

УДК 575.174 : 599.323.4

## ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ КРАСНОЙ ПОЛЕВКИ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ И КАМЧАТКИ

Л. Ю. Чернявский<sup>1</sup>, О. Н. Жигилева<sup>1\*</sup>, А. Ю. Левых<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Тюменский государственный университет (ул. Володарского, 6, Тюмень, Россия, 625003), \*zhigileva@mail.ru

<sup>2</sup> Научный центр изучения Арктики (ул. Республики, 20, Салехард, Ямало-Ненецкий автономный округ, Россия, 629008)

Представлены данные о генетическом разнообразии и дифференциации популяций красной полевки *Clethrionomys rutilus* в двух частях ареала: в Западной Сибири (Куноватский заказник, памятник природы «Ангальский мыс», заповедник «Малая Сосьва», Надымские сопки, пойма р. Таз) и на п-ове Камчатка (Корякский и Кроноцкий государственные заповедники). С применением четырех динуклеотидных микросателлитных праймеров выявлено 69 межмикросателлитных последовательностей (ISSR-маркеров). Среднее значение доли полиморфных локусов ( $P$ ) у *C. rutilus* составило 62 %, генетическое разнообразие ( $h$ ) – 0,23. Показатели полиморфизма варьировали в пределах:  $P = 33–80$  %,  $h = 0,10–0,32$  в популяциях Камчатки и  $P = 28–94$  %,  $h = 0,10–0,36$  – в Сибири. Средние показатели генетического полиморфизма не различались у полевок Западной Сибири и Камчатки. Уровень полиморфизма также не различался у полевок северных и южных районов Сибири, несмотря на значительную протяженность в широтном направлении и принадлежность исследованных районов к разным природно-климатическим подзонам, от тундры до северной лесостепи. Не выявлено различий генетического разнообразия полевок, обитающих на антропогенно трансформированных и особо охраняемых природных территориях. Несмотря на отсутствие различий в показателях полиморфизма, между популяциями красной полевки Западной Сибири и Камчатки наблюдались различия по показателям генетической дифференциации. Генетическая дифференциация популяций полевок Камчатки была в два раза больше, поток генов – в три раза меньше, чем в Сибири. Данные о генетическом разнообразии красной полевки могут быть использованы для мониторинга биоразнообразия особо охраняемых природных территорий северных регионов.

Ключевые слова: красная полевка; генетический полиморфизм; ДНК-маркеры; дифференциация популяций; Западная Сибирь; Камчатка

Для цитирования: Чернявский Л. Ю., Жигилева О. Н., Левых А. Ю. Генетическое разнообразие и дифференциация популяций красной полевки Западной Сибири и Камчатки // Труды Карельского научного центра РАН. 2025. № 1. С. 80–91. doi: 10.17076/bg2027

**L. Yu. Chernyavskiy<sup>1</sup>, O. N. Zhigileva<sup>1\*</sup>, A. Yu. Levykh<sup>2</sup>. GENETIC DIVERSITY AND DIFFERENTIATION OF RED-BACKED VOLE POPULATIONS IN WESTERN SIBERIA AND KAMCHATKA**

<sup>1</sup> Tyumen State University (6 Volodarsky St., 625003, Tyumen, Russia), \*zhigileva@mail.ru

<sup>2</sup> Arctic Research Center of the Yamal-Nenets Autonomous Okrug (20 Respubliki St., 629008 Salekhard, Yamalo-Nenets Autonomous Okrug, Russia)

The article presents data on the genetic diversity and differentiation of populations of the Northern red-backed vole *Clethrionomys rutilus* in two parts of its range: in Western Siberia (Kunovatsky Sanctuary, Angalsky Mys Nature Monument, Malaya Sos'va State Nature Reserve, Nadym Hills, Taz River floodplain) and the Kamchatka Peninsula (Koryaksky and Kronotsky State Nature Reserves). Using four dinucleotide microsatellite primers, 69 inter-simple sequence repeat (ISSR) markers were identified. The average percentage of polymorphic loci for 15 populations of *C. rutilus* was 62 % and the genetic diversity was 0.23. These indices varied widely:  $P = 33\text{--}80\%$ ,  $h = 0.10\text{--}0.32$  in *C. rutilus* from the Kamchatka Peninsula and  $P = 28\text{--}94\%$ ,  $h = 0.10\text{--}0.36$  in Western Siberia. The average levels of genetic polymorphism did not differ between West Siberian and Kamchatka voles. Northern and southern regions of Siberia did not differ in polymorphism levels either, despite the significant latitudinal span and fact that the surveyed areas belonged to different environmental and climatic subzones, from tundra to northern forest-steppe. We found no differences in the levels of genetic diversity of vole populations living in protected areas versus man-modified ones. Notwithstanding the absence of differences in polymorphism rates, the genetic differentiation in red-backed vole populations differed between West Siberia and Kamchatka. The genetic differentiation between *C. rutilus* populations in Kamchatka was twice- and the gene flow thrice that of Siberian populations. Data on the genetic diversity of the red-backed vole can be used for monitoring of protected areas in northern regions.

**Key words:** Northern red-backed vole; genetic polymorphism; DNA markers; population differentiation; Western Siberia; Kamchatka

For citation: Chernyavskiy L. Yu., Zhigileva O. N., Levykh A. Yu. Genetic diversity and differentiation of red-backed vole populations in Western Siberia and Kamchatka. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2025. No. 1. P. 80–91. doi: 10.17076/bg2027

## **Введение**

Красная полевка *Clethrionomys rutilus* (Pallas, 1779) – обычный представитель голарктической фауны, широко распространенный в Северо-Восточной Евразии вид, достигающий высокой численности и зачастую доминирующий в сообществах мелких млекопитающих лесной зоны. Благодаря обилию и повсеместному распространению лесные полевки играют значимую роль в северных экосистемах, а также служат хорошими модельными объектами как для проверки биогеографических гипотез [Cook et al., 2004; Deffontaine et al., 2009; Filipi et al., 2015; Kohli et al., 2015], так и для экологического мониторинга, в том числе на территориях со значительной антропогенной нагрузкой [Wickliffe et al., 2006; Модоров, 2014; Ракитин и др., 2016; Orekhova et al., 2023; Григоркина и др., 2024]. При изучении биоразнообразия на ООПТ особенно важны разработка и применение эффективных и неинвазивных

методов, основанных на генетических технологиях [Tuomi et al., 2023].

Мониторинг генетического разнообразия популяций животных северных экосистем приобретает особую актуальность на фоне происходящих в Арктике климатических изменений. Лесные полевки представляют собой идеальную модель для этой цели, поскольку в ряде исследований показана адаптивная перестройка генетической структуры их популяций в градиенте климатических условий [Boratyński et al., 2011, 2014; Honda et al., 2019; Folkertsma et al., 2024]. При этом популяционно-генетические параметры полевков особо охраняемых природных территорий (ООПТ) могут использоваться в качестве контроля при принятии научно обоснованных решений в целях охраны природы, лесного и сельского хозяйства.

Генетический полиморфизм красной полевки изучали главным образом с использованием маркеров мтДНК [Iwasa et al., 2002; Переверзева и др., 2011, 2013а, б; Kawai et al., 2013].

