

МЕЛЬНИКОВА
Екатерина Николаевна

**ФИЛОГЕОГРАФИЯ, ИСТОРИЯ РАССЕЛЕНИЯ И ВНУТРИВИДОВАЯ
СТРУКТУРА ЕВРОПЕЙСКОЙ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ (RODENTIA, CRICETIDAE)**

03.02.04– зоология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки
Зоологическом институте Российской академии наук

Научный руководитель: Абрамсон Наталья Иосифовна, кандидат биологических наук, зав. лаборатории молекулярной систематики

Официальные оппоненты: Холодова Марина Владимировна, доктор биологических наук, Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцева РАН, зав. кабинета методов молекулярной диагностики, главный научный сотрудник

Литвинчук Спартак Николаевич, кандидат биологических наук, Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института цитологии, старший научный сотрудник группы микроэволюции генома и цитоэкологии

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение ВПО «Пензенский государственный университет»

Защита диссертации состоится 18 июня 2014 г. в 14 часов на заседании диссертационного совета Д 002.223.02 на базе ФГБУН Зоологического института РАН по адресу: 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., д.1, факс (812)328-29-41.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Зоологического института Российской академии наук

Автореферат разослан _____ апреля 2014 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук

Сиделева Валентина Григорьевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования

Многочисленные климатические колебания в течение позднего плейстоцена (130–10 тыс. лет назад) оказали влияние на внутривидовую структуру многих видов животных умеренных широт (Avice, 2000; Hewitt, 2004). Периодические смещения границ леса к югу и изоляция популяций в рефугиумах, из которых особи в периоды межледниковий расселялись, отразились на генетической структуре лесных видов. Для реконструкции формирования ареала, восстановления демографической истории вида чаще всего используется анализ последовательностей митохондриальных (мт) генов, который также дает информацию о филогенетическом родстве внутривидовых форм. Такого рода исследования выделились в самостоятельное направление – филогеографию и были проведены на различных грызунах Европы и Северной Америки (Congrou, Cook, 2000; Michaux et al., 2003; Runck, Cook, 2005).

Европейская рыжая полевка (*Myodes glareolus* (Schreber, 1780)) – широкоареальный вид мелких лесных грызунов, повсеместно встречающийся в смешанных лесах умеренных широт Палеарктики и имеющий важное практическое значение, являясь вредителем сельского хозяйства и переносчиком ряда опасных трансмиссивных заболеваний (Соколов, 1977; Виноградов, Громов, 1984). Филогеографические исследования *M. glareolus* на основе изменчивости мт гена цитохрома *b* (цит *b*) касались только западно-европейской части ареала вида (Deffontaine et al., 2005, 2009; Kotlik et al., 2006; Wojcik et al., 2010; Colangelo et al., 2012), а большая часть ареала от Восточной Европы до Западной Сибири оставалась не изученной.

Вопрос о внутривидовой структуре *M. glareolus* остается дискуссионным, различные авторы рассматривают в составе вида от 10 до 16 подвидов (Башенина, 1981; Громов, Ербаева, 1995; Amori et al., 1999; Shenbrot, Krasnov, 2005), выделяемых на основании окраски меха, размеров тела и краниологических признаков. В то же время, именно эти признаки подвержены значительной географической, возрастной и сезонной изменчивости (Россолимо, 1964; Башенина, 1981; Смирнов и др., 1986; Бородин и др., 2005; Фоминых и др., 2010). Очевидно, необходимо пересмотреть представления о подвидовой структуре у *M. glareolus* с учетом молекулярно-генетических данных.

Межвидовая гибридизация с последующей интрогрессией генов (передача генов от одного вида к другому) достаточно широко распространенное явление в природных популяциях многих видов (Anderson, 1953; Arnold, 1997). Изучение гибридных зон помогает глубже понять природу генетических различий между видами, роль естественного отбора в поддержании видовых границ и эволюцию механизмов репродуктивной изоляции (Noor, 1999; Rieseberg et al., 1999). Для *M. glareolus* была показана интрогрессия мтДНК от близкого вида – сибирской красной полевки (*M. rutilus* (Pallas, 1779)) в некоторых популяциях в зоне симпатрии видов (Tegelstrom et al., 1987, 1988; Dekonenko et al., 2003; Deffontaine et al., 2005). Однако масштаб интрогрессии и характер распространения *M. glareolus* с мт ДНК *M. rutilus* оставался не исследованным.

Степень разработанности темы исследования

Восточная часть ареала вида была практически не затронута генетическими исследованиями. Спорным оставался вопрос о количестве мт линий у *M. glareolus* и их распространении. Кроме того, не проводилось сопоставление описанных подвидовых форм *M. glareolus* с данными по молекулярно-генетической изменчивости. Оставался не ясен масштаб и распространение интрогрессии в популяциях *M. glareolus*, при каких условиях возможно нарушение межвидовых барьеров, является ли интрогрессия следствием давней гибридизации или гибридизация происходит в настоящее время. Необходимо было разработать методику определения гибридов. Не было данных по изменчивости цит *b* у *M. rutilus* в зоне симпатрии. Не сравнивались последовательности цит *b* у *M. rutilus* и *M. glareolus* с мт ДНК *M. rutilus* в зоне симпатрии.

Цель и задачи работы

Цель настоящей работы – изучение филогеографии, истории расселения и внутривидовой структуры европейской рыжей полевки с использованием молекулярно-генетического подхода.

Для ее достижения ставились следующие задачи:

1. Изучить полиморфизм митохондриального гена цитохрома *b* у европейской рыжей полевки и восстановить историю расселения этого вида в восточной части ареала.
2. Разработать методику для обнаружения особей *M. glareolus* с мтДНК *M. rutilus* и гибридов первого поколения между *M. glareolus* и *M. rutilus*.
3. Описать пространственную структуру и определить масштаб интрогрессии мтДНК *M. rutilus* в мт геном *M. glareolus*.
4. Выявить возможные случаи гибридизации *M. rutilus* и *M. glareolus* в природе в настоящее время.
5. Сопоставить данные по генетической изменчивости *M. glareolus* с внутривидовой таксономической структурой.
- 6.

Научная новизна

Впервые исследована генетическая изменчивость *M. glareolus* в восточной части ареала вида, предложена реконструкция истории расселения вида в постплейстоценовый период. Разработан набор праймеров для ПЦР-типирования и выявления интрогрессированных особей *M. glareolus* (*M. glareolus* с мтДНК *M. rutilus*). Установлен масштаб и характер распространения интрогрессии мтДНК в популяциях *M. glareolus*. По молекулярным данным определено приблизительное время межвидовой гибридизации. Разработана методика по определению гибридов первого поколения (F1) между *M. glareolus* и *M. rutilus* с использованием ядерных маркеров. Обнаружен природный гибрид F1 от самки *M. rutilus* и самца *M. glareolus* на Среднем Урале. Проведено сопоставление между мт группами *M. glareolus* и подвидовой структурой вида.

Теоретическая и практическая значимость работы

Оценено влияние плейстоценовых климатических колебаний на генетическую структуру *M. glareolus* в восточной части ареала. Данные по распространению интрогрессии мтДНК в популяциях *M. glareolus* и данные по современной гибридизации позволяют корректно проводить различные исследования в зоне симпатрии *M. glareolus* и *M. rutilus*. Алгоритм методики по определению гибридов может быть использован для других групп животных. Получены фрагменты последовательностей мт гена цит *b* и ядерного гена LCAT (лецитин-холестерол ацилтрансфераза) для *M. glareolus* и *M. rutilus*. Результаты проведенного исследования можно использовать при разработке программ лекционных и практических курсов по зоологии позвоночных на биологических факультетах.

Методология и методы исследования

В работе применялись следующие методы:

- методы сбора материала и его первичной обработки (сбор, изготовление тушек, фиксация ткани в 96% этаноле); определение зоологического материала;
- методы молекулярной биологии (выделение геномной ДНК, постановка полимеразной цепной реакции (ПЦР), гель-электрофорез, подготовка и секвенирование фрагментов мт гена цит *b* и ядерного гена LCAT, проведение микросателлитного анализа);
- молекулярно-филогенетические методы (выравнивание полученных последовательностей, построение филогенетических деревьев и сетей, проведение демографического анализа); морфологические методы (измерение и анализ краниологических признаков).

Положения, выносимые на защиту

1. Популяции *M. glareolus* от Восточной Европы до Западной Сибири характеризуются низкой генетической дифференциацией и за редким исключением относятся к одной митохондриальной линии – Восточной.

