



УДК 576.316.32:599.323.4

Дифференциация популяционных систем В-хромосом восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* Байкальского региона

Ю. М. Борисов¹, И. В. Моролдоев², Б. И. Шефтель¹,
Е. С. Гайдученко³, И. А. Крищук³

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва

²Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск

³ГНПО «НПЦ НАН Беларуси по биоресурсам», Минск

E-mail: boriss-spb@yandex.ru

Аннотация. Проанализированы новые данные по вариантам системы В-хромосом 8 мышей *Apodemus peninsulae*, отловленных в 2016 г. в Иркутской области в окрестностях пос. Сарма на западном побережье оз. Байкал. Дополнительно изучен кариотип одной самки восточноазиатской мыши, отловленной на севере Витимского плоскогорья. В результате анализа частоты и морфотипов В-хромосом 83 особей *A. peninsulae* из 10 пунктов её ареала в Байкальском регионе показана принадлежность их к различным географическим популяциям. Межпопуляционные различия определялись вариабельностью 0–4 макро-В-хромосом и 0–11 микро-В-хромосом. Особенно значительная дифференциация по кариотипу у мышей этого вида наблюдается между западным и восточным побережьем Байкала. Обнаруженное сходство кариотипов и систем В-хромосом у представителей *A. peninsulae* в двух географически удалённых пунктах (на южном побережье оз. Байкал и Витимском плоскогорье в Забайкалье), по-видимому, указывает на большое значение стохастических процессов в образовании разнообразных систем В-хромосом восточноазиатской мыши. Выявленная клинальная изменчивость частоты мышей с микро-В-хромосомами и изменчивость количества микро-В-хромосом у особей из удалённых выборок этого региона позволит судить о направлениях миграции *A. peninsulae* и его расселении в послеледниковый период.

Ключевые слова: В-хромосомы, полиморфизм, восточноазиатская мышь, *Apodemus peninsulae*, Байкальский регион.

Введение

К настоящему времени накоплен значительный объём данных, свидетельствующих о гетерогенности конкретной популяции организмов как на генетическом, так и на фенотипическом уровнях, что, вероятно, является результатом постоянно протекающего спонтанного мутационного процесса. Мутации происходят в том числе на хромосомном уровне организации и микроэволюционные процессы фиксируют в популяциях определённые (не всегда стабильные) кариотипы.

Условно можно выделить пять основных типов хромосомного полиморфизма: 1) полиморфизм по хромосомным транслокациям, включая транслокации центромерного, центромерно-теломерного и теломерного типов; 2) полиморфизм по инверсиям (пара- и перичентрическим); 3) полиморфизм по количеству и распределению гетерохроматина; 4) полиморфизм по В-хромосомам; 5) полиморфизм по ядрышкообразующим районам [1].

Появление в геноме добавочных, или В-хромосом, повышает генетическую изменчивость вида, а большая их вариабельность связана с ростом устойчивости вида в меняющихся экологических условиях. Популяция в этом случае представляется как «суперорганизм». В-хромосомы известны у 1 800 видов растений и животных [3; 7], анализ встречаемости позволяет говорить, что они могут быть выявлены почти у 14 % видов [9; 10]. К настоящему времени известно 70 видов млекопитающих, имеющих в кариотипе В-хромосомы, в основном они принадлежат к отряду грызунов. Следует отметить, что число В-хромосом у млекопитающих в основном варьирует от 1 до 2–3 (27 видов). Добавочные хромосомы могут быть не у всех особей популяции вида с В-хромосомами.

Даже столь небольшие изменения в популяционной структуре генома, как 1–2 добавочные хромосомы, сказываются на его работе. Реже мы наблюдаем более существенные воздействия на геном большого числа В-хромосом того или иного вида. У 10 видов млекопитающих на А-геном воздействуют от 1 до 10 В-хромосом и их число варьирует от популяции к популяции у широкоареальных видов в зависимости от мест локализации выборки.

