

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

На правах рукописи

Мельникова Екатерина Николаевна

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

03.02.04– зоология

Диссертация
на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
Кандидат биологических наук,
Н.И. Абрамсон

Санкт-Петербург — 2014

Оглавление

Введение.....	4
Глава 1. Обзор литературы.....	12
1.1 Молекулярные маркеры и филогеография.....	12
1.2 Объект исследований: общая характеристика рода лесных полевков <i>Myodes</i> , систематическое положение европейской рыжей полевки <i>Myodes glareolus</i> , внутривидовая структура вида.....	20
1.3 Межвидовая гибридизация.....	30
Глава 2. Материал и методы.....	34
2.1 Материал.....	34
2.2 Методы исследования.....	50
2.3 Статистическая обработка результатов исследования – филогенетический, демографический и краниометрический анализы.....	53
Глава 3. Филогеография и демографическая история европейской рыжей полевки по данным изменчивости митохондриального гена цитохрома <i>b</i>.....	56
Глава 4. Древняя и современная гибридизация между <i>M. rutilus</i> и <i>M. glareolus</i> в зоне симпатрии.....	64
4.1 Древняя гибридизация.....	64
4.2 Современная гибридизация.....	77
Глава 5. Внутривидовая структура <i>M. glareolus</i> в восточной части ареала.....	81
Глава 6. Обсуждение.....	84
6.1 Филогеография и демографическая история <i>M. glareolus</i>	84
6.2 Гибридизация между <i>M. glareolus</i> и <i>M. rutilus</i>	88
6.3 Внутривидовая структура <i>M. glareolus</i>	95
Заключение.....	102
Выводы.....	104
Список литературы.....	105
Приложение А. Материал <i>M. glareolus</i> взятый из ГенБанка.....	129

Приложение Б. Экземпляры <i>M. glareolus</i> использованные при краниометрическом анализе.....	135
Приложение В. Филогенетическая реконструкция <i>M. glareolus</i> , построенная методом ML (244 экземпляра) на основе фрагмента цит <i>b</i> (866 пн).....	140
Приложение Г. Реконструкция филогенетических отношений <i>M. glareolus</i> , построенная Байесовым методом (244 экземпляра) на основе фрагмента цит <i>b</i> (866 пн).....	141

Введение

Актуальность темы исследования. Многократные климатические колебания в течение позднего плейстоцена (130–10 тысяч 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 (Гречко, 2002; Банникова, 2004). Такого рода исследования выделились в самостоятельное направление – филогеографию и были проведены на различных грызунах Европы и Северной Америки (Congroy, 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.

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 реконструкции эволюционной истории гибридных форм и формирования гибридных зон необходимо изучение филогеографии, генетического разнообразия и степени дивергенции генеалогических линий в различных частях ареала (Avice, 2004). Развитие молекулярно-генетических технологий позволило выявить множество случаев гибридизации в животном мире (Ермаков и др., 2002; Carling et al., 2009; Gligor et al., 2009; Trigo et al., 2008). Исследования, основанные на различных генетических маркерах, позволяют оценить время, природу интрогрессии и ее последствия (Barton, 2001; Howard, 2003; Shurtliff, 2012). Для *M. glareolus* была показана интрогрессия мтДНК от близкого вида – сибирской красной полевки (*M. rutilus* (Pallas, 1779)) в некоторых популяциях в зоне симпатрии видов (Потапов и др., 2008; Tegelstrom et al., 1987, 1988; Dekonenko et al., 2003; Deffontaine et al., 2005). Однако масштаб интрогрессии оставался не изученным.

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). Большинство морфологических признаков, используемых для идентификации особей, относящихся к разным подвидам, перекрывается в своих значениях, что нередко делает затруднительным определение без информации о географической точке сбора экземпляра. Все это привело к спорным представлениям о внутривидовой структуре европейской рыжей полевки. Очевидно, необходимо пересмотреть представления о подвидовой структуре у *M. glareolus* с учетом молекулярно-генетических данных. В отличие от признаков внешней морфологии, применение данных изменчивости мт генов, позволяет исследовать географическое распространение генеалогических линий внутри вида без влияния

внешней среды (как в случае с морфологическими признаками). Кроме того, филогенетический сигнал намного выше при анализе изменений во фрагментах последовательностей мтДНК, чем при анализе совокупности морфологических признаков. Большинство мутаций нейтральны (Кимура, 1985) и поддаются лучшей количественной обработке с помощью различных статистических подходов. Все эти особенности делают анализ генетической изменчивости хорошим дополнительным методом для реконструкции филогении, восстановления формирования ареала вида, изучения внутривидовой изменчивости и для многих других вопросов зоологии.

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. Остался 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 сравнивались последовательности цит *b* у *M. rutilus* и *M. glareolus* с мт ДНК *M. rutilus* в зоне симпатрии.

Цель и задачи исследования. 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.

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. Определены условия нарушения межвидовых барьеров у *M. glareolus* и *M. rutilus*. 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 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 методы сбора материала и его первичной обработки (сбор, изготовление тушек, фиксация

ткани в 96% этаноле); определение 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).

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 работы. 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.

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. Андреевских, 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. Кшнясеву, 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. Чибиряку, 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».

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* 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 полевков (*Clethrionomys*) Биосфера Земли: прошлое, настоящее и будущее. Материалы конференции молодых ученых / **Е.Н. Родченкова** // ИЭРиЖ УрО РАН. Екатеринбург: Изд-во «Гощицкий». – 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 полевков 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 полевков 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.

Глава 1. Обзор литературы

1.1 Молекулярные маркеры и филогеография

Молекулярные маркеры. Возможность использовать изменчивость последовательностей ДНК для реконструкции филогении появилась в 70-х годах прошлого столетия с широким применением цепной полимеразной реакции (ПЦР) (Kleppe et al., 1971; Mullis, Faloona, 1987). Наиболее часто используемым молекулярным маркером в первых исследованиях была мтДНК животных, которая имеет ряд преимуществ, которые и обусловили столь широкое распространение этого типа данных. Как правило, мтДНК наследуется по материнской линии. Методическая простота использования мт генома связана с тем, что в клетке имеется большое количество копий мт хромосом, отсутствует рекомбинация, как правило, нет интронов. Мт геном имеет относительно быстрые темпы эволюции по сравнению с ядерным геномом (Brown et al., 1982), что в целом позволяет использовать анализ мтДНК для определения филогенетических отношений между популяциями, подвидами и видами. При этом генетическая структура мтДНК весьма консервативна. Так, у всех млекопитающих длина мтДНК варьирует в узких пределах от 15 до 17 тысяч нуклеотидов и кодирует одни и те же 37 генов: 22 гена транспортных РНК, 2 гена рибосомальных РНК и 13 белок-кодирующих генов. Кроме того, существенным плюсом является наличие огромного сравнительного материала в генетической базе данных по разным таксономическим группам – GenBank (ncbi.nlm.nih.gov/genbank/).

В последние 30 лет мтДНК интенсивно используется для определения эволюционного и демографического прошлого популяций и видов. Накопление материала привело к появлению работ, в которых показаны исключения из описанных выше преимуществ мт генома для оценки генетической изменчивости у различных таксонов. Неоднократно сообщалось о возможности рекомбинации и перестановок в мт геноме (Awadalla et al., 1999; Eyre-Walker, Awadalla, 2001; Innan, Nordborg, 2002). Для некоторых видов животных бесспорно показана мт

рекомбинация (Tsaousis et al., 2001). Частичное отцовское наследование было показано у ряда таксонов, таких как *Drosophila* (Kondo et al., 1990), *Mus* (Gyllensten et al., 1991), птицы (Kvist et al., 2003) и человек (Schwartz, Vissing, 2002). Оказалось, что скорость накопления замен у одного и того же фрагмента может быть непостоянной (разной) даже у близких групп организмов, и что существует эффект «насыщения» фрагмента заменами. Но, несмотря на это, использование мтДНК для изучения внутривидовой изменчивости все также целесообразно при корректном подходе с учетом этих особенностей.

В исследовании последовательностей ядерных генов существует ряд трудностей в отличие от мт генов: наличие нескольких аллелей, рекомбинация, дупликация и в случае однокопийных генов малое количество в клетках. Псевдогены образуются из копий функционирующих генов в результате мутаций (дупликации) или структурных перестроек (Vanin, 1985). Они, как правило, не принимают участия в синтезе РНК и белков, накапливают мутации гораздо быстрее, чем функциональные гены, так как не подвергаются отбору, что в итоге вызывает искаженное представление о филогении. Однако псевдогены можно распознать и исключить данную ошибку в ходе анализа. Ядерные гены гораздо медленнее накапливают мутации и используются для анализа филогенетических взаимоотношений выше видового уровня (Банникова, 2004). Оценить эволюционные изменения в отцовской линии можно, используя фрагменты и гены Y-хромосомы (Cheng et al., 2001; Abramson et al., 2012). Этот маркер встречается только у самцов, имеет одну аллель и может дополнять данные, полученные на основе мтДНК.

