

УДК 575.22: 599.323.4

АЛЛОЗИМНАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ И КАРИОТИПИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВОСТОЧНОАЗИАТСКИХ ПОЛЕВОК ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

Л. В. Фрисман^{1,2}, И. В. Картавцева², И. Н. Шереметьева², М. В. Павленко²,
В. П. Кораблев²

¹Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, г. Биробиджан

²Биолого-почвенный институт ДВО РАН, г. Владивосток

E-mail: l.frisman@mail.ru

Анализируются собственные и литературные данные по генетической дифференциации девяти видов восточноазиатских полевок: *Alexandromys oeconomus*, *A. fortis*, *A. sachalinensis*, *A. gromovi*, *A. middendorffii*, *A. mongolicus*, *A. tujanensis*, *A. maximowiczii* и *A. evoronensis*. Проведено сопоставление внутри- и межвидовой дифференциации по аллозимным и кариотипическим характеристикам. Выявлены две группы видов с минимальным (= популяционному) уровнем межвидовой аллозимной дифференциации. Группа «maximowiczii» представлена хромосомно полиморфными видами *A. maximowiczii*, *A. evoronensis*, *A. tujanensis*. Два вида со стабильными кариотипами – *A. middendorffii* и *A. gromovi* образовали еще одну группу аллозимно близких видов. Аллозимная дифференциация остальных таксонов увеличивалась в ряду популяции – подвиды – виды. Результаты интерпретируются с точки зрения географического (аллопатрического) и хромосомного путей видообразования.

Ключевые слова: восточноазиатские полёвки, видообразование, аллозимы, хромосомы, *Alexandromys*.

ВВЕДЕНИЕ

Почти полувековая история электрофоретического исследования белков в природных популяциях грызунов показала накопление аллозимной дифференциации в процессе видообразования (Selander et al., 1969; Avise, 1974; Nevo, 1978; Graf, 1982; Philippuchi et al., 2002; Жигилева, 2014). На примере представителей многих родов (среди которых *Spermophilus*, *Apodemus*, *Acodon*, *Meriones*, *Mus*, *Myodes* и др.) было обнаружено, что географически близкие популяции характеризуются минимальными значениями аллозимной дифференциации, которые обычно представлены величинами неевских генетических дистанций (D_N) от 0 до 0,1. Пространственно разобщенные и изолированные популяции иногда показывают те же значения генетических дистанций, что и географически близкие. Однако в пределах одного и того же вида, пространственно разобщенные и изолированные популяции, как правило, более отличаются друг от друга, чем географически близкие. При исследовании внутри-

видовой дифференциации наибольшие значения генетических дистанций обнаружены для популяций длительное время изолированных частей ареала, в том числе популяций разных островов. Величины D_N от 0,1 до 0,2 иногда выявляются при сравнении популяций, а зачастую отражают дифференциацию эволюционно молодых форм грызунов, в том числе спорного таксономического ранга (близкие виды, виды-двойники). В пределах одного и того же рода при переходе от уровня внутривидовой дифференциации к уровню межвидовой дивергенции, как правило, обнаруживаются значимые увеличения генетических дистанций. Обычное явление для таких родовых таксонов – hiatus между значениями аллозимных генетических дистанций внутривидового и межвидового уровней. Полученная картина отражает первоначальное накопление аллозимных различий на межпопуляционном уровне, обычно объясняемое присутствием географических барьеров, и продолжающееся накопление различий в закрытых видовых генофондах.

В то же время в некоторых родовых таксонах (среди них *Thomomys*, *Peromyscus* и др.), наряду с описанной картиной, обнаруживаются виды,

уровень дифференциации которых не превышает межпопуляционные различия. Среди рассматриваемых нами ранее в обзорной работе 560 межвидовых попарных сравнений для 110 видов, относящихся к 21 роду грызунов (Фрисман, Павленко, 1987), был представлен размах значений неевских генетических дистанций от 0,02 до 2,44, при среднем значении $D_N = 0,396$. Только 11 пар сравнений (менее 2% всего рассмотренного материала) показали межвидовые генетические дистанции, не превышающие уровень межпопуляционных различий. Наличие таких одинаковых для популяций и видов аллозимных дистанций позволило Нево (Nevo, 1978) **выдвинуть предположение** о возможности видообразования без генетической (аллозимной) дифференциации.

Особую группу представляют таксоны видового ранга, морфологические различия между которыми незначительны либо вообще отсутствуют, а ведущими в определении видовой принадлежности являются хромосомные отличия. Именно для таких групп можно предположить, что хромосомные перестройки, разрушающие правильность расхождения бивалентов в мейозе (Воронцов, 1960; White, 1978; King, 1993) и (или) ген (гены), препятствующие спариванию хромосом в мейозе (Borodin, 2008), **приводят к неполноценности** хромосомного материала в гаметах, что может являться причиной и началом формирования репродуктивной изоляции и возможного последующего возникновения новых видов.

При географическом видообразовании начальный этап генетической (аллозимной) дифференциации проходит в недрах единого таксона, составляющие части которого разделены географическими барьерами. При таком типе видообразования к моменту возникновения и становления репродуктивной изоляции географически изолированные (аллопатричные) дочерние формы успевают накопить значимый уровень различий даже по системам неадаптивных или слабо адаптивных признаков, таких как аллозимы. Хромосомный (стасипатрический) путь видообразования предполагает изначальное сходство вновь возникших таксонов видового ранга по всем системам признаков, кроме репродуктивно изолирующих.

Анализ таксонов родового ранга с богатой кариологической изменчивостью дает возможность выявить и исследовать эволюционно молодые группы видов, в которых накопление различий по системам неадаптивных или слабо адаптивных признаков, в том числе аллозимным, только начинается.

Триба Arvicolini, заселяющая внетропическую Евразию и Северную Америку, включает в себя 63 вида (Musser, Carleton, 2005; Golenishchev, Malikov, 2006). Высокий уровень хромосомной

изменчивости (Modi, 1987; Загороднюк, 1992), большое число видов, наличие групп морфологически близких видов делают полевок трибы Arvicolini интересным и перспективным объектом эволюционно-генетического исследования. Аллозимное исследование 15 видов этой трибы из Европы, Передней Азии и Северной Америки показало, что их межвидовые генетические дистанции не превышают 0,4, а некоторые виды (например, *Microtus (Terricola) lusitanicus* (Gerbe, 1879) – *M. duodecimcostatus* (de Selys-Longchamps, 1839)), дифференциация которых сопровождается существенными преобразованиями кариотипа, имеют различия, не превышающие популяционные (Graf, 1982; Chaline et al., 1999). Аналогичная картина обнаружена нами при исследовании семи видов серых полевок Дальнего Востока России (Фрисман и др., 2009).