Значительная вариабельность числа В-хромосом (от 1 до 30) выявлена у восточноазиатской (корейской) мыши *Apodemus peninsulae* (Thomas, 1906) – одного из широкоареальных видов грызунов, обитающего в Западной, Центральной и Восточной Сибири, Якутии и на Дальнем Востоке России, в Монголии, Китае, Корее и Японии (о. Хоккайдо) [4]. При постоянстве основного А-набора хромосом, состоящего из 48 акроцентрических хромосом, В-хромосомы присутствуют у большинства особей вида [7].

Почти у каждой особи из сибирских популяций восточноазиатских мышей различные классы В-хромосом образуют индивидуальные комбинации, различающиеся по числу и соотношению морфотипов [2]. Вероятно, первичными у этого вида мыши являются микро-В-хромосомы, происхождение которых связывается с мутациями в прицентромерном гетерохроматическом блоке. Происходит дупликация этого участка А-хромосомы с последующей амплификацией ДНК и увеличением его размера до макро-В-хромосом [9; 10].

Показано, что встречающиеся в природе варианты В-хромосом восточноазиатской мыши являются интегрирующим и дифференцирующим признаком сибирских географических популяций [6].

Уникальность бассейна Байкала в качестве полигона исследований разнообразия биоты подтвердилась, в частности, при изучении вариантов системы В-хромосом *A. peninsulae* в различных эколого-географических про-

винциях Прибайкалья, когда была выявлена дифференциация метапопуляций мыши с северного и южного побережий озера.

Целью настоящего исследования стало изучение дифференциации популяций восточноазиатской мыши в Байкальском регионе по системам В-хромосом.

Материалы и методы

Проанализированы новые данные по вариантам системы В-хромосом 8 мышей *A. peninsulae*, отловленных в 2016 г. в Иркутской области в окрестностях пос. Сарма на западном побережье Байкала. Дополнительно изучен кариотип одной самки восточноазиатской мыши, отловленной в пойме р. Багдарин на Витимском плоскогорье в 250 км к северо-западу от г. Читы (табл.). Хромосомные препараты готовили прямым методом из клеток костного мозга мышей с предварительным введением 0,5 мл 0,04%-ного раствора колхицина внутривенно [5]. Для характеристики кариотипа каждого животного использовали анализ более чем 20 метафазных пластинок. Хромосомные препараты просмотрены на микроскопе Leica DM500 (Leica Microsystems, Германия). Регистрация количества и морфологии В-хромосом произведена в соответствии с данными работы [11].

Таблица

Формулы вариантов системы В-хромосом *Apodemus peninsulae* из Байкальского региона

№ пункта отлова	Инд. номер образца	2n	Формула системы В-хромосом	№ пункта отлова	Инд. номер образца	2n	Формула системы В-хромосом
1	288	50	02.0.1.1.0.00	6	31	52	04.0.2.0.0.02
	306	51	03.0.1.2.0.00		26	52	04.0.3.0.0.01
	287	51	03.0.1.2.0.00		32	57	09.0.2.0.0.07
	285	51	03.0.2.1.0.00		27	58	10.0.2.0.0.08
	307	51	03.0.3.0.0.00		9	54	06.0.0.1.0.05
	286	51	03.0.3.0.0.00		7	57	09.0.0.1.0.08
2	297	49	01.0.0.1.0.00		12	58	10.0.0.1.0.09
	300	49	01.0.0.1.0.00		16	58	10.1.0.1.1.07
	292	50	02.0.0.2.0.00		8	59	11.0.0.2.0.09
	299	50	02.0.0.2.0.00	7	510	53	05.0.1.1.0.03
	301	50	02.0.0.2.0.00		488	54	06.0.2.0.0.04
	305	50	02.0.0.2.0.00		501	55	07.0.0.1.0.06
	295	50	02.0.0.2.0.00		508	57	09.0.2.1.0.06
	294	50	02.0.1.1.0.00		489	59	11.0.0.0.0.11
	298	50	02.0.2.0.0.00		516	59	11.0.0.1.0.10
	293	51	03.0.0.3.0.00		500	59	11.0.1.0.0.10
	302	51	03.0.1.2.0.00		515	60	12.0.1.0.0.11
	304	51	03.0.1.2.0.00		502	60	1.0.2.0.0.10
	303	51	03.0.2.1.0.00		698	52	04.0.0.2.0.02
	291	51	03.0.3.0.0.00	622	52	04.0.1.1.0.02	
	296	51	03.1.2.0.0.00				

