

УДК 575.17.599.323.5.

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ВОЗМОЖНЫЕ ИСТОЧНИКИ ФОРМИРОВАНИЯ ИЗОЛИРОВАННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ПОЛЕВОЙ МЫШИ *APODEMUS AGRARIUS* PALLAS, 1771 НА ТЕРРИТОРИИ МАГАДАНСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2016 Переверзева В.В.^{1*}, Примак А.А.^{1**}, Павленко М.В.^{2***},
Докучаев Н.Е.^{1****}, Евдокимова А.А.^{1*****}

¹ Институт биологических проблем Севера Дальневосточного отделения Российской академии наук (ИБПС ДВО РАН), ул. Портовая 18, Магадан, 685000, Россия,

² Биолого-почвенный институт Дальневосточного отделения Российской академии наук (БПИ ДВО РАН), Владивосток, просп. 100 лет Владивостоку, 159, 690022, Россия.

e-mail: * vypereverzeva@mail.ru, ** primak@ibpn.ru, *** mv_pavlenko@mail.ru,
**** dokuchaev@ibpn.ru, ***** annaevdokimova1994@yandex.ru

Поступила в редакцию 22.04.2016

Полевая мышь *Apodemus agrarius* – новый для Магаданской области вид-вселенец, успешно адаптировавшийся к условиям Северного Приохотья. У полевых мышей из 4 локальных поселений региона (Снежная Долина, Снежный, Солнечный, Талон) определена полная нуклеотидная последовательность гена цитохром *b* (*cytb*) мтДНК и выявлено 5 *cytb*-гаплотипов. Филогенетический анализ показал сходство строения нуклеотидных последовательностей *cytb* полевых мышей из Северного Приохотья и *cytb*-гаплотипов особей этого вида из дальневосточно-китайского участка ареала. Наиболее вероятно, что инвазия *A. agrarius* в пос. Талон произошла из Приморского края; в пос. Снежная Долина – из Приморского края и Китая; в пос. Снежный и м/р-н Солнечный – только из Китая. Полевые мыши, населяющие пос. Снежный и м/р-на Солнечный, имеют единое монофилетическое происхождение. Мыши, обитающие в пос. Снежная Долина, по-видимому, имеют полифилетическое происхождение. Полевые мыши из пос. Талон имеют отличное от 3 остальных поселений северо-приохотского анклава монофилетическое происхождение. По данным о состоянии 16 аллозимных локусов, выборки полевой мыши из пос. Снежный, м/р-на Солнечный и пос. Талон высоко достоверно различаются между собой. У полевой мыши Северного Приохотья параметры изменчивости по взятому в анализ набору биохимических маркеров генов имеют тенденцию к снижению. Генетический анализ показал, что исследованные локальные поселения *A. agrarius* Магаданской области на настоящий момент представляют собой небольшие изолированные популяции.

Ключевые слова: полевая мышь, *Apodemus agrarius*, вид-вселенец, ген цитохрома *b* (*cytb*), аллозимная изменчивость, генетическое разнообразие, филогенетический анализ.

Введение

Полевая мышь *Apodemus agrarius* Pallas, 1771 – грызун-агрофил, относящийся в некоторых регионах России к числу чужеродных инвазийных видов [Тупикова и др., 2000; Бобров и др., 2008; Хляп, Варшавский, 2010; Хляп и др., 2011]. Являясь важным звеном экосистемы, служит кормовой базой для хищников, участвует в почвообразовании, наносит опре-

делённый ущерб сельскому хозяйству и способствует поддержанию различных природно-очаговых инфекций [Карасёва, 1979]. В дальневосточном регионе полевая мышь – источник заражения людей геморрагической лихорадкой с почечным синдромом [Lee, 2003]. Ареал полевой мыши подразделяется на два изолированных массива – Европейско-Сибирско-Казахстанский и Дальневосточно-Китай-

ский. Ареал расширяется и формируется в основном под влиянием хозяйственной деятельности человека [Волков и др., 1979; Карасёва и др., 1992; Тихонова и др., 1992; Костенко, 2000; Тупикова и др., 2000; Неронов и др., 2001; Бобров и др., 2008; Bazhenov et al., 2015]. До середины 1990-х гг. вид в Магаданской обл. отсутствовал [Юдин и др., 1976; Чернявский, 1984; Позвоночные..., 1996]. Впервые полевая мышь здесь была отмечена в 1995 г., когда несколько её особей были отловлены в посёлках Талон и Снежная Долина [Докучаев и др., 2001; Андреев и др., 2006]. В последующие годы её регулярно ловили в ряде пунктов Магаданской обл. (окрестностях г. Магадан, в посёлках Снежная Долина и Талон). Местами численность полевой мыши достигала высоких значений. Так, в пос. Талон в начале октября 2003 г. по периферии убранного картофельного поля площадью примерно 1600 м² Н.Е. Докучаев за неполные сутки отловил 63 экземпляра. Плотность грызунов, таким образом, составила почти 400 экз. на 1 га [Примак и др., 2004]. В условиях Магаданской обл. полевая мышь в основном заселяет территории, освоенные под сельскохозяйственные культуры (поля, огороды, приусадебные и дачные участки). Часть из них заброшена и заросла бурьяном, равно как и межи между огородами. Отдельные особи вида были отловлены и в естественных биотопах (лиственничниках с кедровым стлаником, ерником, кустарниковыми ивами и злаково-разнотравной растительностью в пойме р. Дукча), на удалении в сотни метров от ближайших огородов. Наблюдение магаданских поселений полевой мыши в течение 20-летнего периода свидетельствует об успешной адаптации вида к местным условиям: резко укороченному вегетационному периоду, длительному присутствию снежного покрова, майским (а то и июньским) заморозкам и снегопадам. Перезимовавшие самки за тёплый период здесь дают три выводка, и один-два помёта приносят молодые самки. Средняя плодовитость, оценённая по числу эмбрионов и плацентарных пятен у 23 половозрелых самок, составила 7.1 ± 0.29 молодых в выводке [данные Н.Е. Докучаева]. Это даже

выше, чем в южных регионах Дальнего Востока, где у самок в среднем фиксировалось 6 эмбрионов [Костенко, 2000].

Несомненно, полевая мышь попала в Магаданскую обл., удалённую более чем на 1300 км от нативного ареала вида, с завозимыми по морю кормами для животных или иной сельскохозяйственной продукцией. Железнодорожное сообщение с Магаданской обл. отсутствует. Основная часть грузооборота области приходится на перевозки морским транспортом [Правительство Магаданской области..., 2016]. Регулярные морские перевозки установились с начала 1930-х гг. Главным корреспондирующим направлением Магаданского морского торгового порта являются порты юга Дальнего Востока России – Владивосток, Восточный (Находка), Ванино. В этих портах для магаданских торговых и сельскохозяйственных предприятий формируются контейнеры с грузами, поступающими из Приморского и Хабаровского краёв, Сибири, Китая, Казахстана и Кореи. В южных районах Приморского края, на Ханкайской равнине, где полевая мышь многочисленна [Костенко, 2000], долгие годы существовали сельхозпредприятия (совхозы), находившиеся в административно-хозяйственном подчинении Магадана и снабжавшие северную область овощами, картофелем, сеном, причём регулярные поставки сельхозпродукции в Магаданскую обл. осуществлялись до конца 1990-х гг. [История и современное состояние..., 2007; Приозёрное (Приморский край)..., 2016]. Завоз этого грызуна в Магаданскую обл. автомобильным транспортом нами исключается, равно как и авиацией. Федеральная автомобильная дорога Р504 «Колыма» связывает Магадан с Якутском, и проходит по территории, где этот грызун не обитает. Авиацией завозятся лишь небольшие партии овощей и фруктов.