По результатам секвенирования участка гена цитохрома *b* (*Cytb*) у красной полевки Северо-Восточной Азии установлено высокое генетическое разнообразие [Переверзева, Примак, 2016], а также выявлены четыре филогенетические линии – берингийская, восточно-сибирская, центрально-сибирская и о. Хоккайдо [Iwasa et al., 2002; Abramson, Vodrov, 2008]. Красная полевка берингийской линии распространена на Аляске, о. Сахалин, п-ове Камчатка и Корякском нагорье [Abramson, Vodrov, 2008; Дубинин, 2018]. На юге Западной Сибири (Новосибирск) и далее на запад вплоть до Финляндии встречаются полевки центрально-сибирской (западной) линии [Iwasa et al., 2002]. Хотя в более поздних исследованиях выдвинуто предположение о наличии более сложной внутривидовой структуры *C. rutilus* на Урале [Ракитин и др., 2015].

Несмотря на хорошую изученность, маркеры мтДНК имеют ряд ограничений. В частности, митохондриальные гены, такие как цитохром *b*, часто неэффективны для разрешения филогенетических связей в случае быстрой и недавней эволюционной радиации, что характерно для Arvicolinae [Galewski et al., 2006]. Например, высоковариабельный митохондриальный локус давал худшие показатели для различения четырех криптических видов р. *Microtus* (Schrank, 1798) по сравнению с консервативным ядерным локусом [Belfiore et al., 2003]. В другом исследовании ядерные (микросателлитные) маркеры дали более адекватные оценки генетического разнообразия и популяционной структуры, в отличие от мтДНК [Tallmon et al., 2002]. У красной полевки Среднего, Полярного Урала и Южного Ямала не было выявлено выраженной генетической дифференциации или наличия какого-либо (географического, средового) тренда в распределении гаплотипов мтДНК [Ракитин и др., 2015]. Кроме того, в исследовании, проведенном на нескольких видах млекопитающих, показано, что дивергенция цитохрома *b*, по-видимому, не играет роли в адаптации к холоду [Малярчук, 2011].

Применение маркеров мтДНК у полевок р. *Clethrionomys* также осложняется распространением у них явления переноса митохондриального генома между родственными видами в зонах симпатрии. Так, на западной границе ареала красная полевка обитает совместно с близкородственным видом – европейской рыжей полевкой *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780). Между этими видами выявлена древняя интрогрессивная гибридизация, заключающаяся в переносе митохондриального генома красной полевки к рыжей [Tegelström, 1987; Потапов и др., 2007]. Генетическая линия

рыжей полевки с мтДНК красной в настоящее время широко распространена на севере Европы, Южном Урале и в Западной Сибири [Абрамсон и др., 2009; Мельникова, 2014; Жигилева, Горбачева, 2017]. Аналогичная картина выявлена на восточной границе ареала красной полевки – в Северной Америке, где установлена зона интрогрессии мтДНК этого вида в генофонд другого более южного представителя лесных полевок – *Clethrionomys gapperi* (Vigors, 1930) [Runck et al., 2009].

В отличие от митохондриальных, мультилокусные маркеры ядерной ДНК позволяют получить оценку полиморфизма не отдельного гена, а множества участков генома, доступны для изучения у разных видов животных вне зависимости от степени изученности их частной генетики, высокополиморфны и чувствительны для межпопуляционных сравнений. Они могут стать хорошим дополнением к стандартным учетам численности и оценке состояния популяций мелких млекопитающих на ООПТ в целях мониторинга. Для этого необходимо выявление референсных значений популяционно-генетических параметров видов-мониторов.

Цель данной работы – сравнительная оценка показателей полиморфизма, генетического разнообразия и дифференциации популяций красной полевки в разных частях видового ареала на основе мультилокусных маркеров ядерной ДНК.

## Материалы и методы

Материал собирали в ходе неизбирательных отловов мелких млекопитающих методами канавок и ловушко-линий в 2017–2021 гг. в восьми районах. В Западной Сибири отлов полевок проводили на территориях Ямало-Ненецкого автономного округа (ЯНАО): стационаре «Стерх» (Куноватский заказник); окрестностях г. Салехарда (памятник природы «Ангальский мыс»); г. Надыме (надымские сопки); в пойме р. Таз в 50 км к юго-юго-востоку от пос. Тазовский; Ханты-Мансийского автономного округа ХМАО – Югра в заповеднике «Малая Сосьва» имени В. В. Раевского (поселок Шухтунгорт, Березовский район). Также полевки были отловлены в Корякском автономном округе Камчатского края на территории Корякского государственного заповедника в трех районах: на побережье оз. Таловское; в пойме р. Тылакрьываям и пойме р. Ичигиннываям. Для сравнения использовали данные по полиморфизму красной полевки из Кроноцкого государственного заповедника (Камчатка) [Zhigileva et al., 2020] и юга Западной Сибири [Жигилева, Горбачева, 2017], исследованные по сопоставимому набору генетических маркеров.

Всего, с учетом этих данных, было изучено 346 особей, в том числе 185 – в Сибири и 161 – на Камчатке (табл. 1, рис. 1).

Для генетических исследований брали образцы мышечной ткани полевков, которые фиксировали в 96%-м этаноле и хранили при –20 °С. ДНК экстрагировали методом щелочного лизиса [Bender et al., 1983]. Генотипирование полевков проводили методом полимеразной цепной реакции последовательностей, ограниченных простыми повторами (англ. Inter simple

sequence repeat polymerase chain reaction – ISSR-PCR) [Zietjiewicz et al., 1994]. Для ISSR-PCR использовали праймеры с динуклеотидными повторами (AG)<sub>8</sub>C (UBC-808), (AG)<sub>8</sub>G (UBC-809), (AG)<sub>8</sub>T (UBC-807), (CA)<sub>8</sub>G (UBC-818). Амплификацию проводили в 25 мкл реакционной смеси, содержащей стандартный ПЦР-буфер, 4 мМ MgCl<sub>2</sub>, 0,2 мМ каждого из dNTPs, 1 мкл раствора тотальной ДНК, 2,5 мМ праймера и 0,2 ед/мкл Taq-полимеразы («Биолабмикс», Россия) в следующем режиме: 94 °С – 7 мин, затем

Таблица 1. Места отлова и количество исследованных особей красной полевки

Table 1. Collection locations and number of studied individuals of northern red-backed vole

