

УДК 599.323.5:575.22

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ КРАСНОЙ ПОЛЕВКИ *MYODES RUTILUS* PALLAS, 1779 п-ова КОНИ (Северное Приохотье)

А. А. Примаков

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, г. Магадан

E-mail: primakov@ibpn.ru

Впервые получены данные по аллозимной изменчивости и нуклеотидной последовательности гена цитохрома *b* (*cytb*) красной полевки п-ова Кони. Установлено, что параметры аллозимной изменчивости ряда маркеров генов красной полевки п-ова Кони близки к показателям других приохотских популяций этого вида. При этом исследованная выборка отличается от ранее изученных выборок из Северного Приохотья относительно высоким уровнем полиморфизма в локусе EST-D и наличием редкого аллеля в маркере PGD. Строение *cytb*-гаплотипов красных полевок п-ова Кони свидетельствует о принадлежности их носителей к восточной филогруппе вида.

Ключевые слова: красная полевка, *Myodes rutilus*, аллозимный анализ, цитохром *b* (*cytb*), Северное Приохотье.

Красная полевка – один из наиболее распространенных грызунов в Северном Приохотье. Является доминирующим видом мелких млекопитающих в лиственничных редколесьях, обитает в пойменных лесах, зарослях кедрового стланика, численность подвержена периодическим колебаниям (Чернявский, Лазуткин, 2004; Андреев и др., 2006). *M. rutilus* обитает также на территории самой восточной окраины охотоморского побережья Тайской губы – п-ове Кони. На большей части п-ова Кони доминирует горный рельеф, на склонах гор господствуют заросли кедрового стланика, а на подножьях склонов – каменноберезняки. Влияние холодных течений Охотского моря делает климат полуострова достаточно суровым (Растительный..., 2011).

Красную полевку Северного Приохотья ранее исследовали различными генетическими методами (Курышев, 1988; Курышев, Курышева, 1991а, б; Примаков, Засыпкин, 2011; Переверзева и др., 2013а, б; Дубинин, Примаков, 2014; Переверзева, Примаков, 2016; Фрисман и др., 2016; Nadler et al., 1978; Kohli et al., 2015). Для представителей некоторых популяций вида определен уровень аллозимной изменчивости, исследован полиморфизм нуклеотидного строения гена *cytb*. Установлено, что Северное Приохотье заселено красными полемками восточной филогруппы вида, и только на одном из Ямских островов – о. Матыкиль – обнаружены представители берингийской линии (Переверзева и др., 2013б; Переверзева, Примаков, 2016). Ямские острова распо-

ложены в 200 км от п-ова Кони. Западную часть полуострова можно рассматривать как форпост камчатской флоры на материковом побережье Азии (Растительный..., 2011). На Камчатке обитают красные полевки аляскинско-камчатской/сахалинской или берингийской филогруппы (Iwasa et al., 2002; Abramson, Bodrov, 2008). В период последнего ледникового максимума регрессия океана достигала более 100 м (Велижанин, 1976). Таким образом, красные полевки берингийской линии теоретически могли проникнуть и на территорию п-ова Кони. При этом красная полевка п-ова Кони недостаточно изучена генетическими методами – установлено строение участка гена *cytb* у пяти особей с южной части полуострова, а аллозимная изменчивость ранее не исследовалась. Цель настоящей работы – установление филогенетических связей и уровня генетической изменчивости популяции красной полевки п-ова Кони.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили пробы скелетной мускулатуры от 27 экз. красной полевки, отловленных 12–16 августа 2015 г. на п-ове Кони в приустьевом участке долины р. Хинджа территории Ольского участка заповедника «Магаданский» (рис. 1).

Пробы сохранялись при температуре -20°C. Для сопоставления подвижностей аллозимов красных полевок с п-ова Кони с аналогичными данными у особей других североохотоморских популяций этого вида в анализ были взя-

Таблица 1. Частоты аллелей полиморфных локусов и параметры аллозимной изменчивости выборки красной полевки с п-ова Кони

Table 1. Allele frequencies of polymorphic loci and allozyme variability parameters for the red-backed vole sampling from the Koni Peninsula

Локус		LDH-2	PGD	SOD	PGM	ACP	EST-D	EST-M3
Алель	a	0,888 (±0,061)	0,667 (±0,091)	0,963 (±0,036)	0,574 (±0,095)	0,981 (±0,026)	0,815 (±0,075)	0,000
	b	0,056	0,296	0,037	0,426	0,019	0,185	0,519 (±0,096)
	c	0,056	0,037	0,000	0,000	0,000	0,000	0,296
	d	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,185
H _{obs}		0,185	0,444	0,071	0,556	0,037	0,296	0,481
H _{exp}		0,204	0,466	0,071	0,498	0,036	0,301	0,609
Средняя наблюдаемая гетерозиготность – 0,173 Среднее число аллелей на локус – 1,83								

Примечание. H_{obs} и H_{exp} – средняя наблюдаемая и ожидаемая гетерозиготность в локусе соответственно; в скобках ниже частоты основного аллеля приведена статистическая ошибка.