В настоящее время полевая мышь в Магаданской обл. живёт в нескольких изолированных друг от друга локальных поселениях, расположенных на разном удалении друг от друга (от 5 до 130 км) и приуроченных к населённым пунктам и их окрестностям (рис. 1). Она проявляет себя здесь как грызун-агрофил со

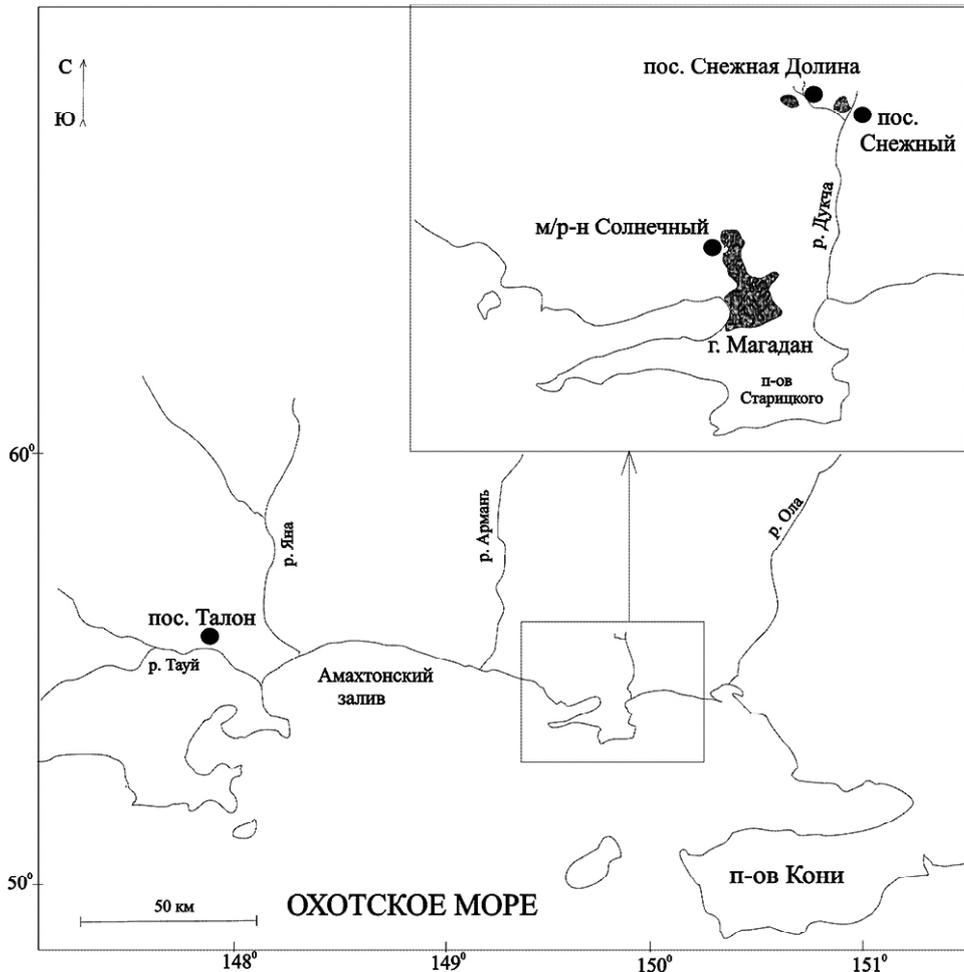


Рис. 1. Район вселения полевой мыши в Северное Приохотье. Места обнаружения полевой мыши и сбора проб показаны точками.

склонностью к синантропии, что известно и для других регионов России [Кучерук, Карасёва, 1992; Хляп, Варшавский, 2010; Тихонова и др., 2012]. Наиболее изолированы полевые мыши в пос. Талон, тогда как три локальных поселения в окрестностях г. Магадан можно таковыми назвать лишь условно. Все они находятся в речных поймах и соединены автомобильными трассами, вдоль которых расположены огороды. Какие-либо препятствия для расселения полевой мыши отсутствуют, тем не менее, она не имеет здесь сплошного распространения, ловилась только в перечисленных выше населённых пунктах и не была поймана между ними.

В пос. Талон до середины 1990-х гг. был совхоз «Тауйский», существовало животноводческое хозяйство, на полях выращивали

картофель. В пос. Снежный (в 1968–1997 гг. совхоз «Снежный») были коровники и развивалось свиноводческое производство. В м/р-не Солнечный в период с начала 1980-х до середины 1990-х гг. действовала птицефабрика «Северная». В пос. Снежная Долина расположены базы отдыха. В настоящее время в этих посёлках имеются личные подсобные и фермерские хозяйства, дачи и огороды. Во все перечисленные места через Магаданский морской торговый порт завозили сельскохозяйственную продукцию и корма для скота (в том числе брикетированное сено и зерно).

Было предпринято несколько попыток выяснить, откуда могли быть завезены грызуны. Для этого выборки полевой мыши из Магаданской обл., Приморья и юга Хабаровского края сравнивались с помощью разных генетичес-

ких методов – исследования аллозимной изменчивости [Примак и др., 2004, 2005; Засыпкин и др., 2007] и RAPD-PCR анализа [Докучаев и др., 2008]. Результаты данных исследований позволили выдвинуть предположение о неоднократной интродукции полевой мыши на территорию Магаданской обл. В последние годы для уточнения филогенетических связей этого инвазионного вида были апробированы молекулярно-генетические методы [Примак, 2013; Примак, Переверзева, 2015]. Следует отметить широкий полиморфизм нуклеотидной последовательности выбранного для анализа гена цитохрома *b* (*cytb*) мтДНК в популяциях этого вида. Это позволяет успешно использовать молекулярно-генетический анализ *cytb*-гаплотипов в филогенетических исследованиях *A. agrarius* [Serizawa et al., 2000; Reutter et al., 2003; Liu et al., 2004; Suzuki et al., 2008; Dubey et al., 2009; Sakka et al., 2010; Oh et al., 2013; Переверзева, Павленко, 2014; Koh et al., 2014; Kim, Park, 2015].

Можно предположить, что генетическая структура полевой мыши (как недавнего вселенца в Северное Приохотье) в новых для вида условиях всё ещё находится в стадии становления. Генофонд *A. agrarius* Магаданской обл., по-видимому, в наибольшей степени был обусловлен эффектом основателя и дрейфом генов. При этом нельзя исключить, что существовал хотя и ограниченный, но постоянный приток новых генов в результате завоза полевых мышей с регулярными поставками кормов и сельскохозяйственной продукции из южных регионов Дальнего Востока.

Целью настоящей работы является выявление донорских популяций для полевой мыши Магаданской обл. и определение уровня генетической изменчивости этого вида в поселениях Северного Приохотья.

Материал и методика

Полевые мыши для исследования были отловлены в выше перечисленных пунктах в 1997–2015 гг. сотрудниками ИБПС ДВО РАН: Н.Е. Докучаевым, Е.А. Дубининым и А.А. Примаком. Образцы для молекулярно-генетических методов (скелетные мышцы) фиксиро-

вали в 96%-м этаноле, для аллозимного анализа – замораживали и хранили при -20°C . Выделение тотальной ДНК из заспиртованной мышечной ткани и её очистка проводились по модифицированному методу М. Флеминга и Д. Кука [Fleming, Cook, 2002]. Амплификация полной нуклеотидной последовательности гена *cytb* митохондриального генома велась с использованием составленных в лаборатории популяционной генетики ИБПС ДВО РАН праймеров ApoL14061 cta cac agc att caa ctg tga cta atg aca tg и ApoR15351 cct tct tct tga tgc cct gag aag aga agt tct tgc. Условия амплификации нуклеотидной последовательности гена *cytb* соответствуют представленным А.Е. Балакиревым с соавторами [2007]. Амплифицированный участок мтДНК очищался и подготавливался к секвенированию по стандартной методике набором реагентов Diatom™ DNA Clean-Up «Лаборатория Изоген». Строение нуклеотидных последовательностей гена *cytb* мтДНК определяли по стандартной методике с применением наборов для циклического секвенирования ДНК Big Dye Terminator (Applied Biosystems, v. 3.1) и генетического анализатора ABI Prism 3130 (Applied Biosystems, США). Ген *cytb* картировался относительно полной нуклеотидной последовательности мтДНК *A. agrarius* (GenBank № HM034866 [Oh et al., 2011]).

Для проведения филогенетического анализа, помимо собственных данных, из GenBank были взяты сведения о строении полной или частичной (880 пар нуклеотидов (пн)) нуклеотидной последовательности гена *cytb* у 191 экземпляра полевой мыши из различных локалитетов [Serizawa et al., 2000; Liu et al., 2004; Sakka et al., 2010; Oh et al., 2013; Переверзева, Павленко, 2014; Koh et al., 2014; Kim, Park, 2015]. Были отобраны только образцы экземпляров из Приморского и Хабаровского краёв, Сибири, Китая, Казахстана и Кореи – территорий, откуда завоз полевых мышей в Магаданскую обл. наиболее вероятен. В качестве внешней группы использовалась последовательность нуклеотидов гена *cytb* *Apodemus chevrieri* (Milne-Edwards, 1868), GenBank № AB096818. Статистическая обработка и ана-

лиз генетических данных проводились с помощью пакетов программ MEGA 6.0.2.74 [Tamura et al., 2013], ARLEQUIN ver. 3.5 [Excoffier et al., 2005] и Network 4.5.1.0 [Bandelt et al., 1999].