Микросателлиты представляют собой особый класс молекулярных маркеров (Tautz, 1993). Это фрагменты ДНК с большим количеством tandemно повторяющихся идентичных «мотивов» (короткие нуклеотидные последовательности из нескольких пар нуклеотидов). Они высокополиморфны, имеют большую частоту мутаций, множество аллелей и значительную изменчивость, однако эти простые повторы продуцируют гомоплазии и не имеют четкой генеалогии (Goldstein et. al., 1999). Тем не менее, они могут дать ценную

информацию о филогении, видообразовании, популяционной структуре и масштабе экспансии (Angers, Bernatchez, 1998; Beebee, Rowe, 2000). Часто микросателлитные маркеры используются дополнительно для выявления и анализа современной гибридизации в природных популяциях (Good et al., 2008; Cabria et al., 2011; Vandewege et al., 2012).

Несмотря на все преимущества и недостатки отдельных молекулярных маркеров существуют ошибки, характерные для многих молекулярных исследований. Например, прямое отождествление между генеалогией гена и генеалогией видов/популяций/организмов (Edwards, Beerli, 2000; Hudson, Turelli, 2003). МтДНК это молекула с особой молекулярной историей, которая может не отражать напрямую филогению организмов ввиду коалесцентных процессов, интрогрессии или цитоплазматических инфекций. Также источником ошибок могут быть неверный выбор молекулярного маркера (несоответствие таксономическому уровню группы) и малый набор признаков (количество информативных сайтов в связи с небольшим фрагментом исследуемой последовательности или низкой скоростью накопления мутаций в случае с ядерными генами и низкой филогенетической разрешающей способностью исследуемого фрагмента ДНК). Неполный набор таксонов при исследовании филогении различных групп и неравномерность исследования ареала у широкоареальных видов при филогеографическом анализе вида. В ряде работ было показано, насколько сильно влияют эти факторы на полученный результат (Банникова, 2004; Абрамсон, 2007, 2013; Лухтанов, Кузнецова, 2009).

К настоящему времени накоплено уже много примеров конфликта между ядерными и мт данными (Taylor, McPhail, 2000; Shaw, 2002; Sota, 2002; Rognon, Guyomard, 2003; Seehausen et al, 2003; Wiens et al., 2010; Peters et al., 2012), которые имеют различные причины и пути решения. Кроме того, существует мт интрогрессия без явной ядерной интрогрессии (Bernatchez et al., 1995; Ballard, 2000; Sota, 2002). В некоторых случаях, мтДНК одного таксона полностью заменяется на мтДНК другого таксона, без каких-либо доказательств ядерной интрогрессии или морфологического сигнала (Bernatchez et al., 1995).

Использование молекулярных маркеров в зоологических исследованиях позволяет анализировать широкий круг вопросов для групп разного систематического уровня (Банникова, 2004). Применение нескольких подходов анализа данных (методы максимальной парсимонии и максимального правдоподобия, дистанционные методы, Байесов подход), большого количества признаков (анализ нескольких генов) и разных моделей эволюции нуклеотидов - в значительной степени повышают достоверность полученных филогенетических реконструкций (Лухтанов, 2013).

Филогеография. Объединив результаты филогенетического анализа с локалитетом каждого образца, можно выяснить географическое распределение основных генетических линий (клад), которые образуют генное дерево. Такой подход был впервые применен Авайсом и назван «филогеографией» (Avice et al., 1987). Филогеография занимается изучением географического распределения генетических линий внутри видов и между близкородственными видами (Avice, 2000). Число филогеографических исследований в разных таксономических группах сильно возросло с момента выделения этой области исследований (Avice et al., 1998; Stone, 2000; Avice, 2009), особенно в Северной Америке и в Европе. В последствии на их основе были разработаны основные концепции и выявлены общие закономерности этого направления (Avice, 2000; Hewitt, 2000).

Филогеографические исследования с использованием мтДНК обычно дают большее разрешение внутривидовой структуры, чем другие методы (Avice, 2000; Абрамсон, 2007). Филогеография эффективна для исследования широкого круга вопросов, связанных с биогеографией. Например, изучение генетической изменчивости в масштабе ареала вида помогает оценить относительную роль эффекта основателя и прохождение популяции через «горлышко бутылки», вследствие которых наблюдается случайное колебание генетической изменчивости, так что частота аллелей отличается от частот в исходной предковой популяции (Nei et al., 1975). В первом случае популяция произошла от исходного малого количества особей, а во втором в определенном поколении в процессе эволюции популяции выжило небольшое число особей. Также можно

оценить влияние генетического потока, популяционной экспансии и различных других событий на формирование географических паттернов генетической изменчивости. Молекулярные данные могут показать сходство между популяциями одной волны расселения и с учетом данных по генетическому разнообразию помочь определить местоположение вероятного рефугиума (Stewart et al., 2010). МтДНК хорошо подходит для решения вопроса, как именно конспецифичные индивидуумы генеалогически связаны через общих предков. Теория коалесценции основывается на предположении, что последовательности дивергируют вследствие мутирования друг от друга и мутации происходят независимо у разных индивидов и в разных поколениях. Таким образом, чем больше различий между последовательностями, тем дольше ожидаемое время возврата к их общему предку (Tajima, 1983; Hudson, 1990). Новые методы анализа могут не только создавать филогенетические гипотезы, но и тестировать гипотезы о биогеографическом, экологическом, поведенческом, физиологическом и других аспектах биологии.

Во многих случаях, филогеографические исследования помогли выявить криптические и сильно дивергировавшие эволюционные линии, которые не были отражены в современной систематике, и таксоны, которые оказались поли или парафилетическими (Arbogast, 1999; Demboski et al., 1999; Avise, 2000). Уже несколько десятилетий развивается подход, в основе которого лежит сравнение географических паттернов генетической изменчивости между несколькими совместно распространенными таксонами (сравнительная филогеография) (Cracraft, 1989; Riddle, 1996; Zink, 1996; Arbogast, 2001). Сравнение филогеографических паттернов нескольких видов обнаруживает данные о демографическом и историческом характерах внутривидовой эволюции и позволяет выявить общие причины, повлиявшие на генетическую структуру совместно обитающих видов.

Огромное количество ископаемых данных указывают на то, что многие наземные виды претерпели изменения в широтном распространении из-за климатических изменений плейстоцена, особенно после окончания последнего

ледникового максимума (ПЛИМ) (Huntley, Birks, 1983; Cwynar, MacDonald, 1987; Bennett et al., 1991; Hewitt, 1999). Обилие таких данных послужило основой для модели «расширения-сокращения ареала» биогеографии плейстоцена (Provan, Bennett, 2008), которая описывает изменение распространения видов вследствие ледниковых и межледниковых ландшафтно-климатических перестроек в прошлом. Влияние ледниковых периодов на характер распространения видов выражалось в изменении широты и топографии их ареалов. Степень изменения ареалов видов во многом зависит от их способности к миграции и адаптациям, но понятно, что эти изменения были крупными и повторяющимися в течение ледникового периода (Hewitt, 2004). Такие широтные и высотные сдвиги ареалов видов, вероятно, кроме всего сопровождались значительными колебаниями численности, которые отразились на современной генетической структуре. Популяции и генеалогические линии вымирали, аллели исчезали при прохождении популяции через «горлышко бутылки» или, наоборот, при эффекте основателя, отдельные мутации закреплялись и распространялись во время популяционной экспансии. Таким образом, динамика видовых ареалов во время плейстоцена повлияла на формирование внутривидовой генетической структуры многих видов (Hewitt, 1996, 1999; Sakka et al., 2010; Charruau et al., 2011). Так, например, филогеографический паттерн евразийского лесного вида *Craseomys rufocanus* показал максимальное генетическое разнообразие в юго-восточной части ареала, что объясняется фрагментацией ареала вследствие периодических плейстоценовых оледенений (Abramson et al., 2012). Огромная территория от Кольского полуострова до Камчатки была заселена недавно (конец плейстоцена-голоцен) полевками одной мт линии. Филогеография североамериканского грызуна *Microtus longicaudus* также показала существование сильно дивергировавшей мт линии в южной части ареала вследствие изоляции во время климатических колебаний среднего плейстоцена. Напротив, северная часть ареала вида заселена полевками в позднем плейстоцене-голоцене и характеризуется невысокой степенью дифференциации (Conroy, Cook, 2000). Ареал евразийского вида *Lasiopodomys gregalis* представляет собой несколько изолированных

популяций с сильными генетическими отличиями, который в плейстоцене был единым и вследствие климатических колебаний оказался разорванным (Abramson et al., 2006; Дупал, Абрамов, 2010).

Палеогеография четвертичного периода Европы и Северной Америки основывается на палеонтологических, геоморфологических и палинологических данных (Спиридонов, 1978; Huntley, Birks, 1983; Маркова и др., 1995; Величко, 2009). Во время последнего ледникового периода (23-18 тысяч лет назад) Европейский ледниковый щит доходил на юге до 52° северной широты (с.ш.), а вечная мерзлота до 47° с.ш. Для большинства видов умеренных широт рефугиумом во время последнего ледникового периода служил юг Европы (Иберейский, Апеннинский и Балканский полуострова) и расселение на север было быстрым (Taberlet et al., 1998; Hewitt, 1999). На этих полуостровах находились бореальные леса. Согласно широко принятой концепции именно из этих рефугиумов шло расселение лесной фауны в северные широты во время межледниковий и в постплейстоценовый период (Hewitt, 2004; Schmitt, 2007). Это предположение подтверждается филогеографическим паттерном представителей разных таксономических групп (Hewitt, 1999). Однако современные данные указывают на то, что виды умеренных широт могли выжить и в более северных районах во время ПЛМ (Sommer, Nadachowski, 2006; Provan, Bennett, 2008).

