

УДК: 599.323.43(571.65):575.22

ДИНАМИКА ПАРАМЕТРОВ АЛЛОЗИМНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ФЛУКТУИРУЮЩЕЙ ПОПУЛЯЦИИ КРАСНОЙ ПОЛЕВКИ (*CLETHRIONOMYS RUTILUS* PALLAS, 1779) ВЕРХОВЬЕВ Р. КОЛЫМА

Примак А. А. , Киселев С. В. 

ФБГУН Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, г. Магадан

E-mail: primak@ibpn.ru

Проведен анализ восьми аллозимных локусов на протяжении полного популяционного цикла (2002–2005 гг.) красной полевки. В шести маркерах генов, полиморфных по 95%-му критерию, в период исследований выявлены значимые колебания параметров аллозимной изменчивости. Характер этих колебаний в некоторых локусах был аналогичен таковому в изученной ранее приохотской популяции вида, в других локусах – отличался. Часть рассматриваемых параметров, возможно, зависит от плотности популяции животных или влияния случайных факторов. Некоторые локусы могут находиться под сильным действием отбора в суровых климатических условиях района исследований.

Ключевые слова: верховья р. Колыма, красная полевка, *Clethrionomys rutilus*, флуктуации численности, аллозимная изменчивость.

DOI: 10.34078/1814-0998-2025-1-80-90

ВВЕДЕНИЕ

С 80-х гг. XX в. на Северо-Востоке Азии сотрудниками Института биологических проблем Севера проводятся исследования динамики численности различных видов мелких млекопитающих (леммингов, полевков и землероек-бурозубок) и определяющих ее факторов (Чернявский, Ткачев, 1982; Курышев, Чернявский, 1988; Докучаев, 1990; Чернявский, Лазуткин, 2004; Лазуткин, 2006, 2015; Лазуткин и др., 2012; Киселев, Ямборко, 2014; Киселев, 2019 и др.). Одно из направлений исследований – изучение изменчивости генетической структуры популяций в ходе динамики численности животных. Это направление базировалось на генетико-поведенческой гипотезе Д. Читти (Chitty, 1958, 1960, 1964). Согласно ей, движущей силой популяционных циклов является естественный отбор, сменяющийся, в зависимости от плотности популяции, носителей одной группы генотипов носителями другой. В фазе низкой численности преобладают особи, чья генетическая конституция определяет успех в размножении, в период высокой плотности отбор способствует выживанию более агрессивных и стрессоустойчивых зверьков, чья способность к размножению понижена. Работы, направленные

на проверку данной гипотезы с использованием методов биохимической генетики, проводились в ИБПС ДВО РАН в 80-х гг. XX в.

Объектами исследования были приохотские популяции красной *Clethrionomys rutilus* (Pallas, 1779) и красно-серой *Craseomys rufocanus* (Sundevall, 1846) полевков. На протяжении полного популяционного цикла красной полевки в Северном Приохотье были изучены параметры аллозимной изменчивости в девяти аллозимных локусах (Курышев, Чернявский, 1988). Для всех маркеров генов были выявлены колебания аллельных и генотипических частот в ходе популяционного цикла полевков. При этом параметры некоторых локусов изменялись в связи с колебаниями численности, другие – с сезонами года или, предположительно, с фазами репродуктивного цикла, а некоторые, вероятно, варьировали под действием случайных факторов. При этом достоверных отклонений генотипических частот от ожидаемых по распределению Харди–Вайнберга обнаружено не было, равно как и достоверных различий генетических параметров между выборками самцов и самок.

В 2002–2010 гг. исследования динамики численности лесных полевков проводились в континентальной части Северо-Востока Азии – в верховьях р. Колыма. В 2002 г. популяция красной полевки находилась в стадии роста численности, в 2003 г. достигла пика, который продолжился и

в 2004 г. После этого произошел популяционный крах, и 2005 г. характеризовался фазой депрессии численности вида (Лазуткин и др., 2012). Целью данной работы был анализ динамики параметров аллозимной изменчивости (ПАИ) в ходе популяционного цикла красной полевки в бассейне р. Колыма и сравнение полученных данных с таковыми по Северному Приохотью.

Методами молекулярной генетики было определено, что население красной полевки Северо-Востока Азии неоднородно и представлено несколькими генетическими линиями. При этом в колымском регионе и материковой части Северного Приохотья обитают представители одной материнской линии – потомки позднелайстоценовых вселенцев из Сибири (Переверзева и др., 2013). Можно предполагать, что исходный аллофонд сравниваемых в данной работе популяций был идентичным.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследование выполнено на материале, собранном в 2002–2005 гг. в бассейне р. Буюнда (правый приток р. Колыма). Способ и места отлова животных, а также характеристика района исследований описаны ранее (Лазуткин и др., 2012). Для аллозимного анализа отбирались пробы скелетной мускулатуры, которые до прибытия в лабораторию сохранялись в жидком азоте. До обработки материал хранился при температуре -20°C . Методики разделения нативных белков и выявления аллозимной изменчивости в полиакриламидном геле (ПААГ), а также методы статистического анализа приводились в предыдущих работах (Примаков, Засыпкин, 2011; Дубинин, Примаков, 2014; Примаков, 2018). Количество исследованных экземпляров красной полевки по каждому локусу за каждый год приведено в таблице 1.

Проведен анализ семи ферментных систем красной полевки (лактатдегидрогеназа, 6-фосфоглюконатдегидрогеназа (декарбоксилирующая), супероксиддисмутаза, глутаматоксалоацетат трансминаза, ферменты с эстеразной активностью, фосфоглюкомутаза), кодируемых восемью постулируемыми локусами. Шесть из этих локусов ранее были изучены и в приохотской популяции вида (Курышев, Чернявский, 1988). В обеих работах использовалось идентичное оборудование и методики выявления аллозимной изменчивости. Относительная подвижность аллозимов в каждом локусе определялась путем сравнения с подвижностью аллелей у красно-серой полевки, пробы от которой также брались в анализ. Относительная подвижность аллелей исследованных локусов у этих видов известна (Курышев, Курышева, 1991а, б).

