

УДК 599.323.43:575.86(575.61)

**ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА
ПОПУЛЯЦИЙ КРАСНОЙ ПОЛЕВКИ
MYODES (= CLETHRIONOMYS) RUTILUS PALLAS, 1779
СЕВЕРНОГО ПРИХОТЬЯ ПО ДАННЫМ ОБ ИЗМЕНЧИВОСТИ
НУКЛЕОТИДНЫХ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЕЙ
ГЕНА ЦИТОХРОМА *b* МИТОХОНДРИАЛЬНОЙ ДНК**

© 2013 г. **В.В. Переверзева, А.А. Примак, Е.А. Дубинин**

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологических проблем Севера Дальневосточного отделения Российской академии наук (ИБПС ДВО РАН), Магадан, Россия, e-mail: vvpereverzeva@mail.ru

Поступила в редакцию 28 июня 2013 г. Принята к публикации 9 августа 2013 г.

Цель работы – изучение генетической структуры прибрежных популяций вида *Myodes (= Clethrionomys) rutilus* Северного Приохотья на основании данных об изменчивости фрагмента гена цитохрома *b* мтДНК. Впервые определено нуклеотидное и гаплотипическое разнообразие строения гена цитохрома *b* и установлена генетическая структура популяций красных полевок островов Матькиль, Недоразумения, Спафарьева и Талан (северная часть Охотского моря), полуострова Кони, окрестностей г. Магадана и бассейна р. Ямы. Островные популяции полевок обладают уникальными генофондами, в которые входят 2–3 гаплотипа. У *M. rutilus* материковой части побережья Охотского моря выявлен высокий уровень полиморфизма строения гена цитохрома *b*. Высказано предположение о существовании в Северном Приохотье единой береговой популяции красной полевки. Результаты генетического анализа свидетельствуют о принадлежности *M. rutilus* островов Тауйской губы и континентальной зоны побережья Охотского моря к одной материнской линии. Красные полевки о. Матькиль залива Шелихова относятся к другой генетической ветви.

Ключевые слова: красная полевка, секвенирование мтДНК, цитохром *b* (*cytb*), нуклеотидная последовательность, генетическая структура популяции.

ВВЕДЕНИЕ

Популяционно-генетические исследования являются одной из составных частей комплексного анализа внутривидовой изменчивости. Особый интерес представляет изучение генетической структуры полностью обособленных внутривидовых группировок, длительная географическая изоляция которых может приводить к вступлению на собственный эволюционный путь. Небольшие островные популяции являются идеальными объектами для таких изысканий. На формирование их генофондов значительное влияние оказывают

эффект основателя и стохастические процессы. Сравнительный анализ генетической изменчивости материковых и островных популяций позволяет уточнить историю формирования генофонда вида на части ареала. Для решения этих вопросов успешно применяются методы молекулярно-генетического анализа мтДНК (Hinten *et al.*, 2003; Джикия и др., 2007; Fulgione *et al.*, 2008). В настоящей работе на основании данных об изменчивости нуклеотидного строения фрагмента гена *cytb* мтДНК анализируется генетическая структура островных и материковых популяций красной полевки Северного Приохотья.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследовано 7 выборок красной полевки северного побережья и некоторых островов Охотского моря (рис. 1).

Объем выборок представлен в табл. 1 и 2. Выделение ДНК, амплификация и секвенирование участка гена *cytb* мтДНК проведены описанными ранее методами (Переверзева, Лазуткин, 2009). Изученный фрагмент состоит из 800 пар нуклеотидов (п.н.) и соответствует положению 14507–15306 п.н. полного генома мтДНК *Myodes regulus* (GenBank № NC016427; 14507 п.н. является 382 п.н. гена *cytb*). Для проведения филогенетического исследования использовались данные о нуклеотидной последовательности участка гена *cytb* красно-серой полевки *Myodes* (= *Clethrionomys*) *rufocanus* Sundevall, 1846 (GenBank № GQ301944), взятой в анализ в качестве внешней группы. Статистическая обработка полученных результатов проводилась с помощью пакетов программ MEGA-5 (Tamura *et al.*, 2011), ARLEQUIN ver. 3.0 (Excoffier *et al.*, 2005) и Network 4.5.1.0 (Bandelt *et al.*, 1999).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате предыдущих исследований у красной полевки бассейна среднего течения р. Колымы было найдено 57 гаплотипов гена *cytb*. Варианты В2–В57 произошли от анцестрального