Серые полевки востока Евразии, отображенные в большинстве современных таксономических сводок в составе рода *Microtus* Schrank, 1978 (подрод *Alexandromys*) (Corbet, 1978; Павлинов, Россолимо, 1987; Громов, Ербаева, 1995), на основе комплекса последних морфологических, кариологических и молекулярно-генетических данных были выделены (Абрамсон и др., 2009; Абрамсон, Лисовский, 2012) в самостоятельный род – восточноазиатские полевки, *Alexandromys* Ognev, 1914. В фауне России восточноазиатские полевки представлены девятью видами: полевка-экономка *A. oeconomus* Pallas, 1778 ($2n = 30$, NF = 58), большая, или дальневосточная, полевка *A. fortis* Buchner, 1889 ($2n = 52$, NF = 62–64), сахалинская полевка *A. sachalinensis* Vasin, 1955 ($2n = 50$, NF = 60), полевка Громова *A. gromovi* Vorontsov, Boeskorov, Liapunova et Revin, 1988 ($2n = 44$, NF = 60), полевка Миддендорфа *A. middendorffii* Poljakov, 1881 ($2n = 50$, NF = 54), монгольская полевка *A. mongolicus* Radde, 1961 ($2n = 50$, NF = 60) и надвидовая группа «maximowiczii» в составе которой муйская полевка *A. mujanensis* Orlov et Kovalskaja, 1975 ($2n = 38$, NF = 46–50), полевка Максимовича *A. maximowiczii*, Schrenk, 1859 ($2n = 36–44$, NF = 50–60), эворонская полевка *A. evoronensis* Kovalskaja et Sokolov, 1980 ($2n = 38–40$, NF = 53–56) (Абрамсон, Лисовский, 2012). Наиболее четко виды восточноазиатских полевок различаются по хромосомным характеристикам, что позволяет использовать эти признаки в качестве основных диагностических (Мейер и др., 1996).

Проведенное нами ранее аллозимное исследование некоторых видов серых полевок Дальнего Востока России (Фрисман и др., 2003, 2009; Шереметьева и др., 2006) обнаружило, что аллозимные различия между видами хромосомно полиморфной группы «maximowiczii» ($D_N < 0,029$) не превышают различия популяций полевок Мак-

симовича из Забайкалья и Приамурья, полевки-экономки северо-востока России и островов Курильской гряды, а также различий популяций большой полевки из Приамурья и Приморья. Иными словами, аллозимное исследование подтвердило эволюционную молодость видов группы «*maximowiczii*». Возникает вопрос – насколько уникально появление эволюционно молодых групп видов (как «*maximowiczii*»), в родовых таксонах с богатой хромосомной изменчивостью. Мы рассмотрим этот вопрос на примере представителей восточноазиатских полевков России.

Цель настоящей работы – выяснение эволюционно-генетических взаимоотношений некоторых видов полевков рода *Alexandromys*, для чего на основе новых и ранее собранных данных предполагается провести анализ аллозимной дифференциации девяти видов, выявить среди них аллозимно близкие видовые таксоны и по возможности сопоставить уровень их аллозимной дифференциации и кариотипической подразделенности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом настоящего исследования послужили представители девяти видов серых полевков с территории Забайкалья и Дальнего Востока России. Работа объединяет результаты анализа 539 полевков, собранных в 58 локальностях с 1992 по 2010 г. При определении видовой принадлежности животных в качестве диагностических характеристик использованы хромосомные различия. Кариотипы исследованных видов приведены на рисунке. Таксономический состав (виды, подвиды), точки отлова, объем и кариотипические характеристики исследованного материала представлены в табл. 1. Для анализа хромосомного сходства/различия использованы литератур-

ные данные (Мейер и др., 1996). В работе представлен дополнительный материал по ранее исследованным видам и новые выборки *A. gromovi*, *A. middendorffii*. Выборка полевки Миддендорфа взята из «экологического коридора» вдоль Охотского побережья материка, по которому в «благоприятные периоды» виды распространялись далеко на север» (Докучаев, 2012).

Хромосомный анализ. Метафазные хромосомы получены с помощью метода стимуляции деления клеток красного костного мозга (Lee, Elder, 1980) Хромосомные препараты готовили прямым способом по стандартной методике (Ford, Hamerton, 1956) и анализировали на световом микроскопе Axioplan 2 imaging (Carl Zeiss, Germany), фотографии получены камерой Axio-Cam HR CCD с использованием программы AX-IOVISION (Carl Zeiss MicroImaging GmbH, Germany) и микроскопе Imeger M1. Работа выполнена на оборудовании микроскопной лаборатории в центре коллективного пользования «Биотехнология и генетическая инженерия» БПИ ДВО РАН (г. Владивосток).

Аллозимный анализ. Электрофоретическое разделение белков в крахмальном геле с последующим гистохимическим окрашиванием проведено по методу Пастера с соавторами (Pasteur et al., 1988). Сбор и анализ материала для электрофоретического исследования белков охватывает отрезок времени с 1992 по 2010 г., что затруднило сравнение электрофоретической подвижности вариантов в выборках отдаленных лет. Поэтому для ряда географических точек выполнены повторные сборы материала и подсчет коэффициентов генетической изменчивости и дифференциации проведен отдельно для разновременных групп выборок при едином наборе исследуемых белков.