Разделение аллозимов проводили методом вертикального электрофореза с использованием модифицированного оборудования [Засыпкин, 1983, 1986] в 6.5–7.5%-м полиакриламидном геле на трис-ЭДТА-боратной [Peacock et al., 1965] и трис-глициновой [Davis, Ornstein, 1959] буферных системах. Выявление ферментативных активностей проводили по стандартным методикам [Manchenko, 2003]. Проанализировано 15 ферментных систем, кодируемых, предположительно, 16 интерпретационными локусами. Обозначения локусов соответствуют сокращённому названию ферментов и даны в аббревиатуре, представленной Г.П. Манченко [Manchenko, 2003]. Для определения соответствия наблюдаемых численностей генотипов ожидаемым по распределению Харди-Вайнберга при выявленных частотах аллелей, а также для определения генетической гетерогенности выборок использовали специализированные компьютерные программы – SHHW и SHRXS [Zaykin, Pudovkin, 1993]. Суммарное значение критерия $\Sigma\chi^2$, основанное на свойстве аддитивности χ^2 -распределения, рассчитывали согласно: [Животовский, 1991].

Результаты и обсуждение

Полная нуклеотидная последовательность гена *cytb* мтДНК определена у полевых мышей из 4 локальных поселений Магаданской обл. (см. рис. 1). У этого вида *cytb* включает 1143 пары нуклеотидов (пн) и расположен с 14127-й по 15270-ю пн митохондриального генома. У обследованных особей в нуклеотидной последовательности *cytb* найдены в общей сложности 22 нуклеотидные замены, определяющие наличие 5 гаплотипов гена *cytb* (рис. 2). Полученные нуклеотидные последовательности M1–M5 депонированы в GenBank (№№ KR338982–KR338986).

В исследованных нуклеотидных последовательностях гена *cytb* полевых мышей найде-

		111223344	4566677789	00
		3346378928	8428846847	36
		9275434660	9346718002	55
M1	KR338983	CGACTTCGGG	ACATTGCCCC	CA
M2	KR338982	.A.....	...C.A....	.C
M3	KR338984	.A.T.C.C..	..G...T...	.C
M4	KR338985	T.....	G.....T...	..
M5	KR338986	TAG.A.T.AA	.T..C..TTT	TC

Рис. 2. Гаплотипы гена цитохрома *b* полевой мыши из Магаданской обл. Нуклеотидные замены относительно последовательности варианта M1. Сайты замен показаны от начала гена цитохрома *b* митохондриального генома *A. agrarius* GenBank № HM034866 [Oh et al., 2011].

ны преимущественно синонимичные нуклеотидные замены – 18 транзиций и 3 трансверсии в 3-й позиции кодона. Полученные результаты согласуются с литературными данными, согласно которым 3-й нуклеотид большинства кодонов в транслируемых участках гена наиболее вариабелен из-за вырожденности кода [Zardoya, Meyer, 1996]. В гаплотипе M2 замена тимина на цитозин во 2-м нуклеотиде триплета (в сайте 686 пн от начала гена) приводит к замещению изолейцина треонином в 229 позиции полипептида цитохрома *b*. Данный аминокислотный сайт расположен в VI трансмембранном домене фермента и является промежуточным по степени консервативности [Howell, 1989]. Модифицированная физико-химическая дистанция Грэнтсема для этой замены составляет 59, что больше порогового значения 57.9 для одношаговых замен и свидетельствует о её консервативном характере [Бутвиловский и др., 2009]. По-видимому, обнаруженная аминокислотная замена является эволюционно нейтральной.

Распределение долей найденных у полевых мышей гаплотипов гена *cytb* в обследованных выборках представлено в табл. 1

Полевые мыши, отловленные в окрестностях пос. Снежная Долина, составляют единственную полиморфную по строению нуклеотидной последовательности гена *cytb* группу. Учитывая, что были исследованы только 6 экземпляров, допустимо наличие и других *cytb*-гаплотипов у полевых мышей данного поселения. Можно предположить, что попу-

Таблица 1. Доли гаплотипов гена цитохрома *b* в выборках из поселений полевой мыши Магаданской области

Место сбора проб	Объём выборки	Гаплотипы гена цитохром <i>b</i>				
		M1	M2	M3	M4	M5
		Доля гаплотипов в выборке				
Пос. Снежная Долина	6	0.1667	0.1667	0.1667	0.0000	0.5000
Пос. Снежный	17	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	1.0000
М/р-н Солнечный	34	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	1.0000
Пос. Талон	23	0.0000	0.0000	0.0000	1.0000	0.0000

ляция этого вида в пос. Снежная Долина была сформирована в результате нескольких «волн» небольшого количества вселенцев либо из различных популяций-доноров, либо из одной донорной популяции, но неоднократно. Во втором случае происходила инвазия мышей с различными мтДНК-гаплотипами. Однократная интродукция большой группы неродственных полевых мышей представляется менее вероятной.

По-видимому, мономорфное строение нуклеотидной последовательности *cytb* у полевых мышей в остальных выборках является результатом синергии эффекта основателя и дрейфа генов. У особей из пос. Снежный найден только M5, распространённый и у зверьков из пос. Снежная Долина. Эти населённые пункты расположены менее чем в 2 км на разных берегах р. Дукчи. Поскольку полевая мышь в Магаданской обл. обитает в населённых пунктах и прилегающих к ним огородах, можно предположить ограничение потока генов между локальными поселениями этого вида, приуроченными к пос. Снежный и Снежная Долина. Вероятно, особи с гаплотипом M5 были завезены с поставкой одной партии сельскохозяйственной продукции (или сена) в оба соседних посёлка. При этом в пос. Снежный, возможно, не произошла интродукция экземпляров с другими *cytb*-гаплотипами. Не исключён и другой сценарий: полевые мыши с иными вариантами гена *cytb* попали в пос. Снежный, но из генофонда этого поселения мышей в силу стохастических процессов произошла элиминация гаплотипов, отличных от M5.

В выборке полевых мышей из м/р-на Солнечный найдены особи только с вариантом M5. Хотя данный микрорайон и пос. Снежный соединяет автомобильная трасса длиной 18 км,

вдоль которой разбросаны огороды, в промежутке между этими пунктами полевые мыши в уловах отсутствовали. Возможно, это связано с небольшой численностью популяций полевой мыши в этих посёлках, что определяет низкую миграционную активность особей. Наличие в данных популяциях полевой мыши экземпляров только с гаплотипом M5, видимо, обусловлено завозом грызунов из одного и того же места.

Генофонд мышей, обитающих в окрестностях пос. Талон, включает только M4, что также может быть следствием совместного действия эффекта основателя и дрейфа генов. На основании полученных результатов с применением метода ближайшего соседа (NJ) в пакете программ MEGA6 построено дерево, которое отражает филогенетические отношения между поселениями полевой мыши Магаданской обл. (рис. 3).

В NJ-дендрограмму входят 2 кластера. Группы M5-полевых мышей пос. Снежный и м/р-на Солнечный составляют 1-ю кладу. Полиморфное по строению нуклеотидной последовательности гена *cytb* поселение мышей пос. Снежная Долина и M4-особи пос. Талон об-

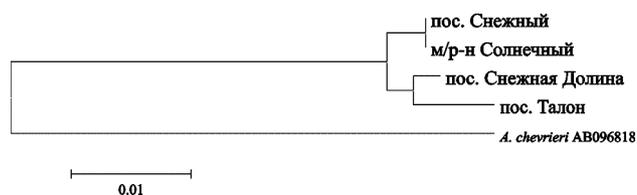


Рис. 3. NJ-филогенетическое дерево отношений между поселениями полевой мыши Магаданской области, основанное на данных об изменчивости гена цитохрома *b* мтДНК. Масштабный отрезок соответствует числу нуклеотидных замен на один сайт.

разуют 2-ю кладу. Данное объединение объясняется близостью нуклеотидного строения М1–М3 (пос. Снежная Долина) и М4 (пос. Талон) *cytb*-гаплотипов полевых мышей. Большая длина ветви, характеризующей выборку из пос. Талон, определяется наличием только в этой группе мышей М4-гаплотипа. По-видимому, полевая мышь попала в этот населённый пункт с отдельной, завезённой только в данный посёлок поставкой сельскохозяйственной продукции. Особи этого вида с другими *cytb*-гаплотипами либо не попали в пос. Талон, либо были элиминированы из поселения стохастическими процессами.

Корма для животных и сельскохозяйственная продукция, с которой полевая мышь могла попасть в Магаданскую обл., завозились преимущественно из Приморского и Хабаровского краёв, а также из Сибири, Казахстана, Китая и Кореи. Поэтому из GenBank были отобраны образцы гена (или его фрагмента, не менее 880 пн) мышей из выше перечисленных регионов.