Окончание табл.

№ пункта отлова	Инд. номер образца	2n	Формула системы В-хромосом	№ пункта отлова	Инд. номер образца	2n	Формула системы В-хромосом
3	134	50	02.0.0.2.0.00	8	715	50	02.0.0.0.0.02
	127	50	02.0.0.2.0.00		717	52	04.0.0.1.0.03
	132	50	02.0.1.1.0.00	9	725	52	04.0.0.2.0.02
	129	51	03.0.0.3.0.00		10	1-2016	49
	133	51	03.0.1.2.0.00	2-2016		49	01.0.1.0.0.00
	130	51	03.0.2.1.0.00	3-2016		50	02.1.1.0.0.00
4	733	56	08.0.0.1.0.07	4-2016		50	02.1.0.1.0.00
	490	54	06.0.1.0.0.05	5-2016		50	02.1.0.0.0.01
5	512	54	06.0.1.2.0.03	6-2016		50	02.1.1.0.0.00
	491	54	06.0.2.0.0.04	7-2016		50	02.1.0.1.0.00
	507	55	07.0.2.0.0.05	8-2016		52	04.1.1.0.0.03
	511	56	08.0.1.0.0.07	9-2016	52	04.1.0.1.0.03	
	519	59	11.0.0.1.0.10	10-2016	53	05.0.1.0.0.04	
					11	1-2016	56

Примечание: Номера пунктов отлова соответствуют данным рис. 2.

В-хромосомы у этих мышей хорошо отличаются от акроцентрических А-хромосом (рис. 1). Условно их можно разбить на 5 классов: 1 – крупные метацентрические, субметацентрические, равные по размерам 2/3 самой крупной пары А-хромосом; 2 – средние метацентрические, субметацентрические, равные по размерам 1/2 самой крупной пары А-хромосом; 3 – мелкие метацентрические, равные 1/3 самой крупной пары А-хромосом; 4 – мелкие акроцентрические, равные 1/3 или 1/4 размера самой крупной пары А-хромосом; 5 – точечные микро-В-хромосомы с неясным положением центромеры.

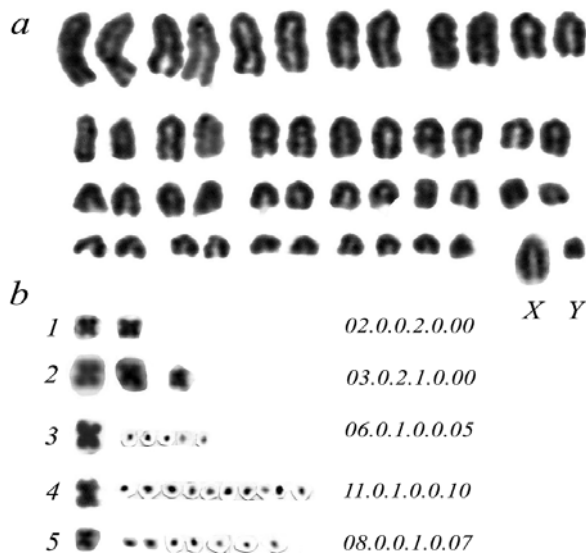


Рис. 1. Основной набор 48 акроцентрических хромосом *A. peninsulae* (a) и индивидуальные варианты системы В-хромосом (b)

Для удобства сопоставления нами разработана формула цифрового кодирования изменчивости системы В-хромосом. Например, формула: 1.1.1.1.1 означает, что особь имеет пять В-хромосом, распределяющихся по одной в каждом из пяти классов.