2. Интрогрессия мтДНК от *M. rutilus* к *M. glareolus* это результат неоднократной межвидовой гибридизации начавшейся в позднем плейстоцене и происходящей в настоящее время. *M. glareolus* с мтДНК *M. rutilus* широко распространена на Кольском полуострове, на севере Европейской части России, вдоль Уральского хребта и в Западной Сибири.

Степень достоверности и апробация результатов

Материалы диссертации были доложены на 8 международных и всероссийских конференциях, конгрессах и совещаниях: «Териофауна России и сопредельных территорий» (Москва 2007, 2011), «Молекулярно-генетические основы сохранения разнообразия

млекопитающих Голарктики» (Черноголовка, 2007), «Биосфера Земли: прошлое, настоящее и будущее» (Екатеринбург, 2008), «Rodens et Spatium» (Мышкин, 2008), «Современные проблемы зоо- и филогеографии млекопитающих» (Пенза, 2009), «Целостность вида у млекопитающих (изолирующие барьеры и гибридизация)» (Петергоф, 2010), «VI European congress of Mammology» (Париж, 2011). Материалы исследования были представлены на итоговых годовых сессиях Зоологического института РАН в 2007 и 2012 годах.

Публикации

По материалам диссертации опубликовано 11 печатных работ, в том числе 3 статьи в журналах, рекомендованных ВАК, 8 — в материалах конференций.

Структура и объем диссертации

Диссертация состоит из введения, 6 глав (Обзор литературы, Материал и методы, Филогеография и демографическая история европейской рыжей полевки по данным изменчивости митохондриального гена цитохрома *b*, Древняя и современная гибридизация между *M. rutilus* и *M. glareolus* в зоне симпатрии, Внутривидовая структура *M. glareolus* в восточной части ареала, Обсуждение), заключения, 5 выводов, списка литературы и приложений. Работа изложена на 141 странице, содержит 7 таблиц и 23 рисунка. Библиографический список содержит 214 источников, в том числе 46 на русском языке.

Благодарности

Автор выражает признательность своему научному руководителю к.б.н., зав. лаб. молекулярной систематики Абрамсон Наталье Иосифовне за поддержку и всестороннюю помощь в работе. Автор благодарен всем коллегам, которые предоставили материал для исследования: А.В. Абрамову, А.В. Андриевских, В.Я. Бергеру, С.Ю. Бодрову, Н.С. Бойко, Н.П. Большаковой, А.Г. Бубличенко, С.М. Ващенко, Ф.Н. Голенищеву, Ю.А. Давыдовой, Н.Е. Докучаеву, К.С. Зуевой, А.Е. Зыкову, Н.В. Ивановой, Л.Б. Кравченко, И.А. Кшняеву, В.С. Лебедеву, А.А. Лисовскому, В.А. Малыгину, А.В. Марину, С.В. Мухачевой, Е.В. Оболенской, Т.В. Петровой, С.В. Ракитину, С.А. Саблиной, М.К. Станюкович, К.В. Третьякову, И.М. Фокину, Б.И. Шефтелю, Н.С. Черноусовой, Н.В. Чибирияку, Н.А. Щипанову и А.Е. Якимовой. Автор выражает признательность всем сотрудникам лаборатории молекулярной систематики Зоологического института РАН за помощь в работе, а также сотрудникам лаборатории териологии за внимательное отношение к работе. Автор выражает искреннюю признательность и благодарность своему мужу за понимание, всестороннюю поддержку и плодотворные дискуссии в процессе подготовки диссертации.

Работа была выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ № 06-04-49294, 09-01330-а, 10-04-01657, 08-04-00638-а и 12-04-01310а и Программам фундаментальных исследований РАН: «Биоразнообразие и динамика генофондов растений, животных и человека» и «Происхождение и эволюция биосферы».

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Обзор литературы представлен тремя разделами. Первый раздел содержит информацию о молекулярных маркерах используемых в зоологических исследованиях и широко распространенном направлении исследований – филогеографии. Во втором разделе изложены данные о систематическом положении вида *M. glareolus*, его распространении, палеонтологических находках. Приведены современные представления о внутривидовой структуре *M. glareolus* на основе морфологического и молекулярно-генетического подходов. В третьем разделе даны сведения о межвидовой гибридизации *M. glareolus* и *M. rutilus*.

Глава 2 МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

2.1 Материал

Материал по *M. glareolus* и *M. rutilus* был собран автором в полевые сезоны 2007-2011 годов (Республики Карелия, Удмуртия и Коми, Ленинградская, Псковская, Оренбургская области, Ямало-ненецкий Автономный Округ). Также был использован материал, предоставленный коллегами. Ткани экземпляров хранятся в лаборатории молекулярной систематики ЗИН РАН. Материал, исследованный автором молекулярными методами, составил 935 экземпляров *M. glareolus*, от 242 образцов был получен фрагмент цит *b*. Дополнительно были использованы 247 последовательности цит *b* *M. glareolus* из международной базы данных ГенБанк. Всего в анализе изучалось 489 последовательностей *M. glareolus* из 213 выборок (Рисунок 1).

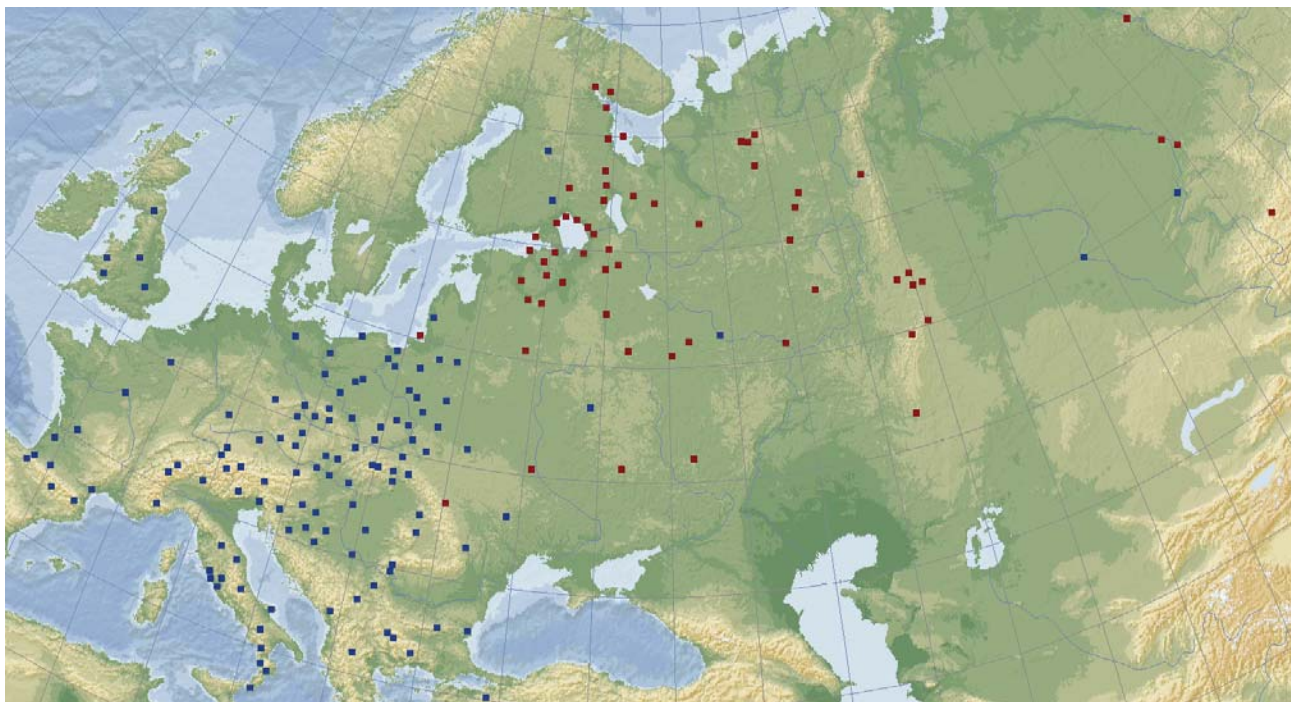


Рисунок 1 – Места сбора *M. glareolus*. Красный цвет — материал, исследованный автором,

синий цвет — данные из ГенБанка.

Изучено 111 последовательностей фрагмента цит *b* *M. rutilus* из 39 выборок в зоне симпатрии с *M. glareolus* (Новгородская, Архангельская, Свердловская, Челябинская, Томская области, Республики Коми, Карелия, Хакассия, Алтай, Ямало-ненецкий Автономный Округ, Красноярский край, Казахстан).