Предварительный анализ показал сходство строения гаплотипов М1–М4 с нуклеотидными последовательностями (742 пн) вариантов гена *cytb* В1, В2, В3, В5, В7 и В8 (GenBank № FJ906759, FJ906756, FJ906761, FJ906760, FJ906762, FJ906764 соответственно) полевых мышей популяции юга Приморского края [Переверзева, Павленко, 2014]. Для более точного анализа были секвенированы и депонированы в GenBank полные нуклеотидные последовательности гена *cytb* особей из Приморского края с данными гаплотипами. Гаплотипу В1 в GenBank соответствует KU859999, В2 – KU860001, В3 – KU860002, В5 – KU860000, В7 – KU860003, В8 – KU860006. Подчеркнём, что именно эти гаплотипы обнаружены у полевых мышей в выборке из окрестностей с. Прилуки Хорольского района [Переверзева, Павленко, 2014], расположенной в непосредственной близости от угодий с. Приозёрное, откуда до конца 1990-х гг. шли поставки сельхозпродукции в Магаданскую обл. С применением метода ближайшего соседа (NJ) в пакете программ MEGA6 построено дерево, отражающее филогенетические отношения меж-

ду нуклеотидными последовательностями гаплотипов М1–М5 и вариантами гена *cytb* особей полевой мыши из перечисленных регионов (рис. 4). Полученные результаты показывают высокую степень полиморфизма нуклеотидной последовательности гена *cytb* у *A. agrarius*, о чём свидетельствует наличие субкластеров с высокими значениями бутстрэп-индексов. Вариант М5 локализован на ветви, близкой к корню дерева с бутстрэп-поддержкой 70%. По-видимому, гаплотип М5 относится к более древней и обособленной генетической сублинии.

Для дальнейшего филогенетического анализа были отобраны нуклеотидные последовательности, расположенные на NJ-дереве в совместных с М1–М5 субкластерах, и построена медианная сеть по принципу минимального числа нуклеотидных замен (рис. 5).

На медианной сети (рис. 5) более детально определены филогенетические связи гаплотипов М1–М5. Вариант М1 (по участку 880 пн) совпадает с нуклеотидными последовательностями образцов AM495857 (отловлен в зоне дизъюнкции ареала, в долине р. Онон, в окрестностях с. Караксар Забайкальского края, сопредельного Дальневосточному округу) [Павленко и др., 2007; Sakka et al., 2010] и KU860002 (добытому в Приморском крае). Закономерно предположить, что с большей вероятностью М1-особи этого вида попали в Магаданскую обл. из Приморского края, с которым Магаданский регион имеет более тесные экономические связи, чем с Забайкальским краем. Нуклеотидная последовательность гена *cytb* особей KJ082007 и KJ082011 [Kim, Park, 2015] из Китая отличается от М1 одной заменой (рис. 5). Китай имеет общую границу с Приморским краем, поэтому поток генов между популяциями *A. agrarius* этих территорий вполне возможен.

Мыши из Хабаровского (AM495865) и Приморского (KU860000) краёв имеют одинаковую нуклеотидную последовательность этого фрагмента гена (рис. 5). Данный *cytb*-гаплотип отличается от М1 одной нуклеотидной заменой. Он является родоначальным для небольшого субкластера, включающего в себя

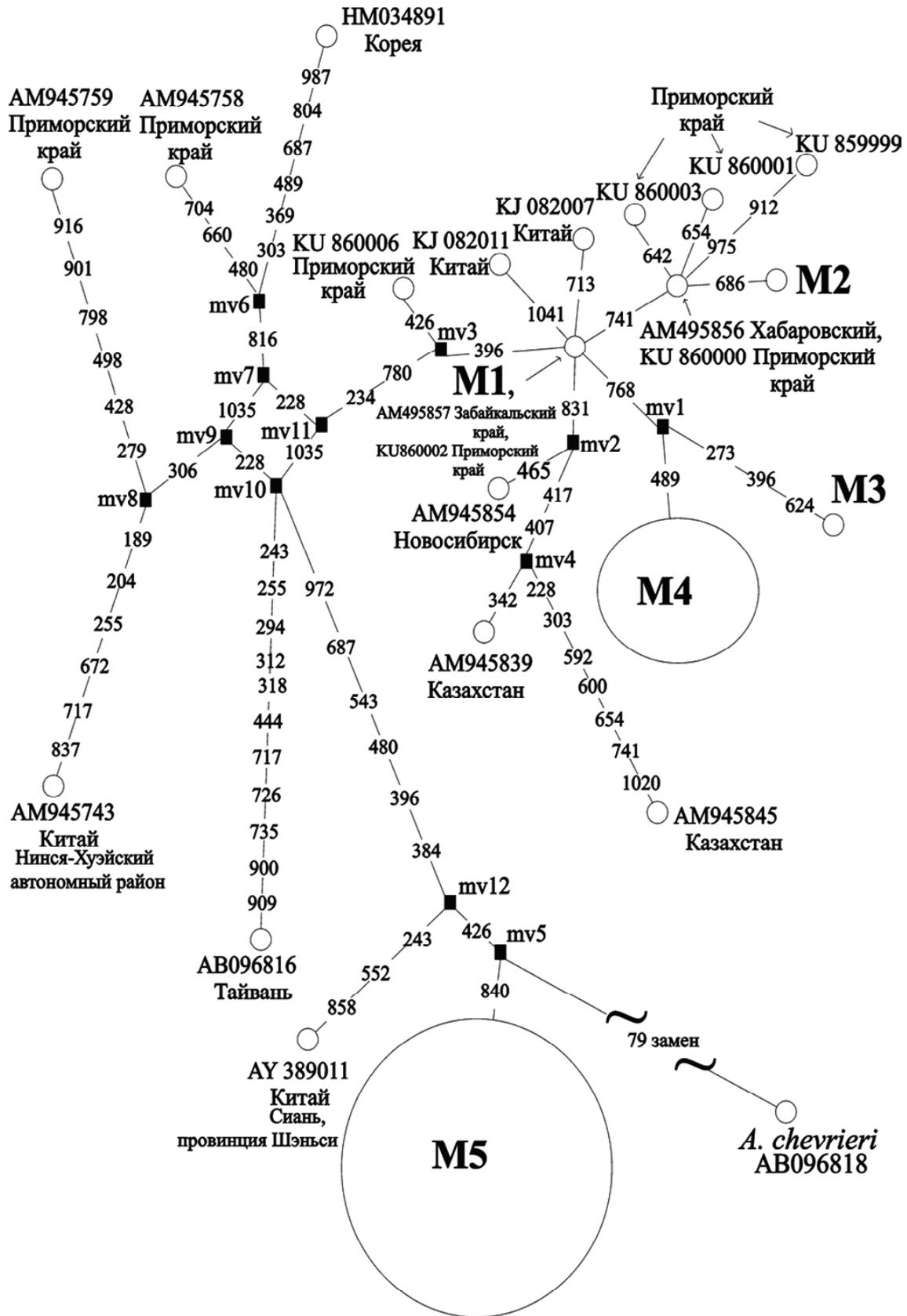


Рис. 5. Медианная сеть гаплотипов мтДНК *A. agrarius* из Магаданской области и потенциально донорных популяций. Размер кругов пропорционален частоте варианта мтДНК в выборках полевой мыши из магаданских поселений. Цифрами обозначены сайты мутаций относительно начала гена цитохрома *b* митохондриального генома *A. agrarius* GenBank № NM034866 [Oh et. al., 2011]. Чёрными квадратами отмечены гипотетические гаплотипы mv 1–12.

варианты гена *cytb* особей из Приморского края (KU859999, KU860001, KU860003) и M2 (рис. 5). Это может свидетельствовать о едином происхождении данных гаплотипов. Можно предположить, что M2-мыши были интродуцированы также из Приморского (или Хабаровского) края.

Варианты гена M3 и M4 сходны по нуклеотидному строению и составляют небольшой субкластер, происходящий от M1 (рис. 5). У *A. agrarius* очень широкий полиморфизм нуклеотидной последовательности гена *cytb*. В выборке полевой мыши с юга Приморского края при анализе фрагмента гена 742 пн были идентифицированы 36 вариантов гена *cytb* [Переверзева, Павленко, 2014]. Можно предположить, что при исследовании полной нуклеотидной последовательности 1143 пн у особей этого вида популяции Приморского края количество вариантов гена *cytb* увеличится. Вполне вероятно, что в генофонде полевой мыши присутствуют *cytb*-гаплотипы, соответствующие гипотетическому mv1 или более близкие по строению к M3 и M4. Однако мыши с такими генотипами не были отловлены, и их нуклеотидные последовательности гена *cytb* не были зарегистрированы в GenBank. Можно констатировать филогенетическое родство нуклеотидных последовательностей M1 с M3 и M4 и предположить инвазию полевых M3- и M4-мышей из Приморского края в Магаданскую обл.

