

УДК 599.323.43:575.86(575.61)

**ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ
ПОПУЛЯЦИЙ КРАСНОЙ ПОЛЕВКИ
MYODES (=CLETHRIONOMYS) RUTILUS PALLAS, 1779
СЕВЕРНОГО ПРИХОТЬЯ И КОЛЫМСКОГО РЕГИОНА**

© 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 – на основании анализа полиморфизма фрагмента гена цитохрома *b* мтДНК у представителей некоторых популяций *Myodes* (= *Clethrionomys*) *rutilus* Северо-Востока Азии и Аляски определить филогенетические связи сообществ полевок Северного Приохотья и Колымского региона. Генетический анализ выявил различный уровень дифференциации между популяциями красных полевок бассейнов рек Колымы, Ямы и окрестностей г. Магадана. При этом гаплотипы полевок островных популяций Тауйской губы, материковой части Северного Приохотья и Колымского региона относятся к восточной линии с базальным вариантом гена *B1*. Гаплотипы представителей популяций Камчатки, Аляски и островов Матюкиль и Сахалин принадлежат к берингийской линии. Сибирские образцы значительно отличаются от представителей обеих указанных групп и являются связующим звеном между ними. Дифференциация популяций красной полевки в регионе и филогенетические отношения между группами могут быть следствием особенностей экспансии вида на Северо-Восток Азии в позднем плейстоцене. Первая волна расселения красной полевки по Берингийскому мосту суши достигла Северной Америки. В настоящее время представители этой ветви обитают на Аляске, Сахалине, Камчатке и о. Матюкиль. Повторно красная полевка проникла в регион в конце позднего плейстоцена. В результате второй волны заселения полевки восточной ветви заняли долину р. Колымы и побережье Охотского моря с некоторыми прилегающими островами.

Ключевые слова: красная полевка, секвенирование мтДНК, цитохром *b* (*cytb*), нуклеотидная последовательность, филогенетические связи популяций.

ВВЕДЕНИЕ

Красная полевка *Myodes* (= *Clethrionomys*) *rutilus*, Pallas, 1779 – широко распространенный голарктический вид. При анализе изменчивости нуклеотидного строения митохондриального генома красных полевок ряд авторов выявил 4 основных филогруппы (Iwasa *et al.*, 2002; Abramson, Vodrov, 2008). Согласно этим данным, территорию крайнего Северо-Востока Сибири, включая бассейн р. Колымы и Северное Приохотье с прилежащими островами, населяют полевки восточно-сибирской гаплогруппы. В предыдущих исследованиях было установлено,

что красные полевки Колымского региона, материковой части Северного Приохотья и островов Тауйской губы принадлежат к одной материнской линии, а на о. Матюкиль обитают представители другой генетической ветви (Переверзева и др., 2013). Этот остров расположен в Охотском море, в юго-западной части залива Шелихова. Данные по аллозимной и морфологической изменчивости матюкильских полевок также указывают на их существенные отличия от других островных и материковых популяций региона (Докучаев и др., 2002; Примак, Засыпкин, 2011). Наличие в Северном Приохотье представителей отдельной генетической линии