№ No.	Локалитет Locality	Координаты Coordinates	Год Year	Число особей Number of individuals
Ямало-Ненецкий автономный округ, Западная Сибирь Yamalo-Nenets Autonomous Okrug, Western Siberia				
1	Куноватский заказник Kunovatsky Nature Reserve	N65.183°, E66.587°	2021	39
2	Памятник природы «Ангальский мыс» Natural monument «Angalsky Mys»	N66.622°, E66.556°	2021	4
3	Окрестности г. Надым Vicinity of Nadym	N65.515°, E72.512°	2021	45
4	Пойма р. Таз Floodplain of the Taz River	N67.018°, E79.237°	2021	15
Ханты-Мансийский автономный округ ХМАО – Югра, Западная Сибирь Khanty-Mansiysk Autonomous Okrug KhMAO – Yugra, Western Siberia				
5	Заповедник «Малая Сосьва» Nature Reserve «Malaya Sosva»	N62.376°, E64.097°	2019	22
12	Приобский полигон хранения отходов* Priobsky waste disposal site*	N56.256°, E68.908°	2009	13
Юг Западной Сибири South of Western Siberia				
13	Уватский район* Uvatsky District*	N59.274°, E69.490°	2015	6
14	Биостанция «Оз. Кучак»* Biological station «Lake Kuchak»*	N57.349°, E66.056°	2007	16
15	Ишимский район* Ishim District*	N56.256°, E68.908°	2015	25
Корякский государственный заповедник, Камчатский край Koryak State Nature Reserve, Kamchatka Krai				
6	Побережье оз. Таловское Coast of Lake Talovskoye	N61.340, E164.678°	2017	31
7	Пойма р. Тылакрьльваям Floodplain of the Tylakrylvayam River	N61.399, E164.530°	2017	4
8	Пойма р. Ичигиннуваям Floodplain of the Ichiginnyvayam River	N61.293°, E164.957°	2017	39
Кроноцкий государственный заповедник, Камчатский край Kronotsky State Nature Reserve, Kamchatka Krai				
9	Долина Гейзеров** Valley of Geysers**	N54.436°, E160.136°	2015	65
10	Долина Смерти** Death Valley**	N54.468°, E160.189°	2015	4
11	Побережье оз. Курильское** Coast of Lake Kurilskoye**	N51.485°, E157.041°	2016	18

Примечание. \* По: Жигилева, Горбачева, 2017; \*\* по: Zhigileva et al., 2020.

Note. \* According to: Zhigileva, Gorbacheva, 2017; \*\* according to: Zhigileva et al., 2020.

94 °C – 30 с, 52 °C – 45 с, 72 °C – 2 мин (40 циклов); 72 °C – 7 мин. Продукты ПЦР разделяли методом электрофореза в 6%-м полиакриламидном геле в 1×Трис-ЭДТА-боратном буфере.

Долю полиморфных локусов ( $P$ ), генетическое разнообразие ( $h$ ), наблюдаемое ( $n_a$ ) и эффективное ( $n_e$ ) число аллелей, генетические дистанции Нея ( $D$ ), общее ( $H_T$ ) и внутрипопуляционное генетическое разнообразие ( $H_S$ ), показатель генетической дифференциации ( $G_{ST}$ ), поток генов ( $N_m$ ) рассчитывали

с использованием программы POPGEN [Yeh et al., 1999]. Дендрограммы строили на основании генетических дистанций Нея методом UPGMA с использованием этой же программы.

## Результаты и обсуждение

Всего с использованием пяти динуклеотидных праймеров у полевок было получено 69 ампликонов, их число варьировало от 9 до 16 в зависимости от района исследования (табл. 2).



Рис. 1. Расположение мест отлова полевок.

А. Западная Сибирь: 1 – Куноватский заказник, 2 – памятник природы «Ангальский мыс», 3 – Надым, 4 – пойма р. Таз, 5 – заповедник «Малая Сосьва»; 12 – Приобский полигон, 13 – Уватский район, 14 – биостанция «Оз. Кучак», 15 – Ишимский район.

Б. Камчатка: Корякский государственный заповедник: 6 – побережье оз. Таловское; 7 – пойма р. Тылакрьлваям; 8 – пойма р. Ичигинываям (наши данные); Кроноцкий государственный заповедник: 9 – Долина Гейзеров, 10 – Долина Смерти, 11 – побережье оз. Курильское.

Обозначения: ● – наши данные; ■ – по: Жигилева, Горбачева, 2017; ▲ – по: Zhigileva et al., 2020

Fig. 1. Location of vole collection sites.

A. Western Siberia: 1 – Kunovatsky Nature Reserve, 2 – Natural monument “Angalsky Mys”, 3 – Nadym, 4 – Floodplain of the Taz River, 5 – Nature Reserve “Malaya Sosva”; 12 – Priobsky waste disposal site, 13 – Uvatsky District, 14 – Biological station “Lake Kuchak”, 15 – Ishim District.

B. Kamchatka: Koryak State Nature Reserve: 6 – coast of Lake Talovskoye; 7 – floodplain of the Tylakrylvayam River; 8 – floodplain of the Ichiginnyayam River; Kronotsky State Nature Reserve: 9 – Valley of Geysers, 10 – Death Valley, 11 – coast of Lake Kurilskoye.

Note: ● – our data; ■ – according to: Zhigileva, Gorbacheva, 2017; ▲ – according to: Zhigileva et al., 2020

Таблица 2. Количество ампликонов в ISSR-паттернах красной полевки из разных регионов

Table 2. Number of amplicons in ISSR patterns of northern red-backed vole from different regions

Регион Region	Праймеры Primers				
	UBC-808	UBC-820	UBC-825	UBC-823	UBC-828
ЯНОО Yamalo-Nenets Autonomous Okrug	14	8	10	13	10
ХМАО Khanty-Mansiysk Autonomous Okrug	16	8	10	11	12
Юг Западной Сибири South of Western Siberia	16	8	10	11	12
Корякский заповедник Koryak Nature Reserve	14	8	10	13	10
Кроноцкий заповедник Kronotsky Nature Reserve	9	10	7	12	9

Показатели ISSR-полиморфизма красной полевки из двух сравниваемых регионов практически не различались и составили в среднем:  $P = 62,8\%$ ,  $h = 0,234$ ,  $n_a = 1,63$ ,  $n_e = 1,4$ . Поскольку эти оценки получены с привлечением большого числа локусов (69) для большого числа популяций (15) с обширной географией выборки как в широтном, так и в долготном направлении, можно считать эти показатели средним уровнем ISSR-полиморфизма, типичным для красной полевки, и использовать их в качестве референсных значений для этого вида при проведении мониторинга.

В пределах каждого региона наблюдался значительный разброс показателей в зависимости от места отлова (табл. 3). Генетическое разнообразие в популяциях полевки п-ова Камчатка варьировало от 0,10 до 0,32, процент полиморфных локусов – в пределах 33–80 %,

наблюдаемое и эффективное число аллелей – в пределах 1,26–1,8 и 1,16–1,57 соответственно. Наибольший уровень полиморфизма наблюдался у красной полевки, отловленной в пойме р. Ичигинная на территории Корякского государственного заповедника ( $P = 80\%$ ,  $h = 0,32$ ,  $n_a = 1,80$ ,  $n_e = 1,57$ ), а наименьший ( $P = 26,3\%$ ,  $h = 0,10$ ,  $n_a = 1,26$ ,  $n_e = 1,19$ ) – в Долине Смерти на территории Кроноцкого заповедника.