Единственным исключением является локус PGD, где найден еще один альтернативный аллель «с» (рис. 2, табл. 2). Аллель с аналогичной подвижностью ранее был встречен только в выборках красной полевки с поймы нижнего течения р. Буйнда, в которых частота этого аллозима была крайне низкой.

Сравнение данных по аллозимной изменчивости красной полевки п-ова Кони и других популяций этого вида Северного Приохотья (см. табл. 2) позволило установить следующее. Наименьший спектр сравниваемых локусов имеется в выборке красной полевки окрестностей пос. Снежная Долина, хотя из этой локальности исследовано максимальное число образцов (Курышев, 1988). Интерес представляют, прежде всего, полиморфные

маркеры генов – LDH-2, PGD, SOD и EST-D. Сравнивая частоты основных аллелей этих локусов у красной полевки п-ова Кони и окрестностей пос. Снежная Долина, можно отметить, что близкие частоты основных аллозимов наблюдаются только в локусе SOD – соответственно 0,963 и 0,934 (межгодовые колебания от 0,902 до 0,969). Локус PGD обладает более высокой изменчивостью у полевков п-ова Кони, частота основного аллеля маркера LDH-2 также ниже в популяции *M. rutilus* окрестностей пос. Снежная Долина. Выявлен факт более высокого уровня полиморфизма EST-D у полевков полуострова – частота основного аллеля в выборке 0,815 по отношению к 0,962 (при колебаниях частоты от 0,950 до 1,000) у полевков окрестностей пос. Снежная Долина. Возможно, относительно

высокий полиморфизм по этому маркеру является специфической чертой красной полевки полуострова либо только популяции долины р. Хинджа или некоторых семейных групп, обитающих в конкретных местах сбора материала.

Сравнивая аллельное разнообразие полуостровной и континентальной выборок, следует отметить, что у полевков из окрестностей пос. Снежная Долина в локусах LDH-2, PGD, SOD и EST-D выявлены 4, 2, 4 и 3 аллеля соответственно (Курышев, 1988) против 3, 3, 2 и 2 аллелей в выборке с полуострова. Многие альтернативные аллели в полиморфных локусах красной полевки Снежной Долины имеют очень низкие частоты. Вероятно, относительно небольшое число исследованных экземпляров *M. ruti-*

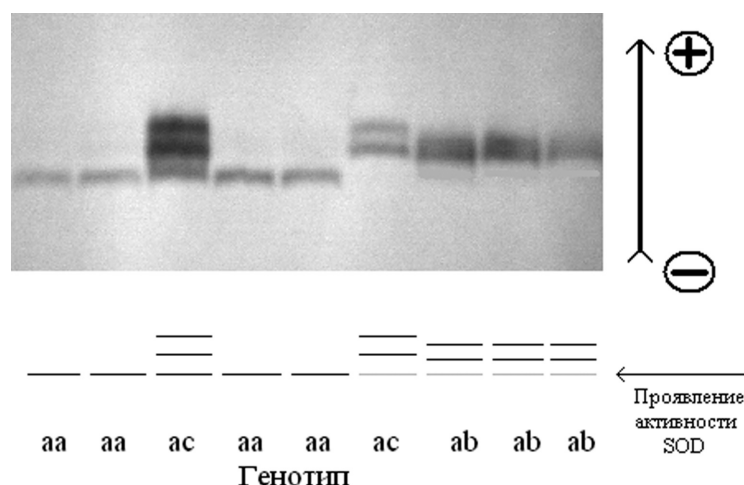


Рис. 2. Ферментативная активность, схема и генетическая интерпретация локуса PGD красной полевки п-ова Кони

Fig. 2. Fermentation activity, scheme, and genetic interpretation of the PGD locus of the red-backed vole from the Koni Peninsula

Таблица 2. Некоторые параметры аллозимной изменчивости выборок красной полевки Северного Прихотья

Table 2. Some allozyme variability parameters for the red-backed vole sampling from the Northern Priokhotye