Кариотипы полевков рода *Alexandromys*: А – *Alexandromys fortis*, 2n = 52, самец, № 2786, 8 км северо-восточнее г. Биробиджан; Б – *Alexandromys sachalinensis*, 2n = 50, самка, № 1589, Сахалинская область, о. Сахалин, Тымовский район, окр. г. Тымовск; В – *Alexandromys mongolicus*, 2n = 50, самка, № 2116, Забайкальский край, окрестности г. Краснокаменск; Г – *Alexandromys middendorffii*, 2n = 50, самка, № 2366, Хабаровский край, Аяно-Майский район, 7 км на юг от пос. Нелькан; Д – *Alexandromys gromovi*, 2n = 44, самка, № 2383, Хабаровский край, Аянский район, окр. пос. Аян; Е – *Alexandromys maximowiczii maximowiczii*, 2n = 40, самка, № 2061, Амурская область, Норский заповедник; Ж – *Alexandromys evoronensis*, 2n = 40, самка, № 2050, Хабаровский край, Солнечный район, 3 км на юг от пос. Харпичан; З – *Alexandromys mujanensis*, 2n = 38, самка, № 2250, Бурятия, Муйский район, 7 км на запад от пос. Таксимо; И – *Alexandromys oeconomus*, 2n = 30, самка, № 2381, Хабаровский край, Аяно-Майский район, 7 км на юг от пос. Нелькан

Karyotypes of the *Alexandromys* genera voles: А – *Alexandromys fortis*, 2n = 52, male, No. 2786, 8 km to the north-east of the city of Birobidzhan; Б – *Alexandromys sachalinensis*, 2n = 50, female, No. 1589, Sakhalin Island, Sakhalin Oblast, Tymovsk District, vicinage of Tymovsk; В – *Alexandromys mongolicus*, 2n = 50, female, No. 2116, Trans-Baikal Kray, vicinage of Krasnokamensk; Г – *Alexandromys middendorffii*, 2n = 50, female, No. 2366, Khabarovsk Kray, Ayano-Maysky District, 7 km to the south of the Nelkan village; Д – *Alexandromys gromovi*, 2n = 44, female, No. 2383, Khabarovsk Kray, Ayan District, vicinage of the Ayan village; Е – *Alexandromys maximowiczii maximowiczii*, 2n = 40, female, No. 2061, Amur Oblast, Norsky Nature Reserve; Ж – *Alexandromys evoronensis*, 2n = 40, female, No. 2050, Khabarovsk Kray, Solnechny District, 3 km to the south of the Kharpichan village; З – *Alexandromys mujanensis*, 2n = 38, female, No. 2250, Buryatia, Muisky District, 7 km to the west of the Taksimo village; И – *Alexandromys oeconomus*, 2n = 30, female, No. 2381, Khabarovsk Kray, Ayano-Maisky District, 7 km to the south of the Nelkan village

А

ХХ ХХ ХХ ХХ
 ХХ ХХ ХХ ХХ
 ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ
 ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ
 ХХ ХХ ХХ ХХ

Б

ХХ ХХ ХХ
 ХХ ХХ ХХ ХХ
 ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ
 ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ
 ХХ ХХ ХХ ХХ

В

ХХ ХХ
 ХХ ХХ
 ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ
 ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ
 ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ

Г

ХХ ХХ
 ХХ ХХ ХХ ХХ
 ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ
 ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ
 ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ

Д

ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ
 ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ
 ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ
 ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ

Е

ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ
 ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ
 ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ
 ХХ ХХ ХХ ХХ

Ж

ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ
 ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ
 ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ
 ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ

З

ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ
 ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ
 ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ
 ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ

И

ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ
 ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ ХХ
 ХХ ХХ ХХ ХХ

Таблица 1. Таксономический состав, точки отлова, объем и кариотипические характеристики исследованного материала дальневосточных полевков рода *Alexandromys*Table 1. Taxonomic composition, capture points, vole sample sizes, and karyotypic characteristics of the researched East-Asian voles of genus *Alexandromys*

№ вы-борки	Таксон*	Места отлова	Кариотип	Аллозимный анализ	
				Количество жи-вотных (географ. выборки)	Источник
1	2	3	4	5	6
<i>Microtus oeconomus</i>					
1	<i>A. oeconomus koreni</i> J. Allen, 1914	Магаданская обл., окр. г. Магадан	2n = 30, NFa = 56	11 экз.	Фрисман и др., 2003
2		Хабаровский край, 7 км на юг пос. Нелькан	2n = 30, NFa = 56	8 экз.	Наши данные
3	<i>A. o. kamchaticus</i> Pallas, 1779	п-ов Камчатка, окр. пос. Елизово	2n = 30, NFa = 56	12 экз.	Фрисман и др., 2003
4–13		п-ов Камчатка, острова Курильской гряды	2n = 30, NFa = 56	179 экз. (15)	
14	<i>A. sachalinensis</i> Vasin, 1955	о. Сахалин, Тымовский р-он, окр. пос. Тымовское	2n = 50, NFa = 60	10 экз.	Фрисман и др., 2009
<i>M. fortis</i> Buchner, 1889					
15–33	<i>A. f. pelliceus</i> Tomas, 1911	Приморский край (юг материковой части и острова)	2n = 52 NFa = 62–64	114 экз. (19)	Шереметьева и др., 2006
34–36			2n = 52	10 экз. (3)	Наши данные
37, 38		Хабаровский край, окр. г. Комсомольск-на-Амуре	2n = 52 NFa = 62	10 экз. (2)	Шереметьева и др., 2006
39		Амурская обл., окр. г. Благовещенск	2n = 52 NFa = 62–64	10 экз.	
40			2n = 52 NFa = 62–64	6 экз.	Фрисман и др., 2009
41		Еврейская автономная обл. (ЕАО), окр. с. Ленинское	2n = 52 NFa = 62–64	13 экз.	То же, наши данные
<i>Microtus maximowiczii</i>					
42	<i>A. maximowiczii</i> <i>maximowiczii</i> Schrenk, 1859	Амурская обл., Норский заповедник (хромосомная форма С)	2n = 40–41 NFa = 58–60	30 экз.	Фрисман и др., 2009; наши данные
43		Амурская обл., окр. пос. Архара (хромосомная форма С)	2n = 40–41 NFa = 58–60	11 экз.	
45–48		ЕАО, Ленинский и Биробиджанский р-ны (хромосомная форма С)	2n = 40–41 NFa = 58–60	19 экз. (5)	
49	<i>A. m. unguensis</i> Kastschenko, 1913	Бурятия, Еравнинский р-н, Романовка (хромосомная форма А)	2n = 44–42 NFa = 56–60	19 экз.	Фрисман и др., 2009
50		Забайкальский край, Балейский р-н, Подойницыно (хромосомная форма Д)	2n = 42–43 NFa = 56–58	7 экз.	Наши данные
51–52		Забайкальский край, Сохондинский заповедник (хромосомная форма В)	2n = 36–41 NFa = 52–56	23 экз. (2)	Фрисман и др., 2009; наши данные