По двум микросателлитным локусам (MsCg9 и LIST3-001) исследовано 234 образца *M. glareolus* и 92 образца *M. rutilus*.

Фрагмент ядерного гена LCAT исследован у 18 *M. glareolus*, 10 *M. rutilus* и трех лабораторных гибридов F1 от самки *M. rutilus* и самца *M. glareolus* (предоставлены к.б.н. Осиповой О.В., Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцева РАН).

Для морфологического анализа исследовались особи *M. glareolus* из восточной части ареала вида (от Восточной Европы до Западной Сибири) из областей распространения следующих подвидов: *M. g. glareolus* (Schreber, 1780), *M. g. suecicus* (Miller, 1900), *M. g. isticus* (Miller, 1900). Принадлежность образцов к конкретному подвиду определялась на основе информации о месте сбора экземпляров по ареалам подвидов данных в работе Башенина (1981). Для изучения краниометрической изменчивости *M. glareolus* исследовался коллекционный материал Зоологического института РАН общим объемом 264 черепа. На каждом черепе с помощью электронного штангенциркуля с точностью 0.01 мм измерялось 19 промеров (измерения были проведены Тихоновой Е.П., ЗИН РАН). Материал был группирован на 19 географических выборок.

2.2 Методы исследования

Для амплификации, секвенирования фрагментов генов цит *b* (866 пн) и LCAT (590 пн), а также для ПЦР-типирования использовались 2 опубликованных и семь специально разработанных для данного исследования праймеров. Для идентификации межвидовых гибридов применялся ступенчатый анализ: ПЦР-типирование по фрагментам гена цит *b* (быстрое генотипирование большого количества особей без секвенирования), анализ длин аллелей микросателлитных локусов (MsCg9 и LIST3-001) и исследование по гену LCAT (анализ однонуклеотидных замен (SNP)). В результате ПЦР-типирования *M. glareolus* получали фрагменты цит *b* разной длины для *M. glareolus* со своей мтДНК и с мтДНК *M. rutilus*.

2.3 Статистическая обработка результатов исследования – филогенетический, демографический и краниометрический анализы

Нуклеотидные последовательности выравнивали в BioEdit 7.2.0 по алгоритму Clustal W. Филогенетическая реконструкция для фрагмента цит *b* выполнена по алгоритму максимального правдоподобия (ML) в Treefinder (version of March 2011). Для определения наилучшей модели нуклеотидных замен использовались Treefinder и jModelTest 2.1.4. В качестве статистического теста применяли метод бутстрепа с использованием 1000 псевдорепликаций. Байесов подход

для реконструкции филогении был реализован в программе MRBAYES 2.01. Для построения медианной сети гаплотипами использовалась программа Network 4.5.1.6. Нуклеотидное и гаплотипическое разнообразие и их стандартное отклонение, а также распределение попарных различий между гаплотипами рассчитаны в DNASP 5.10. Статистические тесты на нейтральность и их отклонения, значение тау оценивались с использованием 1000 реплик в Arlequin ver. 3.11.

Канонический дискриминантный анализ проводили на выборках неповрежденных черепов с полным набором промеров. В качестве группирующей переменной применялся идентификатор географической выборки (19 выборок). Все вычисления были проведены на логарифмированных измерениях (Мина, Клевезаль, 1976) в программе STATISTICA 8.0 (StatSoft, 2007).

Глава 3 ФИЛОГЕОГРАФИЯ И ДЕМОГРАФИЧЕСКАЯ ИСТОРИЯ ЕВРОПЕЙСКОЙ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ ПО ДАННЫМ ИЗМЕНЧИВОСТИ МИТОХОНДРИАЛЬНОГО ГЕНА ЦИТОХРОМА *B*

Результаты филогенетического анализа (ML и Байесов) показывают наличие у *M. glareolus* шести филогенетических линий (Пиренейской, Калабрийской, Средиземноморской, Балканской, Восточной и Западной) (Рисунок 2).

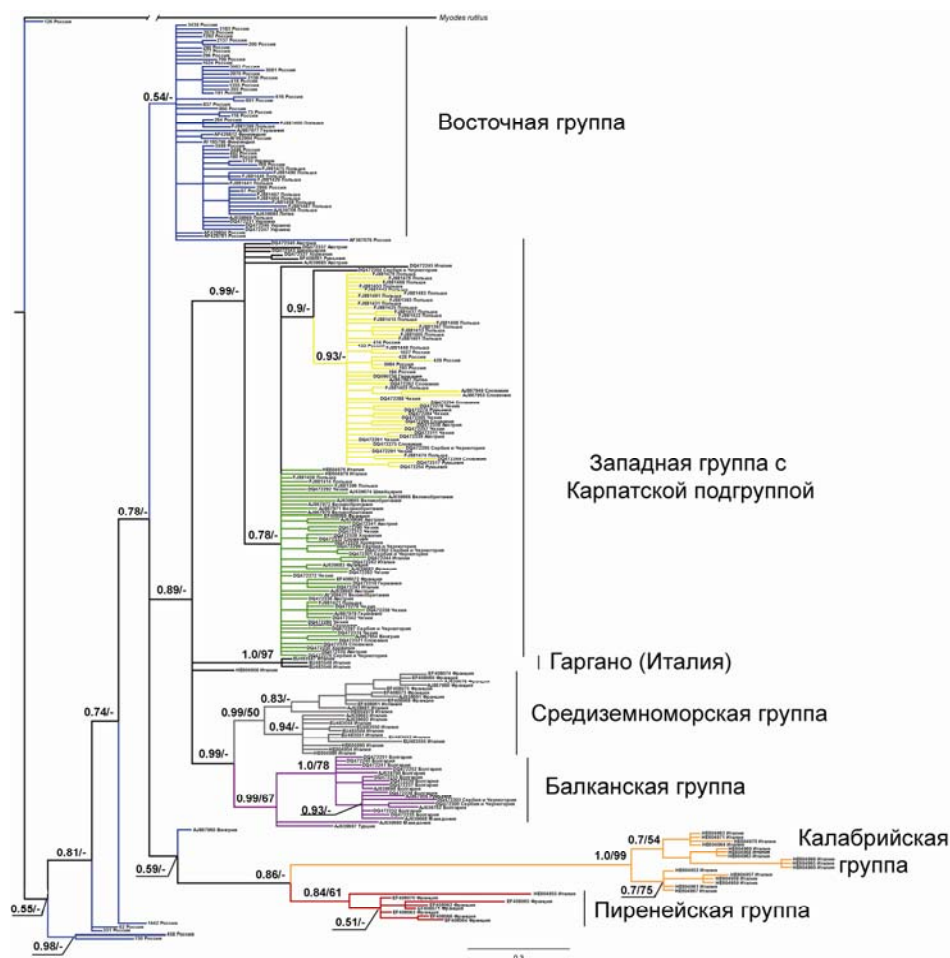


Рисунок 2 – Реконструкция филогенетических отношений *M. glareolus* с использованием метода Байеса (244 экземпляров) на основе фрагмента цит *b* (866 пн). В качестве внешней группы используется последовательность *M. rutilus*. В узлах указаны Байесовы апостериорные вероятности и проценты бутстрепа (для ML), соответственно. Значения меньше 0.5 и 50% соответственно заменены прочерками. Длина ветвей пропорциональна количеству замен.

Подтверждено существование Балканской группы, самостоятельность которой ставилась под сомнение в одной из последних работ (Colangelo et al., 2012). Полевков из Карпат и прилегающих территорий рассматривали как отдельную генеалогическую линию (Kotlik et al., 2006; Wojcik et al., 2010), однако, наши исследования показали, что эти гаплотипы следует рассматривать, как Карпатскую подгруппу Западной группы.

Анализ большого числа последовательностей показал, что две широко распространенные материковые мт группы (Восточная и Западная) имеют низкие поддержки. Это противоречит результатам на меньшем количестве образцов, где эти клады имели высокие поддержки (Deffontaine et al., 2005; Wojcik et al., 2010). Полученный результат указывает на низкую генетическую дифференциацию полевков с этой территории. Генетическая дистанция между Восточной и Западной группами низкая (mean genetic distance 1%).