Что касается регионов Азии, к примеру, Центральной Азии, то там оледенения были не столь обширными, как в Европе и в Северной Америке из-за влияния муссонов из Юго-Восточной Азии и более засушливом климате в результате четвертичного поднятия Тибетского плато (Zhou et al., 2004). Однако геологические данные показали, что во время последнего ледникового максимума, ледовые щиты Тибетского плато были в пять-семь раз больше, чем в настоящее время. Кроме того, границы распространения лесной растительности в этот период были смещены к югу на 300-1000 км от 30° с.ш. (Chen et al., 2008). И, несмотря на относительно «мягкий» климат по сравнению с другими регионами мира, периодические фазы аридизации и изменения растительности во время четвертичных климатических колебаний сильно повлияло на эволюцию и

распространение многих азиатских видов (Dubey et al., 2006; Driscoll et al., 2009; Duan et al., 2009).

Фрагментация ареала на рефугиумы с последующей дивергенцией, а затем расселение из рефугиумов в межледниковья и голоцене приводило к образованию гибридных зон. В Европе эти гибридные зоны обозначили как «зоны напряжения» вдоль Альп и Пиреней, на юге Центральной Европы и Скандинавии, где встретились разные генетические линии при расселении. Подобные зоны также существуют и в других частях земли (Hewitt, 2000). Однако не у всех видов умеренной зоны была быстрая экспансия. Некоторые из них зависели от географических барьеров, среды обитания и распространения до расселения. Подобная медленная экспансия видов должна была включать в себя короткую дисперсию и большой эффективный размер популяции, сохранение генетического разнообразия, что можно ожидать в горах южных районов с умеренным и тропическим климатом (Hewitt, 1996). Эти два крайних случая расселения (Nichols, Hewitt, 1994), в сочетании с различными местами обитания и климатическими колебаниями могут приводить к разным внутривидовым географо-генетическим структурам.

1.2 Объект исследований: общая характеристика рода лесных полевок *Myodes*, систематическое положение европейской рыжей полевки *Myodes glareolus*, внутривидовая структура вида

Положение вида в системе. Семейство хомяковые Cricetidae Fischer, 1817 объединяет 6-8 подсемейств грызунов и включает до 115 родов, распространенных во внетропической Евразии, Северо-Восточной Африке и в Новом Свете (Павлинов, 2003). Наиболее многочисленное подсемейство Arvicolinae Gray, 1821 включает от 20 до 30 родов, в том числе и род лесных полевок *Myodes* Pallas, 1811. Ранее в качестве действительного родового названия лесных полевок использовалось *Clethrionomys* Tilesius, 1850, однако в ряде работ (Carleton et al., 2003; Павлинов, 2003) была показана невалидность данного названия и оно было сведено в синонимы, что однако было оспорено (Tesakov et al., 2010). До недавнего времени основными источниками данных для исследования филогении и построения системы полевок служили особенности строения черепа и зубов (размерные характеристики, морфотипические характеристики рисунка жевательной поверхности зубов). В последнее время в исследованиях взаимоотношений между современными родами Arvicolinae все больше используются генетические методы (Lebedev et al., 2007; Buzan et al., 2008; Robovsky et al., 2008). В этих работах отмечается близость рода *Myodes* к китайским полевым (Eothenomys Miller, 1896) и по мтДНК к одному виду скальных полевок (следствие интрогрессии мтДНК) (Бодров, устное сообщение).

До последнего времени род лесных полевок включал в себя три подрода (*Myodes* s. str., *Phaulomys* Thomas, 1905 и *Craseomys* Miller, 1900) (Павлинов, 2003; MSW, 2005). В подрод *Phaulomys* входят два вида *M. smithi* Thomas, 1905 и *M. andersoni* Thomas, 1905, статус и систематическое положение которых остаются не выясненными. В подроде *Myodes* s. str. выделяют, помимо *M. glareolus*, еще 4 вида: *M. rutilus* Pallas, 1779, *M. centralis* Miller, 1906, *M. gapperi* Vigors, 1830 и *M.*

californicus Merriam, 1890. Подрод *Craseomys* Miller, 1900 в настоящее время выделен в качестве рода (Абрамсон, Лисовский 2012) на основе молекулярных данных. В Евразии встречается, кроме *M. glareolus*, еще один вид этого рода: сибирская красная полевка (*M. rutilus*), распространение которой связано с таежной лесной растительностью, и которая образует довольно широкую зону симпатрии с *M. glareolus*.

Распространение и биотопическая приуроченность европейской рыжей полевки. *Myodes glareolus* – это политипический вид мелких лесных грызунов. В настоящее время ареал *M. glareolus* (Рисунок 1) охватывает смешанные леса Европы, Европейскую часть России и Западную Сибирь – от Великобритании и Ирландии на западе до р. Енисей и Западного Саяна на востоке (Башенина, 1981; Shenbrot, Krasnov, 2005). Обитание этого вида тесно связано с лесной зоной, так, этот вид характерен для смешанных лесов или для тайги с травянистыми участками, в тундровую зону он не заходит (Смирнов и др., 1986; Башенина, 1981).



Рисунок 1. Ареал *Myodes glareolus* по Amori et al. 2008.

Палеонтологические находки *Myodes glareolus*. Наиболее древние находки *Myodes* на территории Западной Сибири приурочены к позднеплиоценовым отложениям Обь-Иртышского междуречья (Зажигин, 1980).

В работе Бородина (1988) по Западной Сибири рассматривается филогения рода на примере трех видов. Отмечено, что уже в эоплейстоцене наблюдается различие в видовом составе рода в европейских и сибирских фаунах. В сибирские фауны входит крупная полевка *Myodes major*, которая рассматривается как предковая форма современной красно-серой полевки *Craseomys rufocanus* (Бородин, 1988). Среди более мелких форм часть морфотипов автор рассматривал как исходные для современных *M. rutilus* и полевок группы *glareolus*. В среднем плейстоцене на территории Западной Сибири обитали полевки с признаками *Craseomys rufocanus* и *M. rutilus*. Сохранялись полевки с морфотипами группы *glareolus*. Большая часть остатков из местонахождений первой половины среднего плейстоцена по сравнению с местонахождениями второй половины определена по открытой номенклатуре (Зажигин, 1980). Это связано с тем, что к концу среднего плейстоцена более отчетливо оформляются основные морфотипы, сопоставимые с современными группами.

Для позднего плейстоцена сведения о лесных полевках Западной Сибири очень скудны. Есть данные о том, что *M. rutilus* и *M. glareolus* сохраняются на восточном склоне Среднего и Южного Урала (Сухов, 1978), а также на юге Западной Сибири (Галкина, 1977; Зажигин, 1980).

Для территории Западно-Сибирской низменности пока еще не обнаружено местонахождений мелких млекопитающих голоценового возраста (Бородин, 1988). Некоторые авторы предполагают, что на территории Западно-Сибирской низменности доминировавшая в течение плейстоцена полевка из группы "glareolus" была потеснена красной полевкой (Смирнов и др., 1986).

Практически общепринятым является представление о европейском происхождении европейской рыжей полевки и азиатском – сибирской красной и красно-серой полевок (Башенина, 1981; Шварц, Попов, 1983). Ellermann и Morrison-Scott (1966) считают, что *Myodes glareolus* происходит из европейской ветви рода.

Изменения ареалов видов рода *Myodes* обычно связывают с ландшафтно-климатическими сукцессиями, а доля остатков лесных полевок в тафоценозе

используется для определения доли лесной растительности в ландшафтах плейстоценового времени (Топачевский, Скорик, 1977). В плейстоцене современная территория обитания вида *Myodes glareolus* (европейская часть России) была последовательно покрыта ледниками нескольких оледенений – Окского, Днепровского и Валдайского (Величко, 2009). В работе Бородина и др. (2003) показано, что для территории Среднего Зауралья в неоплейстоцене была характерна перигляциальная фауна, для территории Южного Зауралья – лесостепная и степная фауны. Бородин и др. (2001) указывают, что в первой половине позднего плейстоцена (около 40–18 тыс. лет) на Северном Урале были широко представлены горно-тундровые ландшафты, во второй половине позднего плейстоцена (16–14 тыс. лет) были распространены «тундролесостепи». В голоцене на Северном Урале уже господствовали леса, вначале лиственничные, а затем сосновые, в которых обитали виды современной таежной зоны, в том числе полевки рода *Myodes*. Громов и Поляков (1977) отмечают, что рыжая полевка в позднем плейстоцене Западной и частью Центральной Европы постоянно встречалась в составе «смешанных» фаун времени вюрмских похолоданий; в Восточной Европе таких находок не было известно. Здесь она в это время проникала в Крым и кроме того обитала в пойме среднего Дона, однако к тому времени еще остатков этого вида на Северном Кавказе не было найдено. В монографии Громова и Полякова (1977) отмечается, что остатки *M. glareolus*, находятся в позднеплейстоценовых отложениях. История *M. glareolus* в восточных частях ареала не имеет надежной палеонтологической летописи и неясно время обособления от него тяньшанской горно-лесной полевки (*M. centralis (frater)*). Позже в монографии Громова и Ербаевой (1995) отмечается, что в плейстоцене Закавказья и особенно голоцене известны находки *M. glareolus* из Крыма, на нижнем Дону и Урале, т.е. значительно южнее современных границ ареала *M. glareolus*.