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5	6
53	<i>A. m. unguensis</i> Kastschenko, 1913	Забайкальский край, окр. оз. Малый Ундугун (хромосомная форма А)	2n = 41–43	18 экз.	Фрисман и др., 2009
54	<i>A. evoronensis</i> Kovalskaya et Sokolov, 1980	Хабаровский край, окр. пос. Полины Осипенко и оз. Эворон (3 км на юг от пос. Харпичан)	2n = 38–40 NFa = 51–54	6 экз.	То же; наши данные
55	<i>A. mujanensis</i> Orlov et Kovalskaya, 1978	Республика Бурятия, Муйский район, 7 км на запад от пос. Таксимо	2n = 38 NFa = 46–50	20 экз.	Фрисман и др., 2009
56	<i>A. gromovi</i> Vorontsov, Boeskorov, Ljarunova et Revin, 1988	Хабаровский край, Аянский р-он, пос. Аян	2n = 44 NFa = 56	7 экз.	То же, наши данные
57	<i>A. middendorffii</i> Poljakov, 1881	Хабаровский край, Аяно-Майский р-н, окр. пос. Нелькан	2n = 50 NFa = 54, 55	3 экз.	Наши данные
58	<i>A. mongolicus</i> Radde, 1861	Забайкальский край, окр. г. Краснокаменск	2n = 50 NFa = 54	2 экз.	

*Подвидовое деление принято по работе (Громов, Ербаева, 1995) с дополнениями.

Подсчет и анализ неевских генетических дистанций (Nei, 1972, 1978) и F-статистик Райта (Wright, 1978) сделаны с помощью блока компьютерных программ Biosys-1 (Swofford, Selander, 1981). Подсчет F-статистик проведен для выборок, включающих в себя не менее шести особей.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Проведен электрофоретический анализ следующих ферментных и неферментных белков: лактатдегидрогеназы (LDH), малатдегидрогеназы, (MOR), малик-энзима (MOD), изоцитратдегидрогеназы (IDH), глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы (G6PD), 6-фосфоглюконатдегидрогеназы (PGD), сорбитолдегидрогеназы (SDH), α -глицерофосфатдегидрогеназы (GPD), супероксиддисмутазы (SOD), аспаратаминотрансферазы (ААТ), фосфоглюкомутазы (PGM), эстеразы, гемоглобина (Hb), альбумина (Alb) и трансферрина (Tf). Анализ материала позволил рассмотреть 21–24 интерпретационных локуса. У всех исследованных животных MOR-1, MOR-2, IDH-2, ААТ-2, SOD-2, LDH-рег оказались мономорфными и идентичными. Остальные локусы изменчивы на внутри- и межпопуляционном либо на межвидовом уровнях. LDH-1, LDH-2, MOD-1, MOD-2, MOD-3, IDH-1, G6PD, 6-PGD, SDH, GPD, SOD-1, ААТ-2, PGM, Es-3, Hb, Alb и Tf оказались полиморфными на внутри- и внутривидовом уровнях. Такие локусы, как ААТ-1, ААТ-2, MOD-1, MOR-D, PGD, SDH, GPD, Hb и Tf, являлись маркерами межвидовых различий, т. е. не показывали общих аллелей в некоторых сравниваемых парах видов. У представителей данного рода наиболее часто маркерами межвидовых отличий (по

отдельности или совместно) оказывались белки крови – гемоглобин и трансферрин. Для ряда видов только эти белки являлись дифференцирующими маркерами. Подобная ситуация представлена, например, при сравнении видов группы «*maximowiczii*» с *A. fortis* (Фрисман и др., 2011).

В табл. 2 приведены значения неевских генетических дистанций, характеризующие аллозимную дифференциацию на уровнях от популяции до вида. Внутривидовой уровень аллозимной дифференциации рассматриваемых широкоареальных видов характеризуется величинами несмещенных генетических дистанций 0–0,053. Наблюдается пересечение интервалов значений дистанций популяционного и подвидового уровней, при этом максимальные значения дистанций интервала подвидового уровня (строки 3, 7 табл. 2) несколько превышают таковые для популяционного уровня (строки 1, 2, 4–6 табл. 2). Межвидовые генетические дистанции лежат в интервале от 0,007 до 0,375 (строки 8, 10 табл. 2). Среди рассматриваемых нами девяти видов полевок выделяются две группы, в каждой из которых не обнаружены аллозимные локусы, маркирующие их различия, а межвидовые генетические дистанции (от 0,007 до 0,052) соответствуют уровню внутривидовой дифференциации (строки 8, 9 в сравнении со строками 1–7 табл. 2). Первая, уже указанная ранее, группа видов «*maximowiczii*» представлена хромосомно полиморфными видами *A. maximowiczii*, *A. evoronensis*, *A. mujanensis* (см. табл. 1). Другая группа аллозимно близких видов представлена двумя видами со стабильным кариотипом: *A. middendorffii* и *A. gromovi* (см. табл. 1), которые Абрамсон и

Таблица 2. Значения несмещенных генетических дистанций исследованных восточноазиатских полевков
 Table 2. Values of Nei's unbiased genetic distances for the researched East-Asian voles

Стро-ка	Сравниваемые группы	Величина дистанций (среднее значение)
Внутривидовая дифференциация		
I. <i>A. oeconomus</i>		
1	<i>A. o. kamchaticus</i> , в пределах одного острова	0,000–0,002 (0,00125)
2	<i>A. o. kamchaticus</i> , острова Курильской гряды, п-ов Камчатка	0–0,034 (0,007)
3	<i>A. o. koreni</i> – <i>M. o. kamchaticus</i> , Магадан – Камчатка, острова Куриль-ской гряды	0,021–0,053(0,04)
II. <i>A. fortis</i>		
4	Географические выборки <i>A. fortis pelliceus</i>	0–0,049 (0,007)
III. <i>M. maximowiczii</i>		
5	Географические выборки <i>A. m. unguensis</i>	0,010–0,019 (0,015)
6	Географические выборки <i>A. m. maximowiczii</i>	0,01–0,042 (0,026)
7	<i>A. m. unguensis</i> – <i>A. m. maximowiczii</i>	0,018–0,042 (0,030)
Межвидовая дифференциация		
8	<i>A. maximowiczii</i> – <i>A. evoronensis</i> – <i>A. tujanensis</i>	0,007–0,052 (0,024)
9	<i>A. gromovi</i> – <i>A. middendorffii</i>	0,04
10	<i>A. fortis</i> – <i>A. sachalinensis</i> – группа <i>maximowiczii</i> – <i>A. oeconomus</i> – <i>A. middendorffii</i> – <i>A. mongolicus</i> (без учета генетической дифференциации внутри видов из строк 8 и 9)	0,1–0,375 (0,218)