Средние показатели для шести выборок п-ова Камчатка составили:  $P = 56,11\%$ ,  $h = 0,216$ ,  $n_a = 1,56$ ,  $n_e = 1,35$ . Для девяти выборок красной полевки Западной Сибири средние показатели полиморфизма были приблизительно на 10 % выше:  $P = 67,29\%$ ,  $h = 0,247$ ,  $n_a = 1,67$ ,  $n_e = 1,43$ , но эти различия не являлись статистически значимыми. Разброс значений в популяциях полевок Западной Сибири также был больше ( $P = 28–94\%$ ,  $h = 0,10–0,36$ ,  $n_a = 1,28–1,94$ ,

Таблица 3. Показатели ISSR-полиморфизма в популяциях красной полевки

Table 3. ISSR polymorphism indices of northern red-backed vole populations

Регион Region	№ No.	Локалитет Locality	$n$	$P, \%$	$n_a$	$n_e$	$h$
Западная Сибирь Western Siberia Ямало-Ненецкий автономный округ Yamalo-Nenets Autonomous Okrug	1	Куноватский заказник Kunovatsky Nature Reserve	39	76,81	1,77	1,44	0,257
	2	Памятник природы «Ангальский мыс» Natural monument «Angalsky Mys»	4	55,07	1,55	1,39	0,217
	3	Окрестности г. Надым Vicinity of Nadym	45	72,46	1,72	1,46	0,262
	4	Пойма р. Таз Floodplain of the Taz River	15	62,32	1,62	1,43	0,244
Ханты-Мансийский автономный округ Khanty-Mansiysk Autonomous Okrug	5	Заповедник «Малая Сосьва» Nature Reserve «Malaya Sosva»	22	69,57	1,70	1,34	0,212
	12	Приобский полигон хранения отходов* Priobsky waste disposal site*	13	69,40	1,69	1,42	0,240
Юг Западной Сибири South of Western Siberia	13	Уватский район* Uvatsky District*	6	77,80	1,78	1,61	0,330
	14	Биостанция «Оз. Кучак»* Biological station «Lake Kuchak»*	16	27,80	1,28	1,17	0,100
	15	Ишимский район* Ishim District*	25	94,40	1,94	1,64	0,360
П-ов Камчатка Kamchatka Peninsula Корякский заповедник Koryak State Nature Reserve	6	Побережье оз. Таловское Coast of Lake Talovskoye	31	71,01	1,71	1,16	0,239
	7	Пойма р. Тылакрьльваям Floodplain of the Tylakrylvayam River	4	33,33	1,33	1,27	0,146
	8	Пойма р. Ичигинная Floodplain of the Ichiginnyvayam River	39	79,71	1,80	1,57	0,317
П-ов Камчатка Kamchatka Peninsula Кроноцкий заповедник Kronotsky State Nature Reserve	9	Долина Гейзеров** Valley of Geysers**	65	71,05	1,71	1,47	0,263
	10	Долина Смерти** Death Valley**	4	26,32	1,26	1,19	0,103
	11	Побережье оз. Курильское** Coast of Lake Kurilskoye**	18	55,26	1,55	1,41	0,230

Примечание.  $n$  – число исследованных особей,  $P$  – процент полиморфных локусов,  $n_a$  – наблюдаемое число аллелей,  $n_e$  – эффективное число аллелей,  $h$  – генетическое разнообразие, \* по: Жигилева, Горбачева, 2017; \*\* по: Zhigileva et al., 2020.

Note.  $n$  – number of individuals studied,  $P$  – percentage of polymorphic loci,  $n_a$  – observed number of alleles,  $n_e$  – effective number of alleles,  $h$  – genetic diversity, \* according to: Zhigileva, Gorbacheva, 2017; \*\* according to: Zhigileva et al., 2020.

$n_e = 1,17-1,64$ ), чем на Камчатке. Несколько более высокий уровень полиморфизма и разброс показателей в Сибири, вероятно, связан с более обширной географией районов проведения исследования (рис. 1).

Более высокие показатели полиморфизма могут быть обусловлены благоприятными условиями обитания, высокой эффективной численностью популяции, значительной величиной потока генов, а более низкие – ограничением миграции, изоляцией в связи с фрагментацией ареала, снижением популяционной численности и связанными с ним эффектами дрейфа генов. Эти изменения могут быть опосредованы популяционной динамикой, поскольку красная полевка – вид с выраженной циклическостью численности [Boonstra, Krebs, 2012].

При этом в Сибири не наблюдалось различий между уровнем генетического разнообразия популяций красной полевки, обитающих на особо охраняемых и антропогенно трансформированных территориях. Так, выявлены практически идентичные показатели полиморфизма полевков в заповеднике «Малая Сосьва» и Приобском полигоне хранения отходов (ХМАО) (табл. 3). Также уровень полиморфизма не различался у полевков северных и южных районов Сибири, несмотря на значительную протяженность в широтном направлении и принадлежность исследованных районов к разным природно-климатическим подзонам, от лесотундры до северной лесостепи.

Полученные нами данные по ISSR-полиморфизму полевков подтверждают результаты, полученные ранее другими авторами [Ракитин и др., 2015], изучавшими полиморфизм мтДНК красной полевки Среднего, Полярного Урала и Южного Ямала. Ими также не выявлено выраженной генетической дифференциации или наличия какого-либо (географического, среднего) тренда в распределении гаплотипов. Не обнаружено различий по набору и частоте аллелей восьми аллозимных локусов в популя-

циях красных полевков из зоны Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРСа), сопредельных с ним участков, а также территорий Урала и Зауралья с фоновым уровнем радиоактивного загрязнения [Модоров, 2014]. Хотя в других исследованиях выявлен повышенный уровень изменчивости микросателлитных локусов и мтДНК в популяциях полевков сопредельных с ВУРС территорий [Ракитин и др., 2016; Григоркина и др., 2024].

Общее ( $H_T$ ) и внутривидовое ( $H_S$ ) генетическое разнообразие составило соответственно 0,30 и 0,24 у полевков Западной Сибири, практически не отличаясь от этих показателей полевков Камчатки (0,35 и 0,21). Несмотря на отсутствие различий в показателях полиморфизма, между популяциями красной полевки Западной Сибири и Камчатки выявлены различия по уровням генетической дифференциации. При сопоставимых расстояниях, около 900 км между крайними исследованными точками, показатель генетической дифференциации ( $G_{ST}$ ) популяций полевков на севере Западной Сибири был в 2 раза меньше, а поток генов ( $N_m$ ) – в 3 раза выше по сравнению с популяциями полевков Камчатки (табл. 4).

Генетические дистанции между популяциями полевков Западной Сибири варьировали в пределах от 0,033 до 0,162. На дендрограмме популяции полевков распадаются на два кластера, в первый вошли полевки Куноватского заказника (1), Надымского (3) и Тазовского районов (4), во второй – Салехарда (2) и бассейна р. Сосьвы (5) (рис. 2, А). Между исследованными популяциями полевков севера Западной Сибири (ЯНАО) наблюдается выраженный поток генов ( $N_m = 2,13$ ), в отличие от Камчатского региона, где популяции полевков из разных заповедников изолированы.

На дендрограмме популяции полевков Корякского (6–8) и Кроноцкого (9–11) заповедников образуют отдельные хорошо выраженные кластеры (рис. 2, Б). Между полевками Корякского

Таблица 4. Показатели генетической дифференциации популяций красной полевки

Table 4. Indicators of genetic differentiation of northern red-backed vole populations

Регион Region	$D$	$H_T$	$H_S$	$G_{ST}$	$N_m$
Западная Сибирь Western Siberia	0,0326 – 0,1619	0,3018	0,2445	0,1899	2,1325
П-ов Камчатка Kamchatka Peninsula	0,0757 – 0,4599	0,3453	0,2050	0,4061	0,7311

Примечание.  $D$  – генетическая дистанция Нея,  $H_T$  – общее генетическое разнообразие,  $H_S$  – внутривидовое генетическое разнообразие,  $G_{ST}$  – показатель генетической дифференциации,  $N_m$  – поток генов.