При обработке собственных материалов (8 экз. *A. peninsulae*, отловленных в 2016 г. в Иркутской области в окрестностях пос. Сарма на западном побережье оз. Байкал) и анализе ранее полученных данных [8; 11] мы учитывали только вариант с модальным числом В-хромосом всех 83 мышей, отловленных в различных пунктах на территории Байкальского региона (см. рис. 1, табл.). В кариотипе изученных особей, кроме 48 аутосом и двух акроцентрических половых хромосом, содержалось от 1 до 12 В-хромосом.

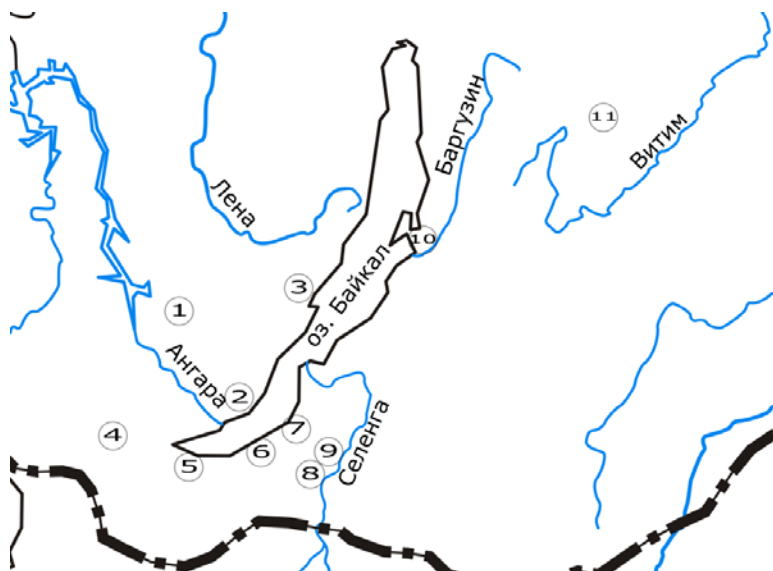


Рис. 2. Карта-схема расположения пунктов отлова *A. peninsulae* в Байкальском регионе: 1) пос. Барда, Эхирит-Булагатский р-н, Иркутская обл., 100 км северо-восточнее г. Иркутска, 1982 г., 6 особей [8]; 2) пос. Кочергат, Иркутский р-н, Иркутская обл., 50 км восточнее г. Иркутска, 1982 г., 15 особей [8]; 3) дер. Сарма, Ольхонский р-н, Иркутская обл., западное побережье оз. Байкал, 2016 г., 6 особей; 4) пос. Зун-Мурино Тункинский р-н, Республика Бурятия, 1988 г., 1 особь [8]; 5) окр. г. Байкальска, Слюдянский р-н, Иркутская обл., 1984 г., 21 особь [8]; 6) пос. Танхой, Кабанский р-н, Республика Бурятия, 2003 г., 9 особей; 7) г. Бабушкин, Кабанский р-н, Республика Бурятия, 1984 г., 11 особей [8]; 8) окр. г. Гусиноозёрска, Селенгинский р-н, Республика Бурятия, 1988 г., 2 особи [8]; 9) окр. оз. Щучье, Селенгинский р-н, Республика Бурятия, 1988 г., 1 особь [8]; 10) Святой Нос, 1991–1992 гг., 10 особей [11]; с. Багдарин, Баунтовский р-н, Республика Бурятия, 2017 г., 1 особь.