Лисовским (Абрамсон, Лисовский, 2012) были включены в группу «mongolicus». При сравнении каждого из видов указанных аллозимных групп с остальными рассматриваемыми нами видами: *A. fortis*, *A. sachalinensis*, *A. oeconomus* и *A. mongolicus*, а также при сравнении последних между собой (строка 10 табл. 2) обнаружен более высокий (видовой) уровень аллозимной дифференциации (неевские дистанции от 0,1 до 0,375), который отражает более длительный период самостоятельного существования каждого из этих видовых таксонов. Если хромосомные перестройки и были «пусковым механизмом» процесса видообразования этих таксонов, то событие это столь давнее, что за истекшее время в их разделенных геномах успели накопиться значимые аллозимные различия. Аналогичная картина наблюдалась у кариотипически дифференцированных восточноевропейских видов-двойников *Microtus arvalis* ($2n = 46$) и *M. rossiaemeridionalis* ($2n = 54$), различающихся пятью хромосомными преобразованиями (Lemskaya et al., 2010). Аллозимные различия этой сравниваемой пары в значительной степени превышают внутривидовые (Воронцов и др., 1984). Похожая картина представлена у кариотипически полиморфной *Microtus (Terricola) thomasi* из Греции. Кариотипическая форма «atticus» ($2n = 44$, NF = 46), рассматриваемая рядом авторов в качестве самостоятельного вида, имеет аллозимные отличия видового уровня от остальных хромосомных форм (Kornilios et al., 2005).

Анализ популяционной структуры трех географически наиболее широко охваченных нашим исследованием видов рода *Alexandromys*: *A.*

oeconomus, *A. maximowiczii* и *A. fortis*, с помощью индексов фиксации Райта (Wright, 1978), отражающих степень инбридинга особи относительно популяции (Fis), инбридинга особи относительно вида (Fit) и инбридинга популяции относительно вида в целом (Fst), показал, что каждая особь испытывает значительный избыток гомозигот как относительно локальной популяции ($0,298 \leq Fis \leq 0,546$), так и относительно вида в целом ($0,366 \leq Fit \leq 0,650$ (см. строки 1–7 табл. 3). Аналогично высокий уровень этих показателей был ранее обнаружен и у других видов данного рода (Nygren, Rasmuson, 1980; Kornilios et al., 2005). Полученные высокие значения Fis предполагают наличие внутривидовых локальных структур (демы, колонии, полуизоляты). Высокие показатели Fit, обнаруженные для внутривидовых популяций полевки-экономки ($Fit = 0,366$), а также внутривидовых популяций большой полевки ($Fit = 0,616$) и полевки Максимова ($Fit = 0,523; 0,599$) основной вклад вносит внутривидовый инбридинг, а не уровень межвидовой дифференциации, поскольку их индексы межвидовой фиксации относительно низки (Fst от 0,082 до 0,171) (строки 1,4–6 табл. 3). Аналогичный уровень значений Fst был обнаружен при сравнении популяций красной полевки (*Myodes rutilus*) с территории Урала и Зауралья (Модоров, 2014). На высокие показатели Fit подвидов полевки-экономки востока Азии (строка 3 табл. 3) и подвидов полевки Максимова (строка 7 табл. 3), наряду с внутривидовым инбридингом, оказывает значительное влияние межвидовая диф-

Таблица 3. Значения Fis, Fit и Fst коэффициентов по всем полиморфным локусам
Table 3. The values of Fis, Fit, and Fst fixation indices of all polymorphic loci

Строка	Сравниваемые группы	Fis	Fit	Fst
I. <i>A. oeconotus</i>				
1	<i>A. o. kamchaticus</i> : популяции в пределах одного острова (о-ва Парамушир, Симушир)	0,295	0,366	0,082
2	<i>A. o. kamchaticus</i> : п-ов Камчатка, 10 островов Курильской гряды	0,495	0,614	0,236
3	<i>A. o. koreni</i> – <i>A. o. kamchaticus</i> : Магадан – Камчатка, острова Курильской гряды	0,500	0,650	0,300
II. <i>M. fortis</i>				
4	<i>A. f. pelliceus</i> : географические выборки	0,546	0,616	0,153
III. <i>M. maximowiczii</i>				
5	<i>A. m. unguensis</i> : географические выборки (хромосомные формы А, В и D)	0,352	0,523	0,129
6	<i>A. m. maximowiczii</i> : географические выборки (хромосомная форма С)	0,515	0,599	0,171
7	<i>A. m. unguensis</i> – <i>A. m. maximowiczii</i>	0,440	0,544	0,365
8	Виды группы « <i>maximowiczii</i> »	Нет данных		0,207

ференциация. Обнаруженный здесь очень высокий уровень генетической подразделенности (*A. o. koreni* – *A. o. kamchaticus*: Fst = 0,300) и (*A. m. unguensis* – *A. m. maximowiczii*: Fst = 0,365) предполагает, что на межподвидовые различия у этих видов приходится 30% (36,5%) внутривидовой аллозимной изменчивости соответственно. При этом 70% (65,5%) изменчивости представлены в обоих членах каждой из сравниваемых пар подвидов. У всех членов группы видов «*maximowiczii*» (строка 8 табл. 3) общими являются 79,3% аллозимной изменчивости и только 20,7% изменчивости приходится на межвидовые различия. Аллозимная дифференциация у представителей этой эволюционно молодой группы превышает уровень дифференциации внутривидовых материковых популяций полевки Максимовича и большой полевки, при этом не достигает величин, обнаруженных нами для каждой из рассматриваемых пар подвидов *A. m. unguensis*, *A. m. maximowiczii* и *A. o. koreni*, *A. o. kamchaticus*. М. Иваса с соавторами (Iwasa et al., 2009) по результатам исследования гена *cyt b* мт ДНК оценили время расхождения восточных подвидов полевки-экономки возрастом 25 000–55 000 лет. Сопоставление полученных данных об уровне генетической дифференциации этих подвидов и дифференциации таксонов группы «*maximowiczii*» позволяет предположить, что возраст разделения видов группы «*maximowiczii*» не превышает указанного временного отрезка.

