

УДК 599.323.43:575.22(262.53:210.7)

АЛЛОЗИМНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ГЕТЕРОГЕННОСТЬ КРАСНОЙ ПОЛЕВКИ *CLETHRIONOMYS RUTILUS* (CRICETIDAE) НЕКОТОРЫХ ОСТРОВОВ СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ОХОТСКОГО МОРЯ

А. А. Примаков, М. Ю. Засыпкин

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, г. Магадан

E-mail: primakov@ibpn.ru, mzasyp@ibpn.ru

Методом электрофореза в полиакриламидном геле у четырех выборок красной полевки с о-вов Недоразумения, Матыкиль, Спафарьева и Талан северной части Охотского моря исследовано 13 постулируемых генных локусов. Значения таких параметров аллозимной изменчивости, как средняя наблюдаемая гетерозиготность H_{obs} и число аллелей на локус N_{AL} , для трех выборок оказались сходными. Выборка с о. Матыкиль по данным показателям резко отличается от остальных – ни в одном из 13 локусов полиморфизм не обнаружен. Тест на гетерогенность свидетельствует о достоверных отличиях выборок друг от друга, и это можно объяснить как эффектом основателя, так и достаточно долгой изоляцией популяций на ограниченной территории.

Ключевые слова: красная полевка, аллозимная изменчивость, электрофорез, острова Охотского моря.

ВВЕДЕНИЕ

Красная полевка – широко распространенный на территории Магаданской области вид, имеющий важное практическое значение как потребитель растительных кормов и объект питания ценных пушных зверей (Чернявский, 1984). Ранее сведения об обитании данного вида имелись только для о. Талан (Кондратьев и др., 1992) и о. Матыкиль (Кондратьев и др., 1993). Для о. Спафарьева и о. Недоразумения информации об обитании красной полевки не было. Некоторые из упомянутых островов относятся к особо охраняемым природным территориям. Так, о. Матыкиль, входящий в состав Ямских островов, является частью территории заповедника «Магаданский», а о. Талан – памятник природы федерального значения. Таким образом, любая информация о видах, населяющих эти острова, может быть интересна для их дальнейшего изучения.

Острова – это своего рода природные экологические эксперименты (Пианка, 1981), изучение их экосистем имеет большое значение для решения многих теоретических вопросов биологии. С точки зрения популяционной генетики, группа особей, отделенная от других популяций данного вида географическими преградами, может обладать уникальным генофондом (Айала, Кайгер, 1987). По-

мимо этого, полное прекращение обмена генами для островной популяции означает потенциальное начало микроэволюционных процессов (Грант, 1991). Долго длящаяся географическая изоляция может приводить к вступлению изолированных популяций на путь собственной эволюции в новых условиях существования (Хадорн, Венер, 1989). Несомненно, что популяции красной полевки на упомянутых островах полностью изолированы как от материка, так и друг от друга. Изоляция обусловлена колебаниями уровня Мирового океана, время изоляции пропорционально минимальным отметкам глубин между островом и материком и составляет для о-вов Матыкиль, Спафарьева и Талан от 13 до 10 тыс. лет (Велижанин, 1976). Для о. Недоразумения данных о времени отделения от материка нет. Глубина пролива и расстояние между этим островом и берегом составляют примерно 10 м и около 2 км соответственно (карта «Охотское море. Северное побережье. Тауйская губа»).

Ограниченная площадь данных островных территорий (Спафарьева – 32 км², Матыкиль – 8,7 км², Недоразумения – 4,5 км², Талан – 1,6 км² (Хорева, 2003) может способствовать стохастическим процессам («дрейф генов»), приводящим к изменению частот аллелей вплоть до фиксации одного из них.

Морфометрический анализ выборки красной полевки с о. Матыкиль показал, что зверьки достоверно крупнее красной полевки, обитающей на материке (Докучаев и др., 2002). Методами молекулярной генетики были выявлены различия между популяциями красной полевки данных островов. Так, по результатам рестрикционного анализа гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК (Переверзева, 2006), изученные выборки достоверно отличаются друг от друга, при этом наиболее отличается от других выборка с о. Матыкиль.