Результаты

Кариотипы 8 изученных особей восточноазиатской мыши *A. peninsulae* из окрестностей пос. Сарма на западном побережье Байкала имеют от 49 до 51 хромосом. Основной их набор у всех животных состоит из 48 А-хромосом,

образующих плавно убывающий по величине ряд акроцентриков (см. рис. 1, *a*). Изменчивость диплоидного числа хромосом на западном побережье Байкала происходит за счёт наличия или отсутствия в кариотипах образцов 1–3 средних и мелких метацентрических макро-В-хромосом (см. рис. 1, *1b*, *2b*). Ранее аналогичная изменчивость была выявлена на западном побережье Байкала ещё в двух удалённых пунктах этого региона (см. рис. 2, *1*, *2*). Сходная изменчивость В-хромосом у образцов из пунктов 1–3 позволяет предположить, что мыши с одинаковой изменчивостью В-хромосом могут относиться к одной популяции.

У особи из окрестностей пос. Багдарин (см. рис. 2, *11*, табл. 1, *11*) в Забайкалье была выявлена отличная от вышеупомянутой система В-хромосом. У этой особи было обнаружено кроме одной макро-В-хромосомы ещё 7 микро-В-хромосом. Эта мышь, вероятно, принадлежит к иной популяции, чем мыши из пунктов 1–3.

В юго-восточном Прибайкалье в окрестностях пос. Зун-Мурино (см. рис. 2, *4*) у мыши были выявлены микро-В-хромосомы. Вероятно, долина Ангары является границей между популяциями в регионе, разделяя мышей с макро- и микро-В-хромосомами. Действительно, далее по юго-восточному побережью Байкала от г. Байкальска до г. Бабушкина и, вероятно, далее до дельты Селенги, распространены мыши с большим количеством микро-В-хромосом, причём их ареал, вероятно, уходит на север, по крайней мере до района п-ова Святой Нос [11] (см. рис. 1, табл. 1) и возможно далее на северо-восток до пос. Багдарин на севере Бурятии. Отмечен одинаковый набор В-хромосом (см. табл. 1, *4*, *11*) у образцов из двух пунктов, удалённых на 1 000 км друг от друга (см. рис. 2, *4*, *11*). Такое сходство кариотипов, вероятно, указывает на единство популяционного пространства мышей *A. peninsulae* в регионе и случайность образования схожих систем В-хромосом у этого вида в разных частях ареала.

Также интересно обсудить изменчивость кариотипа восточноазиатской мыши в южном направлении от Иркутской области через Бурятию в Северную Монголию, где микро В-хромосомы встречаются в кариотипах мышей регулярно, но в меньших количествах [7; 8], чем на побережье Байкала от окрестностей г. Байкальска до окрестностей г. Бабушкина. Присутствие или отсутствие микро В-хромосом в выборках мышей этого региона, по-видимому, может позволить выделять по этому признаку популяции у этого вида [8]. Возможно, клинальная изменчивость частоты мышей с микро В-хромосомами и изменчивость количества микро В-хромосом у мышей из удалённых выборок этого региона может позволить судить о направлениях миграции этого вида и его расселении в период послеледниковья. Особый интерес вызывает возможность локализации распространения этих популяционных систем и сравнительное изучение распространения гаплотипов мтДНК в этих популяциях. Обобщение собственных (Прибайкалье, Монголия) и литературных данных по филогеографии гаплотипов мтДНК *A. peninsulae* даст более полное представление об истории расселения этого

вида и в целом будет полезно для общего понимания развития биоты в Палеарктике.

Для дальнейшего уточнения путей миграции восточноазиатской мыши на основе изучения мтДНК будут проведены необходимые филогеографические построения. Для более точного определения границ между различными метапопуляциями *A. peninsulae*, отличающимися по вариантам системы В-хромосом Байкальского региона, необходимы также дальнейшие исследования кариотипа этого вида, особенно в северных участках территории и далее на север до границы ареала вида в Якутии.