Note.  $D$  – Nei's genetic distance,  $H_T$  – total genetic diversity,  $H_S$  – intrapopulation genetic diversity,  $G_{ST}$  – genetic differentiation index,  $N_m$  – gene flow.

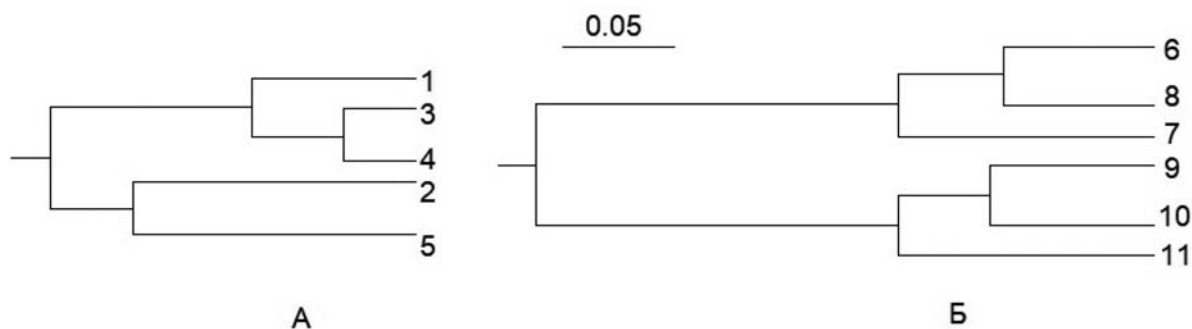


Рис. 2. Дендрограмма генетических дистанций между популяциями полевков:

А. Западная Сибирь: 1 – Куноватский заказник, 2 – памятник природы «Ангальский мыс», 3 – г. Надым, 4 – пос. Тазовский, 5 – заповедник «Малая Сосьва».

Б. Камчатка: Корякский государственный заповедник: 6 – побережье оз. Таловское; 7 – пойма р. Тылакрьлваям; 8 – пойма р. Ичигиннваям (наши данные); Кронотский государственный заповедник [по: Zhigileva et al., 2020]: 9 – Долина Гейзеров, 10 – Долина Смерти, 11 – побережье оз. Курильское

Fig. 2. Dendrogram of genetic distances between northern red-backed vole populations:

A. Western Siberia: 1 – Kunovatsky Nature Reserve, 2 – Natural monument “Angalsky Mys”, 3 – Nadym, 4 – Tazovsky settlement, 5 – Nature Reserve “Malaya Sosva”.

Б. Kamchatka: Koryak State Nature Reserve: 6 – coast of Lake Talovskoye; 7 – floodplain of the Tylakrylvayam River; 8 – floodplain of the Ichiginnyvayam River (our data); Kronotsky State Nature Reserve [according to: Zhigileva et al., 2020]: 9 – Valley of Geysers, 10 – Death Valley, 11 – coast of Lake Kurilskoye

и Кронотского заповедников наблюдаются высокие значения генетической дифференциации ( $G_{ST} = 0,4061$ ), поток генов ( $N_m = 0,731$ ) практически отсутствует.

У полевков из поймы р. Тылакрьлваям, побережья оз. Таловского и р. Ичигиннваям наблюдаются двукратные различия генетического разнообразия (табл. 3), высокое значение генетической дифференциации ( $G_{ST} = 0,1879$ ) и низкое – потока генов ( $N_m = 2,161$ ), которые свидетельствуют об отсутствии панмиксии, хотя расстояние между местами отлова около 10 км.

Похожая ситуация выявлена также при изучении популяций полевков с территории Кронотского государственного заповедника [Zhigileva et al., 2020]. Это может быть связано с ландшафтно-географическими особенностями Камчатки. При изучении популяций близкородственного вида – рыжей полевки – с использованием маркеров мтДНК показано, что при наличии географических препятствий краткосрочный поток генов может быть резко ограничен из-за территориального поведения животных [Aars et al., 1998].

Данные о высокой генетической дифференциации полевков Камчатского региона по генетическим маркерам согласуются с результатами исследования тех же популяций по фенетическим признакам. Так, фенетические дистанции между выборками красной полевки с разных ООПТ, рассчитанные по 37 фенам неметрических признаков черепа, были статистически значимы [Левых, 2017].

## Заключение

Средние показатели ISSR-полиморфизма красной полевки, выявляемого с применением динуклеотидных праймеров, составляют:  $P = 62\%$ ,  $h = 0,23$ ,  $n_a = 1,63$ ,  $n_e = 1,4$ . Эти значения можно считать типичными для красной полевки и использовать их в качестве референсных при проведении мониторинга. Не выявлено закономерных различий по уровню генетического разнообразия между популяциями красной полевки в двух частях ареала – в Западной Сибири и на Камчатке, а также северных и южных районах в пределах каждого региона. Значительный уровень генетического разнообразия могут иметь популяции красной полевки как на антропогенно трансформированных, так и на особо охраняемых природных территориях.

## Литература

- Абрамсон Н. И., Родченкова Е. Н., Костыгов А. Ю. Генетическая изменчивость и филогеография рыжей полевки (*Myodes glareolus*, Arvicolinae, Rodentia) на территории России с анализом зоны интродукции мтДНК близкородственного вида – красной полевки (*M. rutilus*) // Генетика. 2009. Т. 45, № 5. С. 610–623.
- Григоркина Е. Б., Ракитин С. Б., Оленев Г. В. Восточно-Уральский радиоактивный след – источник генетического разнообразия в популяциях грызунов на сопредельных территориях // Радиационная биология. Радиоэкология. 2024. № 1. С. 92–102. doi: 10.31857/S0869803124010086



Дубинин Е. А. Дифференциация населения красной полевки *Clethrionomys* (= *Myodes*) *rutilus* северо-востока Сибири по данным анализа морфотипической изменчивости рисунка жевательной поверхности верхнего третьего коренного зуба (МЗ) // Вестник ДВО РАН. 2018. № 2. С. 5–12.

Жигилева О. Н., Горбачева Е. В. Распространение и параметры генетического полиморфизма красной (*Clethrionomys rutilus*) и рыжей (*Clethrionomys glareolus*) полевков в Западной Сибири // Сибирский экологический журнал. 2017. Т. 24, № 1. С. 3–11. doi: 10.15372/SEJ20170101

Левых А. Ю. Мелкие млекопитающие в биомониторинге экосистем долины реки Гейзерной // Труды Кроноцкого государственного природного биосферного заповедника. Вып. 5 / Ред. А. М. Токранов. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2017. С. 39–54.

Малярчук Б. А. Адаптивная внутривидовая дивергенция (на примере гена цитохрома *b* животных) // Генетика. 2011. Т. 47, № 8. С. 1103–1111.

Мельникова Е. Н. Филогеография, история расселения и внутривидовая структура европейской рыжей полевки (Rodentia, Cricetidae): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2014. 24 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. doi: 10.7868/S001667581402009X

Переверзева В. В., Засыпкин М. Ю., Соловчук Л. Л., Примак А. А., Дубинин Е. А. Изменчивость гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК в популяции красной полевки *Clethrionomys rutilus* Pallas, 1779 поймы среднего течения реки Колымы // Известия РАН. Сер. биол. 2011. № 3. С. 283–288.