Для красной и красно-серой полевок некоторых южнокурильских островов, о-вов Хоккайдо и Сахалин осуществлен аллозимный анализ по 25 интерпретируемым локусам с последующим определением значений коэффициентов генетической варибельности и дифференциации. В этой работе проводилось сравнение большого количества выборок, в том числе и материковых. Авторы отметили, что у красно-серой полевки между островными и материковыми популяциями существует дифференциация на уровне аллозимной изменчивости, выражающаяся в различиях частот аллелей в полиморфных локусах. Тем не менее приведенные в указанной работе данные позволили авторам сделать вывод о том, «что изолированное существование популяций лесных полевок на островах в течение столь длительного времени не привело к их значимой генетической дифференциации» (Фрисман и др., 2002).

В настоящей работе с использованием методов биохимической генетики, которые позволяют адекватно отражать состояние определенной части ядерного генома (Айала, Кайгер, 1987), проведена оценка генетических различий островных популяций красной полевки четырех островов северной части Охотского моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал для исследований собирался в июне – августе в 2002, 2003 и 2005 г. Размеры выборок с о. Матыкиль (2002 г., 39 экз.), о. Недоразумения (2003 г., 36 экз.), о. Спафарьева (2003 г., 20 экз.) и о. Талан (2005 г., 78 экз.). Схема мест сбора материала представлена на рис. 1. Животных отлавливали давилками с трапиком на стандартную приманку. Для анализа отбирали пробы скелетной мускулатуры. Пробы до прибытия в лабораторию хранили в жидком азоте, а в некоторых случаях – в термоконтейнерах с хладоэлементами при температуре ниже 0°C в течение недели. В

лаборатории до обработки пробы хранили в замороженном состоянии при температуре -20°C.

Разделение аллозимов проводили с помощью метода электрофореза в вертикальных блоках полиакриламидного геля (ПААГ) (Корочкин и др., 1977; Гааль и др., 1982) с использованием оригинальной аппаратуры (Засыпкин, 1983, 1986). Последующее выявление ферментативной активности проводилось по общепринятым методикам (Harris, Hopkinson, 1976; Manchenko, 2003) с некоторыми модификациями (Засыпкин и др., 2001). Использовали 5,5–9%-ный ПААГ, трис-ЭДТА-боратную непрерывную (ТЭБ; Peacock et al., 1965) и трис-глициновую прерывистую (ТГ; Davis, Ornstein, 1959) буферные системы.

Для сравнения относительной подвижности аллелей в выборках с разных островов сопоставляли соответствующие пробы.

Расчеты аллельных частот, наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности в полиморфных локусах, а также достоверность соответствия наблюдаемых и ожидаемых численностей генотипов распределению Харди-Вайнберга (с использованием критерия Пирсона χ^2) проводили при по-

