ГЕНЕТИКА

УДК 599.323.5:575.86 (575.22)

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ГЕНА ЦИТОХРОМА *b* мтДНК КРАСНО-СЕРОЙ ПОЛЕВКИ (*CRASEOMYS RUFOCANUS* SUNDEVALL, 1846) СЕВЕРНОГО ПРИОХОТЬЯ И БАССЕЙНА р. КОЛЫМА

В. В. Переверзева, А. А. Примак, Н. Е. Докучаев, Е. А. Дубинин, А. А. Евдокимова

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, г. Магадан E-mail: vvpereverzeva@mail.ru

Исследован полиморфизм нуклеотидной последовательности и гаплотипического разнообразия гена цитохрома *b* мтДНК в выборках красно-серой полевки (*Craseomys rufocanus*) из 13 популяций Северного Приохотья, бассейна р. Колыма и Чукотки. Найдены 53 гаплотипа гена цитохрома *b*, различающихся между собой 72 нуклеотидными заменами. Островные популяции полевок обладают уникальными генофондами. У красно-серых полевок бассейна р. Колыма и Северного Приохотья впервые обнаружены С1-гаплотипы гена цитохрома *b*. Расчеты показали статистически достоверные различия между всеми исследованными выборками. Своеобразие генетической структуры популяций *C. rufocanus* Северо-Восточной Азии сформировалось в результате двух волн проникновения вида (соответственно субклад С1 и С2) на рассматриваемую территорию и образования в ряде случаев смешанных популяций.

Ключевые слова: красно-серая полевка, Craseomys rufocanus, ген цитохрома b (cytb), генетический полиморфизм, Северное Приохотье.

введение

Красно-серая полевка (*Craseomys rufocanus* Sundevall, 1846) принадлежит таежному фаунистическому комплексу млекопитающих Евразии (Кулик, 1972) и имеет обширный ареал, простирающийся от Скандинавии до Чукотки, Камчатки и японского о. Хоккайдо (Громов, Поляков, 1977). Ископаемые останки вида известны со среднего плейстоцена (Громов, Ербаева, 1995). В Северном Приохотье красно-серая полевка – фоновый вид, характеризуется высокой плодовитостью, массовым размножением сеголеток и быстрой сменой поколений (Юдин и др., 1976; Костенко, 2000).

Исследование генетического полиморфизма популяций является важной частью комплексного анализа внутривидовой изменчивости. В последнее время результаты изучения полиморфизма нуклеотидной последовательности гена цитохрома *b* (*cytb*) широко используются в области молекулярной филогеографии различных видов млекопитающих (Cook et al., 2004; Iwasa et al., 2009; Dabrowski et al., 2013; Kohli et al., 2015; Григорьева и др., 2015; Малярчук и др., 2015). В том числе проведено исследование красно-серой полевки, основанное на полиморфизме фрагмента гена *cytb* длиной 817 пар нуклеотидов (пн) у особей из различных точек (выборки 1–14 экз.) в пределах всего ареала вида (Abramson et al., 2012). В результате у *C. rufocanus* были выявлены четыре гаплогруппы – **A**, **B**, **C и D и предло**жен возможный исторический сценарий формирования современной генетической структуры вида и путей экспансии (Abramson et al., 2012). Из магаданского региона авторами были протестированы в общей сложности 22 особи из 8 локалитетов, однако внутрипопуляционная генетическая изменчивость нуклеотидной последовательности гена *cytb* у местных красно-серых полевок осталась не достаточно изученной.

Цель представляемой работы – восполнение информации о генетической изменчивости *С. rufocanus* магаданского региона, расположенного на Северо-Востоке Азии. Своеобразие рельефа Магаданской области разрешает проводить микрофилогеографические исследования различных видов. Особенности биологии *С. rufocanus* позволяют использовать этот вид как удобную природную модель для анализа генетической изменчивости популяций и исследования микроэволюционных процессов. Особое значение имеет изучение генетической структуры изолированных внутривидовых группиро-

[©] Переверзева В. В., Примак А. А., Докучаев Н. Е., Дубинин Е. А., Евдокимова А. А., 2018

вок, генофонды которых формируются под воздействием стохастических процессов на частоты аллелей, количество которых изначально ограничено и определено эффектом основателя. Небольшие островные популяции являются идеальными объектами для такого рода исследований. Для решения данных вопросов успешно применяются методы молекулярно-генетического анализа мтДНК (Hinten et al., 2003; Джикия и др., 2007; Fulgione et al., 2008; Переверзева и др., 2013а,б; Koh et al., 2014). Сравнительный анализ генетической структуры островных и материковых популяций позволяет уточнить историю формирования генофонда вида на конкретном участке ареала. В настоящей работе анализируется изменчивость нуклеотидной последовательности гена *cytb* мтДНК некоторых островных и материковых популяций красно-серой полевки Северного Приохотья и бассейна р. Колыма.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследованы нуклеотидные последовательности гена *cytb* у 214 красно-серых полевок. Материал собирали в бассейне р. Колыма, Северном Приохотье и на Чукотке (рис. 1). В табл. 1 ука-



Рис. 1. Карта-схема мест сбора проб (гаплотипы С1 и С2 показаны кружками соответственно с белой и черной заливкой; в случае присутствия обоих гаплотипов их доля соответствует размеру выделенных секторов): 1 – о. Спафарьева, 2 – о. Талан, 3 – о. Недоразумения, 4 – о. Завьялова, 5 – о. Вдовушка, 6 – о. Умара, 7 – п-ов Старицкого, 8 – р. Дукча, 9 – п-ов Кони, 10 – р. Челомджа, 11 – верховья р. Колыма, 12 – р. Гижига, 13 – побережье Анадырского лимана

Fig. 1. Sketch map of sampling collection spots (haplotypes C1 and C2 are shown with white and black circles, respectively; in case of both haplotypes presence, their proportion corresponds to the size of the distinguished sectors). Sites: 1 – Spafaryev Is., 2 – Talan Is., 3 – Nedorasumeniya Is., 4 – Zavyalov Is., 5 – Vdovushka Is., 6 – Umara Is., 7 – Staritsky Peninsula, 8 – Dukcha River, 9 – Koni Peninsula, 10 – Chelomdzha River, 11 – Upper Kolyma River, 12 – Gizhiga River, 13 – Anadyr Estuary coast

зан объем выборок из конкретных популяций полевок, а также приведены основные характеристики островов (по: Велижанин, 1976; Хорева, 2003; https://ru.wikipedia.org/wiki/Octpos_ Недоразумения; https://ru. wikipedia.org/wiki/ Вдовушка_(остров). Выделение из заспиртованной мышечной ткани и очистка тотальной ДНК проводились по модифицированному мегенетического анализа, помимо собственных данных, из GenBank были взяты сведения о строении полной нуклеотидной последовательности гена *cytb* у красно-серых полевок о. Сахалин № АВ675444-АВ675446 (Kariwa et al., не опубликовано) и Китая HM165372 (Liu et al., 2012). В качестве внешней группы использовалась последовательность нуклеотидов гена

Таблица 1. Характеристика выборок красно-серой полевки из исследованных популяций Магаданской области и Чукотки

Table 1.	Characteristics of the	e grav red-backed	vole from some po	pulations in Magadan	Oblast and Chukotka
					0.0-00000000000000000000000000000000000