Палеонтологические остатки рыжей полевки находят по всей Европе в течение плейстоцена (1.2 млн. лет назад) (Peman, 1985; Bauchau, Chaline, 1987;

Nadachowski, 1989; Horacek, 2000; Nadachowski et al., 2003; Sommer, Nadachowski, 2006).

Внутривидовая структура *M. glareolus* – морфологический подход. Как уже отмечалось выше, основой подвидовой систематики грызунов служат морфологические различия, главным образом различия в окраске меха, размере тела и черепа. Однако у видов с широким ареалом вариабельность по этим признакам внутри подвида часто перекрывает различия между подвидами. Очевидно, что для уточнения существующих представлений о внутривидовой структуре часто недостаточно морфологических и географических данных. За длительную историю изучения внутривидовой изменчивости данного вида, на основании признаков окраски меха, измерений тела и черепа, было описано более 46 подвидов (Hinton, 1826; Ellerman, 1941; Виноградов, Аргиропуло, 1941; Огнев, 1950; Ellerman, Morrison-Scott, 1951; Громов, Поляков, 1977; Corbet, 1978; Башенина, 1981; Громов, Ербаева, 1995; Amori et al., 1999; Shenbrot, Krasnov, 2005), часть которых к настоящему времени сведена в синонимы. Неоднократно было показано что, эти признаки подвержены значительной географической, возрастной и сезонной изменчивости (Россолимо, 1964; Смирнов и др., 1986; Бородин и др., 2005; Фоминых и др., 2010). Существует большое количество исследований, посвященных видовой идентификации евразийских лесных полевок (Бородин и др., 2005; Фоминых и др., 2010). В них отмечается, что экстерьерных признаков не всегда достаточно для диагностики видов в зонах симпатрии и необходимо использовать также данные по размерным и структурным характеристикам коренных зубов. Полевки рода *Myodes* могут быть определены до вида по морфотипическим характеристикам первого нижнего коренного зуба (M1) и третьего верхнего коренного зуба (m3) (Бородин, 1988; Niethammer, 1984). Так же отмечается в связи с высокой возрастной изменчивостью при морфологических исследованиях необходимость сравнивать экземпляры одного календарного возраста или изолированные зубы, находящиеся на одинаковой онтогенетической стадии (Смирнов и др., 1986).

По данным О.Л. Россолимо (1964), изменчивость размеров черепа и окраски меха у отдельных популяций рыжей полевки из разных биотопов очень незначительна и на основании только этих признаков ни одна форма рыжей полевки (*M. g. glareolus* Schreber, 1780; *M. g. suecicus* Miller, 1900; *M. g. isticus* Miller, 1909; *M. g. saianicus* Thomas, 1911; *M. g. devius* Stroganov et Turjeva, 1948) не может быть названа самостоятельным подвидом. В работе Башениной (1981) отмечается, что во многих случаях описания подвидов даны по единичным экземплярам без учета проявления различных типов изменчивости и что у большинства описанных подвидов (кроме горных форм Европы) различия в размерах тела и черепа невелики и часто перекрываются. Тем не менее, авторы выделяют 10 подвидов. В монографии по *M. glareolus* (Башенина, 1981) отмечается, что возможна ошибка в видовом определении при описании подвида *M. g. saianicus*, так как восточная граница рыжей полевки проходит значительно западнее (Shenbrot, Krasnov, 2005). До сих пор, неизвестны достоверные находки, подтверждающие столь восточное распространение *M. glareolus*, как приводится в первоописании.

Громов и Ербаева (1995) указывают, что у рыжей полевки изменчивость носит отчетливо мозаичный характер, клины укороченные и частью разнонаправленные, а на географическую изменчивость накладывается хорошо выраженная биотопическая изменчивость. Все это привело к спорным представлениям о внутривидовой структуре европейской рыжей полевке.

По последним сводкам для *M. glareolus* валидными считаются 16 подвидов (Башенина, 1981; Громов, Ербаева, 1995; Amori et al., 1999; Shenbrot, Krasnov, 2005). В монографии по европейской рыжей полевке (1981) авторы перечисляют 23 подвида из работы Ellerman J.R. и Morrison-Scott T.C.S. (1951) и добавляют еще 12 подвидов, считая, однако возможным выделение лишь десяти подвидов: *M. glareolus glareolus* (Schreber, 1780), *M. g. suecicus* (Miller, 1900), *M. g. isticus* (Miller, 1909), *M. g. saianicus* (Thomas, 1911), *M. g. ponticus* (Thomas, 1906), *M. g. britanicus* (Miller, 1900), *M. g. erica* (Barret-Hamilton & Hinton, 1913), *M. g.*

skomerensis (Barret-Hamilton, 1903), *M. g. nageri* (Schinz, 1845) и *M. g. garganicus* (Hagen, 1958).

В монографии Громова и Ербаевой (1995) для России и сопредельных территорий авторы выделяют 5 подвидов (*M. g. glareolus*, *M. g. suecicus*, *M. g. isticus*, *M. g. saianicus*, *M. g. ponticus*), однако для последнего подвида указывают возможный видовой статус.

Для Аппенинского полуострова валидными подвидами считаются *M. g. nageri*, *M. g. garganicus*, *M. g. hallucalis* (Thomas, 1906) и *M. g. curcio* (von Lehmann, 1961) (Amori et al., 1999).

В монографии Shenbrot, Krasnov (2005) авторы выделяют 14 подвидов: *M. g. glareolus*, *M. g. alstoni* (Barret-Hamilton, 1913), *M. g. britannicus*, *M. g. caesarius* (Miller, 1908), *M. g. erica*, *M. g. garganicus*, *M. g. helveticus* (Miller, 1900), *M. g. isticus*, *M. g. nageri*, *M. g. norvericus* (Miller, 1900), *M. g. ponticus*, *M. g. saianicus*, *M. g. skomerensis* и *M. g. suecicus*.

Существует ряд работ, в которых проводилось сопоставление различных типов данных для выяснения внутривидовой структуры *M. glareolus*. Так Ledevin et al. (2010) морфологически (размер и форма M1, M3 и m1) исследовали представителей Восточной, Западной, Итальянской, Испанской и Уральской групп, показав дифференциацию, как между средиземноморскими и материковыми линиями, так и между всеми изученными линиями. Тем не менее, некоторые заключения являются спорными (схожесть некоторых популяций красной полевки с рыжей полевкой), так как авторы не указали, как определялся возрастной класс исследованных экземпляров. Известно, что для лесных полевок характерна сильная возрастная изменчивость (Бородин, 2009; Фоминых и др., 2010).

Окулова и Андреева (2008) на основе морфологических и молекулярных данных выделяют северную и сибирскую группы, которые, по их мнению, соответствуют подвидам *M. g. suecicus* и *M. g. saianicus*. В тоже время в диссертации Андреевой (2008) изучались особи *M. glareolus* с мтДНК *M. rutilus*, которые как раз распространены практически на всем ареале *M. g. suecicus*,

однако авторы объясняют обособленность северной группы не вследствие гибридизации.

Внутривидовая структура *M. glareolus* – молекулярно-генетический подход. К настоящему времени накоплено значительное количество данных по изменчивости мт гена цит *b* у *M. glareolus* (Потапов и др., 2008; Абрамсон и др., 2009; Deffontaine et al., 2005, 2009; Kotlik et al., 2006; Wojcik et al., 2010; Colangelo et al., 2012). Разные авторы выделяют внутри вида от пяти до семи мт групп. Западная линия распространена в Западной и Центральной Европе, на севере Италии и в Великобритании. Полевки из популяций от Восточной Европы до Западной Сибири относятся к Восточной линии. Дискуссионным остается вопрос о выделении Карпатской линии, распространенной в Карпатах и на прилегающих территориях. Некоторые авторы убедительно показали монофилию этой группы и ее близость с Западной группой (Kotlik et al., 2006; Wojcik et al., 2010), другие авторы напротив считают, что она входит в состав Восточной линии (Deffontaine et al., 2009; Colangelo et al., 2012) и ее выделение не обосновано.

На основе анализа генетического разнообразия центральные регионы Европы (речная система рядом с Альпами или в Карпатских горах и Венгерской равнине) действовали как рефугиум для Западной линии (Deffontaine et al., 2005). Для этих регионов отмечается более высокое генетическое разнообразие, чем для других популяций относящихся к Западной линии. Так, костные остатки *M. glareolus*, датированные ПЛМ (21-18 тыс. лет назад), были найдены в северных польских Карпатах и в северной Молдовии (Nadachowski et al., 2003). Было показано, что в ПЛМ на южном склоне Карпат, а так же в Венгрии, вероятно, сохранялись фрагментарно смешанные хвойные и лиственные леса (Berger, 1992; Willis et al., 2000). Некоторыми авторами отмечается (Jankovska' et al., 2002; Willis, Andel, 2004), что хвойные и лиственные леса были частью флоры ледниковой среды в различных частях Карпат. Таким образом, вероятно, полевки Западной группы сохранились в нескольких небольших рефугиумах, накопив незначительные различия и расселившись в северном, западном и в восточном направлении.

Полевки, населяющие Средиземноморские полуострова, группируются различными авторами по-разному. Так, на небольшом материале из этих территорий были выделены Испанская мт группа (Испания, юг Франции и север Италии), Итальянская (Аппенинский полуостров) и Балканская (Балканский полуостров и северо-запад Турции) (Deffontaine et al., 2005). Однако, в одной из последних работ (Colangelo et al., 2012) авторы, значительно расширив материал с Аппенинского полуострова, не выделяют в качестве отдельных линий Испанскую, Итальянскую и Балканскую. Полевки, относящиеся к этим группам, объединяются в Средиземноморскую линию (Испания, южная Франция, Италия, Балканский полуостров и северо-запад Турции).