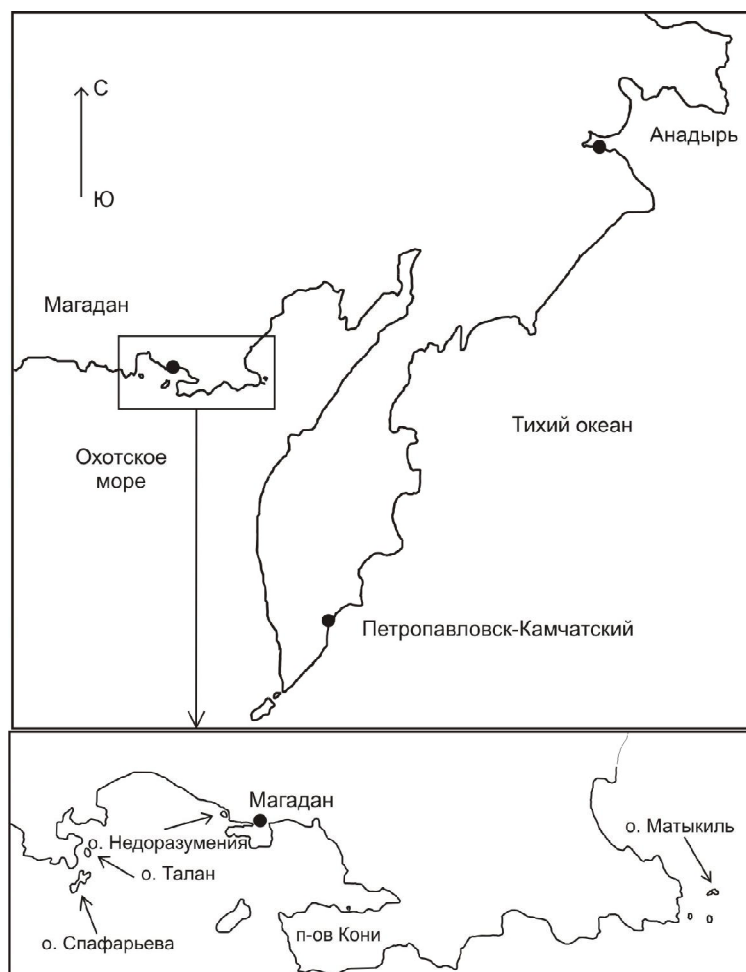


Рис. 1. Места сбора выборок

Fig. 1. Sampling sites

мощи программы CHNHW (Zaykin, Pudovkin, 1993). Тест на гетерогенность выборок по частотам аллелей выполняли с использованием программы CHIRXC (Zaykin, Pudovkin, 1993).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Для выборок со всех островов удалось выявить и четко интерпретировать 13 постулируемых генных локусов. Это α-глицерофосфатдегидрогеназа (G-3-PD, здесь и далее сокращенные обозначения локусов приведены по: Manchenko, 2003), два локуса лактатдегидрогеназы (LDH-1, LDH-2), быстрый локус изоцитратдегидрогеназы (ICH-2), 6-фосфоглюконатдегидрогеназа (PGD), супероксиддисмутаза (SOD), аспаратамино-трансфераза (глутамат-оксалоацетат трансаминаза, GOT), фосфоглюкомутаза (PGM), эстераза Д (EST-D), и одна из зон неспецифических мышечных «нафтоловых» эстераз (EST-M3).

Из исследованных локусов в шести обнаружен полиморфизм (рис. 2). Спектр полиморфных локусов, частоты аллелей в них варьируют в трех выборках. Исключением является выборка с о. Матыкиль, где все 13 локусов мономорфны (табл. 1).

В некоторых локусах присутствуют аллели, уникальные для той или иной выборки. Почти во всех полиморфных локусах в каждой выборке наблюдаемые численности генотипов достоверно не отличаются от ожидаемых по распределению Харди-Вайнберга. Только в локусе LDH-2 в выборке с о. Недоразумения наблюдается достоверный избыток гетерозигот (коэффициент Силандера 0,429, $\chi^2 = 6,43^*$, d. f. = 1).

Учитывая соответствие наблюдаемых численностей генотипов ожидаемым в других полиморфных локусах в этой выборке, а также ее относительно небольшие размеры, можно предположить, что подобный

факт может быть обусловлен случайными причинами, например, отловом потомков родителей, которые были гомозиготами по разным альтернативным аллелям этого локуса.