M. rutilus только на одном острове может быть следствием особенностей расселения вида на Северо-Востоке Азии в плейстоцене. Известны палеонтологические данные по истории формирования и расселения красной полевки. Наиболее древние останки особей рода *Myodes* (= *Clethrionomys*) обнаружены в слоях отложенный раннего плейстоцена Европы и Западной Сибири (Громов, Ербаева, 1995). Самые ранние достоверные ископаемые остатки экземпляров *M. (=Cl.) rutilus* датируются поздним плейстоценом и найдены только в Сибири и на Дальнем Востоке (Громов, Поляков, 1977). Экспансия полевок в Берингию охватывала и территорию современного Дальнего Востока. В настоящее время вид обитает также на Аляске. Для уточнения истории расселения *M. rutilus* и определения филогенетических связей популяций красной полевки Колымского региона и Северного Приохотья использованы полученная нами информация и данные о строении участка гена *cytb* полевок центральной Сибири, Дальнего Востока и Аляски из GenBank.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе использовали данные о строении нуклеотидной последовательности фрагмента (800 пар нуклеотидов) гена *cytb* у 360 экземпляров красных полевок бассейна р. Колымы и Северного Приохотья (Переверзева и др., 2011). Картирование исследуемого участка гена *cytb* проводилось относительно полной нуклеотидной последовательности мтДНК *Myodes regulus* (GenBank № NC016427). Для проведения филогенетического анализа из GenBank были взяты сведения о строении данного участка гена *cytb* у полевок № АВ072218, АВ072219 из окрестностей г. Новосибирска; АУ309424, АУ309425 из окрестностей поселка Стоково (верховье бассейна р. Колымы); АВ072220–АВ072222 с полуострова Камчатка; АВ072223, АВ072224 – с о. Сахалин и АУ309426, АУ309427, АФ119274 – с Аляски. В качестве внешней группы взята последовательность нуклеотидов данного участка гена *cytb* *Myodes rufocanus* Sundevall, 1846 (GenBank № GQ301944).

Статистическая обработка и анализ генетических данных проводились с помощью пакета 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 предыдущих работах исследовалась генетическая структура популяции красной полевки поймы среднего течения р. Колымы и сравнивались островные и континентальные выборки этого вида из Северного Приохотья. Установлено, что популяции полевок бассейна р. Колымы и материковой части побережья Охотского моря относятся к одной материнской линии с анцестральным гаплотипом В1 (Переверзева и др., 2011, 2013). Места отлова красных полевок в бассейне р. Колымы расположены в среднем на расстоянии 300 км от точек сбора образцов на континентальной части побережья Охотского моря. Кроме географической отдаленности существует и большое различие в климатических условиях этих местностей. Климат в районе среднего течения р. Колымы резко континентальный. В экстремальной экологической зоне красные полевки, ведущие зимой активный образ жизни, подвергаются жесткому отбору. По-видимому, высокие темпы размножения полевок позволяют достаточно быстро накапливать витальные мутации без ущерба для общей численности популяции. Можно предположить, что в процессе адаптации к суровым условиям обитания в генофонде популяции происходило интенсивное накопление мутаций, в том числе и в гене *cytb*, который кодирует важнейший фермент метаболизма.

На побережье Охотского моря мягкий морской муссонный климат. По-видимому, в генофонде прибрежных популяций полевок происходит накопление мутаций, адаптивно ценных для обитания в приморских экосистемах. Только два гаплотипа являются общими для выборок красных полевок, собранных в окрестностях г. Магадана и в долине р. Колымы. Это свидетельствует о практически полном отсутствии миграции генов между этими группами полевок. Длительная взаимная изоляция этих сообществ и различное действие отбора способствовали накоплению разных мутаций в данных популяциях.

Выборки полевок из бассейнов рек Колымы и Ямы имеют 5 одинаковых гаплотипов. Можно

предполагать наличие ограниченного потока генов между этими группами. На континентальной части Магаданской области красная полевка обитает в долинах рек и ручьев. Река Малтан впадает в р. Бахапчу – приток р. Колымы. Истоки рек Ямы и Малтана расположены достаточно близко. Эта географическая особенность делает возможным обмен генами между популяциями полевок бассейнов рек Колымы и Ямы.