Локус	Аллель	п-ов Кони	пос. Снежная Долина*	п-ов Старицкого**	о. Спафарьева	о. Недоразумения	о. Талан
G-3-PD	a	1,000	Н. д.	0,998	1,000	1,000	1,000
	b	0,000		0,003	0,000	0,000	0,000
	H_{obs}	0,000		0,006	0,000	0,000	0,000
LDH-1	a	1,000	0,998	0,992	1,000	1,000	1,000
	b	0,000	Н. д.	0,008	0,000	0,000	0,000
	H_{obs}	0,000	Н. д.	0,006	0,000	0,000	0,000
LDH-2	a	0,888	0,802	0,732	0,525	0,600	0,417
	b	0,056	Н. д.	0,239	0,150	0,400	0,576
	c	0,056	Н. д.	0,029	0,325	0,000	0,007
	H_{obs}	0,185	Н. д.	0,395	0,600	0,686	0,458
PGD	a	0,667	0,730	0,782	1,000	0,931	0,938
	b	0,296	Н. д.	0,218	0,000	0,069	0,062
	c	0,037	Н. д.	0,000	0,000	0,000	0,000
	H_{obs}	0,444	Н. д.	0,336	0,000	0,139	0,125
SOD	a	0,963	0,934	0,937	0,975	1,000	1,000
	b	0,037	Н. д.	0,063	0,025	0,000	0,000
	H_{obs}	0,071	Н. д.	0,084	0,050	0,000	0,000
PGM	a	0,574	Н. д.	0,427	0,525	0,800	0,375
	b	0,426		0,571	0,450	0,200	0,625
	c	0,000		0,002	0,025	0,000	0,000
	H_{obs}	0,556		0,660	0,350	0,286	0,417
ACP	a	0,981	Н. д.	1,000	1,000	1,000	1,000
	b	0,019		0,000	0,000	0,000	0,000
	H_{obs}	0,037		0,000	0,000	0,000	0,000
EST-D	a	0,815	0,962	1,000	0,975	0,931	1,000
	b	0,185	Н. д.	0,000	0,025	0,000	0,000
	c	0,000	Н. д.	0,000	0,000	0,069	0,000
	H_{obs}	0,296	Н. д.	0,000	0,050	0,139	0,000
EST-M3	a	0,000	Н. д.	0,021	0,000	0,069	0,000
	b	0,519		0,415	0,125	0,250	0,417
	c	0,296		0,526	0,875	0,681	0,569
	d	0,185		0,038	0,000	0,000	0,014
	H_{obs}	0,481		0,500	0,150	0,417	0,431
A(L)		12	Н. д.	10	13	13	13
N_L		1,83		2,00	1,54	1,46	1,46
H_{obs}		0,173		0,200	0,092	0,128	0,110

Примечание. Н. д. – нет данных, H_{obs} – наблюдаемая гетерозиготность; $\hat{H}_{obs}$ – средняя наблюдаемая гетерозиготность; A(L) – число исследованных локусов в выборке; N_L – среднее число аллелей на локус в выборке.

*Представлены только частоты основного аллеля (Курышев, 1988).

**Представлены суммарные данные по выборкам 2012 и 2013 г. (Дубинин, Примак, 2014).

lus с п-ова Кони не позволило выявить в исследованных локусах аллозимы, присутствующие в этой популяции с низкими частотами. Тем не менее, рассматривая аллельное разнообразие, необходимо отметить факт большего числа аллелей в локусе PGD у полевок полуострова. Наличие аллеля «с» у полевок полуострова в этом маркере может свидетельствовать об обособленности изученной популяции или об определенных селективных преимуществах, которые, возможно, дает этот аллель своим носителям в климатических условиях данной части Северного Приохотья. Однако более вероятно, что аллель селективно нейтрален, но является характерным признаком одной или нескольких семейных групп красной полевки, живущих в долине р. Хинджа. Относительно высокая частота аллеля «с» в этих группах способствовала его сохранению, а его учет в выборке – результат случайного отлова представителей таких групп.

Сопоставляя данные по аллозимной изменчивости небольшого спектра маркеров, по которым имеется информация для этих двух выборок, можно констатировать, что между этими популяциями существуют различия в частотах аллелей некоторых полиморфных локусов и по числу обнаруженных аллелей.

У красной полевки п-ова Старицкого низкий полиморфизм в локусах G-3-PD и LDH-1, а маркеры EST-D и ACP в этой выборке мономорфны. Отсутствие носителей альтернативных аллелей в локусах G-3-PD и LDH-1 у красной полевки п-ова Кони можно объяснить малым размером выборки, а мономорфизм по локусу EST-D у красной полевки п-ова Старицкого может быть следствием как дрейфа генов в изолированной полуостровной популяции, так и эффектом основателя (Дубинин, Прима, 2014). Полокунная наблюдаемая гетерозиготность в маркерах PGD, SOD, PGM и EST-M3 обеих полуостровных выборок имеет сопоставимые значения. В локусе LDH-2 у красной полевки п-ова Старицкого гетерозиготность в 2 раза выше, чем у *M. rutilus* п-ова Кони. Было проведено сравнение средней наблюдаемой гетерозиготности этих выборок с использо-

ванием *t*-критерия Стьюдента. Достоверных различий между представителями полуостровных популяций не выявлено.

Были сопоставлены также данные по аллозимной изменчивости *M. rutilus* п-ова Кони и некоторых островов Тауйской губы Охотского моря (Прима, Засыпкин, 2011). Островные выборки красной полевки обладают более низким уровнем изменчивости. Локус PGD у выборки данного вида с о. Спафарьева мономорфный, а в популяциях о-вов Недоразумения и Талан частота основного аллеля более 0,9. В локусе SOD полиморфизм у красных полевок о-вов Недоразумения и Талана отсутствует, в выборке особей с о. Спафарьева присутствует одна гетерозиготная особь по этому маркеру. Полиморфизм по EST-D у островных выборок вида ниже, чем на п-ове Кони. В итоге средняя наблюдаемая гетерозиготность островных популяций также ниже, чем у красной полевки п-ова Кони. Тем не менее сравнение средней гетерозиготности островных выборок и выборки с п-ова Кони с использованием *t*-критерия Стьюдента ни в одном случае не позволило выявить достоверных различий по этому показателю. Число аллелей на локус в выборках с островов ниже, чем в выборке с полуострова. Причинами наблюдаемых различий могли являться, прежде всего, стохастические процессы, протекающие в изолированных островных популяциях вида (Прима, Засыпкин, 2011).