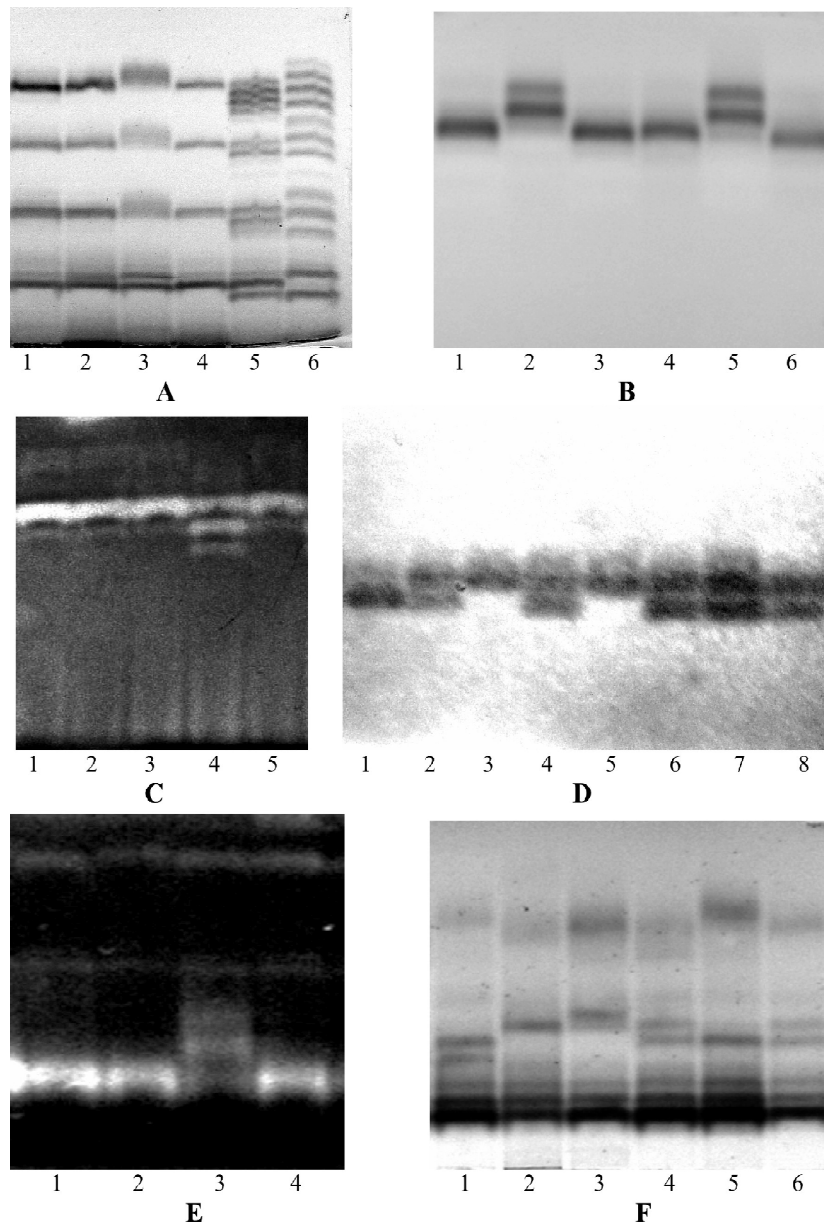


Рис. 2. Электрофореграммы исследованных полиморфных маркеров красной полевки (зона старта – внизу): **А** – LDH, полиморфен быстрый локус LDH-2. Генотипы: 1, 2, 4 – 1.00/1.00; 3 – 1.00/1.10; 5 – 0.90/1.00; 6 – 0.90/1.10. **В** – PGD. Генотипы: 1, 3, 4, 6 – 1.00/1.00; 2, 5 – 1.00/1.10. **С** – SOD. Генотипы: 1, 2, 3 и 5 – 1.00/1.00; 4 – 0.90/1.00. **Д** – PGM. Генотипы: 1 – 1.00/1.00; 3, 5 – 1.10/1.10; 2, 4, 6, 7, 8 – 1.00/1.10. **Е** – EST-D. Генотипы: 1, 2, 4 – 1.00/1.00; 3 – 1.00/1.10. **Ф** – «нафтоловая» эстераза EST-M3 (вторая зона). Генотипы: 1 – 1.00/1.10; 2 – 1.20/1.20; 3 – 1.20/1.30; 4 – 1.10/1.20; 5 – 1.10/1.10; 6 – 1.10/1.20

Fig. 2. Zymograms of investigated polymorphous markers of genes of red-backed vole (Start zone is down): **A** – LDH, fast loci LDH-2 is polymorphous. Genotypes: 1, 2, 4 – 1.00/1.00; 3 – 1.00/1.10; 5 – 0.90/1.00; 6 – 0.90/1.10. **B** – PGD. Genotypes: 1, 3, 4, 6 – 1.00/1.00; 2, 5 – 1.00/1.10. **C** – SOD. Genotypes: 1, 2, 3 and 5 – 1.00/1.00; 4 – 0.90/1.00. **D** – PGM. Genotypes: 1 – 1.00/1.00; 3, 5 – 1.10/1.10; 2, 4, 6, 7, 8 – 1.00/1.10. **E** – EST-D. Genotypes: 1, 2, 4 – 1.00/1.00; 3 – 1.00/1.10. **F** – «naphthol» esterase EST-M3 (second zone). Genotypes: 1 – 1.00/1.10; 2 – 1.20/1.20; 3 – 1.20/1.30; 4 – 1.10/1.20; 5 – 1.10/1.10; 6 – 1.10/1.20