Для определения уровня дифференциации между популяциями красных полевок долины р. Колымы и континентальной части побережья Приохотья были рассчитаны генетические дистанции в пакете программ ARLEQUIN. Эти величины характеризуют интенсивность потока генов между популяциями полевок и зависящий от него уровень близости генофондов данных родственных сообществ. Генетическая дистанция между выборками красных полевок из долины р. Колымы и всей континентальной части побережья Приохотья составляет $F_{ST} = 0,03544$. Это значение высокодостоверно ($P = 0,00000 \pm 0,00000$). При сопоставлении популяции полевок бассейна р. Колымы по отдельности с выборками из окрестностей г. Магадана и бассейна р. Ямы получены различные результаты. Более высокий уровень дифференциации найден между группами полевок бассейна р. Колымы и окрестностей г. Магадана ($F_{ST} = 0,06072$, $P = 0,00000 \pm 0,00000$). Между выборками из пойм рек Колымы и Ямы наблюдается меньшая степень дифференциации ($F_{ST} = 0,01928$, $P = 0,02703 \pm 0,0139$). Полученные данные свидетельствуют о подразделении популяции *M. rutilus* континентальной части Магаданской области на субпопуляции. Результаты расчетов показывают, что популяция полевок поймы р. Колымы и субпопуляция окрестностей Магадана полностью изолированы друг от друга, а между сообществами красных полевок бассейнов р. Ямы и Колымы, вероятно, возможен обмен генами.

Проведенный в предыдущей работе анализ генетических данных выявил статистически достоверные различия между популяциями полевок островов Тауйской губы, а также между островными и континентальными выборками. Наибольшая генетическая дистанция найдена между популяцией о. Матыкиль и остальными группами. Несмотря на наблюдаемые генети-

ческие различия между популяциями красных полевок континентальной и прибрежной части Магаданской области и островов Тауйской губы, все они относятся к одной филетической линии. В то же время полученные нами результаты свидетельствуют о принадлежности красных полевок о. Матыкиль к другой генетической ветви (Переверзева и др., 2013). При использовании только полученных нами данных определить происхождение популяции полевок о. Матыкиль не представляется возможным. Для выявления филетических связей полевок о. Матыкиль были привлечены сведения о нуклеотидном строении гена *cytb* у особей из дальневосточных и аляскинских популяций. Согласно литературным данным, красная полевка Северо-Востока Азии подразделяется на 4 основные материнские линии, 3 из которых – центральносибирская, восточносибирская и аляскинско-камчатско/сахалинская – населяют Сибирь и Дальний Восток России (Iwasa *et al.*, 2002). Н.А. Абрамсон и С.Ю. Бодров обозначают эти филогруппы как западную, восточную и берингийскую (Abramson, Bodrov, 2008). Принадлежность полевок Колымского региона и Северного Приохотья к определенным филетическим линиям определялась сопоставлением строения фрагмента гена *cytb* у представителей этих филогрупп и исследованных нами особей. Анцестральный гаплотип В1 идентичен АВ072215 (окрестности г. Магадана) восточносибирской линии (Iwasa *et al.*, 2002). Таким образом, все изученные нами выборки полевок, за исключением популяции о. Матыкиль, принадлежат к восточносибирской (восточной) филогруппе. Полевки из окрестностей г. Новосибирска по строению гаплотипов относятся к центральносибирской (западной) линии.

Для определения филогенетических отношений внутри вида *M. rutilus* на Северо-Востоке России и Аляске была построена NJ-дендрограмма (рис. 1). Этот метод основан на бипараметрической модели дистанций Кимуры. Он позволяет корректно реконструировать филогенетические деревья при сравнении близкородственных популяций (Saitou, Imanishi, 1989).

В NJ-дендрограмму входят два кластера. Красные полевки центрального района континента, материковой части побережья и островов Тауйской губы объединены в одну кладу. Обо-

