

И. В. Картавцева

**КАРИОСИСТЕМАТИКА
ЛЕСНЫХ И ПОЛЕВЫХ МЫШЕЙ
(Rodentia: Muridae)**

Владивосток
Дальнаука
2002

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

Биолого-почвенный институт

И. В. Картавцева

**КАРИОСИСТЕМАТИКА
ЛЕСНЫХ И ПОЛЕВЫХ МЫШЕЙ
(Rodentia: Muridae)**



Владивосток
Дальнаука
2002

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
FAR EASTERN BRANCH

Institute Biology and Soil Science

I. V. Kartavtseva

**KARYOSYSTEMATICS
OF WOOD AND FIELD MICE
(Rodentia: Muridae)**



Vladivostok
Dalnauka
2002

УДК 599.323.4(4/5)

Картавецца И.В. Кариосистематика лесных и полевых мышей (Rodentia: Muridae). Владивосток: Дальнаука, 2002. 142 с. ISBN 5-8044-0000-0.

Обобщаются многолетние собственные и литературные данные кариологии и систематики лесных (*Sylvaemus*) и полевых (*Apodemus*) мышей Палеарктики. Рассмотрена изменчивость числа и морфологии добавочных хромосом в различных природных популяциях. Впервые приводятся сводки хромосомных характеристик для всех исследованных видов. Обсуждаются внутривидовая изменчивость гетерохроматинового материала, таксономическое положение ряда морфологических форм, эволюция кариотипа.

Книга предназначена для зоологов, кариологов, студентов и преподавателей вузов.

Ил. 27, табл. 15, библи. 240.

Kartavtseva I.V. Karyosystematics of wood and field mice (Rodentia: Muridae). Vladivostok: Dalnauka, 2002. 142 p. ISBN 5-8044-0000-0.

The data of the karyology and systematics of the wood and field mice of the Palaearctic are summarized. The variability of the B-chromosomes was described. For the first time data on the chromosomes characters are gathered in the tables. The discussion is focused on variability of the chromosomes heterochromatin. Taxonomic status of some intraspecies forms are discussed.

The book is intended for zoologists, karyologists, students and higher schools.

Ill. 27, tabl. 15, bibl. 240.

Ответственный редактор к.б.н. М.В. Павленко

Рецензенты: д.б.н. Ю.И. Оноприенко, к.б.н. В.А. Брыков

Утверждено к печати Ученым советом БПИ ДВО РАН

Издание книги осуществлено при частичной поддержке гранта губернатора Приморского края 2001 г.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 97-04-49793).



© Картавецца И.В., 2002 г.

Хромосомные формулы дают лишь указания, но они сами по себе не являются критерием для точных заключений.

Р. Маттей (1949)

Введение

В 1880 г. немецкий гистолог Вальтер Флемминг обнаружил интенсивно окрашенные структуры в эукариотической клетке. В 1888 г. Вильгельм Валдейер назвал эти структуры хромосомами. Совокупность признаков хромосомного набора – число, размер, форма хромосом, характерных для того или иного вида, получила название "кариотип" (термин "кариотип" введен Г.А. Левитским в 1924 г. от гр. *karyon* – орех, ядро и гр. *typos* – образец, форма). Изменение кариотипа может происходить в результате хромосомных мутаций. Применение сравнительного анализа кариотипа, используемого в систематике растений и животных, положило начало новому разделу систематики – кариосистематике (Воронцов, 1958, 1980).

Таксономическое значение имеют не только число и морфология хромосом, но и характер распределения гетерохроматина ядрышкообразующих районов, рисунок дифференциальной исчерченности хромосом, выявляемый благодаря окрашиванию их специфичными красителями. Методы кариосистематики позволяют оценивать пути эволюции кариотипа, степень филогенетической близости, уточнять таксономическое положение морфологических форм, выявлять виды-двойники и пути расселения видов.

В результате активного развития кариологии появились понятия о "кариологической дистанции" (Воронцов, Ляпунова, 1972), "продвинутой кариотипа" (Викторовский, 1978), концепции об уменьшении числа хромосом и генного материала в процессе эволюции кариотипа (Hinegardner, 1968; Кирпичников, 1974, 1979). Накопление цитогенетических данных в нашей стране дало толчок развитию эволюционной цитогенетики (Воронцов, 1966; Орлов, 1974; Раджабли, Графодатский, 1977; Викторовский, 1978; Кирпичников, 1979; Анбиндер, 1980; Орлов, Булатова, 1983; Васильев, 1985; Зелинский, 1985; Рукхян, 1989; Гилева, 1990; и др.).

Обширные кариологические исследования позволили показать, что хромосомные характеристики не всегда могут быть использованы в решении вопросов систематики. Это обусловлено несколькими причинами. Во-первых, были обнаружены виды, в популяциях которых число и морфология хромосом изменчивы. Такие виды называли хромосомно-полиморфными.

Внутрипопуляционный хромосомный полиморфизм обнаружен у 4% видов млекопитающих (Ляпунова, Картавцева, 1976). Во-вторых, описаны группы видов с одинаковыми числами (2n) и морфологией хромосом. Понятно, что если виды не различаются по хромосомным характеристикам, то кариологический анализ не может быть использован при дифференциации видов. Лесных и полевых мышей до недавнего времени относили к таким видам, т.к. многие из них в кариотипе имеют 48 акроцентрических хромосом. В этой группе грызунов методы кариологического анализа считались неперспективными для решения вопросов систематики. И только с началом применения результатов дифференциального окрашивания хромосом появилась возможность говорить о кариологической дифференциации видов данной группы.

Использование аллозимного анализа позволяло хорошо различать не только виды, но и даже виды-двойники в роде *Sylvaemus*. Поэтому таксономическая ревизия европейских форм лесных мышей началась с биохимических исследований. В результате таких исследований была установлена таксономическая принадлежность мышей Европы, Северной Африки, Передней и Центральной Азии (Engel et al., 1973; Čsáikl et al., 1980; Gemmeke, Niethammer, 1982; Iskandar, Bonhomme, 1984; Межжерин, Загороднюк, 1989; Filippucci et al., 1989; Britton-Davidian et al., 1991; Межжерин, Зыков, 1991; Воронцов и др., 1992; Vogel et al., 1992; Filippucci, 1992; и др.).

Параллельно с аллозимными работами в ряде лабораторий проводили дифференциальное (G-, C-, ЯОР-) окрашивание хромосом. Применение методов дифференциального G-окрашивания хромосом у четырех видов родов *Apodemus* и *Sylvaemus*: *A. agrarius*, *A. peninsulae*, *S. sylvaticus* и *S. flavicollis* показало сходство рисунков G-полос почти для всех пар аутосом исследованных видов. Таким образом, была продемонстрирована нецелесообразность применения методов G-окрашивания хромосом для межвидовой диагностики видов лесных и полевых мышей (Bekasova et al., 1980; Vujošević et al., 1991). Исследование районов ядрышкового организатора (ЯОР) 10 видов этих же родов дало возможность говорить о межвидовых различиях по количеству и локализации ЯОР (Козловский и др., 1990; Воронцов и др., 1992; Боескоров и др., 1995). Также были показаны межвидовые различия в количестве и локализации гетерохроматина между шестью видами этих родов (Engel et al., 1973; Bekasova et al., 1980; Саблина и др., 1985; Gamperl et al., 1982; Vujošević et al., 1984; и др.), что даже послужило поводом для придания одной кавказской и двум европейским формам вида *S. uralensis* видového статуса (Орлов и др., 1996).

Поскольку выделение новых видов базировалось на данных распределения гетерохроматинового материала, было интересным проведение детального анализа внутри- и межвидовой изменчивости гетерохроматина для видов рода *Sylvaemus*. Известно, что гетерохроматиновые структуры хромосом многих групп животных могут быть изменчивыми на различных уровнях (организменном, внутри- и межпопуляционном).

В ходе такого анализа выяснилось, что виды мышей родов *Apodemus* и *Sylvaemus* кариологически исследованы неравномерно, т.е. одни виды исследованы с использованием различных методов дифференциального окрашивания и из различных районов их ареала, другие же либо слабо изучены, либо совсем не исследованы.

Целью нашей работы было обобщить собственные и литературные данные о цитогенетических характеристиках мышей родов *Apodemus* и *Sylvaemus*, показать пути эволюции их кариотипа, уточнить по мере возможности таксономический статус спорных форм.

Книга построена по следующему плану. В первой главе описываются методы приготовления хромосомных препаратов, методики G-, C- и ЯОР-окрашивания хромосом лесных и полевых мышей. В двух последующих главах приведены хромосомные характеристики и исторические очерки исследования хромосомных наборов видов *Apodemus* и *Sylvaemus*. В главе 4 проанализирована изменчивость добавочных, или В-хромосом. В последней главе дан анализ межвидовых особенностей дифференциальной сегментации хромосом лесных и полевых мышей.

Благодарности

Материалом для собственных исследований послужили животные, отловленные в результате экспедиционных работ в районах Приморского края и о-ва Сахалин. Частично использована цитологическая коллекция Т.С. Бекасовой. За предоставление животных для кариологического анализа и помощь в работе я благодарна многим моим коллегам: в Биологическом институте ДВО РАН – К.В. Коробицыной, М.В. Павленко, В.П. Кораблеву, Л.В. Фрисман, А.П. Крюкову, Г.Н. Челоминой, Г.В. Рослик, О.В. Уфыркиной, С.Е. Храпко; в Институте биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН – Е.А. Ляпуновой и Г.Г. Боескову, в Институте зоологии Молдавской АН – А.И. Мунтяну; в Институте проблем экологии и эволюции РАН – Ю.М. Ковальской, в Институте биологических проблем Севера ДВО РАН – Ф.Б. Чернявскому и Н.Е. Докучаеву. Кроме того, виды, обитающие в Японии, предоставлены проф. К. Moriwaki. Хочу также поблагодарить М.В. Павленко, А.П. Крюкова и Г.Н. Челомину за постоянное внимание, дискуссию и обсуждение результатов, японских коллег: Y. Obara (Faculty of Agriculture and Life Science Hirosaki University) и H. Suzuki (Graduate School of Environmental Earth Science Hokkaido University) за помощь в проведении экспедиционных работ на о-ве Сахалин и обсуждение полученных данных, А.С. Лелея за помощь в подготовке рукописи к печати. Благодарю также бывших студентов Дальневосточного и Новосибирского университетов Е.А. Устименко и Е.Ю. Амачаеву за помощь в работе.

Особая благодарность Николаю Николаевичу Воронцову, моему учителю, первому исследователю кариотипов млекопитающих на территории бывшего СССР (в частности, хромосомных наборов лесных и полевых

мышей) и основателю российской школы кариосистематики, за постоянное внимание и интерес к настоящему исследованию.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 97-04-49793). Издание книги осуществлено при частичной поддержке гранта губернатора Приморского края 2001 г.

Глава 1. МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ ХРОМОСОМ ЛЕСНЫХ И ПОЛЕВЫХ МЫШЕЙ

При исследовании кариотипов разных групп животных применяются различные методы приготовления хромосомных препаратов на стадии метафазы митоза. Наиболее качественные препараты получают при использовании кратковременной или длительной культуры тканей. Однако этот метод трудоемок, и поэтому многие исследователи используют метод прямого приготовления хромосомных препаратов из клеток костного мозга колхицинированных животных. Кроме митотических хромосом исследуют кариотипы на стадиях метафазы I и метафазы II мейоза с использованием светового и электронного микроскопов.

Приготовление препаратов хромосом

Для получения хромосомных препаратов с высоким митотическим индексом нами в ряде случаев использован метод стимуляции деления клеток красного костного мозга с помощью пекарских дрожжей (Lee, Elder, 1980). За сутки до забоя животным подкожно вводили суспензию дрожжей (с расчетом 0,5 мл на 50 г живого веса животного).

Препараты метафазных хромосом готовили прямым способом из костного мозга животных по общепринятой методике (Ford, Hamerton, 1956). За 30–40 мин до забоя мыши внутрибрюшинно вводили 0,04%-й раствор колхицина из расчета 1 мл на 100 г живого веса животного. Увеличение концентрации колхицина до 0,4%-го не влияло ни на качество препаратов, ни на степень спирализации хромосом. Основное внимание уделялось времени колхинизации организма. Животных забивали методом цервикальной дислокации.

После забоя у животного быстро извлекали бедренную кость, очищали от остатков мышцы, отрезали эпифизы. Костный мозг при помощи медицинского шприца вымывали теплым гипотоническим раствором (37°C) в центрифужную пробирку с помощью медицинского шприца. Для гипотонии использовали 0,56%-й раствор хлористого калия (KCl) в дистиллированной воде. Клетки костного мозга тщательно суспензировали с помощью пастеровской пипетки и инкубировали в гипотонической среде в течение 10–15 мин при 37°C или 20 мин при комнатной температуре. Затем клеточ-

ную суспензию центрифугировали в течение 5 мин при 800–1000 об./мин. Надосадочную жидкость осторожно сливали и осадок фиксировали смесью свежеприготовленного фиксатора: метанола (или этанола) и ледяной уксусной кислоты (3:1). Спустя 15 мин клетки ресуспензировали и центрифугировали. Смену фиксатора проводили трижды, каждый раз ресуспензируя осадок и центрифугируя клеточную суспензию. В последней порции фиксатора клетки оставляли на ночь в холодильнике. Общее время фиксации не менее 40 мин.

Препараты готовили на следующий день, сменив фиксатор на свежеприготовленный. Суспензию раскапывали на охлажденные влажные обезжиренные стекла. Препараты готовили либо с использованием выжигания фиксатора в пламени спиртовки, либо без выжигания фиксатора – высушиванием при комнатной температуре. Первый способ позволяет получить препараты с большим разбросом хромосом в метафазных пластинках и иметь более яркую С- и G-сегментацию при дифференциальном окрашивании хромосом. Затем препараты высушивали в потоке теплого воздуха. Препараты до G-окрашивания выдерживали в холодильнике от 10 до 30 дней. Такая методика применялась ранее при исследовании хромосом других видов млекопитающих (Графодатский, Раджабли, 1988). Для каждого животного анализировали не менее 20 метафазных пластинок.

Рутинное окрашивание

Окрашивание орцеином. Для рутинного окрашивания хромосом использовали 2%-й раствор орцеина, приготовленного либо на ледяной, либо на 45%-й уксусной кислоте. Окрашивание проводили в течение 3–4 ч, после чего препараты отмывали в проточной воде. Затем препараты заключали в канадский бальзам и хранили при комнатной температуре. Такие препараты хранятся в цитологической коллекции лаборатории. Некоторые препараты хранятся в коллекции лаборатории уже более тридцати лет. Для каждого кариологически исследованного животного имеется постоянный препарат.

Окрашивание азур-эозином по Романовскому. Препараты окрашивали 10–20 мин 2%-м раствором азур-эозина по Романовскому (краситель Гимза) в фосфатном буфере (рН=6,8) или дистиллированной воде. Затем стекла промывали в проточной воде, высушивали и просматривали под микроскопом.

Дифференциальное окрашивание

Методы дифференциального окрашивания хромосом позволяют выявлять окрашенные или неокрашенные сегменты. Характер такой сегментации индивидуален для каждой пары хромосом и почти не зависит от степени спирализации хромосом. По характеру обработки препаратов различают ряд основных методов дифференциального окрашивания: Q-, G-, C-, R-, Nor-, FISH- и др. Некоторые из этих методов использованы в настоящей работе.

G-трипсин окрашивание. Многочисленные модификации G-окраски основываются на методике Сибрайт (Seabright, 1971). Препараты обрабатывали в течение 15–20 с в 0,25%-м растворе трипсина, нагретого до 35–37° С. Время выдержки в трипсине каждый раз подбиралось эмпирически, в зависимости от сроков хранения препарата. Препараты ополаскивали в дистиллированной воде, затем окрашивали в растворе красителя Гимза (2 мл основного раствора красителя Гимза фирмы "Merck", разбавленного в 100 мл фосфатного буфера, pH=7,4) в течение 3–5 мин.

Этот метод позволяет относительно точно идентифицировать хромосомные пары, судить о гомологичности пар хромосом попарно сравниваемых видов, анализировать хромосомные перестройки.

C-окрашивание. Для окраски структурного гетерохроматина наиболее широко используется метод, предложенный Самнером (Sumner, 1972). Препараты инкубировали в 5% -м растворе Ba(OH)₂ при 62–65° С в течение 3–10 мин. После этого препараты отмывали под проточной водой и выдерживали в буфере 2×SSC от 1 до 1,5 ч при 60–62° С. Далее препараты отмывали дистиллированной водой и окрашивали красителем Гимза в течение 10–20 мин.

Использование этого метода позволяет выявлять гетерохроматиновый материал хромосом, но не всегда позволяет идентифицировать хромосомы. При C-окраске рисунок исчерченности хромосом менее разнообразен, чем при G-окраске. C-блоки чаще расположены в прицентромерных и теломерных районах хромосом, реже – в интеркалярных (Прокофьева-Бельговская, 1986). Количество и локализация гетерохроматина в кариотипах разных видов сильно варьируют. Многие виды имеют внутривидовую изменчивость по этому признаку. С.И. Раджабли и А.С. Графодатский предполагают что "различия в количестве и распределении C-полос могут отражать различия в функциональном состоянии хромосом и обсуждаться в плане репрессии или депрессии определенной части генома в связи с видообразованием или структурными перестройками" (1977. С. 246).

ЯОР-окрашивание хромосом. Для выявления ядрышкообразующего района хромосом (ЯОР) использовали метод Ag-NOR-окрашивания серебром (Goodpasture, Bloom, 1975).

На препараты наносили по 3–4 капли 50%-го раствора AgNO₃, накрывали сверху покровными стеклами, помещали во влажную камеру и инкубировали при 62–65° С. Время инкубации зависело от сроков хранения препаратов и варьировало от 3 мин до 12 ч. После окрашивания препаратов покровные стекла снимали в проточной воде, затем в течение 3 мин препараты докрасивали в красителе Гимза.

Этот метод позволяет выявить ядрышкообразующие районы (ЯОР) хромосом. Наличие ЯОР отражает транскрипционную активность рибосомальной РНК. По длине хромосомы ЯОР могут локализоваться в любой ее части. Чаще всего их обнаруживают в районе вторичной перегажки, на коротких плечах аутосом или теломерных концах хромосом. Иногда ЯОР

выявляют и в половых (X и Y) хромосомах. Для числа ЯОР характерно как межклеточное, так межиндивидуальное варьирование, обусловленное тем, что активность кластеров рибосомальных генов на гомологах может быть различной. Чувствительность метода не позволяет выявлять низкоактивные кластеры, поэтому иногда, на одном из гомологов, эти участки выявить не удается.

Для многих видов млекопитающих число и локализация ЯОР хромосом относительно постоянны, что позволило использовать этот признак при дифференциации видов лесных и полевых мышей (Воронцов и др., 1992; Боесков и др., 1995; Орлов и др., 1996).

Анализ метафаз с разным числом и морфологией добавочных (В) хромосом

Для определения количества В-хромосом подсчитывали общее число хромосом. Индивидуальную изменчивость числа В-хромосом оценивали по числу клеточных клонов. При анализе мозаицизма использована методика, предложенная Д.К. Беляевым с соавторами (1974б, с. 59). “Животные со стабильным кариотипом обычно имеют постоянное число хромосом во всех проанализированных клетках. При стабильном кариотипе анеуплоиды не превышают 2–3%. В тех случаях, когда гипоплоидный класс клеток был равен или превышал 10%, а гиперплоидный составлял менее 5%, их рассматривали как клеточные клоны, а животных, имеющих 2 и более клеток, рассматривали как мозаиков.” В системе В-хромосом использована классификация, предложенная Ю.М. Борисовым (1990г): 1) крупные метацентрические, равные по размерам 1–8 парам А-хромосом; 2) средние метацентрические, равные по размерам 9–16 парам; 3) мелкие метацентрические, равные по размерам 17–23 парам; 4) мелкие акроцентрические, равные 17–23 парам; 5) точечные, в несколько раз меньше последней пары аутосом, без видимой морфологии. Для каждого животного анализировали от 15 до 70 метафазных пластинок с ясной морфологией всех хромосом.

Глава 2. ОСНОВНОЙ НАБОР ХРОМОСОМ МЫШЕЙ РОДА *APODEMUS* Каур, 1829

Распространение. Широколиственные, смешанные леса и открытые травяные пространства Евразии. На территорию Европы проникает только один вид – *A. agrarius*, остальные виды распространены в Азии.

Систематика. Сравнительно недавно представителей лесных и полевых мышей рассматривали в одном роде – *Apodemus* Каур, 1829, который, по данным ряда сводок млекопитающих мира, насчитывал около 20 видов (Corbet, 1978; Corbet, Hill, 1980; Musser, Carleton, 1993). Эти виды объединяли в четыре подрода: полевые мыши – *Apodemus* Каур, 1829, европейские лесные мыши *Sylvaemus* Ognev, 1924, азиатские лесные мыши *Alsomys* Dukelski, 1929 и *Kastromys* Martino, 1939 с одним видом *Apodemus mystacinus* Danf. et Alst., 1877 (Громов, 1995; Павлинов, Россоломо, 1987). Однако на основе анализа аллозимной изменчивости (Bonhomme et al., 1985; Межжерин, Зыков, 1991) подроды *Sylvaemus* и *Kastromys* были выведены из состава рода *Apodemus* и объединены в род *Sylvaemus* (Павлинов и др., 1995). Дальнейшие исследования аллозимных и молекулярных характеристик европейских и азиатских видов подтвердили подразделенность лесных и полевых мышей на два рода (Межжерин, 1997; Челомина, 2000; Mezhzherin, 1997). В настоящей работе принято такое разделение, хотя родовая обособленность *Sylvaemus* признается не всеми исследователями (Corbet, Hill, 1980; Musser, Carleton, 1993).

В роде до 9 видов, объединенных в два подрода: *Apodemus* Каур, 1829 и *Alsomys* Dukelski, 1929.

Хромосомная характеристика. Виды рода *Apodemus* почти не различаются по числу основного набора хромосом, но отличаются по числу плеч хромосом (табл. 1). Если основные числа хромосом варьируют от 46 до 48, то числа плеч хромосом изменяются от 48 до 56. Хромосомные характеристики видов рода *Apodemus* стабильны, они позволяют четко дифференцировать виды. Так, исследование хромосомных наборов ряда азиатских видов мышей дало возможность уточнить их таксономическое положение (Воронцов и др., 1977). Кариологическая изученность рода неравномерна. Хорошо исследованы виды, обитающие на территории Японских островов, России, и совершенно не известны данные о хромосомных наборах видов, заселяющих районы Китая.

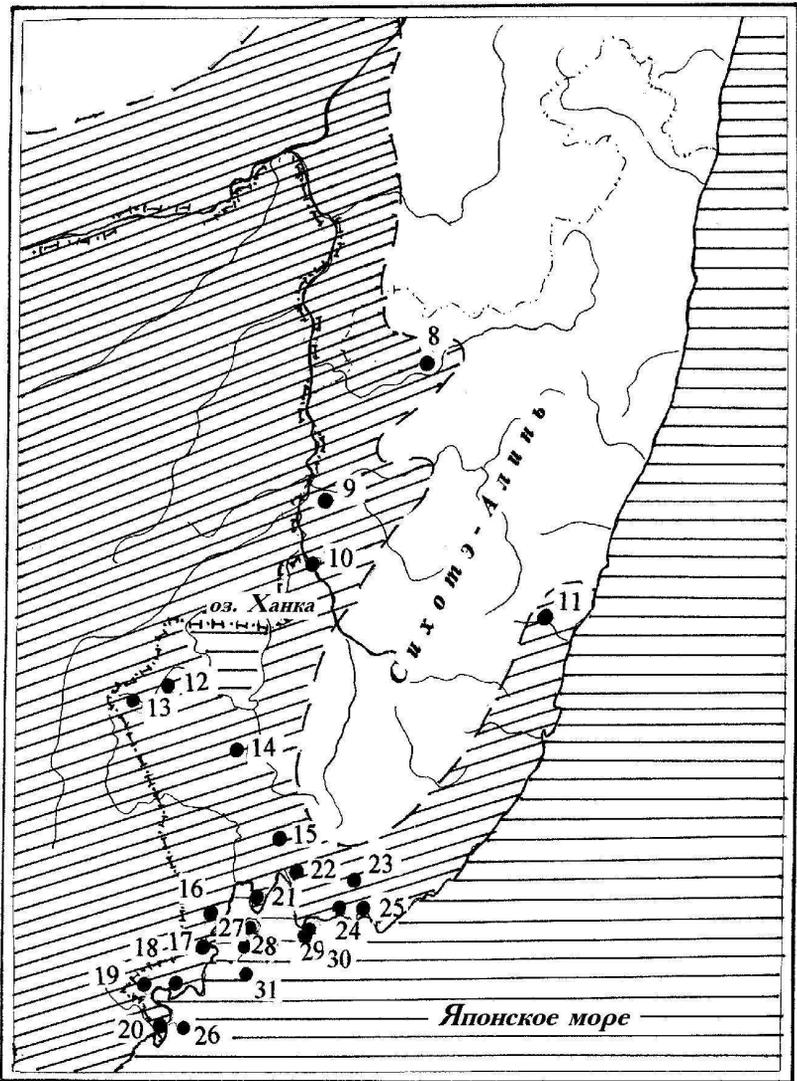


Рис. 2. Распространение полевой мыши *Apodemus agrarius* Pallas на юге Дальнего Востока России. Круги - точки исследования хромосомных наборов. Номера соответствуют таковым в табл. 3

Fig. 2. *Apodemus agrarius* Pallas distribution in south of the Russian Far East. Circles show mice locations collected. Numbers near the circles are numbers of mice collected from each place (shown in tab. 3)

Для 3 видов рода: *A. peninsulae*, *A. agrarius* и *A. argenteus* – описаны добавочные хромосомы.

2.1. Подрод *Apodemus* Каур, 1829

В подроде *Apodemus* 2 вида: *A. agrarius* (Pallas, 1771) и *A. chevriery* (Milne-Edwards, 1868). Первый вид обитает в Евразии и кариологически хорошо изучен. Второй распространен в Центральном и Юго-Восточном Китае (рис. 1). Данные о хромосомных наборах этого вида неизвестны.

2.1.1. *Apodemus (Apodemus) agrarius* (Pallas, 1771) – Полевая мышь

Синонимы: *albostriatus* Bechstein, 1801; *causicus* Argyropulo, 1937 pro Dukelski, 1928 nom. nud.; *chejuensis* Jonson et Jones, 1955; *coreae* Thomas, 1908 (= *pallescens* Johnson, Jones, 1955) *gloveri* Kuroda, 1939; *harti* Thomas, 1898; *henrici* Lehmann, 1970; *insulaemus* Tokuta, 1941; *istrianus* Kkystufek, 1985; *kahmanni* Malec et Storch, 1963; *maculatus* Bechstein, 1801; *manchuricus* Thomas, 1898; *ningpoensis* Swinhoe, 1870; *pallidior* Thomas, 1908; *rubens* Oken, 1816 (Musser, Carleton, 1993).

Распространение. Наиболее многочисленный вид открытых биотопов, смешанных и широколиственных лесов. В таежную зону проникает по долинам рек и мелиорированным биотопам. Имеет два массива распространения. Первый, западный, зани-

мает большую часть Европы и Южной Сибири. В районе между оз. Байкал и верхним течением Амура неизвестен. Второй, восточный, занимает юг Дальнего Востока, Северо-Восточный Китай, о-в Тайвань, Северную Бирму (Громов, 1995; Костенко, 1984, 2000; Карасева и др., 1992). На Дальнем Востоке России полевая мышь распространена от левобережья Амура до южных районов Приморья. Обитает на островах Японского моря: Русский, Попова, Вера, Большой Пелис, Фуругельма, Путятина, Аскольд¹ (рис. 1, 2).

Систематика. На основании окраски меха и размеров тела на территории бывшего Советского Союза описано 9 форм: *agrarius*, *mantchuricus*, *karelicus*, *ognevi*, *septentrionalis*, *nikolskii*, *caucasicus*, *volgensis*, *tianschanicus* (Павлинов, Россоломо 1987); однако признается не более четырех подвигов (Громов, 1995):

А. (А.) *a. agrarius* Pallas, 1771. Распространение: южные районы европейской части бывшего СССР, запад и юг Сибири;

А. (А.) *a. karelicus* Ehrstrom, 1914. Распространение: север европейской части бывшего СССР к югу до линии Киев–Воронеж–Саратов;

А. (А.) *a. tianschanicus* Ognev, 1940. Распространение: горные районы Южного Казахстана;

А. (А.) *a. mantchuricus* Thomas, 1898. Распространение: южная часть Дальнего Востока, Северо-Восточный Китай.

Хромосомная характеристика. $2n=48$, $NF=54-58$ (0–1 В). Кариотип имеет 40–42 акроцентрические хромосомы и 6–8 (крайне редко 10) мелких метацентриков. X-хромосома – крупный акроцентрик, Y-хромосома – акроцентрик средних размеров.

Добавочные хромосомы были описаны только для трех особей из популяций юга Дальнего Востока России (Картавцева, 1994; Картавцева, Павленко, 2000).

Заметки по исследованию хромосомных характеристик. Диплоидный набор полевой мыши впервые был описан по материалу из Китая: $2n=50$ (Tateishi, 1934). Более полное описание кариотипа было дано Р. Маттеем в 1936 г. (Matthey, 1936) из Восточной Европы, где $2n=48$, $NF=56$. С тех пор кариотип этого вида был исследован из Югославии (Kral, 1970, 1972; Soldatović et al., 1971, 1975; Gamperl et al., 1982), Греции (Britton-Davidian et al., 1991), с Балкан (Giagia et al., 1985), из Польши, Чехословакии (Soldatović et al., 1975), Венгрии (Zima, Kral, 1984), Эстонии (Боескоров и др., 1995), с Кавказа (Кулиев, Наджафова, 1986; Наджафова, 1989; Vulatova et al., 1991), из Восточной Сибири (Kral, 1971), Дальнего Востока – Приморья (Kral, 1971; Bekasova et al., 1980), Китая (Wang et al., 1993), Кореи (Makino, 1951; Kang et al., 1974; Koh, 1982, 1987a, b). Во всех работах отмечали стабильное число и морфологию хромосом в исследованном материале. Лишь популяция в Венгрии характеризовалась меньшим числом метацентриков. Число плеч хромосом уменьшалось до 54. В одной из работ, специально посвященной поиску хромосомных различий у 259 полевых

¹ По неопубликованным данным И. Шереметьева.

мышей из шести популяций Европы, Кавказа, Сибири и юга Дальнего Востока, обладающих резкой внутривидовой дивергенцией по иммунобиологическим свойствам, кариологических различий найдено не было, а дифференциальное (G- и C-) окрашивание кариотипа 112 мышей подтвердило стабильность кариологических характеристик ряда форм (Чернуха и др., 1986). Интересно, что в этой статье в кариотипах всех исследованных особей выявлено три пары метацентриков (NF=54), а не четыре, как в большинстве публикаций (табл. 1, 2).

В литературных источниках данные о размерах Y-хромосомы у полевой мыши противоречивы. В одних работах Y-хромосома – самый мелкий акроцентрик набора (Kral, 1971; Vujošević et al., 1984; Bekasova et al., 1980; Чернуха и др., 1986), в других – акроцентрик средних размеров (Gamperl et al., 1982; Картавцева, 1994), а в китайской работе – самый крупный акроцентрик (Wang et al., 1993).

Хромосомная изменчивость. Для выяснения пределов изменчивости хромосомных наборов полевых мышей с использованием методов дифференциального сегментирования хромосом нами исследованы кариотипы 139 особей, из 31 локалитета Европы, Сибири (рис. 1) и Дальнего Востока (рис. 2).

Европа: 1 – Молдова, г. Лозово (n=3); 2 – Украина (n=1), г. Киев (n=1); Сибирь: 3 – г. Томск (n=2); 4 – г. Новосибирск (n=2); 5 – Алтай: дер. Айа (n=1), пос. Черга (n=3); Дальний Восток: 6 – Еврейская АО: пос. Биракан (n=2); 7 – Хабаровский край: пос. Малышево (n=2); Приморский край: 8 – пос. Красный Яр (n=4); 9 – г. Дальнереченск (n=1); 10 – пос. Горные Ключи (n=2); 11 – г. Дальнегорск (n=15); 12 – с. Барабаш-Левада (n=18); 13 – пос. Пограничный (n=4); 14 – пос. Хороль (n=3); 15 – заповедник "Уссурийский" (n=16); 16 – дер. Рязановка (n=4); 17 – заповедник "Кедровая Падь" (n=5); 18 – пос. Зарубино (n=2); 19 – пос. Краскино (n=2); 20 – ст. Хасан (n=1); 21 – г. Владивосток (n= 5); 22 – пос. Шкотово (n=3); 23 – г. Лазо (n=1); 24 – пос. Новолитовск (n= 5); 25 – г. Находка (n= 4); 26 – о-в Фуругельма (n=2); 27 – о-в Русский (n=2); 28 – о-в Попова (n=1); 29 – о-в Пуяттина (n=10); 30 – о-в Аскольд (n=3); 31 – о-в Большой Пелис (n=10).

Диплоидный набор. Отклонение от стандартного диплоидного числа хромосом ($2n=48$) у полевой мыши отмечено нами лишь у трех особей Дальнего Востока ($2n=49$). Такое отклонение было обусловлено появлением одной добавочной хромосомы (Картавцева, 1994; Картавцева, Павленко, 2000).

Аутосомы. Девятнадцать пар аутосом, имеющих акроцентрическое (A) строение, плавно убывают по величине. В некоторых популяциях от одной до четырех крупных акроцентрических аутосом могут замещаться на соответствующее количество субтелоцентриков (ST) с хорошо выраженными короткими плечами. Например, первая пара хромосом в популяциях Приморского края имеет два варианта морфологии: субтелоцентрический и акроцентрический (табл. 3, 4). В гомозиготном состоянии вариант А (A/A) проявляется с частотой 0,576, а вариант ST (ST/ST) – с частотой 0,192.

Таблица 3

Точки сбора материала и хромосомные характеристики *Apodemus agrarius*
 Sampling sites and characteristics of *Apodemus agrarius* chromosomes

№	Место отлова	Зоологи- ческий номер	Морфология хромо- сом		Кол-во метацент- риков
			1-я пара	2-я пара	
1	Молдова Лозово	43-90	A/A	A/A	6
		41-90	A/A	A/A	6
		42-90	A/A	A/A	8
2	Украина Киев	18-91	A/A	A/A	8
		Сибирь			
3	Томск	32-90	ST/ST	A/A	8
		34-90	A/A	A/A	8
4	Новосибирск	19-90	A/A	A/A	8
		20-90	A/A	A/A	8
		73-94	A/A	A/A	8
		74-94	A/A	A/A	7
5	Алтай Черга	22-90	ST/ST	A/A	8
		Еврейская АО			
6	Биракан	32-91	A/A	A/A	6
		Хабаровский край			
7	Малышево	67-91	A/A	A/A	7
		70-91	AA	A/A	8
		72-91	A/A	A/A	8+1B (микро)
8	Приморский край Красный Яр	39-96	A/A	A/A	6
		41-96	A/A	A/A	7
		42-96	A/A	A/A	7
		43-96	A/A	A/A	8
9	Дальнереченск	71-91	A/A	A/A	8
		Горные Ключи			
10	Горные Ключи	38-90	A/A	A/ST	8
		52-89	A/A	A/ST	8
11	Дальнегорск	2-2	A/A	A/A	8
		11-3	A/ST	A/A	8
		13-2	ST/ST	A/A	8
		14-2	A/ST	A/A	8
		15-2	ST/ST	A/A	8
		16-2	A/A	A/A	6
		17-2	A/ST	A/A	8
		18-2	ST/ST	A/A	8
		20-2	ST/ST	A/A	10
		26-2	ST/ST	A/A	6
		44-2	ST/ST	A/A	8

Продолжение табл. 3

№	Место отлова	Зоологический номер	Морфология хромосом		Кол-во метацентриков
			1-я пара	2-я пара	
12	Барабаш-Левада	46-2	A/ST	A/A	8
		17-93	ST/ST	A/A	8
		18-93	ST/ST	A/A	7
		7-95	A/ST	A/A	8
		9-95	ST/ST	A/A	8
		7-98	A/A	A/A	8
		8-98	A/A	A/A	8
		9-98	A/A	A/A	8
		10-98	A/A	A/A	8
		12-98	A/A	A/A	8
		13-98	A/A	A/A	7
		14-98	A/ST	A/A	8
		20-98	A/A	A/A	8
		26-98	ST/ST	A/A	8
13	Пограничный	30-98	A/ST	A/A	7
		33-98	A/A	A/A	6
		139-98	A/A	A/A	7
		140-98	A/A	A/A	8+1B (микро)
		141-98	A/ST	A/A	6
		142-98	A/A	A/A	8
		143-98	A/A	A/A	8
		144-98	ST/ST	A/A	6
14	Хороль	7-95	A/ST	A/ST	8
		8-95	A/ST	A/ST	8
		10-95	A/ST	A/ST	8
15	Уссурийский заповедник	43-89	A/A	A/A	8
		5-92	A/A	A/A	6
		15-95	A/A	A/A	8
		16-95	A/A	A/A	8
		17-95	A/A	A/A	8
		28-95	A/A	A/A	6
		32-95	A/A	A/A	6
		38-95	A/A	A/A	8
		39-95	A/ST	A/A	6
		47-95	A/ST	A/A	8
		52-95	A/ST	A/A	8
		53-95	A/ST	A/A	8
		57-95	A/A	A/A	7
		16	Рязановка	26-96	A/A
30-96	A/A			A/A	8
41-96	A/A			A/A	8
49-90	A/ST			A/A	7
48-90	A/ST			A/A	8

Окончание табл. 3

№	Место отлова	Зоологический номер	Морфология хромосом		Кол-во метацентриков
			1-я пара	2-я пара	
17	Заповедник "Кедровая Падь"	47-90	ST/ST	A/A	8
		40-90	ST/ST	A/A	7
		29-95	A/A	A/A	6
		30-95	A/A	A/A	6
		37-95	A/A	A/A	7
		40-95	A/A	A/A	6
18	Зарубино	192-96	A/A	A/A	8
		35-91	A/A	A/A	8
		26-91	A/A	A/A	8
19	Краскино	18-97	ST/ST	A/A	8
		202	A/ST	A/A	8
20	Хасан	203	A/A	A/A	8
		45-88	ST/ST	A/ST	8
21	Владивосток	43-89	A/A	A/A	8+1B (акро)
		15-90	A/A	A/A	8
		14-90	A/ST	A/A	8
		17-90	A/A	A/A	8
		36-90	A/A	A/ST	8
22	Шкотово	37-90	A/A	A/A	8
		39-90	A/A	A/ST	8
		19-91	A/A	ST/ST	8
23	Лазо	45-89	A/A	A/A	6
24	Новолитовск	142-96	A/A	A/A	8
		148-96	A/A	A/A	7
		151-96	A/A	A/A	7
		152-96	A/A	A/A	8
		153-96	A/A	A/A	8
		45-90	A/A	A/A	6
25	Находка	46-90	A/ST	A/ST	6
		44-90	A/ST	A/A	8
		24-90	A/ST	A/ST	7
		23-91	ST/ST	ST/ST	8
26	О-в Фуругельма	24-91	ST/ST	A/A	8
		93-98	A/A	A/A	8
27	О-в Русский	94-98	A/A	A/A	8
		128-98	ST/ST	A/A	8
28	О-в Попова	41-95	ST/ST	A/ST	8
29	О-в Путятина	25-92	A/ST	A/A	8

Примечание. Номера локалитетов соответствуют таковым на рис. 1 и 2.

Частоты вариантов трех пар аутосом в популяциях
 Frequency of variants of three autosome pairs in *Apodemus*

№ локалитета*	Размер выборки	Морфология						
		1-я пара					2-я	
		A/A	ST/ST	A/ST	Частота вариантов		A/A	ST/ST
					A	ST		
8	4	4	0	0	1,000	0,000	4	0
9	1	1	0	0	1,000	0,000	1	0
10	2	2	0	0	1,000	0,000	0	0
11	15	2	8	5	0,300	0,700	15	0
12	12	8	2	2	0,750	0,250	12	0
13	6	4	1	1	0,750	0,250	6	0
14	3	0	0	3	0,500	0,500	0	0
15	16	12	0	4	0,875	0,125	16	0
16	4	0	2	2	0,250	0,750	4	0
17	5	5	0	0	1,000	0,000	5	0
18	3	2	1	0	0,667	0,333	3	0
19	2	1	0	1	0,750	0,250	2	0
20	1	0	1	0	0,000	1,000	0	0
21	5	4	0	1	0,900	0,100	4	0
22	3	3	0	0	1,000	0,000	1	1
23	1	1	0	0	1,000	0,000	1	0
24	5	5	0	0	1,000	0,000	5	0
25	4	1	0	3	0,625	0,375	2	0
26	2	0	2	0	0,000	1,000	1	1
27	3	2	1	0	0,667	0,333	3	0
28	1	0	1	0	0,000	1,000	0	0
29	1	0	0	1	0,500	0,500	1	0
N=22	99	57	19	23	0,692	0,308	86	2

* Названия локалитетов см. в табл. 2.