Для оценки генетических отличий *M. rutilus* п-ова Кони от других популяций вида Северного Приохотья было проведено попарное сравнение данных по аллозимной изменчивости. Использовалась информация по выборкам, для которых исследовано максимальное число маркеров генов – с п-ова Старицкого и с о-вов Спафарьева, Недоразумения и Талан. Критерий Пирсона χ^2 рассчитывался на основании данных о численности генотипов в полиморфных локусах. На основании свойства аддитивности критерия было получено его суммарное значение для каждой пары сравнений. Результаты анализа сведены в табл. 3.

Таблица 3. Суммарные значения критерия Пирсона χ^2 при попарном сравнении приохотских выборок красной полевки с выборкой вида с п-ова Кони по наблюдаемым численностям генотипов в исследованных локусах

Table 3. Total values of the Pearson criterion χ^2 in pair-wise comparison of Priokhotye red-backed vole samplings and the sampling of species from the Koni Peninsula, by the observed number of genotypes in the studied loci

Показатель	о. Спафарьева	о. Талан	о. Недоразумения	п-ов Старицкого
$\sum \chi^2$	62,91***	129,20***	80,72***	163,49***
d. f.	19	18	19	25
A(L)	7	7	7	9

Примечание. $\sum \chi^2$ – суммарное значение критерия; *** $P < 0,001$; d. f. – число степеней свободы; A(L) – число сравниваемых локусов.

Во всех случаях на высоком уровне значимости выявлены генетические отличия красной полевки п-ова Кони от ранее исследованных популяций вида. Выявленные отличия в большинстве случаев обусловлены разным спектром полиморфных маркеров в выборках, а также присутствием в той или иной популяции аллелей, не встреченных в других группах. Существенный вклад в суммарные значения критерия вносит локус EST-M3 – 19,93–22,08 при d.f. от 5 до 8. В данном маркере, неспецифической нафтоловой эстеразе, у красной полевки Приохотья обнаружены 4 аллеля, частоты которых сильно варьируют между выборками.

Особенностями аллозимной изменчивости красной полевки с п-ова Кони являются высокий уровень полиморфизма локуса EST-D, присутствие редкого аллеля маркера PGD, некоторые отличия частот аллелей ряда других полиморфных систем. Это может свидетельствовать об обособленности этой популяции от других исследованных приохотских выборок *M. rutilus*. Возможно, дальнейшие генетические исследования красной полевки п-ова Кони позволят более точно определить ее генетические характеристики и положение в популяционной структуре этого вида в Северном Приохотье. Следует учитывать, что на параметры аллозимной изменчивости популяций *M. rutilus* в регионе влияют колебания численности, характерные для этого вида грызунов (Курышев, 1988; Курышев, Чернявский, 1988; Чернявский, Лазуткин, 2004; Дубинин, Примак, 2014).

Проведенные ранее филогенетические исследования *M. rutilus*, основанные на изучении изменчивости нуклеотидного строения гена *cytb* мтДНК, выявили у этого вида три основные филогруппы – западную, восточную и берингскую (Abramson, Bodrov, 2008). На Северо-Востоке Азии распространены представители восточной и берингской материнских линий. Полуостров Камчатка, о. Сахалин и Аляску населяют красные полевки берингской, а Приохотье – восточной генетической кладой вида. Только на о. Матыкиль архипелага Ямских островов зал. Шелихова Охотского моря обитает популяция красной полевки берингской ветви этого вида (Переверзева и др., 2013а, б; Переверзева, Примак, 2016).

Полные нуклеотидные последовательности гена *cytb* мтДНК трех самок *M. rutilus* с п-ова Кони депонированы в GenBank с № KU859996, KU859997 и KU859998. Для определения филогенетических отношений выявленных и изученных ранее (Переверзева и др., 2013а, б) гаплотипов гена *cytb* красных полевок п-ова Кони с нуклеотидными последовательностями представителей вида из других популяций Северного Приохотья была построена медианная сеть по

принципу минимального числа нуклеотидных замен (рис. 3).

Сравнивались последовательности с 381-й по 1140-ю пару нуклеотидов от начала гена *cytb*. В анализ взяты гаплотипы участка гена *cytb* красной полевки GQ301890 (встречается с наибольшей частотой в выборках вида из континентальной части Северного Приохотья и Колымского региона), HQ840372, GU251086, GU251085, GU251073 (преобладают в популяциях вида на о-вах Спайфарьева, Талан, Недоразумения и Матыкиль соответственно), JX885747, JX885748, JX885749, JX885753 (встречаются у особей из окрестностей г. Магадана), а также все три уникальных гаплотипа красных полевок с р. Бургаули южного побережья п-ова Кони – JX885744, HQ608518 и HQ608519. По сравниваемому участку гаплотипы KU859996 и GQ301890 оказались идентичны. Также одинаковое нуклеотидное строение в пределах сравниваемого участка имеют варианты KU859997 и HQ608518. Все гаплотипы красных полевок из приохотских популяций, в том числе и с п-ова Кони, отличаются от анцестрального варианта GQ301890 1–5 заменами (см. рис. 3). Согласно предыдущим работам, красные полевки Северного Приохотья, за исключением представителей популяции вида о. Матыкиль, относятся к восточной филогруппе *M. rutilus* (Переверзева и др., 2013а, б). Все исследованные полевки с п-ова Кони тоже принадлежат к этой материнской линии. Выявленные взаимоотношения гаплотипов красных полевок п-ова Кони с вариантами *cytb* представителей других популяций восточной филогруппы этого вида Северного Приохотья свидетельствуют об их общем происхождении.