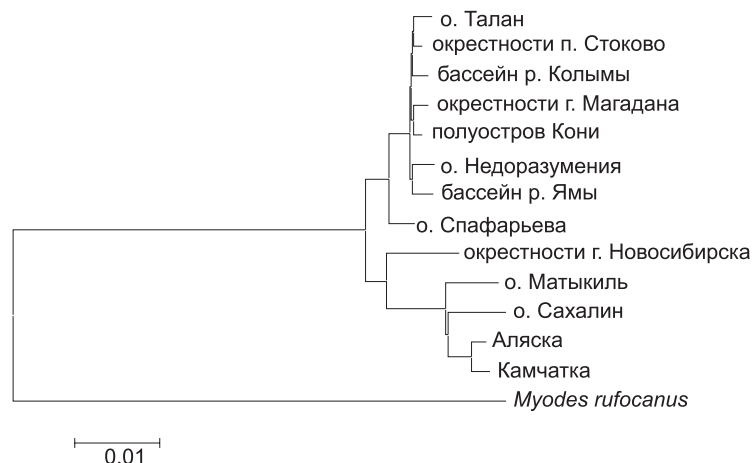


Рис. 1. Филогенетические отношения между некоторыми популяциями красной полевки Северо-Востока Азии и Аляски (NJ-дендрогрaмма).

Масштабный отрезок соответствует числу нуклеотидных замен на один сайт.

собленное расположение на дендрогрaмме ветви, характеризующей популяцию о. Спафарьева, может быть объяснено отделением этого острова от материка ранее всех исследованных островов Тауйской губы (Велижанин, 1976).

Вторая клада объединяет полевок, отловленных в окрестностях г. Новосибирска, на о. Матыкиль, о. Сахалин, Камчатке и Аляске. Ветви дендрогрaммы показывают генетическую отдаленность центральносибирских экземпляров от объединенных в один субкластер матыкильских, аляскинских, сахалинских и камчатских полевок. Субкластеризация образцов, добытых на Аляске и Камчатке, характеризует генетическую близость красных полевок этих открытых популяций. Обособленность на дендрогрaмме популяций островов Матыкиль и Сахалин иллюстрирует уникальность генофондов данных изолированных сообществ.

Генетические различия между полемками колымского региона и Аляски отмечаются и другими авторами. Гаплотипы красных полевок, отловленных в окрестностях пос. Стоково Магаданской области (AY309424 и AY309425), образуют кластер, отличный от клады, включающей гаплотипы аляскинских полевок (AY309426, AY309427 и AF119274) с высокой бутстреп-поддержкой (Cook *et al.*, 2004).

Для уточнения филогенетических отношений гаплотипов красных полевок, населяющих исследованные острова Охотского моря,

Сахалин, Камчатку, Аляску и окрестности г. Новосибирска, построена медианная сеть по принципу минимального числа нуклеотидных замен (рис. 2). На схеме четко представлены 3 группы гаплотипов.

Первая гаплогруппа включает в себя варианты мтДНК полевок из окрестностей г. Новосибирска, наиболее географически близкого к центру возникновения рода *Clethrionomys* (Громов, Ербаева, 1995). От группы 1 отходят две ветви, показывающие нуклеотидные замены, которые приводят к образованию гаплогрупп 2 и 3. Можно предположить, что гипотетический предковый гаплотип, от которого произошли выявленные линии, имеет наибольшее сходство с нуклеотидным строением генов *cytb* линии 1.

В группу 2 входят гаплотипы полевок островных популяций Тауйской губы, образовавшиеся от анцестрального В1 (идентичного по совпадающему участку *cytb* с найденными в окрестностях пос. Стоково AY309425 (Cook *et al.*, 2004)).

Гаплотипы полевок, отловленных на о. Матыкиль, о. Сахалин, Камчатке и Аляске, составляют гаплогруппу 3. Подгруппы 3а и 3б обособлены. Субкластер 3а объединяет гаплотипы полевок о. Матыкиль, 3б – о. Сахалин. Варианты мтДНК особей, населяющих эти острова, имеют единое происхождение от гипотетического митотипа mv5. Каждый из гаплотипов, М1, АВ072223 и АВ072224, отличается от mv5 5 нуклеотидными

