был в 5-6 раз меньше самых мелких А-хромосом, и их число изменялось от 0 до 4-х, причем у трех мышей имелись клонны клеток только с микро В-хромосомами. В лабораторной популяции 2 ($n=3$), после заражения вирусом ГЛПС, у особей не было выявлено микрохромосом. Все обнаруженные В-хромосомы относились к 3-му размерно-морфологическому классу, что сближало этих мышей с животными из природной популяции. Нами была предложена гипотеза о связи вируса КЭ с появлением в кариотипах дальневосточных мышей микро В-хромосом (Roslik et al., 1998).

Совместно с новосибирскими коллегами (Н.Б. Рубцовым, Т.В. Карамышевой и др. ИЦиГ СО РАН) нами проводилась работа по изучению молекулярной организации В-хромосом восточноазиатской мыши из ряда дальневосточных и сибирских популяций. Полученные данные позволили на новом уровне рассмотреть вопрос о происхождении и возможной роли В-хромосом в эволюции генома эукариот и предложить новый механизм их формирования (Андреенкова и др., 2003; Рубцов и др., 2004а, б; Rubtsov et al., 2004а,б; Рубцов и др., 2005). В качестве вероятной гипотезы появления В-хромосом у восточноазиатской мыши обсуждается несбалансированная паразитическая модель, объясняющая появление В-хромосом в геноме большей части эукариот (Camacho et al., 1997; 2003). Наиболее вероятным сценарием возникновения и дальнейшей эволюции В-хромосом представляются хромосомные перестройки, принципиально сходные с перестройками, приводящими к формированию сверхчисленных маркерных хромосом человека (MX) (Рубцов и др., 2003), с последующей амплификацией ДНК сверхчисленной хромосомы.

Показано, что значительное число изученных В-хромосом восточноазиатской мыши составляют изохромосомы (Рубцов и др., 2005). Вероятно, они представляют собой результат повторных хромосомных перестроек с точками разрыва в прицентромерных районах. Сравнение состава ДНК микро В-хромосом мышей Сибири и самых маленьких В-хромосом мышей ДВ России позволило предположить их принадлежность к разным типам В-хромосом. При перекрестной гибридизации ДНК-проб из микро В-хромосом мышей Сибири и самых маленьких В-хромосом мышей ДВ не выявлено какой-либо гомологии их ДНК, что дало основание предположить различные пути эволюции микро и макро В-хромосом (Rubtsov et al., 2004а; Рубцов и др., 2005). Основываясь на гомологии ДНК прицентромерных районов В-хромосом западносибирских и хоккайдской популяций с прицентромерными районами аутосом, было предположено, что их В-хромосомы происходят, вероятно, из аутосом, а В-хромосомы материковых дальневосточных особей, вероятно, являются производными половых хромосом. Аналогичное независимое, множественное ("multiregional") происхождение В-хромосом было выявлено у кузнецика *Euprepocnemis plorans*, где источником В-хромосом могли быть: у восточных популяций (Кавказ) – очень мелкие аутосомы, тогда как у западных популяций (Испания, Морокко) - половая X хромосома (Cabrero et al., 2003).

ВЫВОДЫ

1. Исследование 494 особей восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* из ранее не изученных популяций Забайкалья и Дальнего Востока позволило выявить сложный характер изменчивости системы В-хромосом, связанной с разными числами (варьируют от 0 до 18) и размерно-морфологическими типами макро- и

микрохромосом. По вариациям числа, морфологии и характеру дифференциального С-окрашивания В-хромосом, а также по характеру мозаицизма выделены три группы популяций восточноазиатской мыши: а) Западной Сибири, Тывы и о-ва Хоккайдо (Японии), б) Дальнего Востока (России и Корейского п-ова), в) Забайкалья.

2. Популяции восточноазиатской мыши Забайкалья имеют промежуточные числовые и размерно-морфологические типы В-хромосом между "сибирской" и "дальневосточной" группами популяций. Характер изменчивости В-хромосом забайкальских и монгольских популяций сходен, что позволяет отнести их к одному подвиду - *A. p. major*.

3. В материковых популяциях восточноазиатской мыши выявлена высокая частота встречаемости особей с В-хромосомами. В двух островных популяциях (Хоккайдо и Русский) эта частота равна 100%, а в сахалинских популяциях подтвержден мономорфизм кариотипов; кроме того, обнаружена еще одна островная мономорфная популяция мышей (о-в Стенина, юг Приморского края). В целом для вида, частота особей с В-хромосомами составила 0,82.

4. Впервые обнаружено, что цитогенетические характеристики системы В-хромосом восточноазиатской мыши (числовые вариации, средняя частота встречаемости В-хромосом на особь (x_B), частота встречаемости особей-мозаиков, в отдельных популяциях частота особей с В-хромосомами)canoизменно изменяются как в разных популяциях, так и в разные годы отлова в пределах одной и той же популяции. При этом в численных вариациях В-хромосом мышей не выявлено достоверных различий между самцами и самками.