Места сбора материала					Доля гаплотипов (субклад)		Индексы молекулярного разнообразия			
					n N	C1	C2	V	I.	-
Острова	L	S	t				0.2	v	n	π
Спафарьева	7	32	10,5	5	1	1	0	0	$0,0000\pm0,0000$	$0,0000\pm0,0000$
Талан	7	1,6	10	13	1	0	1	0	$0,0000\pm0,0000$	$0,0000\pm0,0000$
Недоразумения	2,2	4,5	7	19	3	0	1	2	0,3684±0,1280	0,0006±0,0005
Завьялова	19	116	13	27	9	1	0	9	0,8490±0,0471	0,0018±0,0012
Вдовушка	0,2	0,04	5-6	10	1	0	1	0	$0,0000\pm0,0000$	0,0000±0,0000
Умара	Умара 1 0,3 5-6			24	1	0	1	0	$0,0000\pm0,0000$	0,0000±0,0000
п-ов Старицкого				23	4	0	1	7	0,5968±0,0629	0,0021±0,0013
р. Дукча				35	12	0,0286	0,9714	32	0,8134±0,0556	0,0027±0,0016
п-ов Кони				24	11	0,5000	0,5000	25	0,9022±0,0371	0,0065±0,0035
р. Челомджа					5	0	1	9	0,7436±0,0866	0,0015±0,0011
р. Колыма (35 км ниже пос. Дебин)				16	11	0,1250	0,8750	30	0,9500±0,0364	0,0064±0,0036
р. Гижига				3	3	1	0	11	1,0000±0,2722	0,0064±0,0052
Побережье Анады	ырског	о лима	на	2	2	1	0	2	_	_

Примечание. L – расстояние от острова до материка, км; S – площадь острова, км²; t – время отделения острова от материка, тыс. л. н.; n – объем выборок; N – число гаплотипов; V – число вариабельных сайтов; *h* – гаплотипическое разнообразие; *π* – нуклеотидное разнообразие.

тоду (Fleming, Cook, 2002). Амплификацию полной нуклеотидной последовательности гена cytb вели с использованием праймеров CbLксp14071 act atg acc aat gac atg aaa aat cat cg (составленного в лаборатории) и VOLE-14 15319 ttt cat tac tgg ttt aca aga c (Conroy, Cook, 1999). Условия полимеразной цепной реакции подбирали эмпирически: денатурирующая стадия 94°С – 5 мин; затем 35 циклов: 94°С – 1 мин, 48°С – 1 мин, 72°С – 1 мин; заключительная стадия 72°С – 5 мин. Амплифицированный участок мтДНК очищали и подготавливали к секвенированию по стандартной методике с применением набора реагентов DiatomTM DNA Clean-Up «Лаборатория Изоген». Строение нуклеотидных последовательностей гена cytb мтДНК определяли по стандартной методике с применением наборов для циклического секвенирования ДНК Big Dye Terminator (Applied Biosystems, v. 3.1) и генетического анализатора ABI Prism 3130 (Applied Biosystems, США). Ген cytb картировался относительно полной нуклеотидной последовательности мтДНК Myodes regulus GenBank № NC016427 (Kim, Park, не опубликовано). Для проведения филосуtb красной полевки (Myodes rutilus), GenBank N_{\odot} JX477342 (Boratynski et al., 2014). Гаплотипам гена *cytb* красно-серых полевок присвоена аббревиатура КСРсb. Варианты *cytb* особей, отловленных на берегу Анадырского лимана, представлены как АКСРсb. Уникальные гаплотипы полевок популяции о. Талан обозначены как ТКСРсb1, о. Спафарьева – СКСРсb1, о. Умара – УКСРсb1 и о. Завьялова – ЗКСРсb1-ЗКСРсb9. Анализ генетических данных проводился с помощью пакетов программ MEGA 6.0.2.74 (Татига et al., 2013), ARLEQUIN ver. 3.5 (Excoffier et al., 2005) и Network 4.5.1.0 (Bandelt et al., 1999).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Исследована полная нуклеотидная последовательность гена *cytb* в выборках красно-серой полевки из 13 популяций Северо-Востока России (см. табл. 1). Ген *cytb* состоит из 1143 пн и расположен с 14126-й по 15268-ю пн мтДНК. На основании полученных данных у красно-серых полевок верховьев р. Колыма, Северного Приохотья и устья р. Анадырь определены 53 гаплотипа гена *суtb*, различающихся между собой 72 нуклеотидными заменами (рис. 2). Все нуклеотидные последовательности депонированы в GenBank (\mathbb{N} KR059876-KR059903; KX082726-KX082750). Частота вариабельных позиций составляет 0,0630 от общей длины гена *суtb*. Частота транзиций – 0,0560. Отношение частоты транзиций в 1:2:3 позициях кодона соответствуют 0,0140:0,0035:0,0385. Трансверсии обнаружены в 1-й и 3-й позициях кодона, их суммарная частота – 0,0070. Отношение трансверсий в 1:3 сайтах кодона – 0,0017:0,0052. Полученные результаты соответствуют литературным данным о соотношении транзиций и трансверсий и обычном распределении нуклеотидных замен в триплетах (Nei, 1987; Hassanin et al., 1998; Nei, Kumar, 2000).

Для определения филогенетических отношений гаплотипов красно-серых полевок магаданского региона построена медианная сеть по принципу минимального числа нуклеотидных замен (рис. 3). Обнаруженные у исследованных образцов варианты гена *суtb* относятся к выделенным ранее (Abramson et al., 2012) подгруппам С1 и С2. Н. И. Абрамсон с соавторами выявили в сублиниях С1 и С2 предковые гаплотипы Н1 (Gen-Bank № JF713496) и Н2 (GenBank № JF713629) соответственно. При этом гаплотип Н1, найден-