Таблица 1. Частоты аллелей, оценка уровня генетической гетерогенности и параметры аллозимной изменчивости для исследованных выборок красной полевки

Table 1. Alleles frequencies, estimated levels of genetic heterogeneity and parameters of allozyme variability for the red-backed vole samplings

Локус, аллель	Остров				Значение критерия χ^2
	Маты- киль	Недора- зумения	Спафарь- ева	Талан	
LDH-2	N = 39	N = 35	N = 20	N = 70	$\chi^2 = 168,31^{***}$
1,00	1,000	0,600	0,525	0,417	
1,10	0,000	0,400	0,150	0,576	
0,90	0,000	0,000	0,325	0,007	d. f. = 6
PGD	N = 39	N = 36	N = 20	N = 72	$\chi^2 = 8,04^*$
1,00	1,000	0,931	1,000	0,938	
1,10	0,000	0,069	0,000	0,062	d. f. = 3
SOD	N = 39	N = 36	N = 20	N = 72	$\chi^2 = 7,37$
1,00	1,000	1,000	0,975	1,000	
0,90	0,000	0,000	0,025	0,000	d. f. = 3
PGM	N = 39	N = 35	N = 20	N = 72	$\chi^2 = 63,16^{***}$
1,00	1,000	0,800	0,525	0,375	
1,10	0,000	0,200	0,450	0,625	
1,20	0,000	0,000	0,025	0,000	d. f. = 6
EST-D	N = 39	N = 36	N = 20	N = 72	$\chi^2 = 25,81^{***}$
1,00	1,000	0,931	0,975	1,000	
1,10	0,000	0,000	0,025	0,000	
0,90	0,000	0,069	0,000	0,000	d. f. = 6
EST-M3	N = 39	N = 36	N = 20	N = 72	$\chi^2 = 73,32^{***}$
1,00	0,000	0,069	0,000	0,000	
1,10	0,000	0,250	0,125	0,417	
1,20	1,000	0,681	0,875	0,569	
1,30	0,000	0,000	0,000	0,014	d. f. = 9
Параметры аллозимной изменчивости выборок					
H_{obs}	0,000	0,128	0,092	0,110	$\Sigma \chi^2 = 346,01^{***}$
$N_{A/L}$	1,00	1,46	1,54	1,46	d. f. = 33

Примечание. N – количество исследованных экземпляров, H_{obs} – средняя наблюдаемая гетерозиготность, $N_{A/L}$ – среднее число аллелей на локус, $\Sigma \chi^2$ – суммарное значение критерия χ^2 , полученное с учетом свойства его аддитивности.

Данные по аллозимной изменчивости свидетельствуют о различиях между исследованными выборками. Так, в локусе LDH-2 были выявлены три аллеля; в выборке с о. Недоразумения обнаружены лишь два из них, на о. Матыкиль – один. На о. Талан и о. Спафарьева найдены все три аллеля, но если на первых трех островах с максимальной частотой представлен аллель с относительной электрофоретической подвижностью 1,00, то в выборке с о. Спафарьева – с подвижностью 1,10.

Локус PGD полиморфен только на о-вах Недоразумения и Талан, при этом частоты аллелей в нем для этих выборок практически идентичны.

Полиморфизм по локусу SOD отмечен только в выборке с о. Спафарьева, а по локусу EST-D – в выборках с о-вов Недоразумения и Спафарьева, при этом для каждого острова характерен свой альтернативный аллель.

В локусе PGM выявлены три аллеля, но в выборках с о-вов Недоразумения и Талан присут-

ствуют два из них, причем в одной выборке преобладающую частоту имеет аллель с подвижностью 1,00, а в другой – 1,10. Только выборка с о. Спафарьева характеризуется наличием трех аллелей в данном локусе.