Таким образом, наиболее вероятно, что полевые мыши с гаплотипами M1–M4 проникли в магаданский регион из Приморского края. В пользу этого свидетельствует наибольшее сходство нуклеотидных последовательностей вариантов мтДНК полевых мышей в выборке из окрестностей с. Прилуки Приморского края (соседствующего с хозяйством, откуда шли регулярные поставки сельхозпродукции в Магаданскую обл.) к гаплотипам M1–M4. Важно также отметить, что среди гаплотипов полевых мышей из Приморского края, которые оказались наиболее близки вариантам *cytb* магаданских особей, присутствуют варианты B2 – KU860001, B3 – KU860002 и B7 – KU860003, в отношении которых нами ранее

было высказано предположение об их адаптивной ценности [Переверзева, Павленко, 2014].

Вариант M1 является анцестральным не только для M2–M4, которые обнаружены у особей из Магаданской обл., но и для других гаплотипов из восточной части Азии – Приморского и Хабаровского краёв, Китая (дальневосточно-китайский участок ареала), а также Восточной Сибири и Казахстана (европейско-сибирско-казахстанский массив) (рис. 5). Поэтому можно предположить, что вариант M1 достаточно распространён в популяциях полевой мыши восточной части Азии. По-видимому, он типичен для *A. agrarius* дальневосточно-китайского массива. Однако M1 может быть предковым и для нуклеотидных последовательностей некоторых мышей европейско-сибирско-казахстанской части ареала (AM945839, AM945845 и AM945854). Несмотря на изоляцию двух массивов ареала *A. agrarius*, нельзя исключить случайный, связанный с хозяйственной деятельностью человека, завоз полевых мышей из одной территории в другую, например, вместе с кормами для животных или сельскохозяйственной продукцией по железной дороге. Поэтому, возможно, полной изоляции мышей европейско-сибирско-казахстанской и дальневосточно-китайской частей ареала нет [Sakka et al., 2010; Фрисман и др., 2015; Kim, Park, 2015], но поток генов между популяциями *A. agrarius* этих двух массивов сильно ограничен.

Обособленное положение на медианной сети занимает гаплотип M5 (рис. 5). Из всех вариантов гена *cytb* *A. agrarius* M5 наиболее близок по строению нуклеотидной последовательности к данному участку митохондриального генома *A. chevrieri*. Это свидетельствует об архаичности данной нуклеотидной последовательности. Вариант M5 составляет генетически обособленный (бутстрэп-индекс 70%) субкластер с отловленным в Китае образцом AY389011 (Центральный Китай, провинция Шэнси, Сиань [Liu et al., 2004]) (рис. 4). Сходство нуклеотидного строения M5 и AY389011 позволяет предположить принадлежность этих гаплотипов к одной генетической сублинии *A. agrarius*. Нуклеотидная последовательность

этих образцов отличается от последовательности экземпляра AM945743 (ближайшего к ним по строению и отловленному также в Китае в соседнем Нинся-Хуэйском автономном районе [Sakka et al., 2010]) шестнадцатую (M5) и семнадцатую (AY389011) заменами. От M1 они разнятся одиннадцатую и двенадцатую заменами, соответственно (рис. 5). Однако, учитывая топологию NJ-дерева (рис. 4), представляется вполне вероятной инвазия M5-особей полевой мыши из провинций центрального Китая. В настоящее время Магаданский регион имеет широкие торговые связи с КНР через порты юга Дальнего Востока России, что позволяет предположить возможность завоза в Магаданскую обл. особей полевой мыши непосредственно с территории Китая.

В целом можно сделать вывод, что полевые мыши Магаданской обл. происходят от особей дальневосточно-китайской части ареала этого вида – из Приморского края и Китая.

Гаплотип M5 присутствует у мышей из колоний пос. Снежный, пос. Снежная Долина и м/р-на Солнечный (табл. 1). Это может свидетельствовать об интродукции особей этого вида в Магаданскую обл. из одной донорной популяции.

Для уточнения сходства генофондов выборок *A. agrarius* из пос. Снежный и м/р-на Солнечный проведён генетический анализ биохимических маркеров ядерных генов. В выборках полевой мыши из Магаданской обл. было выявлено и интерпретировано 16 аллозимных локусов. Локусы LDH-1, LDH-2, IDH-2, PGD, GR, SOD, HK, AK и EST-D оказались мономорфными во всех изученных группах. В исследованных выборках мышей обнаружено 7 полиморфных ферментных систем. Характеристики полиморфных локусов, параметры аллозимной изменчивости выборок и оценка межвыборочной гетерогенности по этим маркерам генов показаны в табл. 2.

В полиморфных системах частота основного аллеля составляет 0.556–0.98. В большинстве локусов присутствует 2 аллеля, только в локусе EST-M у особей из пос. Талон и м/р-на Солнечный присутствуют 3 и 4 аллеля, соответственно. В последнем случае 2 редких ал-

леля найдены у одной гетерозиготной особи.

В ходе исследования выявлены: полиморфные маркеры генов, характерные только для одной выборки мышей; установлены аллозимные локусы, полиморфные в двух выборках особей; обнаружены маркеры генов, полиморфные во всех исследованных группах.

Достоверное отклонение наблюдаемых численностей генотипов от ожидаемых по распределению Харди-Вайнберга выявлено в трёх случаях. Во-первых, в выборке из окрестностей м/р-на Солнечный найдена особь с генотипом 0.90/1.30 по локусу EST-M, которая была единственным носителем двух редких аллелей, что и обусловило обнаруженное генетическое неравновесие. Во-вторых, в этой же выборке мышей наблюдался достоверный избыток особей, гетерозиготных по локусу ACP. Причины такого отклонения от равновесного состояния могут быть различными. Отлов животных производился в конце августа на небольшой по площади территории обширного поля. В выборку могли попасть зверьки-сеголетки из родственных помётов с идентичными гетерозиготными генотипами по данному локусу. В-третьих, случай достоверного отклонения от распределения генотипов по закону Харди-Вайнберга приходится на локус ACP у полевых мышей из пос. Снежный. В этом случае неравновесие связано с наличием в выборке двух редких гомозиготных особей. В одной точке отловлено относительно небольшое количество экземпляров (табл. 2). Поэтому носители этих генотипов, возможно, принадлежат к одному выводку. Частоты генотипов остальных полиморфных аллозимных локусов в выборках полевой мыши соответствуют закону Харди-Вайнберга.

Для оценки наличия изоляции между исследованными группами полевой мыши Магаданской обл. был проведён тест на гетерогенность (табл. 3).

Все изученные выборки мышей по распределению частот аллелей биохимических маркеров генов различаются между собой с высокой степенью достоверности. Это свидетельствует о полной изоляции исследованных поселений *A. agrarius* Магаданской обл. и позво-

Таблица 2. Частоты аллелей полиморфных локусов, оценка уровня генетической гетерогенности и параметры аллозимной изменчивости выборки полевой мыши Магаданской области.

Локус	F	Места отлова			Значение критерия χ^2
		Пос. Талон N=62	М/р-н N=42	Солнечный Пос. Снежный N=18	
Частоты аллелей					
G-3-PD	1.00	1.00	1.00	0.972	$\chi^2=5.83$ d.f.=2
	1.10			0.028	
	H _{obs}			0.056	
ME	1.00	0.911	1.00	1.00	$\chi^2=11.70^{**}$ P<0.01 d.f.=2
	1.10	0.089			
	H _{obs}	0.177			
GOT	1.00	1.00	0.369	0.861	$\chi^2=88.69^{***}$ P<0.001 d.f.=4
	1.10		0.631	0.139	
	H _{obs}		0.500	0.278	
EST-M	0.90	0.113	0.012	1.00	$\chi^2=37.42^{***}$ P<0.001 d.f.=12
	1.00	0.556	0.750		
	1.20	0.331	0.226		
	1.30	0.000	0.012		
	H _{obs}	0.548	0.381		
L(χ^2)		84.03 ^{***} P<0.001			
d.f.		6			
ACP	1.00	0.847	0.702	0.806	$\chi^2=14.99^{**}$ P<0.01 d.f.=4
	1.10	0.153	0.298	0.194	
	H _{obs}	0.274	0.548	0.167	
	L(χ^2)		4.03* P<0.05	3.94* P<0.05	
	d.f.		1	1	
GLO	1.00	1.00	1.00	0.833	$\chi^2=30.12^{***}$ P<0.001 d.f.=4
	1.10			0.167	
	H _{obs}			0.222	
PGM	1.00	0.984	1.00	1.00	$\chi^2=1.97$ d.f.=2
	1.10	0.016			
	H _{obs}	0.032			
Параметры аллозимной изменчивости выборки					$\sum \chi^2=190.72^{***}$
H _{obs}		0.064	0.089	0.045	P<0.001
N _{A/L}		1.3	1.3	1.1	d.f.=30

Примечание. F – относительная подвижность аллеля, N – число исследованных экземпляров, L(χ^2) – значение критерия χ^2 для оценки равновесия Харди-Вайнберга в локусе, d.f. – число степеней свободы, P – уровень достоверности, H_{obs} – средняя наблюдаемая гетерозиготность, N_{A/L} – среднее число аллелей на локус, $\sum \chi^2$ – суммарное значение критерия χ^2 .