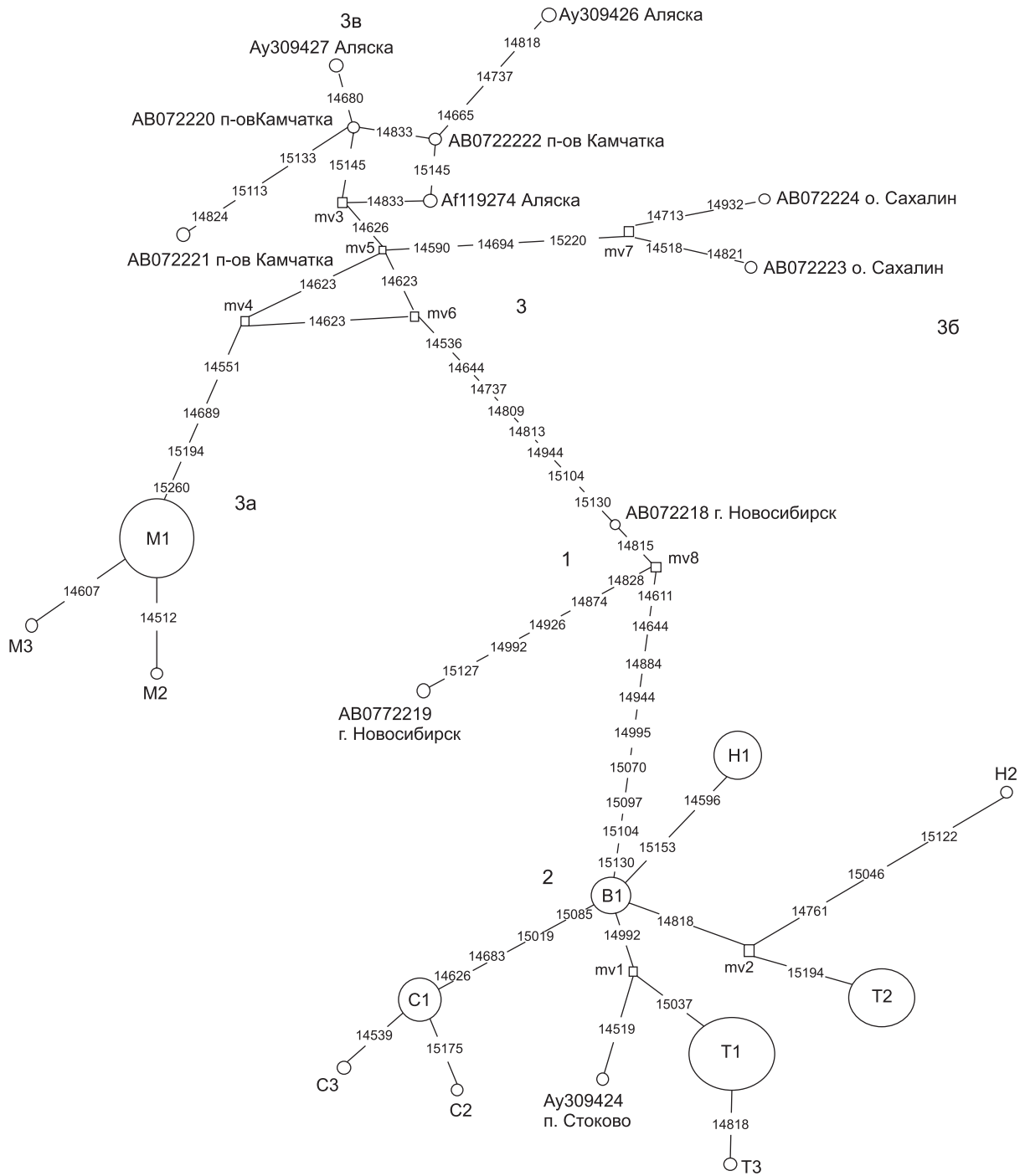


Рис. 2. Медианная сеть гаплотипов мтДНК популяций красной полевки островов Талан (Т), Недоразумения (Н), Спафарьева (С), Матыкиль (М), стоковских, новосибирских, сахалинских, камчатских и аляскинских экземпляров.

Размер кругов пропорционален частоте варианта мтДНК. Цифрами обозначены сайты мутаций на карте полного митохондриального генома *M. regulus* (GenBank № NC016427).