Восточная мт группа *M. glareolus* характеризуется высоким гаплотипическим (0.97 ± 0.07) и низким нуклеотидным разнообразием (0.46 ± 0.02), при отрицательных значениях тестов на нейтральность (Tajima's D -2.560 ($P < 0.001$) и Fu's F_s -25.568 ($P < 0.001$)), что свидетельствует об экспоненциальном характере роста численности популяций и указывает на быстрое расселение. Это также подтверждается характером попарного распределения нуклеотидных замен и сетью гаплотипов *M. glareolus* в виде звездоподобного паттерна с одним общим доминирующим гаплотипом. Этот гаплотип широко распространен в популяциях от юга Кольского полуострова до Западной Сибири. Наиболее сильно отличаются гаплотипы с севера европейской части России, из популяций на Урале и из Польши.

Географическое распространение мт линий *M. glareolus* показано на карте (Рисунок 3). Западная группа распространена в Европе, в Великобритании, на севере Аппенинского и Балканского полуостровов. Восточной границей распространения Карпатской подгруппы Западной группы считались популяции из Литвы (Wojcik et al., 2010). Полевки этой подгруппы были обнаружены автором в Псковской, Калининградской и Ленинградской областях, таким образом, показана довольно широкая зона симпатрии между Западной и Восточной группами. Огромная территория от Восточной Европы до Западной Сибири заселена полевками одной линии – Восточной. Средиземноморская группа объединяет полевков из Испании, южной Франции и Италии (северная и центральная). Балканская линия распространена на Балканском полуострове. Пиренейская и Калабрийская – реликтовые линии распространены локально в Пиренеях и в горах на юге Италии, соответственно. Черным цветом на карте показаны образцы из Гаргано на юге Италии (округ Апулия), которые характеризуются значительными отличиями (Рисунок 2).

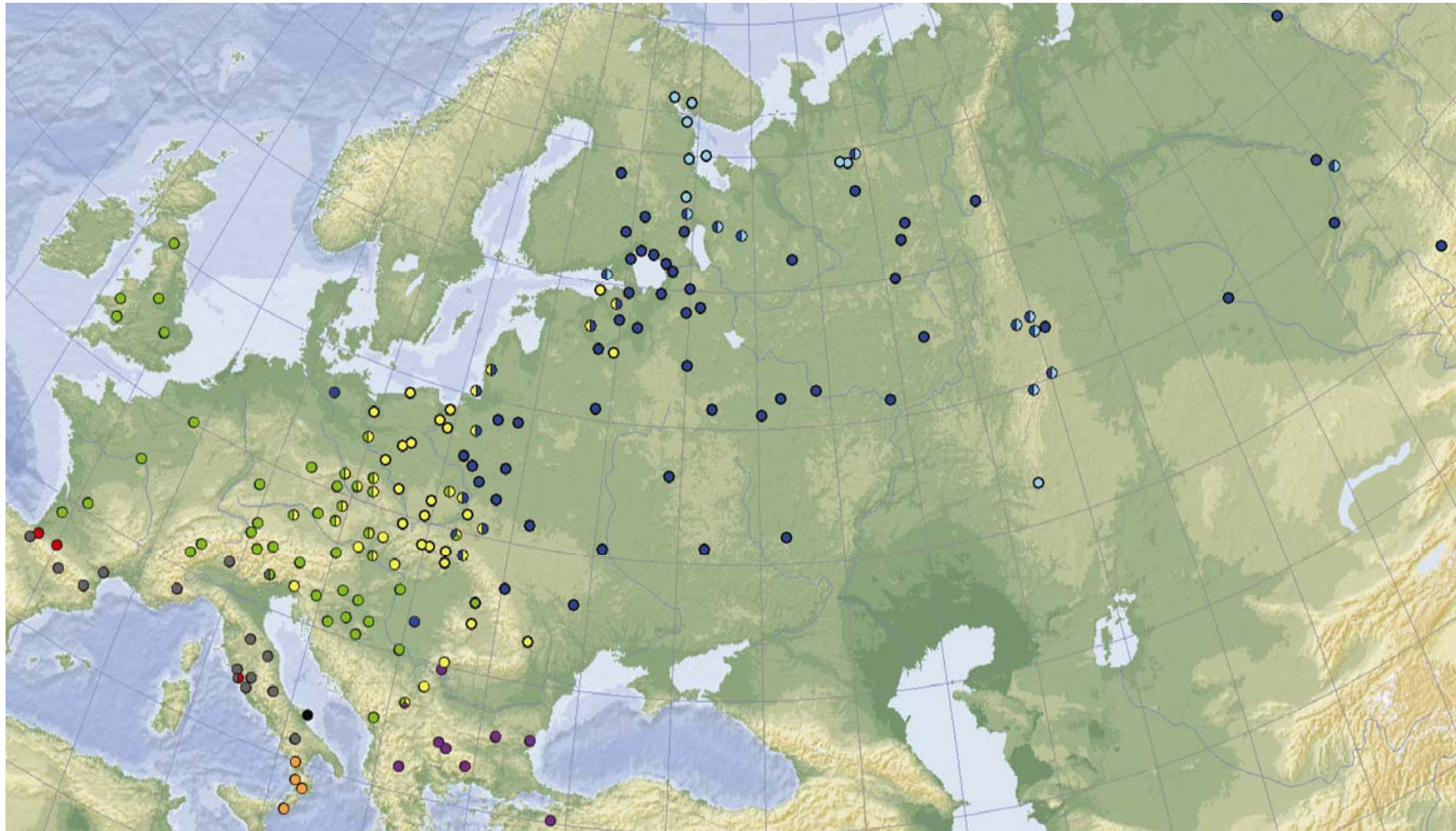


Рисунок 3 – Географическое распространение мт групп *M. glareolus*. Оранжевый цвет – Калабрийская группа, красный – Пиренейская группа, синий – Восточная группа, фиолетовый – Балканская группа, серый – Средиземноморская группа, зеленый – Западная группа, черный – полевки из Гаргано (Италия), желтый – Карпатская подгруппа Западной группы, а голубой – *M. glareolus* с мтДНК *M. rutilus*. Популяции, где выявлены последовательности нескольких групп, обозначены несколькими цветами.

Глава 4 ГИБРИДИЗАЦИЯ МЕЖДУ *M. GLAREOLUS* И *M. RUTILUS* В ЗОНЕ СИМПАТРИИ

4.1 Древняя гибридизация

Филогенетическая реконструкция образцов *M. glareolus* и *M. rutilus* по фрагменту гена цит *b* методом ML показала, что все полевки из зоны симпатрии образуют две группы: *M. glareolus* со своим мт геномом (151 экземпляр) и *M. rutilus* с частью особей *M. glareolus* (111 экземпляров и 72, соответственно).

Для *M. rutilus*, *M. glareolus* с мт геномом *M. rutilus* и *M. glareolus* со своим мт геномом характерно высокое гаплотипическое и низкое нуклеотидное разнообразие, хотя генетическое разнообразие у *M. rutilus* выше. Гаплотипы трех групп характеризуются унимодальным распределением попарных различий в нуклеотидных заменах. Результаты Fu's *F_s* и Tajima's *D* тестов на селективную нейтральность показали высокие, достоверно отрицательные значения для этих групп. Это указывает на быстрое расселение популяций от небольшого числа основателей.

M. rutilus и *M. glareolus* с мтДНК *M. rutilus* на медианной сети гаплотипов (Рисунок 4) не формируют отдельных групп, а представлены сетью с единым центральным доминирующим гаплотипом. Кроме того, найдены идентичные гаплотипы между видами. Широко распространенный гаплотип «562*» найден у красной полевки из Сибири и у рыжей полевки из европейской части России. Гаплотип «141*» найден у красной и рыжей (экземпляра №300) полевок из одной популяции в Свердловской области. Среди красных полевок этот гаплотип широко распространен в популяциях на востоке и западе Уральских гор. Гаплотип «1191*» характерен для особей красной полевки из Казахстана, с севера Западной Сибири и рыжей полевки из Республики Карелия, а гаплотип «1352*» обнаружен у особей *M. rutilus* из Сибири и рыжей полевки со Среднего Урала. Гаплотип «1350*» характерен для *M. rutilus* из Красноярского края и Республики Алтай, и *M. glareolus* из Томской области. Таким образом, были найдены совпадения гаплотипов *M. rutilus* и *M. glareolus* между особями из географически удаленных мест. Только в одной популяции на Среднем Урале особи *M. rutilus* и *M. glareolus* имели одинаковый гаплотип.

Генетическая дистанция между *M. rutilus* (84 экземпляр) и *M. glareolus* с чужим мт геномом (61 экземпляр) составляет 0.5 %. Невысокая частота совпадений гаплотипов *M. glareolus* с мт геномом красной полевки и *M. rutilus*, а также генетические отличия от донорского вида указывают на древний характер межвидовой гибридизации.