Гетерозиготное состояние (A/ST) встречается с частотой 0,232. Из табл. 4 видно, что вариант А отмечен с наибольшей частотой (0,692). Вариант ST преобладает в трех точках: г. Дальнегорск, дер. Рязановка, о-в Фуругельма; кроме того, он представлен в гомозиготном состоянии у единичных животных еще из двух локалитетов (табл. 4). Для второй пары хромосом также выявлены оба варианта – А и ST. В гомозиготном состоянии вариант А (A/A) встречался с частотой 0,869, вариант ST (ST/ST) – с частотой 0,02; гетерозиготное состояние (A/ST) обнаруживалось с частотой 0,111. Из распределения частот вариантов второй пары видно, что субтелоцентрическая

Таблица 4

полевой мыши в Приморском крае
agrarius populations from Primorye

хромосом										
пара			4-я метацентрическая пара							
A/ST	Частота вариантов		A/A	ST/ST	M/M	M/A	M/ST	Частота вариантов		
	A	St						A	ST	M
0	1,000	0,000	0	1	1	0	2	0,000	0,500	0,500
0	1,000	0,000	0	0	1	0	0	0,000	0,000	1,000
2	0,500	0,500	0	0	2	0	0	0,000	0,000	1,000
0	1,000	0,000	0	2	12	0	1	0,000	0,167	0,833
0	1,000	0,000	1	0	9	1	1	0,125	0,042	0,833
0	1,000	0,000	1	1	3	0	1	0,167	0,250	0,583
3	0,500	0,500	0	0	3	0	0	0,000	0,000	1,000
0	1,000	0,000	2	2	11	0	1	0,124	0,156	0,720
0	1,000	0,000	1	0	2	1	0	0,375	0,000	0,625
0	1,000	0,000	0	3	1	0	1	0,000	0,700	0,300
0	1,000	0,000	0	0	3	0	0	0,000	0,000	1,000
0	1,000	0,000	0	0	2	0	0	0,000	0,000	1,000
1	0,500	0,500	0	0	1	0	0	0,000	0,000	1,000
1	0,900	0,100	0	0	5	0	0	0,000	0,000	1,000
1	0,500	0,500	0	0	3	0	0	0,000	0,000	1,000
0	1,000	0,000	1	0	0	0	0	1,000	0,000	0,000
0	1,000	0,000	2	0	3	0	1	0,333	0,084	0,583
2	0,750	0,250	0	2	1	0	0	0,000	0,667	0,333
0	0,500	0,500	0	0	2	0	0	0,000	0,000	1,000
0	1,000	0,000	0	0	3	0	0	0,000	0,000	1,000
1	0,500	0,500	0	0	1	0	0	0,000	0,000	1,000
0	1,000	0,000	0	0	1	0	0	0,000	0,000	1,000
11	0,925	0,075	8	11	70	2	8	0,09	0,152	0,758

хромосома встречается редко, с частотой 0,075, и была отмечена только в 8 из 22 исследованных точек Приморского края.

Двуплечие аутосомы, как правило, представлены восемью, а иногда – семью или шестью мелкими метацентрическими (М) хромосомами. Карิโอ-тип с восемью М-хромосомами обнаружен во всех исследованных популяциях, с шестью М-хромосомами – в молдавской и пяти приморских популяциях (табл. 3, 4).

Нами показано, что 69% мышей приморских популяций имеют восемь метацентриков, 16,5% – шесть, 14,5% – семь. Таким образом, у большинства изученных мышей обнаружены 8 хромосом метацентрической морфоло-

гии. Изменчивость числа метацентриков, по-видимому, обусловлена перичентрической инверсией четвертой пары метацентрических хромосом. Причем эта инверсия может приводить к появлению как субтелоцентрических, так и акроцентрических хромосом. Как правило, в приморских популяциях *A. agrarius* четвертая пара хромосом имела метацентрическую морфологию в гомозиготном состоянии – М/М (0,707), реже встречались другие варианты: М/ST (0,081), ST/ST(0,111), А/А (0,081), М/А (0,020) (табл. 4). Таким образом, 8 метацентрических хромосом содержали 70,7% животных (М/М вариант), 6 метацентриков – 19,2% мышей (ST/ST, А/А варианты), 7 метацентриков – 10,1% (М/ST и М/А варианты). Вариант М встречался с наибольшей частотой – 0,758. Кроме того, нами исследованы три особи одного выводка из находкинской популяции Приморского края. У всех отмечалось различное количество метацентрических хромосом – 6, 7 и 8 (варианты А/А, ST/М, М/М соответственно). К сожалению, кариотипы родителей остались неисследованными.

Дифференциальное окрашивание хромосом

Г-окрашивание. Исследование Г-сегментированных хромосом полевых мышей из Европы, Сибири, с Алтая и Дальнего Востока показало, что все хромосомы хорошо дифференцируются по парам. На рис. 3 приведены Г-окрашенные хромосомы мышей из двух популяций Приморского края: уссурийской и дальнегорской. Несомненно, что рисунок Г-полос двух зверьков совпадает так, как если бы это были хромосомы одной метафазной пластинки. Однако у мыши из дальнегорской популяции 1-я и 18-я пары представлены ST-хромосомами.

Характер дифференциального Г-окрашивания аутосом, приведенного на рис. 3, а, совпадает с ранее опубликованными данными по европейским (Gamperl et al., 1982; Vujošević et al., 1984) и дальневосточным (Bekasova et al., 1980) популяциям и по многим позициям не совпадает со схемой Г-сегментации в одной из работ, посвященной исследованию кариотипов мышей из различных районов ареала (рис. 3, в). Поскольку в этой работе авторами (Чернуха и др., 1986) не указана точка отлова животного, по кариотипу которого была сделана схема, интерпретировать расхождения полученных результатов крайне трудно. Поэтому ниже эти расхождения не рассматриваются.

С-окрашивание. *Аутосомы*. Окрашивание на структурный гетерохроматин показало, что все акроцентрические хромосомы обнаруживают яркие прицентромерные С-блоки. Короткие плечи субтелоцентрических элементов всегда образованы ярко окрашенным гетерохроматиновым материалом. Количество околоцентромерного гетерохроматина в различных популяциях может сильно варьировать (рис. 4, а, б).

В некоторых работах отмечены интерстициальные С-блоки в некоторых парах аутосом (табл. 5). По-видимому, появление такого гетерохроматина обусловлено мягким режимом щелочной обработки хромосом.

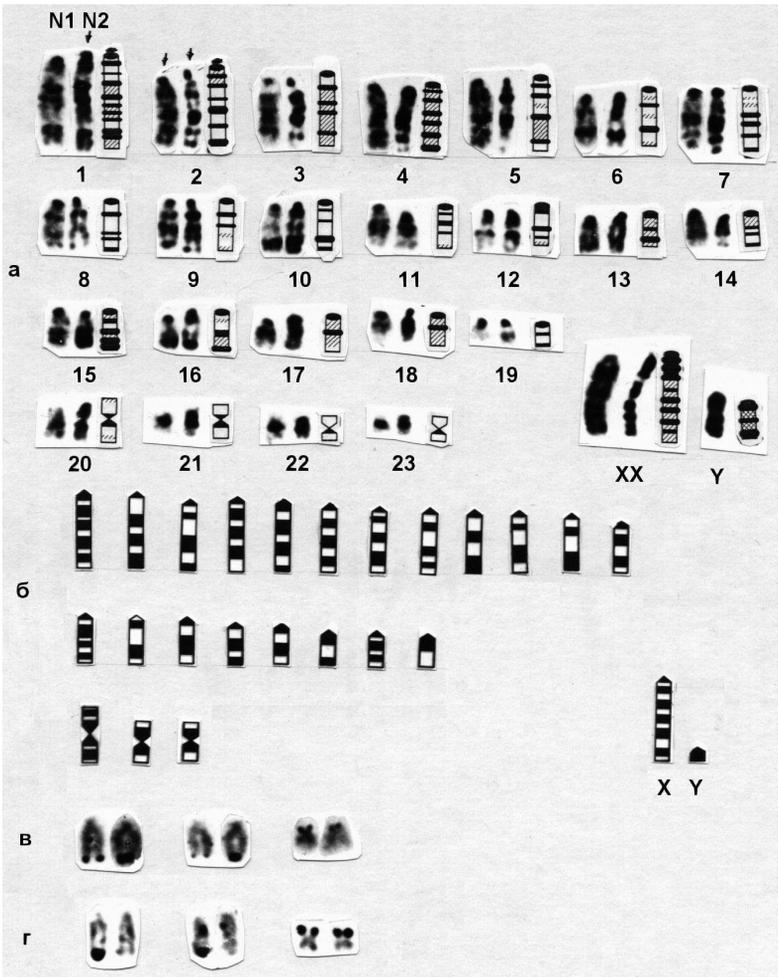


Рис. 3. Дифференциально окрашенные хромосомы полевой мыши *Apodemus agrarius* Pallas из Приморского края. а – G-окраска и схема G-сегментов: гомеолог № 1 принадлежит особи из заповедника "Уссурийский", гомеолог № 2 – особи из окр. Дальнегорска. Стрелками показаны субтелоцентрические хромосомы; б – схема G-сегментов (по: Чернуха и др., 1986); хромосомы с ядрышкообразующими районами (ЯОР) особей из разных локалитетов: в – окр. Находки, г – о-ва Русский

Fig. 3. Chromosomal differences among *Apodemus agrarius* Pallas populations of the Primorye Territory. а – G-banding: chromosome № 1 belongs to animal from the "Ussurijskii Reserve", № 2 – from the suburban Dalnegorsk City. Arrows show subtelocentric chromosomes; б – scheme of G-banding (Chernukha et al., 1986, in russian); Ag-NOR-banding of chromosomes are represented by mice from the Primorye Territory: в – Nakhodka City, г – Island Russkii

У одного животного из 15 исследованных особей дальнегорской популяции Приморского края, помимо появления коротких плеч на крупных аутосомах, короткие гетерохроматические плечи отмечены и на двух мелких аутосомах. Число мелких двуплечих хромосом при этом увеличилось до 10 (табл. 3).

Исследование *метацентрических* хромосом на структурный гетерохроматин показало, что рисунок С-окрашивания у всех исследованных животных первых двух пар М-хромосом был одинаковым, в то время как у двух других пар был изменчивым. Так, первая пара М-хромосом имела слабое диффузное окрашивание по всей длине и едва заметное С-окрашивание в прицентромерном районе, а вторая – яркий С-блок в центромерном районе. Остальные две пары были изменчивы по содержанию и локализации С-полос в прицентромерных районах (рис. 4, а, б). Третья пара М-хромосом с яркими С-полосами обнаружена у мышей Молдовы, Хабаровского и Приморского краев; без С-блока – у особей Южной Сибири и Алтая. Четвертая пара М-хромосом с ярким С-блоком отмечена лишь в кариотипе мышей пос. Малышево Хабаровского края. У одного из двух исследованных животных данной популяции эта пара была гетероморфной как по морфологии (M/ST), так и локализации гетерохроматинового материала (+/-). Субтелоцентрическая хромосома не имела С-блока. По-видимому, перичентрическая инверсия здесь сопровождалась потерей гетерохроматинового материала (Картавцева, Павленко, 2000).

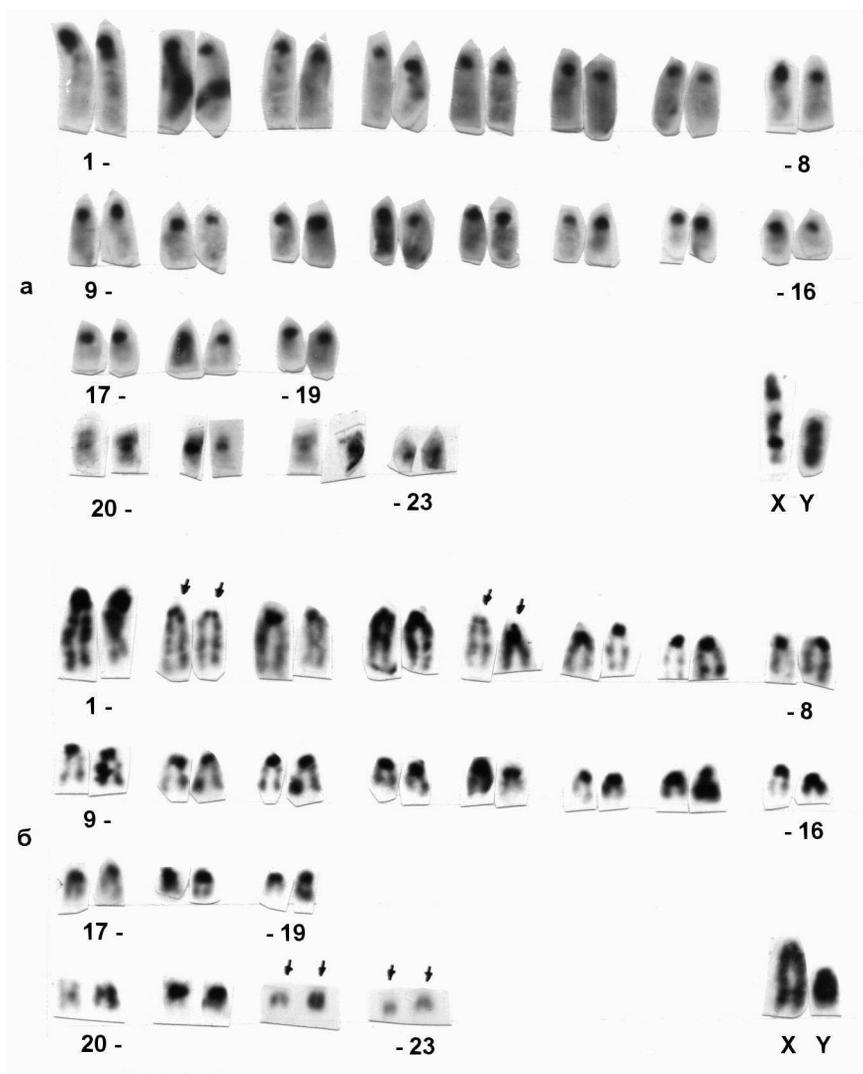


Рис. 4. С-окрашенные хромосомы полевой мыши *Apodemus agrarius* Pallas. а – самец № 49–90 пос. Рязановка Приморского края; б – самец № 23–90, пос. Черга Алтайского края. Стрелками указаны прицентромерные районы с низким содержанием гетерохроматинового материала

Fig. 4. *Apodemus agrarius* Pallas C-banded chromosomes. а – represented by the male № 49–90 from Rjasanovka village, Primorye Territory; б – represented by the male № 23–90, from Cherga village, Altay Territory. Arrows show regions with low heterochromatin contents

Изменчивость числа мелких метацентрических хромосом (от 6 до 8), как мы указывали выше, была отмечена в популяциях из Югославии, Румынии (табл. 2). Восемь метацентриков представлены как характеристика вида, а шесть метацентриков – как редкий вариант. Однако в одной из работ для мышей различных районов бывшего СССР описывается шесть метацентрических хромосом, в то время как хромосомная раскладка, представленная авторами, имеет восемь метацентриков, из чего можно сделать вывод, что в данной работе присутствовали особи как с шестью, так и семью М-хромосомами (Чернуха и др., 1986). Наши исследования показали, что в кариотипе полевой мыши может иметь место несколько вариантов числа М-хромосом. Как правило, хромосомный набор содержит четыре пары М-хромосом. Уменьшение числа М-хромосом до шести-семи, по-видимому, сопровождается перичентрической инверсией. Увеличение же количества мелких двуплечих хромосом до 10 в одной из популяций Приморского края, возможно, обусловлено дубликацией гетерохроматина в центромерных районах акроцентрических хромосом с образованием второго плеча. Столько же (до 10) М-хромосом было описано ранее для полевых мышей из Китая (Tsuchiya, 1979) и Азербайджана (Кулиев, Наджафова, 1986). Исследование трех животных одного выводка из находкинской популяции Приморского края, где присутствовали три варианта четвертой пары М-хромосом (А/А, ST/М, М/М), позволило предположить, что изменчивость морфологии этой хромосомы не может являться признаком, дифференцирующим популяции.

Изменчивость числа *крупных субтелоцентриков* – первой и второй пар хромосом (вариант ST/A) была отмечена ранее у полевых мышей из популяции Кореи (Kang, Koh, 1976; Koh, 1982) и у нескольких особей из Азербайджана (Bulatova et al., 1991). В последней работе появление коротких плеч объясняется увеличением гетерохроматина в центромерном районе крупной акроцентрической хромосомы. Возможно, что такие структуры имели место у зверьков из других ранее исследованных популяций, но по ряду причин были отнесены к группе акроцентрических. Наши исследования показали, что для полевых мышей Дальнего Востока характерна изменчивость морфологии первых двух пар хромосом. Для первой пары хромосом преобладающей является субтелоцентрическая морфология, для второй – акроцентрическая. У всех исследованных нами животных так же, как и у особей из Азербайджана, короткие плечи субтелоцентрических хромосом состоят из яркоокрашенного гетерохроматина. Несмотря на то что изменчивости количества и локализации гетерохроматина придается большое значение при исследовании внутри- и межвидовой дифференциации мышей рода *Sylvaemus* (Орлов и др., 1996), мы склонны связать изменчивость количества гетерохроматина коротких плеч *A. agrarius* с функциональным состоянием организма, как это было сделано ранее для других видов животных (Прокофьева-Бельговская, 1977, 1979, 1986; Картавецва и др., 1998; и др.).

Таблица 6

Число хромосом с ЯОР у мышей рода *Apodemus*Location of NOR-bands in the *Apodemus* karyotype

Локалитет	ЯОР			Источник
	Т	П	Всего	
<i>A. agrarius</i>				
Россия	4	4	8	Боесков и др., 1995
Украина	4	4	8	-// -
Дагестан	4	4	8	-// -
Северная Осетия	4	4	8	-// -
Эстония	4	4	8	-// -
Эстония, о-в Сааремаа	4	2	6	-// -
Приморье	3-4	3-4	6-8	Картавцева, Павленко, 2000
<i>A. peninsulae</i>				
Алтай	4	-	4	Jones, Rees, 1982
Приморье	2	2	4	Боесков и др., 1995
О-в Сахалин	2	2	4	-// -
Тува	2	2	4	-// -
Приморье	2	2	4	Наши данные
<i>A. speciosus</i>				
О-в Кунашир	2	-	2	Боесков и др., 1995
О-в Хонсю	2	-	2	Saitoh, Obara, 1986

Примечание. Т - теломерная локализация ЯОР, П - прицентромерная.

ЯОР-окрашивание. У 15 особей полевых мышей из трех популяций Приморья ЯОР локализованы на двух крупных акроцентрических парах аутосом теломерно. Кроме того, ЯОР локализованы на одной мелкой, по-видимому, субтелоцентрической паре аутосом в прицентромерном районе верхнего плеча. При ярком окрашивании ЯОР эта хромосома выглядит как метацентрическая, т.к. нижнее плечо равно окрашенному ЯОР. ЯОР могут проявляться на одной из пар хромосом, т. е. на пяти или четырех хромосомах. Плотность такого окрашивания на хромосомах непостоянна, она варьирует от слабой до яркой (рис. 3, в, г), что может быть обусловлено различной активностью кластеров рибосомных генов на гомологах.

Примечательно, что для 11 видов рода *Apodemus* такие признаки, как количество и локализация ядрышкообразующих районов, являются дифференцирующими (Боесков и др., 1995). У полевых мышей из популяций Эстонии, России, Украины, Дагестана, Северной Осетии (Боесков и др., 1995) и Азербайджана (Vulatova et al., 1991) ЯОР локализованы на восьми хромосомах: четырех крупных акроцентрических аутосомах теломерно и четырех мелких – прицентромерно (табл. 6). Только особи эстонского о-ва Сааремаа имели на два прицентромерных ЯОР меньше, что, по мне-

нию авторов (Боескоров и др., 1995), вероятно, свидетельствует об их давней географической изоляции и начальных этапах кариологической дифференциации от материковых популяций. У всех исследованных нами животных Приморского края так же, как и мышей о-ва Сааремаа, ЯОР локализованы на шести хромосомах, что резко отличает их от европейских и кавказских популяций. Именно здесь уместно напомнить, что ареал полевой мыши состоит из двух изолированных частей – Европейско-Сибирской и Дальневосточно-Китайской.

Половые хромосомы. Окрашивание на структурный гетерохроматин позволило четко дифференцировать половые хромосомы (рис. 4). Y-хромосома у всех исследованных самцов полевой мыши представлена акроцентриком средних размеров, имеющим плотное С-окрашивание по всей длине с двумя яркими блоками в прицентромерном и интеркалярном районах.

Во всех исследованных нами популяциях размеры акроцентрической X-хромосомы сопоставимы с таковыми первой пары аутосом. Окрашивание на структурный гетерохроматин выявляет два С-блока: крупный прицентромерный, занимающий почти 1/4 часть хромосомы, и яркий интеркалярный, расположенный в нижней части плеча. Такое окрашивание X-хромосомы делает ее маркерной. При G-окрашивании для этой хромосомы характерны три ярких примерно равноудаленных блока в центре хромосомы и два ярких сближенных блока в верхней части плеча.

Окрашивание на структурный гетерохроматин, полученное нами, позволило выявить некоторые различия с литературными данными в С-окрашивании X-хромосомы. Так, прицентромерный С-блок X-хромосомы отмечен во всех работах, где проведено дифференциальное окрашивание хромосом, в то время как интерстициальные С-блоки отмечены только для мышей Китая (Wang et al., 1993) и Азербайджана (Vulatova et al., 1991). Мы не исключаем возможность полиморфизма по количеству и локализации гетерохроматинового материала в интерстициальном районе X-хромосомы у мышей из различных локалитетов. Тем не менее нами установлено, что при различных режимах обработки хромосомных препаратов в щелочном растворе С-блоки на X-хромосоме могут не проявляться, в то время как на других хромосомах рисунок С-полос сохраняется. Возможно, что характер локализации С-блока в интеркалярном районе X-хромосом может зависеть и от незначительных отклонений в методике окрашивания препаратов.

Y-хромосома у всех исследованных самцов как европейских, так и дальневосточных популяций представлена акроцентриком средних размеров. Описание Y-хромосомы как самого мелкого акроцентрика набора было сделано в работах, где отсутствовало окрашивание на структурный гетерохроматин. При описании Y-хромосомы как самого мелкого акроцентрика у полевых мышей Приморского края, по-видимому, была допущена ошибка, поскольку на рисунке С-окрашенных хромосом Y-хромосома определенно имеет средние размеры (Bekasova et al., 1980). Нечто подобное,

возможно, произошло и с идентификацией половых хромосом мышей Китая (Wang et al., 1993). Стоит поменять местами X и Y-хромосомы в этой работе, все встанет на свои места. В работах, где не было проведено дифференциального окрашивания хромосом, не исключена неточность в определении размеров Y-хромосомы.

Нам уже приходилось сталкиваться с аналогичными трудностями в идентификации Y-хромосомы. Например, у полуденной песчанки (*Meriones meridianus*) популяций правого и левого берегов Волги, отличающихся друг от друга в 1000 (!) раз по резистентности к чумному микробу, была установлена изменчивость по морфологии Y-хромосомы (Коробицына, 1974). После окрашивания на структурный гетерохроматин препаратов песчанок из этих популяций выяснилось, что кариотипическая изменчивость обусловлена появлением гетерохроматического плеча на 11-й паре аутосом, а не изменчивостью морфологии Y-хромосомы (Коробицына, Картавцева, 1988). Тем не менее нет полной уверенности в отсутствии изменчивости размеров Y-хромосомы у *A. agrarius*, поскольку установлено, что полиморфизм по величине половых хромосом характерен для многих видов грызунов (Воронцов и др., 1978; Vorontsov et al., 1980).

Таким образом, можно заключить, что популяции полевых мышей Европы, Сибири и Дальнего Востока (хабаровская и приморские) имеют полиморфизм по числу двуплечих хромосом и локализации гетерохроматинового материала в прицентромерных районах двуплечих хромосом. Изменчивость гетерохроматинового материала в коротких плечах субтелоцентрических хромосом отмечена только в популяциях Закавказья и Приморского края. Для мышей Приморья эта изменчивость оказалась высокогетерогенной, поэтому мы не относим данный признак к дифференцирующему популяции.

Особи полевых мышей из европейской и азиатской частей ареала отличаются по количеству хромосом, несущих ядрышкообразующие районы.

2.2. Подрод *Alsomys Dukelski*, 1928

В подрод включают семь видов, распространенных на территории Азии: *A. (Alsomys) argenteus* Temminck, 1844; *A. (Alsomys) speciosus* Temminck, 1844; *A. (Alsomys) semotus* Thomas, 1908; *A. (Alsomys) peninsulae* Thomas, 1906; *A. (Alsomys) gurkha* Thomas, 1924; *A. (Alsomys) draco* (Barrett-Hamilton, 1900); *A. (Alsomys) latronum* Thomas, 1911. Для двух последних видов кариотипы не исследованы.

Хромосомные наборы представителей подрода представлены 46–48 хромосомами и различаются между собой по числу метацентриков (от 0 до 10), количеству и локализации гетерохроматинового материала. Метацентрические хромосомы в основном наборе отсутствуют лишь у одного вида – *A. (Alsomys) peninsulae* (табл. 1).

**2.2.1. *Apodemus (Alsomys) peninsulae* (Thomas, 1906) –
Восточноазиатская (корейская) лесная мышь**

Синонимы: *giliacus* Thomas, 1907; *qinghaiensis* Feng, Zheng et Wu, 1983; *major* Radde, 1862 non Pallas, 1779; *majusculus* Turov, 1924, *nigritatus* Hollister, 1913; *praetor* Miller, 1914; *rufulus* Dukelski; 1928, *sowerbyi* Jones, 1956.

Распространение. Населяет лесную и лесостепную зоны Центральной и Восточной Сибири, Алтая, Саян, Прибайкалья, Северной Монголии, Кореи, Японии (о-в Хоккайдо), Китая. На Дальнем Востоке России распространена в Амурской области, Хабаровском крае, Приморье, на о-ве Сахалин и небольших островах зал. Петра Великого: Русский, Стенина. Северные границы на Дальнем Востоке поднимаются вдоль Охотского побережья до Магаданской области – долин рек Чоломжа, Хасин и окрестностей Магадана (Бобринский и др., 1965; Громов, 1995; Костенко, 1984, 2000²) (рис. 5).

Систематика. Морфологическая дифференциация выражена слабо. Описано до 9 подвигов (Corbet, 1978; Musser, Carleton, 1993; Koh, Lee, 1994), из которых, по-видимому, реальны 6 (Павленко, 1989);

1. *A. p. nigritatus* Hollister, 1913. Описан из Горно-Алтайской автономной области, Шебалинский район.
2. *A. p. peninsulae* Thomas, 1907. Описан из Кореи, 180 км от Сеула.
3. *A. p. sowerby* Jones, 1956. Описан из Китая, Шанси.
4. *A. p. praetor* Miller, 1914. Описан из Китая, Гири.
5. *A. p. giliacus* Thomas, 1907. Описан с Сахалина, Корсаковский район.
6. *A. p. qinghaiensis* Feng, Zheng et Wu, 1983. Описан из Китая, Цинхай (Тибет).

В последней сводке млекопитающих фауны России (1995) приведено два подвида: 1. *A. p. peninsulae* Thomas, 1907. Распространение: Центральная и Восточная Сибирь, п-ов Корея, Восточный и Южный Китай. 2. *A. p. major* Radde, 1862. Описан из Хабаровского края, Верхне-Буреинский район. (К этой форме отнесены: *A. p. nigritatus* Hollister, 1913 и *A. p. majusculus* Turov, 1924. Описан из Бурятии, Баргузинский район). Распространение: Алтай, Саяны, Прибайкалье, Северная Монголия. Высказано предположение, что на Сахалине, возможно, обитает самостоятельный подвид – *A. p. giliacus*.

Мнения о подвидах на территории Дальнего Востока России противоречивы. Так, по данным ряда исследователей, на материковой части Дальнего Востока обитает один подвид – *A. p. peninsulae* (Воронцов и др., 1977; Koh, Lee, 1994; Громов, 1995), в то время как М.В. Павленко (1989) считает, что здесь распространен *A. p. praetor*, а на Корейском полуострове – *A. p. peninsulae*. У нас не вызывает сомнения то, что на Сахалине обитает *A. p. giliacus* (Павленко, Картавцева, 1999).

² В работах В.А. Костенко ошибочно высказано мнение об обитании вида на о-ве Большой Пелис.

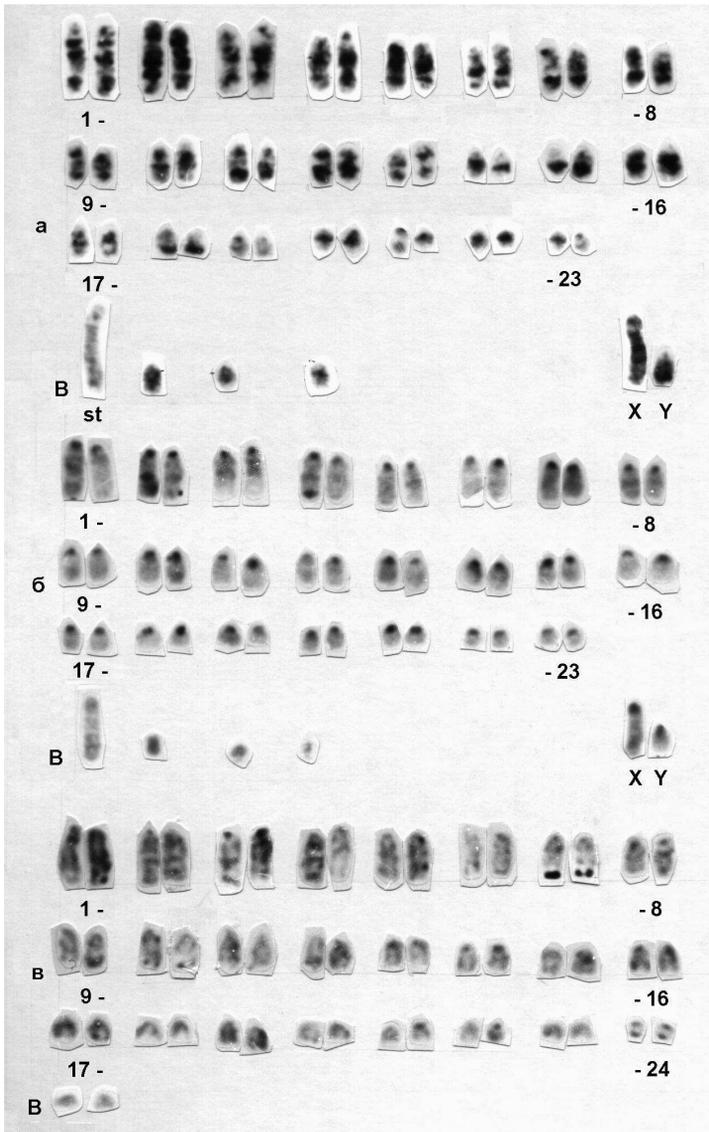


Рис. 6. Дифференциальное сегментирование хромосом восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* Thomas, характерное для особей Дальнего Востока: а – G-сегментация; б – C-сегментация, мыши из пос. Новолитовск; в – ЯОР-сегментация, самки окр. г. Владивосток; В – добавочные хромосомы

Fig. 6. *Apodemus peninsulae* Thomas chromosomes from the Russian Far East. а – G-banding; б – C-banding; в – Ag-NOR-banding; В-additional chromosomes

Кроме того, статистическая обработка морфологических характеристик пяти материковых форм из Алтая, Маньчжурии, Кореи и Китая позволила разделить исследованных мышей на три размерные группы: крупные из Кореи (*peninsulae*), Южной Маньчжурии (*praetor*) и Северной Маньчжурии (*major*); средние с Алтая ("*tscherga*"), из Юго-Восточного Китая (*sowerby*) и мелкие из Северо-Восточного Китая (*sowerby*) – и предположить существование только двух подвидов: *peninsulae* (= *praetor*, *major*) и *sowerbyi* (= "*tscherga*") (Koh, Lee, 1994) ("*tscherga*" является подвидом вида *S. uralensis*).

В настоящей работе приняты 2 формы, распространенные на территории Дальнего Востока (по: Воронцов и др., 1977).

1. *A. p. peninsulae* Thomas, 1907. Распространение: Восточный и Южный Китай, Корея и ДВ России.

2. *A. p. giliacus* Thomas 1907. Распространение: острова Сахалин и Хоккайдо.

Хромосомная характеристика. В основном (А) наборе *A. peninsulae* 48 акроцентрических хромосом, убывающих в размерах. X-хромосома – самый крупный акроцентрик, Y-хромосома – мелкий акроцентрик (рис. 6). В кариотипе, как правило, присутствуют добавочные (В) хромосомы, количество которых в различных популяциях может варьировать от 0 до 24 (Волобуев, 1979). В-хромосомы могут быть как крупных, так и мелких размеров, включая точечные. Морфология В-хромосом варьирует от метацентриков до акроцентриков. Подвиды имеют различия по числу и морфологии В-хромосом. Изменчивость характеристик добавочных хромосом может наблюдаться внутри одной особи (внутриканевой мозаицизм), между особями (внутрипопуляционный полиморфизм), между популяциями (межпопуляционный полиморфизм) (см. гл. 4).

Небольшие блоки гетерохроматина присутствуют в прицентромерных районах почти всех хромосом набора. Исключение составляют популяции *A. p. giliacus* о-ва Сахалин, где в кариотипе мышей прицентромерный гетерохроматин отсутствует в 2–3 парах аутосом (Kartavtseva et al., 2000).

Заметки по исследованию хромосомных характеристик. Кариотип *A. peninsulae* (= *A. giliacus*) впервые был описан Хайата с соавт. (Hayata et al., 1970) из Японии, о-в Хоккайдо ($2n=48+13B$), а затем (= *A. speciosus*) Б. Крапом (Kral, 1971) из Западной Сибири ($2n=48$) и Приморья ($2n=48+1B$).

Дифференциальное окрашивание основного набора хромосом

G-окрашивание. Дифференциальное окрашивание аутосом лесных мышей из различных популяций ареала позволило идентифицировать хромосомы по парам и выявить половые хромосомы (рис. 6, а). Рисунок G-полос аутосом мышей из Приморья, по-видимому, аналогичен таковому у мышей из других районов (Тимина и др., 1980; Волобуев, 1980; Bekasova et al., 1980; Борисов, 1981, 1990а-г; Abe et al., 1997, Kartavtseva et al., 1999). В первых трех и последней работах приводятся раскладки дифференциально

окрашенных хромосом с различной степенью их спирализации, в результате чего сравнивать рисунок G-полос хромосом крайне трудно. Схема G-полос хромосом приведена в двух работах Ю.М. Борисова (1981, 1990в) для одной и той же особи из популяции Западных Саян (рис. 7, в). Хромосомы

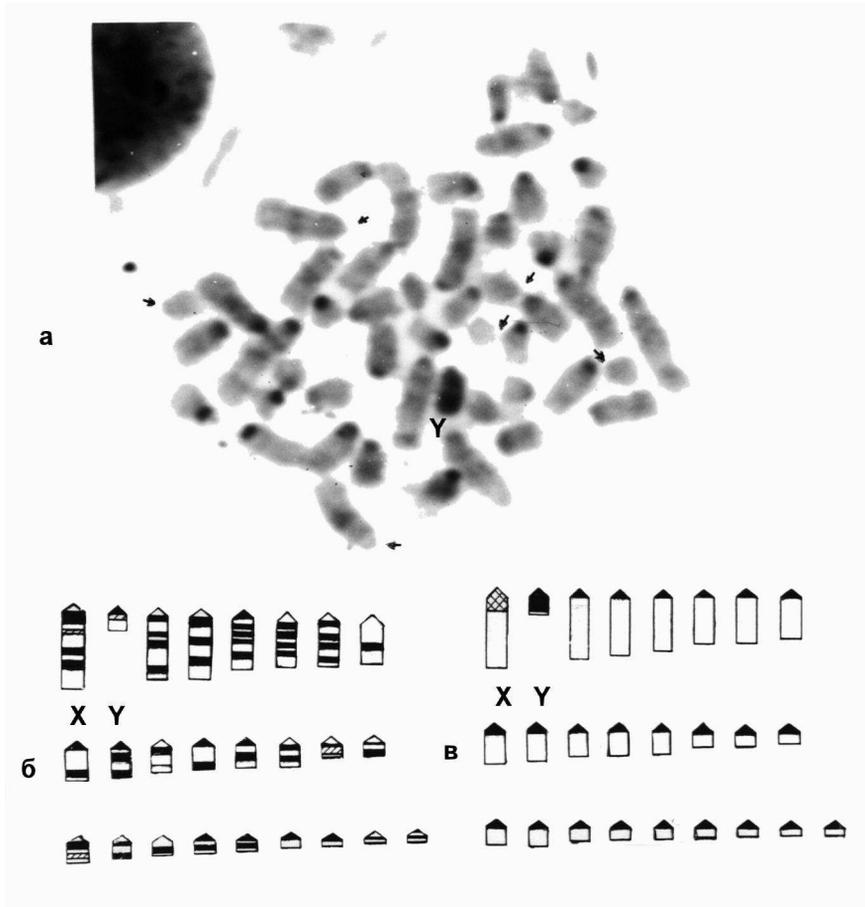


Рис. 7. Хромосомы восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* Thomas. а – метафазная пластинка С-окрашенных хромосом самца из популяции о-ва Сахалин. Стрелками показаны хромосомы с низким количеством прицентромерного гетерохроматина или его отсутствием; б и в – схематическое изображение G- и С-окрашенных хромосом (соответственно) самца из алтайской популяции (по: Борисов, 1981)

Fig. 7. *Apodemus peninsulae* Thomas chromosomes. а – C-banding metaphase represented by male from the Sakhalin Island. Arrows show regions with low or no heterochromatin contents; б and в – the schematic image G- and C-banding of chromosomes (respectively) represented by male from the Altay Region (Borisov, 1981)

этой особи также имели довольно сильную спирализацию. Рисунок G-полос крупных хромосом восточноазиатской мыши из приморской популяции несколько иной (рис. 7, б). Несмотря на небольшое количество информации о характере G-полос аутосом *A. peninsulae* из различных популяций и различие в рисунке G-полос особей из алтайской и приморской популяций, с большой долей уверенности можно допустить, что тонкая структура аутосом относительно стабильна на протяжении всего ареала вида.

Половые хромосомы. X-хромосома – крупный акроцентрик набора, имеет ярко окрашенный G-сегмент в прицентромерном районе. В середине плеча при любой спирализации имеется два ярко окрашенных G-сегмента. При относительно слабой спирализации хромосом в верхней и нижней половинах плеча, т.е. между прицентромерным и первым центральным окрашенными сегментами, а также между вторым центральным блоком и теломерным участком наблюдается еще по два G-окрашенных сегмента. Два ярко окрашенных G-сегмента в центральной части плеча X-хромосомы отмечены у мышей приморских, сахалинских популяций (Bekasova et al., 1980; Kartavtseva et al., 2000) и отражены в схеме G-окрашенных хромосом особей из популяций Сибири (Волобуев, 1980) и Западных Саян (Борисов, 1990в). Таким образом, можно сделать вывод, что структура X-хромосомы так же, как и аутосом, во всех исследованных кариотипах, по-видимому, одинакова.

Y-хромосома – акроцентрическая. По размерам стоит в ряду между средними и мелкими хромосомами. Диффузно C-окрашена по всей длине. Плотность этого окрашивания промежуточная между эухроматином и прицентромерным гетерохроматином. Хромосома имеет три ярко окрашенных C-блока в прицентромерном, интеркалярном и теломерном районах (Bekasova et al., 1980; Kartavtseva et al., 2000). В работе С.И. Раджабли и Ю.М. Борисова (1979) Y-хромосома имеет лишь яркий прицентромерный C-блок (особи новосибирской и красноярской популяций), в то время как, по данным В.Т. Волобуева (1980) и Ю.М. Борисова (1990в), эта хромосома почти целиком состоит из гетерохроматина, за исключением небольшого проксимального участка (особи томской, красноярской, саянской популяций). В отличие от рисунка C-окрашивания Y-хромосом особей приморских популяций, Y-хромосома сибирских мышей не имеет двух ярко окрашенных теломерных C-блоков. Не исключено, что это различие обусловлено делецией/дупликацией гетерохроматического участка в теломерном районе Y-хромосомы.

C-окрашивание. Все аутосомы исследованных материковых популяций имеют небольшие интенсивно окрашенные блоки прицентромерного гетерохроматина (табл. 5). Интересно, что в кариотипах мышей из районов Томской области и Красноярского края кроме прицентромерного гетерохроматина на некоторых парах отмечено присутствие небольших блоков теломерного или интеркалярного гетерохроматина (Волобуев, 1980; Тимина и др., 1980). Примечательно, что две статьи, опубликованные разными авторами, базируются на одном и том же материале.