заменами. Это может свидетельствовать о том, что заселение этих островов красными полевками произошло в один временной период. Островные популяции *M. rutilus* формировались под

воздействием дрейфа генов. Остров Матыкиль гораздо меньше по площади, чем Сахалин, поэтому интенсивность стохастических процессов должна быть выше в матыкильской популяции

полевков. Косвенно об этом свидетельствует наличие в популяции полевков о. Матыкиль базального М1, от которого и М2, и М3 отличаются одной нуклеотидной заменой. Гаплотипы красных полевков о. Сахалин АВ072223 и АВ072224 разнятся между собой по 4 сайтам фрагмента гена *cytb*. Остров Сахалин имеет большую площадь. По-видимому, он был заселен красными полевками, принадлежащими, по меньшей мере, к двум материнским сублиниям.

Варианты мтДНК красных полевков, отловленных на Камчатке и Аляске, составляют единую группу 3в в медианной сети. На основании имеющейся в GenBank информации базальным гаплотипом в этом кластере является АВ072220, носитель которого добыт на п-ве Камчатка.

Популяции красной полевки о. Матыкиль, Камчатки, о. Сахалин и Аляски генетически близки. Таким образом, матыкильскую популяцию можно отнести к аляскинско-камчатско/сахалинской (берингийской) линии.

Найденные филогенетические отношения популяций полевков Северного Приохотья и Колымского региона позволяют выдвинуть предположение об особенностях экспансии вида на эти территории. По-видимому, две филогенетические линии, выявленные нами у красных полевков Северного Приохотья, соответствуют двум волнам расселения этого вида на Северо-Востоке Азии в позднем плейстоцене. М.А. Iwasa с соавт. (Iwasa *et al.*, 2002) на основании большей генетической близости популяций красной полевки о. Хоккайдо с полевками о. Сахалин, Камчатки и Аляски, чем с популяциями Магаданской области и Чукотки, полагают, что расселение вида шло из Азии в Америку через Сахалин, Курильскую гряду и Камчатку. Н.А. Абрамсон и С.Ю. Бодров (Abramson, Bodrov, 2008), напротив, считают, что берингийская кладка была сформирована в рефугиуме на Аляске и в течение последнего оледенения распространилась на Камчатку и Сахалин. Мы считаем более реалистичным вариант заселения красной полевкой Северной Америки из Азии в конце плейстоцена, который поддерживают и другие исследователи (Чернявский, 1984; Cook *et al.*, 2004). Распространение вида на восток (Камчатку и Аляску) вряд ли могло идти через острова Курильской гряды. Известно, что даже в период позднеплейстоценовых регрессий, когда уровень

моря падал не менее чем на 100 м, и вдоль всего побережья обнажалась шельфовая зона, между островами центральной части Курильской гряды существовали глубокие проливы (Велижанин, 1976). Поэтому основным путем распространения полевков берингийской гаплогруппы, очевидно, служило побережье Охотского моря, и популяция о. Матыкиль маркирует собой этот позднеплейстоценовый путь.

Время расхождения восточной и берингийской филогрупп красной полевки оценивается в 55–25 тыс. лет (Iwasa *et al.*, 2009). В связи с этим и время проникновения *M. rutilus* на Аляску также может варьировать. Красная полевка могла появиться на Аляске не только в самом конце позднего плейстоцена, но и до последнего ледникового максимума. В наиболее холодный период существования вида ограничивалось немногочисленными рефугиумами. Территория о. Матыкиль, по всей видимости, входила в состав одного из таких рефугиумов. Об этом свидетельствуют сохранившиеся на данном острове некоторые виды лесных трав. Остальная площадь современного Северного Приохотья и бассейна р. Колымы в этот период была покрыта горно-долинными ледниками и безлесными травянистыми и кочкарными тундрами (Воскресенский и др., 1984; Глушкова, 1984), мало пригодными для обитания красной полевки.