Исследование внутривидовой хромосомной изменчивости двух подвидов полевки Максимовича показало высокую полиморфность *A. m. unguensis* (2n = 36–44) при относительном кариотипическом единообразии *A. m. maximowiczii* (2n = 40–41). В пределах ареала *A. m. unguen-*

sis на основе изменчивости 2n и NF выделены 3 хромосомные формы (А, В, D), и лишь одна хромосомная форма (С) характеризует подвид *A. m. maximowiczii* (Kartavtseva et al., 2008). Как видно из табл. 3 (строки 5, 6), показатели генетической подразделенности Fst географических выборок внутри каждого из этих подвидов достаточно близки между собой, т. е. выборки, представляющие различающиеся хромосомные формы *A. m. unguensis*, судя по аллозимным данным, подразделены не более чем кариотипически относительно единообразные выборки *A. m. maximowiczii*. В то же время дифференциация подвидов на кариотипическом уровне сопровождается очень высоким уровнем из аллозимной подразделенности (строка 7 табл. 3).

Виды группы «*maximowiczii*» различаются структурой и числом хромосомных перестроек при перекрытии размаха значений 2n: *A. maximowiczii* 2n = 36–44; *A. evoronensis* 2n = 39–41; *A. mujanensis* 2n = 38. Кариотипическая дифференциация таксонов данной группы отражает схожий сценарий отделения *A. evoronensis* и *A. mujanensis* от общего предка с *A. maximowiczii*. Исходя из предположения, что эволюция хромосом идет в направлении слияния аутосом, наиболее древний вариант этой цепи в группе *A. maximowiczii* представлен кариотипом с наибольшим количеством аутосом (2n = 44). Такой вариант обнаружен у полевки Максимовича в разное время лишь у четырех животных в одной точке в Бурятии и в одной в Забайкалье (Ковальская и др., 1980; Мейер и др., 1996).

Полевка Громова *A. gromovi* на основании некоторых морфологических и главным образом кариологических отличий первоначально была описана как подвид *A. maximowiczii* (Воронцов

и др., 1988). Последующее комплексное исследование (кариотип, краниометрия, электрофоретическое исследование белков и анализ мт ДНК) (Фрисман и др., 2009; Sheremetyeva et al., 2009; Bannikova et al., 2010; Haring et al., 2011) показало видовой уровень отличий *A. maximowiczii gromovi* от видов группы «*maximowiczii*» при значительном сходстве последних.

В то же время аллозимно близкие и морфологически трудноразличимые *A. gromovi* и *A. middendorffii* показали значительное сходство при исследовании митохондриальных генов (Bannikova et al., 2010; Lissovskii et al., 2010). За время раздельного существования виды внутри группы «*maximowiczii*» не успели накопить различия на уровне признаков, контролируемых как ядерным, так и митохондриальными геномами. Это же относится и к паре видов из группы «*mongolicus*» (*A. gromovi* и *A. middendorffii*), которые различаются между собой как по числу, так и по морфологии хромосом. Эти различия обнаруживаются даже на уровне обычной окраски (см. рисунок и табл. 1). В то же время *A. gromovi* близка к полевке Максимовича по данным С и G-окрашивания хромосом, отличаясь от ее «наиболее древнего» кариотипа перестройками в трех парах аутосом (Sheremetyeva et al., 2009). Возможно, что привлечение метода флуоресцентной *in situ* гибридизации позволит в будущем более полно исследовать кариотипические взаимоотношения этих видов, как это было сделано ранее для ряда видов рода *Microtus* (Lemskaya et al., 2010).

Сходство по краниометрическим признакам и результаты исследования маркеров митохондриальной ДНК объединяют обитателей северной части региона *A. middendorffii* и *A. gromovi*, с «южанином» *A. mongolicus* в одну группу. Наша минимальная выборка монгольской полевки (всего 2 экз.) показала качественное отличие аллельного состава от *A. middendorffii* и *A. gromovi* по двум локусам: Mod-2 и Tf. Однако в процессе аллозимного исследования серых полевков мы обнаружили, что в ряде случаев при увеличении объема выборки некоторые диагностические локусы из категории «видоспецифичные» переходили в категорию «видовые различия по основным аллелям». В данном таксоне (род *Alexandromys*) подобная картина хорошо известна при описании морфотипических характеристик (Мейер и др., 1996).

Итак, в результате аллозимного анализа восточноазиатских полевков территории Забайкалья и Дальнего Востока России выявлены межвидовые генетические дистанции, лежащие в интервале от 0,016 до 0,375. Эти показатели вписываются в картину биохимической дифференциации ранее исследованных видов полевков трибы Arvicolini (Graf, 1982; Kornilios et al., 2005). Лишь максимальные из этих показателей достигают среднего значения генетических дистанций ($D_N =$

0,396), полученного в обзорной работе по материалам исследования 110 видов, относящихся к 21 роду грызунов (Фрисман, Павленко, 1987). Более того, на востоке Евразии обнаружены две группы видов с минимальным (= популяционно-му) уровнем аллозимной дифференциации для входящих в эти группы таксонов. Видовой статус трех видов группы «*maximowiczii*» подтвержден гибридологическим анализом (Орлов, Ковальская, 1978; Ковальская, Соколов, 1980; Мейер и др., 1996), т. е. не вызывает сомнения. Совсем иную картину мы наблюдаем для двух кариотипически различающихся, но аллозимно близких видов из группы «*mongolicus*». Полевка Громова в настоящее время известна лишь по представителям двух локальных популяций. Южная граница ареала *A. middendorffii* все еще не определена. То есть на настоящем этапе исследования не известны даже ареалогические взаимоотношения этих таксонов. Вопрос – наблюдаем ли мы высокую кариотипическую дифференциацию обитателей аллопатричных частей ареала единого вида либо минимальную аллозимную дифференциацию кариотипически дифференцированных видов – требует дальнейших исследований, в том числе гибридологических.

Исследованные виды восточноазиатских полевков четко различаются по хромосомным характеристикам (см. табл. 1). При этом две группы аллозимно близких, но кариологически различающихся таксонов охватывают пять из девяти обитающих здесь видов. Полученные на основе электрофоретического исследования белков данные об уровне межвидовой генетической дифференциации позволяют предположить, что изменчивость кариотипа, сопровождающаяся фиксацией различных хромосомных преобразований, может быть важным фактором видообразования в роде *Alexandromys* и требует дальнейшего всестороннего исследования.

Мы выражаем свою глубокую признательность Кире Всеволодовне Коробицыной (1936–2011), принимавшей активное участие в сборе материала и предварительном обсуждении результатов исследования. Также благодарны Леониду Леонидовичу Войта, к. б. н. ЗИН РАН, за материал из Забайкальского края.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ (проект № 09-04-00146-а, 12-04-98540-р_восток_а), ДВО РАН (проект № 11-III-Д-06-025, № 12-I-П30-14), а также Программы Дальний Восток № 15-I-6-049.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамсон Н. И., Лебедев В. С., Тесаков А. С., Банникова А. А. Надвидовые родственные связи в подсемействе полевочьих (Rodentia, Cricetidae, Arvicolinae): неожиданный результат анализа ядерных генов // Молекулярная биология. – 2009. – Т. 43, № 5. – С. 897–909.