№ гап	потипа						1	1111111111	11
		1111	1112223333	3344444455	5556666666	6666777888	8899999990	000000001	11
		1245662234	5593490044	6626778901	5570023446	6899007016	8904478890	1233457782	23
	GB	5827075654	6894344623	3932786813	2890617580	9835384462	6512650475	2025101492	98
KCPch1 K	CD050876	GTCTCGTCTA			TCTTCCTATT		CATCCTCATT	ACATCTTCCT	TG
KCPcb2	(D050877	GICICUICIA	CIACIOGECA		ICHIGCIAH	C		ACATCITCCT	10
KCPCb2 I	<pre>/p050878</pre>			A			·····C···C		•••
KCPCD3 I	<pre>\nubberrowsellenge</pre>		Λ						
KCPCD4 I	<pre>\RUJJ073</pre>		A						
KCPCD3 I	<pre>\RU39000</pre>		A						• •
KCPCD0 r	<pre>\RUJJ001</pre>	·····							
KCPCD7 r	(RUJ9002				· · · · · · · · · · · · · · · · · · ·	• • • • • • • • • • • •	• • • • • • • • • • • •		
KCPCDO I	(RU)900)		···· <u>·</u> ·			·····		·÷···÷	•••
KCPCD9 I	(KU)9004*		·····	G		C	A		
KCPCD10	KRU39883*	·C.A	AII			C	A		
KCPCD11	KRU59886			• • • • • • • • • • • •	C	• • • • • • • • • • •	• • • • • • • • • • •		• •
KCPCD12	KRU59887		AA						
KCPCD13	KR059888		A			· · · · · · · · C · ·	<u>.</u>		
KCPCD14	KR059889		· · · T · · · T · ·	G.			T		
KCPCD15	KR059890		A		C				
KCPCb16	KR059891	T.C	.C					C	• •
KCPCb1/	KR059892	A	AA						•••
KCPCb18	KR059893	C.A	T.		CC	С			
KCPcb19	KR059894		A						• •
KCPcb20	KR059895*	· A	T.		CC	Ст	AA	.TTC	
KCPcb21	KR059896*	[•] C.A	T.		CC	Ст	AA	.TTC	
KCPcb22	KR059897				С		T		
KCPcb23	KR059898*	TC.A	T.	ΑΤ	CC	Ст	A	.T	
KCPcb24	kr059899	A						C	
KCPcb25	KR059900*	·C.A	T.	G	.ACC.T	САТ		.T	
KCPcb26	KR059901			.G				G	
KCPcb27	kr059902				C	С			
KCPcb28	кх082738*	·C	T.	G	cc	Ст	A.C	.T	
ксрсb29	кх082739*	·C	T.	G	.ACC.T	ССТ	A	.T	
ксрсb30	кх082740			.G		A			
KCPcb31	кх082741*	·C	T.		cc	Ст	A.C	.T	
ксрсb32	кх082742							C	
ксрсb33	кх082743	A			C				
ксрсb34	кх082744					.C		C	
KCPcb35	кх082745	C.				C			
ксрсb36	кх082746					AC	A		
ксрсb37	кх082747						A		
KCPcb38	кх082748	T		GC			A	GC	
ксрсb39	кх082749	G						C	
УКСРсb1	кх082737	A					A		
TKCPcb1	kr059903	A				A.	C.	C	
CKCPcb1	кх082750	c	т.		cc	Ст	A	.т	.A
3KCPcb1	кх082726*	c	A.T.		cc	САТ	.T.A	.т	
3KCPcb2	кх082727*	·	A.T.	G	cc	САТ	CA	.т	
ЗКСРсb3	кх082728*	c	A.T.		cc	САТ	A	.т	
3KCPcb4	KX082729*	C.A	A.T.			САТ	A	.T	c.
3KCPcb5	KX082730*	C.A	GA.T			САТ	.T.A	.T	
3KCPcb6	KX082731*	C	А.Т.		CCA	СА. Т	.T.A	.T	
3KCPch7	кх082732*	Č	А.Т			СА. Т	A	GT	
3KCPch8	KX082733*	C.A	A.T			С А. Т	.T.A.	.T	
3KCPch9	KX082734*	C.				С А. Т	CA.	.T	
AKCPch1	KX082735*	· · · C · · · · ·	T			СТ	A	.T	
AKCPch2	KX082736*	· C	T.			Ст	AT	.T	

Рис. 2. Гаплотипы гена цитохрома *b* красно-серой полевки из популяций Северного Приохотья и бассейна р. Колыма. Нуклеотидные замены представлены относительно последовательности варианта КСРсb1. Звездочкой обозначены гаплотипы филогруппы С1. Сайты замен показаны от начала гена цитохрома *b*

Fig. 2. Haplotypes of the cytochrome b gene of the gray red-backed vole from populations of Northern Priokhotye and the Kolyma River basin. Nucleotide substitutions are represented with regard to sequence of variant KCPcb1. Haplotypes of C1 phylogroup are indicated by*. Replacement sites are shown from the starting point of the cytochrome b gene

ный у *С. rufocanus* по всему ареалу (Abramson et al., 2012), в наших выборках не обнаружен.

Топология расположения субклады С1 на медианной сети гаплотипов свидетельствует об ее архаичности по отношению к подгруппе С2 (см. рис. 3). К более древней подгруппе С1 относится 21 *cytb*-гаплотип, различающийся между собой 37 нуклеотидными заменами. Субклады С1 и С2 связывает гаплотип КСРсb18. Клада С2 представлена 31 гаплотипом с 55 вариабельными сайтами. Подгруппа С2 имеет радиальную структуру с предковым гаплотипом КСРсb1 (см. рис. 3). Вариант H2, распространенный в популяциях полевок побережья Охотского моря и бассейна р. Колыма (Abramson et al., 2012), по зарегистрированному в GenBank участку 817 пн, совпадает с гаплотипом КСРсb1.

У полевок, населяющих о-ва Спафарьева, Талан и Умара (в максимальные отливы последний соединяется с материком), обнаружены (соответственно для каждого острова) уникальные варианты СКСРсb1 (субклады С1) и ТКСРсb1, УКСРсb1 (субклады C2) (см. рис. 3). По-видимому, уникальные генетические структуры изолированных популяций полевок названных островов сформировались в результате действия дрейфа генов на генофонд основателей популяций.

У красно-серых полевок о. Вдовушка представлен гаплотип КСРсb2 (субклады С2) (см. табл. 1, рис. 2 и 3). Песчаная литораль, соединяющая этот остров с материком, осушается в отлив. По-видимому, современное население красносерых полевок колонизировало этот остров относительно недавно и уникальный генофонд популяции не успел сформироваться. Присутствие у всех исследованных особей о. Вдовушка варианта KCPcb2 можно объяснить либо дрейфом генов, который привел к мономорфному строению нуклеотидной последовательности cytbгаплотипов, либо вселением семейной группы, возможно, даже одной беременной самки. Частоты остальных гаплотипов в прочих исследованных выборках показаны в табл. 2 и 3.



Рис. 3. Медианная сеть гаплотипов мтДНК красно-серой полевки из популяций Северо-Востока Азии. Размер кругов пропорционален частоте варианта мтДНК. * – транзиция по 1-му нуклеотиду кодона, ** – транзиция по 2-му нуклеотиду кодона; # – трансверсия в 1-й позиции кодона, ### – трансверсия в 3-й позиции кодона. Цифрами обозначены сайты мутаций от начала гена цитохрома *b*; mv – медианный вектор

Fig. 3. Median network of mtDNA haplotypes of the gray red-backed vole populations in Northeast Asia. Size of circles corresponds to mtDNA variant frequency . * – transition by the 1st codon nucleotide, ** – transition by the 2nd codon nucleotide; # – transversion in the 1st codon position, ### – transversion in the 3rd codon position. Numbers show sites of mutation from the starting point of the cytochrome *b* gene; mv – median vector

Время изоляции о. Недоразумения (см. табл. 1) вполне достаточно для формирования уникальной генетической структуры популяции. Об этом свидетельствуют полученные нами ранее данные о генофонде популяции красной полевки этого острова (Переверзева и др., 2013б). У С. rufocanus, отловленных на о. Недоразумения, определены варианты КСРсb1, КСРсb11 и КСРсb22 подгруппы C2 (см. табл. 3). Только КСРсb11 является уникальным, причем он отличается от гаплотипов КСРсb1 и КСРсb22 по одной нуклеотидной замене (см. рис. 2 и 3). Низкая частота КСРсb11 (см. табл. 3) может свидетельствовать о его недавнем происхождении. Варианты KCPcb1 и КСРсb22 встречаются с высокой частотой также и у полевок с устья р. Дукча (см. табл. 2). Подобная генетическая структура островной популяции C. rufocanus может указывать на гораздо более позднее заселение красно-серыми полевками о. Недоразумения, чем остальных исследованных островов (за исключением о. Вдовушка). Повидимому, современная популяция этого вида на о. Недоразумения образовалась от сравнительно недавних вселенцев и уникальный генофонд популяции *C. rufocanus* здесь, как и на о. Вдовушка, не успел сформироваться.