Ранее была рассмотрена гипотеза о минимум двукратном заселении Северного Приохотья красной полемкой (Переверзева и др., 2013б). Время расхождения восточной и берингской филогрупп оценивается в 55–25 тыс. лет (Iwasa et al., 2009). Красная полевка берингской линии в этот период расселилась вплоть до Аляски, Камчатки и Сахалина. Последовавшее позднее сарматское оледенение в Северном Приохотье смогло пережить лишь популяция красной полевки территории современного о. Матыкиль. Все остальное население *M. rutilus* Северного Приохотья произошло от вселенцев восточной филогруппы из Сибири. Повторное проникновение вида в Приохотье произошло 10–10,5 тыс. л. н., после окончания последнего оледенения (Переверзева и др., 2013б; Переверзева, Примак, 2016). В этот период красная полевка восточной генетической линии заселила п-ов Кони. Наблюдаемая картина генетической изменчивости, выявленные филогенетические взаимоотношения приохотских популяций *M. rutilus*, в том числе и красной полевки п-ова Кони, и предположения о заселении

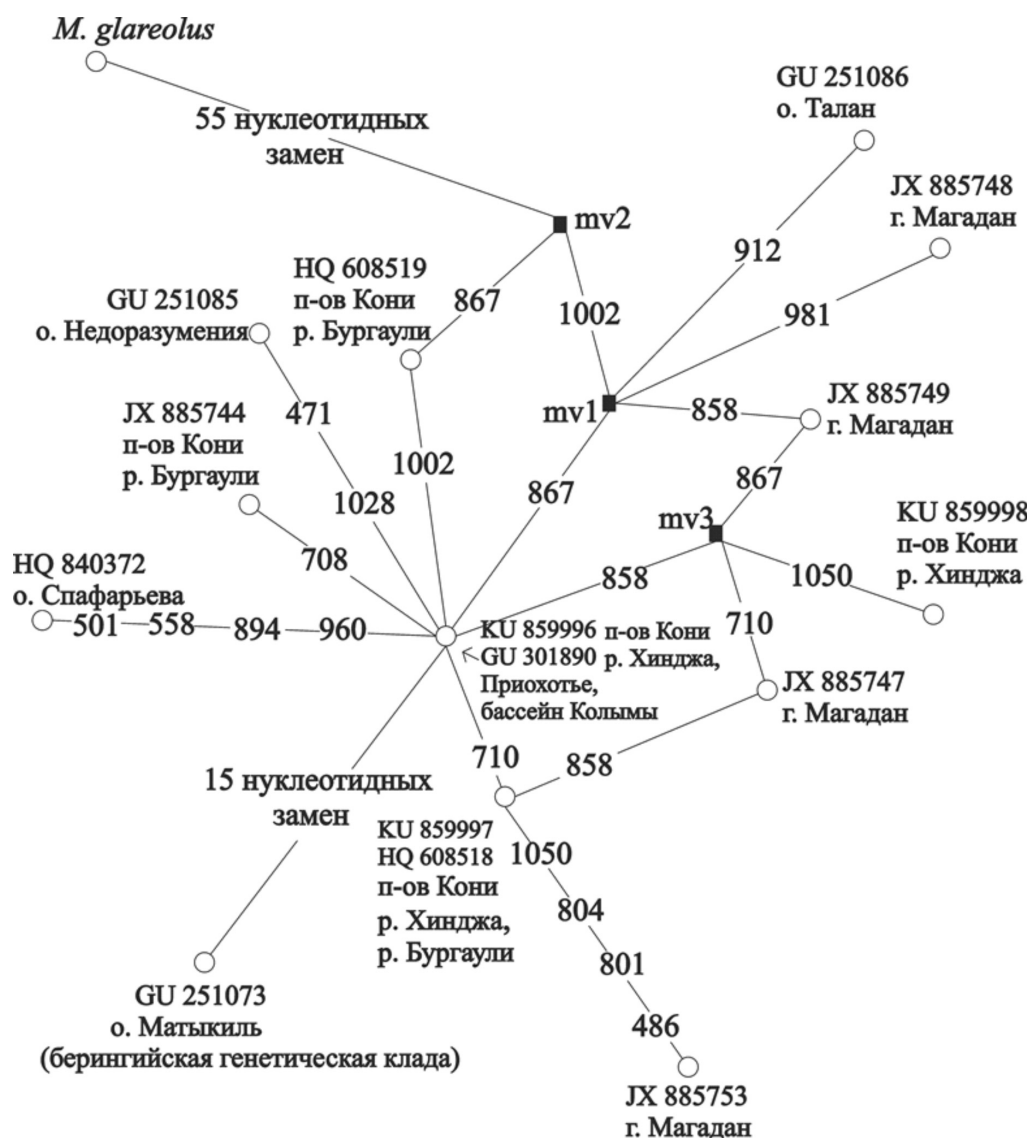


Рис. 3. Медианная сеть *cytb*-гаплотипов красной полевки Северного Приохотья. Цифрами указаны сайты нуклеотидных замен от начала гена *cytb*, mv – медианный вектор

