

Распространение и параметры генетического полиморфизма красной (*Clethrionomys rutilus*) и рыжей (*Clethrionomys glareolus*) полевок в Западной Сибири

О. Н. ЖИГИЛЕВА, Е. В. ГОРБАЧЕВА

Тюменский государственный университет
625003, Тюмень, ул. Семакова, 10
E-mail: zhigileva@mail.ru

Статья поступила 13.05.2016

Принята к печати 16.06.2016

АННОТАЦИЯ

Представлены данные о генетической изменчивости красной и рыжей полевок при совместном обитании в западной части Западной Сибири. Два вида полевок имеют сопоставимые, достаточно высокие показатели варибельности межмикросателлитных последовательностей ДНК. Доля полиморфных ДНК-маркеров составила 95–98 %, показатель генетического разнообразия Нея – 0,33–0,35. У полевки полиморфно 47–58 % аллозимных локусов, средняя гетерозиготность на локус у красной полевки равна 0,058, у рыжей – 0,054. Межпопуляционная дифференциация у красной полевки выражена слабее ($F_{ST} = 0,293$) по сравнению с рыжей полевкой ($F_{ST} = 0,475$). Методом ПЦР-типирования фрагмента гена цитохрома *b* мтДНК в четырех популяциях выявлялись особи гибридной линии рыжих полевков, имеющие митохондриальный гаплотип красной полевки. Граница распространения гибридной линии рыжих полевков проходит северо-восточнее, чем показано в более ранних работах. Доля гибридных особей в разных районах варьировала от 2 до 34 %. Показатели генетической изменчивости гибридной линии рыжих полевков ниже, чем у родительских видов.

Ключевые слова: *Clethrionomys*, *Myodes*, красная полевка, рыжая полевка, симпатрия, гибриды, мтДНК, генетическая изменчивость.

Красная полевка *Clethrionomys (Myodes) rutilus* Pallas, 1779 и европейская рыжая полевка *Clethrionomys (Myodes) glareolus* Schreber, 1780 как виды сформировались в плейстоценовую эпоху. В дальнейшем циклическое колебание потеплений и похолоданий, сопровождающееся изменением границ лесных сообществ, с которыми ассоциировано распространение этих типично лесных видов, привело к формированию их современных ареалов. Сегодня существует обширная террито-

рия, где ареалы красной и рыжей полевков перекрываются. В Западной Сибири попадают особи с промежуточными значениями морфологических признаков [Соктин, 2009]. Возможность легкой гибридизации красной и рыжей полевков доказана в лабораторных условиях. Она более успешна между самками красных и самцами рыжих полевков [Осипова, Соктин, 2006, 2008]. В возвратных скрещиваниях с рыжими полевками гибриды вполне плодовиты. Гибридизация в естествен-

ных условиях – относительно редкое явление, происходящее при дефиците конспецифичных половых партнеров при депрессии численности одного из видов [Абрамсон и др., 2009a]. События недавней гибридизации могут устанавливаться по наличию в геноме изучаемого вида конспецифичных аллелей ядерных маркеров ДНК [Мельникова, 2014; Модоров, 2014].

В Европе описана особая линия рыжей полевки, имеющая митохондриальный гаплотип красной полевки [Tegelström, 1987]. Установлено, что она имеет широкое распространение и на территории России, особенно в северо-западных регионах [Потапов и др., 2007; Абрамсон и др., 2009б]. Молекулярно-генетическими методами доказано, что эта линия – следствие древней интрогрессивной гибридизации, происходившей в рефугиумах ледникового периода, она обладает пониженным генетическим разнообразием вследствие многократного прохождения горлышка бутылки и характеризуется быстрым расселением на обширные территории из одного центра [Абрамсон и др., 2009б]. Противоположная линия – красные полевки с митохондриальным гаплотипом рыжих – не описана, что свидетельствует об асимметричном характере интрогрессии митохондриального генома. В то же время в другой паре видов со сходной эволюционной историей – соболя и лесной куницы – в Западной Сибири выявлена симметричная интрогрессивная гибридизация [Жигилева и др., 2014].

Цель данной работы – изучение распространения и параметров генетического полиморфизма рыжей полевки при ее совместном обитании с красной полевкой в западной части Западной Сибири.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Полевки отловлены в период 1997–2015 гг. в 20 районах (табл. 1). Отлов грызунов проводился ловушками Геро. Всего отловлено 1054 особи полевок рода *Clethrionomys*, в том числе 706 особей красной полевки *Clethrionomys (Myodes) rutilus* Pallas, 1779, 332 – европейской рыжей полевки *C. (M.) glareolus* Schreber, 1780 и 16 – красно-серой полевки *C. (M.) rufocanus* Sundevall, 1846.