У красно-серых полевок, обитающих на самом крупном острове Тауйской губы – о. Завьялова, обнаружены уникальные C1-*cytb*-гаплотипы ЗКСРсb1-ЗКСРсb9. Предковый в этой субкладе, вероятнее всего, ЗКСРсb3. Он является базовым для остальных *cytb*-гаплотипов, найденных у особей с о. Завьялова и наиболее близким по строению к предковому в субкладе С1 варианту АКСРсb1 (см. рис. 3). Возможно, в момент обособления о. Завьялова от материка на его территории оказались особи с гаплотипом ЗКСРсb3. По-видимому, длительное время изоляции способствовало накоплению мутаций в данной популяции полевок, а обширная площадь острова препятствовала сильному действию дрейфа генов.

Таблица 2. Доля гаплотипов гена цитохрома b в выборках из некоторых популяций красно-серой полевки материковой части Северного Приохотья

Table 2.	Share o	of cytochrome	b gene h	aplotypes	from som	e populations	of the g	ray red-
backed	vole fro	m the contine	ital area	a of Northe	ern Priokl	notye		

Гаплотипы	п-ов Старицкого	р. Дукча	п-ов Кони	р. Челомджа				
T unitio Timbi	Доля гаплотипов							
KCPcb1	0,4000	0,4000	0,0833	0,3846				
KCPcb2	0,5000	0,0571	0,0000	0,0000				
KCPcb3	0,0500	0,0000	0,0000	0,0000				
KCPcb4	0,0500	0,0000	0,0000	0,0000				
KCPcb5	0,0000	0,0000	0,0000	0,3846				
KCPcb6	0,0000	0,0000	0,0000	0,0769				
KCPcb7	0,0000	0,0000	0,0000	0,0769				
KCPcb8	0,0000	0,0000	0,0000	0,0769				
KCPcb15	0,0000	0,0000	0,0417	0,0000				
KCPcb19	0,0000	0,1143	0,0417	0,0000				
KCPcb22	0,0000	0,0857	0,0000	0,0000				
KCPcb24	0,0000	0,1429	0,0000	0,0000				
KCPcb25*	0,0000	0,0286	0,0000	0,0000				
KCPcb26	0,0000	0,0286	0,0000	0,0000				
KCPcb27	0,0000	0,0286	0,0000	0,0000				
KCPcb28*	0,0000	0,0000	0,2500	0,0000				
KCPcb29*	0,0000	0,0000	0,1667	0,0000				
KCPcb30	0,0000	0,0000	0,1250	0,0000				
KCPcb31*	0,0000	0,0000	0,0833	0,0000				
KCPcb32	0,0000	0,0000	0,0833	0,0000				
KCPcb33	0,0000	0,0000	0,0417	0,0000				
KCPcb34	0,0000	0,0000	0,0417	0,0000				
KCPcb35	0,0000	0,0000	0,0417	0,0000				
KCPcb36	0,0000	0,0286	0,0000	0,0000				
KCPcb37	0,0000	0,0286	0,0000	0,0000				
KCPcb38	0,0000	0,0286	0,0000	0,0000				
KCPcb39	0,0000	0,0286	0,0000	0,0000				

* Гаплотипы подгруппы С1.

Таблица 3. Доля гаплотипов гена цитохрома b в выборках из некоторых популяций красно-серой полевки островов Тауйской губы и материковой части Северо-Востока Азии

Table 3. Share of	cytochrome <i>l</i>	b gene haploty	bes from som	e populations o	of the gray re	d-backed	vole from
the Tauysk Bay	islands and th	e continental j	oart of North	ieast Asia			

	Материков	вая часть Северо-В	остока Азии	Острова Тауйской губы					
Гаплотипы	Верховья р. Колыма	р. Гижига	Побережье Анадырского лимана	о. Недоразумения	о. Завьялова				
	Доля гаплотипов гена цитохрома <i>b</i>								
KCPcb1	0,0000	0,0000	0,0000	0,1579	0,0000				
KCPcb2	0,0625	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000				
KCPcb9*	0,0000	0,3333	0,0000	0,0000	0,0000				
KCPcb10*	0,0000	0,3333	0,0000	0,0000	0,0000				
KCPcb11	0,0000	0,0000	0,0000	0,0526	0,0000				
KCPcb12	0,1250	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000				
KCPcb13	0,0625	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000				
KCPcb14	0,1250	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000				
KCPcb15	0,1875	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000				
KCPcb16	0,0625	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000				
KCPcb17	0,1250	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000				
KCPcb18	0,0625	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000				
KCPcb19	0,0625	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000				
KCPcb20*	0,0625	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000				
KCPcb21*	0,0625	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000				
KCPcb22	0,0000	0,0000	0,0000	0,7895	0,0000				
KCPcb23*	0,0000	0,3333	0,0000	0,0000	0,0000				
3KCPcb1*	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,3333				
3KCPcb2*	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,1481				
3KCPcb3*	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,1481				
3KCPcb4*	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,1111				
3KCPcb5*	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0741				
3KCPcb6*	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0741				
3KCPcb7*	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0370				
3KCPcb8*	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0370				
3KCPcb9*	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0370				
AKCPcb1*	0,0000	0,0000	0,5000	0,0000	0,0000				
AKCPcb2*	0,0000	0,0000	0,5000	0,0000	0,0000				

* Гаплотипы подгруппы С1.

Полуостров Старицкого относится к материковой части Тауйской губы (см. рис. 1). Основание более 80 лет назад г. Магадана на перешейке этого полуострова, по-видимому, обусловило снижение потока генов между популяциями мелких млекопитающих п-ова Старицкого и других популяций материковой части Тауйской губы. Высокие темпы смены поколений C. rufocanus способствуют быстрому накоплению витальных мутаций в генофондах популяций вида. Это могло привести к формированию специфической генетической структуры частично изолированной популяции под влиянием факторов микроэволюции в достаточно сжатые сроки. У красносерых полевок п-ова Старицкого найдены варианты КСРсb1-КСРсb4 подгруппы С2 (см. табл. 3). Варианты КСРсьЗ и КСРсь4 от КСРсь1 отличаются одной и двумя нуклеотидными заменами соответственно (см. рис. 2 и 3). Учитывая присутствие гаплотипов КСРсb3 и КСРсb4 только у полевок п-ова Старицкого, нельзя исключить их возникновение уже после изоляции. Возможно, до обособления полуострова на его территории присутствовали полевки и с другими гаплотипами, в дальнейшем элиминированные из популяции под действием дрейфа генов. На это косвенно указывает наличие в ближайшей выборке с устья р. Дукча, кроме экземпляров с вариантами гена КСРсb1 и КСРсb2, полевок с гаплотипами КСРсb22, КСРсb24-КСРсb27. Данная точка сбора материала расположена непосредственно возле перешейка полуострова (см. рис. 1) и, повидимому, до образования г. Магадана полевки п-ова Старицкого и бассейна р. Дукча составляли единую популяцию. У полевок, отловленных в бассейне р. Дукча, определено 12 вариантов гена *cytb*, различающихся 32 нуклеотидными заменами (см. табл. 2, рис. 2). Вариант **КСРсb25 при**надлежит к субкладе C1, остальные обнаруженные у особей данной выборки гаплотипы относятся к подгруппе C2 (см. рис. 3). Это дополняет сведения, полученные в более раннем исследовании (Abramson et al., 2012), согласно которым на побережье Тауйской губы Охотского моря обитают только экземпляры подгруппы C2.