В1 (Переверзева и др., 2011). Обнаруженные у красной полевки Северного Приохотья нуклеотидные замены (относительно последовательности В1) в гаплотипах анализируемого фрагмента гена *cytb* представлены на рис. 2. Наибольшее количество нуклеотидных различий установлено между строением гаплотипов полевки о. Матюкиль (М1–М3) и вариантом В1 (рис. 2). Частоты мтДНК-гаплотипов в изучаемых выборках *M. rutilus* приведены в табл. 1 и 2. У полевки Северного Приохотья обнаружено 43 гаплотипа, из которых 37 найдено впервые (табл. 1, 2). Для каждой выборки проведено сравнение числа гаплотипов и количества нуклеотидных различий между этими гаплотипами и последовательностью В1. Необходимо отметить, что число нуклеотидных различий между гаплотипами полевки о. Матюкиль и вариантом В1 на порядок больше, чем количество найденных в этой популяции вариантов *cytb* (табл. 2). В остальных группах эти величины одного порядка (табл. 1, 2). Характер и частота нуклеотидных замен в кодонах участка *cytb* мтДНК красной полевки Северного Приохотья согласуются с ранее полученными литературными данными (Hassanin *et al.*, 1998).

Только для *M. rutilus* материковой части побережья Охотского моря характерен высокий уровень полиморфизма изученного участка митохондриального генома (табл. 1), тогда как в каждой из островных популяций полевки об-

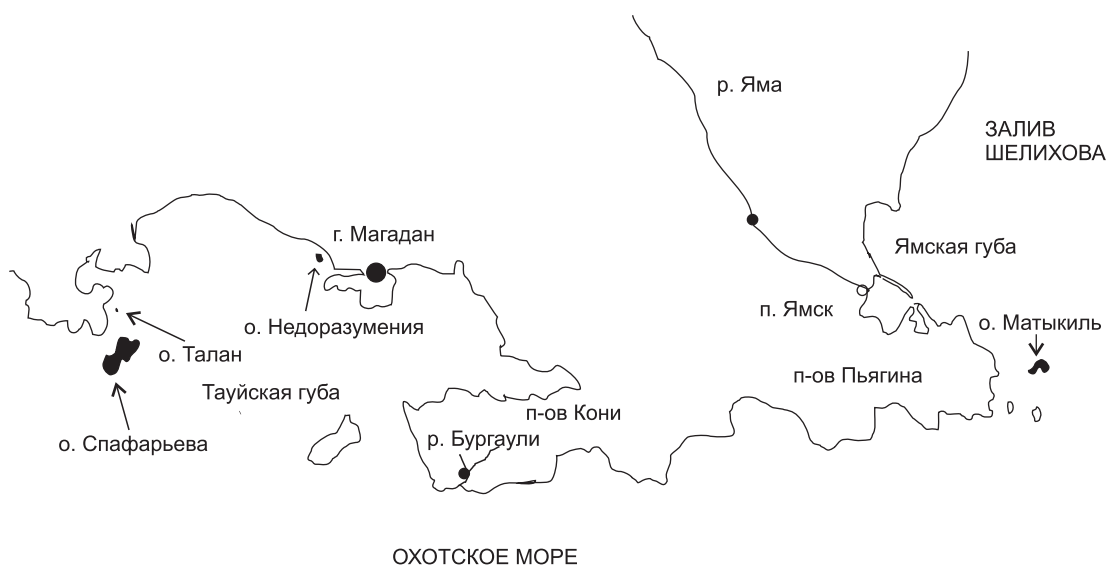


Рис. 1. Карта-схема района сбора проб.