Анализ собственных и литературных данных (Abe et al., 1997) позволяет утверждать, что у мышей Дальнего Востока (Хабаровский и Приморский края, Магаданская область, о-в Сахалин) одна пара хромосом средних размеров действительно может иметь теломерные блоки гетерохроматина (рис. 6, б). В наших исследованиях теломерный гетерохроматин окрашивался на всех препаратах с небольшим временем обработки щелочью. При увеличении времени щелочной обработки хромосомных препаратов теломерный гетерохроматин никогда не проявлялся. На С-окрашенных метафазах животных из популяций Кореи и о-ва Хоккайдо также видна одна пара хромосом со слабыми теломерными С-блоками (Abe et al., 1997).

С-окрашивание хромосомных препаратов мышей из всех исследованных локалитетов о-ва Сахалин показало отсутствие С-блоков в прицентромерных участках двух пар аутосом (Kartavtseva et al., 2000). В то же время в кариотипе этих мышей наблюдается увеличение прицентромерных С-блоков на одной-двух парах аутосом мелких размеров. Логично допустить, что в кариотипе сахалинских мышей произошло перераспределение гетерохроматинового материала с одних хромосом на другие. Следовательно, сахалинские популяции мышей отличаются от всех остальных исследованных популяций локализацией прицентромерного гетерохроматинового материала в аутосомах и не отличаются расположением С-блоков в половых хромосомах.

ЯОР-окрашивание. Впервые окрашивание районов ядрышкового организатора (ЯОР) было проведено для мышей Алтая (Борбиев, 1991). Локализация ЯОР обнаружена в теломерных районах двух пар хромосом. У исследованных нами особей из Тувы, Приморья и о-ва Сахалин также выявлено до четырех хромосом с ЯОР, причем два из них локализованы теломерно, а два – прицентромерно (табл. 6, рис. 6, в). Иногда ЯОР проявляются на одной из хромосом этих пар, в результате чего число хромосом с ЯОР изменяется до 2.

Таким образом, анализ дифференциального окрашивания основного набора хромосом восточноазиатской мыши из различных локалитетов показал ряд отличий:

- 1) сибирских особей от дальневосточных по размерам Y-хромосомы – у сибирских зверьков она меньше;
- 2) сахалинских от всех исследованных популяций, включая хоккайдскую, по распределению гетерохроматиновых блоков – у сахалинских отсутствует прицентромерный гетерохроматин в двух парах аутосом.

2.2.2. *Apodemus (Alsomys) argenteus* (Temminck, 1844) – Малая японская дикая мышь

Синонимы: *celatus* Thomas, 1906; *geisha* Thomas, 1905; *hokkaidi* Thomas, 1906; *sagax* Thomas 1908; *tanei* Kuroda, 1924; *yakui* Thomas, 1906.

Распространение. *A. (A.) argenteus* обитает на нескольких больших островах: Хоккайдо, Хонсю, Кюсю, Сикоку и мелких островках северной части Японии (рис. 8).

Систематика. Для этого вида описано шесть подвидов: *A. a. argenteus* Temminck, 1844 (= *A. argenteus geisha* Thomas, 1905) – с о-ва Хонсю, *A. a. hokkaidi* (Thomas, 1906) – с о-ва Хоккайдо, *A. a. cetalus* (Thomas, 1906) – с о-ва Дого, *A. a. sagas* Thomas, 1908 – с о-ва Цусима, *A. a. tanei* Kuroda, 1924 – с о-ва Танегасима, *A. a. yakui* (Thomas, 1906) – с о-ва Якусима. Хромосомные наборы описаны лишь для первых двух подвидов (табл. 1).

Хромосомная характеристика. $2n=46$, $NFa=52-54$. Кариотип состоит из 19–20 пар акроцентрических и двух–трех пар метацентрических хромосом (рис. 9). X-хромосома – крупный субтелоцентрик, Y-хромосома – мелкий акроцентрик. По хромосомным характеристикам подвиды не имеют различий.

Заметки по исследованию хромосомных характеристик. Хромосомы *A. argenteus* впервые были описаны из популяции о-ва Хоккайдо: $2n=46$ (Makino, 1951). Животные из различных локалитетов в своем хромосомном наборе имеют две пары метацентрических хромосом (Yoshida, Kobayasi, 1966; Tsuchiya, 1979; Saitoh, Obara, 1995; Obara et al., 1997a, b; Obara, Sasaki, 1998). Кариотип с тремя парами метацентрических аутосом описан лишь для 13 мышей северной части о-ва Хоккайдо (Obara, Nara, 1984) и обнаружен нами у двух самок о-ва Хонсю, у подножия горы Фудзияма. Хромосомный набор этих самок состоял из 46 хромосом: 19 пар акроцентриков, постепенно убывающих в размерах, 1 пары средних и 2 пар мелких метацентриков, а также 1 пары крупных гетероморфных X-хромосом – вариант ST/A (рис. 9).

Половые хромосомы. Для этого вида описан гетероморфизм X-хромосом (ST/A), обусловленный перицентрической инверсией (Obara, Nara, 1984; Saitoh, Obara, 1995; Obara et al., 1997a, b). Размеры хромосом в этой паре одинаковые, поэтому авторы связывают различие размеров С-блоков с перицентрической инверсией гетерохроматинового участка.

У исследованных нами самок пара X-хромосом также была гетероморфной. Акроцентрическая хромосома была по величине меньше, чем субтелоцентрическая, на длину отсутствующего короткого гетерохроматинового плеча. Такое различие, скорее всего, можно объяснить делецией короткого гетерохроматического плеча в одной из X-хромосом.

Дифференциальное окрашивание хромосом

Использование различных методов дифференциального (C-, G-, и Q-) окрашивания хромосом животных из различных популяций (Shimba et al., 1969; Yoshida et al., 1975; Fukuoka, Udagawa, 1979; Obara et al., 1997) позволило дифференцировать хромосомы по парам и показать, что изменчивость морфологии аутосом, а следовательно, и числа их плеч обусловлены перицентрическими инверсиями (Obara, Nara, 1984; Saitoh, Obara, 1995; Obara et al., 1997a, b; Obara, Sasaki, 1997a, b).

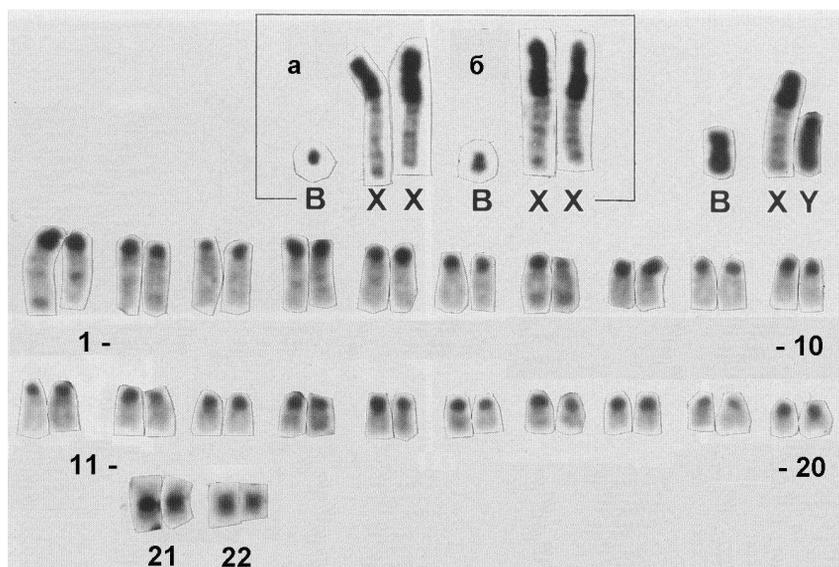


Рис. 9. Окрашенные на структурный гетерохроматин хромосом малой японской мыши *Apodemus argenteus* (Temminck) (из Obara, Sasaki, 1997). а, б – половые и В-хромосомы двух самок

Fig. 9. C-banded karyotype of *Apodemus argenteus* (Temminck) (from Obara, Sasaki, 1997). а, б – sex and B-chromosomes of two female

С-окрашивание. Все акроцентрические хромосомы несут крупные блоки в прицентромерных районах, короткое плечо X-хромосомы и большой участок в прицентромерном районе (до 2/5 длины хромосомы) гетерохроматиновые. Y-хромосома имеет небольшой яркий прицентромерный С-блок и окрашена по всей длине, но плотность окрашивания значительно меньше, чем в прицентромерных районах остальных хромосом (табл. 5).

Метацентрические хромосомы имеют яркие С-блоки в прицентромерных районах обоих плеч (Saitoh, Obara, 1995). Распределение гетерохроматинового материала в аутосомах изученных нами двух малых японских мышей полностью соответствует описанному в литературе (Saitoh, Obara, 1995; Obara et al., 1997a, b).

В последней работе (Obara, Sasaki, 1997a, b), посвященной особенностям Q-окрашивания хромосом, у трех из семи исследованных мышей *A. argenteus hokkaidi* о-ва Хоккайдо была обнаружена В-хромосома ($2n=46+1B$). Добавочная хромосома была как точечной, без видимой морфологии, так и средних размеров метацентриком (рис. 9).

Таким образом, для вида *A. argenteus* описано три варианта изменчивости хромосом. Первый связан с перичентрическими инверсиями в аутосомах, второй – с изменчивостью морфологии и размеров в гетерохроматических районах X-хромосомы, третий – с изменчивостью числа и морфологии В-хромосомы.

2.2.3. *Apodemus (Alsomys) speciosus* (Temminck, 1844) – Красная (японская) мышь

Синонимы: *ainu* Thomas, 1906; *dorsalis* Kuroda, 1924; *insperatus* Kuroda, 1938; *miyakensis* Imaizumi, 1969; *navigator* Thomas, 1906; *sadoensis* Thokuda, 1941; *tusimaensis* Thokuda, 1924.

Распространение. Эндемик смешанных лесов Японии (рис. 10).

Систематика. Впервые был описан как *Mus speciosus* Temminck, 1845 с о-ва Кюсю. Всего описано восемь форм, реально признается три подвида: *A. s. ainu* Thomas, 1906 – с о-ва Хоккайдо и, возможно, с о-ва Кунашир, *A. s. speciosus* Temminck, 1845 – с крупных островов: Хонсю, Сикоку, Кюсю и мелких островов: Якусима (= *dorsalis* Kuroda, 1924), Осима (= *insperatus* Kuroda, 1938), Дого (= *navigator* Thomas, 1906), Садо (= *sadoensis*, Thokuda, 1941), Цусима (*tusimaensis*, Thokuda, 1924) и *A. s. miyakensis* Imaizumi, 1969 с островов Имаизуми, Хонсю и семи мелких островов Изу (Corbet, Hill, 1980).

Хромосомная характеристика. В хромосомном наборе 46–48 хромосом, из них 36–38 акроцентрических, плавно убывающих по величине, и 8–10 метацентрических средних и мелких аутосом (табл. 1). X-хромосома – крупный акроцентрик. Y-хромосома – акроцентрик, варьирующий от крупного до мелкого.

Заметки по исследованию хромосом. Первоописание кариотипа было сделано для *A. s. ainu* в 1934 г.: $2n=47$, с половым моновалентом XO. Позже были описаны кариотипы других форм: *A. s. spesiosus*: $2n=46$ (Tateishi, 1934); *A. spesiosus sp.*: $2n=50$ (Makino, 1951); *A. s. speciosus* и *A. s. ainu*: $2n=48$ (Yoshida, Kobayashi, 1966). В дальнейшем оказалось, что в работе 1951 г. под этим видовым названием были описаны хромосомные характеристики другого вида – *A. peninsulae*.

Для вида описаны вариации диплоидного числа хромосом от 46 до 48. Так, $2n=48$ обнаружено у северных форм, в том числе о-ва Кунашир (см. рис 11, а): *sadoensis*, *insperatus*, *ainu*, *miyakensis*, а $2n=46$ – у южных: *navigator*, *tusimaensis*, *dorsalis* (табл. 1).

Н.Н. Воронцовым с соавт. (1977) было предложено рассматривать эти две хромосомные формы как разные виды: *A. speciosus* ($2n=48$) и *A. navigator* ($2n=46$). Однако японские исследователи склонны считать эти формы двумя расами (А и В) одного вида *A. speciosus* ($2n=46-48$), поскольку по генетико-биохимическим характеристикам данные кариологические формы различаются на уровне популяций одного вида (Tsuchiya et al., 1973; Tsuchiya, 1974; Saitoh et al., 1989).

Северная раса (А) имеет 48 хромосом, южная раса (В) – 46. Кроме того, между этими расами на о-ве Хонсю обнаружена гибридная зона, которая проходит от гор Хида (Hida) до Хамаматсу (Hamamatsu) (рис. 10). Большинство особей в этой зоне имеют $2n=47$ (Shimba, Kobayashi, 1969a, b; Tsuchiya, Yosida, 1971; Tsuchiya et al., 1973; Tsuchiya, 1974).

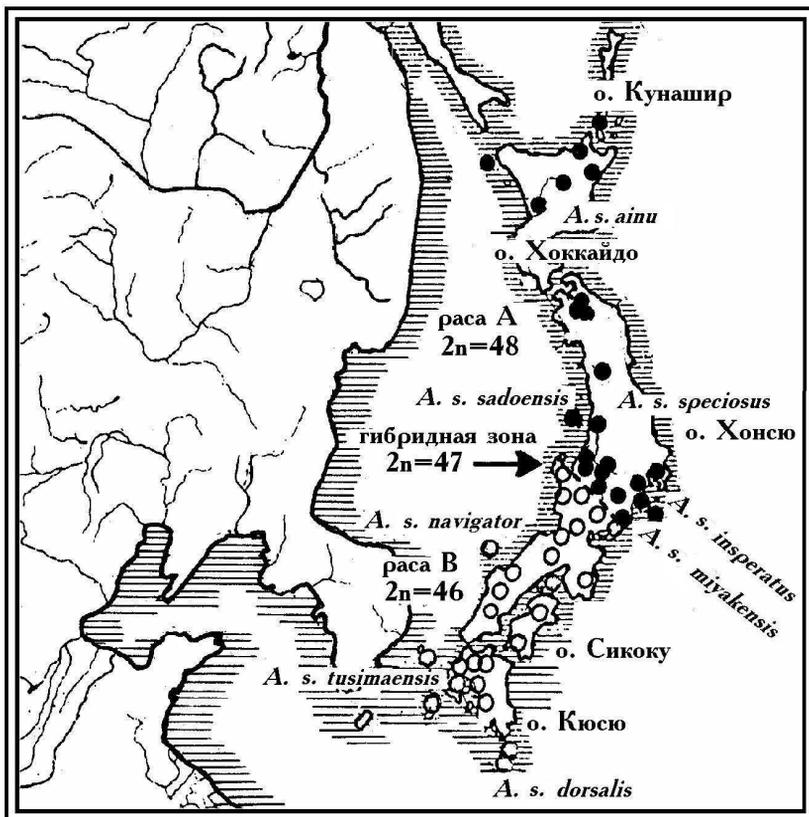


Рис. 10. Распространение и точки исследования хромосомных наборов *Apodemus (Alsomys) argenteus* Temminck (по: Tsuchiya et al., 1973; 1974; Saitoh, Obara, 1986). Темные кружки – раса А, светлые кружки – раса Б

Fig. 10. *Apodemus (Alsomys) argenteus* Temminck distribution (Tsuchiya et al., 1973; 1974; Saitoh, Obara, 1986). Dark circles show race A, light circles show race B

Дифференциальное окрашивание хромосом

G-окрашивание. В результате исследования дифференциально окрашенных хромосом форм рас А, В и гибридов между ними было показано, что уменьшение числа хромосом ($2n=48 \Rightarrow 47 \Rightarrow 46$) происходит в результате робертсоновского слияния хромосом пар № 10 и № 17. Парное сравнение G-окрашенных хромосом исследованных форм показало высокую степень их гомологии, что свидетельствует о значительной близости филогенетических и кариосистематических взаимоотношений двух рас (Tsuchiya et al., 1973; Saitoh, Obara, 1986). Высокую степень сходства хромосом мышей островов Кунашир и Хоккайдо демонстрирует рис. 11, б, где приведены

дифференциально окрашенные хромосомы мышей о-ва Кунашир и схема G-сегментации особей о-ва Хоккайдо.

C-окрашивание. Гетерохроматинового материала у этого вида мало, и локализован он в прицентромерных районах четырех пар мелких метацентрических хромосом, двух–трех парах акроцентрических хромосом и теломерном районе седьмой пары аутомом (табл. 5). Для некоторых пар хромосом отмечен межпопуляционный полиморфизм локализации прицентромерного гетерохроматина – (есть/нет) +/-, +/+, -/- (Hirai et al., 1980). Аналогичный характер изменчивости гетерохроматинового материала в прицентромерных районах мелких метацентрических хромосом обнаружен нами у полевой мыши из Приморья (Картавцева, Павленко, 2000).

Характер распределения C-блоков хромосом в кариотипе особей о-ва Кунашир, исследованных нами, аналогичен описанному выше для японских форм. Внутрипопуляционная изменчивость гетерохроматинового материала здесь не обнаружена.

ЯОР-окрашивание. Для всех исследованных форм Японии (Saitoh, Obara, 1986) и о-ва Кунашир (Боескоров и др., 1995) показано, что ЯОР локализованы в теломерном районе 7-й пары хромосом (табл. 6).

Половые хромосомы. X-хромосома – крупный акроцентрик набора, имеет ярко окрашенный C-блок в прицентромерном и довольно ясный C-блок в интерстициальном районах (Hirai et al., 1980; Saitoh, Obara, 1986).

Y-хромосома, как правило, представлена мелким, целиком гетерохроматическим акроцентриком. У некоторых особей эта хромосома может быть акроцентриком средних и даже крупных размеров. Такая изменчивость связана с делецией или дупликацией гетерохроматинового материала (Saitoh, Obara, 1986).

Таким образом, для вида *A. speciosus* описан хромосомный полиморфизм: по числу хромосом ($2n=46-48$), обусловленный робертсоновскими процессами, по количеству прицентромерного гетерохроматина в некоторых парах аутомом, по размеру Y-хромосомы.

2.2.4. *Apodemus (Alsomys) semotus* (Thomas, 1908) – Тайваньская мышь

Распространение. Эндемик о-ва Тайвань (рис. 12).

Систематика. Подвидовых форм не имеет. По-видимому, произошел от вида *A. draco* (Barrett-Hamilton, 1900), распространенного в Центральном, Восточном и Юго-Восточном Китае (Corbet, 1978).

Хромосомная характеристика. В кариотипе имеется 48 хромосом – все акроцентрические, за исключением одной самой мелкой пары метацентриков. X-хромосома – крупный акроцентрик, Y-хромосома – самый мелкий акроцентрик (табл. 1 и 5). После окрашивания на структурный гетерохроматин во всех хромосомах выявляются яркие C-блоки в прицентромерных районах. В X-хромосоме отмечен интерстициальный C-блок (Tsuchiya, 1979).

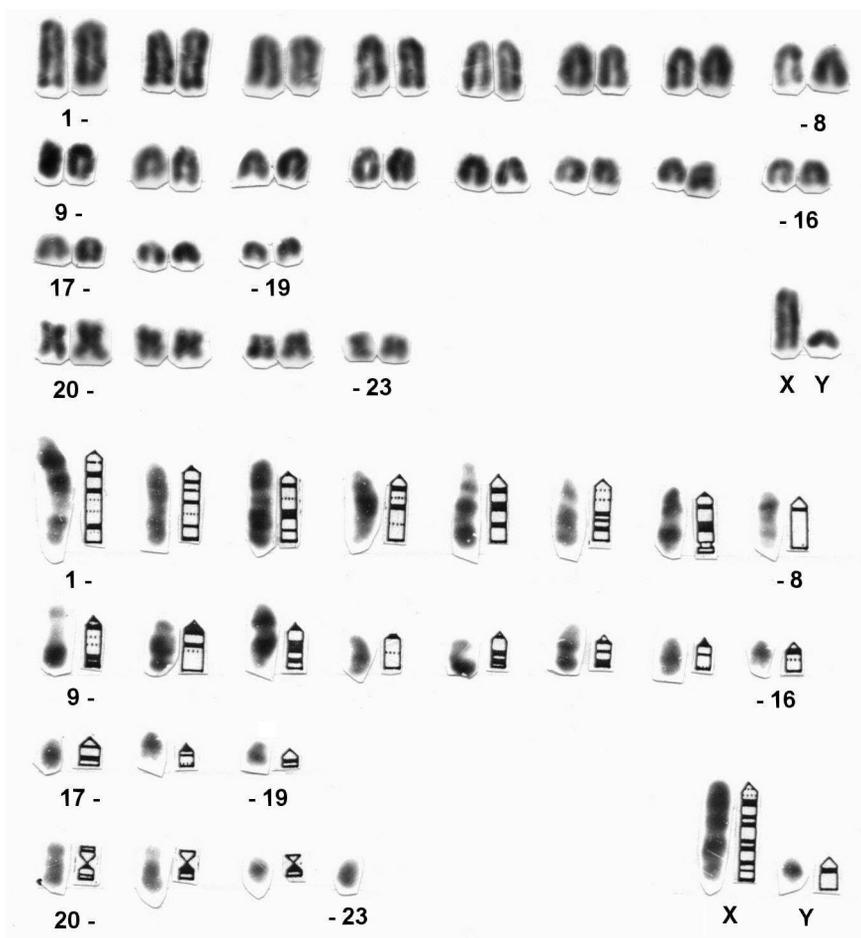


Рис. 11. Кариотип японской мыши *Apodemus speciosus* Temminck. а - самец с о-ва Кунашир; б - G-окрашенные хромосомы самца с о-ва Кунашир и схема G-сегментов самца с о-ва Хоккайдо (по: Saitoh, Obara, 1986)

Fig. 11. *Apodemus (Alsomys) speciosus* Temminck chromosomes. а – represented by male from Kunaschir Island; б – G-banding chromosomes: left chromosomes of all pairs represented by a male from Kunaschir Island (our data), right chromosomes of all pairs are represented by G-banding diagram of a male from Hokkaido Island (Saitoh, Obara, 1986)

2.2.5. *Apodemus (Alsomys) gorkha* Thomas, 1924 – Непальская мышь

Распространение. Непал (рис. 13).

Систематика. Подвидовых форм не имеет.

Хромосомная характеристика. Хромосомный набор описан для мышей потомства от особей, вывезенных из Непала в Германию (Gemmeke, Niethammer, 1982). В кариотипе 48 хромосом (табл. 1): пять самых крупных пар хромосом – субметацентрики, две самые мелкие пары – мета-, субметацентрики, шестнадцать пар – акроцентрики, X-хромосома – крупный субтелоцентрик, Y-хромосома – акроцентрик (размеры не определены). Дифференциальное сегментирование хромосом неизвестно.

Глава 3. ОСНОВНОЙ НАБОР ХРОМОСОМ МЫШЕЙ РОДА *SYLVAEMUS* Ognev, 1924

Синонимы: *Nemomys* Thomas, 1924; *Sylvimus* Ognev et Heptner, 1929 pro *Sylvaemus* Ognev, 1924; *Petromys* Martino, 1934 non Smith, 1834; *Kastromys* Martino, 1939 pro *Petromys* Martino, 1934.

Распространение. В род *Sylvaemus* включают мышей, распространенных на территории Европы, Кавказа, Северной Африки, Передней, Средней и Юго-Западной Азии.

Систематика. Систематика рода *Sylvaemus* сложна и запутана, т. к. многие виды и их формы имеют слабые морфологические различия. В его составе признают 2 подрода: *Sylvaemus* Ognev, 1924 и *Kastromys* Martino, 1939 и до 15 видов. На территории бывшего Советского Союза описано от 6 (Павлинов, Россоломо, 1987; Громов, 1995) до 9 видов (Орлов и др., 1996; Orlov et al., 1996). В связи с тем что аллозимные характеристики позволяют четко дифференцировать виды, многие исследователи стали применять методы биохимического анализа при решении вопросов систематики. В результате таких исследований из состава вида *S. sylvaticus* Linnaeus, 1758 был выделен вид *S. uralensis*, Pallas, 1811 (= *microps* Kratochvil et Rosicky, 1952), из *S. flavicollis* Melchior, 1834 выделен *S. alpicola* Heinrich, 1952 и описан новый вид – *S. hermonensis* Filippucci, Simson et Nevo, 1989 (Engel et al., 1973; Csaikl et al., 1980; Iskandar, Bonhomme, 1984; Межжерин, Загороднюк, 1989; Filippucci et al., 1989; Britton-Davidian et al., 1991; Межжерин, Зыков, 1991; Воронцов и др., 1992; Vogel et al., 1991; Filippucci, 1992). Использование различных методов генетического анализа дало возможность уточнить систематическое положение ряда кавказских форм. Так, в результате биохимического (Воронцов и др., 1989, 1992; Межжерин, Загороднюк, 1989; Межжерин, 1990, 1997; Межжерин, Зыков, 1991; Межжерин и др., 1992) и кариологического (Козловский и др., 1990; Воронцов и др., 1992; Орлов и др., 1996) анализов лесных мышей на Кавказе выделено сначала 4 формы, а затем 4 вида: *S. uralensis* Pallas, 1811 (= *microps*); *S. fulvipectus* Ognev, 1924; *S. ponticus* Sviridenko, 1936 и *S. hyrcanicus* Vorontsov, Boyeskorov et Mezhzherin, 1992.

При решении вопросов систематики рода *Sylvaemus* методам кариологического анализа длительное время придавалось второстепенное значение, т.к. почти все виды рода имеют 48 акроцентрических, плавно убывающих

по величине хромосом. Исключение составляет вид *S. (Kastromys) mystacinus*, в кариотипе которого последняя пара аутосом представлена метацентрическими хромосомами.

Хромосомная характеристика. Для всех изученных видов, входящих в состав подрода *Sylvaemus*, характерен общий кариологический диагноз – $2n=48$; $NF=48$, все хромосомы акроцентрические (Zima, Kral, 1984). Виды различаются между собой по количеству и локализации гетерохроматинового материала и ЯОР в хромосомах. В подроде *Kastromys* один вид – *A. mystacinus*, который по кариологическим характеристикам более близок к видам рода *Apodemus* ($2n=48$; $NF=52$), чем к видам рода *Sylvaemus*.

3.1. Подрод *Sylvaemus* Ognev, 1924

Распространение. Горные и равнинные леса от Англии в Европе до Индии в Азии.

Систематика. В составе подрода рассматривают от 9 до 13 видов. В настоящей работе, согласно последней сводке (Пантелеев, 1998), в составе рода приняты 8 видов: *S. alpicola* Heinrich, 1952; *S. flavicollis* Melchior, 1834; *S. fulvipectus* Ognev, 1924; *S. sylvaticus* Linnaeus, 1758; *S. hermonensis* Filipucci, Simson, Nevo, 1989; *S. hyrcanicus* Vorontsov, Boeskorov, Mezhrherin, 1992; *S. uralensis* Pallas, 1811; *S. ponticus* Sviridenko, 1936.

Хромосомная характеристика. Все изученные виды имеют 48 акроцентрических хромосом, включая половые. X-хромосома – крупный акроцентрик, Y-хромосома – акроцентрик средних или мелких размеров. (Не исследованы виды *S. alpicola* и *S. hermonensis*). G-сегментация хромосом видов *S. sylvaticus*, *S. flavicollis* (Bekasova et al., 1980; Vujošević et al., 1984) и *S. uralensis* (наши данные) позволяет допустить, что все виды рода не различаются по G-полосам хромосом. Степень кариологической изученности видов неравномерна. Как правило, виды различаются по количеству и локализации гетерохроматинового материала и ЯОР. Однако по этим характеристикам обнаружена внутривидовая изменчивость, таксономическая значимость которой не выяснена из-за слабой кариологической изученности внутривидовых форм. Для 2 видов: *S. flavicollis* и *S. sylvaticus* – описаны добавочные хромосомы (табл. 7).

3.1.1. *Sylvaemus (Sylvaemus) sylvaticus* (Linnaeus, 1758) – Западноевропейская (обыкновенная лесная) мышь

Синонимы: *candidus* Bechstein, 1793; *niger* Bechstein, 1793; *parvus* Bechstein, 1793; *varius* Bechstein, 1793; *albus* Bechstein, 1801: 965 non Bechstein, 1801: 955; *intermedius* Bechstein, 1801; *leucocephalus* Bechstein, 1801; *dichrurus* Rafinesque, 1814; *pecchioli* Pecchioli, 1844; *islandicus* Theinemann, 1827; *hebridensis* de Winton, 1895; *griseus* Mina Palumbo, 1868; *isabellinus* Mina Palumbo, 1868; *celticus* Barrett-Hamilton, 1900; *hirtensis* Barrett-Hamilton, 1899; *tauricus* Barrett-Hamilton, 1900 non Pallas, 1811; *fridariensis* Kinnear, 1906; *callipides* Cabrera, 1907; *creticus* Miller, 1910; *flavobrunneus* Hilzheimer, 1912;

butei Hinton, 1914; *cumbrae* Hinton, 1914; *fiolagan* Hinton, 1914; *granti* Hinton, 1914; *hamiltoni* Hinton, 1914; *maclean* Hinton, 1914; *thuleo* Hinton, 1919; *alpinus* Burg, 1921; *bergensis* Krausse, 1921; *ghia* Montagu, 1923; *larus* Montagu, 1923; *tirae* Montagu, 1923; *tural* Montagu, 1923; *maximus* Burg, 1925; *milleri* de Beaux, 1926; *spadix* Fritsche, 1934; ? *charkovenski* Migulin, 1936; ? *vohlynensis* Migulin, 1938 pro Charlemagn, 1936 nom. nud.; *stankovici* Martino, 1937; *grandiculus* Degerbol, 1939; *nesiticus* Warwick, 1940; *flaviventris* Petrov, 1943; *clanceyi* Harrison, 1948; *iconicus* Heptner, 1948 pro *tcuiricus* Barrett-Hamilton; *dichruroides* (Martino, 1933) Miric, 1960; *hessei* (Martino, 1933) Miric, 1960; *kilikiae* Kretzoi, 1964 pro *tauricus* Barrett-Hamilton; *krkensis* Miric, 1968; *hermani* Felten, Storch, 1970; *ilvanus* Kahmann, Niethammer, 1971; *eivissensis* Alcover, 1977; *frumentariae* Sans-Coma et Kahmann, 1977; *sabinae* Zagorodnyuk et Fedorchenko, 1993.

Распространение. Основной массив ареала *S. sylvaticus* занимает Центральную Европу. На юге заселяет острова Средиземного моря и Атласские горы в Африке. На востоке распространена до северо-восточной Украины и северной Белоруссии (рис. 8).

Систематика. Таксономическое положение многих форм, входивших в состав вида *S. sylvaticus*, либо пересмотрено, либо остается невыясненным. Вид *S. sylvaticus* хорошо идентифицируется при использовании данных электрофоретического анализа белков (Engel et al., 1973; Csaikl et al., 1980; Межжерин, 1987, 1990, 1997; Britton-Davidian et al., 1991). Применение этого метода дало возможность провести ревизию видов рода *Sylvaemus* (Воронцов и др., 1992;

Mezhzherin, 1997). На фоне аллозимной диагностики европейских видов лесных мышей были даны и их кариологические характеристики (Воронцов и др., 1992; Боескоров и др., 1995; Орлов и др., 1996; Челомина и др., 1998).

Хромосомная характеристика. $2n=48$; $NF=48$. Все хромосомы акроцентрические, включая половые. X-хромосома – самая крупная, Y-хромосома – самая мелкая или средняя хромосома набора. У западноевропейских мышей с Балканского полуострова, а также из Югославии и Молдавии обнаружено от одной до трех добавочных хромосом (табл. 7).

Заметки по хромосомным исследованиям. Кариотип *S. sylvaticus* впервые был описан Р. Маттеем в 1936 г. и соответствовал диагнозу подрода: $2n=48$, $NF=48$. Все хромосомы акроцентрические. X-хромосома – крупный акроцентрик, Y-хромосома – мелкий или средний акроцентрик. Прицентромерный гетерохроматин варьирует от четкого выявления во всех хромосомах набора до полного его исчезновения, при этом число пар хромосом с теломерным гетерохроматином изменяется от 0 до 12. По характеру распределения гетерохроматина выделено пять цитотипов (табл. 8). ЯОР хромосом могут быть локализованы как в теломерном, так и в центромерном районах. Число ЯОР может варьировать от 8 до 14. По характеру распределения ЯОР в хромосомах выделено три цитотипа (табл. 9).

Дифференциальное окрашивание хромосом

G-окрашивание. Распределение G-полос исследовано для югославских (Vujošević et al., 1984) и украинских (наши данные, рис. 14, а) популяций, а Q-полос – для мышей из Германии (Hirning et al., 1989).

C-окрашивание. Локализацию структурного гетерохроматина определили для мышей из Германии (Engel et al., 1973; Hirning et al., 1989), Австрии (Gamperl et al., 1982), Югославии (Vujošević et al., 1984; Vujošević, Živković, 1987) и из центральных областей России (Орлов и др., 1996). Количество и локализация прицентромерного гетерохроматина в хромосомах особей из различных европейских популяций варьируют в широких пределах. К сожалению, до сих пор нет единого мнения о таксономической значимости таких кариологических характеристик, как локализация гетерохроматинового материала для мышей рода *Sylvaemus*. Одни авторы считают, что распределение гетерохроматина в кариотипах видов рода *Sylvaemus* может быть использовано как межвидовой диагностический признак (Орлов и др., 1996), другие полагают, что этот признак полиморфен и использовать его при диагностике видов следует с большой долей осторожности (Челомина и др., 1998; Богданов, 2001). Работ, посвященных исследованию количества и локализации гетерохроматина в кариотипах подвидов или локальных популяций *S. sylvaticus*, крайне мало. Имеющиеся данные о вариантах распределения гетерохроматина в кариотипе данного вида позволяют пока говорить лишь о внутривидовом полиморфизме хромосомных характеристик мышей *S. sylvaticus*. До настоящего времени для *S. sylvaticus* выделено два цитотипа: "*sylvaticus*-E1" для германских популяций и "*sylvaticus*-E2" для болгарских (Nadjafova et al., 1993) (табл. 8).

Локализация гетерохроматина

Location of heterochromatin in the *Sylvaemus*

Локалитет	Ц	Т	Ц и Т	И
<i>Cytomun</i>				
<i>S. sylvaticus</i>				
<i>sylvaticus C1</i>				
Германия	Все пары	-	+	-
<i>sylvaticus C2</i>				
Югославия	+	-	-	+
<i>sylvaticus C3</i>				
Австрия	Очень мало	9 пар*	2 пары*	1 пара*
<i>sylvaticus C4</i>				
Молдавия	То же	8-10 пар	-	-
Украина	То же	- // -	-	-
Россия: Брянская область	- // -	- // -	-	-
<i>sylvaticus C5 (= "sylvaticus-E2")</i>				
Болгария	Очень мало на 1-й паре	До 12 пар	-	-
<i>S. flavicollis</i>				
Германия	Все пары	-	-	-
Австрия	- // -	-	-	1 пара
Югославия	- // -	-	-	-
ФРГ	- // -	-	-	-
Россия: Ленинградская область	- // -	-	-	В некоторых парах
Болгария	- // -	-	-	-
Юг Финляндии, Литва, Украина, Чехия, Россия: Тульская, Воронежская, Брянская, Самарская, Тверская области	- // -	-	-	-
<i>S. ponticus</i>				
(= <i>m</i> -ЯОР форма)				
Азербайджан	17-18 пар*	2 пары	1 пара	-
	18 пар	- // -	- // -	-
Грузия, Южная Осетия	22 пары	3-4 пары	- // -	-

Таблица 8

в кариотипе мышей рода *Sylvaemus*
karyotype from different geographical regions

X			Y			Источник
Ц	Т	И	Ц	Т	И	
(Linnaeus, 1758)						
+	?	?	+	?	?	Engel et al., 1973 Hirning et al., 1989
+	-	-	+	-	-	Vujosevic et al., 1984; Vujosevic, Zivkovic, 1987
Много	-	-	?	?	?	Gamperl et al., 1982
+	-	-	-	-	-	Мунтяну и др., 1990
То же	-	-	-	-	-	Наши данные
Много	-	-	-	-	-	Орлов и др., 1996; Orlov et al., 1996
Много и очень много гетероморф	-	-	+	+	+	Nadjafova et al., 1993
(Melchior, 1834)						
+	+	+	+	+	+	Engel et al., 1973; Hirning et al., 1989
+	+	+	+	+	+	Gamperl et al., 1984
+	-	-	+	-	-	Vujosevic et al., 1984, 1991; Vujosevic, Zivkovic, 1987; Vujosevic, 1992
+	+	+	+	+	+	Hirning et al., 1989
Много	-	+	+	+	+	Саблина и др., 1985
+	+	+	+	+	+	Nadjafova et al., 1993
+	-	++	+	+	+	Орлов и др., 1996; Orlov et al., 1996
Sviridenco, 1936						
Много	-	+	+	+	+	Козловский и др., 1990
То же	-	+	?	?	?	Орлов и др., 1996; Orlov et al., 1996
- // -	-	+	?	?	?	Челомина и др., 1998

Локалитет	Ц	Т	Ц и Т	И
<i>Цитотип</i>				
<i>S. fulvipectus</i>				
Аскания-Нова, Дагестан (=ц-ЯОР форма)	Очень мало	4 пары	1 пара	+
Азербайджан Грузия	-// - -// - 6-8 пар	-// - 5-6 пар	-// - -// -	+ +
Туркменистан (Копетдаг)	Очень мало	6 пар	-// -	-
<i>S. uralensis</i>				
<i>uralensis</i> C1 (= <i>S. ciscaucasicus</i>)				
Словакия, Нальчик, Азербайджан Восточный Казахстан	7 пар 7-9 пар	2 пары -	- 2 пары	- -
<i>uralensis</i> C2				
Европейская часть России	14-18 пар	1 пара	5 пар	-
<i>uralensis</i> C3 (= <i>S. mosquensis</i>)				
Калужская область	В боль- шинстве (20*)	-	В неко- торых (5*)	-
<i>(=A. sylvaticus)</i>				
Азербайджан, Таджикистан Грузия	Все пары 9 пар	? -	6-8 пар 5 пар	- -
Казахстан, Узбекистан, Туркмения, Джунгарский и Заилийский Алатау, Непал	11-12 пар	-	-// -	-
Молдавия	11 пар	-	5-6 пар	-
<i>uralensis</i> C4				
Курганская область	1 пара	-	?	-

Подсчитано нами.

Примечание. Гетерохроматин: Ц – прицентромерный; Т – теломерный; И – интерст

В настоящей работе для *S. sylvaticus* выделено пять цитотипов (табл. 8).

1. Цитотип "*sylvaticus* C1". Прицентромерный гетерохроматин окрашивается во всех хромосомах, включая половые, теломерный – в пяти средних и мелких парах хромосом. Половые хромосомы акроцентрической морфологии. X-хромосома – крупных, а Y-хромосома средних размеров. Распределение гетерохроматина этого цитотипа описано для животных из популяций Германии (Engel et al., 1973; Hirning et al., 1989). Ранее этот

Окончание табл. 8

X			Y			Источник
Ц	Т	И	Ц	Т	И	
Ognev, 1924						
-	-	+	+	+	+	Орлов и др., 1996; Orlov et al., 1996
+	-	-	+	-	-	Наши данные
-	-	+	+	+	+	Козловский и др., 1990
-	-	+	?	?	?	Челомина и др., 1998
?	?	?	?	?	?	Богданов, 2000
(Pallas, 1811)						
+	-	-	+	+	+	Орлов и др., 1996; Orlov et al., 1996
+	-	-	+	-	-	Наши данные
?	?	?	?	?	?	Богданов, 1999
+	+	-	+	+	+	Орлов и др., 1996; Orlov et al., 1996
+	+	+	?	?	?	Bekasova et al., 1980
+	-	-	?	?	?	Челомина и др., 1998
?	?	?	?	?	?	Богданов, 1999
+	-	-	+	+	+	Богданов, 1999
+	-	-	+	+	+	Nadjafova, Bulatova, 2000

ициальный; плюс – есть; минус – нет; вопрос – нет данных.

цитотип был назван *sylvaticus*-E1 (Nadjafova et al., 1993). В.Н. Орлов с соавторами (1996) считают, что данное описание хромосом соответствует только виду *S. sylvaticus*, а все остальные варианты хромосомных характеристик соответствуют другим видам, несмотря на то что электрофоретически они тестированы как *S. sylvaticus*.

2. Цитотип "*sylvaticus* C2". Центромерный гетерохроматин присутствует у всех хромосом набора, включая половые. Теломерный гетерохроматин не обнаружен. X-хромосома – самая крупная, Y-хромосома – самая мелкая

хромосомы набора. Такой цитотип обнаружен у мышей из популяций Югославии (Vujošević et al., 1984; Vujošević, Živković, 1987).