Fig. 3. Median network of *cytb*-haplotypes of the red-backed vole from Northern Priokhotye. Figures show sites of nucleotide substitutions from the beginning of gene *cytb*, mv – median vector

региона видом не противоречат данным других авторов (Фрисман и др., 2016; Abramson, Bodrov, 2008; Iwasa et al., 2009; Kohli et al., 2015).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты предварительных исследований генетической изменчивости *M. rutilus* п-ова Кони методами биохимической и молекулярной генетики позволяют считать, что красная полевка этой территории имеет общее происхождение с другими популяциями восточной филогруппы вида из Северного Приохотья. По данным биохимической генетики красная полевка п-ова Кони обладает некоторыми специфическими признаками – более высоким уровнем полиморфизма по локусу EST-D и различиями в частотах неко-

торых полиморфных маркеров генов по сравнению с другими популяциями вида в Северном Приохотье, а также наличием редкого аллеля в локусе PGD. Причиной выявленных особенностей аллозимного полиморфизма могут быть случайные факторы – относительно небольшой размер выборки, влияние колебаний численности вида, возможный отлов родственных особей. Нельзя полностью исключать и действие отбора в условиях п-ова Кони. По сумме полученных генетических данных можно считать популяцию *M. rutilus* п-ова Кони ординарной среди населения этого вида в Северном Приохотье.

Автор выражает благодарность А. А. Евдокимовой за помощь в проведении молекулярно-генетического анализа и М. В. Павленко за ценные замечания при подготовке рукописи.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 15-04-02668, 18-04-01579 и частичной поддержке гранта ДВО № 15-1-6-0150.

ЛИТЕРАТУРА

- Андреев А. В., Докучаев Н. Е., Кречмар А. В., Чернявский Ф. Б. Наземные позвоночные Северо-Востока России : каталог-справочник : изд. 2-е, перераб. и доп. — Магадан : СВНЦ ДВО РАН, 2006. — 315 с.
- Велижанин А. Г. Время изоляции материковых островов северной части Тихого океана // ДАН СССР. — 1976. — Т. 231, № 1. — С. 205–207.
- Дубинин Е. А., Примак А. А. Состояние изолированной популяции красной полевки *Clethrionomys rutilus* (Cricetidae, Rodenta) полуострова Старикского // Вестник СВГУ. — 2014. — Вып. 22. — С. 28–35.
- 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.
- Курышев С. В., Чернявский Ф. Б. Изменчивость генетической структуры флюктуирующих популяций рыжих лесных полевок р. *Clethrionomys* // Зоол. журн. — 1988. — Т. 67. — Вып. 2. — С. 215–222.
- Курышев С. В. Изменчивость демографических и генетических показателей в популяциях полевок рода *Clethrionomys* на Северо-Востоке Сибири : дис. ... канд. биол. наук. — Магадан, 1988. — 123 с.
- Курышев С. В., Курьшова Л. П. Оксидоредуктазы красной и красно-серой полевок // Генетика. — 1991а. — Т. 27, № 1. — С. 99–105.
- Курышев С. В., Курьшова Л. П. Ферментные белки различных классов красной и красно-серой полевок // Там же. — 1991б. — Т. 27, № 3. — С. 480–486.
- 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. Генетическое разнообразие синонимичных гаплотипов фрагмента гена цитохрома *b* красной полевки *Myodes* (*Clethrionomys*) *rutilus* Pallas, 1779 // Генетика. — 2016. — Т. 52, № 2. — С. 189–197.
- Переверзева В. В., Лазуткин А. Н. Полиморфизм гена цитохрома *b* мтДНК красной полевки популяции поймы реки Буюнда // Вестник СВНЦ ДВО РАН. — 2009. — № 2. — С. 84–89.
- Переверзева В. В., Примак А. А., Дубинин Е. А. Филогенетические отношения популяций красной полевки *Myodes* (= *Clethrionomys*) *rutilus* Pallas, 1779 Северного Приохотья и Колымского региона // Вавиловский журнал генетики и селекции. — 2013б. — Т. 17, № 3. — С. 444–451.
- Примак А. А., Засыпкин М. Ю. Аллозимная изменчивость и генетическая гетерогенность красной полевки *Clethrionomys rutilus* Pallas, 1779 некоторых островов северной части Охотского моря // Вестник СВНЦ ДВО РАН. — 2011. — № 2. — С. 100–105.
- Растительный и животный мир заповедника «Магаданский». — Магадан : СВНЦ ДВО РАН, 2011. — 286 с.
- Фрисман Л. В., Картавецова И. В., Павленко М. В., Капитонова Л. В. Геногеографическая изменчивость гемоглобина у красной полевки *Myodes rutilus* Pallas, 1779 юга Дальнего Востока России // Региональные проблемы. — 2016. — Т. 19, № 3. — С. 123–130.
- Чернявский Ф. Б., Лазуткин А. Н. Циклы леммингов и полевок на Севере. — Магадан : ИБПС ДВО РАН, 2004. — 150 с.
- Abramson N. I., Bodrov S. Yu. Genetic differentiation and phylogeography of *Clethrionomys rutilus* Pallas, 1811 inferred from variation of mitochondrial cytochrome *b* gene / 11th International conference "Rodens et Spatium" on Rodent Biology. Myshkin, Russia, July 24–28. — Moscow, 2008. — P. 64.
- Bandelt H.-J., Forster P., Röhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Mol. Biol. Evol. — 1999. — Vol. 16. — P. 37–48.
- Conroy C. J., Cook J. A. MtDNA Evidence for repeated pulses of speciation within arvicoline and murid rodents // J. Mam. Evol. — 1999. — Vol. 6, No. 3. — P. 221–245.
- 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.
- Fleming M. A., Cook J. A. Phylogeography of endemic ermine (*Mustela erminea*) in Southeast Alaska // Mol. Ecol. — 2002. — No. 11. — P. 795–807.
- Iwasa M. A., Kartavtseva I. V., Dobrotvorsky A. K. et al. Local differentiation of *Clethrionomys rutilus* in Northeastern Asia inferred from mitochondrial gene sequences // J. Mamm. Biol. — 2002. — Vol. 67. — P. 157–166.
- Iwasa M. A., Kostenko V. A., Frisman L. V. et al. Phylogeography of the root vole *Microtus oeconomus* in Russian Far East: A special reference to comparison between Holarctic and Palearctic voles // Mammal Study. — 2009. — Vol. 34. — P. 123–130.
- 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.
- Manchenko G. P. Handbook of detection of enzymes on electrophoretic gels : 2nd ed. — CRC Press. Inc., Boca Raton, FL, 2003. — 553 p.
- Nadler C. F., Zhurkevich N. M., Hoffmann R. S. et al. Biochemical relationships of the Holarctic vole genera *Clethrionomys*, *Microtus*, and *Arvicola* (Rodentia: Arvicolinae) // Canadian Journal of Zoology. — 1978. — Vol. 56. — P. 1564–1575.
- 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.
- Tamura K., Stecher G., Peterson D. et al. MEGA-6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 6.0.2.74 // Mol. Biol. Evol. — 2013. — Vol. 30. — P. 2725–2729.
- Zaykin D. V., Pudovkin A. I. Two programs to estimate significance of Chi-square values using pseudo-probability test // J. Heredity. — 1993. — Vol. 84. — P. 152–155.