У красно-серых полевок с п-ова Кони в нуклеотидной последовательности гена *cytb* обнаружено 25 замен, обусловливающих 11 вариантов *cytb*, 3 из которых относятся к субкладе С1 (см. рис. 2, 3). Следует отметить, что С1-гаплотипы КСРсb28 и КСРсb29 являются наиболее распространенными в этой группе особей, в то время как **КСРсb1 состав**ляет небольшую долю в популяции (см. табл. 2).

Значительный полиморфизм нуклеотидной последовательности гена *cytb* у красно-серых полевок популяций бассейна р. Дукча и п-ова Кони свидетельствует о формировании этих сообществ от двух генетических линий и дальнейшем длительном благополучном существовании.

Бассейн р. Челомджа относится к материковой части Тауйской губы (см. рис. 1). Варианты гена cytb красно-серых полевок, отловленных в долине этой реки, принадлежат к субкладе С2 (см. табл. 2, рис. 3). Гаплотипы КСРсb5, КСРсb6 и КСРсb8 отличаются от КСРсb1 только по одной нуклеотидной замене (см. рис. 2, 3). Это может указывать на их недавнее происхождение. Гаплотип КСРсb7 отличается от КСРсb1 шестью нуклеотидными заменами (включающим транзиции по первому и второму сайту кодона) и составляет один субкластер с вариантом КСРсb16 (см. рис. 3), обнаруженным у особи из бассейна р. Колыма (см. табл. 3). Истоки рек Северного Приохотья и верховьев р. Колыма находятся на разных сторонах Колымского нагорья. Некоторые его водоразделы представляют собой выровненные участки с плавным переходом, по которым носители гаплотипа КСРсb7 (или его предшественника) могли мигрировать с колымской на охоморскую сторону.

С устья р. Гижига, впадающей в зал. Шелихова Охотского моря (см. рис. 1), были исследованы 3 особи *С. rufocanus*. От них были выделены гаплотипы КСРсb9, КСРсb10 и КСРсb23 субклады С1 (см. табл. 3, рис. 3), различающиеся между собой 11 нуклеотидными заменами (см. рис. 2). Н. И. Абрамсон с соавторами (Abramson et al., 2012) идентифицировали у красно-серых полевок этой местности варианты JF713645-JF713648 субклады С1, по фрагменту гена *суtb* 817 пн не совпадающие с определенными нами гаплотипами КСРсb9, КСРсb10 и КСРсb23. Полученные результаты косвенно свидетельствуют о высоком уровне полиморфизма гена *cytb* в данной популяции, что может быть признаком ее длительного существования.

У полевок, отловленных на побережье Анадырского лимана, определены варианты АКСРсb1 и АКСРсb2 сублинии С1, различающиеся по двум нуклеотидным заменам (см. рис. 2 и 3). Гаплотип АКСРсb1 является предковым в субкладе С1 и ближайшим к генетической линии D, что может свидетельствовать об его архаичности (см. рис. 3).

У С. rufocanus из бассейна р. Колыма определены 8 вариантов гена *cytb*, относящихся к субкладе C2, 2 *cytb*-гаплотипа сублинии C1 (см. табл. 3, рис. 3) и гаплотип КСРсb18 – связующее звено между этими подгруппами (см. рис. 3). Отметим, что вариант КСРсb1, широко распространенный в приохотских популяциях этого вида (см. табл. 2 и 3), в выборке из бассейна р. Колыма не обнаружен. Полученные результаты дополняют данные о составе *cytb*-гаплотипов *С. rufocanus* на Северо-Востоке Азии, поскольку ранее считалось (Abramson et al., 2012), что в бассейне р. Колыма обитают только экземпляры сублинии C2.

Индексы молекулярного разнообразия h, π и V характеризуют уровень полиморфизма нуклеотидного строения гена *cytb* в исследованных популяциях полевок. В выборках *C. rufocanus* с п-ова Кони, бассейнов pp. Колыма и Дукча присутствуют C1- и C2-особи (см. табл. 2, 3), что определяет высокие значения h, π и V в данных группах (см. табл. 1). Известно, что популяциям, сформировавшимся из особей ранее изолированных группировок, присущи высокие значения hи π (Avise, 2000). Индексы, полученные для этих выборок *C. rufocanus*, свидетельствуют о формирования популяций красно-серых полевок п-ова Кони, бассейнов pp. Колыма и Дукча из генетически конспецифичных групп.

Варианты гена *cytb* красно-серых полевок п-ова Старицкого и бассейна р. Челомджа относятся только к субкладе С2 (см. табл. 3), что и определяет более низкие значения индексов молекулярного разнообразия в этих выборках (см. табл. 1).

В популяции красно-серых полевок о. Завьялова обнаружено 9 C1-*cytb*-гаплотипов (см. рис. 2, 3, табл. 3), что обусловило высокие значения индексов молекулярного разнообразия (см. табл. 1). Полученные индексы, по-видимому, адекватно отражают один порядок уровня полиморфизма гена в популяции полевок данного острова и материковой части Северного Приохотья.

У особей с о. Недоразумения найдены 3 схожих между собой по нуклеотидной последовательности *cytb*-гаплотипа (см. табл. 3, рис. 2). Полученные для популяции красно-серых полевок этого острова значения индексов молекулярного разнообразия (см. табл. 1) отражают низкий уровень полиморфизма нуклеотидной последовательности гена *cytb*.

У полевок с о-вов Спафарьева, Талан, Вдовушка и Умара обнаружено по одному варианту *cytb*. Молекулярные индексы в этих популяциях имеют нулевое значение.

Индексы молекулярного разнообразия в выборке полевок из материковой части зал. Шелихова (р. Гижига) (см. табл. 1) не показывают истинного уровня полиморфизма генофонда *cytb* данной популяции, так как являются результатом наличия в ограниченной выборке особей с существенно отличными по нуклеотидной последовательности *cytb*-гаплотипами (см. табл. 3, рис. 2).

Географические особенности рельефа местности и привязанность красно-серой полевки к определенным биотопам могут обусловливать различную степень изоляции популяций данного вида. Для определения наличия и уровня изоляции исследуемых групп полевок мы рассчитали генетические дистанции между выборками (малочисленные особи с р. Гижига и Анадырского лимана не учитывались). Расчеты, проведенные методом попарной дифференциации, показали статистически достоверные различия (Р = 0,0000±0,0000) между всеми островными, а также между островными и материковыми выборками. Наибольшие значения Fst = 1,0000, найденные между группами особей с о-вов Спафарьева, Талан и Умара, свидетельствуют о длительном существовании обособленных популяций полевок этих островов. Генетические дистанции между выборками полевок с остальных островов колеблются от Fst = 0,9676 (популяции красносерых С2-полевок о-вов Недоразумения и Талан) до 0,6374 (выборки С1-полевок с о-вов Спафарьева и Завьялова). Сравнение групп материковой части Северного Приохотья и колымского региона показало, что наименьшее значение Fst = $0,0534, P = 0,000 \pm 0,0000$ обнаружено между выборками красно-серых полевок с бассейнов рр. Дукча и Челомджа. О разобщенности филогенетически родственных популяций полевок п-ова Старицкого и бассейна р. Дукча свидетельствует полученное при сравнении этих выборок значение Fst = 0,2382, P = 0,0000±0,0000. Различия между генофондами (нуклеотидной последовательности гена *cytb*) остальных материковых выборок полевок статистически достоверны. Генетические дистанции между ними колеблются от Fst = 0,0967, P = 0,0000 \pm 0,0000 (смешанные C1-С2 группы особей из бассейнов рек Дукча и Колыма) до 0,3704, P = 0,0000±0,0000 (выборки полевок с п-овов Старицкого и Кони). Полученные данные свидетельствуют о взаимной изоляции исследованных популяций красно-серой полевки.