3. Цитотип "*sylvaticus* C3". Центромерного гетерохроматина очень мало. Только теломерный гетерохроматин присутствует в девяти парах, одновременно центромерный и теломерный – в двух парах, интерстициальный – в одной паре хромосом. X-хромосомы – одна из самых крупных пар набора. Размеры Y-хромосомы неизвестны. Такое распределение гетерохроматина характерно для мышей из Австрии. Описание распределения гетерохроматина дано нами по приведенной в работе фотографии С-окрашенной метафазной пластинки (Gamperl et al., 1982).

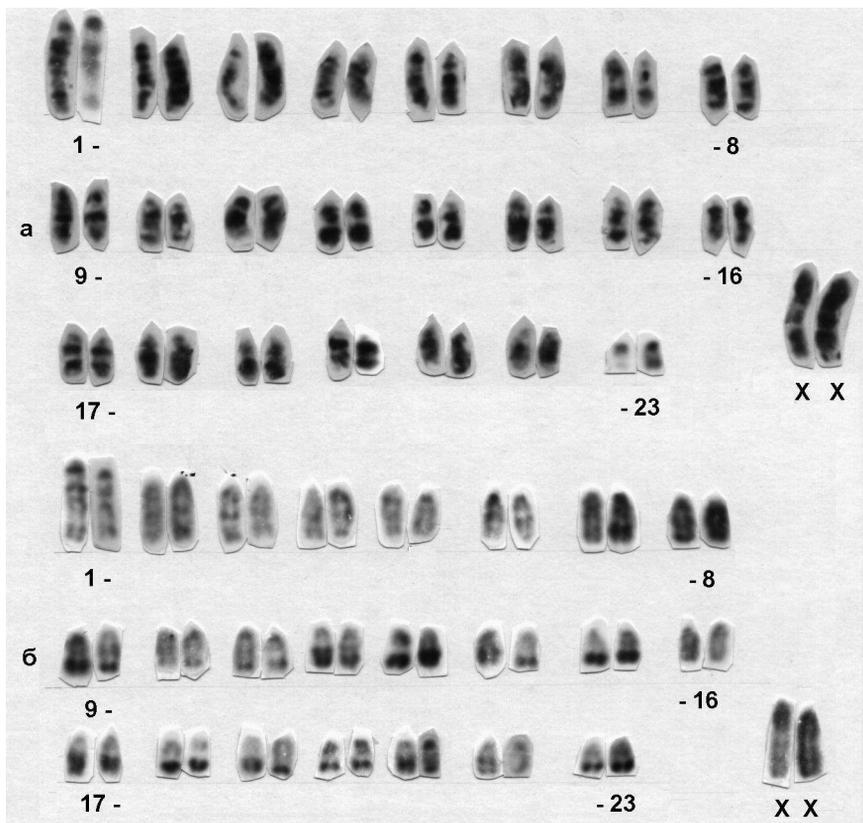


Рис. 14. Кариотип западноевропейской мыши *Sylvaemus sylvaticus* Linnaeus: (самка № 4-89, окр. Киева). а - G-окраска; б - C-окраска

Fig. 14. *Sylvaemus sylvaticus* Linnaeus chromosomes represented by female № 4-89 from Ukraine, Kiev suburb. а - G-banding. б - C-banding

Таблица 9

Локализация ЯОР-хромосом лесных мышей рода *Sylvaemus* (по: Боесковров и др., 1995, с дополнениями)

Location of NOR-bands in the *Sylvaemus* karyotype

Цитотип	Локалитет	ЯОР			Источник
		Т	П	Всего	
<i>S. sylvaticus</i> (Linnaeus, 1758)					
<i>sylvaticus</i> ЯОР1	Германия	+	-	?	Hirning et al., 1989
	Украина	8	-	8	-// -
<i>sylvaticus</i> ЯОР2	Болгария	8 пар	-	8 пар	Nadjafova et al., 1993
	Франция	6	2	8	Боесковров и др., 1995
<i>sylvaticus</i> ЯОР3	Румыния	1	8	9	Загороднюк, Федорченко, 1993
	Молдавия	1-2	8-12	9 - 14	Мунтяну и др., 1990
<i>S. flavicollis</i> (Melchior, 1834)					
<i>flavicollis</i> ЯОР1	Молдавия	6 - 8	1 - 2	7 - 10	Мунтяну и др., 1990
<i>flavicollis</i> ЯОР2	Румыния	10	-	10	Загороднюк, Федорченко, 1993
	Болгария	9 пар	-	9 пар	Nadjafova et al., 1993
	Эстония	6 - 8	-	6 - 8	Боесковров и др., 1995
	Литва	6 - 8	-	6 - 8	-// -
	Украина	4 - 8	-	4 - 8	-// -
	Россия	4 - 8	-	4 - 8	-// -
	?	9 пар	-	9 пар	Орлов и др., 1996
<i>S. uralensis</i> (Pallas, 1811)					
<i>uralensis</i> ЯОР1	Молдавия	1 - 2	6 - 8	7 - 9	Мунтяну и др., 1990
<i>uralensis</i> ЯОР2	Азербайджан	+	+	?	Наджафова, 1989
	Европейская часть России	3-4 пары	1 пара	4-5 пар	Богданов, 1999
	Подмосковье	4 - 6	2	4 - 8	Боесковров и др., 1995
	Иваново	6	2	8	-// -
	Удмуртия	6	2	8	-// -
	Грузия	4 - 7	2	4 - 9	-// -
	Дагестан	6	2	8	-// -
	Северо-восточная часть Казахстана, Джунгарский и Заилийский Алатау, Узбекистан, Туркмения, Непал	3-4 пары	1 пара	4-5 пар	Богданов, 1999

Окончание табл. 9

Цитотип	Локалитет	ЯОР			Источник
		Т	П	Всего	
<i>uralensis</i> ЯОР3	Крым Россия: Московская, Калужская, Воронежская, Новгородская области	11-12*	2*	13-14*	Орлов и др., 1996
<i>S. fulvipectus</i> Ognev, 1924					
	Азербайджан (ц-ЯОР форма)	–	+	до 11	Козловский и др., 1990
	Грузия	–	6 - 8	6 - 8	Боескоров и др., 1995
		–	6 - 10	6 - 10	Наши данные
	Юж. Осетия	–	6-8	6-8	–//–
	Адджария	–	6 - 8	6 - 8	Боескоров и др., 1995
	Армения	–	10	10	–//–
	Азербайджан	–	6 - 10	6 - 10	–//–
	Украина (Сиваш)	–	6	6	Наши данные
<i>S. ponticus</i> Sviridenko, 1936					
<i>ponticus</i> ЯОР1	Азербайджан	+	–	до 13	Козловский и др.,1990
	Грузия	8 - 10		8 - 10	Боескоров и др., 1995
		10	–	10	Наши данные
	Адджария	8 - 12	–	8 - 12	Боескоров и др., 1995
<i>ponticus</i> ЯОР2	Новороссийск	3	3	6	Наши данные
<i>S. hyrcanicus</i> Vorontsov, Boyeskorov, Mezhzherin, 1992					
	Азербайджан	+	–		Наджафова,1989
		4 - 10	–	4 - 10	Боескоров и др., 1995
<i>S. (Kastromys) mystacinus</i> (Danford, Alston, 1877)					
	Адджария	–	10 - 12	10 - 12	–//–

* Подсчитано нами по рис. 2 (Орлов и др., 1996).

Примечание. Т – теломерная локализация ЯОР, П – прицентроммерная. Знак «+» означает тип локализации ЯОР в тех случаях, когда число ЯОР не указано.

4. Цитотип "*sylvaticus* C4". Центромерный гетерохроматин практически отсутствует. Теломерного гетерохроматина, наоборот, очень много, он сконцентрирован в крупные блоки в 8–10 парах средних и мелких хромосом, причем в четырех парах это, по-видимому, сдвоенные блоки. X-хромосома – крупный аacroцентрик. В ней выявляется крупный, но слабо окрашенный прицентромерный C-блок. Следует обратить внимание на то, что у этого цитотипа прицентромерный C-блок одной из X-хромосом сильно увеличен, поэтому у многих самок эта пара хромосом гетероморфная. Y-хромосома – аacroцентрик средних размеров. Такой цитотип обнаружен нами у двух особей из Молдавии и Украины (рис. 14, б). Аналогичное распределение гетерохроматинового материала описано для мышей Брянской области России, отнесенных В.Н. Орловым с соавт. (1996) к виду *S. vohlynensis* Migulin, 1938.

5. Цитотип "*sylvaticus* C5". Центромерный гетерохроматин, как правило, отсутствует, за исключением одного случая, когда в прицентромерном районе первой пары аутосом зарегистрирован небольшой гетерохроматиновый блок. Теломерный гетерохроматин отмечен в аутосомах средних и мелких размеров, число которых может достигать 12. X-хромосома имеет гетероморфные размеры, так же как и у цитотипа "*sylvaticus* C4". Y-хромосома средних размеров, целиком гетерохроматиновая. Такой цитотип характерен для мышей Болгарии и ранее описан как цитотип "*sylvaticus*-E2" (Nadjafova et al., 1993).

При Q-окрашивании хромосом мышей с цитотипом "*sylvaticus* C1" выявлены незначительные различия в локализации теломерного блока в разных хромосомах: на конце хромосомы в парах № 17 и 21 и интерстициально (в окружении эухроматина) в парах № 15, 16 и 22 (Hirning et al., 1989).

ЯОР-окрашивание. По числу и локализации ЯОР можно выделить три цитотипа (табл. 9).

1. Цитотип "*sylvaticus* ЯОР1". ЯОР локализованы только в прицентромерном районе 4–8 хромосом. Такой цитотип имеют мыши из Германии (Hirning et al., 1989) и Украины (Боескоров и др., 1995).

2. Цитотип "*sylvaticus* ЯОР2". ЯОР локализованы как в теломерных (в 6–8 хромосомах), так и в прицентромерных районах хромосом (от 1 до 3 пар). Такая форма описана у мышей Франции (Боескоров и др., 1995) и Болгарии (Nadjafova et al., 1993).

3. Цитотип "*sylvaticus* ЯОР3". ЯОР расположены в теломерных районах в 1–2, а в прицентромерных – в 8–12 хромосомах. Такой цитотип характеризует зверьков Молдавии (Мунтяну и др., 1990) и Румынии (Загороднюк, Федорченко, 1993).

Как видно из табл. 10, между цитотипами по двум типам дифференциального окрашивания хромосом *S. sylvaticus* практически нет корреляции. Это может говорить как о значительной изменчивости по этим признакам, так и о недостаточной изученности по этим признакам.

Таблица 10

Распределение цитотипов *Sylvaemus sylvaticus* в различных районах исследования

Variants of cytotypes of the *Sylvaemus sylvaticus* from different geographical regions

Локалитет	Цитотипы	
Германия	<i>sylvaticus</i> ЯОР1	<i>sylvaticus</i> C 1
Австрия	–	<i>sylvaticus</i> C 3
Украина	<i>sylvaticus</i> ЯОР1	<i>sylvaticus</i> C 4
Франция	<i>sylvaticus</i> ЯОР2	–
Болгария	–//–	<i>sylvaticus</i> C 5
Югославия	–	<i>sylvaticus</i> C 2
Молдавия	<i>sylvaticus</i> ЯОР3	<i>sylvaticus</i> C 4
Румыния	–//–	–
Россия	–	<i>sylvaticus</i> C 4

Таким образом, для вида *S. sylvaticus* описана изменчивость по количеству и локализации гетерохроматинового материала (5 цитотипов) и ЯОР (3 цитотипа). Определение таксономической значимости такой изменчивости возможно после комплексных исследований (морфологических, цитогенетических, аллозимных и, по возможности, молекулярно-генетических).

3.1.2. *Sylvaemus (Sylvaemus) flavicollis* (Melchior, 1834) – Желтогорлая мышь

Синонимы: *brauneri* V., E. Martino, 1926; *cellarius* Fischer, 1866; *dietzi* Kahmann, 1964; *fennicus* Hilzheimer, 1911; *geminae* Lehmann, 1961; *princeps* Barrett-Hamilton, 1900; *samariensis* Ognev, 1922; *saturatus* Neuhauser, 1936; *wintoni* Barrett-Hamilton, 1900; *taurica* Pallas, 1811 (Musser, Carleton, 1993).

Распространение. В Европе северная часть ареала простирается от северо-восточной Испании до южной Скандинавии, южная часть – от Италии, Балкан, Израиля до Урала в России. Обитает в Англии, Уэльсе.

Систематика. Из районов России описано три формы (Громов, 1995):

1. *S. f. flavicollis* Melchior, 1984. Распространение: северные районы европейской России и зарубежная Европа;

2. *S. f. samariensis* Ognev, 1922. Распространение: южные районы европейской России;

3. *S. f. taurica* Pallas, 1811. Распространение: Крым.

Хромосомная характеристика. Кариотип имеет 48 акроцентрических хромосом, включая половые. Хромосомный набор этого вида исследован для двух подвидов (*S. f. flavicollis* и *S. f. samariensis*) из большого числа локалитетов. По хромосомным характеристикам подвиды не различаются. В ряде популяций встречаются от одной до семи непарных добавочных хромосом (табл. 7, 11).

Заметки по хромосомным исследованиям. Диплоидный набор желтогорлой мыши впервые был описан Р. Маттеем (Matthey, 1936) на европейском материале: $2n=48$. Более полное описание кариотипа было сделано на материале из Южной Моравии: $2n=48$; $FN=48$, половые хромосомы акроцентрические (Hsu, Benirschke, 1971). X-хромосома – самый крупный акроцентрик набора. Y-хромосома, по данным одних авторов, самый мелкий акроцентрик набора (Vujošević et al., 1984), по данным других – акроцентрик средних размеров, т.е. примерно вдвое мельче X-хромосомы (Саблина и др., 1985; Орлов и др., 1996; наши данные).

Р.С. Наджафова (1997) исследовала две уникальные перестройки хромосом в кариотипе *S. flavicollis*. В одном случае появление субтелоцентрической хромосомы в кариотипе самки из Брянской области обусловлено амплификацией прицентромерного гетерохроматина, в другом – появление метацентрика у мыши из Самарской области связано с робертсоновским слиянием двух акроцентрических хромосом.

Дифференциальное окрашивание хромосом

G-окрашивание. G-окрашивание хромосом желтогорлой мыши позволило идентифицировать пары. Оно проведено только для популяций Югославии (табл. 7).

C-окрашивание. В кариотипе мышей из популяций Югославии, Австрии, Болгарии, Чехии, Украины, Литвы, юга Финляндии и ряда областей России (табл. 7) гетерохроматин локализован в прицентромерных районах во всех хромосомах набора, включая половые и добавочные (рис. 15).

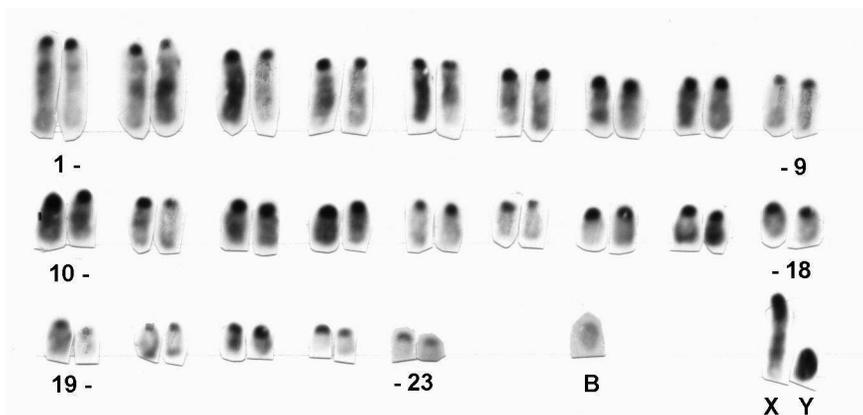


Рис. 15. Окрашенные на структурный гетерохроматин хромосомы желтогорлой мыши *Sylvaemus flavicollis* Melchior (самец № 46-79, окр. Киева)

Fig. 15. *Sylvaemus flavicollis* Melchior C-banding chromosomes represented by the male № 46-79 from the Ukraine, Kiev suburb

Особь из Ленинградской области России отличаются от остальных исследованных наличием мелких интеркалярных блоков в некоторых аутосомах (Саблина и др., 1985). Интеркалярный С-блок обнаружен также и в одной паре аутосом мышей Австрии (Gamperl et al., 1982). Наличие интеркалярных блоков в кариотипе мышей Ленинградской области может быть связано либо с перераспределением гетерохроматинового материала, либо с незначительными отклонениями в методике С-окрашивания хромосом.

Все приведенные в литературе данные о распределении С-полос в основном наборе хромосом у желтогорлых мышей из различных локалитетов в целом схожи как между собой, так и с нашим описанием кариотипа мышей из окр. Киева. Основной хромосомный набор у двух изученных нами особей состоит из 48 акроцентрических хромосом, кроме того, у одного животного выявлена добавочная акроцентрическая В-хромосома, самая мелкая в кариотипе (рис. 15).

Половые хромосомы акроцентрические: X-хромосома крупная, такого же размера, как вторая пара набора, Y-хромосома средних размеров. Однако, по данным некоторых авторов, Y-хромосома в югославских популяциях – самый мелкий метацентрик набора (Vujošević et al., 1984; 1991; Vujošević, Živković, 1987; Vujošević, 1992). При С-окрашивании в X-хромосоме выявляется довольно крупный прицентромерный блок, а в интерстициальном районе – два слабо окрашенных С-блока. По всей длине она имеет окраску, сходную с эухроматином аутосом.

По характеру С-окрашивания Y-хромосомы выявлена изменчивость. По данным одних авторов, Y-хромосома почти полностью позитивно С-окрашена, а центромерный блок окрашен более плотно (Орлов и др., 1996). По данным других – эта хромосома либо полностью гетерохроматиновая (Engel et al., 1973; Hirning et al., 1989; Nadjafova et al., 1993; Саблина и др., 1985; наши данные), либо имеет С-блок в прицентромерном районе и не отличается от аутосом набора (Vujošević et al., 1984; 1991; Vujošević, Živković, 1987; Vujošević, 1992).

ЯОР-окрашивание. Для *S. flavicollis* описаны различные варианты распределения ЯОР в хромосомах, которые мы объединили в два цитотипа (табл. 9).

1. Цитотип "*flavicollis* ЯОР1". Локализация ЯОР в 6–8 хромосомах в теломерных районах и в одной–двух хромосомах в прицентромерных районах. Такой цитотип отмечен нами в популяциях Молдавии.

2. Цитотип "*flavicollis* ЯОР2". Локализация ЯОР в 4–8 хромосомах в теломерных районах. Такой цитотип описан в популяциях Румынии, Эстонии, Литвы, Украины, России.

Таким образом, кариотип желтогорлых мышей из различных локалитетов стабилен по числу, морфологии и С-окрашиванию аутосом. Изменчивость хромосом *S. flavicollis* обусловлена различной гетерохроматизацией Y-хромосомы и числом хромосом с ЯОР (2 цитотипа).

3.1.3. *Sylvaemus (Sylvaemus) ponticus* Sviridenko, 1936 – Кавказская мышь

Синонимы: *argiropuli* Ellerman, Morrison-Scott, 1951 pro *parvus* *Argyropulo*; *argiropuloi* Heptner, 1948; *brevicauda* Sviridenko, 1936 nom. nud.; *parvus* *Argyropulo*, 1941; *persicus* Gromov, 1963 laps. cal. pro *parvus* *Argyropulo* 1941.

Распространение. Обитает в широколиственных лесах от Азовского моря до Кавказа, Восточной Турции и Ирака. Отмечена в Краснодарском крае, Дагестане (Воронцов и др., 1992), Северо-Восточном Азербайджане (Bulatova et al., 1991; Орлов и др., 1996), Грузии (Межжерин, 1990). Возможно, обитает в Ставрополье и Северо-Западном Иране. В силу слабой изученности вида точные границы ареала не определены (рис. 12). Поднимается до 900 м над ур. моря.

Систематика. Подвид *ponticus* был описан в 1936 г. в составе вида *S. flavicollis*. Однако с 1992 г. на основе электрофоретических, морфологических и кариологических данных он рассматривается как отдельный вид *S. ponticus* (Воронцов и др., 1992).

Хромосомная характеристика. Кариотип *S. ponticus* типичен для рода *Sylvaemus*: $2n=48$; $NF=48$, все хромосомы, включая половые, акроцентрические. Исследованы С-окрашенные хромосомы мышей из нескольких районов Кавказа (табл. 7–9).

Дифференциальное окрашивание хромосом

G-окрашивание. G-полосы проявляются слабо, но позволяют дифференцировать половые хромосомы и ряд аутосом (рис. 16, а).

C-окрашивание. По данным В.Н. Орлова с соавт. (1996), прицентромерный гетерохроматин выявлен во всех крупных, средних и некоторых мелких аутосомах. Пять мелких пар без прицентромерного гетерохроматина, но две из них имеют теломерный гетерохроматин. В 14-й паре присутствуют как центромерный, так и крупный теломерный C-блоки. Такая пара характерна только для *A. ponticus*.

Диплоидный набор изученных нами двух мышей, пойманных в Грузии и Южной Осетии, имеет 48 акроцентрических хромосом, плавно убывающих по величине. Яркие C-блоки на всех крупных и большинстве средних и мелких аутосом, слабо окрашенный теломерный гетерохроматин на 3–4 парах хромосом и яркий теломерный C-блок занимает примерно 1/2 длины 14-й пары хромосом. Одна мышь из Северной Осетии отличалась большим числом хромосом с прицентромерными C-блоками (до 20 пар) и несколько пониженной интенсивностью теломерного и прицентромерного гетерохроматина (рис. 16).

ЯОР-окрашивание. По характеру распределения ЯОР в кариотипе *A. ponticus* ЯОР можно выделить два цитотипа (табл. 9).

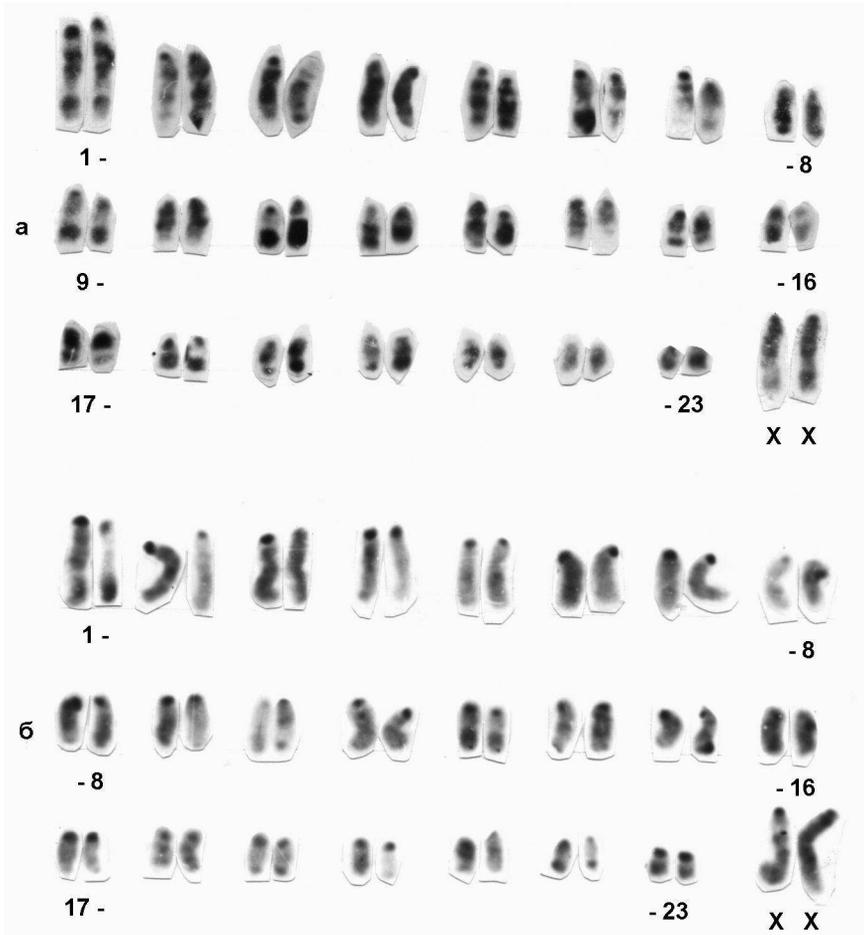


Рис. 16. Кариотип кавказской мыши *Sylvaemus ponticus* Sviridenko (самка № 20–92, пос. Цхинвали, Южная Осетия): а – G-окраска; б – C-окраска

Fig. 16. *Sylvaemus ponticus* Sviridenko chromosomes represented by the female № 20–92 from the Southern Osetija, Tschinvali village: а – G-banding; б – C-banding

1. Цитотип "*ponticus* ЯОР1". ЯОР локализованы в теломерных районах 8–12 хромосом (Воронцов и др., 1992). Применение дифференциального окрашивания хромосом (G-ЯОР и C-ЯОР) позволило идентифицировать эти пары: № 11–15, 17, 20 и 21, включая маркерную по гетерохроматину 14-ю пару и показать, что ЯОР-несущими являются хромосомы с центромерным гетерохроматином (Орлов и др., 1996). К сожалению, кариотип с G-сегментацией хромосом в этой работе не опубликован. По нашим данным, ЯОР у мышей Грузии и Южной Осетии обнаруживается в теломер-

ных районах 10–12 хромосом, что соответствует литературным данным для мышей Северо-Восточного Азербайджана (Наджафова, 1989; Козловский и др., 1990; Bulatova et al., 1991; Орлов и др., 1996), Аджарии и Грузии (Боскоров и др., 1995).

2. Цитотип "*ponticus* ЯОР2". ЯОР расположены в трех хромосомах теломерно и в трех – прицентромерно. Такой цитотип обнаружен у одного самца из Новороссийска, предоставленного нам для исследования Ф.В. Голенищевым и электрофоретически идентифицированного М.В. Павленко как *S. ponticus* (неопубликованные данные).

Выявление двух цитотипов позволяет предположить изменчивость в распределении ЯОР в хромосомах. Для того чтобы сделать окончательные выводы необходимы дальнейшие цитогенетические исследования в различных районах ареала *S. ponticus*.

3.1.4. *Sylvaemus (Sylvaemus) fulvipectus* Ognev, 1924 – Желтобрюхая стенная мышь

Синонимы: *praestans* Ognev, 1924 nom. nud.; *planicola* Sviridenko, 1936; *saxatilis* Sviridenko, 1936 pro Krasowski, 1929 nom. nud.; *falzfeini* Mezghzerin et Zagorodnyuk, 1989.

Распространение. Обитает на п-ове Крым, далее от р. Днепр на Украине до Кавказа. В пределах Кавказа и Закавказья этот вид отмечен в Грузии, Армении, Азербайджане, Дагестане и Чечне (Воронцов и др., 1992; Орлов и др., 1996). По биохимическим маркерам тестирован в Южном Туркменистане (Межжерин, Зыков, 1991). Возможно обитание в Северной Турции, Северном Иране до западного Копетдага (Межжерин, Загороднюк, 1989) (рис. 8).

Систематика. Вид *S. fulvipectus* выделен из состава *S. sylvaticus* на основе электрофоретических и кариологических данных (Воронцов и др., 1992). В этой же работе подтверждена конспецифичность кавказских *S. fulvipectus* и *S. falzfeini*.

Хромосомная характеристика. В диплоидном наборе 48 акроцентрических хромосом, включая половые.

Дифференциальное окрашивание хромосом

G-окрашивание. Не описано.

C-окрашивание. При окрашивании хромосом на структурный гетерохроматин характерны слабые теломерные C-блоки на 4 (Орлов и др., 1996) или на 5–6 парах аутосом (Челомина и др., 1998; Богданов, 2000; наши данные) и ярко окрашенный крупный C-блок на одной из средних пар (примерно на 12-й). Гетерохроматин 12-й пары хромосом, по-видимому, имеет иную природу, чем гетерохроматин других хромосом, поскольку всегда окрашивается ярче. Яркие центромерные блоки гетерохроматина не обнаруживаются. Точечные центромерные блоки выявляются лишь в некоторых средних и мелких парах (примерно 6–8) аутосом. По данным

А.И. Козловского с соавторами (1990), X-хромосома без центромерного гетерохроматина, но с интерстициальным С-блоком в дистальной части плеча.

Следовательно, этот вид можно характеризовать как вид с наименьшим количеством гетерохроматина среди представителей рода *Sylvaemus*.

ЯОР-окрашивание. ЯОР хромосом только прицентромерные на 6–10 средних и мелких хромосомах (табл. 9). При переокраске ЯОР-С показано, что ЯОР имеют хромосомы как с теломерным гетерохроматином, так и без него.

На нескольких пластинках у особи из Азербайджана отмечен ЯОР на одной из X-хромосом, расположенный в первой четверти плеча (Козловский и др., 1990; Орлов и др., 1996).

Полученные нами результаты окрашивания ЯОР хромосом для степных мышей из Украины и Южной Осетии вполне соответствуют данным из различных районов Азербайджана (Козловский и др., 1990; Боескоров, и др., 1995), Армении, Дагестана, Чечни (Орлов и др., 1996).

3.1.5. *Sylvaemus (Sylvaemus) uralensis* (Pallas, 1811) – Малая лесная (уральская) мышь

Синонимы: *baessleri* Dahl, 1929; *balchaschensis* Kashkarov, 1926; *chorasanicus* Ognev, Heptner, 1928; *ciscaucasicus* Ognev, 1924; *major* Severtsov, 1873; *microps* Kratochvil, Rosicky, 1952; *microtis* Miller, 1912; *mosquensis* Ognev, 1913; *nankiangensis* Wang, 1964; *pallidus* Kashkarov, 1926; *pallipes* Barrett-Hamilton, 1900; *tokmak* Severtsov, 1873 nom. nud.; *tscherga* Kast-schenko, 1899; *vohlynensis* Migulin, 1938 (Musser, Carleton, 1993).

Распространение. Вид *S. uralensis* распространен от Восточной Европы и Турции до Алтая и Северо-Восточного Китая (Xinjiang) в Азии (рис. 12).

Систематика. Самая мелкая мышь рода. Ранее *S. uralensis* рассматривался в составе *S. sylvaticus*. Как вид введен в номенклатуру Н.Н. Воронцовым с соавт. (1992), которые на основе электрофоретических и морфологических данных для особей из различных локалитетов определили конспецифичность *S. uralensis*, *S. microps*, *S. mosquensis*, *S. ciscaucasicus* и придали всей группе старейшее валидное название. Однако В. Н. Орлов с соавт. (1996) считают необоснованным объединение *S. microps* из Центральной Европы и среднерусской формы *mosquensis* под одним видовым названием *S. uralensis* и выделяют надвид *uralensis* с двумя видами: *S. mosquensis* Ognev, 1913 и *S. ciscaucasicus* Ognev, 1924. В настоящей работе использована таксономия, предложенная Н.Н. Воронцовым с соавт. (1992).

Хромосомная характеристика. $2n=48$, $NF=48$, половые хромосомы акроцентрические. Прицентромерный гетерохроматин локализован в 7–20 парах, теломерный – в 2–6 парах аутосом. X-хромосома – крупный акроцентрик, имеет прицентромерный гетерохроматин, Y-хромосома примерно в 2 раза меньше X-хромосомы, полностью позитивно С-окрашена.

Заметки по исследованию хромосомных характеристик. Для вида исследованы С- и ЯОР-окрашенные хромосомы из различных локалитетов

(табл. 7). По обеим характеристикам наблюдается географическая изменчивость (табл. 8, 9). При описании хромосомных характеристик принадлежность к подвидовой форме не указывается. Поскольку внутривидовая система вида еще окончательно не разработана, в табл. 8 и 9 приведены латинские названия форм, если они были указаны в источниках.

Дифференциальное окрашивание хромосом

G-окрашивание. Сведений о G-окрашивании хромосом в литературных источниках нет. Нами исследованы G-окрашенные хромосомы двух особей из двух различных популяций – Молдавии и Алтая (рис. 17, а). Сравнение рисунков G-полос показало идентичность кариотипов для особей из европейской и азиатской частей ареала.

C-окрашивание. Сравнительный анализ C-окрашивания хромосом позволил выделить четыре цитотипа (табл. 8)

1. Цитотип "*uralensis* C1". Небольшое число хромосом как с прицентромерным (7–9 пар), так и теломерным (2 пары) гетерохроматином. Такой цитотип характеризует мышей Словакии, Закавказья и Казастана (окр. г. Алма-Ата).

2. Цитотип "*uralensis* C2". Околоцентромерный гетерохроматин окрашивается в большинстве аутосом, но отсутствует в самых мелких парах. В 5–6 парах, кроме того, есть теломерный гетерохроматин. В ряде популяций на одной из самых мелких пар, несущих теломерные блоки, центромерный гетерохроматин не выявляется. Такой цитотип характеризует мышей европейской части ареала.

3. Цитотип "*uralensis* C3". По сравнению с предыдущей формой количество прицентромерного гетерохроматина резко снижено. В 5–8 парах хромосом имеются теломерные блоки. Такой цитотип характерен для мышей северо-восточной части Казахстана, Джунгарского и Зайлийского Алатау, Узбекистана, Туркмении (хребет Кугитанг), Непала, Грузии и Молдавии.

4. Цитотип "*uralensis* C4". Наименьшее для вида число хромосом с C-блоками в прицентромерном районе (только 1 самая большая пара аутосом и X-хромосома). Гетерохроматин сосредоточен главным образом в теломерных районах средних и мелких хромосом. К сожалению, авторами не указано хотя бы приблизительное их число (Nadjafova, Bulatova, 2000). Такой цитотип обнаружен у мышей формы *vohlynensis* из Курской области Курчатовского района (Россия).

Возможно, что в результате более обширного исследования кариотипов малой лесной мыши может оказаться больше цитотипов, чем выделено в настоящей работе. В последней работе, посвященной исследованию распределения гетерохроматина в кариотипах животных этого вида, предлагается выделение двух форм. В первую вошли особи, обитающие в восточно-европейской части ареала (Южный Урал, междуречье Волги и Урала, Среднее Поволжье, центральные и центрально-черноземные районы России) и характеризующиеся наличием только прицентромерного гетерохро-

матина в 28–36, только теломерного – в 1–2, прицентромерного и теломерного – в 4–10 хромосомах. Интересно, что почти во всех исследованных популяциях был обнаружен внутривидовой полиморфизм по числу хромосом с прицентромерным и теломерным гетерохроматином (Богданов, 2001). Вторая группа объединяет особи из азиатской части ареала (Узбекистан, Восточный Туркменистан и Непал), характеризующиеся только прицентромерным гетерохроматином в 11–28, теломерным – в 0–4, центромерным и теломерным – в 4–8 хромосомах.

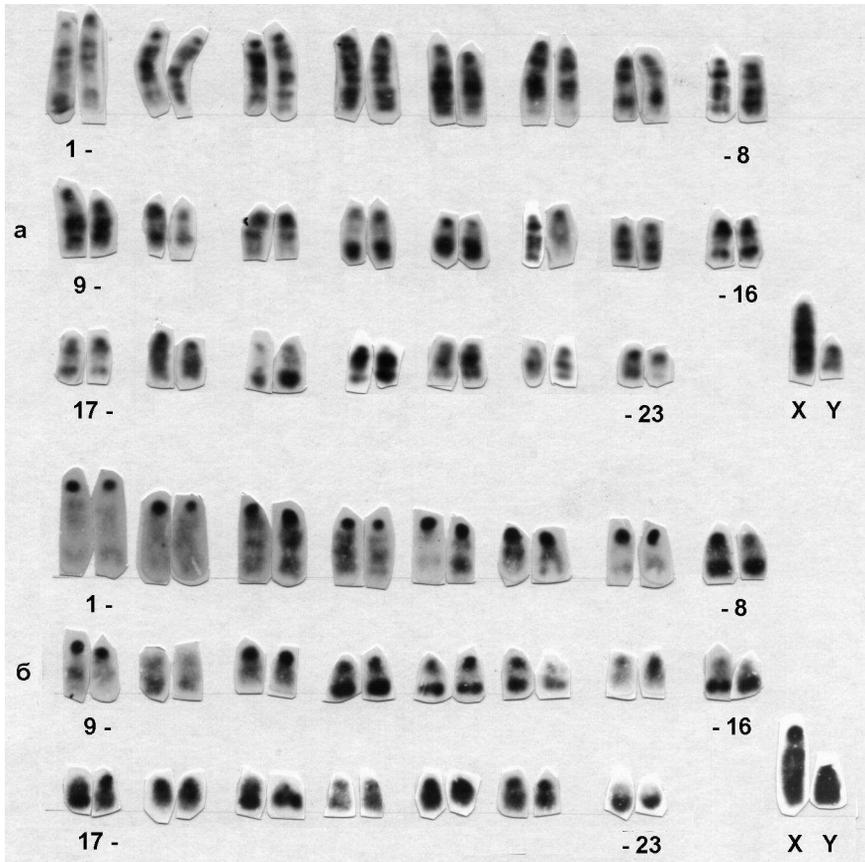


Рис. 17. Кариотип малой мыши *Sylvemus uralensis* Pallas. а - G-окраска (самец № 50-90, Джунгария); б - C-окраска (самец № 2-89, г. Лозова, Молдавия)

Fig. 17. *Sylvemus uralensis* Pallas chromosomes. а - G-banding represented by male № 50-90 from the Djungarija, б - C-banding represented by male № 2-89 from the Moldova, Lozovo town

Кариотипы азиатских мышей в свою очередь можно дифференцировать на две группы: северную (Казахстан, Узбекистан) с локализацией только прицентромерного гетерохроматина в 11–28 хромосомах и южную (Туркменистан и Непал) только с прицентромерным гетерохроматином в 11–14 хромосомах. Поскольку из 14 локалитетов азиатской части ареала исследовано 14 особей, судить о внутривидовой изменчивости по распределению гетерохроматинового материала мы не можем.

Исследованные нами три особи *S. uralensis*: две из Грузии, одна из Молдовы, отнесены к цитотипу "*uralensis* С3". У мышей из Грузии прицентромерные гетерохроматиновые С-блоки выявлены лишь на 9 парах аутосом: 8 крупных и 1 мелкой. Кроме того, у одной особи обнаружена гетероморфная пара средних аутосом с одним ярким С-гетерохроматиновым блоком в районе прицентромеры. Слабо окрашенные теломерные блоки С-гетерохроматинового материала локализованы на 4–5 парах средних и мелких аутосом. Крупный, примерно на 2/3 длины хромосомы, и яркий теломерный С-гетерохроматиновый блок локализован на 16-й паре средних аутосом (Челомина и др., 1998).

Малая лесная мышь из Молдавии отличалась от мыши из Грузии, во-первых, присутствием С-гетерохроматина на 11 хромосомах (против 9), во-вторых, более яркими и менее диффузными теломерными блоками гетерохроматина на 5–6 парах хромосом (рис. 17, б). Интересно, что характеристики мышей из грузинской популяции отличаются от ранее описанных хромосомных характеристик мышей азербайджанской популяции (Орлов и др., 1996) несколько большим количеством пар хромосом, несущих прицентромерные С-блоки (9 против 7). Кроме того, нами отмечается наличие яркого центромерного гетерохроматина на мелкой паре аутосом, причем эта пара может находиться в гетероморфном состоянии.

Все пять исследованных нами мышей из окр. г. Алма-Ата имели небольшое количество слабо окрашенного гетерохроматина на 5–9 парах хромосом и теломерный гетерохроматин на двух парах хромосом средних размеров, причем эти же хромосомы имели и прицентромерные С-блоки и были отнесены к цитотипу "*uralensis* С1". Интересно, что мыши из Джунгарского Алатау (в том числе из районов Алма-Атинской области) по данным других авторов (Богданов, 1999, 2001), отнесены нами к цитотипу "*uralensis* С3".

ЯОР-окрашивание. Число хромосом с ЯОР *S. uralensis* варьирует от 4 до 9. По числу ЯОР в теломерных и прицентромерных районах можно выделить три цитотипа (табл. 9).

1. Цитотип "*uralensis* ЯОР1". ЯОР на 1–2 хромосомах расположены теломерно и на 6–8 прицентромерно. Такой цитотип описан для мышей Молдавии.

2. Цитотип "*uralensis* ЯОР2". ЯОР локализованы в 4–7 хромосомах теломерно и в 2 прицентромерно (Подмосковье, Удмуртия, Грузия, Дагестан и, возможно, Азербайджан) или в 6–10 хромосомах теломерно и в 2 при-

центромерно (Россия, области: Рязанская, Тамбовская, Пензенская, Самарская, Оренбургская, Казахстан, Узбекистан).

3. Цитотип "*uralensis* ЯОРЗ". ЯОР локализованы в теломерных районах 11–12 хромосом и центромерных районах 2 хромосом. Такой цитотип описан у мышей Крыма и европейской части России.