Для *M. glareolus* показано существование двух реликтовых сильно дивергировавших групп – Пиренейской (Французские Пиренеи) и Калабрийской (округ Калабрия на юге Аппенинского полуострова) (Deffontaine et al., 2009; Colangelo et al., 2012). Для этих групп был характерен стабильный размер популяции в течение длительного времени и длительная изоляция, что и привело к сохранению высокого генетического разнообразия. Deffontaine et al. (2009) показали высокое значение генетической дивергенции (0.92%) для Пиренейской линии по сравнению с другими линиями (Deffontaine et al., 2005, 2009) и время дивергенции для этой линии составило 0.46 – 0.56 млн. тыс. лет. Анализ молекулярных часов показал (Deffontaine et al., 2005, 2009; Colangelo et al., 2012), что время дивергенции основных филогрупп рыжей полевки (Западной, Восточной, Средиземноморской и Балканской) приходится на поздний плейстоцен (0.30–0.25 млн. лет назад) и, таким образом, предшествует последнему ледниковому циклу (Williams et al., 1998). Обнаружение Пиренейской линии говорит в пользу гипотезы о ледниковом рефугиуме для видов умеренных широт в северных частях Пиренеев (Flint, 1971; Brown, Gibson, 1983; Garcia-Barros et al., 2002), где также были найдены ископаемые остатки *M. glareolus* (Peman, 1985).

Результаты работы Colangelo et al. (2012) показали, что генетическая дивергенция Калабрийской линии более чем в три раза выше (2.9 %), чем у

Пиренейской группы и возраст ее, на основе молекулярных часов, составил 0.79 млн. тыс. лет. Базальное положение Калабрийской линии, ее высокий уровень генетических отличий по сравнению с другими линиями и время дивергенции указывают на то, что полевки этой линии оставались изолированными в южной части Аппенинского полуострова возможно до наступления последних четырех четвертичных оледенений. Полное отсутствие гаплотипов этой группы севернее горного массива Полино позволяет авторам предположить, что полевки Калабрийской группы не принимали участие в недавней колонизации Италии (Colangelo et al., 2012).

Таким образом, было показано (Deffontaine et al., 2005, 2009; Colangelo et al., 2012), что средиземноморские полуострова хотя и являлись рефугиумами для некоторых мт линий *M. glareolus*, но расселение на огромную материковую часть ареала происходило не из них, а из рефугиумов в более северных районах (Sommer, Nadachowski, 2006; Provan, Bennett, 2008; Kotlik et al., 2006; Wojcik et al., 2010).

Кроме того, в работе Deffontaine et al. (2005) была обозначена «Уральская» линия, гаплотипы полевок которой являются результатом интрогрессии мтДНК от *M. rutilus* к *M. glareolus* (подробнее см. ниже).

1.3 Межвидовая гибридизация

Многочисленные климатические колебания в течение позднего плейстоцена (130–10 тыс. лет) оказали значительное влияние на генетическую структуру многих видов, особенно связанных с лесными биотопами (Taberlet et al., 1998; Avise, 2000; Hewitt, 2000). Изоляция в рефугиумах и расселение из них способствовало гибридизации и последующей интрогрессии генов между таксонами при образовании вторичных контактов (Hewitt, 2001; Barton, 2001). Для объяснения эволюционной истории гибридных форм и их гибридных зон необходимо изучение филогеографии и степени дивергенции генеалогических линий в различных частях ареала (Avise, 2004). Исследования, основанные на различных генетических маркерах, могут дать информацию о времени, природе интрогрессии и ее последствиях. По мере накопления эмпирических данных с применением молекулярной диагностики описано немало случаев интрогрессивной гибридизации в разных таксономических группах млекопитающих (*Spermophilus* – Ермаков и др., 2002; *Tamias* – Good et al., 2007; *Leopardus* – Trigo et al., 2008; *Canis* – Hailer, Leonard, 2008; *Lepus* – Alves et al., 2008; *Myotis* – Berthier et al., 2006; *Mus* – Teeter et al., 2010). К настоящему времени существуют обобщающие работы по гибридным зонам или гибридизации в целом у млекопитающих, птиц, рептилий, амфибий и рыб (Панов, 1989; Боркин и Литвинчук, 2013; Szymura, 1993; Avise, 2001; Scribner et al., 2001; Capula, 2002; Randler, 2002; Shurtliff, 2013). Однако все еще остается неясным, насколько широко распространен этот процесс в различных группах животных и в каких географических регионах.

Близкородственные виды *M. glareolus* и *M. rutilus* имеют обширную зону симпатрии – Европейская часть России и Западная Сибирь. Эта территория заселена рыжей полевкой, относящейся к Восточной группе и красной полевкой Западной клады (Abramson, Vodrov, 2008), распространенной от Западной Сибири до Кольского полуострова. Полевки рода *Myodes* появляются в Евразии в конце плиоцена, время дивергенции между *M. glareolus* и *M. rutilus* по

палеонтологическим данным оценивается в 2.5 млн. лет (Громов, Поляков, 1977; Бородин, 1988; Tesakov, 1996). В результате наличия переходных морфотипов на фоне очень высокой возрастной изменчивости морфологических признаков идентификация *M. glareolus* и *M. rutilus* в некоторых географических областях затруднительна (Галкина, 1983; Бородин, 1995; Бородин и др., 2005; Фоминых и др., 2010). Опыты по гибридизации между этими видами проводились в лабораторных условиях (Zimmerman, 1965), однако сведения о нахождении гибридов или следов гибридизации в природе отсутствовали.

Первые достоверные находки *M. glareolus* с мт геномом *M. rutilus* в популяциях северной Фенноскандинавии были показаны в работах Tegelstrom et al., (1987, 1988) на основе анализа рестрикционных фрагментов мтДНК и электрофореза белков, кодируемых 17 ядерными локусами. Найденные особи *M. glareolus* с мт геномом *M. rutilus* авторы объясняют, как следствие эпизодической гибридизации между *M. glareolus* и *M. rutilus* произошедшей, вероятно, во время послеледниковой колонизации Фенноскандинавии 8000 – 13000 лет назад.

В работе Dekonenko et al. (2003) особи *M. glareolus* с мтДНК *M. rutilus* были найдены в популяциях из Швеции, Башкортостана и Новосибирской области. Однако интрогрессия мтДНК также была обнаружена между видами *M. glareolus* и *Cr. rufocanus*, что наверняка является ошибкой видового определения, так как эти виды в настоящее время относятся к разным родам и сильно отличаются друг от друга, как морфологически, так и генетически. Однако, в Сибири морфотипы зубов *M. glareolus* и *Cr. rufocanus* очень похожи и можно не верно определить вид (по данным Л. Кравченко). Необходимо было повторное исследование популяций *M. glareolus* из Башкортостана и Новосибирской области. В Швеции уже было ранее показано распространение *M. glareolus* с мтДНК *M. rutilus* (Tegelstrom et al., 1987).

В работе Deffontaine et al., (2005) по филогеографии *M. glareolus* также были обнаружены особи *M. glareolus*, которые попали в один кластер с *M. rutilus*. Эта группа *M. glareolus* была названа «Уральской». Экземпляры *M. glareolus* с мтДНК *M. rutilus* были найдены в популяциях на Урале, в Швеции, в Башкортостане и в

Новосибирской области. В работе отмечается, что это явление требует дальнейшего исследования с расширением территории исследования, увеличением количества материала, использованием ядерных маркеров, а также необходимо сравнить «Уральскую» линию *M. glareolus* с филогеографическим паттерном *M. rutilus*. Однако авторы использовали последовательности из статьи Dekonenko et al., (2003). Новый материал составил лишь один экземпляр *M. glareolus* с Урала и два образца из Финляндии. Обширная территория, для которой было показано существование экземпляров *M. glareolus* с мтДНК *M. rutilus* оставалась практически не изученной.

Позднее успешно были проведены лабораторные опыты по гибридизации этих видов полевков и получены гибриды от пары самка *M. glareolus* x самец *M. rutilus*, и от пары самка *M. rutilus* x самец *M. glareolus* (Осипова, Соктин, 2006; Орлов, 1968). Гибридные самки оказались фертильными, а самцы – стерильными. Причины стерильности до сих пор не ясны.

Работа Потапова и др. (2007) была посвящена анализу популяций *M. glareolus* и *M. rutilus* преимущественно в северных районах с целью обнаружения особей *M. glareolus* с мтДНК *M. rutilus* с использованием цит *b* и РАПД–ПЦР (random amplified polymorphic DNA in polymerase chain reaction). Такие гибридные популяции были найдены в Мурманской, Архангельской и в Новгородской областях, в республиках Карелия и Коми. Авторы также применяют РАПД-маркеры для идентификации особей с ядерным геномом *M. glareolus* и *M. rutilus* и не обнаруживают современных гибридов. Кроме того, в данном исследовании впервые было сделано предположение, что интрогрессия мтДНК красной полевки в геном рыжей могла быть следствием позднеледниковой, голоценовой и современной межвидовой гибридизации. Также делается предположение о возможном селективном преимуществе таких особей *M. glareolus* и возможном месте гибридизации – Кольский полуостров.