С помощью ПЦР-типирования было выяснено, что из 935 исследованных особей *M. glareolus* 234 экземпляра были с мтДНК *M. rutilus*. Популяции, состоящие только из *M. glareolus* с мтДНК *M. rutilus*, обнаружены на Кольском полуострове, в районах, прилежащих к Белому морю и на юге Южного Урала (Рисунок 5).

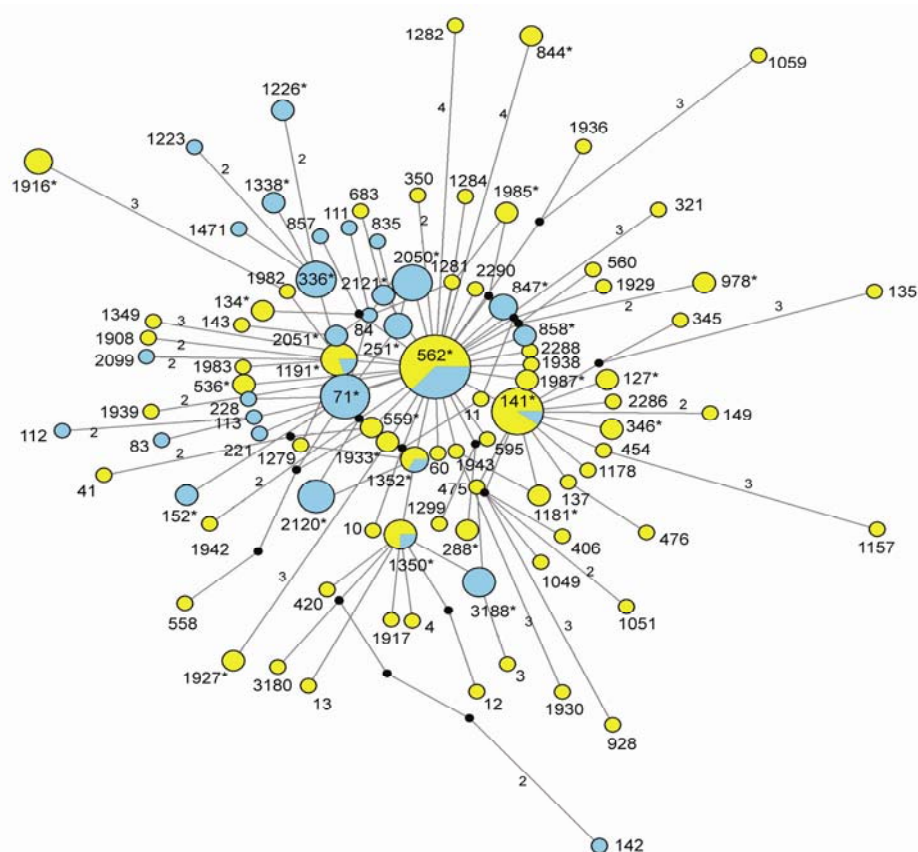


Рисунок 4 – Медианная сеть гаплотипов *M. rutilus* (111 экземпляров) и *M. glareolus* с чужим мт геномом (72 экземпляра), построенная по фрагменту гена цит *b* (866 пн). Образцы *M. rutilus* обозначены желтым цветом, а *M. glareolus* голубым цветом. Черными точками обозначены гипотетические гаплотипы. Длина линии соответствует количеству замен (больше одной мутации между гаплотипами, показаны цифрами). Диаметр окружности пропорционален количеству идентичных гаплотипов (образцы отмечены звездочкой). Идентичные гаплотипы, включающие образцы обоих видов полевков, показаны соотношением цветов.

В Мурманской области частота встречаемости рыжих полевков с чужим гаплотипом составляет 100% (N=16), в Республике Карелия 46.8% (N=94), в Архангельской 59.5% (N=42), в Ленинградской 1.9% (N=53), в Свердловской 12.2% (N=466), в Челябинской 92.6% (N=68), в Оренбургской 100% (N=21) и в Томской областях 10.8% (N=65). Все особи *M. glareolus* с мтДНК *M. rutilus* из популяций от Кольского полуострова до Томской области имеют сходные гаплотипы и не формируют никаких отличающихся друг от друга географических групп. Обнаружены две переходные зоны от 100% встречаемости *M. glareolus* с мтДНК *M. rutilus* до 100% встречаемости рыжих полевков со своим мт геномом – с юга на север на Южном и Среднем Урале и с севера на юг в Республике Карелия и в восточной части Архангельской области.

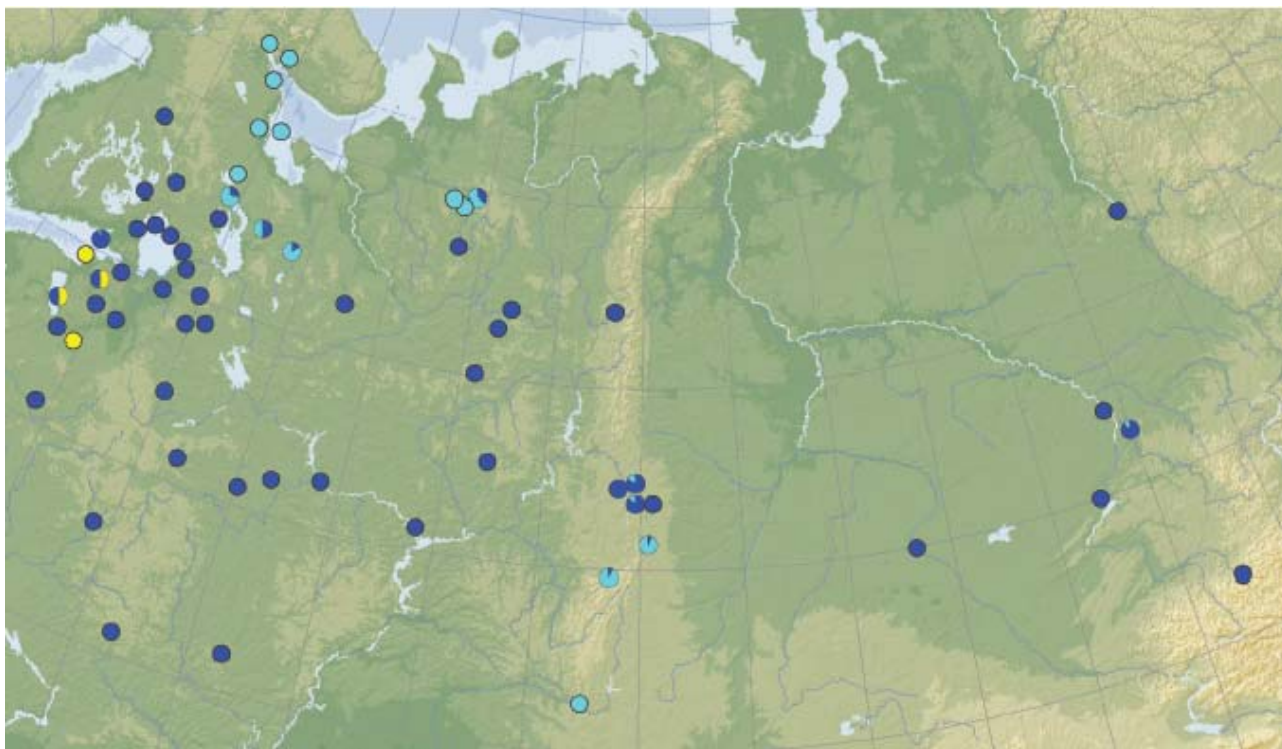


Рисунок 5 – Карта, показывающая географическое распространение и количественное соотношение особей *M. glareolus* с мтДНК *M. rutilus* и *M. glareolus* со своим мт геномом. Популяции *M. glareolus* со своим мт гаплотипом (синий цвет – Восточная группа, желтый – Карпатская подгруппа Западной группы) и *M. glareolus* с мтДНК *M. rutilus* (голубой цвет).

4.2 Современная гибридизация

Для того чтобы подтвердить современную гибридизацию (гибридное происхождение экземпляра №300) были подобраны видоспецифичные ядерные маркеры. Все 234 особи рыжей полевки с мтДНК *M. rutilus* изучались с помощью двух строго видоспецифичных микросателлитных локусов (MsCg9 и LIST3-001). Результаты анализа показали, что все рыжие полевки с мтДНК *M. rutilus* однозначно генотипируются как *M. glareolus*. Однако некоторые особи (N=6) несли аллели обоих видов по локусу MsCg9 и только аллели *M. glareolus* по локусу LIST3-001. Образец №300 *M. glareolus* имел аллели обоих видов полевок по двум локусам, что также было характерно для трех лабораторных гибридов F1.