Так, по характеру распределения гетерохроматина мыши *S. uralensis* выявлено четыре цитотипа, характеризующих мышей европейской, кавказской и азиатской частей ареала. Однако в европейской, кавказской и азиатской частях ареала отмечена изменчивость по характеру распределения С-блоков. Если выделять виды на основании уже сейчас имеющихся цитотипов, то их будет 4. По характеру распределения ЯОР хромосом пока не удастся дифференцировать европейские и азиатские формы.

Сравнение представителей двух крайних форм (европейской и азиатской) молекулярно-генетическими методами – полимеразно-цепной реакцией со случайными праймерами (RAPD-PCR) – позволило предположить, что "сравнимые 2 кариологические формы могут быть видами на стадии становления или полувидами в рамках концепции надвида" (Челомина и др., 2000. С. 181).

Из вышесказанного можно сделать вывод что *S. uralensis* имеет межпопуляционную изменчивость по количеству и распределению гетерохроматинного материала в хромосомах. Число и локализация ЯОР хромосом, как правило, не характеризуют географические формы.

3.1.6. *Sylvaemus (Sylvaemus) hyrcanicus* Vorontsov, Boeskorov et Mezhzherin, 1992 – Тальшская мышь

Распространение. Обитает только в низкогорных широколиственных лесах Восточного Закавказья (рис. 11).

Систематика. По данным хромосомных, аллозимных и морфологических характеристик вид *S. hyrcanicus* описан Н.Н. Воронцовым с соавт. (1992) из Азербайджана. Морфологически он наиболее близок *A. ponticus*, от которой отличается особенностями горлового пятна, более темной окраской спины, резко двухцветным хвостом и несколько более узкими и короткими резцовыми отверстиями.

Хромосомная характеристика. $2n=48$, все хромосомы акроцентрические. ЯОР исключительно в теломерных районах 4–10 хромосом (табл. 9). G- и C-окрашенные хромосомы не исследованы.

3.2. Подрод *Kastromys* Martino, 1939

3.2.1. *Sylvaemus (Karstomys) mystacinus* (Danford et Alston, 1877) – Малоазийская мышь

Синонимы: *epimelas* Nehring, 1902; *smyrnensis* Thomas, 1903; *rhodius* Festa, 1914; *euxinus* G. Allen, 1915; *pohlei* Aharoni, 1933.

Распространение. Заселяет предгорные леса Юго-Восточной Европы, Израиля, Ирака, Северо-Восточного Ирана, Южной Грузии, Северной Аравии, островов Эгейского моря: Родоса, Крита (Musser, Carleton, 1993) (рис. 7).

Хромосомная характеристика. $2n=48$; $NF=50$. Все хромосомы акроцентрические, за исключением одной мелкой метацентрической пары. Кариотип *S. mystacinus* описан из Югославии, Греции, Израиля, Аджарии, Болгарии. У мышей из Аджарии ЯОР локализованы в прицентромерных районах 10–12 хромосом (Боескоров и др., 1995). G- и C-окрашенные хромосомы не исследованы. В популяции Болгарии обнаружены мыши с одной или двумя добавочными хромосомами (Belcheva R.G. et al., 1988; цит. по: Zima, Macholan, 1995).

Глава 4. ДОБАВОЧНЫЕ, ИЛИ В-ХРОМОСОМЫ

Добавочные хромосомы описаны более чем у 1300 видов растений и 500 видов беспозвоночных (Jones, Rees, 1982). Только у 35 видов млекопитающих, 30 из которых относятся к отряду грызунов, были обнаружены эти до сих пор загадочные структуры (Vujošević, 1993; Vujošević, Blagojević, 1995 и др.). В кариотипе млекопитающих добавочные хромосомы, как правило, редки и обнаружены в количестве от 1 до 2 у небольшой доли особей.

Добавочные хромосомы отличаются от хромосом основного набора тем, что при делении клетки они не подчиняются законам Менделя, могут присутствовать или отсутствовать в кариотипе особей в пределах вида, варьировать по числу и морфологии между клетками животного (мозаицизм), влиять на клеточный цикл и поведение хромосом (число хиазм и характер распределения хромосом) основного набора в мейозе. По своей природе В-хромосомы могут быть как гетерохроматиновыми, так и эухроматиновыми. Многие исследователи склонны считать появление В-хромосом проявлением адаптивной реакции организма на воздействие окружающей среды (Jones, Rees, 1982; Vujošević, Blagojević, 1995). Детальное описание морфологии, структуры, функции и поведения В-хромосом в мейозе можно найти в специальных работах (Волобуев, 1978; Jones, Rees, 1982).

Наиболее интересными для изучения В-хромосом среди млекопитающих оказались лисицы (серебристо-черная и красная), копытный лемминг и восточноазиатская мышь (Беляев и др., 1974а, б; Hayata et al., 1970; Гилева, 1973), поскольку у этих видов добавочные хромосомы обнаружены почти у всех исследованных особей. Восточноазиатская мышь имеет уникальную систему В-хромосом, поскольку добавочные хромосомы у этого вида легко диагностируются даже при рутинной окраске кариотипа, а число, морфология и размеры этих хромосом варьируют на различных уровнях исследования – внутритканевом (мозаицизм), индивидуальном и межпопуляционном.

У 6 видов лесных и полевых мышей встречены В-хромосомы: *A. argenteus*, *A. agrarius*, *A. peninsulae*, *S. flavicollis*, *S. sylvaticus*, *S. mystacinus* (табл. 7). Каждый из видов имеет свою систему В-хромосом.

4.1. Изменчивость добавочных хромосом

4.1.1. Морфология и размеры

Добавочные хромосомы видов рода *Sylvaemus* всегда самые мелкие акроцентрики хромосомного набора, поэтому обнаружить их очень сложно.

В-хромосомы видов рода *Apodemus*, как правило, средних или мелких размеров метацентрики. Как редкие варианты описаны субтелоцентрическая и акроцентрическая морфология В-хромосом.

Размеры добавочных хромосом варьируют от самых крупных до самых мелких (точечных). Преобладают же В-хромосомы мелких размеров. Крайние варианты морфологических и размерных характеристик В-хромосом обнаружены у *A. peninsulae*. По размерным характеристикам добавочные хромосомы этого вида можно разделить на две большие группы: 1) макрохромосомы, т.е. достаточно крупные, чтобы видеть их морфологию; 2) микрохромосомы, размеры которых столь малы, что морфология их практически не видна. Разделение добавочных хромосом на две размерные группы основано на том, что, по-видимому, эти группы хромосом имеют не только различную природу, но и разные причины возникновения.

Для детального анализа распределения числа В-хромосом у *A. peninsulae* с различной морфологией и размерами в многочисленных популяциях Ю.М. Борисовым (1986) была предложена схема, в основе которой лежит разделение группы В-хромосом с видимой морфологией на подгруппы: двуплечие и одноплечие. Двуплечие в свою очередь разделены на хромосомы крупных, средних и мелких размеров. Такая классификация позволяет учитывать число животных в популяции с различными характеристиками В-хромосом.

В популяциях Сибири, Забайкалья и Монголии преобладают животные с 2–4 метацентрическими, реже субтело- или акцентрическими В-хромосомами небольших размеров в сочетании с точечными, число которых сильно варьирует.

В популяциях Дальнего Востока преобладают животные с 1–2 мелкими метацентрическими В-хромосомами. Как редкий вариант, в 7 популяциях из 33 исследованных, встречены добавочные хромосомы акроцентрической морфологии, в 10 популяциях – метацентрики крупных размеров (табл. 12). Кроме того, в одной из популяций Приморского края в пос. Новолитовск нами обнаружен ранее не описанный вариант добавочных хромосом – самый крупный в наборе субтелоцентрик (рис. 6, а, б). Результаты дифференциального окрашивания хромосомных препаратов показали, что эта хромосома имеет слабое диффузное окрашивание как при G-, так и при C-окрашивании (Kartavtseva et al., 1999; 2000). Как редкий вариант добавочных хромосом для мышей Дальнего Востока России – точечные (D's) хромосомы. Эти структуры обнаружены нами у 27 животных из 9 локалитетов. Частота таких животных варьировала от 0,045 в Уссурийском заповеднике до 0,66 в селах Буссевка и Кучелиново.

4.1.2. Числа В и частота животных с В-хромосомами у видов рода *Apodemus*

Добавочные хромосомы описаны у представителей 3 видов: *A. agrarius*, *A. peninsulae*, *A. argenteus*.

A. agrarius. Несмотря на то что в европейской части ареала полевой мыши исследовано большое количество особей из различных локалитетов, В-хромосомы отмечены не были (табл. 1). В азиатской части ареала В-хромосомы обнаружены нами лишь у трех особей из трех популяций Дальнего Востока России. У двух особей (пос. Малышево Хабаровского края и пос. Пограничный Приморского края) все клетки имели одну добавочную микрохромосому, в то время как у животного из окр. Владивостока акроцентрическая В-хромосома средних размеров обнаружена в 53% исследованных метафазных пластинок (Картавцева, 1994; Картавцева, Павленко, 2000). Частота особей с В-хромосомами у этого вида составила 0,026%. Приведенные данные близки таковым лишь для европейского вида лесных мышей (*S. sylvaticus*) – 0,024 (Zima, Macholan, 1995).

Дифференциальное (G-, C-) окрашивание хромосомных препаратов выявило диффузное G-окрашивание акроцентрических добавочных хромосом и гетерохроматиновую природу как акроцентрических В-хромосом, так и микрохромосом (Картавцева, 1994). Микрохромосомы были более ярко C-окрашены, чем акроцентрические добавочные хромосомы.

A. argenteus. Несмотря на то что хромосомные наборы *A. argenteus* изучались многими японскими исследователями, добавочные хромосомы были обнаружены относительно недавно. Так, в работе, посвященной особенностям Q- и C-окрашивания хромосом *A. argenteus hokkaidi*, у трех из семи исследованных мышей о-ва Хоккайдо была обнаружена В-хромосома ($2n=46+1B$) (Obara, Sasaki, 1997a, b). У двух самок добавочная хромосома была очень мелкой, мельче, чем самая мелкая хромосома набора, а у самца – средних размеров метацентриком. В-хромосомы имеют плотное C-окрашивание по всей длине. Клеточных клонов по числу добавочных хромосом не обнаружено.

A. peninsulae. Более 700 особей восточноазиатской мыши из 63 локальных популяций было подвергнуто кариологическому анализу (табл. 12, рис. 5). Описаны различные уровни изменчивости числа и морфологии В-хромосом – индивидуальная (мозаицизм), внутрипопуляционная и межпопуляционная. Показано, что число добавочных хромосом в различных популяциях варьирует от 0 до 24 (24 наблюдались однажды в популяции Красноярского края).

В результате многих исследований было показано, что почти во всех материковых популяциях *A. peninsulae* имеет добавочные хромосомы, в то время как в кариотипе 51 исследованного нами животного из 5 локалитетов о-ва Сахалин В-хромосомы не обнаружены.

Хромосомные характеристики восточноазиатской мыши

Karyotype characteristics in Korean mouse

Район исследования	Число исследованных животных			
	всего	без В-хро- мосом	мозаиков	клонов
Сибирь				
1. Г. Томск	2	0	2	3-5
Томская область и Красноярский край	28	1	17	2-5
Томская область	8	1	0	1
	2	0	0	1
	3	0	-	-
С. Коломино	8	0	1	1-2
С. Халдеево	7	0	6	1-4
2. Г. Новосибирск	1	0	0	1
	2	0	0	1
	5	0	2	1-2
3. Шебалинский район, пос. Черга	3	0	3	4-6
4. Оз. Телецкое	1	0	0	1
	33	-	-	-
1978 г.	3	0	0	1
1980 г.	34	1	8	1-2
1986 г.	3	0	0	1
1988 г.	4	0	0	1
Всего	44	1	11	1-2
	2	-	-	-
	6	0	1	1-3
5. Новоангарск	15	0	0	1
Красноярский край: Рыбнинский район	2	0	1	1-2
Пос. Майна	9	0	9	3-5
6. Правый берег р. Кан	20	-	-	-
1982 г.	6	0	3	1-2
1983 г.	14	0	3	1-2
1987 г.	4	0	4	1-2
1988 г.	1	0	0	1
Всего	25	0	10	1-2
7. Красноярск	3	0	3	2-3
8. Левый берег р. Енисей	30	-	-	-
1981 г.	8	0	3	1-2
1982 г.	4	0	2	1-2
1983 г.	16	0	1	1-2
1986 г.	2	0	0	1
1987 г.	3	0	2	1-2
Всего	34	0	9	1-2
	5	0	4	1-3

Таблица 12

(A. peninsulae) из различных районов исследования

Apodemus peninsulae from different localities

Число В-хромосом				% мозаицизма	Источник
всего	A-St	m-sm	D's		
3-8	0	1-6	0-3	100	Наши данные
1-24	0	-	-	-	Волобуев, 1980; Тимина и др., 1980
0-3	0	0-3	0	0	Kral, 1971
1-2	0	0-4	0	0	Bekasova et al., 1980
6-20	-	-	-	-	Попова и др., 1980
0-4	0	0-4	0	12,5	Волобуев, 1979
7-13	0	5	1-6	85,7	-//-
2	0	2	0	0	Kral, 1971
5-12	2-5	3-6	1-5	0	Раджабли, Борисов, 1979
5-12	0-5	3-6	2-5	40	Борисов, 1990г
	0	0-3	2-9	100	Наши данные
3	0	3	0	0	Kral, 1971
-	-	0	1-4	0	Борисов, 1986
4-5	0	4-5	0	0	Борисов, 1990г
1-6	0	1-5	0	23,5	-//-
6	0	6	0	0	-//-
2-3	0	2-3	0	0	-//-
0-6	0	0-6	0	25	-//-
-	-	(0-3)	0	-	Ishak et al., 1991
2-7	0	2-7	0	16,7	Борбиев, 1991
4-10	0	4-10	1	-	Борисов, 1986
12-17	-	-	-	50	Раджабли, Борисов, 1979
13-24	0	1-4	15	100	Волобуев, 1979
4-17	0	0-2	2-14	-	Борисов, 1986
3-11	0	0-3	3-9	50	Борисов, 1990б
6-15	0	0-4	2-14	21,4	-//-
3-9	0	0-5	1-6	100	-//-
8	0	4	4	0	-//-
3-15	0	0-5	1-14	40	-//-
2-7	0	2-5	2-5	100	Kolomiets et al., 1988
0-7	0-3	0-2	0-5	-	Борисов, 1986
2-5	0	1-3	1-4	37,5	Борисов, 1990б
4-5	0	1-3	1-3	50	-//-
1-4	1	0-4	0-4	6,3	-//-
4-6	0	3-4	1-2	0	-//-
3-7	0	0-4	2-4	66,7	-//-
1-7	1	0-4	0-4	26,4	-//-
3-8	0	1-4	1-5	80	Борбиев, 1991

Район исследования	Число исследованных животных			
	всего	без В-хро- мосом	мозаиков	клонов
9. Правый берег р. Енисей	10	-	-	-
1	1	0	1	3
1981 г.	5	0	2	1-2
1982 г.	4	0	1	1-2
1987 г.	1	0	1	1-2
Всего	10	0	4	1-2
Западные Саяны				
10. Кара-Джем и Большой порог р. Енисей	17	-	-	-
28	28	0	9	1-3
Алтай	1	1	0	1
Тува				
11. Г. Кызыл, левый берег р. Енисей	2	0	2	3-5
12. Убсунурская котловина	5	0	5	3-5
13. Пос. Барда	7	0	0	0
14. Пос. Кочергат	15	0	0	0
15. Г. Байкальск	20	0	11	?
7	7	0	6	1-5
2	2	-	-	-
16. Г. Бабушкин	9	0	5	?
17. Пос. Иволгинск	2	0	1	2
1	1	0	1	2
18. Оз. Щучье	3	0	0	1
19. Г. Улан-Удэ	3	0	2	1-2
Оз. Байкал, 1991 г.	23	0	0	-
1992 г.	11	0	0	-
Всего	44	0	0	-
Читинская область				
20. Пос. Новокручининский	3	0	1	1-2
21. Г. Сретенск	4	0	4	5
22. С. Боты	4	0	4	4-5
Монголия (Северная Монголия)	1	0	1	2
23. Хангай, Западный Хэнтэй	4	0	0	2-3
24. Булганский аймак	4	0		
25. Монастырь Амар-Хийд, 1980 г.	13	0	0	1
1983 г.	4	0	0	1
Всего	17	0	0	1
26. Предгорье Большого Хингана	1	0	0	1
Амурская область				
27. С. Белогорье 1986 г.	4	0	4	3-5

Продолжение табл. 12

Число В-хромосом				% мозаицизма	Источник
всего	A-St	m-sm	D's		
4-12	0	1-4	3-10	-	Борисов, 1986
10-12	1	1-4	9-10	100	Борбиев, 1991
4-10	1	1-2	2-10	40	Борисов, 1990б
4-9	1	1-4	4-5	25	-//-
10-12	1	1	8-10	100	-//-
4-12	1	1-4	1-5	40	-//-
0-6	0	0-2	0-2	-	Борисов, 1986
1-12	0-1	0-5	0-9		Борисов, 1990б
0	0	0	0	0	Bekasova et al., 1980
15-17	0	0	15-17	100	Картавцева и др., 1988
3-8	1-6	0	0-3	100	-//-
2-3	2-3	0	0	0	Борисов, 1990а
1-3	1-3	0	0	0	-//-
6-14	0	0-3	3-12		-//-
6-14	0	2-5	9-11	85,7	Борбиев, 1991
(1-3)	-	-	-	-	Ishak et al., 1991
5-13	0	0-3	3-12		Борисов, 1990а
3-4	0	1-2	1-2	50	Борисов, Малыгин, 1991
3-4	0	2	1-2	100	Борбиев, 1991
2-4	0	1	2-3	0	Борисов, Малыгин, 1991
2-4	0	1-2	2-4	66,6	Борбиев, 1991
1-7	-	-	-	-	Zima, Macholan, 1995
1-3	-	-	-	-	-//-
1-7	-	-	-	-	-//-
-5	0	-4	0-1	100	Наши данные
3-8	0-2	0	3-8	100	Картавцева и др., 1988
4-7	0	0-4	2-7	100	
2-4	0	1	2-3	100	Kolomiets et al., 1988
(1-7)					
3-13	1	0-3	0-11	100	-//-
3-13		1-3	1-9		Борисов, Малыгин, 1991
2-8	1	1-3	1-6	0	-//-
3-11	0	2	1-9	0	-//-
2-11	1	1-3	1-9	0	-//-
2-7	1	1-5	0-2	0	-//-
0-4	0	0-4	0	100	Картавцева и др., 1988

Район исследования	Число исследованных животных			
	всего	без В-хро- мосом	мозаиков	клонов
Еврейская АО				
28. Пос. Биракан, 1980 г.	3	3	0	1
Хабаровский край	30	8	25	1-4
29. С. Мальшево, 1986 г.	12	3	8	1-3
30. Пос. Пивань, 1983 г.	1	0	2	3-4
1994 г.	2	1	0	1
31. Г. Комсомольск-на-Амуре	8	5	3	1-5
С. Мариинское, 1996 г.	1	0	1	1
32. С. Красное, 1981 г.	7	3	5	1-5
1996 г.	2	0	2	1-3
33. Г. Советская Гавань, 1986 г.	3	0	3	2-4
Магаданская область				
34. Г. Магадан, 1998 г.	1	0	0	1
Приморский край	105	-	39	1-3
	29	0	29	1-3
	7	2	2	1-2
35. Пос. Красный Яр	1	0	1	1-3
36. С. Мельничное, 1980 г.	5	0	5	3-5
37. Сихотэ-Алинский заповедник, 1989 г.	3	0	3	1-3
38. Пос. Рудная Пристань, 1982 г.	1	1	0	1
1990 г.	1	0	1	
1991 г.	7	3	3	0-4
1993 г.	6	1	4	1-4
39. Г. Дальнегорск	17	2	9	1-4
40. Пос. Хрустальный, 1988 г.	6	1	5	1-5
41. Пос. Чугуевка, 1986 г.	2	0	2	3-6
42. Пос. Турий Рог	3	0	3	2-3
43. Пос. Барабаш-Левада	1	0	1	5
44. Заповедник "Уссурийский", 1971 г.	25	5	5	1-3
Заповедник "Уссурийский"	6	1	0	1
1987 г.	4	0	4	3
1989 г.	3	1	2	1-5
1990 г.	9	2	7	1-4
1992 г.	1	0	0	1
1993 г.	3	0	2	1-2
1995 г.	2	0	2	2-5
1996 г.	22	0	9	1-3
1997 г.	11	1	4	1-2
1998 г.	11	0	4	1-3
Заповедник "Уссурийский" *	10	0	-	-
45. С. Кучелиново, 1989 г.	3	0	2	1-4

Продолжение табл. 12

Число В-хромосом				% мозаицизма	Источник
всего	A-St	m-sm	D's		
0	0	0	0	0	-//-
0-4	0	3	0	83,3	Каргавцева и др, 1988
0-4	0	1-4	0	66,6	Наши данные
0-4	0	0-4	0	100	-//-
0-1	0	0-1	0	0	-//-
0-4	0	0-4	0	60	-//-
4	0	4	0	0	-//-
0-3	0	0-3	0	71,4	-//-
0-3	0	0-3	0	100	-//-
0-4	0	0-4	0	100	-//-
2	0	2	0	0	-//-
0-5	0	0-3	0	41	Векасова et al., 1980
1-4	0-2	1-4	0	100	Каргавцева и др., 1988
0-5	0	0-5	0	28,6	Борисов, 1990г
0-4	0	0-4	0	100	Наши данные
0-4	0	0-4	0	100	-//-
0-4	0	0-4	0	100	-//-
1	0	1	0	0	-//-
				100	-//-
0-3	0	0-3	0-1	43,8	-//-
0-6	0	0-6	0-2	66,6	-//-
0-3	0	0-3	0	53,9	-//-
0-5	0-1	0-5	0	83,3	-//-
0-5	0	0-5	0-1	100	-//-
0-2	0	0-2	0	100	-//-
0-4	0	0-4	0	100	-//-
0-4	0	0-4	0	20	Бекасова, Воронцов, 1975
0-3	0	0-4	0	0	Kral, 1971
0-2	0	0-2	0	100	Наши данные
0-5	1	0-3	0-3	66,6	-//-
0-4	0	0-4	0-3	77,7	-//-
4	0	4	0	0	-//-
0-5	0	0-5	0	66,6	-//-
0-3	0	0-3	0	100	-//-
0-3	0	0-3	0	40,9	-//-
0-3	0	0-3	0	36,4	-//-
0-4	0-1	2-5	0-1	36,4	-//-
0-4	0-2	0-4	0-4	-	Roslik et al., 1998
0-4	0	1-3	0-3	66,6	Наши данные

Район исследования	Число исследованных животных			
	всего	без В-хро- мосом	мозаиков	клонов
46. Дер. Лукьяновка, 1990 г.	2	0	2	2-3
47. Пос. Новолитовск, 1997 г.	5	0	5	1-4
48. Верховье р. Арсеньевка	8	0	7	1-3
49. Пос. Авангард, 1994 г.	5	0	2	1-3
1997 г.	2	0	2	1-2
50. Г. Владивосток, 1985 г.	2	0	2	1-4
1992 г.	5	0	1	1-3
1998 г.	3	2	0	1
51. О-в Русский, 1985 г.	3	0	4	3-6
1998 г.	10	0	8	1-4
52. Пос. Нежино, 1990 г.	8	0	6	1-5
53. Заповедник "Кедровая Падь", 1994 г.	28	0	20	1-3
1995 г.	9	0	9	1-3
1996 г.	14	3	9	1-3
1997 г.	3	0	3	1-4
1998 г.	13	0	7	1-3
54. Пос. Рязановка, 1987 г.	4	0	4	1-4
1992 г.	2	0	2	1-3
55. Пос. Краскино, 1996 г.	3	0	3	1-3
П-ов Гамов, 1982 г.	1	0	1	4
1988 г.	2	0	2	3-4
1990 г.	1	0	1	4
56. Ст. Хасан	2	0	2	
57. Корея	5	0	0	1
	5	0	0	1
О-в Сахалин				
58. Г. Оха	7	0	0	1
Пос. Сокол и пос.Тымовск	37	37	0	1
59. Пос. Тымовск	1	1	0	1
60. Пос. Сокол	6	6	0	1
1980 г.	1	1	0	1
1982 г.	5	5	0	1
1990 г.	5	5	0	1
1991 г.	4	4	0	1
1998 г.	16	16	0	1
61. Пос. Томари, 1994 г.	3	3	0	1
62. Пос. Горнозаводск, 1994 г.	5	5	0	1
Япония				
63. О-в Хоккайдо	9	0	0	-
дикие	19	0	0	1
лабораторные	55	1	0	1
культура тканей	8	0	8	2-3
Всего	74	0	0	1
	5	0	0	1

*Животные лабораторного разведения (до F6).

Примечание. В скобках даны числа В-хромосом метафазы I мейоза.

Окончание табл. 12

Число В-хромосом				% мозаицизма	Источник
всего	A-St	m-sm	D's		
0-5	0	0-5	0	100	-//-
1-4	0	1-4	0-1	100	-//-
1-2	0-1	1-2	0	87,5	-//-
1-4	0	1-4	0	40	-//-
0-2	0	0-2	0	100	-//-
1-4		1-4	0	100	-//-
1-4	0	1-4	0	20,0	-//-
0-1	0	1	0	0	-//-
0-4	0	0-4	0	80	-//-
0-3	0	0-3	0	80	-//-
0-5	0-1	0-5	0-3	75	-//-
0-6	0-1	0-4	0	71,4	-//-
0-4	0	0-4	0	100	-//-
0-5	0	0-5	0-1	64,3	-//-
0-2	0	0-2	0	100	-//-
2-4	0-1	0-4	0	53,8	-//-
1-4	0	1-4	0	100	-//-
0-4	0	0-4	0	100	-//-
1-2	0	1-2	0	100	-//-
1-4	0	1-4	0	100	Наши данные
1-4	0	1-4	0	100	-//-
0-4	0	0-4	0	100	-//-
1-2		0-2	0	100	-//-
2-6	0	2-6	0	0	Koh, 1986
3	0	3	0	0	Abe et al., 1997
0	0	0	0	0	Наши данные
0	0	0	0	0	Bekasova et al., 1980
0	0	0	0	0	Наши данные
0	0	0	0	0	Kartavtseva, Roslik, 1993
0	0	0	0	0	Zima, Macholan, 1995
0	0	0	0	0	Наши данные
0	0	0	0	0	-//-
0	0	0	0	0	-//-
0	0	0	0	0	-//-
0	0	0	0	0	-//-
0	0	0	0	0	-//-
1-11		5	0		Hayata et al., 1970
1-13	0-1	0-9	0-9	0	Hayata et al., 1973
0-8	0-2	0-8	0-8	0	-//-
3-9	-	-	-	100	-//-
1-9	0-2	0-9	0-9	0	-//-
3-6	0	2-3	0-2	0	Abe et al., 1987

Исследования 33 локальных популяций *A. peninsulae* материковой части Дальнего Востока показали что числа добавочных хромосом варьируют от 0 до 6 (Kartavtseva et al., 2000). Однако, как правило, животные имеют от 1 до 3 В-хромосом и изученные локальные популяции достоверно не различаются по этому признаку.

Нами были исследованы две популяции восточноазиатской мыши из заповедников "Кедровая Падь" и "Уссурийский", южное Приморье в течение пяти лет. Складывалось впечатление, что популяции различались по числу добавочных хромосом, которые варьировали от 0 до 5 и от 0 до 3 соответственно. Однако в более ранней работе (Бекасова, Воронцов, 1975) были описаны особи с четырьмя и пятью добавочными хромосомами. В уссурийской популяции в 1994 г. отмечены животные с 6 В-хромосомами (табл. 12). Таким образом, суммарные данные по двум заповедникам (рис. 18) позволяют говорить, что две популяции юга Приморского края, исследованные в настоящей работе, хотя и различались по количеству В-хромосом, однако эти различия, по-видимому, следует рассматривать как хромосомные характеристики популяций на период исследования. Максимальные значения числа В-хромосом были отмечены в годы высокой численности мышей. В эти же годы в их кариотипах обнаружены редкие варианты добавочных хромосом (метацентрики крупных размеров, акроцентрики, точечные). В годы депрессий популяции число В-хромосом в кариотипах исследованных мышей, как правило, не более 3 (Картавцева, 1999).

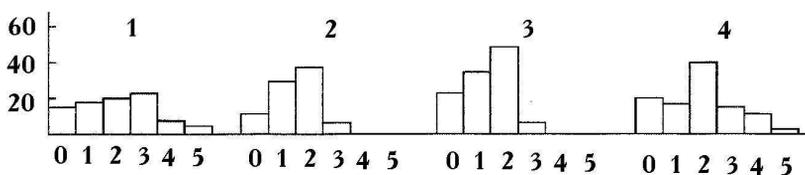


Рис. 18. Распределение животных с добавочными хромосомами. По оси абсцисс – число В-хромосом у различных популяций суммарно по сезонам в разные годы: по оси ординат – количество животных (в %) с определенным числом В-хромосом. Популяция: 1 – заповедника «Кедровая Падь» (1996), 2–4 – Уссурийского заповедника: 2 – 1996 г., 3 – 1997 г., 4 – 1971 г. (по: Бекасова, Воронцов, 1975)

Fig. 18. Distribution of the animals with additional chromosomes. On an axis – number В-chromosomes in the various populations totally on seasons in different years: on an axis of ordinates – quantity (amount) of the animals (in %) with certain number В-chromosomes. Populations: 1 – "Kedrovaja Pad" Reserve (1996), 2–4 – "Ussurijskii Reserve": 2 – 1996, 3 – 1997, 4 – 1971 (on Bekasova, Vorontsov, 1975)

В популяциях Дальнего Востока России с различной частотой обнаружены мыши и без добавочных хромосом. В Амурской области и Хабаровском крае частота животных без добавочных хромосом варьировала от 0,5 до 0, в популяциях Приморского края – от 0,2 до 0 (Kartavtseva et al., 2000).

Макрохромосомы

Число макрохромосом, как правило, варьирует от 1 до 8. Статистический анализ числа В-хромосом исследованных популяций показал, что для *A. peninsulae* среднее число добавочных макрохромосом равно 1–2, за исключением сахалинской популяции, которая вообще не имеет В-хромосом. Как редкий вариант число 5 отмечено в двух популяциях Сибири, одной – Алтая, одной – Монголии, одной – Прибайкалья и двух – Приморья. Число 6 – в двух популяциях Сибири, одной – Алтая, одной – Тувы, одной – Прибайкалья, одной – Кореи. Число 7 – в двух популяциях Алтая и Прибайкалья, а 8 – в популяции Прибайкалья (табл. 12).

Применение кластерного анализа при анализе числа макрохромосом, входящих в состав клонов всех исследованных популяций (табл. 12), показало наличие трех кластеров (всего проанализировано 885 клонов мышей из 63 локальных популяций). В первый кластер вошли мыши с высокими числами макрохромосом (новосибирские и томские популяции), во второй – с низкими числами (популяции Восточной Сибири, Монголии, Бурятии, Дальнего Востока), в третий – с очень высокими числами (популяции о-ва Хоккайдо) (рис. 19). Популяции Сахалина не рассматривались т.к. не имеют добавочных хромосом. Таким образом, по числу макрохромосом восточноазиатских мышей можно разделить на четыре географические группы: сибирско-забайкальско-бурятскую, материковую дальневосточную, сахалинскую и хоккайдскую.

Дифференциальное окрашивание (G- и C-) добавочных макрохромосом восточноазиатской мыши показало, что в популяциях мышей Сибири эти структуры имеют рисунок G-полос и C-блоков, сходный с таковым в хромосомах основного набора (рис. 20). Добавочные хромосомы мышей популяций материковых популяций Дальнего Востока имеют диффузное C-окрашивание по всей длине (более плотное, чем эухроматин, и менее яркое, чем прицентромерный гетерохроматин). В-хромосомы хоккайдской популяции содержат яркие C-блоки в прицентромерном районе. Интересно, что в нескольких культурах клеток мышей из сахалинской популяции появились полиплоидные клетки с добавочными макро- и микро- В-хромосомами. По характеру G- и C-окрашивания они были похожи на добавочные хромосомы хоккайдских мышей (Sawaguchi et al., 1998a, b; Kartavtseva et al., 2000).

Таким образом, по характеру дифференциального окрашивания добавочных макрохромосом популяции восточноазиатской мыши можно разделить на три географические группы: сибирско-монгольскую, дальневосточную, хоккайдскую. Сахалинские мыши по данному признаку потенциально тяготеют к последней.

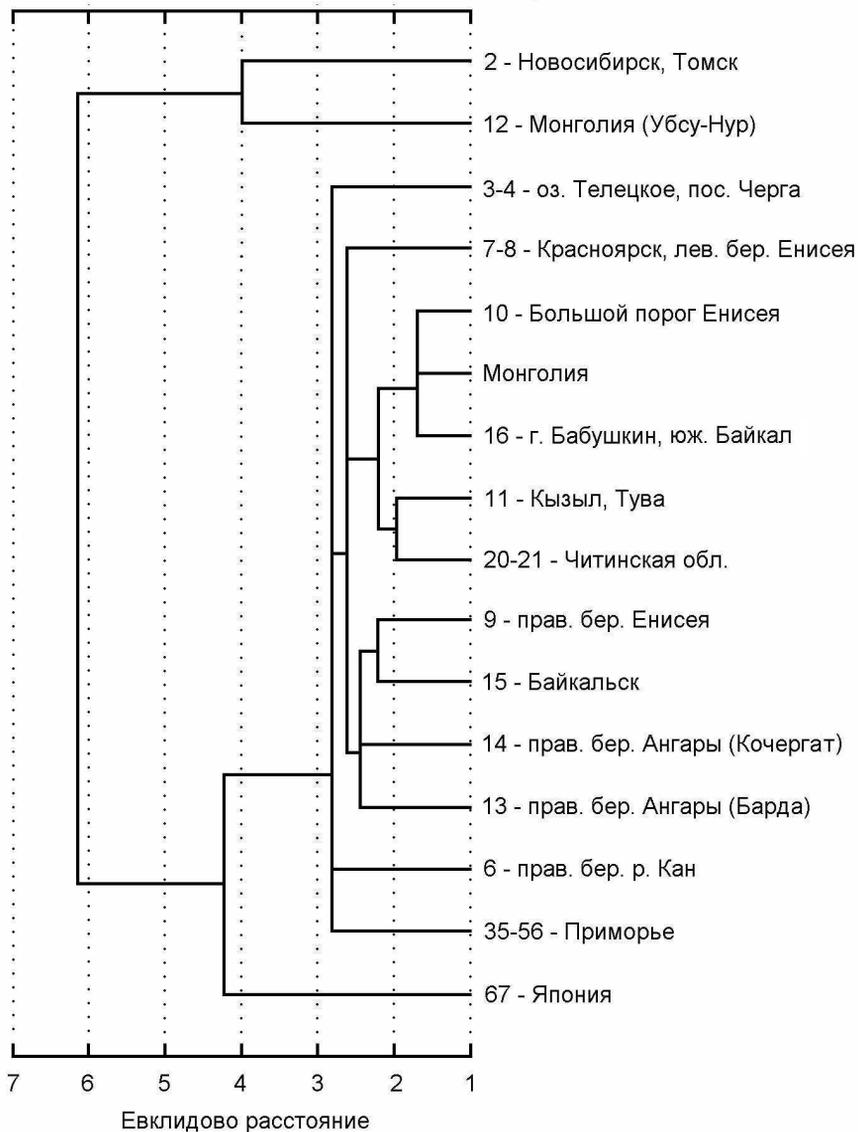


Рис. 19. Диаграмма различий популяций восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* Thomas по числу В-хромосом видимой морфологии (по нашим данным и данным Борисова (1990а-г) и Борисова и Малыгина (1991))

Fig. 19. Diagram of differences among *Apodemus peninsulae* Thomas populations in B-chromosomes number without dot chromosomes (on our data and Borisov (1990a-g) and Borisov, Maligin (1991))



Рис. 20. Схематическое изображение различных вариантов рисунка дифференциальной окраски добавочных хромосом восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* Thomas из популяции Сибири (а) (по: Борисов, 1981; Борбиев, 1991); российского Дальнего Востока (наши данные) и Кореи (б) (по: Abe et al., 1998); о-ва Хоккайдо (в) (по: Abe et al., 1998)

Fig. 20. Different variants of different staining of *Apodemus peninsulae* Thomas additional chromosomes from: a – Siberia (Borisov, 1981 in russian; Borbiev, 1991); б – Russian Far East (our data) and Korea (Abe et al., 1998); в – Hokkaido Island (Abe et al., 1998)

Микрохромосомы

Наиболее интересные результаты были получены при исследовании числа микрохромосом. Многие животные популяций Сибири и Монголии имели микрохромосомы, число которых варьировало от 1 до 17 и от 1 до 11 соответственно. Отсутствие микрохромосом характеризует лишь две популяции в Сибири и две в Забайкалье (табл. 12). В материковых популяциях ДВ России регистрировалось от одной до трех микрохромосом, которые обнаружены нами лишь у 12 животных из 4 локалитетов.

Интересно, что точечные хромосомы, как правило, сопровождают добавочные хромосомы более крупных размеров (табл. 12). В дальневосточных популяциях мы не отмечаем животных с точечными хромосомами без одновременного присутствия добавочных хромосом видимой морфологии. Однако в популяциях Западных Саян, Убсунурской котловины (Тува), Читинской области и Монголии обитают особи, в кариотипе которых присутствуют только точечные хромосомы, и процент таких животных в популяции варьирует от 45 до 100.

По литературным данным (Борисов, 1990б), нами был проведен анализ изменчивости числа добавочных (как макро-, так и микро-) хромосом восточноазиатской мыши одной из популяций Сибири – правого берега р. Кан. В этой популяции мышей были исследованы хромосомные наборы в течение 3 лет. Были учтены данные общего числа хромосом, а также числа хромосом трех размерных групп: 1) крупные+средние, 2) мелкие и 3) точечные. На рис. 21 видно, что изменчивость общего числа В-хромосом в течение времени коррелирует с изменчивостью числа хромосом третьей группы, в то время как число первой и второй групп практически не меняется.

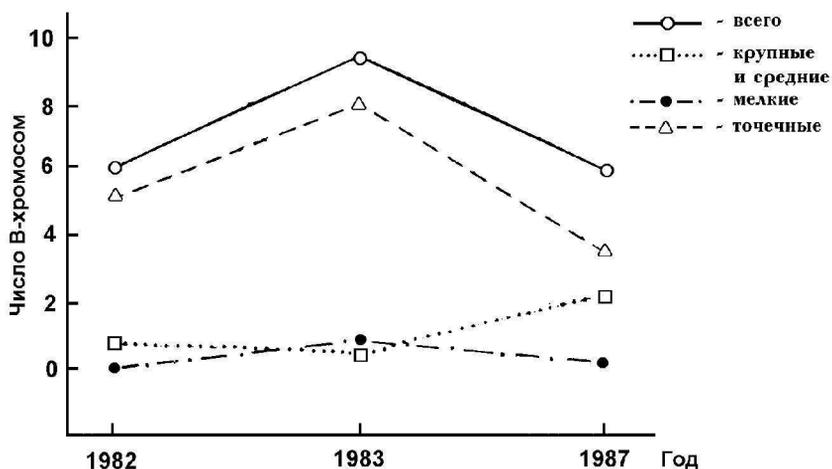


Рис. 21. Распределение числа В-хромосом разных размерных категорий восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* Thomas в популяциях правого берега р. Кан в различные годы (по: Борисов, 1990б). На рис. 5 и в табл. 12 эта популяция имеет номер 6

Fig. 21. Distribution of B-chromosomes number of different size categories of the wood mouse, *Apodemus peninsulae* Thomas, in the populations of right coast Kan river in various years (data represented by Borisov, 1990b)

Интересно, что в 1983 г. отмечено максимальное число точечных хромосом. Мы предполагаем, что в 1983 г. популяция имела высокую численность, поскольку в этот год было отловлено наибольшее число животных, и с этим состоянием популяции связано увеличение числа точечных В-хромосом.

По числу микрохромосом мышей из популяций Сибири и Дальнего Востока можно разделить на семь географических групп: 1 – популяции от Западных и Восточных Саян до р. Кан, от правого берега р. Енисей до южного берега оз. Байкал и далее через Южное Забайкалье и Монголию до Большого Хингана, где число микрохромосом варьирует от 2 до 11; 2 –

популяция Новоангарска и популяции правобережья Ангары близ Иркутска, где микрохромосомы практически отсутствуют; 3 – популяция Телецкого озера, где микрохромосомы также не отмечены; 4 – популяция Центрально-Тувинской котловины, характеризующаяся очень высоким числом микрохромосом (15–17); 5 – от восточных склонов Большого Хингана до Тихого океана и от Корейского полуострова до р. Чоломжа, где микрохромосомы регистрируются как редкий вариант; 6 – популяции о-ва Сахалин, где добавочных хромосом вообще нет; 7 – популяции о-ва Хоккайдо, где число микрохромосом варьирует от 1 до 9.