К моменту настоящего исследования оставалась не изученной восточная часть ареала *M. glareolus* на основе изменчивости мт гена цит *b*, не проводилось сопоставление мт групп *M. glareolus* с таксономической структурой вида с учетом

демографической истории популяций и формировании ареала. Вследствии слабой изученности популяций *M. glareolus* от Восточной Европы до Западной Сибири сложно было дать характеристику зоны интрогрессии с близким видов *M. rutilus*. Поэтому необходимо было изучить характер распространения популяций *M. glareolus* с мтДНК с *M. rutilus* в зоне симпатрии с *M. rutilus* и понять насколько широко распространена интрогрессия. Обширная зона симпатрии видов затрудняло быстрое накопление данных о характере распространения интрогрессии и выяснении возможных причин гибридизации. Кроме того, не была изучена генетическая изменчивость *M. rutilus* из зоны симпатрии.

Глава 2. Материал и методы

2.1 Материал

Использованный в данной работе материал по двум близкородственным видам лесных полевок был частично собран автором в полевые сезоны 2007-2011 годов. Остальные сборы были предоставлены коллегами. Оригинальный материал составил 935 экземпляров *M. glareolus* (от Восточной Европы до Западной Сибири), от 242 образцов были получены последовательности цит *b* (Таблица 1). Дополнительно были использованы последовательности цит *b* *M. glareolus* с европейской части ареала вида (Deconenko et al., 2003; Deffontaine et al., 2005, 2009; Kotlik et al., 2006; Wojcik et al., 2010; Colangelo et al., 2012), взятые из международной базы данных ГенБанк в количестве 247 последовательностей (Приложение 1).

Общая матрица последовательностей цит *b* составила 489 экземпляров из 213 выборок для *M. glareolus* (Таблица 1, Приложение 1). Места сбора материала показаны на карте (Рисунок 2). Материал из выборок 164, 147-149, 151, 167, 168, 178, 192, 205, 206 и 213 собран при участии автора.

Для изучения гибридизации и последующей интрогрессии мт генома от красной полевки в мт геном рыжей была исследована зона симпатрии этих видов (Европейская часть России и Западная Сибирь). Объем изученного материала *M. glareolus* и *M. rutilus* из зоны симпатрии видов представлен на Рисунке 3, Таблица 1 и 2, Приложение 1. Видовое определение полевок изначально проводили на основе внешних морфологических диагностических признаков и по одонтологическим признакам (Громов, Поляков, 1977; Громов, Ербаева, 1995; Бородин, 2009). Для выявления *M. glareolus* со своим мт геномом перед секвенированием все особи *M. glareolus* (935 экземпляров) были ПЦР-типированы по фрагментам цит *b* (методика описана ниже).

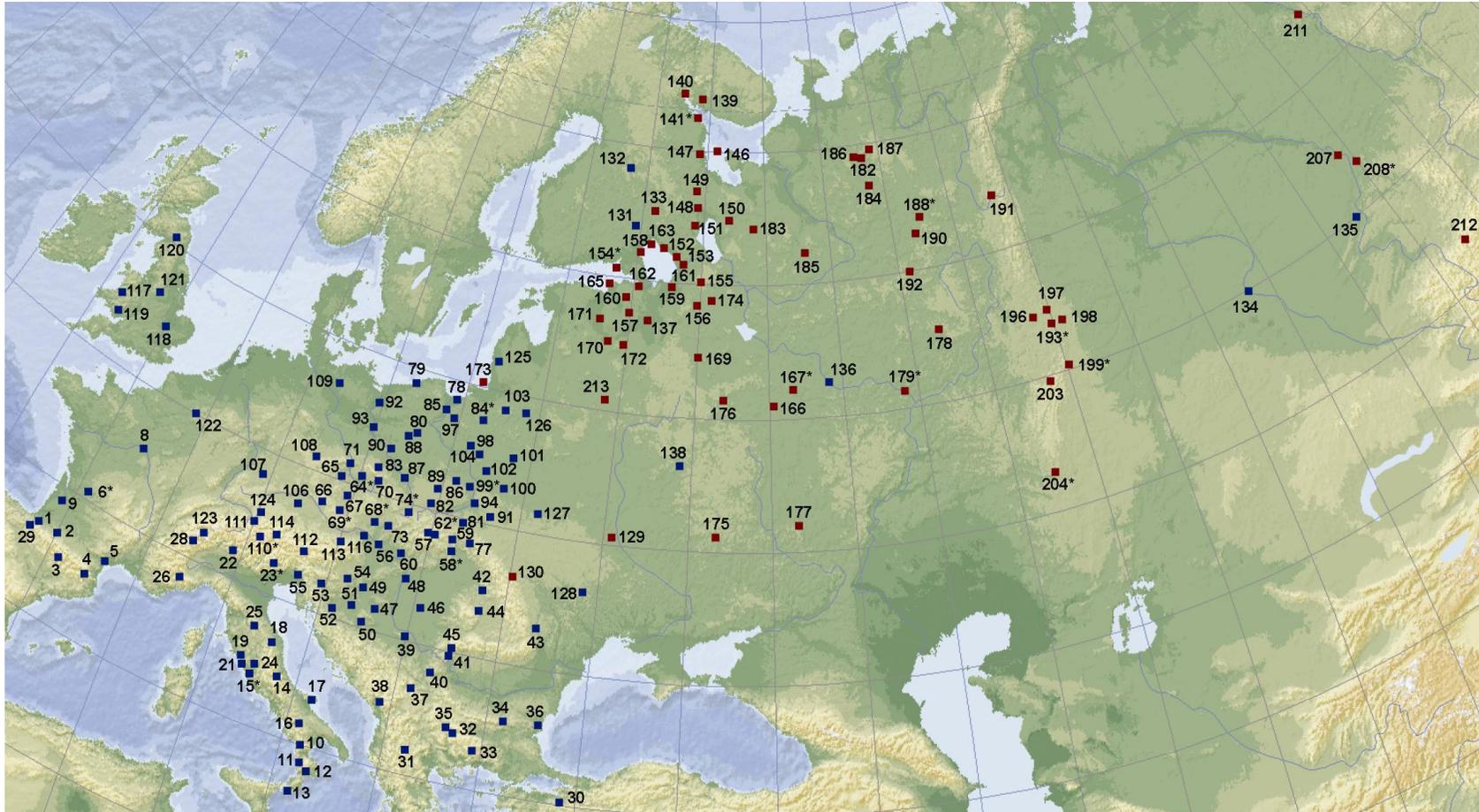


Рисунок 2. Места сбора *M. glareolus* (подробнее в Таблице 1, Приложение 1). Синим цветом, показан материал, взятый из ГенБанка, а красным цветом оригинальный материал. Номера со звездочкой включают несколько близко расположенных локалитетов: 141* (локалитеты 141-145); 154* (154 и 164); 188* (188 и 189); 208* (208-210); 204* (204-206); 199* (199-202); 193* (193-195); 179* (179-181); 167* (167 и 168); 6* (6 и 7); 15* (15 и 20); 23* (23 и 27); 110* (110 и 115); 84* (84 и 105); 64* (64 и 75); 99* (99 и 96); 69* (69 и 72); 62* (95 и 62); 58* (61 и 58); 74* (74 и 76); 68* (63 и 68).

Таблица 1. Оригинальный материал *M. glareolus*.

Страна	Регион (номер на карте Рисунок 2)	Северная широта	Восточная долгота	Номера в ГенБанке и в базе «Таксон»
Украина	129.окрестности Киева	50°21'	30°27'	3730* 3731* 3732*
	130.Ивано-Франковская обл., г. Косов	48°19'	25°05'	3498*
Финляндия	133.Шломанси	62°38'	30°56'	1206*-JF714758; 1204*-JF714759; 1200*-JF714761; 1194*-JF714763 1203*-JF714760 1196*-JF714762 1198*-JF714765 1195*-JF714764; 1201*-JF714766; 1202*-JF714767
Россия	137. Новгородская область, с. Узкое	58°32'	31°15'	303*-EU035657
	139. Мурманская область, Кандалакшский государственный заповедник, карельский берег	66°59'	34°11'	152*-EU035681
	140. Мурманская область, Кандалакшский государственный заповедник, о. Ряшков	67°11'	32°25'	155*-EU035682 460*-EU035693; 153*-EU035706
	141. Республика Карелия, Лоухский р-н, о. Черемшиха	66°18'	33°53'	251*-EU035643
	142. Республика Карелия, Лоухский р-н, о. Средний	66°16'	33°39'	255*-EU232164
	143. Республика Карелия, Лоухский р-н, мыс Каргеш, ББС ЗИН РАН	66°19'	33°40'	221*-EU035646
	144. Республика Карелия, Лоухский р-н, о. Песчаный	66°17'	33°54'	228*-EU035642
	145. Республика Карелия, Лоухский р-н, о. Песчаный	66°17'	33°33'	256*-EU035645