Фотографии некоторых ферментативных активностей и кодировка генотипов опубликованы ранее (Примаков, Засыпкин, 2011; Примаков, 2018). Из колымской популяции исследовано 1040 экз. красной полевки. Распределение образцов по годам составило (самцы/самки): 2002 г. – 101/44, 2003 г. – 167/124, 2004 г. – 103/79, 2005 г. – 277/145, суммарно – 648/392 экземпляров (табл. 1).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Общая оценка изменчивости исследованных локусов. Получены данные о состоянии восьми полиморфных аллозимных локусов – LDH-1, LDH-2, PGD, SOD, GOT, EST-M3, EST-D и PGM. Параметры изменчивости этих маркеров генов приведены в таблице 1. Из этих ферментных систем LDH – энзим гликолиза, PGD – ключевой фермент пентозофосфатного шунта, SOD – антиоксидантный фермент, разрушающий супероксид-радикал, GOT – трансминаза, PGM – фермент углеводного обмена, EST-D и EST-M3 – выявляемая 4-метил-умбеллиферил ацетатом и одна из зон «нафтоловых» неспецифических эстераз. Все энзимы, за исключением EST-D и EST-M3, выполняют известные и важные функции и, вероятно, находятся под сильным действием отбора. Можно предположить, что основные аллели полиморфных локусов LDH-2, PGD, SOD и PGM обладают определенным селективным преимуществом для особей исследуемой популяции. Это подтверждается тем, что локусы LDH-1 и GOT имеют низкий уровень полиморфизма (частота основного аллеля $> 95\%$).

Генетические различия между самцами и самками. Была проведена оценка гетерогенности между самцами и самками по локусам LDH-2, PGD, SOD, EST-M3, EST-D и PGM как в выборках за каждый год в отдельности, так и в совокупной выборке. Только в локусе EST-D за 2005 г. выявлено достоверное различие ($\chi^2 = 10.38^*$, d.f. = 3). При этом наибольший вклад в значение критерия Пирсона вносит наличие в выборке самок 5 редких гетерозигот *ас*. Этот факт может быть объяснен особенностями биологии изучаемого вида. Красная полевка, как и некоторые другие виды мелких грызунов, живет семейными группами, при этом прибылые самки могут включаться в размножение в год рождения, не покидая группу (Башенина, 1977). Наличие у родителей редких генотипов приводит к появлению потомства с редкой генетической конституцией. В 2003 г. был выявлен факт поимки в одну линию конусов выводка из 5 экз. (3 самки, 2 самца), обладающих именно таким генотипом по данному локусу (Primak et al., 2007). Таким образом, наблюдаемое отклонение можно объяснить случайно-

Таблица 1. Параметры аллозимной изменчивости в исследованных локусах красной полевки в 2002–2005 гг.

Table 1. Allozyme variability parameters in the studied loci of the northern red-backed vole in 2002–2005

Локус	Алель	Годы				Локус	Алель	Годы			
		2002	2003	2004	2005			2002	2003	2004	2005
LDH-1	a	0.986	0.978	0.989	0.988	GOT	a	0.986	0.990	0.989	0.995
	b	0.010	0.022	0.011	0.005		b	0.014	0.010	0.011	0.005
	c	0.004			0.007						
	N	145	290	180	417		N	145	290	182	94
	χ^2						χ^2	35.24***			
	d.f.						d.f.	1			
	H_{obs}	0.028	0.045	0.022	0.024		H_{obs}	0.014	0.020	0.022	0.011
LDH-2	H_{exp}	0.027	0.044	0.022	0.024	EST-D	H_{exp}	0.027	0.020	0.022	0.011
	D_{Sel}	0.011	0.023	0.011	0.009		D_{Sel}	–0.493	0.010	0.011	0.005
	a	0.900	0.835	0.886	0.834		a	0.934	0.940	0.928	0.937
	b	0.055	0.096	0.067	0.089		b	0.049	0.060	0.055	0.057
	c	0.045	0.069	0.047	0.077		c	0.017		0.017	0.006
	N	145	290	180	417		N	143	290	181	410
	χ^2	9.53*					χ^2		16.68***		
PGD	d.f.	3					d.f.	1			
	H_{obs}	0.159	0.306	0.228	0.293	EST-M3	H_{obs}	0.119	0.086	0.133	0.122
	H_{exp}	0.185	0.289	0.208	0.290		H_{exp}	0.126	0.113	0.135	0.119
	D_{Sel}	–0.142	0.059	0.094	0.010		D_{Sel}	–0.055	–0.239	0.019	0.021
	a	0.686	0.706	0.605	0.696		a	0.101	0.112	0.057	0.097
	b	0.314	0.287	0.389	0.304		b	0.469	0.464	0.485	0.418
	c		0.007	0.006			c	0.364	0.367	0.404	0.436
	N	70	290	181	418		d	0.066	0.057	0.054	0.048
SOD	χ^2				8.24**	PGM	N	143	288	167	421
	d.f.				1		χ^2		29.31**		30.48***
	H_{obs}	0.429	0.406	0.503	0.364		d.f.		11		6
	H_{exp}	0.431	0.419	0.482	0.423		H_{obs}	0.553	0.557	0.515	0.522
	D_{Sel}	–0.006	–0.032	0.043	–0.140		H_{exp}	0.634	0.635	0.595	0.566
	a	0.900	0.897	0.925	0.851		D_{Sel}	–0.128	–0.122	–0.135	–0.161
	b	0.100	0.103	0.075	0.149		a	0.410	0.398	0.451	0.470
	N	145	290	181	420		b	0.586	0.590	0.544	0.525
	χ^2						c	0.004	0.012	0.005	0.005
	d.f.						N	145	289	182	411
	H_{obs}	0.172	0.192	0.149	0.250		χ^2		8.04*		
	H_{exp}	0.180	0.185	0.138	0.253		d.f.		3		
	D_{Sel}	–0.042	0.041	0.081	–0.013		H_{obs}	0.469	0.429	0.599	0.528
							H_{exp}	0.488	0.493	0.501	0.503
							D_{Sel}	–0.039	–0.130	0.195	0.049

Примечание: N – число исследованных особей; χ^2 – значение критерия Пирсона в случае генетического неравновесия в локусе (χ^* , χ^{**} , χ^{***} – $P < 0.05$, $P < 0.01$ и $P < 0.001$ соответственно); d.f. – число степеней свободы; H_{obs} – наблюдаемая гетерозиготность; H_{exp} – ожидаемая гетерозиготность; D_{Sel} – коэффициент Силандера.

стью. Гетерогенность между выборками самцов и самок для суммарных выборок за весь период исследований обнаружена также только по локусу EST-D ($\chi^2 = 11.76^*$, d.f. = 3). Редкие гетерозиготы *ac* по этому маркеру присутствуют у 11 самок и только у 3 самцов. Этот факт тоже может быть обусловлен случайностью. Следовательно, взятые для анализа локусы можно считать не сцепленными с полом, поэтому все дальнейшие расчеты про-

водились для суммарных выборок без разделения животных по половой принадлежности.