Генетическую изменчивость красной и рыжей полевок изучали двумя методами – аллозимного анализа и методом мультилокусных ДНК-маркеров, основанном на полиморфизме длин межмикросателлитных участков ДНК – ISSR-PCR (Inter Simple Sequence Repeat Polymerase Chain Reaction) [Zietjiewicz et al., 1994]. Объем выборки для аллозимного анализа составил 779 особей из 10 районов (см. табл. 1). Методом ISSR-PCR изучено 206 особей, в том числе 131 – рыжих и 75 – красных полевок.

Для выявления линии рыжих полевок с митохондриальным гаплотипом красных использовали методику ПЦР-типирования, основанную на различиях последовательностей гена цитохрома *b* двух изучаемых видов [Абрамсон и др., 2009б]. Генотипировали полевок, отловленных в летние полевые сезоны 2007, 2009, 2014 и 2015 гг. в четырех районах исследования: вблизи г. Ханты-Мансийска, Уватском, Нижнетавдинском и Ишимском р-нах Тюменской обл. Самая северная точка отлова расположена в подзоне средней тайги. Здесь отлов полевок проводился в окрестностях полигона по утилизации продуктов нефтедобычи. Вторая точка отлова находилась в подзоне южной тайги. Полевок отлавливали в смешанном лесу в окрестностях с. Демьянское. Третье место отлова – территория вблизи биостанции ТюмГУ “Озеро Кучак” в подтаежной подзоне. Самая южная точка отлова находилась в подзоне северной лесостепи, где полевок отлавливали в березово-осиновых колках в окрестностях с. Десятово. Объемы выборок в разных местах отлова составили 107, 26, 32 и 41 особь соответственно.

Тотальную ДНК экстрагировали из мышечной ткани, фиксированной в 70%-м этаноле, методом щелочного лизиса [Bender et al., 1983]. Для ISSR-PCR применяли пять видов праймеров: $(AG)_8C$ (P1), $(GT)_8C$ (P5), $(AC)_8T$ (P6), $(TC)_8C$ (P7) и $(TG)_8A$ (P8). Реакционная смесь для амплификации объемом 25 мкл содержала ПЦР буфер (0,01 М *tris*-HCl, 0,05 М KCl, 0,1 % тритон X-100), 4 mM MgCl₂, 0,2 mM каждого из dNTPs, 1 мкл раствора тотальной ДНК, 2,5 mM праймера и 0,2 ед./мкл *Tag*-полимеразы (“Fermentas”). ПЦР проводили в следующем режиме: начальная денатурация при 94 °C – 7 мин; затем в течение 40 циклов: 94 °C – 30 с, 52 °C

Места сбора и количество исследованного материала

Номер	Место отлова (район, координаты)	Год	n	Количество образцов	
				Аллозимы	ПЦР
1	Октябрьский (Ханты-Мансийский автономный округ (ХМАО) 62°35', 66°10')	2005	22	–	–
2	Советский (ХМАО 61°37', 63°13')	2004	29	–	–
3	Нефтеюганский (ХМАО 60°27', 71°24')	2005	15	–	–
4	г. Ханты-Мансийск (ХМАО 61°0', 69°0')	2009	107	107	107
5	Кондинский (ХМАО 60°22', 65°49')	2005	4	–	–
6	Тобольский (58°26', 67°18')	2003	11	–	–
7	Оз. Кучак (Нижнетавдинский р-н Тюменской обл. 57°20', 66°3')	1997–2007	350	291	32
8	г. Тюмень (57°14', 65°26')	1998–2015	63	46	–
9	г. Талица (Свердловской обл. 57°0', 63°43')	2007	45	–	–
10	Ярковский (Тюменской обл. 57°24', 67°4')	2003	9	–	–
11	Викуловский (Тюменской обл. 56°59', 70°39')	2004	25	–	–
12	дер. Синицыно (Ишимский р-н Тюменской обл. 56°0', 69°33')	1998–1999	77	69	–
13	г. Ишим (Тюменской обл. 56°6', 69°27')	1998–2002, 2014–2015	95	93	41
14	Заказник Рафаиловский (Исетский р-н Тюменской обл. 56°26', 65°14')	2004–2005	56	53	–
15	Заводоуковский (Тюменской обл. 56°30', 66°33')	2007	18	–	–
16	Бердюжский (Тюменской обл. 55°51', 68°26')	2004	3	–	–
17	Омутинский (Тюменской обл. 56°16', 67°40')	1998–1999	62	57	–
18	Сладковский (Тюменской обл. 55°34', 70°10')	2002, 2010–2012	35	35	–
19	Шатровский (Курганской обл. 56°31', 64°37')	2011	2	2	–
20	Уватский (Тюменской обл. 59°38', 69°7')	2015	26	26	26
	Всего		1054	779	206

(или 56 °С, в зависимости от праймера) – 45 с, 72 °С – 2 мин; терминальная элонгация при 72 °С – 7 мин. ISSR-PCR-фрагменты разделяли в 2%-м агарозном геле. Для определения длин фрагментов использовали маркер молекулярных масс ДНК 100 bp (“Fermentas”). Гели документировали с помощью системы VersaDoc (Bio-Rad). По электрофореграммам составляли бинарные матрицы, где присутствие полосы обозначалось “1” и рассматривалось как доминантный аллель, отсутствие – “0” – рецессивный, нулевой аллель.