Карелия, Лоухский р-н, д. Кереть			
146.Республика Карелия, Лоухский р-н, о. Соловецкий	65°03'	35°45'	161*-EU232139; 164*-EU232146
147.Кемский р-н, 20 км от г. Кемь	64°54'	34°14'	835*-EU232156
148.г. Медвежегорск	62°54'	34°22'	2100*-JF714780; 2130*-JF714781; 2134*-JF714782 2102*-JF714779 2120*-JF714739; 2122*-JF714741; 2124*-JF714742; 2131*-JF714747; 2133*-JF714749 2121*-JF714740; 2126*-JF714745 2125*-JF714743; 2132*-JF714748
149.Г. Сегежа, с. Суглица	63°30'	34°15'	2099*-JF714744 2129*-JF714746
150.Варшипельда	62°26'	36°59'	858*-EU232169; 863*-EU232171 860*-EU232170 859*
151.Г. Кондопога	62°14'	34°14'	837*-EU232157 838*-EU232158; 839*-EU232159 840*-EU232160; 842*-EU232162 841*-EU232161
152.Питкярантский р-н, д. Каркку	61°17'	31°56'	616*-EU035710
153.Пряжинский р-н, Каскенаволок	61°00'	33°00'	601*-EU035707 607*-EU035709 845*-EU232164
154.Ленинградская область, Приморский р- н, о. Малый Березовый	60°19'	28°29'	171*-EU035692 175*-EU232140; 174*-EU232141
155.Тихвинский р-н, жд. ст. Заборье	60°07'	34°57'	458*-EU035704 457*-EU035703 456*-EU035688
156.Бокситогорский р- н, д. Шульгино	59°13'	34°47'	191*-EU035651
157.Лужский р-н, жд. ст. Железо	58°44'	29°51'	203*-EU035654
158.Приморский р-н, г. Приозерск	61°02'	30°07'	1024*-JF714750
159.Волховский р-н, д. Прокшеницы	59°52'	32°49'	1355*-JF714751 1354*-JF714752
160.Волховский р-н, д. Милодеж	59°18'	29°32'	416*-EU035687 425*-EU035668; 352*-EU035652 414*

161. Лодейнопольский р-н, п. Заостровье	60°43'	33°33'	709*-EU232144 707*-EU232151 708*-EU232152
162. Санкт-Петербург, аэропорт Пулково	59°47'	30°19'	307*-EU035650
163. Ладожское оз., о. Валаам	61°22'	30°57'	200*-EU035683
164. Приморский р-н, о. Северный Березовый	60°23'	28°30'	2870* 2875* 2888* 2891* 2892*
165. Лужский р-н, п. Курголово	59 46	28 06	193*
166. Владимирская область Гусь-Хрустальный р-н, п. Тасино	55°31'	40°11'	67*-EU035648
167. Ковровский р-н, п. Новоберезово	56°01'	41°40'	2863*
168. Ковровский р-н, п. Аксениха	56°05'	41°33'	2866* 2868*
169. Тверская область Старицкий р-н, с. Крутицы	57°19'	35°03'	169*-EU035649
170. Псковская область Струго-Красненский р-н, д. Мальково	57°36'	28°36'	198*-EU035656; 206*-EU035669
171. Гдовский р-н, д. Низовицы	58°22'	27°52'	3081* 3080* 3084* 429* 433* 428* 3083* 3437* 3438*
172. Струго-Красненский р-н, д. Кочерицы	57°31'	29°44'	1027*
173. Калининградская область Курская коса, п. Рыбачий, 12 км	55°09'	20°50'	180*-EU035658 185* 184*
174. Вологодская область	59°26'	35°48'	411*-EU035686

Д. Переходина, 7 км западнее Бабаево			
175.Белгородская область Лес на Ворскле, Монастырский яр	50°36'	36°35'	402*-EU232148
176.Московская область Звенигород, биологическая станция	55°43'	36°53'	666*-EU232150
177.Воронежская область Хоперский заповедник, д. Пыховка	51°01'	41°31'	3499* 3500* 3501*
178.Республика Удмуртия Красногорский р-н, окр. С. Курья	57°42'	52°02'	2079*-JF714768 2081*-JF714769; 2085*-JF714770 2090*-JF714771 2092*-JF714772 2093*-JF714773 2095*-JF714774 2097*-JF714775
179.Республика Татарстан, К югу от Казани, база отдыха Зеленый Бор	55°38'	49°00'	2136*-JF714783
180.Высокогорский р-н, п. Дербышки	55°51'	49°12'	2137*-JF714784
181.П. Щербаково	55°53'	49°09'	2140*-JF714785 2141*-JF714786
182.Архангельская область, Вошгора	64°32'	48°27'	71*-EU035641; 72*-JF714716; 74*- JF714717; 220*-JF714720
183.Олекховская	62°07'	38°56'	847*-EU232166 851*-EU232167 857*-EU232168 846-оставила это*т 849*
184.Кослан	63°26'	48°44'	116*-EU035671 118*-EU035672; 114*-EU077269 146*-EU035699 115*
185.Устьянский р-н, окр. Д. Чадрома	61°12'	42°56'	62*-EU035691 64*-EU232136 63* 65*
186.Устьниземье, Подгорелое	64°36'	47°47'	84*-EU035639 83*-EU232165

			111*-JF714715 112*-JF714714 113*-JF714713
187.Кобылья	64°48'	49°13'	142*-JF714718 79*-JF714719 ; 82*-EU035640 80*-EU232137 81*
188.Республика Коми, Печоро-Илычский заповедник, Сторожевск	61°57'	52°20'	130*-EU035700 122*-EU035701 120*-EU035702 124*-EU035673 ; 131*-EU035675 121*
189.Печоро-Илычский заповедник, Приозерный	61°47'	51°49'	70*-EU035659
190.Печоро-Илычский заповедник, Дань	61°23'	51°48'	73*-EU035670
191.Печоро-Илычский заповедник, Шежим- Печорский	62°06'	58°26'	126*-EU035705 125*-EU035674
192.Койгородский р-н, д. Кобра	60°02'	50°47'	3439* 3440* 3441* 3442*
193.Свердловская область, Ревдинский р- н, д. Хомутовка, 1 км	56°50'	59°52'	331*-EU035689 333*-EU035685 1895*-JF714726
194.Ревдинский р-н, д. Хомутовка, 20 км	56°49'	59°34'	290*-EU232142 340*-EU232147
195.Ревдинский р-н, д. Хомутовка, 30 км	56°51'	59°48'	336*-EU035680
196.Шалинский р-н, с. Шигаево	57°15'	58°44'	277*-EU035666
197.Пригородный р-н, Висимский заповедник	57°22'	59°46'	300*-EU035684 296*-EU035667; 293*-JF714754 292*-JF714753
198.Г. Екатеринбург, Калиновский парк	56°51'	60°36'	264*-EU232153; 265*-EU232154; 268*-EU232155
199.Челябинская область, Миассовский р-н	55°42'	60°28'	1424*-JF714735 1442*-JF714776; 1453*-JF714777 1460*-JF714778
200.Челябинская область, Миассовский р-н	55°31'	60°20'	1430*-JF714736
201.Челябинская область, Миассовский	55°35'	60°24'	1458*-JF714737

	р-н			
	202. Челябинская область, Миассовский р-н	55°13'	60°07'	1471*-JF714738
	203. Катав-Ивановский р-н, к ЮВ от д. Первуха	54°49'	58°37'	976*-JF714721 1338-JF714722; 1222-JF714725 977-JF714807 1226-JF714723 1223-JF714724
	204. Оренбургская область, Кувандыкский р-н, п. Первомайск, истоки р. Письменка	51°20'	57°27'	189-EU035665
	205. Кувандыкский р-н, р. Сакмара	51°30'	57°23'	2050-JF714727; 2052-JF714729 2051-JF714728
	206. Кувандыкский р-н, с. Чураево, р. Сакмара	51°21'	57°28'	2060-JF714730; 2063-JF714731; 2065-JF714732; 2072-JF714734 2069-JF714733
	207. Томская область, Кривошейнский р-н, заказник	57°13'	84°07'	927-EU523549; 945-EU523550; 923-EU523551
	208. Окр. г. Томск, Южная	56°26'	84°58'	3188 3189 3195 3211 3216
	209. Окр. г. Томск, ТНХЗ	56°37'	84°59'	3212 3333
	210. Окр. г. Томск, Коларово	56°21'	84°57'	3183
	211. Красноярский край, Туруханский р-н, биостанция Мирное	62°09'	89°01'	1292-JF714755; 1301-JF714756; 1300-JF714757
	212. Республика Алтай, Окр. Телецкого оз.	51°37'	87°41'	1025-EU523552; 1026-EU523553
Белоруссия	213. Витебская область	55°24'	28°59'	3074

Для обнаружения гибридов и уточнения видовой принадлежности *M. glareolus* с мт геномом *M. rutilus*, выявленных после ПЦР-типирования, исследовано 234 *M. glareolus* и 92 красных полевков по двум микросателлитным локусам (подробнее см. ниже).

У 111 экземпляров красной полевки из 39 выборок (Таблица 2) определена последовательность фрагмента мт гена цит *b*.

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*, использованных в качестве положительного контроля (предоставлены к.б.н. Осиповой О.В., Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН).