5. Обнаружено, что для характеристики популяций восточноазиатской мыши определяющее значение имеют вариации по числу макро или микрохромосом и средняя частота В-хромосом на особь (x_B).

6. У восточноазиатской мыши отмечено наличие двух кариотипов (стабильный и мозаичный). Выявлено, что в большинстве сибирских и хоккайдской популяциях мышей преобладают высококлоновые особи-мозаики (трех-, четырех-, пятиклоновые), а в забайкальских и дальневосточных (включая о-в Русский) – одно-, двух- и/или трехклоновые.

7. Различный характер С-окрашивания В-хромосом позволяет предполагать различные механизмы и пути возникновения В-хромосом у популяций восточноазиатской мыши из Сибири, Российского Дальнего Востока и о-ва Хоккайдо.

8. Использование хромосомных характеристик в качестве дифференцирующих признаков свидетельствует о целесообразности разделения исследованных нами материковых популяций *A. peninsulae* на 4 подвида: *A. p. nigritalus* Hollister, 1913, *A. p. praetor* Miller, 1914, *A. p. peninsulae* Thomas, 1906, *A. p. major* Radde, 1862.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи, опубликованные в ведущих рецензируемых научных журналах

1. Рослик Г.В., Крюков А.П. Кариологическое изучение некоторых врановых птиц (Corvidae, Aves) // Генетика. 2001. Т. 37, № 7. С. 962-973.

2. Рубцов Н.Б., Карамышева Т.В., Карташцева И.В., Андреенкова О.В., Бочкарев М.Н., Рослик Г.В., Рубцов Д.Н., Перепелов Е.А., Бугров А.Г. В-хромосомы: ДНК, происхождение, эволюция // Биологические Мембранны. 2005. Т. 22, № 3. С. 196-211.

Статьи, опубликованные в рецензируемых иностранных журналах

3. 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 Science. 2000. Vol. 4. P. 21-29.

4. Kartavtseva I.V., Roslik G.V. A complex B chromosome system in the Korean field mouse *Apodemus peninsulae* // Cytogenet. Genome Res. 2004. Vol. 106. P. 271-278.

5. Rubtsov N.B., Karamysheva T.V., Andreenkova O.V., Bochkaerev 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 // Cytogenet. Genome Res. 2004. Vol. 106. P. 289-294.

Статьи, опубликованные в рецензируемых коллективных монографиях и сборниках с резюме на англ.

6. 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.

7. Рослик Г.В., Картавцева И.В. Исследование добавочных хромосом восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* Thomas, 1906 (Rodentia) из Сибири, Алтая, Тывы и Забайкалья // Proc. of the Inst. of Biology "Эрдэм Шинжилгээний Бутээл"=Грызуны Монголии и прилежащих территорий, Улаанбаатар, 2002 (Монголия) / Под ред. Жанчив Ц., Адъяя Я. № 24. 2003а. С. 133-139.

8. Рослик Г.В., Картавцева И.В., Иваса М. Изменчивость и стабильность числа В-хромосом в материковых и островных популяциях восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Muridae) // Проблемы эволюции: сб. научн. тр. Т. 5. Владивосток: Дальнаука, 2003. С. 136-149.

9. Рослик Г.В., Картавцева И.В., Павленко М.В., Кораблев В.П. Частота встречаемости В хромосом у восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* (Rodentia) Читинской области // Proc. of the Intern. conf. "Экосистемы Монголии и приграничных территорий соседних стран: природные ресурсы, биоразнообразие и экологические перспективы", 5-9 сентября 2005, Улаанбаатар, Монголия, 2005. С. 307-309.

Работы, опубликованные в сборниках международных и всесоюзных совещаний, съездов, конгрессов, конференций и симпозиумов

10. Картавцева И.В., Павленко М.В., Слепова (Рослик) Г.В. Новые данные о добавочных хромосомах восточноазиатских мышей (*Apodemus peninsulae*) Забайкалья и Дальнего Востока // Грызуны: VII Всес. Совещ.: тезисы докл. Свердловск, 1988. Т. 1. С. 72-73.

11. Картавцева И.В., Павленко М.В., Рослик Г.В. Кариотипические особенности восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* Thomas, 1907 из Тувы // Эволюционные и генетические исследования млекопитающих: тезисы докл. Всесоюзн. Совещ., Владивосток, 1990. Ч. II. С. 85-86.

12. Kartavtseva I.V., Roslik G.V. B-chromosomes of wood mice genus *Apodemus* // Abstrs. of the 1st B-chromosome conference. Madrid (Spain), 1993. P. 13.