Для аллозимного анализа использовали образцы мышечной ткани, которые хранились в замороженном состоянии при – 20 °С. Белки экстрагировали с использованием *трис*-НСI буфера (рН 8,0). Для разделения белков использовали метод вертикального

электрофореза в 7,5%-м полиакриламидном геле [Маурер, 1971]. Гистохимическое выявление белков проводили в соответствии с рекомендациями [Корочкин и др., 1977; Richardson, 1986]. Изучено шесть ферментных систем: малатдегидрогеназа (MDH 1.1.1.37), лактатдегидрогеназа (LDH 1.1.1.27), супероксиддисмутаза (SOD 1.15.1.1), аспаратаминотрансфераза (ААТ 2.6.1.1), неспецифические эстеразы (EST 3.1.1.1, 3.1.1.2) и система миогенов.

По результатам электрофоретических исследований с использованием программы Porgen [Yeh et al., 1999] рассчитывали долю полиморфных локусов (P_{95}), среднюю наблюдаемую (H_o) и ожидаемую (H_e) гетерозиготность, генетическое разнообразие Нея (h), наблюдаемое (n_a) и эффективное число аллелей (n_e), индексы генетического сходства (I_N) и

генетические дистанции Нея (D_N), межпопуляционную составляющую генетической изменчивости (F_{ST} , G_{ST}), поток генов (N_m). Дендрограммы строили методом UPGMA на основании индексов Нея [1972] по частотам аллелей всех изученных локусов, включая мноморфные.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В 15 из 20 исследованных районов по численности преобладала красная полевка. В подтаежной подзоне она встречалась совместно с рыжей полевкой в соотношении, близком к 1 : 1, в наиболее юго-восточных и нескольких таежных районах последний вид не выявлен (рис. 1).

В окрестностях г. Ханты-Мансийск и в Уватском р-не по численности доминировала рыжая полевка. Преобладание ее по численности в северных районах исследования противоречит представлениям о том, что она – более “южный” вид по сравнению с красной. Отличия в соотношении видов полевок обуславливаются разницей условий обитания популяций. Рыжая полевка – полусинантропный вид, толерантный к антропогенному преобразованию среды, красная полевка – “дикий” лесной вид, не тяготеющий в

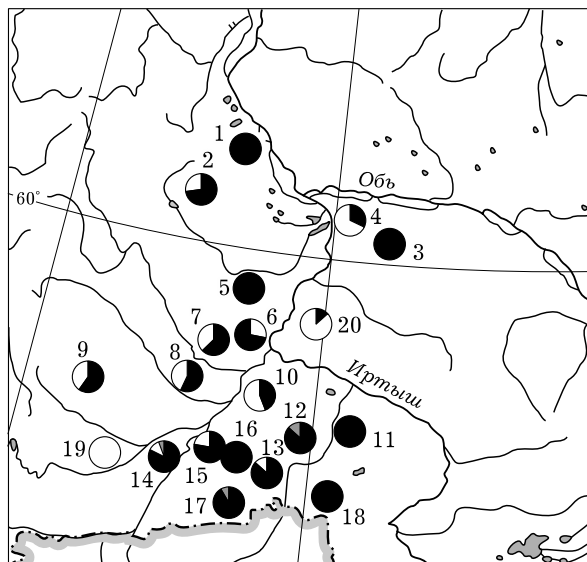


Рис. 1. Соотношение видов полевок в разных районах, %. Черным цветом показана красная полевка, белым – рыжая, серым – красно-серая полевка. Номера соответствуют названиям мест отлова в табл. 1

своем распространении к поселениям человека. Это объясняет господство рыжих полевок в районе промышленного полигона. По-видимому, антропогенное преобразование среды наряду с потеплением климата способствуют успешному распространению рыжей полевки в более северные экосистемы Западной Сибири.

В Западной Сибири также встречается красно-серая полевка. Однако этот вид малочислен и имеет ограниченное распространение. За длительный период времени (1997–2015 гг.) в уловах встречено только 16 особей, как правило, в окрестностях особо охраняемых природных территорий – заказника “Рафайловский” и памятника природы “Синицынский бор”. Все места находок этого вида находятся в подзоне северной лесостепи.