Локус EST-M3 полиморфен в трех выборках, выявлены четыре аллеля. На о. Матыкиль произошла фиксация аллеля с относительной подвижностью 1,20; этот же аллель имеет высокую частоту и в выборке с о. Спафарьева, где в данном локусе обнаружен только один альтернативный аллель. В выборках с о-вов Недоразумения и Талан в указанном локусе присутствуют по три аллеля. При этом аллель с подвижностью 1,00 присутствует только в выборке с о. Недоразумения, а аллель с подвижностью 1,30 – только в выборке с о. Талан.

Эти результаты свидетельствуют о существенных генетических различиях между исследованными островными популяциями красной полевки, что подтверждается результатами статистического анализа данных по обнаруженной в них аллозимной изменчивости. Тест на гетерогенность между исследованными выборками показывает достоверные различия по одному из локусов ($p < 0,05$) и достовер-

ные различия на высоком уровне значимости ($p < 0,001$) по четырем другим полиморфным локусам из шести (см. табл. 1). Суммарное значение критерия для оценки гетерогенности выборок также высокодостоверно.

При попарных тестах на гетерогенность между выборками по частотам аллелей в полиморфных локусах суммарное значение критерия χ^2 во всех случаях тоже достоверно на высоком уровне значимости (табл. 2).

Эти данные, а также подтверждающие их результаты рестрикционного анализа гена цитохрома b митохондриальной ДНК (Переверзева, 2006) свидетельствуют, на наш взгляд, о значимой генетической дифференциации исследованных островных популяций красной полевки.

Для общей характеристики уровня генетической изменчивости выборок мы использовали следующие параметры аллозимной изменчивости: среднюю наблюдаемую гетерозиготность H_{obs} и число аллелей на локус $N_{A/L}$. Несмотря на до-

Таблица 2. Суммарные значения критерия χ^2 при попарном сравнении выборокTable 2. Summary values of the χ^2 – criterion for pairwise comparison of the samplings

Остров	Матыкиль	Недоразумения	Спафарьева	Талан
Матыкиль	-----	$\Sigma\chi^2 = 85,2^{***}$ d. f. = 6	$\Sigma\chi^2 = 75,02^{***}$ d. f. = 7	$\Sigma\chi^2 = 159,41^{***}$ d. f. = 6
Недоразумения	$p < 0,001$	-----	$\Sigma\chi^2 = 53,51^{***}$ d. f. = 10	$\Sigma\chi^2 = 66,64^{***}$ d. f. = 8
Спафарьева	$p < 0,001$	$p < 0,001$	-----	$\Sigma\chi^2 = 83,74^{***}$ d. f. = 9
Талан	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p < 0,001$	-----

Примечание. $\Sigma\chi^2$ – суммарное значение критерия χ^2 для всех локусов, полученное с учетом свойства его аддитивности.

стоверные отличия выборок друг от друга, данные параметры для выборок с о-вов Недоразумения, Спафарьева и Талан имеют близкие значения (см. табл. 1). Исключение составляет выборка с о. Матыкиль, полностью мономорфная по исследованным локусам. Также у красной полевки о. Матыкиль имеются и морфологические особенности (Докучаев и др., 2002), среди которых обращают на себя внимание довольно крупные размеры зверьков. Объяснением таких резких отличий этой выборки от остальных могут служить наибольшее время изоляции среди исследованных групп и низкая эффективная численность данной островной популяции из-за относительно небольшой площади, занятой растительностью и пригодной для обитания вида (большая часть острова – отвесные скальные останцы). Оба этих фактора – время изоляции и небольшая эффективная численность популяции – способствуют «дрейфу генов» (Айала, 1984).

На формирование генетической структуры исследованных островных популяций существенное влияние мог оказать эффект основателя (Айала, 1984).