Переверзева В. В., Примак А. А. Генетическое разнообразие синонимичных гаплотипов фрагмента гена цитохрома *b* красной полевки *Myodes* (*Clethrionomys*) *rutilus* Pallas, 1779 // Генетика. 2016. Т. 52, № 2. С. 189–197. doi: 10.7868/S0016675816020090

Переверзева В. В., Примак А. А., Дубинин Е. А. Генетическая структура популяций красной полевки *Myodes* (= *Clethrionomys*) *rutilus* Pallas, 1779 Северного Приохотья по данным об изменчивости нуклеотидных последовательностей гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2013а. Т. 17, № 3. С. 435–443.

Переверзева В. В., Примак А. А., Дубинин Е. А. Филогенетические отношения популяций красной полевки *Myodes* (= *Clethrionomys*) *rutilus* Pallas, 1779 Северного Приохотья и Колымского региона // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2013б. Т. 17, № 3. С. 444–451.

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 (*Myodes rutilus*) к рыжей (*M. glareolus*) на северо-востоке Европы // Доклады Академии наук. 2007. Т. 417, № 1. С. 139–142.

Ракитин С. Б., Григоркина Е. Б., Оленев Г. В. Анализ микросателлитной ДНК у грызунов из зоны

Восточно-Уральского радиоактивного следа и сопредельных территорий // Генетика. 2016. Т. 52, № 4. С. 453–460. doi: 10.7868/S0016675816030127

Ракитин С. Б., Фоминых М. А., Большаков В. Н., Соколова Н. А., Бородин А. В. Морфологическая и генетическая (мтДНК) изменчивость красной полевки (*Clethrionomys rutilus*, Pallas, 1779) на Урале // Структура вида у млекопитающих: Мат-лы конф. (Москва, 21–23 октября 2015 г.). М.: Т-во науч. изд. КМК, 2015. С. 69.

Aars J., Ims R. A., Liu H. P., Mulvey M., Smith M. H. Bank voles in linear habitats show restricted gene flow as revealed by mitochondrial DNA (mtDNA) // Mol. Ecol. 1998. Vol. 7, no. 10. P. 1383–1389. doi: 10.1046/j.1365-294x.1998.00487.x.

Abramson N. I., Bodrov S. Yu. Genetic differentiation and phylogeography of *Clethrionomys rutilus* Pallas 1811 inferred from variation of mitochondrial cytochrome *b* gene // 11<sup>th</sup> Intern. Conf. «Rodens et Spatium» on Rodent Biology (Myshkin, Russia, July 24–28, 2008). Moscow: VTO RAS, 2008. P. 64.

Belfiore N. M., Hoffman F. G., Baker R. J., Dewoody J. A. The use of nuclear and mitochondrial single nucleotide polymorphisms to identify cryptic species // Mol. Ecol. 2003. Vol. 12, no. 7. P. 2011–2017. doi: 10.1046/j.1365-294x.2003.01874.x

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.

Boonstra R., Krebs C. J. Population dynamics of red-backed voles (*Myodes*) in North America // Oecologia. 2012. Vol. 168, no. 3. P. 601–620. doi: 10.1007/s00442-011-2120-z.

Boratyński Z., Alves P. C., Berto S., Koskela E., Mappes T., Melo-Ferreira J. Introgression of mitochondrial DNA among *Myodes* voles: consequences for energetics? // BMC Evol. Biol. 2011. Vol. 9, no. 11. P. 355. doi: 10.1186/1471-2148-11-355

Boratyński Z., Melo-Ferreira J., Alves P. C., Berto S., Koskela E., Pentikäinen O. T., Tarroso P., Yliilauri M., Mappes T. Molecular and ecological signs of mitochondrial adaptation: consequences for introgression? // Heredity (Edinb). 2014. Vol. 113, no. 4. P. 277–286. doi: 10.1038/hdy.2014.28

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. Phylogenet. Evol. 2004. Vol. 30, no. 3. P. 767–777. doi: 10.1016/S1055-7903(03)00248-3

Deffontaine V., Ledevin R., Fontaine M. C., Quéré J. P., Renaud S., Libois R., Michaux J. R. A relict bank vole lineage highlights the biogeographic history of the Pyrenean region in Europe // Mol. Ecol. 2009. Vol. 18, no. 11. P. 2489–2502. doi: 10.1111/j.1365-294x.2009.04162.x

Filipi K., Marková S., Searle J. B., Kotlík P. Mitogenomic phylogenetics of the bank vole *Clethrionomys glareolus*, a model system for studying end-glacial colonization of Europe // Mol. Phylogenet. Evol. 2015. Vol. 82. Pt. A. P. 245–257. doi: 10.1016/j.ympev.2014.10.016

Folkertsma R., Charbonnel N., Henttonen H., Heroldová M., Huitu O., Kotlík P., Manzo E., Pajmans J. L. A.,

Plantard O., Sándor A. D., Hofreiter M., Eccard J. A. Genomic signatures of climate adaptation in bank voles // *Ecol. Evol.* 2024. Vol. 7, no. 14(3). e10886. doi: 10.1002/ece3.10886

Galewski T., Tilak M. K., Sanchez S., Chevret P., Paradis E., Douzery E. J. The evolutionary radiation of Arvicolinae rodents (voles and lemmings): relative contribution of nuclear and mitochondrial DNA phylogenies // *BMC Evol. Biol.* 2006. Vol. 9, no. 6. P. 80. doi: 10.1186/1471-2148-6-80

Honda A., Murakami S., Harada M., Tsuchiya K., Kinoshita G., Suzuki H. Late Pleistocene climate change and population dynamics of Japanese *Myodes* voles inferred from mitochondrial cytochrome *b* sequences // *J. Mammal.* 2019. Vol. 27, no. 100(4). P. 1156–1168. doi: 10.1093/jmammal/gyz093

Iwasa M. A., Kartavtseva I. V., Dobrotvorsky A. K., Panov V. V., Suzuki H. Local differentiation of *Clethrionomys rutilus* in northeastern Asia inferred from mitochondrial gene sequences // *Mamm. Biol.* 2002. Vol. 67. P. 157–166. doi: 10.1078/1616-5047-00023

Kawai K., Hailer F., de Guia A. P., Ichikawa H., Saitoh T. Refugia in glacial ages led to the current discontinuous distribution patterns of the dark red-backed vole *Myodes rex* on Hokkaido, Japan // *Zool. Sci.* 2013. Vol. 30, no. 8. P. 642–650. doi: 10.2108/zsj.30.642

Kohli B. A., Fedorov V. B., Waltari E., Cook J. A. Phylogeography of a Holarctic rodent (*Myodes rutilus*): testing high-latitude biogeographical hypotheses and the dynamics of range shifts // *J. Biogeogr.* 2015. Vol. 42, no. 2. P. 377–389. doi: 10.1111/jbi.12433

Orekhova N. A., Davydova Y. A., Smirnov G. Y. Structural-functional aberrations of erythrocytes in the northern red-backed vole (*Clethrionomys rutilus* Pallas, 1779) that inhabits the zone of influence of the copper smelter (the Middle Ural) // *Biometals.* 2023. Vol. 36, no. 4. P. 847–864. doi: 10.1007/s10534-022-00478-2

Runck A. M., Matocq M. D., Cook J. A. Historic hybridization and persistence of a novel mito-nuclear combination in red-backed voles (genus *Myodes*) // *BMC Evol. Biol.* 2009. Vol. 21, no. 9. P. 114. doi: 10.1186/1471-2148-9-114