В результате проведенного ПЦР-типирования в четырех районах выявлены особи гибридной линии рыжих полевок, имеющих митохондриальный гаплотип красных (рис. 2). Доля гибридных особей оказалась различной и варьировала от 2 до 34 % (рис. 3). На полигоне преобладали негибридные рыжие полевики (66,7 %). Частота рыжих полевок с митотипом красных незначительна – 2,9 %. В Уватском р-не при такой же высокой доле рыжих полевок (73,1 %), встречаемость гибридных особей составила более 11,5 %. В ок-

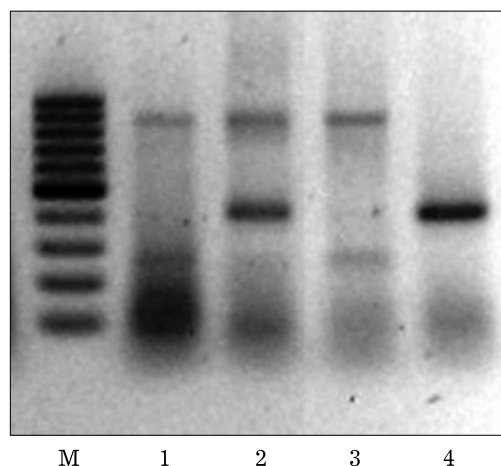


Рис. 2. Электрофореграмма продуктов ПЦР гена цитохрома *b* мтДНК лесных полевок: М – маркер молекулярных масс 100bp, 1, 3 – рыжие полевики, имеющие нормальный митотип, 2, 4 – рыжие полевики, имеющие митотип красных полевок. 2%-й агарозный гель, окраска этидиум бромидом, негатив

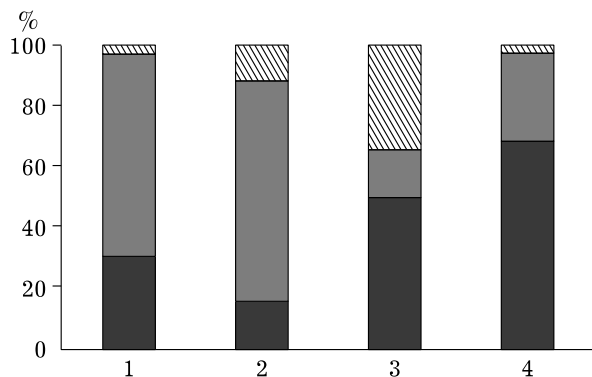


Рис. 3. Соотношение красной, рыжей полевки и их гибридов в разных районах, %: 1 – г. Ханты-Мансийск, 2 – Уватский, 3 – Нижнетавдинский, 4 – Ишимский р-ны Тюменской обл. Черным цветом показана красная полевка, серым – рыжая, штриховкой – рыжая полевка с мтДНК красной полевки

рестностях биостанции среди рыжих полевки высока доля гибридов, имеющих митотип красной полевки (34,4 %). Их доля с нормальным митотипом – 15,6 %. В Ишимском р-не частота встречаемости рыжих полевки с митотипом красной самая низкая – 2,4 %.

Разную долю гибридов можно объяснить историей их расселения. Максимальная доля рыжих полевки с мтДНК красной полевки наблюдалась в самом западном районе из числа исследованных. Доля гибридов снижается как в северо-восточном, так и в юго-восточном направлении. Ранее высказывалось предположение о селективном преимуществе митохондриального генома красной полевки в условиях обитания на границе ареала рыжей [Потапов и др., 2007]. Также показано, что дивергенция гена цитохрома *b* не играет роли в адаптации животных к холоду [Маларчук, 2011]. Поэтому разная доля гибридных особей в популяциях рыжей полевки обусловлена, скорее, не их адаптивным преимуществом, а филогеографическими причинами.

Наши данные позволяют уточнить границу распространения гибридной линии рыжей полевки в Западной Сибири (рис. 4). Уватский р-н и окрестности Ханты-Мансийска – это самые северо-восточные точки нахождения гибридной линии рыжей полевки по сравнению с ранее проведенными исследованиями [Абрамсон и др., 2009а, б; Мельникова, 2014].

Митохондриальные маркеры не дают полного представления о геноме изучаемых видов [Банникова, 2004]. В связи с этим исследован также полиморфизм ядерных маркеров – аллозимов и ДНК-маркеров. Методом ISSR-PCR проанализировано 49 бэндов, 100 % из них – полиморфны. Большая часть генетического разнообразия полевки сосредоточена на внутривидовом уровне. Доля полиморфных ДНК-маркеров у красной и рыжей полевки составила 95 и 98 %, показатель генетического разнообразия Нея – 0,33 и 0,35 соответственно.

Из 17 исследованных локусов изоферментов полиморфизм выявлен у красной полевки по 10 локусам (Est-1, Est-2, Est-3, Aat-1, Mdh-1, Mdh-2, Sod-1, Ldh-1, My-2, My-6), у рыжей – по 8 локусам (Est-1, Est-2, Est-3, Aat-1, Ldh-1, Sod-1, My-2, My-6). Доля полиморфных локусов составила 58,8 и 47,1 %, а средняя гетерозиготность – 0,058 и 0,054 для красной и рыжей полевки соответственно.