Оценка соответствия численностей генотипов распределению Харди–Вайнберга. Для локусов LDH-2, PGD, SOD, EST-D, EST-M3 и PGM была проведена оценка соответствия наблюдаемых численностей генотипов ожидаемым по распределению Харди–Вайнберга как в выборках за каждый год, так и для общей совокуп-

ности исследованных экземпляров. Результаты анализа представлены в таблицах 1 и 2. Неравновесие по LDH-2 в 2002 г. вызвано наличием в выборке избытка редких генотипов – 2 *bb* и 2 *bc* при ожидаемых по распределению Харди–Вайнберга 0.44 и 0.72 соответственно. Аналогично в 2003 г. неравновесие по EST-D обусловлено отловом 5 особей с генотипом *bb* (при одной ожидаемой). В том же году отклонение от ожидаемых численностей генотипов в локусе EST-M3 вызвано прежде всего избыточным относительно расчетного количеством гомозигот по редким аллелям *a* и *d* (10 при ожидаемых 3.65 и 3 при одной ожидаемой соответственно, суммарный вклад в значение критерия χ^2 – 15.5 из 29.3). Незначительное, но достоверное несоответствие ожидаемых и наблюдаемых численностей генотипов PGM в выборке 2003 г. имеет иной характер. Основной вклад в значение критерия равномерно вносят отклонения по численностям в выборке носителей генотипов по основным аллелям – *a* и *b*. Число гомозигот *aa* и *bb* несколько больше расчетного, а гетерозигот *ab*, наоборот, меньше. Аналогичная ситуация наблюдалась в локусе PGD в 2005 г. – выявлен избыток гомозигот *bb* при недостатке гетерозигот *ab*. В выборке за этот же год достоверное несоответствие наблюдаемых и ожидаемых численностей генотипов выявлено по EST-M3. Более половины значения критерия дают избыточные по сравнению с расчетным количеством всех классов гомозиготных особей в выборке (вклад в значение критерия χ^2 – > 21 из 30.48). Для суммарной выборки красной полевки за четыре года исследований достоверное неравновесие наблюдается только в локусах эстераз. Причины аналогичны описанным выше для этих маркеров – избыток гомозигот *bb* для EST-D (11.96 из 14.24 значения критерия) и избыток всех классов гомозигот для EST-M3 (53.7 из 71.21).

В локусах LDH-1 и GOT частота основного аллеля > 95 %, с незначительными диапазонами колебаний. Эти маркеры также характеризуются низкой гетерозиготностью. В 2002 г. по локусу GOT выявлена гомозигота по аллелю *b*,

что при низкой частоте этого аллеля привело к неравновесию. Ввиду низкой информативности этих двух маркеров данные по ним в дальнейшем анализе не используются.

Изменения ПАИ в ходе популяционного цикла. Данные ПАИ в локусах LDH-2, PGD, SOD, EST-D и PGM за 2002–2005 гг. приведены в таблице 1. На рисунке представлены относительная численность вида и наблюдаемая гетерозиготность в период исследований. Оценка гетерогенности между выборками за каждый год в период исследований выявила достоверные различия в частотах аллелей по локусам LDH-2, PGD, SOD, EST-D и PGM и в численностях генотипов в маркерах EST-D и PGM (табл. 3). Такие результаты анализа позволяют предположить, что в ходе исследованного популяционного цикла красной полевки происходили генетические изменения.

Выборки каждого сезона были разбиты на возрастные когорты – зимовавших особей (Р – родители) и сеголеток (F – потомки). Генетические характеристики локусов, полиморфных по 95%-му критерию, для выделенных когорт приведены в таблице 4. Размножение красной полевки имеет свои особенности. Зимовавшие самки с июня по сентябрь, как правило, приносят три помета, самки-сеголетки – не более двух (Чернявский, 1984). Участие в размножении сеголеток зависит от плотности популяции. В годы высокой численности доля участвующих в размножении сеголеток снижается, а в годы низкой численности, наоборот, значительно возрастает (Чернявский, Лазуткин, 2004). Возможны скрещивания между зимовавшими и прибылыми зверьками. Также сложно определить происхождение сеголеток, родившихся в августе–сентябре. Эти зверьки могут быть потомками зимовавших полевок, потомством сеголеток первых генераций или иметь смешанное происхождение. Возмущения в расчеты может вносить и неравномерность сбора материала во время полевых работ. Так, в 2002 г. материал собирался с 25 июня по 19 июля и с 24 августа по 5 сентября, в 2003 г. – с 24 июня по 8 августа, в 2004 г. – с 25 июня по 26 июля,

Таблица 2. Значение критерия χ^2 для оценки соответствия наблюдаемых численностей генотипов ожидаемым по распределению Харди–Вайнберга для локусов, полиморфных по 95%-му критерию в совокупной (2002–2005 гг.) выборке красной полевки

Table 2. The χ^2 criterion value for assessing the correspondence of the observed genotype numbers to those expected according to the Hardy–Weinberg distribution for loci polymorphic by the 95 % criterion in the total (2002–2005) sample of the northern red-backed vole

Локус					
LDH-2	PGD	SOD	EST-M3	EST-D	PGM
n.s.	n.s.	n.s.	71.21*** d.f. = 6	14.24** d.f. = 3	n.s.

Примечание: n.s. (not significant) – незначимо; χ^{**} и χ^{***} – $P < 0.01$ и $P < 0.001$ соответственно; d.f. – число степеней свободы.