GENETIC PECULIARITIES OF THE NORTHERN RED-BACKED VOLE *MYODES RUTILUS* PALLAS, 1779 FROM THE KONI PENINSULA (Northern Priokhotye)

A. A. Primak

Institute of Biological Problems of the North FEB RAS, Magadan

For the first time, data on allozyme variability and nucleotide sequence of the cytochrome *b* (*cytb*) gene of the red-backed vole from the Koni Peninsula were obtained. Parameters of allozyme variability of some genes markers in the red-backed vole from Koni were found to be close to those of other populations of that species in Priokhotye. The researched sample differs from the previously studied ones from Northern Priokhotye in a relatively high level of polymorphism in locus EST-D and in the presence of a rare allele in the PGD marker. The structure of *cytb*-haplotypes in red-backed voles from the Koni Peninsula shows that their carriers belong to the eastern phylogroup of the species.

Keywords: red-backed vole, *Myodes rutilus*, allozyme analysis, cytochrome *b* (*cytb*), Northern Priokhotye.

REFERENCES

- Abramson, N. I., Bodrov, S. Yu., 2008, Genetic differentiation and phytogeography of *Clethrionomys rutilus* Pallas, 1811 inferred from variation of mitochondrial cytochrome *b* gene, 11th International conference "Rodens et Spatium" on Rodent Biology. Myshkin, Russia, July 24–28, Moscow.
- Andreyev, A. V., Dokuchayev, N. Ye., Krechmar, A. V., Chernyavsky, F. B., 2006, Terrestrial Vertebrates in the North-East of Russia: Reference Catalog, 2nd edition, amended, Magadan, NESR FEB RAS.
- Bandelt, H.-J., Forster, P., Röhl, A., 1999, Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies, *Mol. Biol. Evol.*, vol. 16, pp. 37–48.
- Chernyavsky, F. B., Lazutkin, A. N., 2004, Cycles of Lemmings and Voles in the North, Magadan, IBPN FEB RAS.
- Conroy, C. J., Cook, J. A., 1999, mtDNA Evidence for repeated pulses of speciation within arvicoline and murid rodents, *J. Mam. Evol.*, vol. 6, no. 3, pp. 221–245.
- Davis, B. J., Ornstein, L., 1959, A new high resolution electrophoresis method, *Report Delivered at the New York Academy of Medicine on March 24*, pp. 112–118.
- Dubin, Ye. A., Primak, A. A., 2014, State of the Isolated Population of the Northern Red-Backed Vole *Clethrionomys rutilus* (CRICETIDAE, RODENTIA) in the Staritsky Peninsula, *Journal of NESU*, iss. 22, pp. 28–35 [In Russian].
- Fleming, M. A., Cook, J. A., 2002, Phylogeography of endemic ermine (*Mustela erminea*) in Southeast Alaska, *Mol. Ecol.*, no. 11, pp. 795–807.
- Frisman, L. V., Kartavtseva, I. V., Pavlenko, M. V., Kapitonova, L. V., 2016, Genogeographic Variability of Hemoglobin in the Red-Backed Vole *Myodes rutilus* Pallas, 1779 in the South of the Russian Far East, *Regional Problems*, vol. 19, no. 3, pp. 123–130 [In Russian].
- Iwasa, M. A., Kartavtseva, I. V., Dobrotvorsky, A. K. et al., 2002, Local differentiation of *Clethrionomys rutilus* in northeastern Asia inferred from mitochondrial gene sequences, *J. Mamm. Biol.*, vol. 67, pp. 157–166.
- Iwasa, M. A., Kostenko, V. A., Frisman, L. V. et al., 2009, Phytogeography of the root vole *Microtus oeconomus* in Russian Far East: A special reference to comparison between Holarctic and Palearctic voles, *Mammal Study*, vol. 34, pp. 123–130.