У красной и рыжей полевки выявлены сопоставимые уровни генетического полиморфизма как по ISSR-PCR маркерам, так и по аллозимным локусам. Рыжая полевка с митотипом красной полевки имеет более низкий уровень генетической изменчивости (табл. 2). Это согласуется с представлением о ее происхождении от одной популяции-

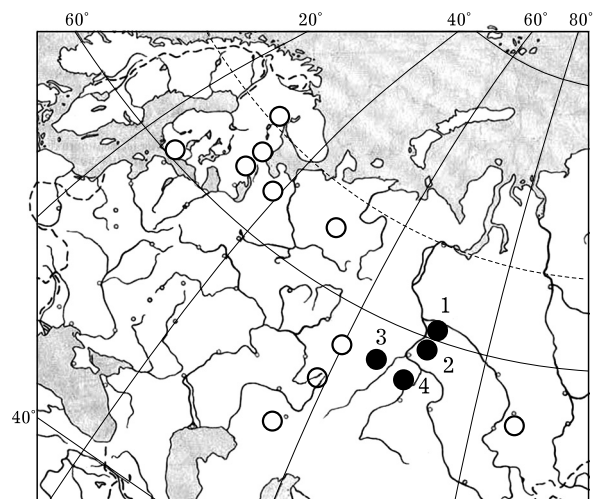


Рис. 4. Распространение гибридной линии рыжей полевки с гаплотипом мтДНК красной полевки. Светлые кружки – по данным Мельниковой [2014], темные кружки – наши данные: 1 – г. Ханты-Мансийск, 2 – Уватский, 3 – Нижнетавдинский, 4 – Ишимский р-ны Тюменской обл.

Показатели генетической изменчивости полевков по данным разных методов

Группа животных	<i>n</i>	<i>P</i> ₉₅ , %	<i>H</i> _o / <i>H</i> _e *	<i>n</i> _a	<i>n</i> _e
Аллозимы					
Красная полевка	75	58,8	0,058/0,178	2,06	1,28
Рыжая полевка	79	47,1	0,054/0,195	1,82	1,37
Рыжая полевка с мтДНК красной полевки	18	47,1	0,065/0,166	1,65	1,31
ISSR-PCR					
Красная полевка	75	95,9	0,33	1,96	1,57
Рыжая полевка	113	98,0	0,35	1,98	1,59
Рыжая полевка с мтДНК красной полевки	18	85,7	0,23	1,86	1,35

* Для ISSR-PCR-маркеров представлен показатель генетического разнообразия Нея (*h*), аналогичный показателю средней гетерозиготности для кодоминантных маркеров.

основателя и дальнейшем распространении на другие территории из одного источника [Абрамсон и др., 2009б]. Исключение составляет только показатель средней наблюдаемой гетерозиготности, который у гибридных рыжих полевков выше, чем у родительских видов. Этот факт может быть косвенным доказательством недавней гибридизации. На возможность современной интрогрессивной гибридизации между видами красной и рыжей полевков указывали также другие авторы [Абрамсон и др., 2009а; Модоров, 2014].

На дендрограмме рыжие полевки, имеющие митотип красной полевки, оказываются в одном кластере с рыжей с нормальным митотипом, что свидетельствует о соответствии ядерной ДНК гибридных полевков родительскому виду (рис. 5). Это позволяет анализировать полиморфизм популяций грызуна вместе с гибридными особями.

Наиболее высокие показатели полиморфизма выявлены у красной полевки в Ишимском р-не, у рыжей полевки – в Уватском

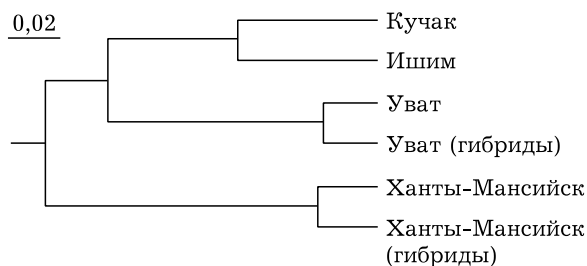


Рис. 5. UPGMA-дендрограмма, построенная на основании генетических дистанций Нея по частотам ISSR-бэндов рыжих полевков и их гибридов, имеющих гаплотип мтДНК красной полевки

(табл. 3). При совместном обитании двух видов и сопоставимых объемах выборок больший уровень генетической изменчивости наблюдается у красных полевков в наиболее северном районе исследования, у рыжей полевки – в наиболее западном. Уменьшение показателей изменчивости рыжей полевки в северо-восточном направлении обусловлено приближением к границе ее ареала и изоляцией, поскольку здесь ее популяции имеют спорадическое распространение.