13. Рослик Г.В. Характер мозаичизма кариотипов восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* // Генетика. 1994. Т. 30 (Приложение): материалы I съезда ВОГИС, Саратов, 1994. С. 134.

14. Roslik G.V., Kartavtseva I.V., Kosoy M. Dot-like B-chromosomes in Korean field mice (*Apodemus peninsulae*, Rodentia) originated from a female artificially infected with tick-borne encephalitis virus // Abstrs. of the Intern. Symp. MAPEEG. Vladivostok, 1998. P. 15.

15. Sawaguchi S., Obara Y., Kartavtseva I.V., Roslik G.V., Shin H.E., Han S.H. Novel maintenance mode of the B chromosomes in *Apodemus peninsulae* from 4 areas bordering on the sea of Japan // Abstrs. of the Intern. Symp. MAPEEG. Vladivostok, 1998. P. 16-17.

16. Sawaguchi S., Obara Y., Kartavtseva I.V., Roslik G.V., Shin H.E., Sang H.H. Maintenance mode of the B chromosomes in *Apodemus peninsulae* from 4 areas bordering on the Sea of Japan // Abstrs. of the 49-th Annual Meeting Hiroshima // Chromosome Science. 1998. Vol. 2, № 3. P. 161.

17. Kartavtseva I.V., Pavlenko M.V., Obara Y., Roslik G.V., Amachaeva E. Yu., Suzuki H. B-chromosome and allozyme variation in wood mice *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Muridae) from Russian Far East // Abstrs. of the 3-rd European Congress of Mammalogy. Jäväskylä, (Finland), 1999. P. 138.

18. Roslik G.V., Kartavtseva I.V. Comparative study of B-chromosome system of the Korean field mouse *Apodemus peninsulae* from continental and insular populations // Abstrs. of the Intern. Symp. MAPEG 28-30 Sept., Vladivostok, 2001. P. 66.
19. Рослик Г.В., Картавцева И.В. Кариологические изучение островных популяций восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* (Rodentia) Дальнего Востока // Териофауна России и сопредельных территорий: 7 съезд Териологического об-ва: материалы Междунар. совещ. М., 2003б. С. 297.
20. Андреенкова О.В., Карамышева Т.В., Бочкарев М.Н., Борисов Ю.М., Картавцева И.В., Рослик Г.В., Рубцов Н.Б. Молекулярно-цитогенетический анализ организации В-хромосом восточноазиатской лесной мыши *Apodemus peninsulae* // Актуальные вопросы современной биологии и биотехнологии: III междунар. научн. конфер. молодых ученых и студентов. Казахстан. Алматы. Казахский национальный ун-т им. Аль-Фараби, 23-25 апреля 2003. С. 140.
21. Рослик Г.В., Картавцева И.В., Иваза М.А. Сравнительные аспекты системы В хромосом материковых и островных популяций восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* // Сибирская зоологическая конфер.: тезисы докл. всероссийской конфер. 15-22 сентября 2004 г., Новосибирск, 2004. С. 179-180.
22. Рубцов Н.Б., Карамышева Т.В., Андреенкова О.В., Бочкарев М.Н., Картавцева И.В., Рослик Г.В. Повторенные последовательности ДНК и их локализация в А и В хромосомах восточноазиатской мыши // Сибирская зоологическая конфер.: тезисы докл. всероссийской конфер. 15-22 сентября 2004 г., Новосибирск, 2004. С. 180.
23. Рубцов Н.Б., Рубцова Н.В., Карамышева Т.В., Андреенкова О.В., Бочкарев М.Н., Картавцева И.В., Рослик Г.В. Морфологическая и молекулярная реорганизация хромосом в эволюции млекопитающих. // Генетика в XXI веке: современное состояние и перспективы развития: 3-й съезд ВОГИС, Москва, 2-12 июня 2004. Т. 2. С. 169.
24. Rubtsov N.B., Karamysheva T.V, Andreenkova O.V., Bochkaerev M.N., Kartavtseva I.V., Roslik G.V. A and B chromosome DNA diversity in Korean field mouse *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Murinae) in geographically distant populations // Abstrs of the Second B Chromosome Conference, Bubion (Granada, Spain), June 26-29, 2004. P. 37.
25. Roslik G., Kartavtseva I., Rubtsov N., Karamysheva T., Iwasa M. B chromosomes polymorphism in continental and insular populations of the Korean field mouse *Apodemus peninsulae* // Abstrs. of the 9 International Mammalogical Congress: Sapporo (Hokkaido, Japan), July 31-August 5, 2005. P. 186.
26. Картавцева И.В., Рослик Г.В. Изменчивость добавочных хромосом восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* Thomas 1906 Внутренней Азии // Биоразнообразие экосистем Внутренней Азии: тезисы Всероссийской конфер. с междунар. участием. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2006. Т. 1. С. 134-135.