Помимо этого, выявленные особенности генетической структуры исследованных популяций можно также объяснить местоположением данных островных территорий и особенностями заселения их исследуемым видом. Географическое положение островов, а именно значительное расстояние, отделяющее о. Матыкиль от островов Тауйской губы, могло способствовать тому, что популяции красной полевки, из которых формировались островные изоляты, уже обладали различными аллелофондами. И если для территорий о-вов Спафарьева, Талан и Недоразумения можно предполагать заселение красной полевкой из генетически схожих популяций (вследствие близкого взаимного расположения этих территорий и отсутствия значительных географических преград на этой площади), то формирование матыкильского изолята происходило из представителей популяций, находящихся на значительном удалении от популяций-основателей трех вышеуказанных групп. Это, возможно, способствовало заселению

о. Матыкиль красной полевкой, изначально имевшей существенные генетические отличия от популяций красной полевки, которые были предковыми для обитающих ныне на о-вах Недоразумения, Спафарьева и Талан изолированных популяций.

ВЫВОДЫ

Получена первая информация об аллозимной изменчивости красной полевки четырех островов северной части Охотского моря – Матыкиль, Недоразумения, Спафарьева и Талан. Определены параметры генетической изменчивости изученных выборок и выявлены достоверные различия между ними. Все исследованные островные популяции красной полевки имеют генетические особенности. На каждом из обследованных островов они обладают собственными, зачастую уникальными, наборами аллелей, встречающимися с различной частотой. Вполне вероятно, что причиной этого явления может быть «дрейф генов», хотя немало важную роль мог сыграть и эффект основателя.

Полученные результаты, данные рестрикционного анализа и морфологические особенности красной полевки о. Матыкиль свидетельствуют, на наш взгляд, о существенной генетической дифференциации изученных островных популяций красной полевки. Наиболее уникальной среди исследованных выборок является выборка с о. Матыкиль. Причинами резких генетических и морфологических отличий красной полевки с этого острова могут быть особенности заселения острова данным видом, а также самое продолжительное время изоляции матыкильской популяции красной полевки.

Полученная информация расширяет представления о популяционно-генетической структуре и уровне изменчивости данного вида. Результаты исследования согласуются с имеющейся концепцией о микроэволюционных процессах, происходящих в изолированных группах животных с низкой эффективной численностью и относительно быстрой сменой поколений.

Работа выполнена при частичной поддержке грантов ДВО «Исследования уровня аллозимной изменчивости полевок рода *Clethrionomys* в островных и полуостровных изолятах Тауйской губы (западная часть Ма-

гаданской области)», 2002 г., проекты № 03-3-А-06-060, № 04-3-А-06-027, № 06-3-В-06-219 и гранта РФФИ № 09-04-00035а.