По данным литературы, показатели генетического разнообразия популяций полевков мало зависят от экологических условий, например, их изменение не удается объяснить воздействием радиации [Matson et al., 2000; Wickliffe et al., 2006; Meeks et al., 2009] или высоким уровнем химического загрязнения [Mikowska et al., 2014]. Более существенное влияние на уровень гетерозиготности и аллельное разнообразие оказывают генетическая изоляция и другие популяционно-генетические механизмы. Резкие колебания численности полевков как представителей циклических видов также не ведут к значительному сокращению их генетической изменчивости, поскольку уровень разнообразия быстро восстанавливается за счет межпопуляционных обменов [Rikalainen et al., 2012].

Данные по генетической дифференциации популяций красной и рыжей полевков свидетельствуют о большей способности к межпопуляционному обмену первого вида. У красной полевки показатели межпопуляционного сходства выше, генетические дистанции меньше, межпопуляционная дифференциация

Т а б л и ц а 3

Показатели генетической изменчивости полевков из разных мест отлова (по данным ISSR-PCR)

Место отлова	Группа животных	<i>n</i>	<i>P</i> ₉₅ , %	<i>h</i>	<i>n</i> _a
Полигон	Рыжая полевка, включая гибридов	15	50,0	0,14	1,50
	Красная полевка	13	69,4	0,24	1,69
Уватский	Рыжая полевка, включая гибридов	26	86,1	0,31	1,86
	Красная полевка	6	77,8	0,33	1,78
Кучак	Рыжая полевка, включая гибридов	16	41,7	0,14	1,42
	Красная полевка	16	27,8	0,10	1,28
Ишимский	Рыжая полевка, включая гибридов	11	77,8	0,28	1,78
	Красная полевка	25	94,4	0,36	1,94

выражена слабее, а поток генов в 2 раза более интенсивный по сравнению с рыжей полевкой (табл. 4).

Таким образом, красная и рыжая полевки при совместном обитании имеют различную популяционно-генетическую структуру. Похожая ситуация выявлена другими авторами при сравнительном изучении красной и красно-серой полевков, родственных видов, также имеющих сходное распространение, но отличающихся по внутривидовой структуре из-за разной эволюционной истории расселения и генетических обменов между локальными популяциями [Iwasa et al., 2002].

Оценки генетической изменчивости и дифференциации популяций у двух видов полевков, полученные с использованием разных методов, согласуются. Конкордантность данных, полученных с использованием анализа мтДНК и аллозимов, при сравнении красной и рыжей полевков выявлена другими авторами [Tegelström et al., 1988]. Разница в оценках, полученных с использованием разных методов, обусловлена особенностями используемых маркеров. Нейтральность ISSR-PCR

маркеров и функциональная нагруженность аллозимов обуславливают разную скорость их эволюции.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Красная и рыжая полевки при совместном обитании в западной части Западной Сибири имеют сопоставимые уровни генетической изменчивости как по аллозимным локусам, так и по ДНК-маркерам. Однако красная полевка как более многочисленный и широко распространенный на изученной территории вид имеет больше возможностей для межпопуляционных обменов генами. Вследствие этого генетическая дифференциация между популяциями у этого вида выражена слабее, чем у рыжей полевки. Уменьшение генетической изменчивости рыжей полевки в северо-восточном направлении обусловлено приближением к границе ареала вида и влиянием такого фактора, как изоляция. В четырех популяциях рыжей полевки из разных природно-климатических подзон – от средней

Т а б л и ц а 4

Показатели генетической дифференциации популяций полевков

Сравниваемые группы	<i>I</i> _N	<i>D</i> _N	<i>F</i> _{ST} *	<i>N</i> _m
Аллозимные данные				
Популяции рыжей полевки	0,793–0,925	0,078–0,232	0,475	0,276
Популяции красной полевки	0,860–0,951	0,050–0,151	0,293	0,604
ISSR-PCR данные				
Популяции рыжей полевки	0,568–0,814	0,206–0,566	0,466	0,574
Популяции красной полевки	0,648–0,851	0,161–0,434	0,344	0,951

* Для ISSR-PCR-маркеров представлен показатель генетической дифференциации *G*_{ST}, аналогичный показателю *F*_{ST} для кодоминантных маркеров.

тайги до северной лесостепи – выявлены особи гибридной линии, имеющие гаплотип мтДНК красной полевки. Частота встречаемости рыжих полевок с митохондриальным гаплотипом красных в западной части Западной Сибири составляет 2–34 %. Геном представителей этой линии по ядерным – аллозимным и мультилокусным ДНК-маркерам, соответствует геному рыжей полевки, но отличается более низким уровнем генетической изменчивости.