Одновременно с потеплением климата представители восточносибирской (восточной) ветви стали расселяться по центральным (бассейн р. Колымы) и прибрежным районам Северо-Востока Азии. Пережить сартанское оледенение они могли в материковых рефугиумах региона. Вероятно, один из подобных участков, судя по обнаруженным останкам красной полевки позднеплейстоценового возраста, находился в бассейне р. Алдан (Вангенгейм, 1977). По-видимому, в это время и были заселены территории, впоследствии ставшие островами Спафарьева и Талан. Их отделение от материка, судя по изменению уровня моря в плейстоцене, произошло в интервале 10–10,5 тыс. лет назад (Велижанин, 1976; Hopkins, 1982; Ложкин, 2002). Проведенный сравнительный анализ филогенетических отношений гаплотипов *cytb* представителей различных популяций красной полевки Северо-Востока Азии и Аляски с привлечением данных палеогеографии позднего плейстоцена

Берингии позволяет предположить, что красные полевки берингийской материнской линии колонизировали Северо-Восток Азии раньше, чем полевки восточной филогруппы.

Таким образом, в результате исследования найдены филогенетические связи некоторых популяций красной полевки Северного Приохотья и бассейна р. Колымы. Установлено, что заселение Северо-Востока Азии *M. rutilus* происходило как минимум дважды, что и определило особенности генетической структуры вида в этом регионе. Изолированная уникальная популяция красной полевки о. Матыкиль является самой древней среди исследованных групп Магаданской области. Родственные ей сообщества полевок обитают на Камчатке, Аляске и о. Сахалин. Все остальное население *M. rutilus* Колымского региона и Северного Приохотья – потомки позднелейстоценовых вселенцев из Сибири. Обитая на достаточно большой по площади и гетерогенной по своим климатическим условиям территории в течение длительного времени, красная полевка распалась на две большие континентальные группы. Первая включает в себя представителей колымской популяции, для которой характерен свободный обмен генами на большой территории бассейна р. Колымы. Материковая часть побережья Охотского моря населена второй генетически обособленной популяцией полевок, подразделенной на ряд субпопуляций. Можно предполагать крайне ограниченный обмен генами между популяциями полевок бассейна р. Колымы и материковой части Северного Приохотья, так как этому процессу препятствует охотско-колымский водораздел. Острова Тауйской губы Охотского моря населены полностью изолированными популяциями *M. rutilus*, обладающими уникальными генофондами.

ЛИТЕРАТУРА

- Вангенгейм Э.А. Палеонтологическое обоснование стратиграфии антропогена Северной Азии (по млекопитающим). М.: Наука, 1977. 171 с.
- Велижанин А.Г. Время изоляции материковых островов северной части Тихого океана // Докл. АН СССР. 1976. Т. 231. № 1. С. 205–207.
- Воскресенский С.С., Чанышева М.Н., Воскресенский И.С. и др. Плейстоценовые оледенения бассейна Колымы. Плейстоценовые оледенения Востока Азии. Магадан: СВКНИИ ДВНЦ АН СССР, 1984. С. 57–65.
- Глушкова О.Ю. Морфология и палеогеография позднелейстоценовых оледенений Северо-Востока СССР. Плейстоценовые оледенения Востока Азии. Магадан: СВКНИИ ДВНЦ АН СССР, 1984. С. 28–42.
- Громов И.М., Ербаева М.А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб.: ЗИН РАН, 1995. Вып. 167. 522 с.
- Громов И.М., Поляков И.Я. Фауна СССР. Млекопитающие. Л.: Наука, 1977. Т. 3. Вып. 8. 504 с.
- 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., Соловчук 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., Примак А.А., Дубинин Е.А. Генетическая структура популяций красной полевки *Myodes* (= *Clethrionomys*) *Rutilus* Pallas, 1779 Северного Приохотья по данным об изменчивости нуклеотидных последовательностей гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК // Вавилов. журн. генет. и селекции. 2013. Т. 17. № 3. С. 435–443.
- 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.
- Abramson N.I., Bodrov S.Yu. Genetic differentiation and phylogeography of *Clethrionomys rutilus* Pallas 1811 inferred from variation of mitochondrial cytochrome *b* gene // 11th Intern. Conf. «Rodens et Spatium» on Rodent Biology. Myshkin, Russia, July 24–28. Moscow: VTO RAS, 2008. P. 64.
- Bandelt H.-J., Forster P., Röhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Mol. Biol. Evol. 1999. V. 16. P. 37–48.
- Cook J.A., Runck A.M., Conroy C.J. Historical biogeography at the crossroads of the northern continents: molecular phylogenetics of red-backed voles (Rodentia: Arvicolinae) // Mol. Phylogenetics and Evol. 2004. V. 30. P. 767–777.
- 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.
- Hopkins D.M. Aspects of the Paleogeography of Beringia during the Late Pleistocene // Paleogeology. of Beringia. N.Y.: Acad. Press, 1982. P. 3–28.
- Irwin D.M., Koche T.D., Wilson A.C. Evolution of the cytochrome *b* gene of Mammals // J. Mol. Evol. 1991. No. 32. P. 128–144.
- Iwasa M.A., Kartavtseva I.V., Dobrotvorskyy A.K. et al. Local differentiation of *Clethrionomys rutilus* in northeastern Asia inferred from mitochondrial gene sequences // Mamm. Biol. 2002. V. 67. P. 157–166.