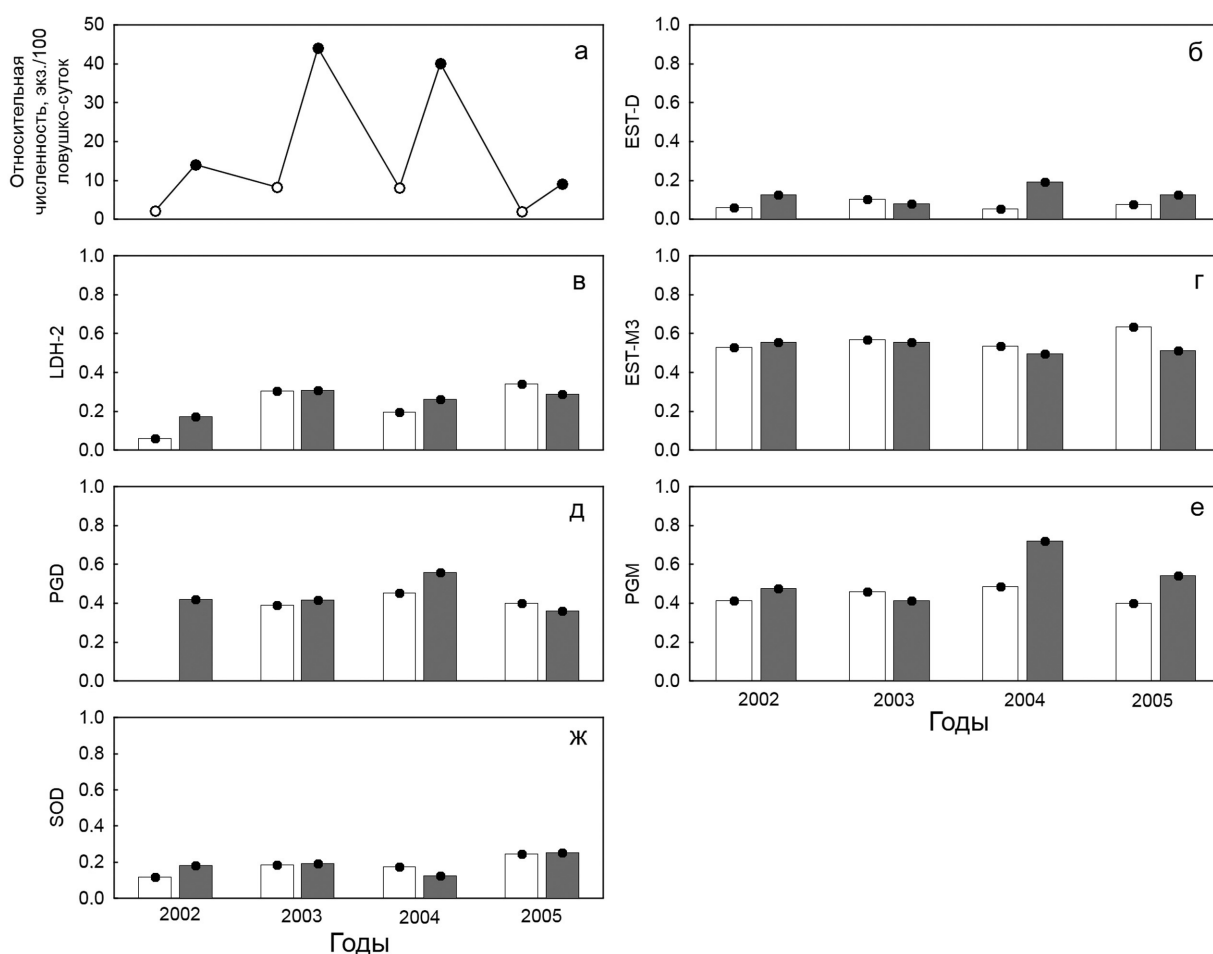


Рисунок. Динамика численности в 2002–2005 гг. (по: Лазуткин и др., 2012) и изменчивость наблюдаемой гетерозиготности в шести маркерах генов у красной полевки: а – численность (светлые символы – июнь, темные символы – сентябрь), б–ж – гетерозиготность (светлые столбцы – перезимовавшие особи, темные столбцы – сеголетки).

Figure. Population dynamics in 2002–2005 (after Lazutkin et al., 2012) and variability of observed heterozygosity in six gene markers in the northern red-backed vole: а – abundance (light symbols – June, dark symbols – September), б–ж – heterozygosity (light columns – wintered individuals, dark columns – young-of-the-year).

Таблица 3. Значения критерия Пирсона χ^2 для оценки межвыборочной гетерогенности по полиморфным локусам красной полевки

Table 3. The Pearson χ^2 criterion Values for assessing intersample heterogeneity for polymorphic loci of the northern red-backed vole

Локус	LDH-2	PGD	SOD	EST-D	EST-M3	PGM
N	d.f. = 15 $\chi^2 = 28.70^*$	d.f. = 12 $\chi^2 = 26.60^{**}$	d.f. = 6 $\chi^2 = 17.65^{**}$	d.f. = 9 $\chi^2 = 18.23^*$	d.f. = 27 $\chi^2 = 522.86^{***}$	d.f. = 12 $\chi^2 = 26.54^{**}$
F	d.f. = 6 $\chi^2 = 12.69^*$	d.f. = 6 $\chi^2 = 18.38^{**}$	d.f. = 3 $\chi^2 = 16.52^{***}$	n.s.	d.f. = 9 $\chi^2 = 17.05^*$	n.s.

Примечание: N и F – расчет по численностям генотипов и частотам аллелей соответственно; d.f. – число степеней свободы; n.s. (not significant) – незначимо; χ^* , χ^{**} , χ^{***} – $P < 0.05$, $P < 0.01$ и $P < 0.001$ соответственно.

а в 2005 г. – с 22 июня по 24 августа. В связи с вышеизложенным, все сеголетки за каждый год рассматривались как одна группа.

В локусе LDH-2 частота основного аллеля *a* колебалась от 82.8 % до 97 %. При этом максимальная частота выявлена в самой малочисленной выборке животных. Это может быть вызвано

случайными причинами. Частоты двух альтернативных аллелей изменялись в относительно больших пределах. Именно с этим была связана наблюдаемая достоверная гетерогенность по частотам аллелей в данном маркере в течение популяционного цикла полевок. Гетерозиготность на протяжении цикла изменялась более чем в три

раза. При этом ее максимальные значения наблюдались в год максимальной численности животных (2003 г.) и при ее спаде (рисунок). Во второй подряд год высокого обилия животных (2004 г.) гетерозиготность, напротив, понизилась. В при-

охотской популяции красной полевки изменения этого параметра носили иной характер – гетерозиготность снижалась в фазе пика и возрастала в период низкой численности, при этом ее общий уровень в этом маркере был выше (Курышев, Чер-

Таблица 4. Параметры аллозимной изменчивости локусов, полиморфных по 95%-му критерию, у зимовавших (P) и прибылых (F) особей красной полевки в 2002–2005 гг.

Table 4. Allozyme variability parameters of loci, polymorphic by the 95 % criterion, in wintered (P) and young-of-the-year (F) individuals of the northern red-backed vole in 2002–2005