Своеобразие генетической структуры популяций *C. rufocanus* Северо-Восточной Азии могло сформироваться в результате сложной истории двукратной экспансии вида на рассматриваемую территорию. Известно, что в среднем и позднем плейстоцене было несколько периодов оледенений, разделенных фазами потепления (Стратиграфия..., 1984). В холодные периоды происходила фрагментация ареалов таежных видов животных с формированием в изолятах генетически отличных популяций. Так, отделение клады С от гаплогрупп (A + B + D) ориентировочно произошло на границе между ранним и средним плейстоценом (Abramson et al., 2012).

Крайний Северо-Восток Азии ограничен с запада мощными горными хребтами (Верхоянским и Сунтар-Хаята), поэтому его заселение таежными видами животных могло проходить исключительно вдоль побережья Охотского моря. Первое проникновение красно-серой полевки (субклады С1) в пределы Северо-Восточной Азии, повидимому, произошло в каргинское межледниковье позднего плейстоцена. В последовавшее затем сартанское оледенение полевки сохранились на Камчатке, где оставался рефугиум таежной растительности (Скиба, 1975). Впоследствии в голоцене С1-полевки с Камчатки расширили свой ареал, заселив северо-восточное побережье Охотского моря (район Эвенска и Гижиги) и Чукотку (Abramson et al., 2012). Ограниченные поселения носителей субклады С1 красно-серой полевки в сартанское оледенение, по-видимому, сохранялись также по южному побережью Охотского моря и в бассейне р. Колыма, где оставались «островки» леса (Brubaker et al., 2005). Остальные территории Северо-Востока Азии в это время были покрыты горно-долинными ледниками и безлесными травянистыми и кочкарными тундрами (Глушкова, 1984; Воскресенский и др., 1984), малопригодными для обитания данного вида.

Вторая волна проникновения красно-серой полевки в Северо-Восточную Азию, теперь уже носителей субклады С2, проходила в конце позднего плейстоцена. Наступившее к этому времени потепление и исчезновение ледников способствовали расселению С1-групп красно-серой полевки с территорий рефугиумов южного побережья Охотского моря и слиянию некогда изолированных С1-популяций с С2-вселенцами второй волны экспансии этого вида и образованию смешанных С1- и С2-популяций красно-серой полевки – таких, как обитатели бассейна р. Дукча и п-ова Кони. В этот же период от материковой части Охотского побережья отделились о-ва Спафарьева и Завьялова, в рефугиумах которых

сохранялись С1-популяции этого вида. В малочисленных группах С. rufocanus эффект основателя и дрейф генов формировали уникальные генофонды. Полевки линии С2 успели заселить территории о-вов Талан и Умара до их отделения от материка. В это же время С2-особи проникли в бассейн р. Колыма, размножились и смешались с С1-полевками колымских рефугиумов. По-видимому, в результате либо большого числа мигрантов, либо случайных факторов доля С2-экземпляров в данной смешанной популяции С. rufocanus стала превалировать над долей C1полевок. Кроме того, вероятно, в силу стохастических процессов, вариант КСРсb1 был элиминирован из популяции, обитавшей в верховьях р. Колыма. В результате там была сформирована современная смешанная С1- и С2-популяция красно-серых полевок.

Работа проводилась при частичной финансовой поддержке грантов ДВО № 15-I-6-0150 и РФФИ: № 15-04-01418, 15-04-02668, 18-04-01579.

ЛИТЕРАТУРА

Велижанин А. Г. Время изоляции материковых островов северной части Тихого океана // ДАН СССР. – 1976. – Т. 231, № 1. – С. 205–207.

Воскресенский С. С., Чанышева М. Н., Воскресенский И. С. и др. Плейстоценовые оледенения бассейна Колымы // Плейстоценовые оледенения Востока Азии. – Магадан : СВКНИИ ДВНЦ АН СССР, 1984. – С. 57–65.

Глушкова О. Ю. Морфология и палеогеография позднеплейстоценовых оледенений Северо-Востока СССР // Там же. – Магадан : СВКНИИ ДВНЦ АН СССР, 1984. – С. 28–42.

Григорьева О. О., Борисов Ю. М., Стахеев В. В. и др. Генетическая структура популяций обыкновенной бурозубки Sorex araneus L., 1758 (Mammalia, Lipotyphla) на сплошных и фрагментированных участках ареала // Генетика. – 2015. – Т. 51, № 6. – С. 711–723.

Громов И. М., Ербаева М. А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. – СПб. : ЗИН РАН, 1995. – Вып. 167. – 522 с.

Громов И. М., Поляков И. Я. Полевки (Microtinae). – Л. : Наука, 1977. – 504 с. – (Сер.: Фауна СССР. Млекопитающие; т. 3, вып. 8).

Джикия Е. Л., Колесников А. А., Чудакова Д. А. и др. Генетический полиморфизм командорских популяций песцов (Alopex lagopus semenovi Ognev, 1931, Alopex lagopus beringensis Merriam, 1902) // Генетика. – 2007. – Т. 43, № 9. – С. 1239–1245.

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

Кулик И. Л. Таежный фаунистический комплекс млекопитающих Евразии // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1972. – Т. 77. – Вып. 4. – С. 11–24.

Малярчук Б. А., Деренко М. В., Денисова Г. А. Изменчивость митохондриального генома росомахи (Gulo gulo) // Генетика. – 2015. – Т. 51, № 11. – С. 1291–1296.

Переверзева В. В., Примак А. А., Дубинин Е. А. Генетическая структура популяций красной полевки *Myodes* (= *Clethrionomys*) *rutilus* Pallas, 1779 Северного Приохотья по данным об изменчивости нуклеотидных последовательностей гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2013а. – Т. 17, № 3. – С. 435–443.

Переверзева В. В., Примак А. А., Дубинин Е. А. Филогенетические отношения популяций красной полевки *Myodes* (= *Clethrionomys*) *rutilus* Pallas, 1779 Северного Приохотья и Колымского региона // Там же. – 20136. – Т. 17, № 3. – С. 444–451.

Скиба Л. А. История развития растительности Камчатки в позднем кайнозое. – М. : Наука, 1975. – 72 с. – (Тр. Геол. ин-та АН СССР; вып. 276).

Стратиграфия СССР. Четвертичная система (полутом 2). – М. : Недра, 1984. – 556 с.

Хорева М. Г. Флора островов Северной Охотии. – Магадан : ИБПС ДВО РАН, 2003. – 173 с.

Юдин Б. С., Кривошеев В. Г., Беляев В. Г. Мелкие млекопитающие севера Дальнего Востока. – Новосибирск : Наука, 1976. – 271 с.

Abramson N. I., Petrova T. V., Dokuchaev N. E. et al. Phylogeography of the gray red-backed vole *Craseomys rufocanus* (Rodentia: Cricetidae) across the distribution range inferred from nonrecombining molecular markers // Russian J. Theriol. – 2012. – Vol. 11, No. 2. – P. 137–156.