Таблица 1

Частоты гаплотипов гена цитохрома *b* мтДНК в выборках красной полевки окрестностей г. Магадана, п-ова Кони и бассейна р. Ямы

Локальность, объем выборки, <i>N</i>	Гаплотип № GenBank	Частота	Общее число замен	Число гаплотипов в выборке
Окрестности г. Магадана <i>N</i> = 25	B1 GQ301890*	0,2400	15	13
	B12 Q301901*	0,0400		
	B58 JX885743	0,0400		
	B59 JX885744	0,0400		
	B60 JX885745	0,0400		
	B61 JX885746	0,0400		
	B62 JX885747	0,1600		
	B63 JX885748	0,0800		
	B64 JX885749	0,1200		
	B65 JX885750	0,0400		
	B66 JX885751	0,0400		
	B67 JX885752	0,0400		
	B68 JX885753	0,0800		
Бассейн р. Ямы <i>N</i> = 27	B1 GQ301890*	0,1111	26	21
	B9 GQ301898*	0,0370		
	B24 GQ301913*	0,0370		
	B29 GQ301918*	0,0370		
	B37 GQ301927*	0,0370		
	B59 JX885744	0,0370		
	B62 JX885747	0,0741		
	B66 JX885751	0,0370		
	B69 JX885754	0,0741		
	B70 JX885755	0,0370		
	B71 JX885756	0,1111		
	B72 JX885757	0,0370		
	B73 JX885758	0,0370		
	B74 JX885759	0,0370		
	B75 JX885760	0,0370		
	B76 JX885761	0,0370		
	B77 JX885762	0,0370		
B78 JX885763	0,0370			
B79 JX885764	0,0370			
B80 JX885765	0,0370			
B81 JX885766	0,0370			
П-ов Кони <i>N</i> = 5	B82 HQ608518	0,6000	3	3
	B83 HQ608519	0,2000		
	B59 JX885744	0,2000		

Примечание. Отмечены гаплотипы, обнаруженные также и в популяции красных полевок бассейна р. Колымы (Переверзева и др., 2011).

наружено не более 3 мтДНК-гаплотипов (табл. 2). Следует отметить, что все митотипы красных полевок с исследованных островов являются уникальными. Можно предположить два варианта формирования современных генофондов островных популяций красных полевок. Допустим, носители базальных ДНК-гаплотипов (С1, Т1, Т2, Н1 или М1) присутствовали на территориях будущих островов в момент отделения их от материка. Исходя из этого предположения, рассмотрим особенности генетических структур островных сообществ и возможные пути их образования.

У полевок о. Спафарьева найдены 3 варианта мтДНК, доминирующим является С1 (табл. 2). Единичные нуклеотидные замены в гаплотипе С1 в третьей позиции кодона привели к появлению С2 и С3 (рис. 2). Низкие частоты вариантов С2 и С3 (табл. 2) указывают на недавнее образование этих гаплотипов, произошедшее, по-видимому, после отделения острова от материка.

У полевок о. Талан идентифицированы 3 гаплотипа гена *cytb* (рис. 2). В данной популяции с высокими частотами встречаются два неродственных варианта Т1 и Т2 (табл. 2). Подобное распределение частот гаплотипов гена *cytb* могло возникнуть в двух случаях. Во-первых, если на территории острова при его отделении от материка одновременно присутствовали в равном соотношении представители двух материнских сублиний полевок. Во-вторых, могла иметь место двухэтапная колонизация острова, при которой вторая волна заселения должна была состоять из большого числа особей, родственных по материнской сублинии. Одинаковый уровень отличий Т1 и Т2 от В1 (рис. 2), а также значительная глубина пролива и отдаленность острова от берега позволяют считать более вероятным первый сценарий. Гаплотип Т3 имеет низкую частоту (табл. 2) и отличается от Т1 одной транзицией (рис. 2), что говорит о его недавнем происхождении, произошедшем, вероятно, после полной изоляции о. Талан.

В выборке полевок с о. Недоразумения обнаружены два неродственных гаплотипа мтДНК (рис. 2). Доминирующим на острове является Н1, вариант Н2 встречается с низкой частотой (табл. 2). Вероятно, изначально отделившийся от материка о. Недоразумения населяли полевки с гаплотипом Н1, а носители Н2 могли

Таблица 2

Частоты гаплотипов гена цитохрома *b* мтДНК в выборках красной полевки островов Охотского моря

Локальность, объем выборки, <i>N</i>	Гаплотип № GenBank	Частота	Общее число замен	Число гаплотипов в выборке
О. Спафарьева, <i>N</i> = 15	C1 HQ840372	0,8667	6	3
	C2 HQ608514	0,0667		
	C3 HQ608515	0,0667		
О. Талан, <i>N</i> = 64	T1 GU251086	0,6094	5	3
	T2 GU251087	0,3750		
	T3 HQ608516	0,0156		
О. Недоразумения, <i>N</i> = 15	H1 GU251085	0,9333	6	2
	H2 HQ608517	0,0667		
О. Матыкиль, <i>N</i> = 38	M1 GU251073	0,9474	17	3
	M2 GU251074	0,0263		
	M3 GU251077	0,0263		