- Абрамсон Н. И., Лисовский А. А. Род *Alexandromys* Ognev, 1914 // Млекопитающие России: систематико-географический справочник / ред. И. Я. Павлинов, А. А. Лисовский. – М.: Товарищество науч. изданий КМК, 2012. – Т. 52. – С. 258–365. – (Сб. тр. Зоол. музея МГУ).
- Воронцов Н. Н. Виды хомяков Палеарктики (Cricetidae, Rodentia) // ДАН СССР. – 1960. – Т. 132, № 6. – С. 1448–1451.
- Воронцов Н. Н., Боескоров Г. Г., Ляпунова Е. А., Ревин Ю. В. Новая хромосомная форма и изменчивость у *Microtus maximowiczii* (Rodentia, Cricetidae) // Зоол. журн. – 1988. – Т. 67, № 2. – С. 205–213.
- Воронцов Н. Н., Ляпунова Е. А., Белянин А. Н. и др. Сравнительно-генетические методы диагностики и оценки степени дивергенции видов-двойников обыкновенных полевков *Microtus arvalis* и *M. epiroticus* // Там же. – 1984. – Т. 63, № 10. – С. 1555–1566.
- Громов И. М., Ербаева М. А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. – СПб.: ЗИН РАН, 1995. – 522 с.
- Докучаев Н. Е. Особенности распространения землероек (Soricomorpha) и грызунов (Rodentia) на материковом побережье Охотского моря // Вестник СВНЦ ДВО РАН. – 2012. – № 3. – С. 118–123.
- Жигилева О. Н. Аллозимная изменчивость и генетическая структура популяций мышей *Apodemus agrarius*, *Mus musculus* и *Sylvaemus uralensis* (Rodentia, Muridae) Западной Сибири // Генетика. – 2014. – Т. 50, № 8. – С. 950–958.
- Загороднюк И. В. Кариотипическая изменчивость и систематика серых полевков (Rodentia, Arvicolini). Сообщ. 2. Система корреляций хромосомных чисел // Вестник зоологии. – 1992. – № 5. – С. 36–45.
- Ковальская Ю. М., Хотолху Н., Орлов В. И. Географическое распространение хромосомных мутаций и структура вида *Microtus maximowiczii* (Rodentia, Cricetidae) // Зоол. журн. – 1980. – Т. 59, № 12. – С. 1862–1867.
- Ковальская Ю. М., Соколов В. Е., Новый вид полевков (Rodentia, Cricetidae, Microtus) из Нижнего Приамурья // Там же. – 1980. – Т. 59. – Вып. 9. – С. 1409–1416.
- Мейер М. Н., Голенищев Ф. Н., Раджабли С. И., Саблина О. Л. Серые полевки фауны России и сопредельных территорий. – СПб.: ЗИН РАН, 1996. – 320 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.
- Орлов В. Н., Ковальская Ю. М. *Microtus tujanensis* sp. n. (Rodentia, Cricetidae) из бассейна реки Витим // Зоол. журн. – 1978. – Т. 57. – Вып. 8. – С. 1224–1232.
- Павлинов И. Я., Россолимо О. Л. Систематика млекопитающих СССР (Исследования по фауне Советского Союза) / под ред. В. Е. Соколова. – М.: Изд-во МГУ, 1987. – 285 с.
- Фрисман Л. В., Павленко М. В. Генетическая дифференциация в процессе видообразования (на примере грызунов) // Вопр. эволюционной зоологии и генетики млекопитающих. – Владивосток, 1987. – С. 4–36.
- Фрисман Л. В., Картавцева И. В., Капитонова Л. В. и др. Генетическое исследование серых полевков рода *Microtus* территории Еврейской автономной области // Региональные проблемы. – 2011. – Т. 14, № 2. – С. 70–77.
- Фрисман Л. В., Картавцева И. В., Костенко В. А. и др. Геногеографическая изменчивость и генетическая дифференциация полевки-экономки (*Microtus oeconomus* Pallas, 1776, Cricetidae, Rodentia) // Генетика. – 2003. – Т. 39, № 10. – С. 1363–1372.
- Фрисман Л. В., Коробицына К. В., Картавцева И. В. и др. Серые полевки (*Microtus Shrank*, 1798) Дальнего Востока России: аллозимная и кариологическая дивергенция // Генетика. – 2009. – Т. 45, № 6. – С. 804–812.
- Шереметьева И. Н., Картавцева И. В., Фрисман Л. В. Кариологическая и аллозимная изменчивость дальневосточной полевки *Microtus fortis* Buchner, 1889 (Cricetidae, Rodentia) Дальнего Востока России // Там же. – 2006. – Т. 42, № 6. – С. 833–843.
- Avisé J. Systematic value of electrophoretic data // Syst. zool. – 1974. – Vol. 23, No. 3. – P. 465–481.
- Bannikova A., Lebedev V., Lissovskii A. E. et al. Molecular phylogeny and evolution of the Asian lineage of vole genus *Microtus* (Rodentia: Arvicolinae) inferred from mitochondrial cytochrome *b* sequence // Biological Journal of the Linnean Society. – 2010. – Vol. 99. – P. 595–613.
- Borodin P. M. Chromosomes and Speciation // Biosphere Origin and Evolution / eds. N. Dobretsov et al. – Springer Us, 2008. – P. 315–325.
- Chaline J., Brunet-Lecomte P., Motuire S. et al. Anatomy of the Arvicoline Radiation (Rodentia) Palaeogeographical, Palaeoecological History and Evolution Data // Ann. Zool. Fennici. – 1999. – Vol. 36. – P. 239–269.
- Corbet G. B. The Mammals of the Palaearctic region: A taxonomic reviv. – London: Cornell University Press, 1978. – 314 p.
- Ford C. E., Hamerton J. L. A colchicine, hypotonic citrate, squash sequence for mammalian chromosomes // Stain Technol. – 1956. – Vol. 31. – P. 24–7251.
- Golenishchev F. N., Malikov V. G. The «developmental conduit» of the tribe Microtini (Rodentia < Arvicolinae): systematic and evolutionary aspects // Russian J. Theriol. – 2006. – No. 5(1). – P. 19–26.
- Graf J. D. Genetique biochimique zoogeographie et taxonomie des Arvicolidae (Mammalia, Rodentia) // Rev. suisse Zool. – 1982. – Vol. 89, No. 3. – P. 749–787.
- Harring E., Sheremetyeva I., Kryukov A. Phylogeny of Palearctic vole species (genus *Microtus*, Rodentia) based on mitochondrial sequences // Mammalian Biology. – 2011. – Vol. 76. – P. 268–276.
- Iwasa M., Kostenko V., Frisman L. et al. Phylogeography of the root vole *Microtus oeconomus* in Russian Far East: A special reference to comparison between Holarctic and Palaearctic voles // Mammal Study. – 2009. – Vol. 34. – P. 123–130.
- Kartavtseva I. V., Sheremetyeva I. N., Korobitsyna K. V. et al. Chromosomal forms of *Microtus maximowiczii* (Schrenck, 1859) (Rodentia, Cricetidae): variability in 2n and NF in different geographical regions // Russian J. Theriol. – 2008. – Vol. 7, No. 2. – P. 89–97.
- King M. Evolution. The role of chromosome change. – Cambridge University Press, 1993. – 336 p.