Таблица 3. Суммарная генетическая гетерогенность выборки полевой мыши Магаданской области по данным о состоянии аллозимных полиморфных локусов.

Место отлова	Пос. Талон	М/р-н Солнечный	Пос. Снежный
Пос. Талон		$\sum \chi^2=117.90^{***}$ d.f.=12	$\sum \chi^2=75.52^{***}$ d.f.=13
М/р-н Солнечный	P < 0.001		$\sum \chi^2=53.68^{***}$ d.f.=10
Пос. Снежный	P < 0.001	P < 0.001	

Примечание. $\sum \chi^2$ – суммарное значение критерия χ^2 для всех локусов, P – уровень достоверности, d.f. – число степеней свободы.

ляет рассматривать их как отдельные популяции. Генофонд изолированных поселений полевой мыши формируется синергией эффекта основателя, дрейфа генов и отбора. В различные посёлки Магаданской обл. могло попасть небольшое число вселенцев полевой мыши, чей генофонд изначально содержал ограниченное число аллелей. Причём в разные посёлки попадали особи с различным набором аллелей. Эти небольшие наборы аллелей, различные в каждом поселении полевых мышей, и послужили основанием для формирования уникальных генофондов этих популяций. Чем меньше численность локального поселения и чем больше она колеблется, тем интенсивнее происходят стохастические изменения частот аллелей различных генов, не связанные непосредственно с отбором – дрейф генов. Полевая мышь относится к быстро размножающимся видам с флуктуирующей численностью. Это подтверждается результатами ежегодных обловов сельхозугодий в окрестностях м/р-на Солнечный с 2005 по 2013 г. Высокая численность полевых мышей здесь была отмечена в 2005 и 2008 гг., в остальные годы попадались лишь единичные экземпляры, или вид в уловах вовсе отсутствовал [данные А.А. Примака]. При сильном падении численности в популяции сохраняется незначительное число особей с очень ограниченным числом аллелей. Генофонд колонии проходит через стадию «бутылочного горлышка», приводящую к снижению полиморфизма.

Для сравнения уровней белкового полиморфизма полевой мыши из популяций Магаданской обл. и популяций дальневосточно-китайской части ареала были взяты данные по аллозимной изменчивости выборок *A. agrarius* из Приморского и Хабаровского краёв. В северо-приохотских группах особей полевой мыши совокупные параметры изменчивости по взятому в анализ набору аллозимных локусов имеют тенденцию к снижению. У представителей каждой популяции *A. agrarius* обнаружено только 3–4 полиморфных локуса из 16 исследованных, в то время как в нативных популяциях этого вида из Приморского и Хабаровского краёв по данному спектру аллозим-

ных маркеров полиморфизм выявлен в 4–6 локусах. У особей из популяций Магаданской обл. только в единственном локусе EST-M найдено 4 аллеля. В выборках полевых мышей с юга Дальнего Востока России 3–4 аллеля обнаружено в системах G-3-PD, ME, EST-M и GLO [Засыпкин и др., 2007].

Заключение

Сопоставляя данные молекулярно-генетического и аллозимного анализов, можно реконструировать историю формирования генофонда новых популяций *A. agrarius*, которые возникли в Магаданской обл. в результате многократных инвазий. Следует констатировать мноморфное строение нуклеотидной последовательности гена *cytb* у особей трёх локальных поселений из четырёх исследованных. В нативных популяциях этого вида имеет место широкий полиморфизм данного участка мтДНК. Этот факт свидетельствует об интенсивных микроэволюционных процессах, проходящих в исследованных изолированных поселениях *A. agrarius*. Полученная информация о филогенетических связях гаплотипов гена *cytb* мтДНК полевой мыши Северного Приохотья свидетельствует о наиболее вероятной инвазии особей этого вида из Приморского края (пос. Снежная Долина и Талон) и Китая (пос. Снежная Долина, пос. Снежный и м/р-н Солнечный). Эти территории относятся к дальневосточно-китайскому участку ареала *A. agrarius*. Наличие M5 *cytb*-гаплотипа у мышей из пос. Снежный и м/р-на Солнечный свидетельствует о едином монофилетическом происхождении этих поселений. По-видимому, с одной поставкой сельскохозяйственной продукции в эти населённые пункты попали полевые мыши, родственные по материнской линии и имеющие один митотип. Возможно, в пос. Снежный и м/р-н Солнечный были завезены особи и с другими *cytb*-гаплотипами, но в силу стохастических процессов их носители были элиминированы из этих поселений. По-видимому, нельзя исключить возможность повторных инвазий особей этого вида с очередными поставками сельскохозяйственной продукции в данные населённые пункты. Ве-

роятно, частота привнесённых таким образом *cytb*-гаплотипов незначительна, и посредством дрейфа генов данные митотипы элиминируются из генофонда полевых мышей пос. Снежный и м/р-на Солнечный. Высоко достоверные отличия этих выборок друг от друга по биохимическим маркерам генов, вероятно, являются результатом синергии эффекта основателя и дрейфа генов. По-видимому, донорная популяция *A. agrarius* имела более высокий уровень аллозимного полиморфизма, но ограниченное число колонистов привнесли в образованные на территории Магаданской обл. группировки вида лишь часть генного пула этой популяции. При этом в поселении полевой мыши м/р-на Солнечный полиморфизм сохранился в локусе EST-M, а в пос. Снежный – в G-3-PD и GLO. В утрату различных альтернативных аллелей этих локусов в двух изолированных малочисленных группах полевой мыши могли внести свой вклад и стохастические процессы.

В пос. Снежная Долина обитает единственная полиморфная по строению нуклеотидной последовательности гена *cytb* группировка *A. agrarius* в Магаданской обл. Вероятно, данная популяция сформировалась в результате неоднократной инвазии небольшого числа вселенцев из одной донорной популяции Китая (особи с митотипом M5) и различных популяций-доноров Приморского края (экземпляры с гаплотипами M1–M3). Возможен и другой путь формирования генофонда полевой мыши пос. Снежная Долина. Особи с гаплотипом M5 попали в этот посёлок из одной популяции Китая, а полевые мыши с вариантами гена *cytb* M1–M3 завозились неоднократно из одной и той же популяции Приморского края.

Пос. Талон расположен в 130 км от г. Магадан. Гаплотип M4 найден только у полевых мышей этого поселения, что может свидетельствовать об уникальном монофилетическом происхождении талонской группировки грызунов. Спектр полиморфных аллозимных маркеров данной выборки также имеет свои особенности. Локусы ME и PGM в группе особей пос. Талон полиморфны, а в выборках мышей пос. Снежный и м/р-на Солнечный – мономор-

фны. В локусе GOT обнаружен полиморфизм у мышей из пос. Снежный и м/р-на Солнечный, а в поселении из пос. Талон данный маркер мономорфный (табл. 2). Можно предположить, что полевые мыши попали в пос. Талон в результате разовой поставки сельскохозяйственной продукции из Приморья.

Полученные результаты молекулярно-генетического и аллозимного анализов свидетельствуют о существовании в Магаданской обл. небольших изолированных поселений *A. agrarius*. Найдено, что полевые мыши пос. Снежный и м/р-на Солнечный имеют единое монофилетическое происхождение. Группировка этого вида в пос. Снежная Долина, по-видимому, имеет полифилетическое происхождение. Наиболее географически изолированная популяция полевых мышей пос. Талон имеет монофилетическое происхождение, отличное от всех остальных группировок этого вида в Северном Приохотье. Высоко достоверные генетические отличия между выборками полевых мышей Магаданской обл. указывают на изолированный характер выявленных поселений и позволяют рассматривать их как самостоятельные популяции. Эти поселения *A. agrarius* сформировывались, предположительно, в разное время в результате неоднократных инвазий. Плотность грызунов в них в основном поддерживается на низком уровне, лишь в отдельные годы давая локальные всплески численности, какие были отмечены в 2003 г. в пос. Талон и в 2005 и 2008 гг. в м/р-не Солнечный. Низкая численность, видимо, является основной причиной слабой миграционной активности грызунов и изолированного существования выявленных локальных поселений полевой мыши на территории Магаданской обл.