Особи с аллелями характерными для двух видов тестировались на наличие гетерозиготности по фрагменту ядерного гена LCAT. Этот ген имеет однонуклеотидные видоспецифичные замены, которые можно применять для выявления современных гибридов. В результате все изученные особи *M. glareolus* с мтДНК *M. rutilus* имели замены, относящиеся к *M. glareolus*. Только экземпляр №300 являлся гетерозиготой по этому гену, что следует из характерных двойных пиков на хроматограмме по всем видоспецифичным переменным сайтам. Гетерозиготами оказались и три лабораторных гибрида первого поколения. Из этого следует, что экземпляр №300 является природным гибридом F1.

Глава 5 ВНУТРИВИДОВАЯ СТРУКТУРА *M. GLAREOLUS* В ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА

В настоящей главе сопоставлялись полученные результаты морфологического и генетического анализов *M. glareolus* с выделяемыми на настоящий момент внутривидовыми таксонами для восточной части ареала вида (Shenbrot, Krasnov, 2005).

Полученные в ходе работы филогеографические данные не подтверждают существование четырех подвидов (*M. g. sueticus*, *M. g. isticus*, *M. g. saianicus*, *M. g. glareolus*) для восточной части ареала. На филогенетическом дереве *M. glareolus* представители четырех подвидов не формируют монофилетических групп и даже материал, собранный из одного локалитета не группируется вместе. Территорию от Украины, Белоруссии, Калининградской области (РФ) на западе, республики Карелии на севере до Красноярского края на востоке заселяют полевки Восточной группы, лишь некоторые особи из популяций в Восточной Европе относятся к Западной группе.

Для морфологического анализа использовались только измерения черепа, так как уже неоднократно была показана высокая степень изменчивости, как окраски меха, так и размеров тела и их непригодность для разграничения подвидов (Россолимо, 1964; Башенина, 1981). Результаты дискриминантного анализа показали, что области, занимаемые исследованными формами в пространстве первых двух канонических осей, практически полностью перекрываются. Анализ краниометрических признаков *M. glareolus* в восточной части ареала вида не выявил географической изменчивости. В целом, полученные данные свидетельствуют о чрезвычайно низкой степени морфологической обособленности сравниваемых выборок.

Глава 6 ОБСУЖДЕНИЕ

6.1 Филогеография и демографическая история *M. glareolus*

В результате проведенного анализа показано, что генетическая дифференциация *M. glareolus* от Западной Европы до Западной Сибири крайне низкая. Изоляция популяций в рефугиумах в связи со смещением лесной зоны к югу от современной границы распространения (Величко, Фаустова, 1989; Taberlet et al., 1998; Hewitt, 1999) не привела к выраженной генетической структуре. Высокий уровень генетического разнообразия групп со средиземноморских полуостровов и отсутствие уникальных гаплотипов этих групп на материковой части ареала *M. glareolus* позволяют предположить, что популяции с этих полуостровов не участвовали в заселении Центральной и Северной Европы (Deffontaine et al., 2005).

Полученные результаты указывают на отсутствие выраженной филогеографической структуры в популяциях *M. glareolus* материковой части ареала. Такое низкое генетическое разнообразие у *M. glareolus* можно объяснить сильными колебаниями численности и вымиранием предковых линий во время среднего и позднего плейстоцена. Достоверные ископаемые остатки рыжих полевок известны с конца среднего плейстоцена (0.4 миллиона лет

назад (Ma)), а предковые формы в Европе – с конца позднего плиоцена (2.5 Ma) (Громов, Поляков, 1977; Бородин, 1988; Tesakov, 1996). Расселение полевок Восточной группы происходило с продвижением лесов на северо-восток в послеледниковый период при низкой численности предковой популяции (Markova et al., 1995). Известно, что на юге Уральских гор в течение плейстоцена существовал лесостепной рефугиум (Markova et al., 1995; Jaarola, Searle, 2002; Brunhoff et al., 2003; Величко, 2009; Санников, Петрова, 2012). Уральские горы служили плейстоценовым рефугиумом для *Microtus agrestis*, *M. oeconomus* и еще более 40 видов (Markova et al., 1995). Полученные результаты показывают, что уральские популяции обладают высоким значением нуклеотидного разнообразия ($\pi=0.40\pm 0.07\%$) по сравнению с близлежащими восточными ($\pi=0.1\pm 0.02\%$) и западными популяциями ($\pi=0.35\pm 0.04\%$). Для Восточной группы вероятно юг Уральских гор служил рефугиумом. Кроме того, из отложений Уральского региона (Markova et al., 1995) известны остатки *M. glareolus* датируемые ПЛМ (Последний Ледниковый Максимум 24-10 тыс. лет назад).

Интересные результаты были получены для *M. glareolus* в популяциях на севере европейской части России, гаплотипы которой отличаются максимальным нуклеотидным разнообразием ($\pi=0.61\pm 0.08\%$). Это можно объяснить возможным сохранением фрагментарных лесных сообществ (выше 56°с.ш.), в которых могли пережить ПЛМ отдельные популяции полевок (Valiranta et al., 2011). Нахождение ископаемых остатков *M. glareolus* (Печорский бассейн и Северный Урал, 15-10 тыс. лет назад) указывает на то, что этот лесной вид постоянно присутствовал в перигляциальной фауне в непосредственной близости от ледника (Markova et al., 1995).

Кроме того, единичные образцы с сильными генетическими отличиями найдены в популяциях Германии, Венгрии и Польши. Это указывает на то, что отдельные популяции *M. glareolus* сохранялись не только в рефугиуме, но в локальных фрагментарных лесных сообществах в Европе. Так ископаемые остатки *M. glareolus* датируемые плейстоценом найдены по всей Европе (Kowalski, 2001).

Низкая дифференциация Восточной и Западной групп *M. glareolus* указывает на то, что Европа была заселена полевыми видами недавно дивергировавших линий (поздний плейстоцен) и что вследствие периодических оледенений предковые популяции полевок не сохранились. Тем не менее, для многих евразийских видов показано деление ареала на восточные и западные группы (*Picea abies*, Lagercrantz, Ryman, 1990; *Sorex araneus*, Wojcik, 1993; *Microtus agrestis*, Jaarola, Searle, 2002; *Pelobates fuscus*, Халтурин и др., 2003). Граница между ними совпадает с таковой для мт групп рыжей полевки – Восточная Европа. Территория Восточной Европы представляет собой «зону напряжения» (Remington, 1968), где встречались и контактировали разные группы. В этой зоне между полевыми видами *M. glareolus* Восточной и Западной групп, скорее всего, происходил генетический обмен во время плейстоцена, что и привело к невысоким генетическим отличиям между ними.

6.2 Гибридизация между *M. glareolus* и *M. rutilus*

Полученные результаты по генетической изменчивости *M. rutilus* подтвердили предположение, что для *M. rutilus* в зоне симпатрии с *M. glareolus* характерна быстрая демографическая экспансия предковых популяций (Abramson, Vodrov, 2008). Значение $\tau_{4.03}$ (2.51-4.84) для *M. rutilus* указывает, что вероятно, расселение этого вида произошло раньше, чем расселение *M. glareolus* (2.14 (1.16-5.93)). Экспансия *M. rutilus* в северо-западные регионы могла начаться из рефугиума на юге Алтайских гор, где для популяций этого вида отмечается высокое нуклеотидное разнообразие ($0.66 \pm 0.06\%$). Бореальные леса были распространены во время ПЛМ в горах Южной Сибири (Semerikov, Lascoux, 2003; Величко, 2009), где были найдены ископаемые остатки *M. rutilus* (Markova et al., 1995). Ископаемые остатки, датированные ПЛМ, найдены и в отложениях Уральских гор (Markova et al., 1995), что говорит о том, что этот вид присутствовал также в лесном рефугиуме на юге Уральских гор (Markova, Kolfshoten 2008; Velichko, 2009).

Несколько сценариев гибридизации может быть предложено для объяснения распространения интрогрессированных форм *M. glareolus*. Гибридизация могла происходить, либо при формировании зоны симпатрии между *M. rutilus* и *M. glareolus*, либо локально в рефугиуме с последующим расселением *M. glareolus* с мтДНК *M. rutilus*.