Tallmon D. A., Draheim H. M., Mills L. S., Allendorf F. W. Insights into recently fragmented vole populations from combined genetic and demographic data // *Mol. Ecol.* 2002. Vol. 11, no. 4. P. 699–709. doi: 10.1046/j.1365-294X.2002.01480.x

Tegelström H. Transfer of mitochondrial DNA from the northern red-backed vole (*Myodes rutilus*) to the bank vole (*M. glareolus*) // *J. Mol. Evol.* 1987. Vol. 24. P. 218–227. doi: 10.1007/BF02111235

Tuomi M. W., Murguzur F. J. A., Hoset K. S., Soininen E. M., Vesterinen E. J., Utsi T. A., Kaino S., Bräthen K. A. Novel frontier in wildlife monitoring: Identification of small rodent species from fecal pellets using near-infrared reflectance spectroscopy (NIRS) // *Ecol. Evol.* 2023. Vol. 19, no. 13(3). e9857. doi: 10.1002/ece3.9857

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, no. 2. P. 503–508. doi: 10.1897/05-327R.1

Yeh F. C., Yang R., Boyle T. Popgene. Version 1.31. University of Alberta and Centre for International Forestry Research. 1999. URL: [http://www.ualberta.ca/~fyeh/popgene\\_download.html](http://www.ualberta.ca/~fyeh/popgene_download.html) (дата обращения: 25.07.2024).

Zhigileva O. N., Levykh A. Yu., Gorbacheva E. V. Genetic polymorphism in populations of voles and shrews from the Kronotsky reserve (the Kamchatka peninsula, Russia) // *Arxius de Miscellània Zoològica.* 2020. Vol. 18. P. 75–83. doi: 10.32800/amz.2020.18.0075

Zietjiewicz E., Rafalski A., Labuda D. Genome fingerprinting by simple sequence repeat (SSR)-anchored polymerase chain reaction amplification // *Genomics.* 1994. Vol. 20, no. 2. P. 176–183. doi: 10.1006/geno.1994.1151

## References

Aars J., Ims R. A., Liu H. P., Mulvey M., Smith M. H. Bank voles in linear habitats show restricted gene flow as revealed by mitochondrial DNA (mtDNA). *Mol. Ecol.* 1998;7(10):1383–1389. doi: 10.1046/j.1365-294x.1998.00487.x

Abramson N. I., Bodrov S. Yu. Genetic differentiation and phylogeography of *Clethrionomys rutilus* Pallas 1811 inferred from variation of mitochondrial cytochrome *b* gene. *11<sup>th</sup> Intern. Conf. «Rodens et Spatium» on Rodent Biology (Myshkin, Russia, July 24–28, 2008)*. Moscow: VTO RAS; 2008. P. 64.

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. J. Genet.* 2009;45(5):533–545. doi: 10.1134/S1022795409050044

Belfiore N. M., Hoffman F. G., Baker R. J., Dewoody J. A. The use of nuclear and mitochondrial single nucleotide polymorphisms to identify cryptic species. *Mol. Ecol.* 2003;12(7):2011–2017. doi: 10.1046/j.1365-294X.2003.01874.x

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;168:17–33.

Boonstra R., Krebs C. J. Population dynamics of red-backed voles (*Myodes*) in North America. *Oecologia.* 2012;168(3):601–620. doi: 10.1007/s00442-011-2120-z

Boratyński Z., Alves P. C., Berto S., Koskela E., Mappes T., Melo-Ferreira J. Introgression of mitochondrial DNA among *Myodes* voles: consequences for energetics? *BMC Evol. Biol.* 2011;9(11):355. doi: 10.1186/1471-2148-11-355

Boratyński Z., Melo-Ferreira J., Alves P. C., Berto S., Koskela E., Pentikäinen O. T., Tarroso P., Yli-lauri M., Mappes T. Molecular and ecological signs of mitochondrial adaptation: consequences for introgression? *Heredity (Edinb).* 2014;113(4):277–286. doi: 10.1038/hdy.2014.28

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. Phylogenet. Evol.* 2004; 30(3):767–777. doi: 10.1016/S1055-7903(03)00248-3

Deffontaine V., Ledevin R., Fontaine M. C., Quéré J. P., Renaud S., Libois R., Michaux J. R. A relict bank vole lineage highlights the biogeographic history of the Pyrenean region in Europe. *Mol. Ecol.* 2009;18(11): 2489–2502. doi: 10.1111/j.1365-294X.2009.04162.x

Dubinina E. A. Differentiation of population of the northern red-backed vole *Clethrionomys (=Myodes) rutilus* from the North-East of Siberia according to analysis of morphotypical variability of masticatory surface pattern of the third upper molar (M3). *Vestnik DVO RAN = Vestnik of the Far East Branch of the Russian Academy of Sciences.* 2018;2:5–12. (In Russ.)

Filipi K., Marková S., Searle J. B., Kotlík P. Mitogenomic phylogenetics of the bank vole *Clethrionomys glareolus*, a model system for studying end-glacial colonization of Europe. *Mol. Phylogenet. Evol.* 2015;82 (Pt A):245–257. doi: 10.1016/j.ympev.2014.10.016

Folkertsma R., Charbonnel N., Henttonen H., Heroldová M., Huitu O., Kotlík P., Manzo E., Pajmans J. L. A., Plantard O., Sándor A. D., Hofreiter M., Eccard J. A. Genomic signatures of climate adaptation in bank voles. *Ecol. Evol.* 2024;7:14(3):e10886. doi: 10.1002/ece3.10886

Galewski T., Tilak M. K., Sanchez S., Chevret P., Paradis E., Douzery E. J. The evolutionary radiation of Arvicolinae rodents (voles and lemmings): relative contribution of nuclear and mitochondrial DNA phylogenies. *BMC Evol. Biol.* 2006;9(6):80. doi: 10.1186/1471-2148-6-80

Grigorkina E. B., Rakitin S. B., Olenev G. V. Eastern-Urals Radioactive Trace as a source of genetic diversity in rodents populations at adjacent territories. *Radiatsionnaya biologiya. Radioekologiya = Radiation Biology. Radioecology.* 2024;1:92–102. (In Russ.). doi: 10.31857/S0869803124010086

Honda A., Murakami S., Harada M., Tsuchiya K., Kinoshita G., Suzuki H. Late Pleistocene climate change and population dynamics of Japanese *Myodes* voles inferred from mitochondrial cytochrome *b* sequences. *J. Mammal.* 2019;27:100(4):1156–1168. doi: 10.1093/jmammal/gyz093

Iwasa M. A., Kartavtseva I. V., Dobrotvorskyy A. K., Panov V. V., Suzuki H. Local differentiation of *Clethrionomys rutilus* in northeastern Asia inferred from mitochondrial gene sequences. *Mamm. Biol.* 2002;67:157–166. doi: 10.1078/1616-5047-00023

Kawai K., Hailer F., de Guia A.P., Ichikawa H., Saitoh T. Refugia in glacial ages led to the current discontinuous distribution patterns of the dark red-backed vole *Myodes rex* on Hokkaido, Japan. *Zoolog. Sci.* 2013;30(8):642–650. doi: 10.2108/zsj.30.642

Kohli B. A., Fedorov V. B., Waltari E., Cook J. A. Phylogeography of a Holarctic rodent (*Myodes rutilus*): testing high-latitude biogeographical hypotheses and the dynamics of range shifts. *J. Biogeogr.* 2015;42(2):377–389. doi: 10.1111/jbi.12433

Levykh A. Yu. Small mammals in biomonitoring of ecosystems of the Geysernaya River valley. *Trudy*

*Kronotskogo gosudarstvennogo prirodnogo biosferного zapovednika = Proceedings of the Kronotsky State Nature Biosphere Reserve.* Iss. 5. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress; 2017. P. 39–54. (In Russ.)