Avise J. C. Phylogeography: the history and formation of species. – Harvard Univ. Press, 2000. – 447 p.

Bandelt H. J., Forster P., Rőhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Mol. Biol. Evol. – 1999. – Vol. 16. – P. 37–48.

Boratynski Z., Melo-Ferreira J., Alves P. C. et al. Molecular and ecological signs of mitochondrial adaptation: Consequences for introgression? // Heredity (Edinb). – 2014. – Vol. 113, No. 4. – P. 277–286.

Brubaker L. B., Anderson P. M., Edwards M. E., Lozhkin A. V. Beringia as a glacial refugium for boreal trees and shrubs: New perspectives from mapped pollen data // Journal of Biogeography. – 2005. – Vol. 32, No. 5. – P. 833–848.

Conroy C. J., Cook J. A. MtDNA Evidence for Repeated Pulses of Speciation within Arvicoline and Murid Rodents // Journal of Mammalian Evolution. – 1999. – Vol. 6, No. 3. – P. 221–245.

Cook J. A., Runck A. M., Conroy C. J. Historical biogeography at the crossroads of the northern continents: molecular phylogenetics of red-backed voles (Rodentia: Arvicolinae) // Mol. Phylogenetics and Evol. – 2004. – Vol. 30. – P. 767–777.

Dabrowski M. J., Pomorski J. J., Gliwicz J. Cytochrome *b* gene (*cytb*) sequence diversity in a *Microtus oeconomus* population from Bialowieza Primeval Forest // Acta Theriol. – 2013. – Vol. 58, No. 2. – P. 119–126.

Excoffier L., Laval G., Schneider S. Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis // Evol. Bioinformatics Online. – 2005. – Vol. 1. – P. 47–50.

Fleming M. A., Cook J. A. Phylogeography of endemic ermine (*Mustela erminea*) in Southeast Alaska // Mol. Ecol. – 2002. – Vol. 11. – P. 795–807.

Fulgione D., Guglielmi S., Odierna G. et al. Morphological differentiation and genetic structure in island lizard populations // Zool. Sci. – 2008. – Vol. 25. – P. 465–474.

Hassanin A., Lecointre G., Tiller S. Related articles, links abstract. The "evolutionary signal" of homoplasy in protein-coding gene sequences and its consequences for a priori weighting in phylogeny // C. R. Acad. Sci. – 1998. – Vol. 321, No. 7. – P. 611–620.

Hinten G., Harriss F., Rossetto M., Braverstock P. R. Genetic variation and island biogeography: Microsatellite and mitochondrial DNA variation in island populations of the Australian bush rat, *Rattus fuscipes greyii* // Conserv. Genet. – 2003. – Vol. 4. – P. 759–778.

Iwasa M. A., Kostenko V. A., Frisman L. V., Kartavtseva I. V. Phylogeography of the root vole *Microtus oeconomus* in Russian Far East: A special reference to comparison between Holarctic and Palaearctic voles // Mammal Study. – 2009. – Vol. 34. – P. 123–130.

Koh H. S., Shaner P. J., Csorba G. et al. Comparative genetics of *Apodemus agrarius* (Rodentia: Mammalia) from insular and continental Eurasian populations: cytochrome *b* sequence analyses // Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. -2014. - Vol. 60, No. 1. - P. 73–84.

Kohli B. A., Fedorov V. B., Waltari E., Cook J. A. Phylogeography of a Holarctic rodent (*Myodes rutilus*): testing high-latitude biogeographical hypotheses and the dynamics of range shifts // J. Biogeogr. – 2015. – No. 42. – P. 377–389.

Liu S., Liu Y., Guo P. et al. Phylogeny of oriental voles (Rodentia: Muridae: Arvicolinae): molecular and morphological evidence // Zool. Sci. – 2012. – Vol. 29, No. 9. – P. 610–622.

Nei M., Kumar S. Molecular evolution and phylogenetics. – N. Y. : Oxford Univ. Press, 2000. – 333 p.

Nei M. Molecular Evolutionary Genetics. – N. Y. : Columbia Univ. Press, 1987. – 495 p.

Tamura K., Stecher G., Peterson D. et al. MEGA-6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 6.0 // Mol. Biol. Evol. – 2013. – Vol. 30. – P. 2725–2729.

Поступила в редакцию 20.09.2017 г.

VARIABILITY OF mtDNA CYTOCHROME *b* GENE OF THE GRAY RED-BACKED VOLE *CRASEOMYS RUFOCANUS* SUNDEVALL, 1846 FROM NORTHERN PRIOKHOTYE AND THE KOLYMA RIVER BASIN

V. V. Pereverzeva, A. A. Primak, N. E. Dokuchaev, E. A. Dubinin, A. A. Evdokimova

Institute of Biological Problems of the North FEB RAS, Magadan

Polymorphism of the nucleotide sequence and haplotype diversity of the mtDNA cytochrome *b* gene were analyzed in samples of *Craseomys rufocanus* from 13 populations of Northern Priokhotye and the Kolyma River basin. 52 haplotypes of cytochrome *b* gene were found varying in 72 nucleotide substitutions. Island vole populations possess unique gene pools. C 1-haplotypes of the cytochrome *b* gene were found in gray red-backed voles from the Kolyma River basin and Northern Priokhotye for the first time. Calculations show statistically valid differences among all studied samples. The originality of the genetic structure of *C. rufocanus* populations in Northeast Asia has resulted from two waves (subclades C1 and C2, respectively) of the species penetration into the researched area and formation of mixed populations in some cases.

Keywords: gray red-backed vole, *Craseomys rufocanus*, cytochrome *b* gene (*cytb*), genetic polymorphism, Northern Priokhotye.

REFERENCES

Abramson, N. I., Petrova, T. V., Dokuchaev, N. E., Obolenskaya, E. V., Lissovsky, A. A., 2012, Phylogeography of the Gray Red-Backed Vole Craseomys rufocanus (Rodentia: Cricetidae) Across the Distribution Range Inferred from Nonrecombining Molecular Markers, *Russian J., Theriol.*, vol. 11, no. 2, pp. 137–156.

Avise, J. C., 2000, Phylogeography: the History and Formation of Species, Harvard Univ. Press.

Bandelt, H. J., Forster, P., Rőhl, A., 1999, Median-Joining Networks for Inferring Intraspecific Phylogenies, *Mol. Biol. Evol.*, vol. 16, pp. 37–48.

Boratynski, Z., Melo-Ferreira, J., Alves, P. C. et al., 2014, Molecular and Ecological Signs of Mitochondrial Adaptation: Consequences for Introgression? *Heredity* (Edinb), vol. 113, no. 4, pp. 277–286.

Brubaker, L. B., Anderson, P. M., Edwards, M. E., Lozhkin, A. V., 2005, Beringia as a Glacial Refugium for Boreal Trees and Shrubs: New Perspectives from Mapped Pollen Data, Journal of Biogeography, vol. 32, no. 5, pp. 833–848.

Conroy, C. J., Cook, J. A., 1999, MtDNA Evidence for Repeated Pulses of Speciation Within Arvicoline and Murid Rodents, *Journal of Mammalian Evolution*, vol. 6, no. 3, pp. 221–245.