Локус	Аллель	Выборки							
		2002P	2002F	2003P	2003F	2004P	2004F	2005P	2005F
LDH-2	a	0.971	0.895	0.847	0.828	0.902	0.869	0.829	0.836
	b	0.029	0.058	0.071	0.109	0.065	0.068	0.037	0.093
	c		0.047	0.082	0.063	0.033	0.063	0.134	0.071
	N	17	128	98	192	92	88	41	376
	H _{obs}	0.059	0.172	0.306	0.307	0.196	0.261	0.341	0.287
	H _{exp}	0.057	0.194	0.271	0.298	0.181	0.236	0.293	0.286
	D _{Sel}	0.030	–0.115	0.130	0.030	0.082	0.109	0.165	0.002
PGD	a		0.688	0.709	0.703	0.634	0.574	0.675	0.696
	b		0.312	0.286	0.289	0.355	0.426	0.325	0.304
	c			0.005	0.008	0.011			
	N	0.500	69	98	192	93	88	40	378
	χ^2	0.500							8.52**
	d.f.	1							1
	H _{obs}		0.420	0.388	0.417	0.452	0.557	0.400	0.360
SOD	H _{exp}		0.429	0.415	0.422	0.472	0.489	0.439	0.423
	D _{Sel}		–0.020	–0.067	–0.013	–0.042	0.138	–0.088	–0.150
	a	0.941	0.895	0.898	0.898	0.913	0.938	0.854	0.851
	b	0.059	0.105	0.102	0.102	0.087	0.062	0.146	0.149
	N	17	128	98	192	92	89	41	379
	H _{obs}	0.118	0.180	0.184	0.193	0.174	0.124	0.244	0.251
	H _{exp}	0.111	0.189	0.183	0.183	0.159	0.116	0.250	0.254
EST-D	D _{Sel}	0.063	–0.048	0.002	0.056	0.095	0.066	–0.024	–0.012
	a	0.971	0.929	0.950	0.935	0.951	0.893	0.962	0.934
	b	0.029	0.051	0.050	0.065	0.049	0.085	0.025	0.061
	c		0.020				0.022	0.013	0.005
	N	17	126	98	192	92	89	40	370
	χ^2				24.64***	15.91***			
	d.f.				1	1			
EST-M3	H _{obs}	0.059	0.127	0.102	0.078	0.054	0.191	0.075	0.127
	H _{exp}	0.057	0.135	0.097	0.122	0.093	0.195	0.073	0.124
	D _{Sel}	0.030	–0.057	0.054	–0.358	–0.416	–0.018	0.030	0.022
	a	0.088	0.103	0.113	0.113	0.057	0.057	0.134	0.094
	b	0.559	0.456	0.469	0.463	0.517	0.449	0.390	0.422
	c	0.324	0.373	0.361	0.366	0.375	0.437	0.427	0.437
	d	0.029	0.068	0.057	0.058	0.051	0.057	0.049	0.047
EST-M3	N	17	126	97	191	88	79	41	380
	χ^2			13.05*	18.98**		18.74**		27.96***
	d.f.			6	6		6		6
	H _{obs}	0.529	0.556	0.567	0.555	0.534	0.494	0.634	0.511
	H _{exp}	0.574	0.637	0.634	0.635	0.586	0.601	0.645	0.620
	D _{Sel}	–0.078	–0.128	–0.105	–0.126	–0.089	–0.178	–0.017	–0.176

Окончание табл. 4

PGM	a	0.794	0.441	0.403	0.395	0.414	0.489	0.450	0.472
	b	0.206	0.555	0.592	0.589	0.586	0.500	0.550	0.523
	c		0.004	0.005	0.016		0.011		0.005
	N	17	128	98	191	93	89	40	371
	χ^2						15.76**		
	d.f.						3		
	H _{obs}	0.412	0.477	0.459	0.414	0.484	0.719	0.400	0.542
	H _{exp}	0.327	0.497	0.487	0.497	0.485	0.511	0.495	0.504
	D _{sel}	0.259	-0.042	-0.058	-0.167	-0.003	0.407	-0.192	0.075

Примечание: N – число исследованных особей; χ^2 – значение критерия Пирсона в случае генетического неравновесия в локусе (χ^* , χ^{**} , χ^{***} – $P < 0.05$, $P < 0.01$ и $P < 0.001$ соответственно); d.f. – число степеней свободы; H_{obs} – наблюдаемая гетерозиготность; H_{exp} – ожидаемая гетерозиготность; D_{sel} – коэффициент Силандера.

нявский, 1988). Коэффициент Силандера в обеих популяциях испытывал незначительные колебания и имел, как правило, положительное значение, т. е. наблюдался незначительный избыток гетерозигот по сравнению с ожидаемым по распределению Харди–Вайнберга. Недостаток гетерозигот в этом маркере отмечался в период роста численности как для колымской (осень 2002 г.), так и для охотоморской (лето 1983 г., осень 1985 г.) популяций красной полевки.

ПАИ локуса PGD также изменялись в ходе популяционного цикла полевки. Между выборками выявлена достоверная гетерогенность по частотам аллелей (данные по единственному зимовавшему зверьку 2002 г. в расчет не брались). Наибольшее влияние на этот результат оказала неравномерность проявления редкого аллеля *c* и существенное увеличение частоты аллеля *b* у сеголеток 2004 г. Для этой когорты также характерна максимальная наблюдаемая гетерозиготность и единственный за весь период наблюдений случай избытка гетерозигот по данному маркеру. Аналогично проходили изменения в этом локусе и в приохотской популяции вида (Курышев, Чернявский, 1988). Разброс значений коэффициента Силандера в этом маркере значителен, существенный недостаток гетерозигот в колымской популяции (достоверный в когорте сеголеток 2005 г.) наблюдался в период спада численности.

Изменения в локусе SOD в обеих популяциях носили сходный характер. Максимальная частота основного аллеля наблюдалась в периоды высокой численности животных. В колымской популяции снижение частоты основного аллеля в год резкого снижения численности (2005 г.) обуславливает наличие достоверной межвыборочной гетерогенности по данному маркеру. При этом достоверных отклонений от равновесия Харди–Вайнберга для данной популяции не выявлено как в совокупной выборке, так и ни в одной из когорт за весь период исследований. Максимальная гетерозиготность наблюдается при спаде численности,

но при этом обнаруживается незначительный недостаток гетерозигот. В период высокой численности выявляется незначительный избыток гетерозиготных генотипов.

Гетерогенность по локусу EST-D наблюдалась как по численностям генотипов, так и по частотам аллелей. Вызвано это носителями аллеля *c*, которые встречаются в некоторых выборках в количествах больше ожидаемых по распределению Харди–Вайнберга, и достоверным избытком гомозигот *bb* в период пика численности. Эти причины могут носить случайный характер. Гетерозиготность в этом маркере изменяется в относительно широких пределах.

EST-M3 – широкоспецифичная эстераза, одна из «нафтоловых» эстераз (выявляется при использовании в качестве субстрата α -нафтилацетата), которую удалось типировать и выделить среди эстеразных активностей у красной полевки. В приохотской популяции локус не исследован. Маркер примечателен наличием четырех аллелей, два из которых (*b* и *c*) имеют высокие и сопоставимые частоты, и высоким уровнем полиморфизма. Генетическое неравновесие в данном маркере выявлено как в отдельных выборках, так и в общей совокупности животных. Во всех случаях это вызвано избыточным количеством гомозиготных особей. Наибольший вклад в значение критерия Пирсона вносит наличие особей с редкими генотипами *aa* и *dd*. Достоверный избыток гомозигот выявлен у сеголеток 2003–2005 гг. и в совокупной выборке. Наблюдаемая гетерозиготность колебалась на уровне 55 %, снижение до 49.4 % наблюдалось к концу пика (сеголетки 2004 г.) и имела максимальное значение в год спада численности (зимовавшие 2005 г.) – 63.4 %. Высокий полиморфизм, неравновесие в некоторых выборках по данному маркеру и межвыборочная гетерогенность в этом локусе могут быть обусловлены ослабленным действием отбора на этот фермент.