Потапов и др. (2007) выдвинули гипотезу о постледниковой гибридизации при формировании зоны симпатрии. После отступления ледника *M. rutilus* заселяла территорию северной Европы, покрытую хвойными лесами. Последующее потепление привело к продвижению лиственных лесов далеко на север, к сокращению ареала *M. rutilus* и расселению *M. glareolus* в среднем голоцене. Деграция мест обитаний и преимущество *M. glareolus* в них перед *M. rutilus* могло отразиться на популяционной численности последнего вида и привести к межвидовой гибридизации. Тем не менее, этот сценарий не объясняет 100% скопления *M. glareolus* с мтДНК *M. rutilus* на Южном Урале и на Кольском полуострове. Кроме того, если бы гибридизация произошла независимо на столь большой территории, то *M. glareolus* с мтДНК *M. rutilus* должна была встречаться по всей зоне симпатрии, а не вдоль Уральских гор. Представляется менее вероятной массовая гибридизация при формировании зоны симпатрии в *M. glareolus* и *M. rutilus* в голоцене.

Другая гипотеза заключается в том, что гибридизация могла происходить в рефугиуме во время ПЛМ при низкой численности партнеров своего вида. После отступления ледника *M. glareolus* с мтДНК *M. rutilus* расселялась из Уральского рефугиума вместе с лесами в северо-западном направлении вдоль Урала через север европейской России на Кольский полуостров и в восточном направлении в Сибирь. Известно, что в постплейстоценовый период существовал миграционный путь вдоль западного склона Уральских гор из рефугиума на Южном Урале (Величко, 2009). В этом рефугиуме пережила ПЛМ рыжая полевка и в нем присутствовала также красная полевка. Северо-восточный колонизационный путь в Фенноскандию был открыт с началом таяния ледника на юго-западе Финляндии около 10,000 лет назад (Jaarola et al., 1999)

и *M. glareolus* с мтДНК *M. rutilus* могла заселить эту территорию только в голоцене. Если бы гибридизация произошла в результате вселения *M. glareolus* с распространением смешанных лесов на территорию занятую *M. rutilus* в среднем голоцене (согласно первой гипотезе), то рыжая полевка с собственной мтДНК также должна была заселить Фенноскандию (Рисунок 5). В пользу второй гипотезы говорит редкость современной гибридизации, характер распространения интрогрессированных форм и отсутствие генетического хиатуса между популяциями *M. glareolus* с мтДНК *M. rutilus*.

Природный гибрид F1 был пойман на Среднем Урале в фазу депрессии численности популяционного цикла *M. glareolus* при постоянно редко встречающейся *M. rutilus*. Всего было изучено 657 особей *M. glareolus* со Среднего и Южного Урала (сборы 2004-2009 годов), в том числе и из популяции, где был пойман гибрид. Согласно полученным данным по уральским популяциям *M. glareolus* (Melnikova (Rodchenkova) et al., 2012), шансы современной гибридизации выше в фазу депрессии численности, что подтверждает гипотезу о зависимости гибридизации от фазы популяционного цикла.

6.3 Внутривидовая структура *M. glareolus*

За длительную историю изучения внутривидовой изменчивости *M. glareolus* было описано более 46 подвидов, большая часть которых к настоящему времени сведена в синонимы. Неоднократно внутривидовая структура *M. glareolus* пересматривалась с учетом новых данных и в настоящее время по последним сводкам валидными считаются от 10 до 16 подвидов (Башенина, 1981; Громов, Ербаева, 1995; Shenbrot, Krasnov, 2005). В отличие от признаков внешней морфологии, применение данных изменчивости мт генов, позволяет исследовать географическое распространение материнских генеалогических линий внутри вида. В настоящем исследовании сопоставлялись полученные результаты анализа генетического разнообразия *M. glareolus* с выделенными на настоящий момент внутривидовыми таксонам.

Для восточной части ареала вида в настоящее время валидными считаются 4 подвида - *M. glareolus glareolus*, *M. g. suecicus*, *M. g. isticus* и *M. g. saianicus*. По молекулярным данным в восточной части ареала обитают полевки только Восточной группы (найлены единичные находки полевок Западной группы в Калининградской, Ленинградской и Псковской областях). Более того, никаких мт групп, внутри Восточной группы, не обособляется. Полевки с этой территории характеризуются генетической однородностью. По результатам изменчивости фрагмента гена цит *b* на изученной территории не обособляется никаких групп соответствующих описанным подвидам.

Данные многомерного анализа краниометрических признаков также показали однородность материала с этой территории. Анализ краниометрических признаков не выявил географической изменчивости у *M. glareolus* и показал высокую степень морфологического сходства полевок. Таким образом, выделение подвидов *M. glareolus suecicus* и *M. glareolus isticus* в восточной части ареала не подтверждается ни молекулярным, ни краниометрическим анализами.

Полученные в ходе работы результаты по генетической изменчивости *M. glareolus* на всем ареале показали, что в областях распространения Западной, Восточной, Средиземноморской, Балканской мт групп расположены типовые территории и ареалы 10 подвидов. Полученный результат свидетельствует о необходимости пересмотра их статуса с изучением материала из типовых территорий по морфологическим и молекулярным признакам. Это, однако, требует отдельного специального исследования и не входило в задачи данной работы. Тем не менее, в ходе анализа молекулярных данных были найдены последовательности полевков со Средиземноморских полуостровов, которые могут соответствовать некоторым подвидам.

С территории Гаргано (округ Апулия, Южная Италия) был описан один подвид – *M. g. garganicus* (Hagen, 1958), при этом последовательности полевков из Гаргано (из типовой территории) формируют монофилитическую кладу с высокой поддержкой (Рисунок 2).

Для территории Македонии был описан один подвид *M. g. makedonicus* (Felten, Storch, 1965) из гор Пелистер, рядом с Битолой. Из этих же гор известен генетически отличающийся образец AJ639660 (генетическая дистанция 1.3%) близкий к Балканской линии (Рисунок 2), который может соответствовать этому подвиду.

С территории Турции и Грузии, где найден генетически отличающийся экземпляр AJ639697 также близкий к Балканской группе (генетическая дистанция 0.9%), был описан подвид *M. g. ponticus* (Thomas, 1906). Этот экземпляр может соответствовать *M. g. ponticus*.

Colangelo et al. (2012) описали монофилитическую генетическую линию из округа Калабрия на юге Италии. Из этого округа было описано два подвида (*M. g. hallucalis* (Thomas, 1906) и *M. g. curcio* (von Lehmann, 1961)). Однако для уточнения статуса этих форм необходимо дальнейшее изучение не только по молекулярным признакам, но и по морфологическим. Может оказаться, что гаплотипы, соответствующие одному из этих подвидов, пока не найдены или же, что по молекулярным признакам эти подвиды не будут различаться и подвид *M. g. curcio* будет сведен в синонимы.

С территории Французских Пиреней был описан один подвид *M. g. vasconiae* (Miller, 1900), сведенный в настоящее время в синонимы. На данной территории распространены Пиренейская и Средиземноморская группы, и выяснение статуса данной подвидовой формы требует специального исследования.

Проведенный анализ указывает, что единственными подвидами могут быть полевки со Средиземноморских полуостровов, где сохранились изолированные популяции с высокими генетическими отличиями. Популяции полевков из материковой части ареала *M. glareolus* многократно перемешивались при расселении из рефугиумов и не сохранили древних гаплотипов. Заселение восточной части ареала *M. glareolus* произошло в конце плейстоцена - начале голоцена и за столь короткий период на этой территории не могло образоваться обособленных групп и накопиться значительных отличий между ними, которые могли бы соответствовать подвидовому уровню.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты настоящего исследования показали, что генетическая дифференциация популяций *M. glareolus* от Восточной Европы до реки Енисей крайне низкая. Восточная часть ареала *M. glareolus* заселена в основном полевками одной мт группы — Восточной, которые характеризуются экспоненциальным характером роста численности предковых популяций и быстрым заселением этой территории. Позднеплейстоценовым рефугиумом для этой группы служил юг Уральских гор, где показано высокое генетическое разнообразие полевок и найдены позднеплейстоценовые остатки *M. glareolus*. Кроме того, обнаружены популяции на севере Европейской части России, которые обладают максимальным генетическим разнообразием. Это можно объяснить сохранением популяций *M. glareolus* в непосредственной близости от ледника.

Кроме того, в ходе филогеографического анализа неоднократно было показано влияние количества исследуемого материала на результат. Так, при добавлении материала с восточной части ареала Восточная и Западная группы характеризовались низким разрешением на филогенетическом дереве. Использование в анализе всего материала из Западной Европы показало, что полевки из Карпат и прилегающих территорий входят в состав Западной группы, а не являются самостоятельной мт группой.