Микрохромосомы мышей из всех популяций материковой части ареала имеют диффузное G-окрашивание, в то время как в хоккайдской популяции отмечено плотное окрашивание одного из теломерных концов (Abe et al., 1997). При C-окрашивании микрохромосома красится, как правило, ярко, однако в популяциях Сибири отмечено и диффузное окрашивание (рис. 20). Следовательно, по характеру G- и C-окрашивания микрохромосом, так же как и макрохромосом, популяции можно разделить на географические группы: сибирскую, материковую дальневосточную и хоккайдскую.

Таким образом, суммируя данные по всем признакам, числу, морфологии, дифференциальному окрашиванию В-хромосом, можно выделить четыре географических группы: сибирско-забайкальско-бурятскую, материковую дальневосточную, сахалинскую, хоккайдскую. Сибирско-забайкальско-бурятская группа, по-видимому, разнообразна, и возможно подразделение на большее число популяций, имеющих различные характеристики В-хромосом, дифференцирующих популяции.

Исследование хромосомных наборов лесных мышей Сибири, Забайкалья и Монголии с использованием такого деления В-хромосом позволило показать, "что каждая популяция имеет свою цитогенетическую структуру, отличающуюся сочетанием различных вариантов системы В-хромосом. При этом для каждой из них характерно наличие наиболее часто встречаемых особей с определенным числом В-хромосом (так называемое модальное число), среднее число В-хромосом (по всем пяти классам) на особь, а также соотношение числа точечных и более крупных В-хромосом" (Борисов, 1991. С. 17). Однако не понятно, что подразумевается под словом "популяция". В одном случае это локальные популяции, например левого или правого берегов Енисея, в другом – все популяции Северной Монголии или Дальнего Востока. Так, "на побережье Телецкого озера больше мышей с двумя и тремя В-хромосомами, в окрестностях Красноярска – с 4 (левый берег Енисея), на южном побережье Байкала – с 11 и 12 и в Северной Монголии – с 3 и 4 В-хромосомами" (Борисов, 1990а, б; Борисов, Малыгин, 1991). Или "для каждой популяции характерны свои варианты системы В-хромосом, и по ним можно отличать мышей одной популяции от мышей другой популяции того же региона. Таким образом, специфические варианты системы В-хромосом являются маркерами популяций" (Борисов, 1990б). В другой работе написано, что "варианты системы В-хромосом могут быть

маркерами географических популяций *A. peninsulae*" (Борисов, Малыгин, 1991). Если проанализировать данные распределения числа хромосом в популяциях, где исследования проводились на протяжении ряда лет (например, популяция мышей правого берега р. Кан, табл. 12), можно видеть, что в в выборках различных лет из одного и того же локалитета исследуемые характеристики меняются (рис. 21).

Анализируя вышеизложенное, мы не можем согласиться с мнением Ю.М. Борисова (1991), что В-хромосомы являются признаком, дифференцирующим каждую популяцию восточноазиатской мыши, по крайней мере в отношении к материковым популяциям Дальнего Востока.

4.1.3. Числа В и частота животных с В-хромосомами у видов рода *Sylvaemus*

Среди видов рода *Sylvaemus* добавочные хромосомы встречены у 3 видов: *S. sylvaticus*, *S. flavicollis*, *S. mystacinus* (табл. 1). К сожалению, данными об изменчивости числа и морфологии В-хромосом последнего вида мы не располагаем.

Как правило, В-хромосомы в кариотипах всех трех видов представлены мелкими акроцентрическими хромосомами. Максимальные числа В-хромосом для каждого вида различны. Так, для кариотипа *S. mystacinus* известно не более двух В-хромосом, для *S. sylvaticus* – не более трех. В хромосомном наборе *S. flavicollis* обычно встречается одна или две добавочные хромосомы, однако как редкие варианты отмечены 4 и 5, а в одном случае – даже 6 и 7 (Zima, Macholan, 1995). Интересно, что далеко не во всех популяциях этих 3 видов обнаружены особи с этими структурами.

Так, у *S. flavicollis* добавочные хромосомы обнаружены во многих популяциях Европы, у *S. sylvaticus* – лишь в популяциях Балканского полуострова, Югославии и Молдавии, у *S. mystacinus* – в популяциях Греции и Болгарии (табл. 7 и 11).

Частота животных с В-хромосомами для каждого из трех видов сильно варьирует. Так, в популяциях *S. flavicollis* Европы этот показатель для вида в среднем равен 0,425 ($n=336$, где n – число исследованных животных), а для *S. sylvaticus* ($n=205$) – 0,024 (Zima, Macholan, 1995). Примечательно, что для других популяций Европы, по данным других исследователей, частота животных с В-хромосомами несколько выше: для *S. flavicollis* – 0,6 ($n=125$), на порядок выше для *S. sylvaticus* – 0,49 ($n=116$) (Giagia et al., 1985).

Наиболее интересными оказались исследования хромосомных наборов желтогорлой мыши – *S. flavicollis*. Для этого вида изучены вариации числа В-хромосом более чем 1000 животных из различных популяций Европы (табл. 11). Из табл. 11 видно, что частота животных с добавочными хромосомами различается от популяции к популяции. Примечательно, что в популяциях, где исследовано небольшое число особей и однократно, добавочные хромосомы не зарегистрированы. Возможно, что при повторном исследовании животных из этих популяций В-хромосомы будут обна-

ружены. Подтверждением сказанному может служить югославская популяция из окр. г. Башка, в которой одни исследователи не обнаружили особей с В-хромосомами (Giagia et al., 1985), а другие описали животное с одной добавочной хромосомой (Vujošević, Živković, 1987).

Частота встречаемости животных *S. flavicollis* с добавочными хромосомами в популяциях Центральной Европы варьирует в широких пределах – от 0 до 100 (табл. 5). Так, процент животных с В-хромосомами в различных популяциях Югославии варьирует от 0 до 63, Богемии – от 30 до 93,5, России – от 0 до 100. Как правило, 100%-ная встречаемость животных с В-хромосомами обнаружена в популяциях, в которых исследованы маленькие выборки ($n=3$), например из окр. Софии или из Ленинградской области.

В различные годы частота животных с В-хромосомами в одной и той же популяции может меняться как в незначительных – от 0,38 до 0,43 (горы Ястребец в Югославии), так и значительных пределах – от 0,35 до 0,60 (Северная Словакия).

Интересно объяснение распределения *S. flavicollis* с В-хромосомами по ареалу. Непонятно, почему некоторые исследователи полагают, что особи данного вида с добавочными хромосомами появляются на периферии ареала (Vujošević et al., 1991; Боескоров и др., 1995). Если посмотреть на карту, где мы представили литературные данные о популяциях желтогорлых мышей с В-хромосомами и без таковых структур (рис. 22), то можно видеть, что добавочные хромосомы встречаются скорее в популяциях центральной части ареала, чем в периферических. Эта карта подтверждает мнение Я. Зимы и М. Мачолана (Zima, Macholan, 1995) о том, что частота особей *S. flavicollis* с В-хромосомами выше в центре ареала.

Работы, посвященные исследованию добавочных хромосом на американских видах грызунов *Reithrodontomys megalotis* (Shellhammer, 1969) и *Perognathus baileyi* (Patton, 1972), показали увеличение частоты животных с добавочными хромосомами в популяциях, находящихся на периферии ареала. Однако для *S. flavicollis*, по-видимому, такой тенденции не наблюдается.

Были сделаны попытки найти различия между животными с добавочными хромосомами и без них по морфологическим, физиологическим и биохимическим характеристикам. В результате таких исследований было показано, что по присутствию В-хромосом в кариотипе, их числу нет никаких различий между самцами и самками, а также между животным, различающимися по морфометрическим характеристикам экстерьерных признаков, таких как вес, длина тела, хвоста и ступни (Vujošević, Blagojević, 1995). Кроме того, не было найдено достоверных различий между беременными самками с В-хромосомами и без В-хромосом. Так, у самок с В-хромосомами число эмбрионов варьировало от 1 до 8 ($\bar{x}=5,53$, $SD=1,71$), а у самок без В-хромосом – от 4 до 12 ($\bar{x}=5,59$, $SD=1,67$) (Zima, Macholan, 1995). Не было различий и по аллозимным характеристикам (Benmehdi et al., 1980; Britton-Davidian et al., 1991; Filippucci, 1992; Межжерин, 1990).

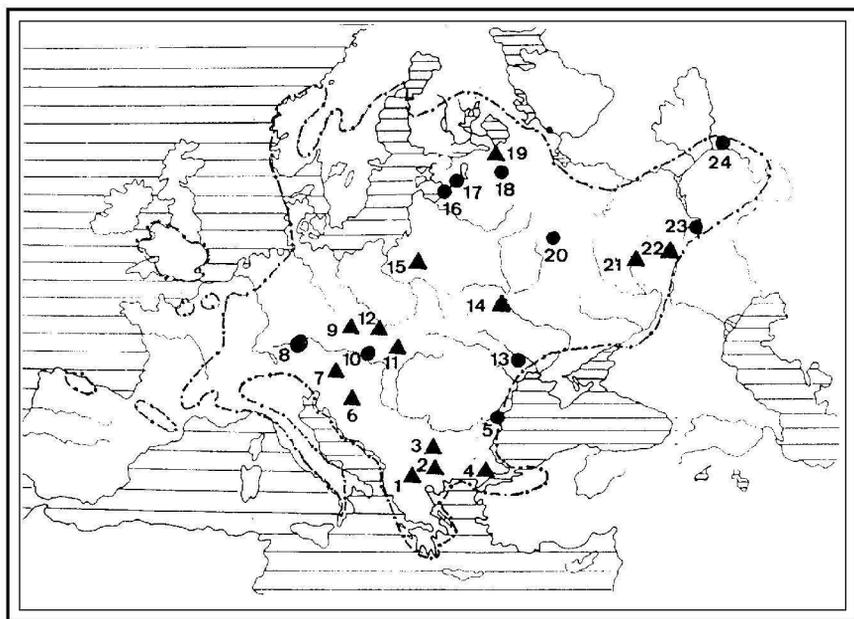


Рис. 22. Ареал и точки исследования кариотипа *Sylvaemus flavicollis* Melchior (по: Boeskorov et al., 1985; с дополнениями). Популяции мышей без В хромосом обозначены кружками, с В хромосомами – треугольниками. 1 – Македония; 2 – Греция; 3 – Болгария; 4 – Турция; 5 – Румыния; 6 – Югославия; 7 – Австрия; 8 – Германия; 9 – Богемия; 10 – Западная Словакия; 11 – Северная Словакия; 12 – Северная Моравия; 13–14 – Украина: 13 – Южный Буг; 14 – Киев; 15 – Польша; 16–17 – Эстония; 18–23 – Россия, области: 18 – Новгородская; 19 – Ленинградская; 20 – Брянская; 21 – Воронежская; 22 – Саратовская; 23 – Самарская; 24 – Удмуртия

Fig. 22. *Sylvaemus flavicollis* Melchior geographic distribution (Boeskorov et al., 1985) and point of chosomal research. Populations of the yellow-necked mouse without B-chromosomes are shown by circles, with B-chromosomes are shown by triangles. 1 – Macedonia; 2 – Greece; 3 – Bulgaria; 4 – Turkey; 5 – Romania; 6 – Yugoslavia; 7 – Austria; 8 – Germany; 9 – Bohemia; 10 – Western Slovakia; 11 – Northern Slovakia; 12 – Northern Moravia; 13–14 – Ukraine: 13 – Southern Bug; 14 – City of Kiev; 15 – Poland; 16–17 – Estonia; 18–23 – Russia: 18 – Novgorod City; 19 – Leningrad City; 20 – Bryansk City; 21 – Voronezh City; 22 – Saratov City; 23 – Samara; 24 – Udmurtiya Region

Интересно, что у лемминга описана сопряженность изменчивости числа хромосом с некоторыми морфологическими признаками (Гилева, 1973). У лисиц найдена корреляция изменчивости мозаицизма со степенью доместикиции. Животные с большим количеством мозаиков и клонов преобладали в группе лисиц, селектированных по поведению – спокойных в отличие от агрессивных (Беляев и др., 1974а).

Дифференциальное (G-, C-) окрашивание хромосомных наборов *S. flavicollis* дало различные результаты. По данным одних авторов, добавочные хромосомы имеют сходство рисунка G-полос и C-окрашивания с таковым у А-хромосом (Vujošević et al., 1984, 1991; Vujošević, Živković, 1987; Vujošević, 1992). По данным других авторов, В-хромосомы имеют диффузное G- и C-окрашивание по всей длине хромосомы: среднее по интенсивности между окраской эухроматина и прицентромерного гетерохроматина (Najafova et al., 1993; Саблина и др., 1985; Орлов и др., 1996; наши данные). Интересно, что добавочные хромосомы мышей из популяции Ленинградской области имели одновременно оба типа окрашивания (Саблина и др., 1985).

Для *S. sylvaticus* дифференциальное окрашивание В-хромосом показало сходство G- и C-окрашивания с хромосомами основного набора. Для *S. mystacinus* данные о дифференциальном окрашивании добавочных хромосом не известны.

4.2. Числа В-хромосом, частота животных с добавочными хромосомами и динамика численности популяций

4.2.1. Виды рода *Sylvaemus*

Интересными оказались исследования, посвященные изучению распределения животных с В-хромосомами в различные сезоны года в одной популяции. Полученные данные были сопоставлены с динамикой численности исследуемой популяции. Такие работы были проведены в двух популяциях *S. flavicollis* Югославии и Польши.

В популяции Югославии (горы Цер) исследовано 54 животных в течение четырех сезонов года. Частота животных с добавочными хромосомами в мае и июле была равна 0,22, а в марте и сентябре–ноябре – 0,39 и 0,33 соответственно. Число В-хромосом колебалось от 0 до 3. Было замечено, что число животных с В-хромосомами падает вместе с показателем численности популяции, а число В-хромосом у животных, имеющих такие структуры, в период снижения численности популяции в среднем несколько выше (2,0 против 1,5) (Vujošević, Vladojević, 1995).

Сезонные различия по частоте встречаемости мышей с В-хромосомами были выявлены и в популяции Беловежского леса Польши (Wojcik, Wojcik, 1999). В польской популяции желтогорлых мышей с осени 1986 г. по весну 1988 г. было исследовано 227 животных. Показано, что частота животных с В-хромосомами выше в осенней выборке (0,3), где преобладают молодые животные, чем в весенней (0,1), где присутствует большой процент перезимовавших взрослых животных. Авторы делают вывод, что в исследуемой популяции в первую очередь идет элиминация взрослых животных, имеющих В-хромосомы, и таким образом естественный отбор направлен против особей, имеющих В-хромосомы.

Поскольку мышей отлавливали в разные сезоны года, когда популяция находилась на различных фазах численности животных, авторы предполо-

жили, что появление добавочных хромосом связано с динамикой численности популяции (Vujošević, Blagojević, 1995).

К сожалению, во многих работах, посвященных исследованию добавочных хромосом, не указан сезон и год отлова, поэтому эти данные отсутствуют в табл. 11.

Исследование изменчивости числа животных, имеющих добавочные хромосомы, в различные сезоны года, как было сообщено выше, проведено в популяциях желтогорлой мыши – *S. flavicollis* Югославии (Vujošević, Živković, 1987; Vujošević, 1992; Vujošević, Blagojević, 1995) и Польши (Wojcik, Wojcik, 1999). Показано, что частота животных с В-хромосомами положительно коррелирует с численностью популяции.

Данные, полученные нами, позволяют показать иную картину корреляции частоты животных с В-хромосомами и количества В-хромосом с численностью популяции. У исследованных *A. peninsulae* частота животных с добавочными хромосомами была меньше на фазах поднятия численности популяции и максимальна во время депрессии. Аналогичные данные получены нами для крысовидного хомячка *Tscherskis triton* из популяций юга Приморского края, в кариотипе которого В-хромосомы появляются лишь в годы депрессии численности (Картавцева и др., 1979; Kartavtseva, 1995). В годы нарастания численности частота животных с В-хромосомами падает, а на пике численности может быть равна нулю. Таким образом, частота животных с В-хромосомами отрицательно коррелирует с численностью популяции.

4.3. Мозаицизм и динамика численности *A. peninsulae*

Мозаицизм, связанный с числом В-хромосом, был описан почти для всех популяций восточноазиатской мыши. Процент мозаицизма варьирует от 0 до 100 не только между популяциями, но между выборками разных лет в одной и той же популяции (табл. 12).

Хорошо известно, что популяции лесных мышей, как и других мелких грызунов, подвержены резкому колебанию численности. Поэтому наряду с хромосомными характеристиками нами изучена и динамика численности лесной мыши (Картавцева, 1999). В качестве модельных популяций были взяты две популяции юга Приморского края Дальнего Востока России. Первая находится на территории заповедника "Кедровая Падь", который расположен на отрогах Черных гор; вторая – на территории заповедника "Уссурийский" (= "Супутинский"), который расположен на южных отрогах Сихотэ-Алинского хребта, пересекающего Приморский край с севера на юг.

В кариотипах исследованных мышей двух популяций Приморского края число В-хромосом варьировало от 0 до 5, в связи с чем диплоидные числа изменялись от 48 до 53. В-хромосомы отнесены к четырем размерным группам: крупные, средние, мелкие, точечные. X-хромосома – крупный акроцентрик, Y-хромосома – мелкий акроцентрик идентифицировались

только после дифференциального окрашивания хромосомных препаратов. Из 47 исследованных животных двух заповедников 28 имели мозаичный кариотип, обусловленный вариацией не только числа, но и морфологии В-хромосом. Число клеточных клонов у мозаиков варьировало от 2 до 3. Всего обнаружено 15 вариантов клеточных клонов, различающихся количеством и размерами В-хромосом (табл. 13). В обеих популяциях преобладали животные с клонами, имеющими одну или две мелкие метацентрические В-хромосомы.

Таблица 13

Варианты клеточных клонов в популяциях *Apodemus peninsulae* из заповедников "Кедровая Падь" (№ 1) и "Уссурийский" (№ 2)

Variants of cell clones in the *Apodemus peninsulae* from Kedrovaya Pad (№ 1) and Ussuriiskii (№ 2) reserves

Варианты клонов	Формула клона*	Особи с вариантом клона, %	
		популяция № 1	популяция № 2
1	0:0.0.0.0.00	9,4	11,7
2	1:0.0.1.0.00	18,9	27,8
3	1:0.1.0.0.00	7,8	4,3
4	2:0.1.1.0.00	7,5	8,7
5	2:0.2.0.0.00	5,6	1,3
6	2:0.0.2.0.00	18,9	23,4
7	2:0.0.1.0.01	3,7	4,3
8	3:0.0.2.0.01	1,9	0
9	3:0.1.2.0.00	9,4	2,7
10	3:0.0.3.0.00	7,8	10,2
11	3:1.1.1.0.00	0	1,3
12	4:0.0.4.0.00	3,8	1,3
13	4:0.2.2.0.00	0	1,3
14	5:0.0.4.0.01	1,7	1,3
15	5:0.0.5.0.00	3,6	1,3

* Формула цифрового кодирования вариантов системы В-хромосом восточно-азиатской мыши: первая цифра – общее число В-хромосом, вторая – число В-хромосом 1-го класса, третья – 2-го класса, четвертая – 3-го класса, пятая – 4-го класса, шестая и седьмая – 5-го класса. Число В-хромосом 5-го класса обозначается двухзначной цифрой, так как у некоторых особей из других популяций их более 10.

Кариотипы 24 исследованных мышей популяции заповедника "Кедровая Падь" имели 0–5 В-хромосом трех размерных групп: средние, мелкие, точечные (табл. 14). Крупные хромосомы в исследованные годы не обнаружены. Кариотип 33 исследованных мышей уссурийской популяции имел от 0 до 3 добавочных хромосом четырех размерных групп: крупные, средние, мелкие, точечные. В обеих популяциях клоны с точечными В-хромосомами встречались редко. Каждая сезонная выборка обеих популяций имела свои характеристики по количеству В-хромосом. Максимальное чис-

Таблица 14

Распределение добавочных хромосом и мозаицизм в клетках костного мозга у *Apodemus peninsulae* (заповедник "Кедровая Падь")

Distribution of supernumerary chromosomes and mosaicism in the bone-marrow cells in *Apodemus peninsulae* from Kedrovaya Pad Reserve

№	Зоологический номер и пол	2n	Формула вариантов системы В-хромосом*	Клетки с различными клонами, %
			1994 г. (лето)	
1	41-94 Е	50	2:0.1.1.0.00	100
2	42-94 Е	50	2:0.2.0.0.00	100
3	43-94 Г	50	2:0.2.0.0.00	100
4	44-94 Е	49	1:0.0.1.0.00	100
			1995 г. (лето)	
5	28-95 Е	48	0:0.0.0.0.00	19
		49	1:0.0.1.0.00	81
6	30-95 Г	48	0:0.0.0.0.00	10
		49	1:0.0.1.0.00	80
		49	1:1.0.0.0.00	5
		50	2:0.0.2.0.00	5
7	31-95 Г	49	1:0.0.1.0.00	21
		50	2:0.0.1.0.01	79
8	33-95 Е	50	2:0.0.0.0.00	38
		51	3:0.1.2.0.00	52
		52	3:0.0.3.0.00	10
9	34-95 Е	49	0:0.0.0.0.00	12,5
		50	2:0.0.2.0.00	5
		50	2:0.2.0.0.00	5
		50	2:0.1.1.0.00	70
		51	3:0.1.2.0.00	7,5
10	35-95 Г	49	0:0.0.0.0.00	5
		50	2:0.0.2.0.00	12,5
		50	2:0.1.1.0.00	27,5
		51	3:0.1.2.0.00	32,5
		51	3:0.0.3.0.00	17,5
			1996 г. (весна)	
11	9-96 Е	49	0:0.0.0.0.00	30,8
		50	2:0.0.2.0.00	42,8
		51	3:0.1.2.0.00	26,4
12	10-96 Е	49	1:0.1.0.0.00	23,7
		50	2:0.0.2.0.00	50
		51	3:0.0.3.0.00	26,3
13	11-96 Г	49	1:0.0.1.0.00	100
			1996 г. (лето)	
14	44-96 Е	51	3:0.0.3.0.00	21,2

Окончание табл. 14

№	Зоологический номер и пол	2n	Формула вариантов системы В-хромосом*	Клетки с различными клонами, %
		52	4:0.0.4.0.00	52,3
		53	5:0.0.5.0.00	26,5
15	45-96 Г	52	4:0.0.4.0.00	71,5
		53	5:0.0.4.0.01	28,5
16	47-96 Г	50	2:0.0.2.0.00	100
17	48-96 Г	48	0:0.0.0.0.00	100
18	49-96 Е	51	3:0.0.3.0.00	100
19	52-96 Е	49	1:0.0.1.0.00	40,1
		50	2:0.0.2.0.00	49,9
1996 г. (осень)				
20	175-96 Е	48	0:0.0.0.0.00	100
21	176-96 Е	48	0:0.0.0.0.00	100
22	177-96 Е	50	2:0.0.1.0.01	25,6
		51	3:0.0.2.0.01	74,4
23	178-96 Е	49	1:0.0.1.0.00	12,5
		50	2:0.0.2.0.00	27,5
24	181-96 Е	51	3:0.0.3.0.00	50,0
		49	0:0.1.0.0.00	32,5
		50	2:0.1.1.0.00	37,5
		51	3:0.1.2.0.00	30,0

* Расшифровка формулы цифрового кодирования вариантов системы В-хромосом дана в таблице 13.

ло В-хромосом (5) обнаружено в популяции Кедровой Пади, в то время как в заповеднике "Уссурийский" максимальное число В-хромосом в 1996–1997 гг. не превышало 3 (рис. 23).

Исследование животных со стабильным кариотипом (как с В-хромосомами, так и без В-хромосом) показало, что такие особи обнаружены в обеих популяциях. Доля особей со стабильным кариотипом во всех трех выборках популяции Кедровой Пади варьировала незначительно (от 0,33 до 0,5) (рис. 24). В уссурийской популяции доля животных со стабильным кариотипом в осенней выборке (0,7) увеличилась почти в 2 раза по сравнению с весенней и летней (0,4 и 0,4). Наиболее интересными оказались результаты исследования животных без В-хромосом. Если в популяции из заповедника "Кедровая Падь" все особи со стабильным кариотипом отмечены только в летней и осенней выборках, то в уссурийской – лишь в осенней выборке 1996 г. Примечательно, что в осенней выборке из заповедника "Кедровая Падь" все особи со стабильным кариотипом оказались без добавочных хромосом.

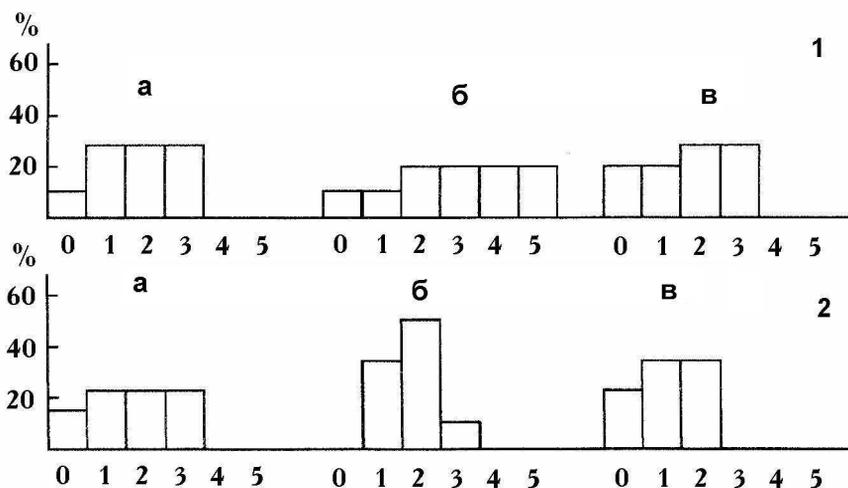


Рис. 23. Распределение животных с добавочными хромосомами. По оси абсцисс – число В-хромосом в выборках разных сезонов (а – весна, б – лето, в – осень); по оси ординат – количество животных (в %) с определенным числом В-хромосом. Популяции: 1 – заповедника «Кедровая Падь», 2 – Уссурийского заповедника

Fig. 23. Distribution of animals with additional chromosomes. On an axis – number of B-chromosomes in samples of different seasons (a – spring, б – summer, в – autumn); on an ordinates – quantity of animals (in %) with B-chromosomes. Populations: 1 – "Kedrovaja Pad" Reserve, 2 – "Ussurijskii Reserve"

В популяции заповедника "Кедровая Падь" процент мозаицизма варьировал от 0 до 100. В 1994 г. все зверьки имели стабильный кариотип, в то время как в 1995 г. все были мозаиками. Весной 1996 г. численность популяции была низкой (5%), и мы смогли исследовать всего три особи, две из которых имели мозаичный кариотип (рис. 24). Летом численность популяции поднялась до 10%, процент мозаиков вырос до 70. Таким образом, анализ мозаицизма у восточноазиатских мышей из заповедника "Кедровая Падь" в различные сезоны 1996 г. показал лишь незначительные колебания доли особей с мозаичным кариотипом и значительные колебания в различные годы (1994–1996 гг.).

В популяции заповедника "Уссурийский" из 22 исследованных мышей, отловленных в течение весны–осени 1996 г., 9 были мозаиками (табл. 15). Процент мозаиков в выборках различных сезонов варьировал от 70 (весной и летом) до 30 (осенью). Интересно, что численность данной популяции резко поднималась в течение весенне-летнего периода (5 и 20 % соответственно) и достигала пика в сентябре (60%). В то время, когда популяция находилась на фазе нарастания численности (в течение весенне-летнего периода), процент мозаиков был высок – 70. Когда процент особей, участвующих в размножении, начал падать в сентябре (по нашим данным фи-

зиологического состояния репродуктивных органов, полученным в результате вскрытия животных), количество мозаиков упало до 30 %. Весной 1997 г. численность упала до 0%, и мы не смогли отловить ни одного животного. В июле численность поднялась лишь до 1,6%, и обе отловленные и исследованные особи оказались мозаиками. В середине октября численность поднялась до 5%, а процент особей-мозаиков был равен 10 (рис. 24). Таким образом, при исследовании уссурийской популяции мы наблюдали преобладание особей с мозаичным кариотипом в весенне-летний период, когда популяция находилась на фазе активного размножения, а особей со стабильным кариотипом – в осенний, когда популяция достигла своего максимума и прекратила размножение.

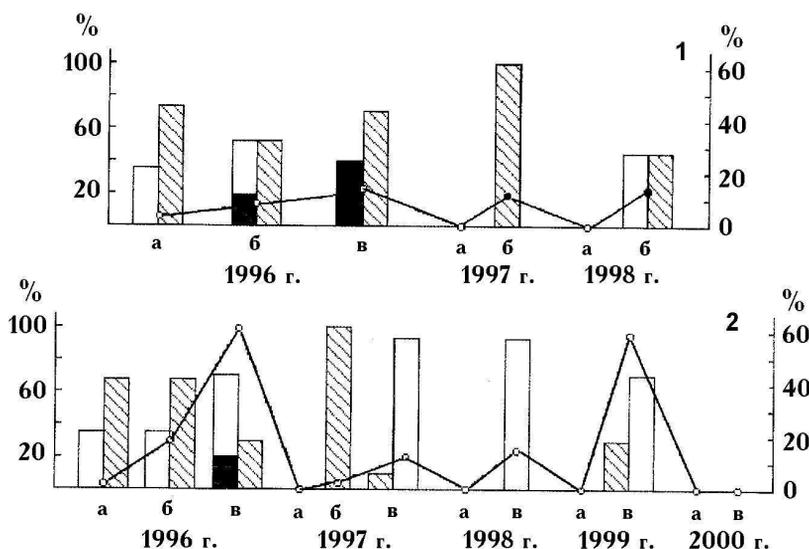


Рис. 24. Распределение животных с мозаичным и стабильным кариотипом (левая ордината) и динамика численности (правая ордината) восточноазиатской мыши в двух популяциях юга Приморского края. Стабильный кариотип: темный столбец – без добавочных хромосом, светлый – с В-хромосомами; мозаичный кариотип – заштрихованный столбец. Кривая – численность популяции на момент исследования. Популяция: 1 – заповедника «Кедровая Падь», 2 – Уссурийского заповедника (а – весна, б – лето, в – осень)

Fig. 24. Distribution of animals with mosaic and stable karyotypes (left-hand ordinate) and population dynamics (right ordinate) of wood mouse in two populations in the Primorye Territory. Dark column shows stable karyotype, without additional chromosomes, light column stable karyotype with B-chromosomes; shaded column shows mosaic karyotype. Curve – number of populations on a moment of research. 1 – population of "Kedrovaja Pad" Reserve, 2 – "Ussurijskii Reserve" (a – spring, б – summer, в – autumn)

На первый взгляд, мы получили противоречивые результаты – при одинаковой численности (15%) наблюдается различная картина распределения мозаиков: в 1994 г. – 0% , в 1996 г. – 60%. Такое распределение можно объяснить, если более внимательно рассмотреть состояние популяции в предыдущие годы. Нам известно, что с 1992 по 1993 г. популяция находилась в фазах высокой численности (20%) и в 1994 г. ожидалась ее депрессия, однако депрессия не наступила, а в конце лета (в августе) 1994 г. мы отмечали большое количество самок с резорбцией эмбрионов и самцов с неактивными семенниками, что явно предвещало депрессию следующего года. В 1995 г. численность популяции упала до 5%, но "краха" популяции мы не наблюдали. Все отловленные в этот год мыши имели мозаичный кариотип. В 1996 г. популяция находилась на фазе нарастания численности, и в момент исследования (с мая по сентябрь) все зверьки находились на стадии активного размножения. Анализ характера мозаицизма в различные сезоны 1996 г. (весна, лето, осень) показал незначительную изменчивость количества особей, обладающих мозаичным кариотипом (весна–лето), в период активного размножения популяции (рис. 24), и снижение животных-мозаиков к осени, из чего можно сделать вывод, что процент особей с мозаичным кариотипом увеличивается в период активного размножения зверьков и падает, когда размножение заканчивается.

В уссурийской популяции процент мозаиков в выборках различных лет варьирует от 36 до 100 (табл. 12). Исследование популяции в течение весенне-осеннего периода 1996 г. позволило показать увеличение мозаиков в летней генерации животных – 70% и падение в осенней до 20%, 10%, 30% в 1997, 1998 и 1999 гг. соответственно.

Нам известна работа, в которой была показана корреляция мозаицизма, связанного с изменчивостью числа В-хромосом, с доместикацией у серебристо-черных лисиц (Беляев и др., 1974а, б). Так, в группах лисиц, селекционированных по поведению (как на доместикационный эффект, так и на агрессивность), больше особей мозаиков и высококлоновых животных. Поскольку мы имеем дело с мышами, у которых репродуктивный период значительно короче, чем у лисиц, и в течение весенне-летнего периода 2–3 генерации могут принимать участие в размножении популяции, возможен естественный отбор животных по различным физиологическим и генетическим характеристикам.

Из вышесказанного можно сделать вывод, что изменчивость числа В-хромосом и характера мозаицизма на разных фазах численности популяций мышей свидетельствует о генетических различиях генераций. Поэтому указанные данные не могут быть использованы для межпопуляционного анализа восточноазиатских мышей без исследования хромосомных характеристик в каждой популяции в динамике фаз их численности.

Полученные результаты исследования хорошо согласуются с данными исследований, основанных на других характеристиках – морфологических (Большаков и др., 1980), физиологических (Lewontin, 1955; Dobzhansky,

1958; Birch, 1960) и генетико-биохимических, которые показали значительные различия популяций на различных фазах их численности.

4.4. Добавочные хромосомы и систематика *A. peninsulae*

Как было отмечено выше (разд. 2.1.2), подвидовая система восточноазиатской мыши нуждается в уточнении. До сих пор нет единого устоявшегося мнения о числе и границах распространения подвидов. Мы попытались проследить корреляцию между подвидовыми группировками и группировками, выделенными на основе изменчивости В-хромосом. На основе литературных и собственных данных по распределению в популяциях *A. p. peninsulae* числа В-хромосом и по рисунку окрашивания их на структурный гетерохроматин нами выделены четыре больших группы: 1 – Сибирская и Забайкальско-Монгольская с большим количеством В-хромосом и дифференцированным С-окрашиванием; 2 – Дальневосточная, включая Корею, с низкими числами В-хромосом и диффузным С-окрашиванием; 3 – Сахалинская без В-хромосом; 4 – Хоккайдская с высокими числами В-хромосом и их С-окрашиванием в прицентромерном районе. Примечательно, что первой группе мышей соответствует подвид *nigritalus*, второй – *peninsulae*, а третьей и четвертой – *giliacus*.

Несмотря на то что мыши двух островов – Сахалина и Хоккайдо – рассматриваются в составе одного подвида, по данным цитогенетического анализа они столь различны, что мы предложили рассматривать их как две кариологические морфы (Картавцева и др., 2000). С другой стороны, сходство рисунка С-окрашивания добавочных хромосом мышей с о-ва Хоккайдо и полиплоидной культуры клеток сахалинских мышей (Sawaguchi et al., 1998a, b) может говорить о их генетической близости.

Учитывая характеристики добавочных хромосом, можно предположить, что на территории Сибири и Дальнего Востока могут существовать еще несколько форм, имеющих собственные кариологические особенности, распространенных в следующих регионах: Алтай, Саяны, Бурятия, Западная Монголия, окр. оз. Телецкое, правый берег р. Ангара. Из вышесказанного следует, что подвидовая система *A. peninsulae* нуждается в доработке.

Формы, распространенные в Китае, из-за отсутствия хромосомных характеристик здесь не рассматриваются.

4.5. Поведение В-хромосом в мейозе

Поведение В-хромосом в мейозе достаточно хорошо исследовано у растений и насекомых. Как правило, добавочные хромосомы в мейозе не конъюгируют с А-хромосомами. Имеются сведения, что они способны к конъюгации как между собой, так и с А-хромосомами с образованием би- и мультивалентов (Jones, Rees, 1982; Switonski et al., 1987). Для млекопитающих таких сведений еще мало. Обычно проводится исследование бивалентного или унивалентного состояния и образования хиазм хромосом на стадиях поздней профазы I (диакинезе) или метафазы I мейоза (Раджабли и др., 1978; Battaglia, 1964; и др.). Наиболее интересными оказались резуль-

Таблица 15

Распределение добавочных хромосом и мозаицизм в клетках костного мозга у *Apodemus peninsulae* (Уссурийский заповедник)

Distribution of supernumerary chromosomes and mosaicism in the bone-marrow cells in *Apodemus peninsulae* from Ussuriiskii Reserve

№	Зоологический номер и пол	2n	Формула вариантов системы В-хромосом	Клетки с различными клонами, %
1990 г.				
1	8-90 Е	48	0:0.0.0.0.00	10
		49	1:0.0.1.0.00	80
		50	2:0.0.2.0.00	10
2	9-90 Е	48	0:0.0.0.0.00	15
		49	1:0.1.0.0.00	50
		49	1:0.0.1.0.00	30
3	100-90 Г	50	2:0.0.2.0.00	5
		49	1:0.0.1.0.00	10
		49	1:0.1.0.0.00	5
		50	2:0.0.2.0.00	25
		51	3:0.0.3.0.00	55
		51	3:0.1.2.0.00	5
1993 г.				
4	9-93 Е	51	3:0.0.3.0.00	100
5	10-93 Г	48	0:0.0.0.0.00	50
		49	1:0.0.1.0.00	50
6	16-93 Г	52	4:0.2.2.0.00	100
7	20-93 Г	52	4:0.0.4.0.00	90
		53	5:0.0.5.0.00	10
8	21-93 Г	50	2:0.2.0.0.00	100
1995 г.				
9	50-95 Г	49	1:0.1.0.0.00	10
		49	1:0.0.0.0.00	5
		50	2:0.1.1.0.00	75
		51	3:0.1.2.0.00	10
10	54-95 Г	50	2:0.0.2.0.00	90
		51	3:0.0.3.0.00	10
1996 г. (весна)				
11	17-96 Г	49	1:0.0.1.0.00	10
		50	2:0.0.2.0.00	70
		51	3:0.0.2.0.01	20
12	18-96 Г	50	2:0.0.2.0.00	100
13	19-96 Г	51	3:0.0.3.0.00	100
14	20-96 Г	51	3:1.1.1.0.00	100
15	21-96 Г	48	0:0.0.0.0.00	50
		49	1:0.0.1.0.00	50
16	22-96 Г	49	1:0.0.1.0.00	100

Окончание табл. 15

№	Зоологический номер и пол	2n	Формула вариантов системы В-хромосом	Клетки с различными клонами, %
17	23-96 Г	48	0:0.0.0.0.00	50
		50	2:0.0.1.0.01	50
1996 г. (лето)				
18	31-96 Г	49	1:0.0.1.0.00	40
		50	2:0.0.2.0.00	60
19	34-96 Г	50	2:0.0.2.0.00	100
20	36-96 Г	49	1:0.0.1.0.00	25
		49	1:0.1.0.0.00	25
		50	2:0.1.1.0.00	50
21	38-96 Г	50	2:0.0.2.0.00	100
22	51-96 Г	50	2:0.0.2.0.00	100
23	110-96 Е	50	2:0.0.1.0.01	100
24	111-96 Е	49	1:0.0.1.0.00	90
		50	2:0.0.1.0.01	10
25	113-96 Г	49	1:0.0.1.0.00	33
		50	2:0.1.1.0.00	34
		51	3:0.0.3.0.00	33
1996 г. (осень)				
26	127-96 Г	50	2:0.0.2.0.00	52
		50	2:0.1.1.0.00	48
27	129-96 Г	49	1:0.0.1.0.00	49
		50	2:0.1.1.0.00	51
28	131-96 Е	48	0:0.0.0.0.00	100
29	134-96 Е	50	2:0.1.1.0.00	100
30	144-96 Е	49	1:0.0.1.0.00	100
1997 г. (лето)				
31	34-97 Е	49	1:0.0.1.0.00	48
		50	2:0.0.2.0.00	51
32	36-97 Е	48	0:0.0.0.0.00	53
		49	1:0.0.1.0.00	47
33	37-97 Е	50	2:0.0.2.0.00	50
		51	3:0.0.3.0.00	50
1997 г. (осень)				
34	143-97 Е	50	2:0.0.2.0.00	100
35	144-97 Г	48	0:0.0.0.0.00	100
36	146-97 Е	49	1:0.0.1.0.00	61
		50	2:0.0.2.0.00	59
37	148-97 Е	50	2:0.0.2.0.00	100
38	150-97 Е	50	2:0.0.2.0.00	100
39	151-97 Е	50	2:0.0.2.0.00	100
40	152-97 Е	49	1:0.0.1.0.00	100
41	153-97 Г	49	1:0.0.1.0.00	100

таты исследования синаптонемного комплекса (СК) хромосом на стадии ранней профазы мейоза с использованием электронного микроскопа. Впервые этот метод был использован для анализа гомологии В-хромосом в сперматоцитах лисицы. Было показано, что у лисиц может встречаться до трех гомологичных В-хромосом, т.к. на стадиях зиготены и пахитены мейоза они образуют уни-, би- и триваленты (Switonski et al., 1987). Интересно, что С.И. Раджабли с соавт. (1978), исследуя поведение добавочных хромосом лисиц в мейозе под световым микроскопом, предположили, что би- и триваленты образованы случайными ассоциациями В-хромосом, однако не исключают возможности истинной их гомологии.