Благодарности

Авторы выражают благодарность сотруднику лаборатории экологии млекопитающих ИБПС ДВО РАН к. б. н. Е.А. Дубинину, принимавшему участие в сборе материала для молекулярно-генетического и аллозимного анализов. Авторы также признательны глубокоуважаемым рецензентам за рекомендации, позво-

лившие значительно улучшить представляемый для публикации материал. Работа проводилась при частичной финансовой поддержке грантов ДВО РАН № 05-III-Г-06-107 (руководитель А.А. Примак), РФФИ № 15-04-02668 (руководитель Н.Е. Докучаев) и ДВО РАН № 15-I-6-0150 (руководитель В.П. Никишин).

Литература

- Андреев А.В., Докучаев Н.Е., Кречмар А.В., Чернявский Ф.Б. Наземные позвоночные Северо-Востока России: Аннотированный каталог. 2-е изд., испр. и доп. Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2006. 315 с.
- Балакирев А.Е., Баскевич М.И., Гмырь А.П. и др. К вопросу о таксономическом статусе формы *ciscaucasicus* и её родственных отношений с малой лесной мышью *Sylvaemus uralensis* по данным секвенирования гена цитохрома b мтДНК // Генетика. 2007. Т. 43. № 12. С. 1651–1666.
- Бобров В.В., Варшавский А.А., Хляп Л.А. Чужеродные виды млекопитающих в экосистемах России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 232 с.
- Бутвиловский А.В., Барковский Е.В., Бутвиловский В.Э. и др. Основные методы молекулярной эволюции. Минск: Белорусский государственный медицинский университет, 2009. 210 с.
- Волков В.И., Черных П.А., Долгих А.М., Яковлева Т.В. Распространение и основные черты экологии полевой мыши (*Apodemus agrarius*) в Приамурье // Зоол. журн. 1979. Т. 58. № 8. С. 1202–1212.
- Докучаев Н.Е., Лапинский А.Г., Соловечук Л.Л. Генетическая изменчивость полевых мышей (*Apodemus agrarius* Pallas, 1771) Дальнего Востока России по результатам RAPD-PCR анализа // Известия РАН. Сер. биол. 2008. № 4. С. 429–434.
- Докучаев Н.Е., Поспехов В.В., Лазуткин А.Н. Нежелательная интродукция полевой мыши в Магаданскую область // Колымские вести. 2001. № 14. С. 19–20.
- Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991. 271 с.
- Засыпкин М.Ю. Камера для электрофореза белков в пластинах полиакриламидного геля // Лабораторное дело. 1983. № 3. С. 58–59.
- Засыпкин М.Ю. Полуавтоматическая система для переноса белковых образцов из центрифуги в электрофоретическую камеру // Лабораторное дело. 1986. № 2. С. 117–118.
- Засыпкин М.Ю., Примак А.А., Павленко М.В., Докучаев Н.Е. Генетическая гетерогенность полевой мыши (*Apodemus agrarius* Pallas, 1771) Магаданской области и юга Дальнего Востока России по результатам исследования аллозимной изменчивости // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2007. № 2. С. 49–55.
- История и современное состояние Хорольского района (Электронный справочник). «Территория: Приморский край» / ПГПБ им. А.М. Горького. Владивосток, 2007. // (http://old.pgpbr.ru/cd/terra/horo1/horo1_01.htm). Проверено 18.08.2016.
- Карасёва Е.В. Полевая мышь (*Apodemus agrarius* Pallas, 1771) // В кн.: Медицинская териология. М.: Наука, 1979. С. 194–203.
- Карасёва Е.В., Тихонова Г.Н., Богомолов П.Л. Ареал полевой мыши (*Apodemus agrarius*) в СССР и особенности обитания вида в его разных частях // Зоол. журн. 1992. Т. 71, вып. 6. С. 106–115.
- Костенко В.А. Грызуны (Rodentia) Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 2000. 210 с.
- Кучерук В.В., Карасёва Е.В. Синантропия грызунов // В сб.: Синантропия грызунов и ограничение их численности / Ред. В.Е. Соколов, Е.В. Карасёва. М.: РАН, 1992. С. 4–36.
- Неронов В.М., Хляп Л.А., Тупикова Н.В., Варшавский А.А. Изучение формирования сообществ грызунов на пахотных землях Северной Евразии // Экология. 2001. № 5. С. 355–362. (Перевод: Neronov V.M., Khlyap L.A., Tupikova N.V., Warshavsky A.A. Formation of Rodent Communities in Arable Lands of Northern Eurasia // Russian Journal of Ecology. 32 (5). 2001. P. 326–333.)
- Павленко М.В., Кораблёв В.П., Картавцева И.В., Кардаш А.И. Изменение границ ареала полевой мыши *Apodemus agrarius* Pallas, 1771 (Rodentia, Muridae) в Забайкалье: новые находки из зоны дизъюнкции и их генетическая характеристика // Природоохранное сотрудничество Читинской области (Российская Федерация) и автономного района Внутренняя Монголия (КНР) в трансграничных экологических регионах: Мат-лы междунар. конф. Чита: Забайкал. гос. гум.-пед. ун-т, 2007. С. 260–265.
- Переверзева В.В., Павленко М.В. Разнообразие строения гена цитохрома b митохондриальной ДНК полевой мыши *Apodemus agrarius* Pallas, 1771 из популяций юга Дальнего Востока России // Известия РАН. Серия Биологическая. 2014. № 1. С. 5–16.
- Позвоночные животные Северо-Востока России / Отв. ред. И.А. Черешнев. Владивосток: Дальнаука, 1996. 308 с.
- Правительство Магаданской области. Официальный сайт (Электронный документ) // (http://www.49gov.ru/our_region/overview/). Проверено 19.08.2016.
- Примак А.А. Новые данные о происхождении анклава полевой мыши пос. Талон Магаданской области // В сб.: Чтения памяти акад. К.В. Симакова: Мат-лы докл. Всерос. науч. конф. (Магадан, 26–28 ноября 2013 г.). Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2013. С. 162.
- Примак А.А., Докучаев Н.Е., Засыпкин М.Ю. Первые данные по аллозимной изменчивости полевой мыши – недавнего вселенца в Магаданскую область // В сб.: Сибирская зоологическая конференция: Тезисы докладов всероссийской конференции, посвящённой 60-летию ИСЭЖ СО РАН, 15–22 сентября 2004 г. Новосибирск, 2004. С. 171–172.