Выводы

1. Обнаруженное сходство кариотипов и систем В-хромосом у представителей *A. peninsulae* в двух географически удалённых пунктах: южном побережье оз. Байкал и Витимском плоскогорье в Забайкалье, по-видимому, указывает на важное значение стохастических процессов в образовании разнообразных систем В-хромосом восточноазиатской мыши.

2. Выявленная клинальная изменчивость частоты мышей с микро-В-хромосомами и изменчивость количества микро-В-хромосом, наряду с молекулярными данными по изменчивости мт-ДНК у мышей из удалённых выборок этого региона, по-видимому, может позволить судить о направлениях миграции этого вида и его расселении в период послеледниковья.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект 16-04-01185/17).

Список литературы

1. Борисов Ю. М. Популяционная цитогенетика грызунов (Mammalia, Rodentia) / Ю. М. Борисов // Итоги науки и техники. Общая генетика. – М. : ВИНТИ, 1981. – Т. 7 – С. 79–152.
2. Борисов Ю. М. Система В-хромосом восточноазиатской мыши как интегрирующий и дифференцирующий признак популяций / Ю. М. Борисов // Докл. АН СССР. – 1986. – Т. 288, № 3. – С. 720–724.
3. Борисов Ю. М. Клинальная изменчивость вариантов системы В-хромосом *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Muridae) из Бурятии и Монголии / Ю. М. Борисов, В. М. Малыгин // Цитология. – 1991. – Т. 33, № 1. – С. 106–111.
4. Громов И. М. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны / И. М. Громов, М. А. Ембаева. – СПб. : ЗИН РАН, 1995. – 522 с.
5. Крысанов Е. Ю. Простой метод приготовления препаратов хромосом мелких млекопитающих / Е. Ю. Крысанов, Т. Б. Демидова, Б. И. Шефтель // Зоол. журн. – 2009. – Т. 88, № 2. – С. 234–238.
6. Механизмы возникновения и эволюции В-хромосом у восточноазиатских лесных мышей (*Apodemus peninsulae*) / Н. Б. Рубцов [и др.] // Генетика. – 2009. – Т. 45, № 4. – С. 449–457.
7. Множество микро-В-хромосом в сибирской популяции мышей *Apodemus peninsulae* / Ю. М. Борисов [и др.] // Генетика. – 2010. – Т. 46, № 6. – С. 798–804.
8. Устойчивость популяционных систем В-хромосом восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* Прибайкалья и Северной Монголии / Ю. М. Борисов [и др.] // Генетика. – 2012. – Т. 48, № 10. – С. 1190–1199.

9. Camacho J. P. M. B-chromosome evolution / J. P. M. Camacho, T. F. Sharbel, L. W. Beukeboom // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B: Biol. Sci.* – 2000. – Vol. 355. – P. 163–178.

10. Camacho J. P. M. "B chromosomes" / J. P. M. Camacho // *The Evolution of the Genome.* – San Diego : Elsevier, 2005. – P. 223–286.

11. Zima J. B chromosomes in the wood mice (genus *Apodemus*) / J. Zima, M. Macholan // *Acta Theriologica.* – 1995. – Vol. 3. – P. 75–86.

Differentiation of B-chromosome Population Systems in the Korean Field Mouse *Apodemus peninsulae* from Baikal Region

Yu. M. Borisov¹, I. V. Moroldoev², B. I. Sheftel¹, E. S. Gaiduchenko³,
I. A. Krischuk³