Исследование СК восточноазиатской мыши из популяций близ г. Красноярск, Телецкого озера и Северной Монголии (Борбиев и др., 1990; Kolomiets et al., 1988) показало, что в профазе мейоза В-хромосомы образуют преимущественно униваленты, реже би- и мультиваленты.

На основании того, что в 99% клеток наблюдались униваленты, был сделан вывод, что у восточноазиатской мыши среди В-хромосом редко встречаются полные гомологи (Борбиев и др., 1990). Это положение согласуется с данными световой микроскопии, а именно большим количеством вариантов дифференциального окрашивания (С- и G-окраски) В-хромосом мышей Сибири (Борисов, 1990в; Борбиев, 1991).

По данным Т.Э. Борбиева (1991), В-хромосомы восточноазиатской мыши на стадиях пахитены, диакинеза и метафазы I мейоза представлены преимущественно в виде В-унивалентов. Однако В-униваленты, как правило, подвергаются элиминации в анафазах 1 и 2 делений мейоза (Jones, Rees, 1982). В этом случае неизбежно возникали бы особи без добавочных хромосом. Элиминация добавочных хромосом из соматических клеток должна приводить к появлению клеточных клонов без В-хромосом. И если в клеточных клонах восточноазиатской мыши из популяций Сибири такие клоны (без В-хромосом) редки (Борисов, 1990а-г; Борбиев, 1991), то в клеточных клонах мышей из популяций Приморского края метафазы без В-хромосом встречаются довольно часто. Интересно, что число животных без добавочных хромосом в приморских популяциях возрастает в осенний период, когда процент перезимовавших животных крайне низок.

Анализ СК из сперматоцитов восточноазиатской мыши на стадии пахитены показал скопление точечных В-хромосом в районе полового бивалента вплоть до образования тесных ассоциаций с ним на стадии пахитены, образованное, возможно, неспецифической их конъюгацией (Борбиев, 1991). Аналогичное скопление В-хромосом вблизи полового бивалента описано у лисиц (Switonski et al., 1987).

Исследование распределения чисел В-хромосом в клетках костного мозга и клетках зародышевого пути показало увеличение среднего числа добавочных хромосом в генеративной ткани, что в свою очередь может свидетельствовать о существовании механизма премейотической аккумуляции В-хромосом в сперматогенезе восточноазиатской мыши (Борбиев и др., 1990; Борбиев, 1991; Kolomiets et al., 1988).

Использование включения радиоактивной метки (3H) уридина показало позднюю репликацию и гетерохроматиновую природу В-хромосом у восточноазиатской мыши из популяций Забайкалья и Телецкого озера (Ishak et al., 1991).

4.6. Происхождение добавочных хромосом

Имеется несколько точек зрения о происхождении В-хромосом. Наиболее распространена гипотеза происхождения добавочных хромосом от хромосом основного набора (А-хромосом) в результате транслокаций, инверсий, делеций, дупликаций. У растений добавочные хромосомы чаще встречаются в группах, где процесс видообразования связан с хромосомными перестройками, что может служить косвенным подтверждением происхождения В-хромосом от А-хромосом (Чуксанова, 1971). В пользу происхождения В-хромосом от А-хромосом могут свидетельствовать факты ассоциации В-хромосом и А-хромосом в мейозе, как это было, например, зарегистрировано у кузнечиков (Lewis, John, 1959, цит. по: Козлова и др., 1987).

В пользу происхождения В-хромосом видимой морфологии от А-хромосом у двух видов лесных и полевых мышей (*S. flavicollis* из популяций Югославии и *A. peninsulae* из популяций Сибири) свидетельствует сходство их рисунка G- и C-полос с хромосомами основного набора.

Но есть и другое мнение, что появление В-хромосом связано с дупликацией половых хромосом или их плеч, и подобно дупликациям участков основного набора (Оно, 1973; Yonenaga et al., 1976). Так, у большинства кузнечиков В-хромосомы образовались в результате делеции X-хромосомы (Hewitt, 1973, цит по: Козлова и др., 1987). Предполагается, что изменение В-хромосом во времени, после их появления, происходит в результате гетерохроматизации эухроматиновых районов (Мошкович, 1979).

В пользу появления точечных В-хромосом в кариотипе *A. peninsulae* в результате дупликации участков половых хромосом может служить факт ассоциации точечных хромосом с половым бивалентом на стадии пахитены.

Появление добавочных хромосом, не имеющих G- и C-полосы, может быть связано с амплификацией участков хромосом как аутосом, так и половых хромосом. В пользу этого свидетельствуют диффузное окрашивание этих хромосом по всей длине и появление гигантской В-хромосомы с таким типом G- и C-окрашивания в популяции Приморского края.

Случай, когда добавочные хромосомы внезапно появились в полиплоидных клетках долговременной культуры ткани восточноазиатской мыши (*A. peninsulae*) из сахалинской популяции (Sawaguchi et al., 1998a, b), где в природных популяциях В-хромосомы не регистрировали, может свидетельствовать в пользу гипотезы точечных мутаций в дуплицированных локусах (резервном материале), которая может вести к образованию новых адаптивных локусов (Борбиев и др., 1990).

Таким образом, добавочные хромосомы лесных и полевых мышей могли появиться различными путями, и их природа может быть различна.

Причины появления добавочных хромосом в кариотипе мышей также могут быть различными.

Появление добавочных хромосом у *S. flavicollis* одни авторы объясняют различной степенью загрязнения окружающей среды и полагают, что они появляются у животных в районах промышленных зон (Giagia et al., 1985; Vujošević, Živković, 1987; Vujošević, Blagojević, 1995), другие авторы такой закономерности не отмечают (Zima, Macholan, 1995).

Появление точечных В-хромосом у *A. peninsulae* в зоне загрязнения завода "Полиметалл" в Приморском крае позволяет предположить, что загрязнение тяжелыми металлами может оказывать влияние на генетический аппарат и стимулировать появление этих хромосом. Однако мы не находим объяснения появления этих структур в чистых районах и склоняемся к мнению, что появление добавочных хромосом сопряжено с различными вирусными инфекциями.

Мутагенный эффект вирусов кори, энцефалита, гриппа и других вирусных заболеваний, ведущих к резкому возрастанию хромосомных мутаций в популяциях человека (Воронцов, 1975), позволил высказать предположение, что появление В-хромосом в популяциях восточноазиатской мыши связано с вирусом клещевого энцефалита (Бекасова, 1984) или другими вирусными инфекциями (Картавцева, 1999).

Интересно, что впервые для территории Приморского края точечные В-хромосомы нами были обнаружены у потомства (F3 и F4) самки, отловленной в популяции заповедника "Уссурийский" и искусственно зараженной вирусом клещевого энцефалита (Картавцева и др, 1988; Roslik et al., 1998). Поскольку у мышей из места отлова самки – родоначальницы лабораторной линии точечных хромосом обнаружено не было, можно предположить появление у исследуемых животных самых мелких В-хромосом под воздействием вируса энцефалита. Появление точечных хромосом у мышей из популяции заповедника "Кедровая Падь", где вирус энцефалита никогда не регистрировался, но потенциально возможен (Болотин, 1991), может либо ставить под сомнение предположение о появлении точечных В-хромосом под воздействием вируса энцефалита, либо говорить о наличии других вирусных заболеваний данной популяции, в результате которых также могли появиться очень мелкие добавочные хромосомы. Так, в обеих популяциях регистрировался хантевирус (Kosoy et al., 1997).

Отсутствие В-хромосом в сахалинских популяциях, возможно, связано с изоляцией и действием принципа основателя (Бекасова, 1984). В этом случае в островных популяциях, в сравнении с материковыми, должно наблюдаться обеднение генетического материала, чего на самом деле, по данным аллозимного анализа, не происходит (Павленко и др., 1984; Павленко, 1989; Павленко, Картавцева, 1999).

Конкретные причины, вызывающие появление в кариотипе добавочных хромосом, до сих пор неясны. Тем не менее ни у кого из исследователей не вызывает сомнения, что эти структуры возникают в результате воздействия

на организм различных факторов окружающей среды и в той или иной степени поддерживаются естественным отбором.

Глава 5. ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНО ОКРАШЕННЫЕ ХРОМОСОМЫ И ЭВОЛЮЦИЯ КАРИОТИПА *SYLVAEMUS* И *APODEMUS*

Дифференциальное G-сегментирование хромосом проведено далеко не для всех кариологически изученных видов лесных и полевых мышей. Возможно, это связано с техническими трудностями, т. е. с тусклым окрашиванием G-полос хромосом у видов рода *Sylvaemus*. Тем не менее анализ попарного сравнения G-сегментации хромосом четырех видов лесных и полевых мышей: *Apodemus peninsulae*, *A. agrarius*, *S. sylvaticus*, *S. flavicollis* (Bekasova et al., 1980; Vujošević et al., 1984) и *A. peninsulae*, *A. agrarius*, *S. uralensis* (наши данные) показал большое сходство G-исчерченности всех акроцентрических хромосом (рис. 25).

Несмотря на то что G-сегментация хромосом японских видов (*A. argenteus*, *A. speciosus*, *A. peninsulae*) хорошо изучена, сведений о попарном сравнении их хромосом пока нет. По неопубликованным данным Y. Obara, по рисунку G-полос вид *A. speciosus* имеет больше сходства с *A. peninsulae*, чем с *A. argenteus* (Saitoh et al., 1989).

Метацентрические хромосомы видов рода *Apodemus*, возможно, образовались в результате перичентрических инверсий акроцентрических хромосом. В пользу этой гипотезы свидетельствует изменчивость числа метацентрических хромосом *A. agrarius* и *A. argenteus*, обусловленный перичентрическими инверсиями.

Распределение гетерохроматина. Сравнительный анализ распределения гетерохроматинового материала у 9 видов родов *Apodemus* и *Sylvaemus* показал видовую специфичность этой характеристики (табл. 5 и 8):

* только центромерный гетерохроматин характерен для *S. flavicollis*, *A. peninsulae*, *A. agrarius*, *A. argenteus*;

* теломерный гетерохроматин присутствует у *S. sylvaticus* и *S. fulvipectus* (прицентромерного гетерохроматина обнаружено очень мало);

* теломерный и центромерный гетерохроматин окрашивается у *A. speciosus*, *S. ponticus*, *S. uralensis*.

Кроме того, выявлено, что:

* гетероморфизм по величине прицентромерного гетерохроматинового участка X-хромосом у *A. argenteus*, возможно, обусловлен как дупликацией гетерохроматина, так и перичентрической инверсией;

* величина и локализация гетерохроматиновых блоков в половых хромосомах сильно варьируют от вида к виду.

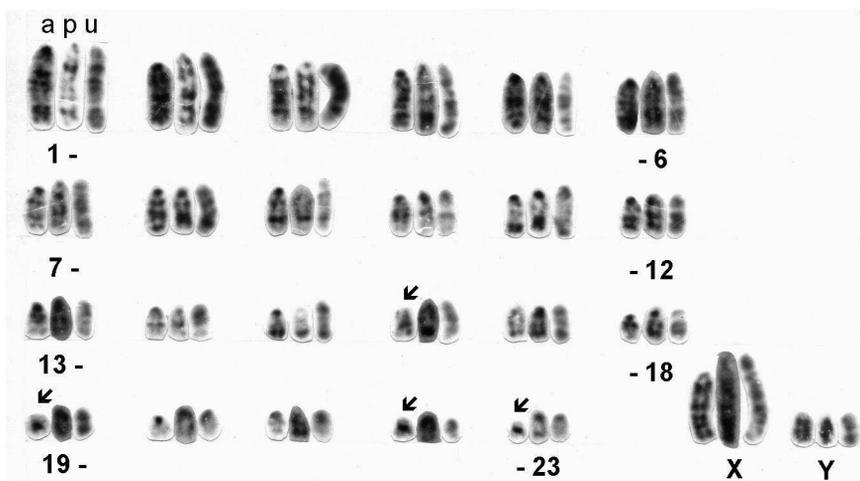


Рис. 25. Гомология дифференциально окрашенных (G-метод) хромосом трех видов мышей: а – *Apodemus agrarius*, р – *Apodemus peninsulae*, u – *Sylvaemus uralensis*. Стрелками показаны метацентрические хромосомы

Fig. 25. Chromosome G-banding of three mice species: a – *Apodemus agrarius*, p – *Apodemus peninsulae*, u – *Sylvaemus uralensis*. Arrows show metacentric chromosomes

Внутривидовой полиморфизм по количеству и локализации гетерохроматинового материала отмечен у *S. sylvaticus*, *S. uralensis*, *A. peninsulae*, изменчивость размеров Y-хромосомы (связанная с перераспределением гетерохроматина) – у *S. flavicollis*, *A. speciosus*, *A. peninsulae*.

Таким образом, эволюция кариотипа видов анализируемых родов шла в основном по пути перераспределения гетерохроматинового материала, по-видимому, с центромерных участков хромосом на теломерные. В роде *Apodemus* межвидовые различия характеризуются также и перичентрическими инверсиями. Случаи робертсоновских слияний отмечены лишь у гибридных форм *A. speciosus*.

Видоспецифичным признаком оказался и характер распределения ЯОР. Для некоторых видов, таких как *S. sylvaticus*, *S. uralensis* и *S. flavicollis*, отмечена внутривидовая изменчивость. В настоящее время трудно сказать, с чем связана такая изменчивость, с истинным полиморфизмом или наличием форм видového или подвидového ранга.

Нами был проведен сравнительный анализ (молекулярный, аллозимный, кариологический) трех относительно молодых видов: *S. fulvipectus*, *S. ponticus*, *S. uralensis*, которых объединяет то, что все они являются симпатричными видами, обитающими на Кавказе (Челомина и др., 1998). При сравнении количества и локализации ЯОР и гетерохроматина у этих видов наблюдаются последовательное снижение количества прицентромерного гетерохроматина и увеличение доли теломерного гетерохроматина в ряду

S. ponticus, *S. uralensis*, *S. fulvipectus*. В кариотипах всех видов выявляется одна пара средних аутосом с яркими крупными теломерными С-блоками. Это отличает их от европейских представителей *Sylvaemus*: у *S. sylvaticus* таких хромосом несколько, а у *S. flavicollis* они отсутствуют.

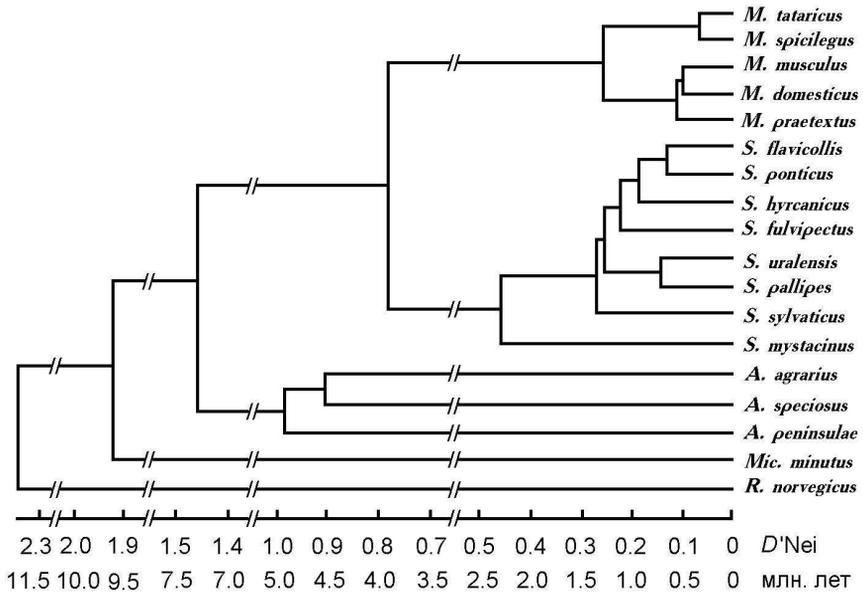


Рис. 26. Фенограмма генетических дистанций (D'Nei) между видами мышей Палеарктики. Время дивергенции (млн лет) рассчитано по формуле $T = 50 \times 10^6$ (по: Межжерин, 1997)

Fig. 26. Genetic distances (D'Nei) between Palaearctic mice. The time of the divergence (MYA) calculated with the formula $T = 50 \times 10^6$ (Mezhzherin, 1997)

В этой же последовательности видов происходит и перераспределение ЯОР. Так, у *S. ponticus* ЯОР расположены на 8–9 парах в теломерных районах, а у *S. fulvipectus* – на 7–8 парах в центромерных районах. Интересным оказался случай обнаружения из окрестностей Новороссийска у *S. ponticus* особи с промежуточным вариантом ЯОР между *S. fulvipectus* и *S. ponticus* (на 3 парах в теломерных и на трех парах в центромерных зонах). Поскольку отсюда изучена лишь одна особь, мы можем предположить два варианта объяснения имеющегося факта: либо эта особь – гибрид между *S. fulvipectus* и *S. ponticus*, либо ранее не исследованная форма.

Исследование распределения ЯОР нами и другими авторами показало, что представители родов *Apodemus* и *Sylvaemus* по этому признаку дифференцируются на три группы. Виды с ЯОР:

* в прицентромерных участках хромосом: *S. fulvipectus*;

* в теломерных районах хромосом: *A. speciosus*, *S. flavicollis*, *S. ponticus*, *S. hyrcanicus*;

* в теломерных и центромерных районах: *A. agrarius*, *A. peninsulae*, *S. sylvaticus*, *S. uralensis*.

Суммируя имеющиеся данные G- и C- окрашивания хромосом родов *Sylvaemus* и *Apodemus*, можно предположить:

1) низкую скорость хромосомной эволюции, основанную на структурных перестройках;

2) большую роль перичентрических инверсий в эволюции хромосом видов мышей рода *Apodemus*;

3) значительную роль изменчивости гетерохроматинового материала при видовой дифференциации *Apodemus* и *Sylvaemus*.

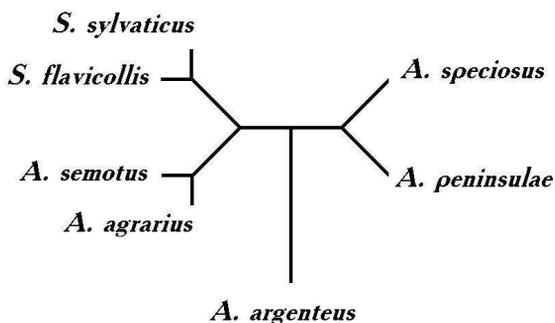


Рис. 27. Гипотетическое филогенетическое взаимоотношение 7 видов лесных и полевых мышей, построенное в результате анализа повторов рДНК (UPG-метод) (по: Suzuki et al., 1990)

Fig. 27. Hypothetical phylogenetic trees for 7 species of wood and field mice constructed based on analysis of repetitions rDNA (UPG-method) (Suzuki et al., 1990)

Результаты предпринятого нами кариологического исследования и литературных данных о лесных и полевых мышах родов *Sylvaemus* и *Apodemus* позволяют утверждать, что при большом морфологическом сходстве хромосомных наборов и стабильности G-сегментации у некоторых представителей исследуемых родов наблюдается значительное разнообразие в количестве и локализации как гетерохроматинового материала, так и ЯОР. Однако считаем, что к описанию новых видов на основе особенностей распределения гетерохроматинового материала в кариотипе следует относиться с большой осторожностью и не игнорировать данные электрофоретического (рис. 26) и молекулярного анализов (рис. 27), позволяющие не только четко дифференцировать виды данной группы мышей, но и судить об их филогенетических взаимоотношениях.

ВЫВОДЫ

Виды рода *Apodemus* почти не различаются по числу хромосом основного набора, но различаются по числу плеч хромосом. Если основные числа хромосом варьируют от 46 до 48, то числа плеч хромосом изменяются от 48 до 58. Хромосомные характеристики видов рода *Apodemus* стабильны и, как правило, позволяют дифференцировать виды.

Добавочные хромосомы описаны у трех видов: *A. peninsulae*, *A. agrarius* и *A. argenteus*. Число В-хромосом в кариотипе первого вида варьирует от 0 до 24, в кариотипах двух других – от 0 до 1. Добавочные хромосомы восточноазиатской мыши обычны для кариотипа и могут быть дифференцирующим признаком для некоторых популяций. В кариотипе видов *A. agrarius* и *A. argenteus* они обнаружены с крайне низкой частотой.

Внутривидовая изменчивость количества и локализации гетерохроматина в прицентромерных районах акроцентрических аутосом обнаружена у *A. agrarius* и *A. peninsulae*.

У видов *A. agrarius*, *A. argenteus* описана варибельность числа метацентрических хромосом от трех до пяти пар у первого вида и от двух до трех пар у второго вида. Такая изменчивость сопряжена с перичентрическими инверсиями и изменчивостью прицентромерного гетерохроматина.

Две хромосомные расы *A. speciosus* различаются по числу хромосом. Раса А имеет $2n=46$, раса В – $2n=48$. Между расами расположена гибридная зона ($2n=46, 47, 48$). Различие числа хромосом обусловлено робертсоновскими процессами.

Хромосомная характеристика видов рода *Sylvaemus* не отличается разнообразием – $2n=48$; $NF=48$ (все хромосомы акроцентрические), за исключением единственного представителя подрода *Kastromys* – *S. mystacinus* ($2n=48$; $NF=50$).

Для трех видов: *S. mystacinus*, *S. sylvaticus*, *S. flavicollis* – описаны добавочные хромосомы. Число В-хромосом в кариотипе варьирует от 0–2, 0–3 и 0–7 соответственно.

Виды различаются между собой по количеству и локализации гетерохроматинового материала и числу ЯОР. Однако у некоторых видов эти признаки оказались изменчивыми.

Так, для вида *S. sylvaticus* можно выделить 5 цитотипов по характеру распределения гетерохроматинового материала и 3 цитотипа по числу ЯОР хромосом. Для *S. flavicollis* – 2 цитотипа только по числу ЯОР-хромосом. По характеру распределения гетерохроматина у *S. uralensis* – 4 цитотипа,

характеризующие мышей европейской, кавказской и азиатской частей ареала. По характеру распределения ЯОР в этом виде географической дифференцированности нет, за исключением мышей из Молдавии. Для *S. ponticus* обнаружено два цитотипа только по ЯОР.

Сходство рисунка G-окрашивания хромосом видов родов *Apodemus* и *Sylvaemus*: *A. peninsulae*, *A. agrarius*, *A. speciosus*, *A. argenteus*, *S. flavicollis*, *S. sylvaticus*, *S. uralensis* – свидетельствует в пользу единого их происхождения и отсутствия перемещения эухроматинового материала хромосом в процессе эволюции кариотипа.

Для представителей двух родов описана изменчивость половых хромосом. Так, у *S. flavicollis*, *S. sylvaticus*, *A. peninsulae*, *A. speciosus* обнаружен внутривидовой полиморфизм по размерам Y-хромосомы, а у *A. argenteus* X-хромосомы гетероморфны.

Анализ литературных и собственных данных кариологических исследований мышей родов *Sylvaemus* и *Apodemus* позволяет утверждать, что при большом морфологическом сходстве хромосомных наборов и стабильности G-сегментации хромосомная эволюция в каждом роде шла в основном по пути перераспределения гетерохроматинового материала с центромерных участков хромосом на теломерные либо по пути полной его элиминации. В роде *Apodemus*, кроме того, имели место перичентрические инверсии как с утратой прицентромерного гетерохроматина, так и без нее.

В роде *Sylvaemus* уменьшение гетерохроматина наблюдается в такой последовательности видов – *S. flavicollis* и *S. sylvaticus*, *S. uralensis*, *S. ponticus*, *S. fulvipectus*.

В роде *Apodemus* – *A. semotus* (?), *A. gurcha*, *A. argenteus*, *A. agrarius*, *A. peninsulae*, *A. speciosus*.

По числу пар хромосом с ЯОР представители двух родов сильно различаются. В роде *Sylvaemus* число пар хромосом с ЯОР варьирует от 4 до 14, при этом каждый вид имеет свой размах изменчивости этого признака. В роде *Apodemus* число пар хромосом с ЯОР уменьшается от четырех (или трех), до двух и одной у *A. agrarius*, *A. peninsulae* и *A. speciosus* соответственно.

ЛИТЕРАТУРА

- Анбиндер Е.М. Кариология и эволюция ластоногих. М.: Наука, 1980. 150 с.
- Бекасова Т.С. Сравнительная кариология восточноазиатских лесных мышей *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Muridae) // Тез. докл. XIV Междунар. конгр. М.: Наука, 1978. С. 246.
- Бекасова Т.С. В-хромосомы азиатских лесных мышей *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Muridae) // Вопр. изменчивости и зоогеографии млекопитающих. Владивосток, 1984. С. 14–29.
- Бекасова Т.С., Воронцов Н.Н. Популяционный хромосомный полиморфизм азиатских лесных мышей *Apodemus peninsulae* // Генетика. 1975. Т. 11, № 6. С. 89–94.
- Беляев Д.К., Волобуев В.Т., Раджабли С.И., Трут Л.Н. Исследование природы и роли добавочных хромосом серебристо-черных лисиц. Сообщ. II. Добавочные хромосомы при селекции животных по поведению // Генетика. 1974а. Т. 10, № 8. С. 83–91.
- Беляев Д.К., Волобуев В.Т., Раджабли С.И., Трут Л.Н. Полиморфизм и мозаицизм по добавочным хромосомам у серебристо-черных лисиц // Генетика. 1974б. Т. 10, № 2. С. 58–67.
- Белянин А.Н., Белянин В.Н., Нестеров А.Ю. Кариотипы некоторых грызунов из Самарской области // Физиология и популяцион. экология животных. Саратов: Саратов. ун-т, 1976. С. 53–57.
- Бобринский Н.А., Кузнецов Б.А., Кузякин А.П. Определитель млекопитающих СССР. М.: Просвещение, 1965. 382 с.
- Богданов А.С. Диагноз азиатской хромосомной формы малой лесной мыши *Sylvaemus uralensis* Pall., 1811 // VI съезд Териол. о-ва: Тез. докл. Москва, 1999 г. М., 1999. С. 30.
- Богданов А.С. Цитогенетическое исследование лесных мышей (*Sylvaemus*, Muridae, Rodentia) северо-западных районов Копетдага // Систематика и филогения грызунов и зайцеобразных / Под ред. А.К. Агаджаняна и В.Н. Орлова. М., 2000. С. 24–26.
- Богданов А.С. Хромосомная дифференциация популяций малой лесной мыши *Sylvaemus uralensis* в восточной части ареала // Зоол. журн. 2001. Т. 80, №. 3. С. 331–342.
- Боесков Г.Г., Картавец И.В., Загороднюк И.В. и др. Ядрышкообразующие районы и В-хромосомы лесных мышей (Mammalia, Rodentia, *Apodemus*) // Генетика. 1995. Т. 31, № 2. С. 185–192.
- Болотин Е.И. Особенности очагов клещевого энцефалита юга Дальнего Востока. Владивосток: ТОИ ДВО РАН, 1991. 95 с.
- Большаков В.Н., Васильева И.А., Малеева А.Г. Морфологическая изменчивость зубов полевок. М.: Наука, 1980. 139 с.

Борбиев Т.Э. В-хромосомы восточноазиатской мыши (*Apodemus peninsulae*), изменчивость и поведение в мейозе: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М: Ин-т общей генетики, 1991. 21 с.

Борбиев Т.Э., Коломиец О.Л., Борисов Ю.М., Сафронова А.Д., Богданов Ю.Ф. Синоптонеменные комплексы А- и В-хромосом сперматоцитов восточноазиатской мыши (*Apodemus peninsulae*) // Цитология. 1990. Т. 32, № 2. С. 193–196.

Борисов Ю.М. Географическая изменчивость вариантов системы добавочных хромосом у континентальных форм *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Muridae) // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1980. № 15 (330). С. 61–69.

Борисов Ю.М. Популяционная цитогенетика грызунов (Mammalia, Rodentia) // Итоги науки и техники ВИНТИ. Общая генетика. 1981. № 7. С. 79–152.

Борисов Ю.М. Система В-хромосом восточноазиатской мыши как интегрирующий и дифференцирующий признак популяций // Докл. АН СССР. 1986. Т. 288, № 3. С. 720–724.

Борисов Ю.М. Система В-хромосом – маркер популяции *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Muridae) в Прибайкалье // Генетика. 1990а. Т. 26, № 12. С. 2215–2225.

Борисов Ю.М. Цитогенетическая дифференциация популяций *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Muridae) в Восточной Сибири // Генетика. 1990б. Т. 26, № 10. С. 1828–1839.

Борисов Ю.М. Цитогенетическая структура популяции *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Muridae) в Западных Саянах // Генетика. 1990в. Т. 26, № 8. С. 1484–1491.

Борисов Ю.М. Цитогенетическая структура популяции *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Muridae) на побережье Телецкого озера (Алтай) // Генетика. 1990г. Т. 26, № 7. С. 1212–1220.

Борисов Ю.М. Хромосомная география // Природа. 1991. № 10. С. 13–18.

Борисов Ю.М., Малыгин В.В. Клинальная изменчивость системы В-хромосом восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* из Бурятии и Монголии // Цитология. 1991. Т. 33, №33. С. 106–111.

Васильев В.Н. Эволюционная кариология рыб. М.: Наука, 1985. 300 с.

Викторовский Р.М. Механизмы видообразования у гольцов Кроноцкого озера. М.: Наука, 1978. 110 с.

Волобуев В.Т. В-хромосомы млекопитающих // 3-й съезд Всесоюз. о-ва генетиков и селекционеров им. Н.И. Вавилова: Тез. докл. Л.: Наука, 1977. С. 78.

Волобуев В.Т. В-хромосомы млекопитающих // Успехи современ. биологии. 1978. Т. 86, № 3. С. 387–398.

Волобуев В.Т. Кариологический анализ трех сибирских популяций азиатской лесной мыши *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Muridae) // Докл. АН СССР. 1979. Т. 248, № 6. С. 1452–1454.

Волобуев В.Т. Система В-хромосом азиатской лесной мыши *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Muridae). Сообщ. I. Структура кариотипа G- и C-полосы и характер вариации В-хромосом // Генетика. 1980. Т. 16, № 7. С. 1277–1284.

Волобуев В.Т., Раджабли С.И. Исследование природы и роли добавочных хромосом серебристо-черных лисиц. Сообщ. I. Сравнительный анализ распределения чисел добавочных хромосом в различных тканях, в разные сезоны года и различных типах препаратов // Генетика. 1974. Т. 10, № 8. С. 77–91.

Волобуев В.Т., Раджабли С.И., Беляева Е.С. Исследование природы и роли добавочных хромосом серебристо-черных лисиц. Сообщ. III. Характер репликации добавочных хромосом // Генетика. 1976. Т. 12, № 4. С. 30–34.

Волобуев В.Т., Тимина Н.Ю. Необычно высокое число В-хромосом и мозаицизм по ним у азиатской лесной мыши *A. peninsulae* (Rodentia, Muridae) // Цитология и генетика. 1980. Т. 14, № 3. С. 43–45.

Воронцов Н.Н. Значение изучений хромосомных наборов для систематики млекопитающих // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1958. Т. 63, № 2. С. 5–36.

Воронцов Н.Н. Эволюция кариотипа // Руководство по цитологии. Т. 2. М.; Л.: Наука, 1966. С. 359–389.

Воронцов Н.Н. Роль вирусов в видообразовании животных // Природа. 1975. № 4. С. 107.

Воронцов Н.Н. Кариологический метод в макроэволюционных исследованиях // Анбиндер Е.М. Кариология и эволюция ластоногих. М.: Наука, 1980. С. 3–6.

Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А. Цитогенетические доказательства существования Закавказско-сонорских дизъюнкций ареалов некоторых млекопитающих // Зоол. журн. 1972. Т. 51, № 11. С. 1697–1703.

Воронцов Н.Н., Бекасова Т.С., Крал Б., Коробицына К.В., Иваницкая Е.Ю. О видовой принадлежности азиатских мышей рода *Apodemus* (Rodentia, Muridae) Сибири и Дальнего Востока // Зоол. журн. 1977. Т. 56, № 3. С. 437–450.

Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А., Иваницкая Е.Ю. и др. Изменчивость половых хромосом млекопитающих. Сообщ. 1. Географическая изменчивость строения Y-хромосомы у полевок рода *Clethrionomys* (Rodentia, Microtinae) // Генетика. 1978. Т. 14, № 8. С. 1432–1446.

Воронцов Н.Н., Межжерин С.В., Боескоров Г.Г., Ляпунова Е.А. Генетическая дифференциация видов-двойников лесных мышей (*Apodemus*) Кавказа и их диагностика // Докл. АН СССР. 1989. Т. 309, № 5. С. 1234–1238.

Воронцов Н.Н., Боескоров Г.Г., Межжерин С.В. и др. Систематика лесных мышей подрода *Sylvaemus* Кавказа (Mammalia, Rodentia, *Apodemus*) // Зоол. журн. 1992. Т. 73. С. 119–131.

Гилева Э.А. В-хромосомы, необычное наследование половых хромосом и соотношение полов у копытного лемминга *Dicrostonyx torquatus torquatus* (Pallas, 1779) // Докл. АН СССР. 1973. Т. 213, № 4. С. 952–955.

Гилева Э.А. Эволюция половых хромосом у млекопитающих // Итоги науки и техники. Сер. общ. генет. 1981. Т. 7. С. 13–78.

Гилева Э.А. В-хромосомы у копытного лемминга *Dicrostonyx torquatus* Pall. (1779): С-гетерохромативная природа и фенотипический эффект // Докл. АН СССР. 1982. Т. 262, № 4. С. 989–992.

Гилева Э.А. Хромосомная изменчивость и эволюция. М.: Наука, 1990. 141 с.

Графодатский А.С., Раджабли С.И. Хромосомы сельскохозяйственных и лабораторных животных. Атлас. Новосибирск: Наука, 1988. 128 с.

Громов И.М. Отряд Грызуны Rodentia // Каталог млекопитающих СССР (плиоцен-современность). Л.: Наука, 1981. С. 75–217.

Громов И.М. Грызуны // Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий (зайцеобразные и грызуны): Определитель. СПб.: Наука, 1995. С. 58–520.

Еремина И.В. Пространственно-временная изменчивость крадиометрических признаков полевок рода *Microtus* Schrank и *Clethrionomys* Tilisius // 4-й съезд Все-союз. териол. о-ва: Тез. докл., Москва, 27–31 янв. 1986 г. М.: АН СССР, 1986. Т. 1. С. 59–60.

Загороднюк И.В., Федорченко А.А. Мыши рода *Sylvaemus* Нижнего Дуная. 1. Таксономия и диагностика // Вестн. зоол. 1993. № 3. С. 56–61.

Зелинский Ю.П. Структура и дифференциация популяций и форм атлантического лосося. Л.: Наука, 1985. 127 с.

Истомин А.В., Алесеева Т.А. Встречаемость фенотипов жевательной поверхности европейской рыжей полевки на разных фазах динамики численности // 5-й съезд Всесоюз. териол. о-ва. Москва, 29 янв.–2 февр. 1990 г. Тез. докл. М.: АН СССР, 1990. Т. 2. С. 156–157.

Карасева Е.В., Тихонова Г.Н., Богомолов П.Л. Ареал полевой мыши (*Apodemus agrarius*) в СССР и особенности обитания вида в его разных частях // Зоол. журн. 1992. Т. 71, № 6. С. 106–115.

Картавцева И.В. Описание В-хромосом в кариотипе полевой мыши *Apodemus agrarius* // Цитология и генетика. 1994. Т. 28, № 2. С. 96–97.

Картавцева И.В. Добавочные хромосомы, мозаицизм и динамика численности в двух популяциях восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* (Rodentia) Приморского края в различные сезоны года // Генетика. 1999. Т. 35, № 7. С. 949–955.

Картавцева И.В., Борисов Ю.М., Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А., Кораблев В.П. Добавочные хромосомы крысовидного хомячка и его систематическое положение // Зоол. журн. 1979. Т. 59, № 6. С. 899–904.

Картавцева И.В., Павленко М.В., Слепова Г.В. Новые данные о добавочных хромосомах восточноазиатских мышей (*Apodemus peninsulae*) Забайкалья и Дальнего Востока // Грызуны. VII Всесоюз. совещ. по грызунам. Нальчик, 27 сент.–1 окт. 1988 г.: Тез. докл. Свердловск, 1988. Т. 1. С. 72–73.

Картавцева И.В., Павленко М.В., Рослик Г.В. Кариологические особенности восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* из Тувы // Всесоюз. совещ.: Тез. докл. Владивосток, 1990. Ч. 2. С. 85–86.

Картавцева И.В., Павленко М.В., Костенко В.А., Чернявский Ф.Б. Хромосомная изменчивость и аномальные кариотипы красно-серой полевки *Clethrionomys rufocanus* (Rodentia, Microtinae) // Генетика. 1998. Т. 34, № 8. С. 1106–1113.

Картавцева И.В., Рослик Г.В., Павленко М.В. Добавочные хромосомы и систематика восточноазиатской мыши (*Apodemus peninsulae*) // Систематика и филогения грызунов и зайцеобразных / Под ред. А.К. Агаджаняна и В.Н. Орлова. М., 2000. С. 65–66.

Картавцева И.В., Павленко М.В. Хромосомная изменчивость полевой мыши *Apodemus agrarius* // Генетика. 2000. Т. 36, № 2. С. 223–236.

Кирпичников В.С. К вопросу об эволюции кариотипа рыбообразных и рыб // Усп. совр. биол. 1974. Т. 78. № 3 (6). С. 404–422.

Кирпичников В.С. Генетические основы селекции рыб. Л.: Наука, 1979. 392 с.

Ковальская Ю.М., Анискин И.М., Картавцева И.В. Географическая изменчивость по гетерохроматину восточной полевки *Microtus fortis* // Зоол. журн. 1991. Т. 70, № 12. С. 97–103.

Козлова А.А., Цитленок С.И., Аникин В.М. и др. Структурно-функциональная организация и изменчивость хромосом. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1987. 158 с.

Козловский А.И., Наджафова Р.С., Булатова Н.Ш. Цитогенетический hiatus между симпатрическими формами лесных мышей Азербайджана // Докл. АН СССР. 1990. Т. 315, № 1. С. 219–222.

Коробицына К.В. Анализ популяционной изменчивости кариотипа полуденных песчанок (*Meriones meridianus*) различной чувствительности к чумному микробу // Зоол. журн. 1974. Т. 53, № 6. С. 1066–1069.

Коробицына К.В., Картавцева И.В. Цитогенетические аномалии в синантропных популяциях домовых мышей // Грызуны: Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Свердловск, 1988. Т. 1. С. 72–73.

Костенко В.А. Отряд Rodentia Bowdich, 1921 – грызуны // Наземные млекопитающие Дальнего Востока СССР: Определитель. М.: Наука, 1984. С. 118–215.

Костенко В.А. Грызуны (Rodentia) Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 2000. 210 с.

Кулиев Г.Н., Наджафова Р.С. Анализ кариотипов домовой, полевой и лесной мышей и краснохвостой песчанки с применением методов дифференциальной окраски // Материалы IV съезда Всесоюз. териол. о-ва. М., 1986. С. 71–72.

Кулиев Г.Н., Наджафова Р.С., Касумова Н.И. Кариотипы домовой, полевой и лесной мышей (Muridae, Rodentia) // Изв. АН АЗССР. Сер. биол. 1985. № 4. С. 60–65.

Лаврченко Л.А., Лиханова О.П. Аллозимная и морфологическая изменчивость трех видов лесных мышей (Rodentia, Muridae, *Apodemus*) Дагестана в условиях симбиотопии // Зоол. журн. 1995. Т. 74, № 5. С. 107–119.

Ляпунова Е.А., Картавцева И.В. О мутантных кариотипах у грызунов с описанием нормального кариотипа *Mesocricetus raddei* // Зоол. журн. 1976. Т. 60, № 9. С. 1414–1418.

Малеева А.Г., Филева О.Н. Особенности строения коренных зубов у позднплейстоценовой желтой пеструшки Южного Зауралья // Фауна Урала и Европейского Севера. Свердловск, 1979. С. 79–92.

Межжерин С.В. Генетическая дивергенция лесных мышей подрода *Sylvaemus* // Докл. АН СССР. 1987. Т. 269, № 5. С. 1255–1258.

Межжерин С.В. Аллозимная изменчивость и генетическая дивергенция лесных мышей подрода *Sylvaemus* (Ognev et Vorobiev) // Генетика. 1990. Т. 26, № 6. С. 1046–1054.

Межжерин С.В. Генетические связи и видовая принадлежность лесной мыши (Rodentia, Muridae, *Sylvaemus*) Памиро-Алая // Изв. РАН Сер. биол. 1996. № 1. С. 30–38.