Cook, J. A., Runck, A. M., and Conroy, C. J., 2004, Historical Biogeography at the Crossroads of the Northern Continents: Molecular Phylogenetics of Red-Backed Voles (Rodentia: Arvicolinae), *Mol. Phylogenetics and Evol.*, vol. 30, pp. 767–777. Dabrowski, M. J., Pomorski, J. J. and Gliwicz, J., 2013, Cytochrome b Gene (*cytb*) Sequence Diversity in a *Microtus oeconomus* Population from Bialowieza Primeval Forest, *Acta Theriol.*, vol. 58, no. 2, pp. 119–126.

Dzhikiya, E. L., Kolesnikov, A. A., Goltsman, M. E., Chudakova, D. A., Zagrabelny, S. V., 2007, Genetic Polymorphism of the Commander Islands Populations of Polar Foxes (*Alopex lagopus semenovi* Ognev, 1931 and *Alopex lagopus beringiensis* Merriam, 1902), *Russian Journal of Genetics*, vol. 43, no. 9, pp. 1032–1037 [In Russian].

Excoffier, L., Laval, G., Schneider S., 2005, Arlequin ver. 3.0: An Integrated Software Package for Population Genetics Data Analysis, *Evol. Bioinformatics Online*, vol. 1, pp. 47–50.

Fleming, M. A., Cook, J. A., 2002, Phylogeography of Endemic Ermine (*Mustela erminea*) in Southeast Alaska, *Mol. Ecol.*, vol. 11, pp. 795–807.

Fulgione, D., Guglielmi, S., Odierna, G. et al., 2008, Morphological Differentiation and Genetic Structure in Island Lizard Populations, *Zool. Sci.*, vol. 25, pp. 465–474.

Glushkova, O. Yu., 1984, Morphology and Paleogeography of the Late Pleistocene Glaciations in the North-East of the USSR, *Pleistocene Glaciations of the East of Asia*, Magadan, NEISRI FESC, pp. 28–42 [In Russian].

Grigoryeva, O. O., Borisov, Y. M., Stakheyev, V. V., Balakirev, A. E., Krivonogov, D. M., Orlov, V. N., 2015, Genetic Structure of the Common Shrew Sorex araneus L., 1758 (Mammalia, Lipotyphla) Populations in Continuous and Fragmented Areas, Russian Jornal of Genetics, vol. 51, no. 6, pp. 607–618.

Gromov, I. M., Yerbayeva, M. A., 1995, Mammals in the Fauna of Russia and Adjacent Territories. Lagomorphs and Rodenta, St. Petersburg : ZIN RAS, iss. 167 (In Russian).

Gromov, I. M., Polyakov, I. Ya., 1977, Voles (Microtinae), Leningrad, Nauka (In series: Fauna of the USSR. Mammals, vol. 3, iss. 8) [In Russian].

Hassanin, A., Lecointre, G., Tiller, S., 1998, Related Articles, Links Abstract. The "Evolutionary Signal" of Homoplasy in Protein-Coding Gene Sequences and its Consequences for A Priori Weighting in Phylogeny, C. R. Acad. Sci., vol. 321, no. 7, pp. 611–620.

Hinten, G., Harriss, F., Rossetto, M., Braverstock, P. R., 2003, Genetic Variation and Island Biogeography: Microsatellite and Mitochondrial DNA Variation in Island Populations of the Australian Bush Rat, *Rattus Fuscipes greyii*, *Conserv. Genet*, vol. 4, pp. 759–778.

Iwasa, M. A., Kostenko, V. A., Frisman, L. V. and Kartavtseva, I. V., 2009, Phylogeography of the Root Vole Microtus Oeconomus in Russian Far East: A Special Reference to Comparison Between Holarctic and Palaearctic Voles, Mammal Study, vol. 34, pp. 123–130.

Khoreva, M. G., 2003, Island Flora of the Northern Okhotia, Magadan, IBPN FEB RAS [In Russian].

Koh, H. S., Shaner, P. J., Csorba, G. et al., 2014, Comparative Genetics of Apodemus agrarius (Rodentia: Mammalia) from Insular and Continental Eurasian Populations: Cytochrome *b* Sequence Analyses, *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, vol. 60, no. 1, pp. 73–84.

Kohli, B. A., Fedorov, V. B., Waltari, E. and Cook, J. A., 2015, Phylogeography of a Holarctic Rodent (*Myodes rutilus*): Testing High-Latitude Biogeographical Hypotheses and the Dynamics of Range Shifts, J. Biogeogr., no. 42, pp. 377–389.

Kostenko, V. A., 2000, Rodents (Rodentia) of the Russian Far East, Vladivostok, Dalnauka [In Russian].

Kulik, I. L., 1972, Taiga Faunistic Complex of Mammals in Eurasia, *Bulletin of Moscow Society of Naturalists.* Biological Series, vol. 77, iss. 4, pp. 11–24 [In Russian].

Liu, S., Liu, Y., Guo, P. et al., 2012, Phylogeny of Oriental Voles (Rodentia: Muridae: Arvicolinae): Molecular and Morphological Evidence, *Zool. Sci.*, vol. 29, no. 9, pp. 610–622.

Malyarchuk, B. A., Derenko, M. V., Denisova, G. A., 2015, Mitochondrial Genome Variability in the Wolverine (*Gulo gulo*), *Russian Jornal of Genetics*, vol. 51, no. 11, pp. 1113–1118.

Nei, M., 1987, Molecular Evolutionary Genetics, N. Y., Columbia Univ. Press.

Nei, M., Kumar, S., 2000, Molecular Evolution and Phylogenetic, N. Y., Oxford Univ. Press.

Pereverzeva, V. V., Primak, A. A., Dubinin, E. A., 2013a, Genetic Structure of the Red Vole *Myodes* (= *Clethrionomys*) *rutilus* Pallas, 1779 Populations of the Northern Priokhotye by the Data on Nucleotide Sequence Variability of the mtDNA *cytb* Gene, *Vavilov Journal of Genetics and Selection*, vol. 17, no. 3, pp. 435–443 [In Russian].

Pereverzeva, V. V., Primak, A. A., Dubinin, E. A., 20136, Phylogenetic Relationships Among Populations of the Red Vole *Myodes* (= *Clethrionomys*) *rutilus* Pallas, 1779 in the Northern Priokhotye and the Kolyma Region, *ibid.*, vol. 17, no. 3, pp. 444–451 [In Russian].

Skiba, L. A., 1975, The History of Kamchatka Vegetation Development in Late Coenozoic, Moscow, Nauka, Transactions of the Geological Institute, USSR Academy of Sciences, iss. 276 [In Russian].

Stratigraphy of USSR, 1984, Quaternary system, (Demivolume 2), Moskow, Nedra [In Russian].

Tamura, K., Stecher, G., Peterson, D. et al., 2013, MEGA-6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 6.0, *Mol. Biol. Evol*, vol. 30, pp. 2725–2729.

Velizhanin, A. G., 1976, Isolation Time of the Mainland Islands in the North Pacific, *Proceedings of AS USSR*, vol. 231, no. 1, pp. 205–207 [In Russian].

Voskresensky, S. S., Chanysheva, M. N., Voskresensky, I. S. et al., 1984, Pleistocene Glaciations in the Kolyma River Basin, *Pleistocene Glaciations of the East of Asia*, Magadan, NEISRI FESC USSR, pp. 57–65 [In Russian].

Yudin, B. S., Krivosheyev, V. G., Belyayev, V. G., 1976, Small Mammals of the North of the Far East, Novosibirsk, Nauka [In Russian].