- Примаков А.А., Докучаев Н.Е., Засыпкин М.Ю. Аллозимная изменчивость полевой мыши *Apodemus agrarius* Pallas, 1771 – недавнего вселенца в Магаданскую область // В сб.: Наука Северо-Востока России – начало века: Мат-лы Всероссийской научной конференции, посвящённой памяти академика В.В. Симакова и в честь его 70-летия (Магадан, 26–28 апреля 2005 г.). Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2005. С. 339–340.
- Примаков А.А., Переверзева В.В. Полиморфизм строения гена цитохрома b полевой мыши *Apodemus agrarius* Pallas, 1771 Северного Приохотья // В сб.: Чтения памяти акад. К.В. Симакова: Материалы докл. Всерос. науч. конф. (Магадан, 24–25 ноября 2015 г.). Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2015. С. 160–161.
- Приозёрное (Приморский край) (Электронный документ) // ([https://ru.wikipedia.org/wiki/Приозёрное_\(Приморский_край\)](https://ru.wikipedia.org/wiki/Приозёрное_(Приморский_край))). Проверено 16.09.2016.
- Тихонова Г.Н., Карасёва Е.В., Богомолов П.Л. Основные изменения ареала полевой мыши в Советском Союзе за последние 30–40 лет // В кн.: Синантропия грызунов и ограничение их численности. М.: Наука, 1992. С. 301–322.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Суров А.В., Богомолов П.Л., Котенкова Е.В. Экологические аспекты формирования фауны мелких млекопитающих урбанистических территорий Средней полосы России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. 371 с.
- Тупикова Н.В., Хляп Л.А., Варшавский А.А. Грызуны полей Северо-Восточной Палеарктики // Зоол. журн. 2000. Т. 79, вып. 4. С. 480–494.
- Фрисман Л.В., Богданов А.С., Шереметьева И.Н., Каргавцева И.В., Павленко М.В. Западный и восточный изоляты полевой мыши: сравнительный анализ пяти микросателлитных локусов // Структура вида у млекопитающих: Материалы конференции. М., 2015. С. 82.
- Хляп Л.А., Варшавский А.А. Синантропные и агрофильные грызуны как чужеродные млекопитающие // Рос. журнал биол. инвазий. 2010. № 3. С. 73–91.
- Хляп Л.А., Варшавский А.А., Бобров В.В. Разнообразие чужеродных видов млекопитающих в различных регионах России // Рос. журн. биол. инвазий. 2011. № 3. С. 79–88.
- Чернявский Ф.Б. Млекопитающие крайнего северо-востока Сибири. М.: Наука, 1984. 388 с.
- Юдин Б.С., Кривошеев В.Г., Беляев В.Г. Мелкие млекопитающие Севера Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1976. 269 с.
- Bandelt H.J., Forster P., Röhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Mol. Biol. Evol. 1999. Vol. 16. P. 37–48.
- Bazhenov Yu.A., Pavlenko M.V., Korabely V.P., and Kardash A.I. Current Distribution of the Striped Field Mouse (*Apodemus agrarius* Pallas, 1771) in Eastern Transbaikalia: New Findings in the Disjunction Area. Russian journal of biological invasions. 2015. Vol. 6. № 1. P. 1–5.
- Davis B.J., Ornstein L. A new high resolution electrophoresis method. // Report Delivered at the New York Academy of Medicine on March 24, 1959. P. 112–118.
- Dubey S., Michaux J., Brunner H., et al. False phylogenies on wood mice due to cryptic cytochrome-b pseudogene // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2009. 50. P. 633–641.
- Excoffier L., Laval G., Schneider S. Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis // Evol. Bioinformatics Online. 2005. Vol. 1. P. 47–50.
- Fleming M.A., Cook J.A. Phylogeography of endemic ermine (*Mustela erminea*) in southeast Alaska // Mol. Ecol. 2002. Vol. 11. P. 795–807.
- Howell N. Evolutionary conservation of protein regions in the proton motive cytochrome b and their possible roles in redox catalysis // J. Mol. Evol. 1989. Vol. 29. P. 157–169.
- Kim H.R., Park Y.C. Genetic diversity and genetic structure of the striped field mouse *Apodemus agrarius coreae* (Muridae, Rodentia) in Korea (Электронный журнал) // Gene. 2015. 10. 572(2):292-7. doi: 10.1016/j.gene.2015.08.014. Epub 2015 Aug 8. (2015) // (<http://dx.doi.org/10.1016/j.gene.2015.08.014>). Проверено 19.08.2016.
- Koh H.S., Shaner P.J., Csorba G., et al. Comparative genetics of *Apodemus agrarius* (Rodentia: Mammalia) from insular and continental eurasian populations: cytochrome b sequence analyses // Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. 2014. 60 (1). P. 73–84.
- Lee H.W. Emergence and control of hantavirus disease // В кн.: Хантавирусы и хантавирусные инфекции (к 70-летию изучения ГЛПС на Дальнем Востоке России). Владивосток: Примполиграфкомбинат, 2003. С. 20–42.
- Liu X., Wei F., Li M., Jiang X., et al. Molecular phylogeny and taxonomy of wood mice (genus *Apodemus* Kaup, 1829) based on complete mtDNA cytochrome b sequences, with emphasis on Chinese species // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2004. 33. P. 1–15.
- Manchenko G.P. Handbook of detection of enzymes on electrophoretic gels: 2nd ed. CRC Press. Inc., Boca Raton, FL, 2003. 553 p.
- Oh D.J., Kim T.W., Chang M. H., Han S.H., Oh H.S., Kim S.J. Mitochondrial genome sequences of the striped field mice *Apodemus agrarius coreae* and *Apodemus agrarius chejuensis* Mitochondrial DNA, 2011; Vol. 22. № 5–6. P. 165–167.
- Oh D.J., Kim T.W., Chang M.H., Han S.H., Oh H.S., Kim S.J. Migration route estimation of the Jeju striped field mouse *Apodemus agrarius chejuensis* (Rodentia, Muridae) // Mitochondrial DNA. 2013. Vol. 24. № 2. P. 137–144.
- Peacock A.C., Bunting S.L., Queen K.G. Serum protein electrophoresis in acrylamide gel: patterns and theory // Science. 1965. Vol. 147, № 3664. P. 1451–1453.
- Reutter B.A., Petit E., Bruenner H., Voge P. Cytochrome b haplotype divergences in West European *Apodemus*. // Z. Säugetierkunde. 2003. 68. P. 153–164.
- Sakka H., Quere J.P., Kartavtseva I., et al. Comparative phylogeography of four *Apodemus* species (Mammalia: Rodentia) in the Asian Far East: evidence of Qua-

- ternary climatic changes in their genetic structure // Biological Journal of the Linnean Society. 2010. Vol. 100. № 4. P. 797–821.
- Serizawa K., Suzuki H., Tsuchiya K. A phylogenetic view on species radiation in *Apodemus* inferred from variation of nuclear and mitochondrial genes // Biochem. Genet. 2000. 38. P. 27–40.
- Suzuki H., Filippucci M.G., Chelomina G.N., et al. A biogeographic view of *Apodemus* in Asia and Europe inferred from nuclear and mitochondrial gene sequences // Biochem. Genet. 2008. 46. P. 329–346.
- Tamura K., Stecher G., Peterson D., et al. MEGA-6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 6.0. // Mol. Biol. Evol. 2013. Vol. 30. P. 2725–2729.
- Zardoya R., Meyer A. Phylogenetic performance of mitochondrial protein-coding genes in resolving relationships among vertebrates // Mol. Biol. Evol. 1996. V. 13. № 7. P. 933–942.
- Zaykin D.V., Pudovkin A.I. Two programmes to estimate significance of Chi-square values using pseudo-probability test // J. Heredity. 1993. Vol. 84. P. 152–155.

OF THE STRIPED FIELD MOUSE *APODEMUS AGRARIUS* PALLAS, 1771 ON THE TERRITORY OF MAGADAN OBLAST

© 2016 Pereverzeva V.V.^{1*}, Primak A.A.^{1**}, Pavlenko M.V.^{2***},
Dokuchaev N.E.^{1****}, Evdokimova A.A.^{1*****}

¹Institute of Biological Problems of the North, the Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences (IBPN FEB RAS), 685000, Magadan, Portovaya st., 18. Russia;

²Institute of Biology and Soil Sciences, the Far Eastern Branch, the Russian Academy of Sciences (IBSS FEB RAS), 690022, Vladivostok, 159 Stoletiya Street, Russia;

e-mail: * vvpereverzeva@mail.ru, ** primak@ibpn.ru, *** mv_pavlenko@mail.ru,
**** dokuchaev@ibpn.ru, ***** annaevdokimova1994@yandex.ru

A striped field mouse *Apodemus agrarius* is a new invading species for Magadan oblast, adapted successfully to the ecological conditions of Northern Priokhotye. A full nucleotide sequence of mtDNA *cytb* gene of the striped field mice from 4 local settlements of the region (Snezhnaya Dolina, Snezhny, Solnechny, Talon) was determined. Five *cytb* haplotypes were found. The phylogenetic analysis showed the similar structure of the nucleotide sequences of *cytb* of the striped field mice from Northern Priokhotye and haplotypes of this species from the Far East-Chinese part of the species range. Most likely, the invasion of *Apodemus agrarius* individuals to Talon came from Primorsky krai; to Snezhnaya Dolina - from Primorsky krai and China; to Snezhny and Solnechny - from China only. The striped field mice inhabiting Snezhny and Solnechny have the same monophyletic origin. The mice inhabiting Snezhnaya Dolina probably have polyphyletic origin. The striped field mice from Talon have a distinct monophyletic origin, which differs from 3 other settlements of the Northern Priokhotye enclave. The samples from Snezhny, Talon and Solnechny are significantly different among themselves according to 16 allozyme loci data. A downward tendency in variability parameters of the striped field mouse from the Northern Priokhotye was revealed on the basis of biochemical gene markers analysis. The genetic analysis showed that the studied local settlements of *Apodemus agrarius* from Magadan oblast represent small isolated populations.

Key words: striped field mouse *Apodemus agrarius*, invading species, *cytb* gene (*cytb*), allozyme variability, genetic variability, phylogenetic analysis.