Межжерин С.В. Генетическая дифференциация и филогенетические связи мышей палеарктики (Rodentia, Muridae) // Генетика. 1997. Т. 33, № 1. С. 78–86.

Межжерин С.В., Загороднюк И.В. Новый вид мышей рода *Apodemus* (Rodentia, Muridae) // Вестн. зоол. 1989. № 4. С. 55–59.

Межжерин С.В., Боескоров Г.Г., Воронцов Н.Н. Генетические связи европейских и закавказских мышей рода *Apodemus* Каур. // Генетика. 1992. Т. 28, № 11. С. 111–121.

Межжерин С.В., Зыков А.Е. Генетическая дивергенция и аллозимная изменчивость мышей рода *Apodemus* s. lato (Muridae, Rodentia) // Цитология и генетика. 1991. Т. 25, № 4. С. 51–59.

Мошкочич А.М. Добавочные хромосомы покрытосеменных. Кишинев: Штиинца, 1979. 164 с.

Мунтяну А.И., Фрисман Л.В., Картавцева И.В. и др. Идентификация видового состава подрода *Sylvaemus* генетическими методами на территории Молдовы // Изв. АН МССР. Сер. биол. и хим. наук. 1990. № 6. С. 31–34.

Наджафова Р.С. Таксономия и родственные связи семейства Muridae Восточного Закавказья (АзССР). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Ин-т морфологии животных, 1989. 24 с.

Наджафова Р.С. Уникальные перестройки хромосом в кариотипах желтогорлых мышей (*Apodemus flavicollis*) разных популяций // Генетика. 1997. Т. 33, № 1. С. 126–129.

Оно С. Генетические механизмы прогрессивной эволюции. М.: Мир, 1973. 228 с.

Орлов В.Н. Карисистематика млекопитающих. М.: Наука, 1974. 207 с.

Орлов В.Н., Булатова Н.Ш. Сравнительная цитогенетика и карисистематика млекопитающих. М.: Наука, 1983. 405 с.

Орлов В.Н., Козловский А.И., Наджафова Р.С., Булатова Н.Ш. Хромосомные диагнозы и место генетических таксонов в эволюционной классификации лесных мышей подрода *Sylvaemus* Европы (*Apodemus*, Muridae, Rodentia) // Зоол. журн. 1996. Т. 75, № 1. С. 88–102.

Павленко М.В. Внутривидовая дифференциация и геогеография трансферринов у восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* // Современные подходы к изучению изменчивости. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. С. 61–72.

Павленко М.В., Воронцов Н.Н., Бекасова Т.С., Фрисман Л.В. О видовой специфичности электрофоретических спектров белков крови лесных мышей *Apodemus peninsulae* и *A. speciosus* // Вопр. изменчивости и зоогеографии млекопитающих. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984. С. 30–42.

Павленко М.В., Картавцева И.В. Таксономическое положение *Apodemus* (Rodentia, Muridae) Сахалина: результаты аллозимного, хромосомного и морфологического анализа // 5-й съезд Териол. о-ва: Тез. докл. М., 1999. С. 82–83.

Павлинов И.Я., Россолимо О.Л. Систематика млекопитающих СССР. (Исследования по фауне Советского Союза) / Под ред. В.Е. Соколова. М.: МГУ, 1987. 285 с.

Павлинов И.Я., Яхонтов Е.Л., Агаджанян А.К. Млекопитающие Евразии. Т. 1. Rodentia: Систематико-географический справочник. (Исследования по фауне) / Под ред. О.Л. Россолимо. М. Изд-во МГУ, 1995. 240 с.

Пантелеев П.А. Грызуны палеарктической фауны: состав и ареалы. М.: ИПЭЭ им. А.Н.Северцова РАН, 1998. 117 с.

Попова Н.А., Тимина Н.Ю., Фрумкис А.Э. Поведение В-хромосом азиатской лесной мыши на стадии диакинез-метафаза I // Проблемы популяционной и эволюционной цитогенетики растений и животных. Томск: Томск. ун-т, 1980. С. 124–127.

Прокофьева-Бельговская А.А. Гетерохроматические районы хромосом: строение, функции // Журн. общ. биол. 1977. Т. 38, № 5. С. 735–757.

Прокофьева-Бельговская А.А. Полиморфизм хромосом человека // Теоретические проблемы медицинской генетики. М.: Медицина, 1979. С. 84–99.

Прокофьева-Бельговская А.А. Гетерохроматические районы хромосом. М.: Наука, 1986. 431 с.

Раджабли С.И., Графодатский А.С. Эволюция кариотипа млекопитающих (структурные перестройки хромосом и гетерохроматин) // Цитогенетика гибридов, мутаций и эволюция кариотипа. Новосибирск: Наука, 1977. С. 231–248.

Раджабли С.И., Исаенко А.А., Волобуев В.Т. Исследование природы и роли добавочных хромосом серебристо-черных лисиц. Сообщ. 4. Поведение добавочных хромосом в мейозе // Генетика. 1978. Т. 14, № 3. С. 438–443.

Раджабли С.И., Борисов Ю.М. Варианты системы добавочных хромосом у континентальных форм *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Muridae) // Докл. АН СССР. 1979. Т. 248, № 4. С. 979–981.

Рухьян Р.Г. Кариология и происхождение форелей Закавказья. Ереван: АН АрмССР, 1989. 162 с.

Саблина О.В., Раджабли С.И., Голенищев Ф.И. Добавочные хромосомы в кариотипе желтогорлой мыши (*Apodemus flavicollis*) из Ленинградской области // Зоол. журн. 1985. Т. 64, № 12. С. 1901–1903.

Сонин К.А., Елозин В.А. Сравнительная характеристика фенотипа черепных признаков у трех видов мышей рода *Apodemus* // Фенетика популяций. М., 1985. С. 239–240.

Тимина Н.Ю., Попова Н.А., Нагребцкая М.И., Михайлова Е.А. Полиморфизм и мозаицизм по В-хромосомам у азиатской лесной мыши *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Muridae) // Проблемы популяционной и эволюционной цитогенетики растений и животных. Томск: Том. ун-т, 1980. С. 128–138.

Трут Л.Н., Науменко Е.В., Беляев Д.К. Изменение гипофизно-надпочечниковой функции серебристо-черных лисиц при селекции по поведению // Генетика. 1972. Т. 8, № 5. С. 35–43.

Хелевина С.А., Акулова Н.М. Некоторые закономерности встречаемости фенотипической поверхности коренных зубов у рыжих полевков *Chlethrionomus glareolus* // Фенетика популяций. Материалы 3 Всесоюз. совещ. Саратов, 7–9 февр. 1985 г. М., 1985. С. 247–249.

Челомина Г.Н. Эколого-генетические и эволюционные аспекты биоразнообразия животных: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Владивосток, 2000. 49 с.

Челомина Г.Н., Павленко М.В., Картавцева И.В., Боекорсов Г.Г., Ляпунова Е.А., Воронцов Н.Н. Генетическая дифференциация лесных мышей Кавказа: сравнение аллозимной, хромосомной и молекулярной дивергенции // Генетика. 1998. Т. 34, № 2. С. 213–225.

Челомина Г.Н., Богданов А.С., Сузуки Х. Молекулярно-генетическое типирование и таксономическая диагностика восточных популяций малой лесной мыши *Sylvaemus uralensis* Pallas, 1811 данными RAPD-PCR анализа // Систематика и филогения грызунов и зайцеобразных / Под ред. А.К. Агаджаняна и В.Н. Орлова. М., 2000. С. 179–181.

Чернуха Ю.Г., Евдокимова О.А., Чехович А.В. Результаты кариологических и иммунобиологических исследований полевых мышей *Apodemus agrarius* из разных районов ареала // Зоол. журн. 1986. Т. 65, № 3. С. 471–475.

Чуксанова Н.А. Об изменчивости величины и формы хромосом в эволюции покрывосеменных // Цитология. 1969. Т. 11, № 7. С. 785–795.

Чуксанова Н.А. Гетерохроматин в эволюции хромосом растений // Цитология. 1971. Т. 13, № 6. С. 776–783.

Шварц С.С. Эволюционные закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.

Якименко Л.В., Картавцева И.В., Коробицына К.В. Генетические нарушения у синантропных грызунов в зоне техногенного загрязнения // Генетика. 1994. Т. 30. С. 189.

Abe S., Han S.H., Kojima H., Ishibashi Y., Yoshida M. Differential staining profiles of B-chromosomes in the East-Asiatic wood mouse *Apodemus peninsulae* // Chromosome Science. 1997. V.1, N 1. P. 7–12.

Battaglia E. Cytogenetics of B-chromosomes // Caryologia. 1964. V. 17, N 1. P. 245.

Bekasova T.S., Vorontsov N.N., Korobitsyna K.V., Koroblev V.P. B-chromosomes and comparative karyology of the mice of the genus *Apodemus* // Genetica. 1980. V. 52–53. P. 33–44.

Benmehdi F., Britton-Davidian J., Thaler L. Premier report de genétique biochimique des populations à la systématique des Mulots de France continentale et de Corse // Biochemical Systematics and Ecology. 1980. N 8. P. 309–315.

- Birch L.C. The genetic factor in population ecology // Am. Nat. 1960. V. 64. P. 5–24.
- Bishun N.P. Kariological analysis in the field mouse *Apodemus sylvaticus* // Mammal Chrom. Newsl. 1968. V. 9. P. 19.
- Blagojević J., Vujošević M. Supernumerary chromosomes of *Apodemus flavicollis* (Rodentia, Mammalia). The highest number of B-chromosomes // Arh. Biol. Nauka. Beograd, 1991. V. 43, N 3–4. P. 31–32.
- Boeskorov G., Zagorodnyuk I., Belyanin A., Lyapunova E. B-chromosome in *Apodemus flavicollis* from Eastern Europe // Pol. Ecol. Stud. 1992. V. 20, N 3–4. P. 523–526.
- Bonhomme F., Iskandar D. et al. Biocemical diversity and evolution in muroid rodents // Evolutionary relationships among rodents, a multidisciplinary analysis / Eds.: Luckett W.P., Hartenberger J.L. New York: Plenum Press, 1985. P. 671–683.
- Britton-Davidian J., Vattdati M., Benmehdi F., Gross P., Nance V., Crossed H., Gues-simov S. Triantaphyllidis C. Genetic differentiation in four species of *Apodemus* from Southern Europe: *A. sylvaticus*, *A. flavicollis*, *A. agrarius* and *A. mystacinus* (Muridae, Rodentia) // Z. Sangetierkunde. 1991. V. 56. P. 25–33.
- Bulatova N., Nadjafova R., Kozlovsky A. Cytotaxonomic analysis of species of the genera *Mus*, *Apodemus* and *Rattus* in Azerbaijan // Z. Zool. Syst. Evolut.-forsch. 1991. V. 29. P. 139–153.
- Chitty D. Population processes in the vole and their relevance to general theory // Canad. J. Zool. 1960. V. 38, N 1. P. 99–113.
- Corbet G.B. The mammals of the Palaearctic regions: a taxonomic review. L.: Cornell. Univ. Press, 1978. 314 p.
- Corbet G.B., Hill J.E. A world list of mammalian species. L.: Brit. Mus. (Nat. Hist), 1980. 226 p.
- Csaikl F. Die Bedeutung von Isoenzymuntersuchungen für Systematik und Taxonomie der *Sylvaemus* (Rod., Mur., *Apodemus*) // BFB-Bericht. 1983. V. 47. P. 225–237.
- Csaikl F., Engel W., Schmidtke J. On the biochemical systematics of three *Apodemus* species // Comp. Biochem. Physiol. 1980. V. 65B. P. 411–414.
- Dobzhansky Th. Mendelian population as genetic systems // Cold. Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 1958. V. 2. P. 385–393.
- Ellermann J.R., Morrison-Scott T.C.S. Checklist of Palearctic and Indian mammals 1758 to 1946 // British Museum (Nat. Hist.) L. 1951. V. 2. 690 p.
- Engel W., Vogel W., Voculescu G. et al. Cytogenetic and biochemical differences between *Apodemus sylvaticus* and *Apodemus flavicollis* possibly responsible for the failure to interbreed // Compar. Biochem. Physiol. 1973. V. 44B. P. 1165–1173.
- Filippucci M.G. Allozyme variation and divergence among European, Middle Eastern, and North African species of the genus *Apodemus* (Rodentia, Muridae) // Israel. J. Zool. 1992. V. 38. P. 193–218.
- Filippucci M.G., Simson S., Nevo E. Evolutionary biology of the genus *Apodemus* Kaup, 1829 in Israel. Allozymic and biometric analyses with description of a new species: *Apodemus hermonensis* (Rodentia, Muridae) // Boll. Zool. 1989. V. 56. P. 361–376.
- Ford C.E., Hamerton J.L. A colchicine, hypotonic citrate, squash sequence for mammalian chromosomes // Stain Technol. 1956. V. 31. P. 247–251.
- Fracarro M., Gustavsson I., Hulten M., Lindsten J., Tiepolo L. Meiotic behavior and DNA replication of the sex chromosomes in *Apodemus* // Chromosomes Today. 1969. V. 2. P. 154–157.
- Fukuoka H., Udagawa T. On the banding structures of the chromosomes of the field mouse, *Apodemus argenteus* Temminck, with a note on the number variation // Proc. Japan Acad. Ser. B 55. 1979. P. 492–496.

Gamperl R., Ehmann Ch., Bachman K. Genome size and heterochromatine variation in rodents // *Genetica*. 1982. V. 58. P. 199–212.

Gemmeke V.H., Niethammer J. Zur Charakterisierung der Waldmause (*Apodemus*) Nepals // *Z. Säugetierkunde*. 1982. N 47. P. 33–38.

Giagia E., Soldatovic B., Savic I., Zimonjic D. Karyotype study of the genus *Apodemus* (Kaup, 1829) population from the Balkan peninsula // *Acta Veterinaria* (Beograd). 1985. V. 35, N 5–6. P. 289–298.

Goodpasture K., Bloom S.E. Visualization of nucleolar organizer regions in mammalian chromosomes using silver staining // *Chromosoma*. 1975. V. 53. P. 37–50.

Hayata I. Chromosomal polymorphism caused by supernumerary chromosomes in the field mouse, *Apodemus giliacus* // *Chromosoma*. 1973. V. 42, N 4. P. 403–414.

Hayata I., Shimba H., Kobayashi T., Makino S. Preliminary accounts on the chromosomal polymorphism in the field mouse, *Apodemus giliacus*, a new form from Hokkaido // *Proc. Jap. Acad.* 1970. V. 46, N 6. P. 567–571.

Hinegardner R. Evolution of cellular DNA content in teleost fishes // *Am. Nat.* 1968. V. 10, N 928. P. 517–524.

Hirai H., Moriwaki K., Uchida T.A. Comparative analyses of Japanese wood mice from the Oki Island and mainland of Japan Based on Biochemical genetics and cytogenetics // *J. Fac. Agr., Kyushu Univ.* 1980. V. 25, N. 1. P. 1–8.

Hirning U., Schulz W., Just W. et al. A comparative study of the heterochromatin of *Apodemus sylvaticus* and *A. flavicollis* // *Chromosoma*. 1989. N 6. P. 450–455.

Hsu T.C., Benirschke K. An atlas of mammalian chromosomes. Berlin; Heidelberg; New York: Springer Verlag, 1971. V. 1–10.

Hsu T.S. Longitudinal differentional chromosomes // *Ann. Rev. Genet.* 1973. V. 7. P. 53–176.

Ishak B., Jaafar H., Maetz J.L., Rumpel Y. Absence of transcriptional activity of the B-chromosomes of *Apodemus peninsulae* during pachytene // *Chromosoma*. 1991. N 100. P. 278–281.

Iskandar D., Bonhomme F. Variabilite electrophoretique totale a 11 loci structur-auxchez les rongeurs murides (Muridae, Rodentia) // *Can. J. of Genetics and Cytology*. 1984. V. 26. P. 622–627.

Jones R.N., Puertas J.M. The B-chromosomes of Rye (*Secale Cereale* l) // *Frontiers in plant science research*. (K.K. Dhir and T.S. Sareen, eds.). Bhagwati Enterprises, Delhi (India). 1993. P. 81–112.

Jones R.N., Rees H. B-chromosomes. L.; N.Y. etc.: Acad. Press., 1982. 266 p.

Kang J.S., Ko H., Pak U. A study on chromosomes of Korean Muridae. Karyotype of *Apodemus agrarius koreae* // *Korean J. of Zoology*. 1974. V. 17. P. 209.

Kang J.S., Koh H.S. Karyotype studies on three species of the family Muridae (Mammalia, Rodentia) in Korea // *Kor. J. Zool.* 1976. V. 19. P. 101–112.

Kartavtseva I.V. Adaptive significance of heterochromatine in some rodent species // 1 Int. Symp. Population, Evolutionary and Ecological genetics of animal species: Abstr. Vladivostok, 1995. P. 7.

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 // Abstr. 3rd European congress of Mammology Juvaskyla, Finland, May 29–June 2. 1999. P. 138.

Kartavtseva I.V., Roslik G.V. B-chromosomes of wood mice genus *Apodemus* // 1-st B-chromosome Conference. Madrid, Spain September 21–25. 1993. P. 13.

Kartavtseva I.V., Roslik G.N., Pavlenko M.V., Amachaeva E.Yu., Sawaguchi S., Obara Y. The B-chromosome System of the Korean field mouse *Apodemus peninsulae* in Russian Far East // Chromos. Sci. 2000. N. 4. P. 121–129.

Kartavtseva I.V., Scheremetjeva I.N. Variation of C- and NOR bands of *Microtus fortis* (Rodentia, Cricetidae) from Russian Far East // International symposium MAPEEG: Abstr. Vladivostok, 1998. P. 2–3.

Kobayahi T., Abe S. Preliminary report on the karyotype of the Korean *Apodemus peninsulae* // Chrom. Inform. Serv. 1984. N. 37. P. 21–23.

Kobayahi T., Hayata I. Revision of the genus *Apodemus* in Hokkaido // Ann. Zool. Japan. 1971. V. 44. P. 236–240.

Koh H.S. G- and C-banding pattern analyses of Korean rodent: 1. Chromosome banding pattern of striped field mice (*Apodemus agrarius koreae*) and black rat (*Rattus rattus rufescens*) // Kor. J. of Syst. Zool. 1982. V. 25. P. 81–92.

Koh H.S. Systematic studies of Korean rodents: II. A Chromosome Analysis in Korean Field Mice, *Apodemus peninsulae* Thomas (Muridae, Rodentia), from Mungyong, with Comparison of Morphometric Characters of these Korean Field Mice to Sympatric Striped Field Mice, *Apodemus agrarius* Thomas // Kor. J. of Syst. Zool. 1987a. V. 3. P. 1–6.

Koh H.S. Systematic studies of Korean rodents: III. Morphometric and chromosomal analyses of striped field mice, *Apodemus agrarius cheguensis* Jones and Johnson from Jeju-Do // Kor. J. of Syst. Zool. 1987b. V. 3. P. 24–40.

Koh H.S. Systematic studies of Korean rodents: V. Morphometric and Chromosomal Analyses on Island Populations of Striped Field Mice (*Apodemus agrarius*) in Southwestern Coast of the Korean Peninsula // Kor. J. of Syst. Zool. 1989. V. 3. P. 1–12.

Koh H.S., Lee W.J. Geographic Variation of Morphometric Characters in Five Subspecies of Korean Field Mice, *Apodemus peninsulae* Thomas (Rodentia, Mammalia) in Eastern Asia // Korean J. Zool. 1994. V. 37. P. 33–39.

Kolomiets O.L., Borbiev T.E., Safronova L.D., Borisov Y.M., Bogdanov Y.F. Synaptonemal complex analysis of B-chromosome behavior in meiotic prophase I in the East-Asiatic mouse *Apodemus peninsulae* (Muridae, Rodentia) // Cytogenet. Cell Genet. 1988. V. 48. P. 183–187.

Kosoy M.Y., Slonova R.A., Mils et al. Community structure and prevalence of hantavirus infection in rodents: a geographic division of the enzootic area in far Eastern Russia // J. Vector Ecol. 1997. V. 2, N 1. P. 52–63.

Kral B. Chromosome studies in two subgenera of genus *Apodemus* // Zool. Listy. 1970. V. 19. P. 119–134.

Kral B. Chromosome characteristics of certain Murinae Rodents (Muridae) of the Asiatic Part of the USSR // Zool. Listy. 1971. V. 20, N 4. P. 331–347.

Kral B. Chromosome characteristics of Muridae and Microtinae from Czechoslovakia // Zool. Listy. 1972. V. 12. P. 3–78.

Kral B., Zima J., Herzig-Strashil B. et al. Karyotypes of certain small mammals from Austria // Folia Zool. 1979. V. 28. P. 5–11.

Krebs C.J., Myers J.U. Population cycles in small mammals // Adv. Econ. Res. 1974. V. 8. P. 267–399.

Lee M.R., Elder F.F.B. Yeast stimulation of bone marrow mitosis for cytogenetic investigations // Cytogenet. and Cell Genet. 1980. V. 26. P. 36–40.

Lewontin R.C. The effects of population density and composition on variability in *Drosophila melanogaster* // Evolution. 1955. V. 9. P. 24–41.

Lungeanu A., Gavsrila L., Murariu D. et al. The distribution of the constituent heterochromatin and the G-banding pattern in the genome of *Apodemus agrarius* Pallas, 1771 (Mammalia, Muridae) // Trav. Mus. Hist. Nat. "Crygore Antipa". 1986. V. 28. P. 267–270.

Makino S. Studies of the murine chromosomes. V. A study of the chromosomes in *Apodemus* especially with reference to the sex chromosomes in meiosis // J. Morph. 1951. V. 88. P. 93–126.

Matthey R. La formule chromosomiale et les heterochromosomes chez les *Apodemus* europeens // Z. Zellforsch. mikrosk. Anat. 1936. V. 25. P. 501–519.

Matthey R. Les Chromosomes des Muridae. Revision critique et materiaux nouveaux pour servir a l'histoire de l'evolution chromosomique chez ces rongeurs // Revue Suisse Zool. 1953. V. 60. P. 225–283.

Matthey R. La formule chromosomique d'*Apodemus microps* Kratochvil (Rodentia, Muridae) // Genetics. 1962. V. 32. P. 268–271.

Mezhzherin S.V. Biochemical systematics of the wood mouse, *Sylvaemus sylvaticus* (L., 1758) sensu lato (Rodentia, Muridae) from eastern Europe and Asia // Z. Sauget. 1997. V. 62. P. 303–311.

Musser G.G., Carleton M.D. Famili Muridae // Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference / Eds D. Wilson, D. Reeder. 2d ed. Wash.: Smiths. Inst. Press, 1993. P. 501–756.

Nadjafova R.S., Bulatova N.Sh., Chasovlikarova Z., Gerassimov S. Karyological differences between two *Apodemus* species in Bulgaria // Z. Saugetirk. 1993. V. 58. P. 232–239.

Nadjafova R.S., Bulatova N.Sh. The new karyological data on distribution of *Apodemus vohlynensis* in Russia // Systematic and Phylogeny of the Rodents and Lagomorphs / Eds A.K. Agadjanian & V.N. Orlov. M., 2000. P. 120–121.

Niethammer J. Zur Verbreitung und Taxonomie griechischer Säugetiere // Bonn. Zool. Beitr. 1974. V. 25. P. 28–55.

Obara Y., Nara N. Insectivores and myomorphs captured in and outside the Seikan Tunnel, in 1980–1983 (II) Kariological Analysis // Research Report of Hirosaki University. 1984. P. 27–39. (In Japanese).

Obara Y., Sasaki S. Fluorescent Approaches on the Origin of B Chromosomes of *Apodemus argenteus hokkaidi* // Chromos. Sci. 1997a. V.1. P. 1–5.

Obara Y., Sasaki S., Igarashi Y. Delayed Response of QM- and DA/DAPI-Fluorescence in C-Heterochromatin of the Small Japanese Field Mouse, *Apodemus argenteus* // Zool. Science. 1997b. V. 14, N 1. P. 57–64.

Orlov V.N., Bulatova N.Sh., Nadjafova R.S. et al. Evolutionary classification of european wood mice of the subgenus *Sylvaemus* based on allozyme and chromosome data // Bonn. Zool. Beitr. 1996. V. 46, N 1–4. P. 191–202.

Patton J.L. A complex system of chromosome variation in the pocket mouse *Perognathus baileyi* Merriam // Chromosoma. 1972. V. 36. P. 241–255.

Raicu P., Duma D., Kirillova M., et al. Studiul cariotipului la citeva specii de rizoare din fauna tarii noastre [The karyotypes of some species of rodents from Romania] Soc. De St. Biologica R.S.R. // Genetica. 1972. P. 87–97. (In Romanian).

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 // International symposium MAPEEG. Vladivostok, 1998. P. 15.

Saitoh M., Obara Y. Chromosome Banding Pattern in Five Intraspecific Taxa of the Large Japanese Field Mouse, *Apodemus speciosus* // Zool. Sci. 1986. V. 3. P. 785–792.

Saitoh M., Matsuoka N., Obara Y. Biochemical systematics of three species of the Japanese long-tailed field mice; *Apodemus speciosus*, *A. giliacus* and *A. argenteus* // Zool Sci. 1989. V. 6. P. 1005–1018.

Saitoh M., Obara Y. Nonrandom Distribution of Sister Chromatid Exchanges in the Chromosomes of Three Mammalian Species // Zool. Sci. 1995. V. 12, N 6. P. 749–756.

Sawaguchi S., Obara Y., Kartavtseva I.V., Roslik G.V., Shin H.E., Han S.H. Maintenance mode of the B chromosome in *Apodemus peninsulae* from four areas bordering on Sea of Japan // Chromosome Sci. 1998a. Abstr. of 49th Meet. Hiroshima. P. 161.

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 // International symposium MAPEEG. Vladivostok, 1998b. P. 16–17.

Seabright M. A rapid banding technique for human chromosomes // Lancet. 1971. V. 11, N 7731. P. 971–972.

Shellhammer H.S. Supernumerary chromosomes of the harvest mouse *Reithrodontomys megalotis* // Chromosome Sci. 1969. V. 27. P. 102–108.

Shimba H., Itoh M., Obara Y., Kohno Sei-ichi, Kobayashi T. A preliminary survey of the chromosomes in field mice *Apodemus* and *Clethrionomys* // J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. 6. Zool. 1969a. V. 17, N 1. P. 257–262.

Shimba H., Kobayashi T. A Robertsonian type polymorphism of the chromosomes in the field mouse, *Apodemus speciosus* // Jpn. J. Genet. 1969b. V. 44. P. 117–122.

Soldatović B., Djulić B., Savić I. et al. Chromosome of two species of genus *Apodemus* (*A. agrarius* and *A. mystacinus* – Mammalia, Rodentia) from Yugoslavia // Arch. Biol. Nauka. 1971. V. 21. P. 27–32.

Soldatović B., Savić I., Djulić B. et al. Study of the karyotype of the genus *Apodemus* (Kaup, 1829), Mammalia, Rodentia // Arhiv Biol. Nauka. 1972. V. 4, N. 3–4. P. 125–130.

Soldatović B., Savić I., Seth P. et al. Comparative karyological study of the genus *Apodemus* (Kaup., 1829) // Acta Vet., Beograd. 1975. V. 25. P. 1–10.

Spasić O., Vujošević M. Comparison of frequencies of spontaneous chromosome aberrations in animals with and without B-chromosomes in *Apodemus flavicollis* (Rodentia, Mammalia) // Arch. Biol. Sci. Belgrade, 1993. V.45 (3–4). P. 103–106.

Sumner A.T. A simple technique for demonstrating centromeric heterochromatin // Exp. Cell Res. 1972. V. 83. P. 438–442.

Suzuki H., Tsuchiya K., Sakaizumi M., Shigeharu W., Gotoh O., Saito N., Moriwaki K., Sakurai S. Differentiation of restriction sites in ribosomal DNA in the genus *Apodemus* // Biochemical Genetics. 1990. V. 28, N 3/4. P. 137–149.

Switonski M., Gustavsson I., Hojer K., Ploen L. Synaptonemal complex analysis of the B-chromosomes in spermatocytes of the silver fox // Cytogenet. Cell Genet. 1987. V. 35. P. 84–92.

Tateishi S. A preliminary report on some peculiar shaped chromosomes in three species of *Apodemus* // Trans. Nat. Hist. Soc. Formosa. 1934. V. 24. P. 15–17.

Tsuchiya K. Cytological and biochemical studies of *Apodemus speciosus* group in Japan // J. Mamm. Soc. Jap. 1974. V. 6, N 2. P. 67–87.

Tsuchiya K. Notes on breeding of wood mouse groups for laboratory animal // Rep. Hok. Inst. Publ. Health. 1979. V. 29. P. 102–105.

Tsuchiya K., Moriwaki K., Yosida T.H. Cytogenetical survey in wild population of Japanese wood mouse, *Apodemus speciosus* and its breeding // Exp. Animals. 1973. V. 22. P. 221–229.

Tsuchiya K., Yosida T.H. Distribution of two chromosomal types of Japanese wood mouse, *Apodemus speciosus* // Ann. Rep. Natl. Inst. Genet., Jpn. 1971. V. 21. P. 49–50.

Vogel P., Maddalena T., Mabile A., Paquet G. Confirmation biochimique du statut spécifique du mulot alpestre *Apodemus alpicola* Heinrich, 1952 (Mammalia, Rodentia) // Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat. 1992. V. 18. P. 471–481.

Vorontsov N.N., Lyapunova E.A., Borisov Yu.M., Dovgal V.E. Variability of sex chromosomes in mammals // Genetica (Ned.). 1980. V. 52–53. P. 361–372.

Vujošević M. B-chromosome polymorphism in *Apodemus flavicollis* (Rodentia, Mammalia) during five years // Caryologia. 1992. V. 5, N 3–4. P. 347–352.

Vujošević M. B chromosomes in mammals // Genetica. 1993. V. 25, N 3. P. 247–258.

Vujošević M., Blagojević J., Radosavljević J., Bejakovik D. B-chromosome polymorphism in populations of *Apodemus flavicollis* in Yugoslavia // Genetica. 1991. V. 83. P. 167–170.

Vujošević M., Blagojević J. Seasonal changes of B-chromosome frequencies within the population of *Apodemus flavicollis* (Rodentia) on Cer mountain in Yugoslavia // Acta Theriologica. 1995. V. 40, N 2. P. 131–137.

Vujošević M., Radosavljević J., Živković S. Meiotic behavior of B-chromosomes in yellow naked mouse *Apodemus flavicollis* // Arh. Biol. Nauka, Beograd, 1990. V. 42, №1–2. P. 39–42.

Vujošević M., Rimsa D., Živković S. Patterns of G- and C-bands distribution on chromosomes of three *Apodemus* species // Z. Säugetierkunde. 1984. V. 49. P. 234–238.

Vujošević M., Živković S. Numerical chromosome polymorphism in *Apodemus flavicollis* and *A. sylvaticus* (Mammalia, Rodentia) caused by supernumerary chromosomes // Acta Veterinaria (Beograd). 1987. V. 37, N 2–3. P. 115–122.

Wang J., Zhao H., Wong H., Tian J. Studies of chromosome of striped field mouse *Apodemus agrarius pallidor* (Rodentia) // Acta Teriol. Sinica. 1993. V. 13. P. 283–287.

Wojcik J.M., Wojcik A.M. B chromosome polymorphism in yellow-necked mouse // Abstr. 3rd European congress of Mammology Juvaskyla, Finland, May 29–June 2. 1999. P. 234.

Wolf U., Voiculescu I., Zenzes M.T. et al. Chromosome polymorphism in *Apodemus flavicollis*, possibly due to a creation of a new centromere // Modern aspects of cytogenetics: constitutive heterochromatin in man. Stuttgart; New York, 1972. P. 163–168.

Yonenaga Y., Frota-Pessoa Q., Kosahara S., Almeida E.J. Cytogenetic studies on Brazilian rodentia // Cienciaecultura. 1976. V. 28. P. 202–211.

Yoshida T.H. Diminution of heterochromatic C-band in relation to the differentiation of *Rattus* species // Proc. Jap. Acad. 1975. V.51, N 8. P. 659–663.

Yoshida M.C., Kobayashi T. Notes on the chromosomes of three species in field mice, *Apodemus* // Chrom. Inf. Serv. 1966. №7. P. 18–20.

Yoshida M.C., Sasaki M., Oshimura M. Karyotype and heterochromatin pattern of the field mouse, *Apodemus argenteus* Temminck // Genetica. 1975. V. 45. P. 397–403.

Zima J. Chromosomes of certain small mammals from southern Bohemia and the Sumava mts. (CSSR) // Folia Zool. (Brno). 1984. V. 33. P. 133–141.

Zima J. Comparative cytogenetics of Palaearctic mammals // Folia Zoologica. 1993. V. 42, №2. P. 97–104.

Zima J., Kral B. Karyotypes of European Mammals // Acta Sci. Nat. (Brno) 1984. V. 18. 62 p.

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

Živković S., Soldatović B., Milosević M. et al. Chromosomal analysis of three populations of *A. sylvaticus* in Banat // Arh. Biol. Nauka. 1966. V. 18. P. 37–38.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	5
Глава 1. МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ ХРОМОСОМ ЛЕСНЫХ И ПОЛЕВЫХ МЫШЕЙ	9
Глава 2. ОСНОВНОЙ НАБОР ХРОМОСОМ МЫШЕЙ РОДА <i>APODEMUS</i> Kaup, 1829	13
2.1. Подрод <i>Apodemus</i> Kaup, 1829	18
2.1.1. <i>Apodemus (Apodemus) agrarius</i> (Pallas, 1771) – Полевая мышь	18
2.2. Подрод <i>Alsomys</i> Dukelski, 1928	36
2.2.1. <i>Apodemus (Alsomys) peninsulae</i> (Thomas, 1906) – Восточноазиатская (корейская) лесная мышь	37
2.2.2. <i>Apodemus (Alsomys) argenteus</i> (Temminck, 1844) – Малая японская дикая мышь	43
2.2.3. <i>Apodemus (Alsomys) speciosus</i> (Temminck, 1844) – Красная (японская) мышь	47
2.2.4. <i>Apodemus (Alsomys) semotus</i> (Thomas, 1908) – Тайваньская мышь	49
2.2.5. <i>Apodemus (Alsomys) gurkha</i> Thomas, 1924 – Непальская мышь	53
Глава 3. ОСНОВНОЙ НАБОР ХРОМОСОМ МЫШЕЙ РОДА <i>SYLVAEMUS</i> Ognev, 1924	54
3.1. Подрод <i>Sylvaemus</i> Ognev, 1924	55
3.1.1. <i>Sylvaemus (Sylvaemus) sylvaticus</i> (Linnaeus, 1758) – Западноевропейская (обыкновенная лесная) мышь	55
3.1.2. <i>Sylvaemus (Sylvaemus) flavicollis</i> (Melchior, 1834) – Желтогорлая мышь	70
3.1.3. <i>Sylvaemus (Sylvaemus) ponticus</i> Sviridenko, 1936 – Кавказская мышь	76
3.1.4. <i>Sylvaemus (Sylvaemus) fulvipectus</i> Ognev, 1924 – Желтобрюхая степная мышь	78
3.1.5. <i>Sylvaemus (Sylvaemus) uralensis</i> (Pallas, 1811) – Малая лесная (уральская) мышь	79
3.1.6. <i>Sylvaemus (Sylvaemus) hyrcanicus</i> Vorontsov, Boeskorov et Mezhzherin, 1992 – Тальшская мышь	83
3.2. Подрод <i>Karstomys</i> Martino, 1939	83
3.2.1. <i>Sylvaemus (Karstomys) mystacinus</i> (Danford et Alston, 1877) – Малоазийская мышь	83
Глава 4. ДОБАВОЧНЫЕ, ИЛИ В-ХРОМОСОМЫ	85
4.1. Изменчивость добавочных хромосом	86
4.1.1. Морфология и размеры	86
4.1.2. Числа В и частота животных с В-хромосомами у видов рода <i>Apodemus</i>	87

4.1.3. Числа В и частота животных с В-хромосомами у видов рода <i>Sylvaemus</i>	102
4.2. Числа В-хромосом, частота животных с добавочными хромосомами и динамика численности популяций	105
4.2.1. Виды рода <i>Sylvaemus</i>	105
4.3. Мозаицизм и динамика численности <i>A. peninsulae</i>	106
4.4. Добавочные хромосомы и систематика <i>A. peninsulae</i>	113
4.5. Поведение В-хромосом в мейозе	113
4.6. Происхождение добавочных хромосом	117
Глава 5. ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНО ОКРАШЕННЫЕ ХРОМОСОМЫ И ЭВОЛЮЦИЯ КАРИОТИПА <i>SYLVAEMUS</i> И <i>APODEMUS</i>	119
ВЫВОДЫ	123
ЛИТЕРАТУРА	125

CONTENTS

INTRODUCTION	5
Chapter 1. METHODS OF KARYOTYPE RESEARCH OF WOOD AND FILD MICE	9
Chapter 2. <i>APODEMUS</i> , 1829 GENERAL SET	13
2.1. Subgenus <i>Apodemus</i> Kaup, 1829	18
2.1.1. <i>Apodemus (Apodemus) agrarius</i> (Pallas, 1771) – Striped field mouse	18
2.2. Subgenus <i>Alsomys</i> Dukelski, 1928	36
2.2.1. <i>Apodemus (Alsomys) peninsulae</i> (Thomas, 1906) – East-Asiatic (korean) wood mouse	37
2.2.2. <i>Apodemus (Alsomys) argenteus</i> (Temminck, 1844) – Small japanese field mouse	43
2.2.3. <i>Apodemus (Alsomys) speciosus</i> (Temminck, 1844) – Red (large) japanese fild mouse	47
2.2.4. <i>Apodemus (Alsomys) semotus</i> (Thomas, 1908) – Taiwan field mouse	49
2.2.5. <i>Apodemus (Alsomys) gurkha</i> Thomas, 1924 – Himalayan field mouse	53
Chapter 3. <i>SYLVAEMUS</i> Ognev, 1924 GENERAL SET	54
3.1. Subgenus <i>Sylvaemus</i> Ognev, 1924	55
3.1.1. <i>Sylvaemus (Sylvaemus) sylvaticus</i> (Linnaeus, 1758) – Wood mouse	55
3.1.2. <i>Sylvaemus (Sylvaemus) flavicollis</i> (Melchior, 1834) – Yellow-nercked mouse	70
3.1.3. <i>Sylvaemus (Sylvaemus) ponticus</i> Sviridenko, 1936 – Caucasus wood mouse	76
3.1.4. <i>Sylvaemus (Sylvaemus) fulvipectus</i> Ognev, 1924 – Steppe wood mouse	78
3.1.5. <i>Sylvaemus (Sylvaemus) uralensis</i> (Pallas, 1811) – Pygmy wood mouse	79
3.1.6. <i>Sylvaemus (Sylvaemus) hyrcanicus</i> Vorontsov, Boeskorov et Mezhzherin, 1992 – Talysh wood mouse	83
3.2. Subgenus <i>Karstomys</i> Martino, 1939	83
3.2.1. <i>Sylvaemus (Karstomys) mystacinus</i> (Danford et Alston, 1877) – Broad-toothed mouse	83
Chapter 4. ADDITIONAL, OR B-CHROMOSOMES	85
4.1. Variability of the B-chromosomes	86
4.1.1. Morphology and size	86
4.1.2. Number of the B-chromosomes, frequencies of specimens with B's in <i>Apodemus</i>	87
4.1.3. Number of the B-chromosomes, frequencies of specimens with B's in <i>Sylvaemus</i>	102

4.2. Number of the B-chromosomes, frequencies of specimens with B's and population size	105
4.2.1. Genera <i>Sylvaemus</i>	105
4.3. Mosaic cells and and population size of <i>A. peninsulae</i>	106
4.4. Additional B-chromosomes and systematics of <i>A. peninsulae</i>	113
4.5. Behaviour of the B-chromosomes in meiotic	113
4.6. Origin of the B-chromosomes	117
Chapter 5. DIFFERENTIAL STAINING OF CHROMOSOMES AND KARYOTYPE EVOLUTION OF WOOD AND FIELD MICE	119
CONCLUSION	123
REFERENCES	125

Ирина Васильевна Картавцева

КАРИОСИСТЕМАТИКА ЛЕСНЫХ И ПОЛЕВЫХ МЫШЕЙ
(RODENTIA: MURIDAE)

Научное издание

Редактор Л.А. Русова
Верстка С.К. Холин

Отпечатано с оригинал-макета, подготовленного
в Биолого-почвенном институте ДВО РАН

Изд. лиц. ЛР № 040118 от 15.10.96 г. Подписано в печать 00.00.00.
Формат 60x84/16. Печать офсетная. Усл. п. л. 00,0. Уч.-изд. л. 00,0.
Тираж 000 экз. Заказ 000

Отпечатано в типографии издательства «Дальнаука» ДВО РАН
690041, г. Владивосток, ул. Радио, 7