ЛИТЕРАТУРА

- Абрамсон Н. И., Родченкова Е. Н., Фокин М. В., Раки-тин С. Б., Гилева Э. А. Современная и историческая интрогрессия митохондриальной ДНК между красной (*Clethrionomys rutilus*) и рыжей (*Cl. glareolus*) полемками (Rodentia, Cricetidae) // ДАН. 2009а. Т. 425, № 3. С. 415–418 [Abramson N. I., Rodchenkova E. N., Fokin M. V., Rakitin S. B., Gileva E. A. Recent and ancient introgression of mitochondrial DNA between the red (*Clethrionomys rutilus*) and bank (*Clethrionomys glareolus*) voles (Rodentia, Cricetidae) // Dokl. Biol. Sci. 2009a. Vol. 425, N 3. P. 147–150].
- Абрамсон Н. И., Родченкова Е. Н., Костыгов А. Ю. Генетическая изменчивость и филогеография рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*, Arvicolinae, Rodentia) на территории России с анализом зоны интрогрессии мтДНК близкородственного вида – красной полевки (*C. rutilus*) // Генетика. 2009б. Т. 45, № 5. С. 610–623 [Abramson N. I., Rodchenkova E. N., Kostygov A. Y. Genetic variation and phylogeography of the bank vole (*Clethrionomys glareolus*, Arvicolinae, Rodentia) in Russia with special reference to the introgression of the mtDNA of a closely related species, red-backed vole (*Cl. rutilus*) // Rus. Journ. Genet. 2009b. Vol. 45, N 5. P. 533–545].
- Банникова А. А. Молекулярные маркеры и современная филогенетика млекопитающих // Журн. общ. биологии. 2004. Т. 65, № 4. С. 278–305.
- Жигилева О. Н., Политов Д. В., Головачева И. М., Петровичева С. В. Генетическая изменчивость соболя *Martes zibellina* L., лесной куницы *M. martes* L. и их гибридов в Западной Сибири: полиморфизм белков и ДНК // Генетика. 2014. Т. 50, № 5. С. 581–590 [Zhigileva O. N., Politov D. V., Golovacheva I. M., Petrovicheva S. V. Genetic variability of sable *Martes zibellina* L., pine marten *M. martes* L. and their hybrids in West Siberia: polymorphism of proteins and DNA // Rus. Journ. Genet. 2014. Vol. 50, N 5. P. 508–517].
- Корочкин Л. И., Серов О. А., Пудовкин А. И. и др. Генетика изоферментов. М.: Наука, 1977. 278 с.
- Маларчук Б. А. Адаптивная внутривидовая дивергенция (на примере гена цитохрома *b* животных) // Генетика. 2011. Т. 47, № 8. С. 1103–1111 [Malyarchuk B. A. Adaptive intraspecific divergence: an example using the animal cytochrome *b* gene // Rus. Journ. Genet. 2011. Vol. 47, N 8. P. 979–986].
- Маурер Г. Диск-электрофорез. Теория и практика электрофореза в ПААГ. М.: Мир, 1971. 243 с.
- Мельникова Е. Н. Филогеография, история расселения и внутривидовая структура европейской рыжей полевки (*Rodentia*, Cricetidae): дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2014. 144 с.
- Модоров М. В. Дозовые нагрузки и аллозимная изменчивость в популяции красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) из зоны Восточно-Уральского радиоактивного следа // Генетика. 2014. Т. 50, № 2. С. 181–188 [Modorov M. V. Radiation dose rates estimation and allozyme variability in the population of the northern red-backed vole (*Clethrionomys rutilus*) from the East-Ural radioactive trace // Rus. Journ. Genet. 2014. Vol. 50, N 2. P. 161–167].
- Осипова О. В., Соктин А. А. Гибридизация рыжих и красных полевок в экспериментальных условиях // ДАН. 2006. Т. 410, № 1. С. 139–141 [Osipova O. V., Soktin A. A. Bank and red vole hybridization under experimental conditions // Dokl. Biol. Sci. 2006. Vol. 410, N 1. P. 381–383].
- Осипова О. В., Соктин А. А. Моделирование процесса древней гибридизации рыжих и красных полевок в эксперименте // Там же. 2008. Т. 420, № 1. С. 139–141 [Osipova O. V., Soktin A. A. Experimental simulation of ancient hybridization between bank and red voles // Ibid. 2008. Vol. 420, N 1. P. 169–171].
- Потапов С. Г., Илларионова Н. А., Андреева Т. А., Баскевич М. И., Окулова Н. М., Лавренченко Л. А., Орлов В. Н. Явление переноса митохондриального генома красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) к рыжей (*C. glareolus*) на северо-востоке Европы // Там же. 2007. Т. 417, № 1. С. 139–142 [Potapov S. G., Illarionova N. A., Andreeva T. A., Baskevich M. I., Okulova N. M., Lavrenchenko L. A., Orlov V. N. Transfer of mitochondrial genome of the northern redbacked vole (*Clethrionomys rutilus*) to the bank vole (*C. glareolus*) in northwestern Europe // Ibid. 2007. Vol. 417, N 1. P. 435–438].
- Соктин А. А. Сравнительная морфология гибридов красной и рыжей полевки // Эволюционная и популяционная экология: назад в будущее: мат-лы конф. молодых ученых. Екатеринбург, 2009. С. 210–213.
- Bender W., Pierre S., Hognes D. S. Chromosomal walking and jumping to isolate DNA from Ace and rosy loci of bithorax complex in *Drosophila melanogaster* // J. Mol. Biol. 1983. Vol. 168. P. 17–33.
- Iwasa M. A., Kartavtseva I. V., Dobrotvorskyy A. K., Parnov V. V., Suzuki H. Local differentiation of *Clethrionomys rutilus* in northeastern Asia inferred from mitochondrial gene sequences // Mammalian Biology – Zeitschrift für Säugetierkunde. 2002. Vol. 67, N 3. P. 157–166.
- Matson C. W., Rodgers B. E., Chesser R. K., Baker R. J. Genetic diversity of *Clethrionomys glareolus* populations from highly contaminated sites in the chernobyl region, Ukraine // Environ. Toxicol. Chem. 2000. Vol. 19, N 8. P. 2130–2135.
- Meeks H. N., Chesser R. K., Rodgers B. E., Gaschak S., Baker R. J. Understanding the genetic consequences of environmental toxicant exposure: Chernobyl as a model system // Ibid. 2009. Vol. 28, N 9. P. 1982–1994.