Malyarchuk B. A. Adaptive intraspecific divergence: An example using the animal cytochrome *b* gene. *Rus. J. Genet.* 2011;47(8):979–986. doi: 10.1134/S1022795411070143

Mel'nikova E. N. Phylogeography, history of dispersal and intraspecific structure of the European bank vole (Rodentia, Cricetidae): Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. St. Petersburg; 2014. 24 p. (In Russ.)

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. J. Genet.* 2014;50(2): 161–167. doi: 10.1134/S1022795414020094

Orekhova N. A., Davydova Y. A., Smirnov G. Y. Structural-functional aberrations of erythrocytes in the northern red-backed vole (*Clethrionomys rutilus* Pallas, 1779) that inhabits the zone of influence of the copper smelter (the Middle Ural). *Biometals.* 2023;36(4):847–864. doi: 10.1007/s10534-022-00478-2

Pereverzeva V. V., Zasyupkin M. Y., Solovenchuk L. L., Primak A. A., Dubinina E. A. Variability of mitochondrial DNA cytochrome *b* gene in the red vole *Clethrionomys rutilus* Pallas, 1779, population in the flood-plain middle stream of the Kolyma River. *Biology Bulletin.* 2011;38(3):231–236. doi: 10.1134/S1062359011030101

Pereverzeva V. V., Primak A. A. Genetic diversity of the cytochrome *b* gene fragment haplotypes in red-backed vole *Myodes (Clethrionomys) rutilus* Pallas, 1779. *Rus. J. Genet.* 2016;52(2):164–172. doi: 10.1134/S1022795416020095

Pereverzeva V. V., Primak A. A., Dubinina E. A. 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. *Vavilovskii zhurnal genetiki i selektsii = Vavilov Journal of Genetics and Selection.* 2013a;17(3):435–443. (In Russ.)

Pereverzeva V. V., Primak A. A., Dubinina E. A. Phylogenetic relationships among populations of the red vole *Myodes (=Clethrionomys) rutilus* Pallas, 1779 in the Northern Priokhotye and Kolyma regions. *Vavilovskii zhurnal genetiki i selektsii = Vavilov Journal of Genetics and Selection.* 2013b;17(3):444–451. (In Russ.)

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 red-backed vole (*Clethrionomys rutilus*) to the bank vole (*C. glareolus*) in northwestern Europe. *Doklady Biological Sciences.* 2007;417(1):435–438. doi: 10.1134/S0012496607060075

Rakitin S. B., Grigorkina E. B., Olenev G. V. Analysis of microsatellite DNA in rodents from Eastern Urals Radioactive Trace zone and contiguous territories. *Rus. J. Genet.* 2016;52(4):398–404. doi: 10.1134/S1022795416030121

Rakitin S. B., Fominykh M. A., Bolshakov V. N., Sokolova N. A., Borodin A. V. Morphological and genetic (mtDNA) variability of the red-backed vole

(*Clethrionomys rutilus*, Pallas, 1779) in the Urals. *Struktura vida u mlekopitayushchikh: Mat-ly konf. (Moskwa, 21–23 okt., 2015 g.) = Species structure in mammals. Proceed. (Moscow, Oct. 21–23, 2015)*. Moscow: KMK; 2015. P. 69. (In Russ.)

Runck A. M., Matocq M. D., Cook J. A. Historic hybridization and persistence of a novel mito-nuclear combination in red-backed voles (genus *Myodes*). *BMC Evol. Biol.* 2009;21(9):114. doi: 10.1186/1471-2148-9-114

Tallmon D. A., Draheim H. M., Mills L. S., Alendorf F. W. Insights into recently fragmented vole populations from combined genetic and demographic data. *Mol. Ecol.* 2002;11(4):699–709. doi: 10.1046/j.1365-294X.2002.01480.x

Tegelström H. Transfer of mitochondrial DNA from the northern red-backed vole (*Myodes rutilus*) to the bank vole (*M. glareolus*). *J. Mol. Evol.* 1987;24:218–227. doi: 10.1007/BF02111235

Tuomi M. W., Murguzur F. J. A., Hoset K. S., Soininen E. M., Vesterinen E. J., Utsi T. A., Kaino S., Bräthen K. A. Novel frontier in wildlife monitoring: Identification of small rodent species from fecal pellets using near-infrared reflectance spectroscopy (NIRS). *Ecol. Evol.* 2023;19:13(3):e9857. doi: 10.1002/ece3.9857

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;25(2):503–508. doi: 10.1897/05-327R.1

Yeh F. C., Yang R., Boyle T. Popgene. Version 1.31. University of Alberta and Centre for International Forestry Research. 1999. URL: [http://www.ualberta.ca/~fyeh/popgene\\_download.html](http://www.ualberta.ca/~fyeh/popgene_download.html) (accessed: 25.07.2024).

Zhigileva O. N., Gorbacheva E. V. Distribution and parameters of genetic polymorphism in northern red-backed vole (*Clethrionomys rutilus*) and bank vole (*Clethrionomys glareolus*) in West Siberia. *Contemporary Problems of Ecology.* 2017;10(1):1–8. doi: 10.1134/S1995425517010139

Zhigileva O. N., Levykh A. Yu., Gorbacheva E. V. Genetic polymorphism in populations of voles and shrews from the Kronotsky reserve (the Kamchatka peninsula, Russia). *Arxius de Miscellània Zoològica.* 2020;18:75–83. doi: 10.32800/amz.2020.18.0075

Zietjiewicz E., Rafalski A., Labuda D. Genome fingerprinting by simple sequence repeat (SSR)-anchored polymerase chain reaction amplification. *Genomics.* 1994;20(2):176–183. doi: 10.1006/geno.1994.1151

Поступила в редакцию / received: 15.12.2024; принята к публикации / accepted: 12.02.2025.  
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

### Чернявский Леонид Юрьевич

аспирант кафедры экологии и генетики

e-mail: [chlj@mail.ru](mailto:chlj@mail.ru)

### Жигилева Оксана Николаевна

д-р биол. наук, доцент, профессор кафедры экологии и генетики

e-mail: [zhigileva@mail.ru](mailto:zhigileva@mail.ru)

### Левых Алена Юрьевна

канд. биол. наук, доцент, ведущий научный сотрудник сектора биоразнообразия

e-mail: [AYLevih@yanao.ru](mailto:AYLevih@yanao.ru)

## CONTRIBUTORS:

### Chernyavskiy, Leonid

Doctoral Student

### Zhigileva, Oksana

Dr. Sci. (Biol.), Associate Professor, Professor at the Department of Ecology and Genetics

### Levykh, Alyona

Cand. Sci. (Biol.), Associate Professor, Leading Researcher