- Iwasa M.A., Kostenko V.A., Frisman L.V. *et al.* Phylogeography of the root vole *Microtus oeconomus* in Russian Far East: A special reference to comparison between Holarctic and Palearctic voles // *Mammal Study*. 2009. V. 34. P. 123–130.
- Saitou N., Imanishi T. Relative efficiencies of the Fitch-Margoliash, maximum-parsimony, maximum-likelihood, maximum-evolution, and neighbor-joining methods of phylogenetic tree construction in obtaining the correct tree // *Mol. Biol. Evol.* 1989. V. 6. P. 514–525.
- Tamura K., Peterson D. *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.

PHYLOGENETIC RELATIONSHIPS AMONG POPULATIONS OF THE RED VOLE *MYODES* (= *CLETHRIONOMYS*) *RUTILUS* PALLAS, 1779 IN THE NORTHERN PRIOKHOTYE AND KOLYMA REGIONS

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: vvperverzeva@mail.ru

Summary

The goal of the work was the determination of phylogenetic relationships in red vole associations of the Northern Priokhotye and Kolyma regions on the base of analysis of partial mtDNA *cytb* gene sequence polymorphism in some *Myodes* (*Clethrionomys*) *rutilus* populations of Northeastern Asia and Alaska. Genetic analysis allowed the different levels of differentiation among red vole populations from the basins of Kolyma and Yama rivers and the suburbs of Magadan city to be determined. The haplotypes of red vole in the populations from islands of Tauysk Bay, the continental part of the Northern Priokhotye region, and the Kolyma region belong to the eastern lineage with the basal B1 gene variant. The haplotypes of representatives of populations from Kamchatka, Alaska, and Matykil and Sakhalin islands belong to the Beringean lineage. The Siberian samples differ significantly from the above lineages, being an interlink between them. The differentiation of red vole populations in the region and phylogenetic relationships among groups appear to be a consequence of certain features of the species expansion to the northeast in the Late Pleistocene. The first wave of red vole migrated to North America across the Bering land bridge. Presently the descendants of this wave inhabit Alaska, Sakhalin, Kamchatka, and Matykil island. For the second time, the red vole entered the region at the end of the Late Pleistocene. During the second wave of dispersal, red voles from the eastern branch occupied the drainage area of the Kolyma river and the coast of the Sea of Okhotsk together with some neighboring islands.

Key words: red vole, mtDNA sequencing, cytochrome *b* (*cytb*), nucleotide sequence, phylogenetic relationships among populations.