Локус PGM в популяции красной полевки из Северного Приохотья не был исследован (Куры-

шев, Курышева, 1991б). В большинстве изученных позднее охотоморских выборок этот маркер был полиморфен (Примаков, Засыпкин, 2010; Дубинин, Примаков, 2014; Примаков, 2018). Для буюндинской выборки в данном локусе выявлен высокий уровень полиморфизма. Наблюдаемая гетерозиготность колеблется в очень широких пределах. Ожидаемая величина этого параметра для большинства когорт составляла около 50 %, т. к. два основных аллеля присутствуют в популяции с сопоставимыми частотами. По ПАИ выделяется выборка зимовавших полевок за 2002 г. Отклонение, возможно, вызвано малыми размерами выборки. В локусе выявлена достоверная межвыборочная гетерогенность как по частотам аллелей, так и по численностям генотипов. При этом наибольший вклад в значение критерия Пирсона при расчете различий по частотам аллелей дает именно выборка зимовавших особей 2002 г. Достоверная гетерогенность по численностям генотипов обусловлена резким отличием генотипического состава выборок зимовавших полевок 2002 г. и сеголеток 2004 г. Если в 2002 г. отсутствие в выборке зимовавших зверьков генотипов *bb* можно объяснить случайностью, то в 2004 г. в когорте сеголеток выявлен достоверный избыток гетерозигот.

Различия в частотах аллелей между когортами могут возникать как из-за особенностей размножения, так и выживаемости животных. Этому, например, может способствовать элиминация носителей некоторых генотипов в зимний период, приспособленность которых к суровым условиям колымской зимы может быть понижена. Для выявления возможного влияния этих факторов на изменения ПАИ в локусах, полиморфных по 95 % критерию, была проведена оценка гетерогенности между зимовавшими особями и сеголетками в каждом году. Сравнивались также данные когорт сеголеток и зимовавших зверьков следующего года.

Выборки зимовавших и их потомков в 2005 г. достоверно различались по частотам аллелей *b* и *c* в локусе LDH-2 ($\chi^2 = 6.61^*$, d.f. = 2). На такой результат могли повлиять случайные причины. Размеры этих выборок различаются на порядок, у зимовавших зверьков не встречены гомозиготные генотипы *bb* и гетерозиготы *bc*. Относительно большое количество таких гетерозигот у сеголеток, возможно, вызвано присутствием в их выборке представителей выводков с одинаковой генетической конституцией по данному маркеру.

В локусе PGD достоверных различий при данном анализе не выявлено, что можно рассматривать как свидетельство плавных изменений ПАИ в ходе цикла.

Достоверные изменения частот аллелей в локусе SOD происходили в зимние периоды

2002/2003 гг. ($\chi^2 = 4.38^*$, d.f. = 1) и 2004/2005 гг. ($\chi^2 = 4.98^*$, d.f. = 1). При этом если в первом случае частота аллеля *b* снизилась вдвое, то во втором – более чем вдвое увеличилась. В сравниваемых выборках распределение численностей генотипов практически идеально соответствовало распределению Харди–Вайнберга. Эти зимние сезоны различались между собой. В зиму 2002/2003 гг. среднемесячная температура и уровень снежного покрова были выше, чем в 2004/2005 гг. (Лазуткин и др., 2012). Фермент SOD является компонентом защиты организма от активных форм кислорода (супероксид радикала). Возможно, аллель *b* имеет какие-то селективные преимущества в суровых зимних условиях.

Гетерогенность между выборками 2004 г. по локусу EST-D (для численностей генотипов $\chi^2 = 9.10^*$, d.f. = 3, для частот аллелей $\chi^2 = 6.61^*$, d.f. = 2), скорее всего, вызвана случайными причинами – у сеголеток встречено 4 особи с генотипом *ac*.

В локусе EST-M3 гетерогенности между сравниваемыми когортами не выявлено.

Достоверные различия (для численностей генотипов $\chi^2 = 14.65^{**}$, d.f. = 3, для частот аллелей $\chi^2 = 14.97^{***}$, d.f. = 2) между когортами в 2002 г. по локусу PGM проявились по уже отмеченной причине – малочисленной группе зимовавших зверьков со смещенной генотипической структурой, что можно объяснить случайностью. Достоверные различия в численностях генотипов, произошедшие в этом маркере в 2004 г. ($\chi^2 = 13.21^*$, d.f. = 4) и в зиму 2004/2005 гг. ($\chi^2 = 12.54^*$, d.f. = 1), вызваны существенным ростом гетерозиготности у сеголеток 2004 г. и резким снижением гетерозиготности в популяции, произошедшим в период зимовки. Рост этого показателя по данному маркеру пришелся на период пика численности красной полевки (2003–2004 гг.), а снижение числа гетерозигот – на одну из самых суровых зим за весь период наблюдения за популяцией. Первый феномен можно объяснить как результат скрещивания расселяющихся в период пика зверьков из разных семейных групп, в которых преобладал тот или иной аллель по данному локусу. Снижение доли гетерозигот последующей зимой можно объяснить их пониженной приспособленностью к суровым зимним условиям – выживаемость полевок в этот сезон была очень низкой (Лазуткин и др., 2012).

Колебания средней наблюдаемой гетерозиготности буюндинской популяции красной полевки имеют совершенно иной, нежели в Северном Приохотье, характер. Этот показатель в колымской популяции более стабилен в ходе цикла. С 2001 по 2005 гг. средняя наблюдаемая гетерозиготность, рассчитанная по восьми локусам, сохраняет значение порядка 0.25. Совершенно ина-

че этот показатель изменялся в течение цикла в приохотской популяции вида. Его колебания от 0.15 до 0.25, рассчитанные на основании данных о девяти маркерах, проявляли зависимость от численности популяции, несмотря на учет информации о пяти слабополиморфных локусах (Курышев, Чернявский, 1988). В буюндинской популяции, при учете двух локусов со слабым полиморфизмом, такой тенденции не прослеживалось. Причиной этих различий, помимо ограниченного спектра маркеров, вполне может быть разница в условиях обитания сравниваемых популяций красной полевки. Более суровые условия Колымского региона обуславливают более жесткое действие отбора и могут служить причиной поддержания из года в год в популяции *Cl. rutilus* некоего оптимального уровня изменчивости, что и выявляется при рассмотрении колебаний средней наблюдаемой гетерозиготности в этом сообществе.