	1111111112	2233333333	3444444455	5555566666	66677	
	1334899	0012366783	4500012234	7223778801	3467901246	78945
	3692035401	1570549731	3537927919	8038476913	1049106179	88944
B1	ТАСТААГТСА	ТGCGАААТТА	АТТТАGATGT	АСТТТТGААС	АТТТАСССТТ	АGССС
B9А.....
B12G.....
B24G.....
B29А.....
B37	..С.....	..А.....
B58С.....
B59G.....
B60G.....
B61G.....С.....
B62С.....
B63С.....
B64А.....Т.....
B65СА.....
B66А.....G.....С.....
B67А.....С.....
B68С.....А.....Т.....
B69А.....С.....Т.....
B70G.....
B71	С.....
B72С.....
B73А.....G.....
B74С.....
B75
B76G.....GG.....G.....
B77G.....
B78G.....А.....
B79А.....
B80Т.....С.....С.....
B81G.....AGGG.....G.....
B82А.....А.....Т.....
B83С.....
T1Т.....
T2
T3
H1
H2Т.....С.....
C1
C2
C3
M1
M2
M3

Рис. 2. Гаплотипы фрагмента гена *cytb* популяций красной полевки Северного Приохотья.

В – варианты мтДНК полевок континентальной части побережья; Т – о. Талан; Н – о. Недоразумения; С – о. Спафарьева; М – о. Матыкиль.

попасть на остров позднее. Возможно, это была единственная самка, потомки которой сейчас составляют небольшую долю в популяции. Однако нельзя исключить и изначальное присутствие на острове полевков сублиний Н1 и Н2. В дальнейшем численность носителей Н2 могла уменьшиться в результате стохастических процессов.

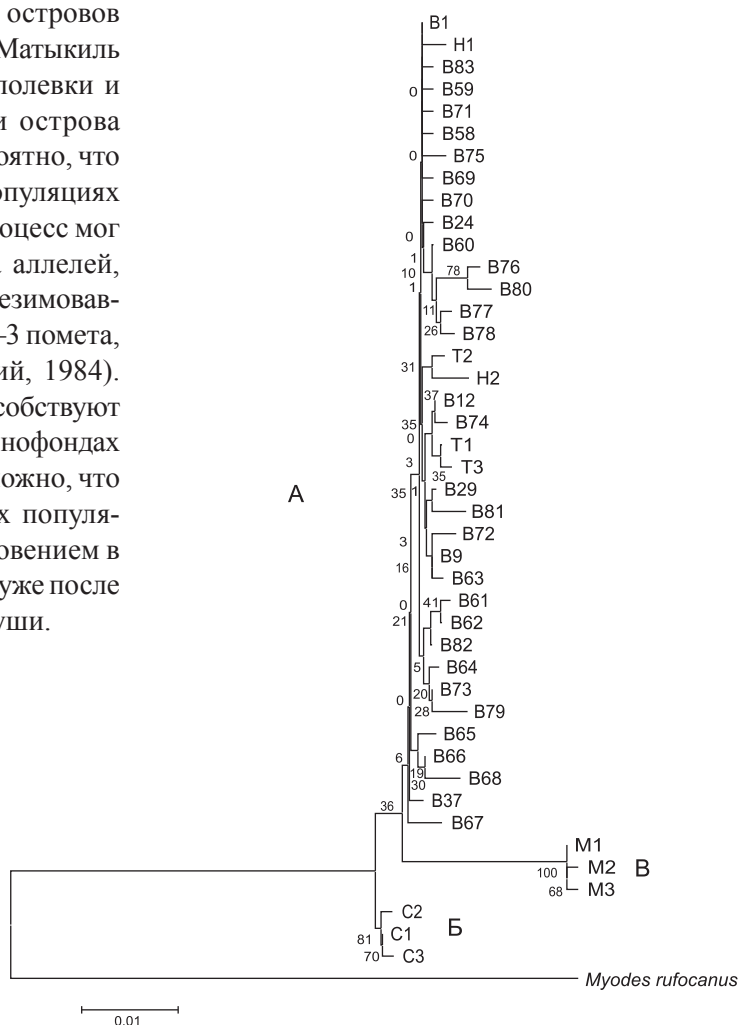
В выборке с о. Матыкиль Ямской губы Охотского моря найдены три варианта гена *cytb* (рис. 2). Популяция полевков о. Матыкиль имеет монофилетическое происхождение. Это подтверждается высокой частотой гаплотипа М1 (табл. 2) и отличием от него вариантов М2 и М3 только по одной замене (рис. 2). Низкая частота последних (табл. 2) указывает на сравнительно недавнее образование этих гаплотипов, которое произошло, по-видимому, после отделения о. Матыкиль от береговой линии.