- Mikowska M., Gaura A., Sadowska E., Koteja P., Siergosz-Kowalewska R. Genetic variation in bank vole populations in natural and metal-contaminated areas // Arch. Environ. Contamination and Toxicol. 2014. Vol. 67, N 4. P. 535–546.
- Nei M. The genetic distance between populations // Amer. Natur. 1972. Vol. 106. P. 283–291.
- Richardson B. J. Allozyme Electrophoresis. A Handbook for Animal Systematics and Population Studies. L.: Acad. Press, 1986. 410 p.
- Rikalainen K., Aspi J., Galarza J. A., Koskela E., Mappes T. Maintenance of genetic diversity in cyclic populations – a longitudinal analysis in *Myodes glareolus* // Ecol. Evol. 2012. Vol. 2, N 7. P. 1491–1502.
- Tegelström H. Transfer of mitochondrial DNA from the northern red-backed vole (*Clethrionomys rutilus*) to the bank vole (*C. glareolus*) // J. Mol. Evol. 1987. Vol. 24. P. 218–227.
- Tegelström H., Wyöni P. I., Gelter H., Jaarola M. Concordant divergence in proteins and mitochondrial DNA between two vole species in the genus *Clethrionomys* // Biochem. Genet. 1988. Vol. 26, N 3. P. 223–237.
- Wickliffe J. K., Dunina-Barkovskaya Y. V., Gaschak S. P., Rodgers B. E., Chesser R. K., Bondarkov M., Baker R. J. Variation in mitochondrial DNA control region haplotypes in populations of the bank vole, *Clethrionomys glareolus*, living in the Chernobyl environment, Ukraine // Environ. Toxicol. Chem. 2006. Vol. 25, N 2. P. 503–508.
- Yeh F. C., Yang R., Boyle T. Popgene. Version 1.31. Univ. Alberta and Centre Int. Forestry Res. 1999. URL: <http://www.ualberta.ca/~fyeh/download.htm>, свободный.
- Zietjiewicz E., Rafalski A., Labuda D. Genome fingerprinting by simple sequence repeat (SSR)-anchored polymerase chain reaction amplification // Genomics. 1994. Vol. 20. P. 176–183.

Distribution and Parameters of Genetic Polymorphism of the Northern Red-Backed Vole (*Clethrionomys rutilus*) and the Bank Vole (*Clethrionomys glareolus*) in West Siberia

O. N. ZHIGILEVA, E. V. GORBACHEVA

Tyumen State University
625003, Tyumen, Semakova str., 10
E-mail: zhigileva@mail.ru

The article presents data on the genetic variability of the northern red-backed vole and the bank vole when inhabiting sympatrically in West Siberia. Two species of voles had comparable, relatively high indices of genetic variability of intermicrosatellite sequences of DNA. The proportion of polymorphic DNA markers was 95–98 %, Nei's genetic diversity index – 0.33–0.35. In voles 47–58 % of allozyme loci were polymorphic, the average heterozygosity per locus was 0.058 in the northern red-backed vole, and 0.054 in the bank vole. Interpopulation differentiation in the red-backed vole ($F_{ST} = 0.293$) was less compared to that in the bank vole ($F_{ST} = 0.475$). Individuals of the hybrid line of the bank vole with mitochondrial haplotype of red-backed vole were found by the method of PCR-typing of cytochrome *b* gene fragment of mtDNA. The proportion of hybrid specimens ranged from 2 to 34 % in different regions. Indices of genetic variability in the hybrid line of the bank vole were lower than those of the parental species.

Key words: *Clethrionomys*, *Myodes*, northern red-backed vole, bank vole, sympatry, hybrids, mtDNA, genetic variability.