Общие замечания. Рассматривая выявленные колебания некоторых ПАИ исследованных маркеров генов, можно предположить, что они связаны определенным образом с численностью животных. Однако необходимо отметить несколько особенностей исследованного вида. Наличие семейных групп у красной полевки и территориальность, присущая объединенным родственными связями особям, может сказываться на генетических параметрах исследуемой выборки. Изменение степени инбридинга в зависимости от плотности популяции животных, проявления эффекта Валунда – увеличение доли каждой из гомозигот в популяции, подразделенной на семейные группы (Ли, 1978), случайный отлов одного или нескольких выводков, обладающих редкими генотипами по тому или иному локусу, могут существенно исказить общую картину аллозимной изменчивости исследуемой популяции. В настоящем исследовании обнаружено, что при размахе колебаний численности буюндинской красной полевки в 5.5 крат (Лазуткин и др., 2012) максимальная величина изменения частоты аллеля между выборками (2003 и 2004 гг., локус PGD) была равна всего 10 %. Резкое же повышение гетерозиготности (в этом же локусе) вполне находит объяснение как результат повышения степени панмиксии в популяции после массового появления, расселения и последующего вступления в репродукцию молодняка, произошедшего из демонов, где частоты тех или иных аллелей были повышены в результате близкородственных скрещиваний.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Определено, что в ходе популяционного цикла в сообществе красной полевки верховьев Колымы в некоторых из восьми исследованных аллозимных локусов происходят изменения ПАИ. Частоты аллелей и гетерозиготность ряда марке-

ров меняются достаточно существенно. Повышение гетерозиготности почти во всех высокополиморфных локусах наступает в год пика численности или сразу после него. В некоторых случаях изменения ПАИ могут быть вызваны случайными факторами. Изменения в нескольких исследованных локусах для колымской и приохотской популяций *Cl. rutilus* имеют общий характер и, скорее всего, являются следствием флуктуаций численности вида, а не их причиной. Наблюдаемая гетерозиготность для маркеров LDH-2, PGD, SOD и PGM может служить индикатором высокой численности популяции – в период пика и сразу после него этот параметр имеет максимальные значения. Возможно, некоторые изученные маркеры содержат аллели, дающие селективное преимущество их носителям при неблагоприятных погодноклиматических условиях. С этим, например, могли быть связаны изменения ПАИ локусов PGM и SOD, произошедшие в популяции зимой 2004/2005 гг.

Полученные в ходе работы результаты нельзя считать полным подтверждением гипотезы Читти, но они и не опровергают ее. Для дальнейшей проверки генетико-поведенческой гипотезы регуляции циклов у мелких млекопитающих, возможно, необходимы предварительные исследования тех генов, от которых зависят такие популяционно-демографические параметры, как успех размножения, интенсивность участия в репродукции сеголеток, выживаемость молодняка и т. д. Такими, например, могут быть гены, ответственные за синтез половых гормонов или гормонов гипоталамо-гипофизарной системы. Это могут быть как структурные гены, так и регуляторные, которые выявить методами биохимической генетики невозможно. Наиболее предпочтительно применение методов молекулярной генетики, которые в настоящее время получили широкое развитие.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность А. Н. Лазуткину и А. В. Ямборко (ИБПС ДВО РАН), принимавшим участие в сборе материала.

Исследование выполнено в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации по проекту «Наземные и морские млекопитающие Северо-Восточной Азии: сообщества, изменчивость, четвертичная история» (тема № 123032000021-4).

ЛИТЕРАТУРА

- Башенина Н. В. Пути адаптаций мышевидных грызунов. Москва: Наука, 1977. 354 с.
 Докучаев Н. Е. Экология бурозубок Северо-Восточной Азии. Москва: Наука, 1990. 160 с.
 Дубинин Е. А., Примак А. А. Состояние изолированной популяции красной полевки *Clethrionomys rutilus* (Cricetidae, Rodentia) полуострова Стариц-

кого // Вестник Северо-Восточного государственного университета. 2014. Вып. 22. С. 28–35.

Киселев С. В. Динамика численности и структура сообщества бурозубок в окрестностях г. Магадан (северное побережье Охотского моря) // Сибирский экологический журнал. 2019. № 5. С. 564–574. DOI: 10.15372/SEJ20190506.

Киселев С. В., Ямборко А. В. Динамика численности средней (*Sorex caecutiens*) и равнозубой (*Sorex isodon*) бурозубок в бассейне Верхней Колымы // Зоологический журнал. 2014. Т. 93. № 9. С. 1106–1116. DOI: 10.7868/S0044513414090086.

Курышев С. В., Курышева Л. П. Оксидоредуктазы красной и красно-серой полевки // Генетика. 1991а. Т. 27. № 1. С. 99–105.

Курышев С. В., Курышева Л. П. Ферментные белки различных классов красной и красно-серой полевки // Генетика. 1991б. Т. 27. № 3. С. 480–486.

Курышев С. В., Чернявский Ф. Б. Изменчивость генетической структуры флуктуирующих популяций лесных полевки (*Clethrionomys*, *Rodentia*, *Criceidae*) // Зоологический журнал. 1988. Т. 67. Вып. 2. С. 215–222.

Лазуткин А. Н. Динамика численности лесных полевки и регулирующие ее факторы на Кавачеломджинском участке заповедника «Магаданский» в 1980–2010 годах // Научные исследования в заповеднике «Магаданский». Москва: Научное обозрение, 2015. С. 173–181.

Лазуткин А. Н. Динамика численности лесных полевки (р. *Clethrionomys*) в Северном Приохотье и определяющие ее факторы // Материалы Дальневосточной региональной конференции, посвященной памяти А. П. Васильковского. Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2006. С. 366–369.

Лазуткин А. Н., Ямборко А. В., Киселев С. В. Популяционная динамика лесных полевки (р. *Clethrionomys*) верховьев Колымы (р. Буянда) // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2012. № 4. С. 66–74.

Ли Ч. Введение в популяционную генетику. Москва: Мир, 1978. 560 с.

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. 2013. Т. 17. № 3. С. 444–451.

Примак А. А. Генетические особенности красной полевки *Myodes rutilus* Pallas, 1779 п-ова Кони (Северное Приохотье) // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2018. № 1. С. 113–122.

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.

Чернявский Ф. Б., Лазуткин А. Н. Циклы леммингов и полевки на Севере. Магадан: ИБПС ДВО РАН, 2004. 150 с.

Чернявский Ф. Б., Лазуткин А. Н., Ямборко А. В. Динамика и демография популяций лесных полевки (р. *Clethrionomys*) в таежной зоне правобережья Колымы // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2007. № 2. С. 107–111.

Чернявский Ф. Б., Ткачев А. В. Популяционные циклы леммингов в Арктике: Экологические и эндокринные аспекты. Москва: Наука, 1982. 164 с.

Chitty D. Animal numbers and behavior // Fish and Wildlife. 1964. Vol. 30. P. 35–49.

Chitty D. Population processes in the vole and their relevance to general theory // Canadian journal of zoology. 1960. Vol. 38. No. 1. P. 99–113.