Формирование генофондов островных популяций красных полевков могло происходить и другим путем. После обособления островов Недоразумения, Спафарьева, Талан и Матыкиль на их территориях присутствовали полевки и других материнских сублиний. Эти острова небольшие по площади и, вполне вероятно, что действие дрейфа генов в данных популяциях полевков было значительным. Этот процесс мог привести к снижению частоты ряда аллелей, вплоть до полной их элиминации. Перезимовавшие самки *M. rutilus* приносят в год 2–3 помета, а самки-сеголетки – 1–2 (Чернявский, 1984). Высокие темпы смены поколений способствуют достаточно быстрому накоплению в генофондах популяций витальных мутаций. Возможно, что уникальность гаплотипов островных популяций полевков объясняется их возникновением в изолированных сообществах полевков уже после отделения территорий островов от суши.

Филогенетические отношения между вариантами гена *cytb* красной полевки Северного Приохотья отражены в дендрограмме, построенной методом ближайшего связывания на основании бипараметрической модели дистанций Кимуры. Все найденные гаплотипы группируются в три клады (рис. 3). Кластер А объединяет варианты мтДНК полевков материка и островов Талан и Недоразумения. Несмотря на большое количество вариантов гена *cytb*, бутстреп-поддержка абсолютного большинства групп гаплотипов менее 50%. Такая топология свидетельствует о генетическом единстве и длительной эволюционной истории *M. rutilus*, населяющей береговую зону. Поэтому можно рассматривать красных полевков материковой зоны побережья Охотского моря как представителей большой популяции с единым генофондом. Кластер Б включает варианты *cytb* полевков о. Спафарьева. Локализация кластера Б

Рис. 3. NJ-филогенетическое дерево, основанное на данных об изменчивости фрагмента гена цитохрома *b* мтДНК красной полевки Северного Приохотья.

На ветвях указаны бутстреп-индексы. А, Б, В – кластеры мтДНК красной полевки. Масштабный отрезок соответствует генетической дистанции между гаплотипами.



на NJ-дереве и уровень бутстреп-поддержки иллюстрируют особенности генофонда спафарьевской популяции полевок, изолированной, вероятно, ранее других островных сообществ Тауйской губы (Велижанин, 1976). Кластер В объединяет гаплотипы полевок о. Матъкиль и имеет самый высокий уровень бутстреп-поддержки – 100 %. Это подтверждает генетическую обособленность матъкильской популяции от всех остальных изученных групп *M. rutilus* Северного Приохотья.

Для уточнения истории формирования генофондов популяций красных полевок Северного Приохотья были рассчитаны индексы генетического разнообразия исследуемых групп (табл. 3).

Индексы молекулярного разнообразия (h , π и Pi) в выборках полевок из окрестностей г. Магадана и бассейна р. Ямы имеют высокие значения, что характерно для устойчивых популяций с высоким значением эффективной численности (Avice, 2000). Для островных сообществ полевок прямой зависимости между уровнем генетического разнообразия и площадью островов, на которых эти популяции обитают, не наблюдается (табл. 3). Наибольшие значения показателей молекулярного разнообразия (h , π и Pi) установлены для популяции *M. rutilus* о. Талан, самого маленького по площади среди исследованных островов. Популяции более

крупных о. Матъкиль и Спафарьева имеют наименьшие значения этих индексов. Полученные нами результаты отличаются от данных некоторых авторов, изучавших островные популяции млекопитающих (Wayne *et al.*, 1991; Hinton *et al.*, 2003), и свидетельствуют в пользу того, что островные поселения красной полевки ведут свое происхождение от небольших групп особей, на генофонд которых в дальнейшем повлиял дрейф генов. Роль эффекта основателя в формировании генетической структуры этих популяций, по-видимому, является преобладающей.