Institute of Ecology and Evolution RAS, Moscow¹

Institute Systematics and Ecology of Animals SB RAS, Novosibirsk²

State Scientific and Practical Center for Bioresources NAS of Belarus, Minsk³

Abstract. New data on the variants of the B-chromosome system of 8 individuals of Korean field mouse *A. peninsulae* caught in 2016 in the Irkutsk region in vicinity of Sarma settlement on the western shore of Lake Baikal are analyzed. In addition, the karyotype of a single female of the Korean field mouse caught on the Vitim Upland has been studied. As a result of analysis of frequency and morphotypes of the B-chromosomes of 83 individuals of the *A. peninsulae* from 10 points of its range in the Baikal area are shown they belonging to different geographic populations. Interpopulation differences were determined by the variability of 0–4 macro-B-chromosomes and 0–11 micro-B-chromosomes. Especially significant differentiation in karyotype in mice is observed between western and eastern coast of Lake Baikal. The similarity of karyotypes and B-chromosome systems in representatives of *A. peninsulae* in two geographically remote locations (southern coast of Lake Baikal and the Vitim Upland in Transbaikalia) apparently indicates the importance of stochastic processes in the formation of various B-chromosome systems of the Korean field mouse. The revealed clinal variability in the frequency of individuals with micro-B-chromosomes and the variability of the number of micro-B-chromosomes in individuals from remote samples of this region will allow us to reveal the directions of *A. peninsulae* migration within postglacial period.

Keywords: B-chromosomes, polymorphism, Korean field, *Apodemus peninsulae*, Baikal region.

*Борисов Юрий Михайлович
доктор биологических наук,
ведущий научный сотрудник
Институт проблем экологии и эволюции
РАН им. А. Н. Северцова
119071, г. Москва, Ленинский пр., д. 33
тел.: (495) 135–98–65
e-mail: boriss-spb@yandex.ru*

*Borisov Yuriy Mikhailovich
Doctor of Sciences (Biology),
Leading Research Scientist
A. N. Severtsov Institute of Ecology
and Evolution RAS
33, Leninsky Av., Moscow, 119071
tel.: (495) 135–98–65
e-mail: boriss-spb@yandex.ru*

Моролдоев Игорь Викторович
кандидат биологических наук,
научный сотрудник
Институт систематики и экологии
животных СО РАН
630091, г. Новосибирск, ул. Фрунзе, 11
тел.: (383)217-09-86
e-mail: igmor@list.ru

Moroldoev Igor Viktorovich
Candidate of Sciences (Biology),
Research Scientist
Institute of Systematics and Ecology
of Animals SB RAS
11, Frunze st., Novosibirsk, 630091
tel.: (383)217-09-86
e-mail: igmor@list.ru

Шефтель Борис Ильич
кандидат биологических наук
старший научный сотрудник
Институт проблем экологии и эволюции
РАН им. А. Н. Северцова
119071, г. Москва, Ленинский пр., д. 33
тел: (495) 135-98-65
e-mail: borissheftel@yahoo.com

Sheftel Boris Ilyich
Candidate of Sciences (Biology),
Senior Research Scientist
A. N. Severtsov Institute of Ecology and
Evolution RAS
33, Leninsky Av., Moscow, 119071
tel.: (495) 135-98-65
e-mail: borissheftel@yahoo.com

Гайдученко Елена Сергеевна
кандидат биологических наук,
старший научный сотрудник
ГНПО «Научно-практический центр
НАН Беларуси по биоресурсам»
220027, г. Минск, ул. Академическая, 27
тел: (37529) 294-92-21
e-mail: gajduchenko@tut.by

Gajduchenko Elena Sergeevna
Candidate of Sciences (Biology)
Senior Research Scientist
State Scientific and Practical Center for
Bioresources NAS of Belarus
27, Academicheskaya st., Minsk, 220027
tel.: (37529) 294-92-21
e-mail: gajduchenko@tut.by

Крищук Ирина Александровна
младший научный сотрудник
ГНПО «Научно-практический центр
НАН Беларуси по биоресурсам»
220027, г. Минск, ул. Академическая, 27
тел: (37529) 294-92-21
e-mail: drigka@list.ru

Krischuk Irina Alexandrovna
Junior Research Scientist
State Scientific and Practical Center
for Bioresources NAS of Belarus
27, Academicheskaya st., Minsk, 220027
tel.: (37529) 294-92-21
e-mail: drigka@list.ru