Chitty D. Self-regulation of number through changes in viability // Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. 1958. Vol. 22. P. 277–280.

Primak A. A., Zasyupkin M. Yu., Lazutkin A. N. The effects of a rare allele of Es-D locus carriers, belonging to the same family group on the intersampling heterogeneity in redbacked vole *Clethrionomys rutilus* Pallas, 1779 // Modern achievements in population, evolutionary and ecological genetics (MAPEEG-2007). Vladivostok and Vostok MBS. 2007. P. 27.

Поступила в редакцию 16.12.2024.

Поступила после доработки 25.02.2025.

DYNAMICS OF ALLOZYME VARIABILITY PARAMETERS IN THE FLUCTUATING POPULATION OF THE NORTHERN RED-BACKED VOLE (*CLETHRIONOMYS RUTILUS* PALLAS, 1779) IN THE KOLYMA RIVER UPPER REACHES

A. A. Primak, S. V. Kiselev

Institute of Biological Problems of the North, FEB RAS, Magadan

The state of eight allozyme loci of the northern red-backed vole was analyzed during the entire population cycle (2002–2005). In six gene markers, polymorphic by the 95 % criterion, significant fluctuations in the allozyme variability parameters were revealed during the study period. Some of them were similar to the changes described earlier for the Priokhotye population of the species, while

others were different. Some of the parameters under consideration may depend on the population density or result from random factors. Some loci may be strongly affected by strong selection in the harsh climatic conditions of the research area.

Key words: Kolyma River upper reaches, northern red-backed vole, *Clethrionomys rutilus*, population fluctuations, allozyme variability.

REFERENCES

- Bashenina, N. V., 1977. Ways of Mouse-Like Rodents Adaptation. Moscow, Nauka [In Russian].
- Chernyavsky, F. B., Lazutkin, A. N., 2004. Lemming and Vole Cycles in the North. Magadan, IBPN FEB RAS [In Russian].
- Chernyavsky, F. B., Lazutkin, A. N., Yamborko, A. V., 2007. Dynamics and Demography of Red-Backed Vole Populations (Genus *Clethrionomys*) in the Taiga Zone on the Right Bank of the Kolyma, *Bulletin NESC FEB RAS*. 2, 107–111 [In Russian].
- Chernyavsky, F. B., Tkachyov, A. V., 1982. Lemming Population Cycles in the Arctic: Ecological and Endocrine Aspects. Moscow, Nauka [In Russian].
- Chitty, D., 1964. Animal Numbers and Behavior, *Fish and Wildlife*. 30, 35–49.
- Chitty, D., 1960. Population Processes in the Vole and Their Relevance to General Theory, *Canadian Journal of Zoology*. 38 (1), 99–113.
- Chitty, D., 1958. Self-Regulation of Number through Changes in Viability, *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*. 22, 277–280.
- Dokuchaev, N. E., 1990. Ecology of Shrews in North-east Asia. Moscow, Nauka [In Russian].
- Dubinina, E. A., Primak, A. A., 2014. State of the Staritsky Peninsula Isolated Population of the Red-Backed Vole *Clethrionomys rutilus* (Cricetidae, Rodentia), *Bulletin of North-Eastern State University*. 22, 28–35 [In Russian].
- Kiselev, S. V., 2019. Dynamics of Shrews Number and Community Structure in the Surroundings of Magadan (Northern Coast of the Sea of Okhotsk), *Contemporary Problems of Ecology*. 12 (5), 464–472. DOI: 10.1134/S1995425519050068.
- Kiselev, S. V., Yamborko, A. V., 2014. Population Dynamics of the Laxmann's Shrew (*Sorex caecutiens*) and the Even-Toothed Shrew (*Sorex isodon*) in the Upper Kolyma River Basin, *Zoologichesky Zhurnal*. 93 (9), 1106–1116. DOI: 10.7868/S0044513414090086 [In Russian].
- Kuryshchev, S. V., Chernyavsky, F. B., 1988. Genetic Structure Variability in Fluctuating Populations of Red-Backed Voles of the Genus *Clethrionomys*, *Zoologichesky Zhurnal*. 67 (2), 215–222 [In Russian].
- Kuryshchev, S. V., Kuryshcheva, L. P., 1991. Oxidoreductases in the Northern Red-Backed and the Gray-Sided Voles, *Russian Journal of Genetics*. 27 (1), 99–105 [In Russian].
- Kuryshchev, S. V., Kuryshcheva, L. P., 1991. Enzyme Proteins of Different Classes of Northern Red-Backed and Gray-Sided Voles, *Russian Journal of Genetics*. 27 (3), 480–486 [In Russian].
- Lazutkin, A. N., 2015. Dynamics of the Number of Red-Backed Voles and the Factors Regulating It in the Kava-Chelomdzha Section of the Magadansky Nature Reserve in 1980–2010, *Scientific Research in the Magadansky Nature Reserve*. Moscow, 173–181 [In Russian].
- Lazutkin, A. N., 2006. Dynamics of the Population of Red-Backed Voles (Genus *Clethrionomys*) in Northern Priokhotye and the Factors Determining It, *Proceedings of the Far East Regional Conference Dedicated to the Memory of A. P. Vaskovsky*. Magadan, NESC FEB RAS, 366–369 [In Russian].
- Lazutkin, A. N., Yamborko, A. V., Kiselev, S. V., 2012. Population Dynamics of Red-Backed Voles (Genus *Clethrionomys*) of the Upper Reaches of the Kolyma (Buyunda River), *Bulletin NESC FEB RAS*. 4, 66–74 [In Russian].
- Li, Ching Chun, 1978. First Course in Population Genetics. Moscow, Mir [In Russian].
- Primak, A. A., 2018. Genetic Characteristics of the Red-Backed Vole *Myodes rutilus* Pallas, 1779 in the Koni Peninsula (Northern Priokhotye), *Bulletin NESC FEB RAS*. 1, 113–122 [In Russian].
- Primak, A. A., Zasyupkin, M. Yu., 2011. Allozyme Variability and Genetic Heterogeneity in the Red-Backed Vole *Clethrionomys rutilus* Pallas, 1779 on Some Islands in the Northern Part of the Sea of Okhotsk, *Bulletin NESC FEB RAS*. 2, 100–105 [In Russian].
- Primak, A. A., Zasyupkin, M. Yu., Lazutkin, A. N., 2007. The Effects of a Rare Allele of Es-D Locus Carriers, Belonging to the Same Family Group on the Intersampling Heterogeneity in Red-Backed Vole *Clethrionomys rutilus* Pallas, 1779, *Modern Achievements in Population, Evolutionary and Ecological Genetics (MAPEEG-2007)*. Vladivostok and Vostok MBS, 27.