В суммарной выборке полевок с континента (табл. 3) индексы молекулярного разнообразия (h , π и Pi) имеют высокие значения. Такие показатели генетического разнообразия имеют место в двух случаях: 1) при стабильности в течение длительного времени генетически целостных экспансивных популяций с высоким значением эффективной численности; 2) популяция сформирована из особей ранее изолированных группировок (Avice, 2000). Для конкретизации истории образования материковых популяций красной полевки построена гистограмма распределения частот попарных нуклеотидных различий между гаплотипами. На рис. 4 представлен полученный унимодальный паттерн. Подобное распределение частот попарных различий между гаплотипами характерно для популяций, имеющих единое происхождение,

Таблица 3

Нуклеотидное и гаплотипическое разнообразие выборок красных полевок материкового побережья и островов Охотского моря

Локальность	S	N	V	$Pi \pm sd$	$\pi \pm sd$	$h \pm sd$
Континентальные выборки						
Окрестности Магадана		25	15	2,9533 ± 1,5992	0,0037 ± 0,0023	0,9133 ± 0,0358
П-ов Кони		5	3	1,4000 ± 1,0188	0,0018 ± 0,0015	0,7000 ± 0,2184
Пойма р. Ямы		27	26	3,2877 ± 1,7452	0,0041 ± 0,0024	0,9772 ± 0,0171
Суммарная		57	44	3,0426 ± 1,6084	0,0038 ± 0,0022	0,9580 ± 0,0144
Островные выборки						
О. Спафарьева	32	15	2	0,2667 ± 0,3088	0,0003 ± 0,0004	0,2571 ± 0,1416
О. Талан	1,6	64	4	1,9122 ± 1,1033	0,0024 ± 0,0015	0,4955 ± 0,0339
О. Недоразумения	4,5	15	6	0,8000 ± 0,6110	0,0010 ± 0,0009	0,1333 ± 0,1123
О. Матъкиль	8,7	38	2	0,1053 ± 0,1791	0,0001 ± 0,0002	0,1038 ± 0,0668

Примечание. S – площадь острова, км²; N – количество особей в выборке; V – число переменных сайтов в исследуемом участке *cytb* мтДНК; Pi – среднее число парных различий между гаплотипами; π – нуклеотидное разнообразие; h – гаплотипическое разнообразие; sd – стандартное отклонение.

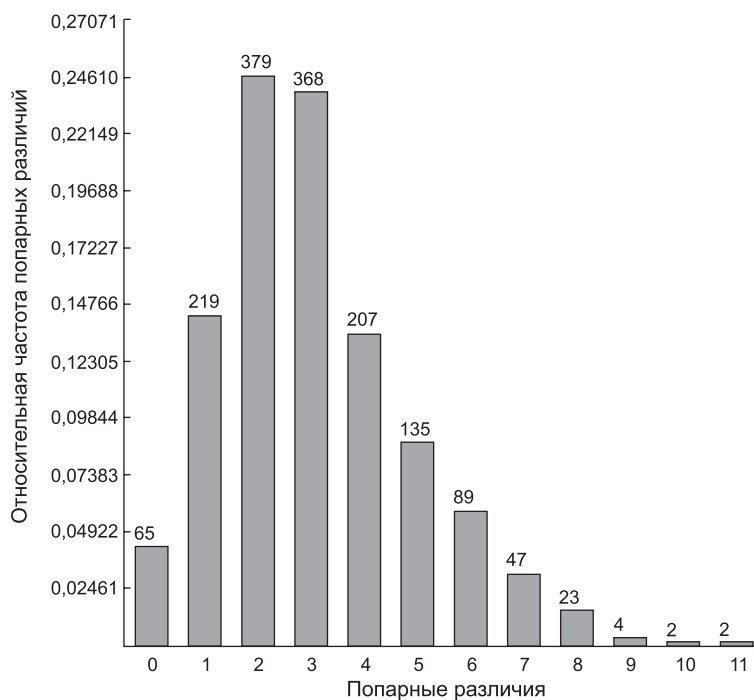


Рис. 4. Распределение частот (ось ординат) величин попарных различий (ось абсцисс) между нуклеотидными последовательностями фрагмента гена цитохрома *b* у красной полевки выборок из окрестностей г. Магадана и бассейна р. Ямы.