- Kornilios P., Chondropoulos B., Fragedakis-Tsolis S.* Allozyme variation in populations of the karyotypically polymorphic vole *Microtus (Terricola) thomasi* (Mammalia, Rodentia) from Greece // Belg. J. Zool. – 2005. – Vol. 135, No. 2. – P. 175–179.
- Lee M. R., Elder F. F. B.* Yeast stimulation of bone marrow mitosis for cytogenetic investigations // Cytogenet. and Cell Genet. – 1980. – Vol. 26. – P. 36–40.
- Lemskaya N. A., Romanenko S. A., Golenishchev F. N. et al.* Chromosomal evolution of Arvicolinae (Cricetidae, Rodentia). III. Karyotype relationships of ten *Microtus* species // Chromosome Research. – 2010. – Vol. 18. – P. 459–471.
- Lissovskii A., Obolenskaya O., Abramson N. et al.* Geographic variation of *M. middendorffii* (Cricetidae, Arvicolinae, Rodentia) sensu lato studied by craniometrical and mitochondrial feature // Russian J. Theriol. – 2010. – Vol. 9, No. 2. – P. 71–121.
- Modi W. S.* Phylogenetic analyses of chromosomal banding patterns among the Nearctic Arvicolidae (Mammalia, Rodentia) // Syst. Zool. – 1987. – Vol. 36, No. 2. – P. 109–136.
- Musser G. G., Carleton M. D.* Order Rodentia // **Mammal Species of the World: a taxonomic and geographic reference** / D. E. Wilson, D. M. Reeder (eds.) : 3rd ed. – Baltimore : The Johns Hopkins University Press, 2005. – P. 745–752.
- Nei M.* Genetic distance between populations // Amer. Natur. – 1972. – Vol. 106, No. 949. – P. 283–292.
- Nei M.* Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // Genetics. – 1978. – Vol. 89. – P. 583–590.
- Nevo E.* Genetic differentiation during speciation // Nature. – 1978. – Vol. 275. – P. 125–126.
- Nygren J., Rasmuson M.* Allozyme variation in natural populations of field vole (*Microtus agrestis* L.): I. Survey of the «semi-stable» population in southern Sweden // Hereditas. – 1980. – Vol. 92. – P. 65–72.
- Pasteur N., Pasteur G., Bonchomme F. et al.* Practical allozyme genetics. Hebdsted Press: a division of Jone Wiley and sons. – New-York Chichester Brisbane Toronto, 1988. – 215 p.
- Philippuchi M., Macholh M., Michaw J.* Genetic variation and evolution in the genus *Apodemus* (Muridae: Rodentia) // Biological Journal of the Linnean Society. – 2002. – Vol. 75. – P. 395–419.
- Sheremetyeva I. N., Kartavtseva I. V., Voyta L. L. et al.* Morphometric analysis of intraspecific variation in *Microtus maximowiczii* (Rodentia, Cricetidae) in relation to chromosomal differentiation with reinstatement of *Microtus gromovi* Vorontsov, Boescorov, Lyapunpvaet Revin, 1988, stat nov // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. – 2009. – Vol. 47, No. 1. – P. 42–48.
- Selander R., Hunt W., Yang S.* Protein polymorphism and genetic heterozygosity in two European subspecies of the house mouse // Evolution. – 1969. – Vol. 23, No. 3. – P. 379–390.
- Swofford D. R., Selander R. B.* Biosys-1: a FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetic and systematic // J. of Heredity. – 1981. – Vol. 72. – P. 281–283.
- White M. J. D.* Chain processes in chromosomal speciation // Systematic zoology. – 1978. – Vol. 27. – P. 285–298.
- Wright S.* Evolution and the genetics of population. Vol. 4. Variability within and among natural populations. – Chicago; Illinois : Univ. Chicago Press, 1978. – 590 p.

Поступила в редакцию 18.08.2015 г.

ALLOZYME DIFFERENTIATION AND KARYOTYPE FEATURES OF EAST-ASIAN VOLES IN THE RUSSIAN FAR EAST

L. V. Frisman, I. V. Kartavtseva, I. N. Sheremetyeva, M. V. Pavlenko, V. P. Korablev

The paper analyzes the original research data and published information on a genetic differentiation of 9 species of the East-Asian voles: *Alexandromys oeconomus*, *A. fortis*, *A. sachalinensis*, *A. gromovi*, *A. middendorffii*, *A. mongolicus*, *A. mujanensis*, *A. maximowiczii*, and *A. evoronensis*. Voles have been intra- and interspecifically differentiated by their allozyme and karyotype characteristics, which resulted in identifying two groups of species with the minimal (= population) level of interspecific allozyme differentiation. One of these groups is represented by chromosomally polymorphic species: *A. maximowiczii*, *A. evoronensis*, *A. mujanensis*. According to the allozyme data, the two species with stable karyotypes – *A. middendorffii* and *A. gromovi* – form another group of closely related species. The allozyme differentiation of the other taxa has been found to increase in the population-subspecies-species row. The results are analysed in terms of geographic (allopatric) and chromosomal (stasipatric) speciation models.

Keywords: East-Asian voles, speciation, allozymes, chromosomes, *Alexandromys*.