- Kohli, B. A., Fedorov, V. B., Waltari, E., 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.
- Kuryshchev, S. V., 1988, Variability of Demographic and Genetic Markers in populations of g. *Clethrionomys* Voles in the North-East of Siberia, Diss. Cand. Biol. Sci., Magadan [In Russian].
- Kuryshchev, S. V., Kuryshcheva, L. P., 1991a, Oxydoreductases of the Red-Backed and Gray Red-Backed Voles, *Genetics*, vol. 27, no. 1, pp. 99–105 [In Russian].
- Kuryshchev, S. V., Kuryshcheva, L. P., 1991b, Enzymatic Proteins of Different Classes in the Red-Backed and the Gray Red-Backed Voles, *ibid.*, vol. 27, no. 3, pp. 480–486 [In Russian].
- Kuryshchev, S. V., Chernyavsky, F. B., 1988, Variability of the Genetic Structure of Fluctuating Populations of the Common Red-Backed Vole g. *Clethrionomys*, *Zool. Journal*, vol. 67, iss. 2, pp. 215–222 [in Russian].
- Manchenko, G. P., 2003, *Handbook of detection of enzymes on electrophoretic gels*: 2nd ed. – CRC Press. Inc., Boca Raton, FL.
- Nadler, C. F., Zhurkevich, N. M., Hoffmann, R. S., Kozlovskii, A. I., Deutsch, L. and Nadler, C. F. Jr., 1978, Biochemical relationships of the Holarctic vole genera *Clethrionomys*, *Microtus*, and *Arvicola* (Rodentia: Arvicolinae), *Canadian Journal of Zoology*, vol. 56, pp. 1564–1575.
- Peacock, A. C., Bunting, S. L., Queen, K. G., 1965, Serum protein electrophoresis in acrylamide gel: patterns and theory, *Science*, vol. 147, no. 3664, pp. 1451–1453.
- Pereverzeva, V. V., Lazutkin, A. N., 2009, Polymorphism of the mtDNA Cytochrome *b* Gene in the Red-

Backed Vole of the Buyunda River Floodplain Population, *North-East Science Center Bulletin*, no. 2, pp. 84–89 [In Russian].

Pereverzeva, V. V., Primak, A. A., 2016, Genetic Diversity of the Cytochrome *b* Gene Fragment Haplotypes in Red-Backed Vole *Myodes* (*Clethrionomys*) *rutilus* Pallas, 1779, *Russian Journal of Genetics*, vol. 52, iss. 2, pp. 164–172 [In Russian].

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

Pereverzeva, V. V., Primak, A. A., Dubinin, Ye. A., 2013b, Phylogenetic Relations among Populations of the Red-Backed Vole *Myodes* (= *Clethrionomys*) *rutilus* Pallas, 1779 in Northern Priokhotye and the Kolyma Region, *ibid.*, pp. 84–49 [In Russian].

Primak, A. A., Zasyupkin, M. Yu., 2011, Allozyme Variability and Genetic Heterogeneity of the Red-Backed Vole

Clethrionomys rutilus Pallas, 1779 of Some Islands in the Northern Part of the Sea of Okhotsk, *North-East Science Center Bulletin*, no. 2, pp. 100–105 [In Russian].

Tamura, K., Stecher, G., Peterson, D. et al., 2013, MEGA-6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 6.0.2.74, *Mol. Biol. Evol.*, vol. 30, pp. 2725–2729.

Vegetation and Animal Kingdom of the Magadansky Reserve, 2011, Magadan, NESC FEB RAS [In Russian].

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].

Zasyupkin, M. Yu., 1983, Chamber for Protein Electrophoresis in Polyacrilamide Gel Plates, *Laboratory Practice*, no. 3, p. 58–59 [In Russian].

Zasyupkin, M. Yu., 1986, Semiautomatic System for Transferring Protein Samples from the Centrifuge to the Electrophoretic Chamber, *ibid.*, no. 2, pp. 117–118 [In Russian].

Zaykin, D. V., Pudovkin, A. I., 1993, Two programs to estimate significance of Chi-square values using pseudo-probability test, *J. Heredity*, vol. 84, pp. 152–155.