высокую эффективную численность, длительно существующих при экспансивном росте без периодов продолжительной регрессии численности и без объединения генетически отдаленных конспецифичных популяций (Rogers, 1995).

Полученные результаты анализа генетического разнообразия групп полевок подтверждают данные сравнительных характеристик нуклеотидного строения и частот мтДНК-вариантов (см. обсуждение рис. 2 и табл. 1 и 2).

Для определения уровня изоляции исследуемых сообществ полевок были сопоставлены генетические дистанции между этими выборками (табл. 4). Расчеты, проведенные методом попарной дифференциации, показали статистически достоверные различия ($P = 0,00000 \pm 0,00000$) между островными популяциями, а также между островными и континентальными выборками.

Материковые группы друг от друга достоверно не отличаются (табл. 4). Наибольшие генетические дистанции установлены между популяцией красных полевок о. Матыкиль и всеми остальными группами.

Строение нуклеотидных последовательностей фрагмента гена *cytb* (рис. 2), филогенетические отношения гаплотипов (рис. 3), показатели индексов молекулярного разнообразия исследованных популяций (табл. 3), характер

распределения частот попарных различий между гаплотипами (рис. 4) и генетические дистанции между выборками (табл. 4) позволяют сделать предположение о существовании в Северном Приохотье единой материковой популяции *M. rutilus*.

Изолированные сообщества красных полевок островов Недоразумения, Спафарьева и Талан Тауйской губы Охотского моря обладают уникальными генофондами. Несмотря на особенности генетической структуры популяций полевок континентальной зоны Приохотья и островов Тауйской губы, строение изученного участка гена *cytb* дает возможность отнести эти сообщества к материнской линии В1, что свидетельствует о единстве их происхождения. Популяция красных полевок о. Матыкиль по всем генетическим параметрам наиболее обособлена от остальных групп и относится к другой филогенетической ветви. По-видимому, расхождение материнских линий, к которым принадлежат гаплотипы В1 и М1, произошло раньше отделения о. Матыкиль от материка. Полученные результаты анализа изменчивости гена *cytb* мтДНК красной полевки Северного Приохотья согласуются с данными биохимической генетики (Примаков, Засыпкин, 2011) и морфометрического анализа (Докучаев и др., 2002).

Таблица 4
Генетические дистанции между выборками из популяций красных полевков Северного Приохотья

Локальность	Окрестности г. Магадана	П-ов Кони	Бассейн р. Яма	О. Спафарьева	О. Талан	О. Недоразумения	О. Магькиль
Окрестности г. Магадана	–	0,2973 ± 0,036	0,0631 ± 0,024	0,0000 ± 0,0000	0,0000 ± 0,0000	0,0000 ± 0,0000	0,0000 ± 0,0000
П-ов Кони	0,0196	–	0,1171 ± 0,033	0,0000 ± 0,0000	0,0000 ± 0,0000	0,0000 ± 0,0000	0,0000 ± 0,0000
Бассейн р. Ямы	0,0233	0,0287	–	0,0000 ± 0,0000	0,0000 ± 0,0000	0,0000 ± 0,0000	0,0000 ± 0,0000
О. Спафарьева	0,6833	0,8941	0,6361	–	0,0000 ± 0,0000	0,0000 ± 0,0000	0,0000 ± 0,0000
О. Талан	0,3243	0,4107	0,2825	0,7567	–	0,0000 ± 0,0000	0,0000 ± 0,0000
О. Недоразумения	0,4792	0,6898	0,4251	0,9149	0,6133	–	0,0000 ± 0,0000
О. Магькиль	0,9240	0,9852	0,9122	0,9922	0,9248	0,9826	–

Примечание. Под диагональю – генетические дистанции между выборками; над диагональю – уровень достоверности *P*.