ЛИТЕРАТУРА

- Айала Ф. Введение в популяционную и эволюционную генетику : пер. с англ. – М. : Мир, 1984. – 232 с.
- Айала Ф., Кайзер Дж. Современная генетика : в 3-х т. – М. : Мир, 1987.
- Велижанин А. Г. Время изоляции материковых островов северной части Тихого океана // ДАН СССР. – 1976. – Т. 231, № 1. – С. 205–207.
- Гааль Э., Медведи Г., Верецкеи Л. Электрофорез в разделении биологических макромолекул. – М. : Мир, 1982. – 448 с.
- Грант В. Эволюционный процесс. – М. : Мир, 1991. – 488 с.
- Докучаев Н. Е., Иванов В. В., Засыпкин М. Ю., Примак А. А. Красные полевки (*Clethrionomys rutilus* Pallas, 1779) острова Матыкиль (северная часть Охотского моря) // Териологические исследования. – СПб., 2002. – Вып. 1. – С. 140–142.
- Засыпкин М. Ю. Камера для электрофореза белков в пластинах полиакриламидного геля // Лаб. дело. – 1983. – № 3. – С. 58–59.
- Засыпкин М. Ю. Полуавтоматическая система для переноса белковых образцов из центрифуги в электрофоретическую камеру // Там же. – 1986. – № 2. – С. 117–118.
- Засыпкин М. Ю., Лапинский А. Г., Примак А. А. Модифицированная методика выявления постфоретической активности маннозо (Mpi, EC 5.3.1.8) и глюкозо (Gpi, EC 5.3.1.9)-6-фосфат-изомераз // Генетика. – 2001. – Т. 37, № 5. – С. 708–711.
- Кондратьев А. Я., Зубакин В. А., Голубова Е. Ю. и др. Фауна наземных позвоночных животных острова Талан // Прибрежные экосистемы Северного Охотоморья. Остров Талан. – Магадан : ИБПС ДВО РАН, 1992. – С. 72–108.
- Кондратьев А. Я., Зубакин В. А., Харитонов С. П. и др. Изучение птичьих базаров островов Матыкиль и Коконце (Ямские острова) и полуострова Пьягина // Бюл. МОИП, отд. биол. – 1993. – Т. 98. – Вып. 5. – С. 21–31.
- Корочкин Л. И., Серов О. Л., Пудовкин А. И. и др. Генетика изоферментов. – М. : Наука, 1977. – 272 с.
- Переверзева В. В. Полиморфизм цитохрома b мтДНК в островных популяциях красных полевок (*Clethrionomys rutilus*) Охотского моря // Геология, география и биологическое разнообразие Северо-Востока России : Материалы Дальневост. регион. конф., посвящ. памяти А. П. Васильковского и в честь его 95-летия (Магадан, 28–30 нояб. 2006 г.). – Магадан : СВНЦ ДВО РАН, 2006. – С. 387–390.
- Пианка Э. Эволюционная экология. – М. : Мир, 1981. – 400 с.
- Фрисман Л. В., Картавец И. В., Павленко М. В. и др. Геноеографическая изменчивость и генетическая дифференциация лесных полевок рода *Clethrionomys* (Rodentia, Cricetidae) Приохотья // Генетика. – 2002. – Т. 38, № 5. – С. 655–664.
- Хадорн Э., Венер Р. Общая зоология. – М. : Мир, 1989. – 524 с.
- Хорева М. Г. Флора островов Северной Охотии. – Магадан : ИБПС ДВО РАН, 2003. – 172 с.
- Чернявский Ф. Б. Млекопитающие крайнего Северо-Востока Сибири. – М. : Наука, 1984. – 392 с.
- Davis B. J., Ornstein L. A new high resolution electrophoresis method // Report Delivered at the New York Academy of Medicine on March 24, 1959. – P. 112–118.
- Harris H., Hopkinson D. A. Handbook of enzyme electrophoresis in human genetic // North-Holland Publishing company, Amsterdam; American Elsevier Publishing company, inc. – N.-Y., 1976.
- Manchenko G. P. Handbook of detection of enzymes on electrophoretic gels : 2nd ed. – CRC Press. Inc., Boca Raton, FL, 2003. – 553 p.
- Peacock A. C., Bunting S. L., Queen K. G. Serum protein electrophoresis in acrylamide gel: patterns and theory // Science. – 1965. – Vol. 147, No. 3664. – P. 1451–1453.
- Zaykin D. V., Pudovkin A. I. Two programmes to estimate significance of Chi-square values using pseudo-probability test // J. Heredity. – 1993. – Vol. 84. – P. 152–155.

Поступила в редакцию 25.05.2010 г.

ALLOZYME VARIABILITY AND GENETIC HETEROGENEITY OF THE RED-BACKED VOLE *CLETHRIONOMYS RUTILUS* (CRICETIDAE) OVER SOME ISLANDS IN THE NORTHERN SEA OF OKHOTSK

A. A. Primak, M. Yu. Zasyupkin

Thirteen postulated gene loci were studied by virtue of polyacrylamide gel electrophoresis method in four red-backed vole samplings from Nedorazumenia, Matykil, Spafarjev and Talan islands in the northern Sea of Okhotsk. The average observed Hobs heterozygosity and the allele number per N_{AL} locus were reported similar in three studied populations. The sampling from Matykil Island is highly peculiar by these indices as none of the 13 loci displays polymorphism in these samplings. The heterogeneity test testify to reliable differences in all samplings and this can be explained both by the founder effect and by a long-lasting isolation of red-backed vole populations over restricted areas.

Key words: red-backed vole, allozyme variability, electrophoresis, the Sea of Okhotsk islands.