С помощью, разработанной методики по определению интрогрессированных форм *M. glareolus* удалось выяснить характер распространения популяций *M. glareolus* с мтДНК *M. rutilus*. На Кольском полуострове и на Южном Урале найдены популяции, состоящие только из *M. glareolus* с мтДНК *M. rutilus*. В популяциях *M. glareolus* из Архангельской, Челябинской, Свердловской и Томской областях, Республики Карелия обитают полевки как со своим мт геномом, так и с мтДНК *M. rutilus*. Сравнение последовательностей *M. glareolus* с мтДНК *M. rutilus* и *M. rutilus*, указывает на древний характер межвидовой гибридизации. Данные по демографической истории *M. glareolus* и *M. rutilus* показывают, что современная зона симпатрии этих видов, вероятно, была сформирована в конце плейстоцена-голоцене. Межвидовая гибридизация с последующей интрогрессией мт генов от *M. rutilus* к *M. glareolus* могла происходить в позднем плейстоцене в рефугиуме на Южном Урале при низкой численности обоих видов.

В настоящее время гибридизация выявлена в одной популяции на Среднем Урале, при низкой численности обоих видов с некоторым преобладанием *M. glareolus*. Факторами, приводящими к преодолению межвидовых барьеров, могут служить нарушение мест обитания, резко неравномерная численность видов и отсутствие партнеров своего вида вследствие антропогенного влияния или климатических изменений.

В результате сопоставления молекулярно-генетических данных с описанными подвидовыми формами показано, что в области распространения полевок одной мт группы находятся ареалы и типовые территории нескольких подвидовых форм. Выделение подвидов *M. g. sueticus*, *M. g. saianicus* и *M. g. isticus* в восточной части ареала не подтверждается ни

молекулярным, ни краниометрическим анализами. Тем не менее, образцы из Гаргано (Южная Италия) образуют обособленную монофилитическую мт кладу и могут соответствовать подвиду *M. g. garganicus*, а подвиды *M. g. makedonicus* и *M. g. ponticus* имеют генетические отличия. Статус остальных подвидов требует пересмотра с учетом молекулярных и морфологических признаков.

ВЫВОДЫ

1. Полученные данные по изменчивости фрагмента митохондриального гена цитохрома *b* показали, что полевки *M. glareolus* от Восточной Европы до Западной Сибири характеризуются низкой генетической дифференциацией, что свидетельствует о быстром заселении данной территории в постледниковый период при низкой численности предковых популяций.

2. Показано, что в зоне симпатрии *M. glareolus* и *M. rutilus* широко распространена интрогрессия мтДНК от *M. rutilus* к *M. glareolus*. На Кольском полуострове и на Южном Урале обитают полевки *M. glareolus* исключительно с мт геномом *M. rutilus*. Количество таких особей значительно в Республике Карелия, в Архангельской и Челябинской областях и незначительно в Свердловской и Томской областях. Единичная находка *M. glareolus* с мтДНК *M. rutilus* отмечена в Ленинградской области.

3. Установлено, что межвидовая гибридизация между *M. glareolus* и *M. rutilus* с последующей интрогрессией мтДНК происходила в позднеплейстоценовый период с последующей миграцией особей *M. glareolus* с мтДНК *M. rutilus* из рефугиума на Южном Урале.

4. Современная гибридизация между *M. glareolus* и *M. rutilus* возможна в фазу депрессии численности обоих видов с некоторым численным доминированием *M. glareolus* и известна только в одной популяции на Среднем Урале.

5. Полевки *M. glareolus* от Восточной Европы до Западной Сибири генетически и морфологически однородны. Никаких генеалогических групп соответствующих подвидам *M. g. glareolus*, *M. g. suecicus*, *M. g. isticus* с изученной территории не выделяется. Подвиду *M. g. garganicus* соответствует монофилитическая мт клада, а подвиды *M. g. makedonicus* и *M. g. ponticus* имеют генетические отличия.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Работы, опубликованные в изданиях, рекомендованных ВАК

1. Абрамсон, Н.И. Генетическая изменчивость и филогеография рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*, Arvicolinae, Rodentia) на территории России с анализом зоны интрогрессии мтДНК близкородственного вида – красной полевки (*Cl. rutilus*) / Н.И. Абрамсон, Е.Н. Родченкова, А.Ю. Костыгов // Генетика. – 2009. – Т. 45, № 5– С. 610–623.

2. Абрамсон, Н.И. Современная и историческая интрогрессия митохондриальной ДНК между красной (*Clethrionomys rutilus*) и рыжей (*Cl. glareolus*) полевками (Rodentia, Cricetidae) / Н.И. Абрамсон, **Е.Н. Родченкова**, М.В. Фокин, С.Б. Ракитин, Э.А. Гилева // Доклады Академии Наук. – 2009. – Т. 425, № 3 – С. 415–418.

3. **Melnikova (Rodchenkova), E.N.** Sympatric area of *Myodes glareolus*S and *M. rutilus* (Rodentia, Cricetidae): historic and recent hybridization / **E.N. Melnikova (Rodchenkova)**, I.A. Kshnyasev, S.Yu. Bodrov, S.V. Mukhacheva, Yu.A. Davydova, N.I. Abramson // Proceedings of the Zoological Institute RAS. – 2012. – Vol. 316. – P. 307-323.

Работы, опубликованные в других изданиях

1. Абрамсон, Н.И. Филогеография и история расселения рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) по результатам исследования изменчивости митохондриального гена цитохрома Б / Н.И. Абрамсон, **Е.Н. Родченкова**, А.Ю. Костыгов, Н.С. Бойко // Териофауна России и сопредельных территорий (VIII съезд Териологического общества). Материалы международного совещания. – М.: КМК. – 2007. – С. 6.

2. Абрамсон, Н.И. Генетическая изменчивость и история популяций рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) на территории Европейской части России по данным анализа частичных последовательностей митохондриального гена цитохрома б / Н.И. Абрамсон, **Е.Н. Родченкова** // Молекулярно-генетические основы сохранения разнообразия млекопитающих Голарктики. Сборник материалов международной конференции. М.: Товарищество научных изданий КМК. – 2007. – С. 7-12.

3. **Родченкова, Е.Н.** Интрогрессия мтДНК в зоне симпатрии двух видов лесных полевок (*Clethrionomys*) Биосфера Земли: прошлое, настоящее и будущее. Материалы конференции молодых ученых / **Е.Н. Родченкова** // ИЭРиЖ УрО РАН. Екатеринбург: Изд-во «Гошицкий». – 2008. – С. 236-244.

4. **Rodchenkova, E.N.** Interspecies interactions in the bank (*Clethrionomys glareolus*) and red-backed (*Clethrionomys rutilus*) voles: introgression or ongoing hybridization? / **E.N. Rodchenkova**, M.V. Fokin, S.B. Rakitin, N.I. Abramson // Abstract of 11th International Conference on Rodent Biology, Rodens et Spatium, Myshkin. – 2008. – P. 85.

5. **Родченкова, Е.Н.** Филогеография и межвидовая гибридизация полевок рода *Myodes* / **Е.Н. Родченкова**, М.В. Фокин, Ю.А. Давыдова, С.В. Мухачева, И.А. Кшнясев, Н.И. Абрамсон // Современные проблемы зоо- и филогеографии млекопитающих. Материалы конференции. М.: Товарищество научных изданий КМК. – 2009. – С. 84.

6. **Родченкова, Е.Н.** Межвидовая гибридизация в зоне симпатрии полевок рода *Myodes* / **Е.Н. Родченкова**, Н.И. Абрамсон, Ю.А. Давыдова, С.В. Мухачева, И.А. Кшнясев, // Целостность вида у млекопитающих (изолирующие барьеры и гибридизация). М.: Товарищество научных изданий КМК. – 2010. – С. 72.

7. **Родченкова, Е.Н.** Проблемы внутривидовой систематики у европейской рыжей

полевки (Rodentia, Arvicolinae) / **Е.Н. Родченкова**, Н.И. Абрамсон, Е.П. Тихонова // Териофауна России и сопредельных территорий (IX съезд Териологического общества). Материалы международного совещания. Москва: Т-во научных изданий КМК. – 2011. – С. 399.

8. **Rodchenkova, E.N.** Ancient and recent hybridization between *Myodes glareolus* and *M. rutilus* (Rodentia) / **E.N. Rodchenkova**, N.I. Abramson // Proceedings of VI European congress of Mammology. Paris. – 2011. – P. 68.