ЛИТЕРАТУРА

- Велижанин А.Г. Время изоляции материковых островов северной части Тихого океана // Докл. АН СССР. 1976. Т. 231. № 1. С. 205–207.
- Джикия Е.Л., Колесников А.А., Чудакова Д.А. и др. Генетический полиморфизм командорских популяций песцов // Генетика. 2007. Т. 43. № 9. С. 1239–1245.
- Докучаев Н.Е., Иванов В.В., Засыпкин М.Ю., Примак А.А. Красные полевки (*Clethrionomys rutilus* Pallas, 1779) острова Матыкиль (северная часть Охотского моря) // Териологические исследования. Вып. 1. СПб., 2002. С. 140–142.
- Переверзева В.В., Засыпкин М.Ю., Соловечук Л.Л. и др. Изменчивость гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК в популяции красной полевки *Clethrionomys rutilus* Pallas, 1779 поймы среднего течения реки Колымы // Изв. РАН. Сер. биол. 2011. № 3. С. 283–288.
- Переверзева В.В., Лазуткин А.Н. Полиморфизм гена цитохрома *b* мтДНК красной полевки популяции поймы реки Буюнда // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. 2009. № 2. С. 84–89.
- Примак А.А., Засыпкин М.Ю. Аллозимная изменчивость и генетическая гетерогенность красной полевки *Clethrionomys rutilus* Pallas, 1779 некоторых островов северной части охотского моря // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. 2011. № 2. С. 100–105.
- Чернявский Ф.Б. Млекопитающие крайнего северо-востока Сибири. М.: Наука, 1984. 392 с.
- Avice J.C. Phylogeography: The History and Formation of Species. Harvard Univ. Press, 2000. 447 p.
- Bandelt H.-J., Forster P., Röhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Mol. Biol. Evol. 1999. V. 16. P. 37–48.
- Excoffier L., Laval G., Schneider S. Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis // Evol. Bioinformatics Online. 2005. V. 1. P. 47–50.
- Fulgione D., Guglielmi S., Odierna G. *et al.* Morphological differentiation and genetic structure in island lizard populations // Zool. Sci. 2008. V. 25. P. 465–474.
- Hassanin A., Lecointre G., Tiller S. Related articles, links abstract. The «evolutionary signal» of homoplasy in protein-coding gene sequences and its consequences for a priori weighting in phylogeny // C.R. Acad. Sci. 1998. V. 321. No. 7. P. 611–620.
- Hinten G., Harriss F., Rossetto M., Braverstock P.R. Genetic variation and island biogeography: Microsatellite and mitochondrial DNA variation in island populations of the Australian bush rat, *Rattus fuscipes greyii* // Conserv. Genet. 2003. V. 4. P. 759–778.
- Rogers A.R. Genetic evidence for a Pleistocene population explosion // Evolution. 1995. V. 49. P. 608–615.
- Tamura K., Peterson D., Peterson N. *et al.* MEGA-5: molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods // Mol. Biol. Evol. 2011. V. 28. P. 2731–2739.
- Wayne R.K., George S., Gilbert D. *et al.* Morphologic and genetic study of the island fox, *Urocyon littoralis* // Evolution. 1991. V. 5. P. 1849–1868.

**GENETIC STRUCTURE OF THE RED VOLE
MYODES (= CLETHRIONOMYS) RUTILUS PALLAS, 1779 POPULATIONS
OF THE NORTHERN PRIOKHOTYE WITH REGARD TO NUCLEOTIDE
SEQUENCE VARIABILITY OF THE mTDNA *cytb* GENE**

V.V. Pereverzeva, A.A. Primak, E.A. Dubinin

Institute of Ecological Problems of the North, Far East Branch, Russian Academy of Sciences,
Magadan, Russia, e-mail: vvpereverzeva@mail.ru

Summary

The purpose of the work was to determine the genetic structure of coastal populations of the species *Myodes* (= *Clethrionomys*) *rutilus* in the Northern Priokhotye on the base of the variability of a partial mt DNA *cytb* sequence. For the first time, the nucleotide and haplotypic variability of *cytb* gene, as well as the genetic structure of the red vole populations in Matykil, Nedorazumeniya, Spafar'eva and Talan islands (Northern Priokhotye); Koni peninsula; the outskirts of Magadan; and the Yama river region were determined. The insular red vole populations have unique gene pools comprising two to three haplotypes. A high level of *cytb* gene polymorphism was found in *M. rutilus* from the continental coast of the Sea of Okhotsk. The existence of a contiguous coastal red vole population in the Northern Priokhotye is suggested. Genetic data evidence that *M. rutilus* from the islands of Tauysk Bay and the continental coast of the Sea of Okhotsk belong to the same maternal lineage, whereas the red vole from Matykil island pertains to another genetic branch.

Key words: red vole, mtDNA sequencing, cytochrome *b* (*cytb*), nucleotide sequence, genetic structure of a population.