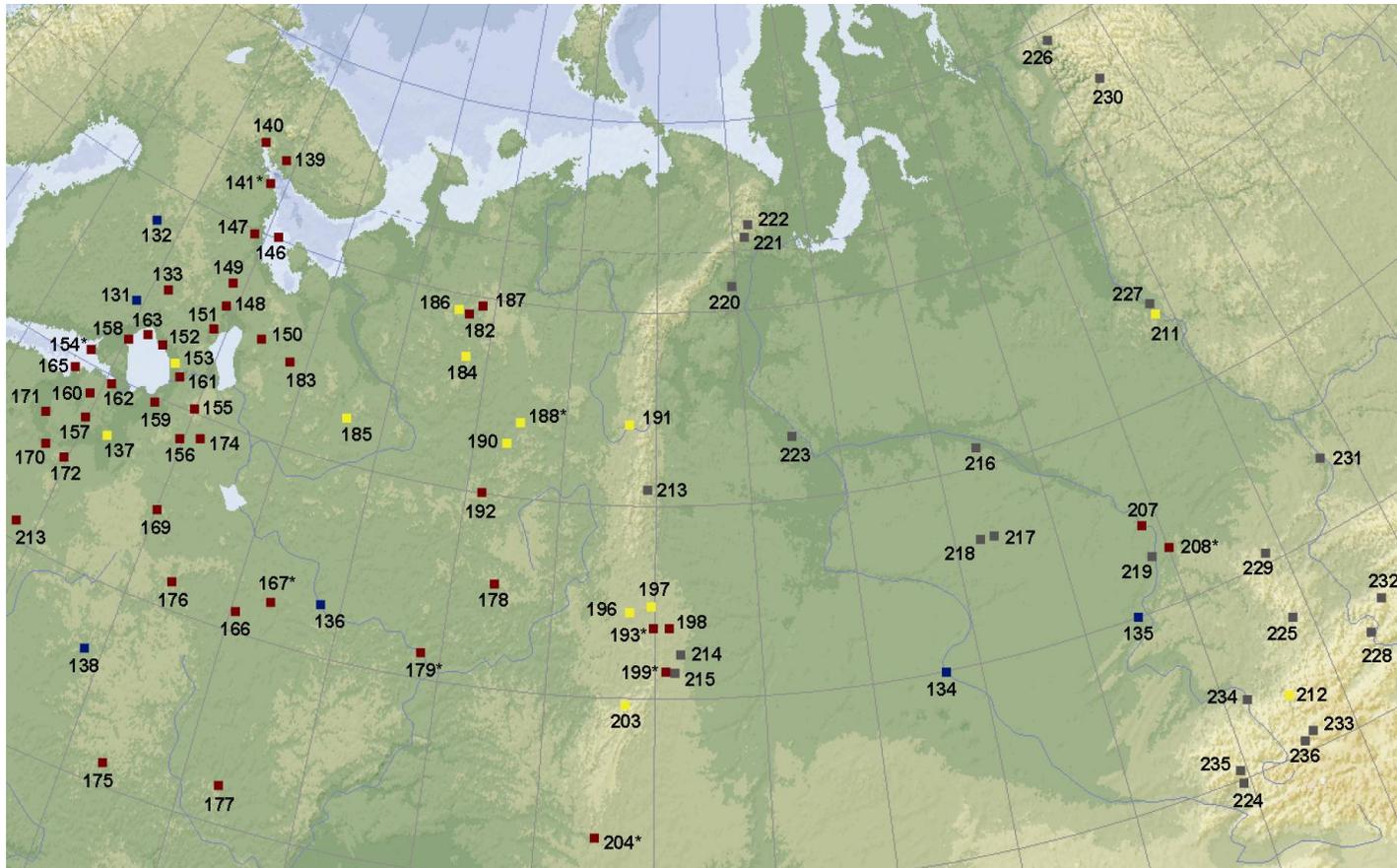


Рисунок 3. Места сбора материала *M. glareolus* и *M. rutilus* из зоны симпатрии. Красным показан оригинальный материал *M. glareolus* (номера соответствуют Рисунку 2, Таблице 1, Приложению 1), синим цветом сборы *M. glareolus*, взятые из ГенБанка (см Таблица 1), серым цветом показан оригинальный материал *M. rutilus* (Рисунок 3 и Таблица 2) и желтым цветом указаны места, где были пойманы оба вида. Номера со звездочкой включают несколько близко расположенных локалитетов: 141* (локалитеты 141-145); 154* (154 и 164); 188* (188 и 189); 208* (208-210); 204* (204-206); 199* (199-202); 193* (193-195); 179* (179-181); 167* (167 и 168).

Таблица 2. Материал *M. rutilus* из зоны симпатрии с *M. glareolus*, использованный в работе. Номера локалитетов до 213 соответствуют местам сбора *M. glareolus* (Таблица 1, Рисунок 2, 3).

Регион 1	Регион 2 (номер на карте Рисунок 3)	Северная широта	Восточная долгота	Номер в базе «Таксон» и в ГенБанке
Республика Карелия	153. Пряжинский р-н, Каскенаволок	61°00'	33°00'	844-EU232163; 603-EU035708
Новгородская область	137. с. Узкое	58°32'	31°15'	321-JF714801
Архангельская область	185. Устьянский р-н, окр. д. Чадрома	61°12'	42°56'	60-EU035661
	186. Устьниземье, Подгорелое	64°36'	47°47'	149-EU035664
	184. Кобылья	64°48'	49°13'	141-EU035694; 140-EU035696; 138-EU035697 137-EU035695 143-EU035677 135-EU035698
Республика Коми	188. Печоро-Илычский заповедник, Сторожевск	61°57'	52°20'	218-EU035676
	190. Печоро-Илычский заповедник, Дань	61°23'	51°48'	134-EU035663; 132-EU232145
	191. Печоро-Илычский заповедник, Шежим-Печорский	62°06'	58°26'	344-EU232143 127-EU232138; 1050-JF714788 1049-JF714787 1051-JF714789
	213. Денежкин камень	60°25'	59°30'	928-JF714800
Свердловская область	195. Ревдинский р-н, д. Хомутовка, 30 км	56°51'	59°48'	288-EU035679; 291-JF714793
	196. Шалинский р-н, с. Шигаево	57°15'	58°44'	536-JF714794; 533-EU232149
	197. Пригородный р-н, Висимский заповедник	57°22'	59°46'	347-EU035678 346-JF714792 345-JF714791 350-JF714790
Челябинская область	203. Катав-Ивановский	54°49'	58°37'	978-JF714802

	р-н, к ЮВ от д. Первуха			
	214. Каслинский р-н, п. Метлино, на берегу оз. Кожакуль	56°08'	61°08'	406-JF714803
	215. Каслинский р-н, Б. Игиш	55°41'	60°55'	474-JF714804 475-JF714805 476-JF714806
Томская область	216. Александровский р-н, пойма р. Васюган	60°29'	77°11'	558-EU035662 683-JF714798
	217. Александровский р-н, пойма р. Васюган	58°09'	76°56'	559-JF714795 560-JF714796
	218. Александровский р-н, пойма р. Васюган	58°09'	76°15'	562-JF714797; 691-JF714799
	219. Окр. г. Томск, Киреевск	56°22'	84°06'	3180
	209. Окр. г. Томск, ТНХЗ	56°37'	84°59'	3259
Ямало-ненецкий АО	220. Приуральский р-н, Усть-Войкар	65°40'	64°38'	1178-JF714819 1181-JF714820; 1190-JF714822 1191-JF714823
	221. Г. Лабытнанги, жд. ст. Красный Камень	66°55'	65°44'	1156-JF714821 1157-JF714873
	222. Приуральский р-н, пойма р. Харбей, лев. Приток р. Обь	67°15'	66°00'	454-JF714874
	223. Ханта-мансийския АО Октябрьский р-н, пос. Кальманово	61°39'	67°25'	2285-JF714824 2286-JF714825 2287-JF714826 2288-JF714827 2289-JF714828 2290-JF714829
Казахстан	224. Зырянский р-н, верховье р. Нарышки, приток р. Туртусуна	49°55'	84°40'	418-JF714844; 419-JF714846 420-JF714845
Республика Хакассия	225. Аскизский р-н, окр. Балыксу, прав.	53°26'	89°10'	1982-JF714830 1983-JF714831

	Бер. Р. Томь			
Красноярский край	226. Долгано-Ненецкий АО, плато Путорано, оз. Лама	69°45'	90°43'	1927-JF714854, 1928-JF714855 1929-JF714856 1930-JF714857
	211. Туруханский р-н, биостанция Мирное	62°09'	89°01'	1281-JF714808 1294-JF714809; 1312-JF714817; 1060-JF714849; 1294-JF714875 1279-JF714810 1282-JF714811 1299-JF714818 1059-JF714848 1284-JF714816
	227. Туруханский р-н, биостанция Мирное	62°27'	89°00'	1933-JF714858; 1934-JF714859 1936-JF714860 1938-JF714861 1939-JF714862 1941-JF714863 1942-JF714864 1943-JF714865
	228. Шушенский р-н, 8.5 км ЮВ с. Средняя Шушь	52°09'	92°04'	1349-JF714812
	229. Шушенский р-н, 4.5 км ЮЗ д. Парная	55°15'	89°11'	1350-JF714813 1351-JF714814 1352-JF714815
	230. Долгано-Ненецкий АО, плато Путорано, оз. Дюпкун-Курейский	68°15'	92°48'	595-JF714847
	231. Сухобузимский р-н, берег р. Таскино	56°48'	93°31'	1908-JF714850 1909-JF714851; 1912-JF714852; 1913-JF714853
	232. Ермаковский р-н, Ойский хребет, напротив источника Казачий Ключ	52°48'	93°08'	1985-JF714866; 1986-JF714867 1987-JF714868; 1997-JF714872 1988-JF714869 1989-JF714870 1996-JF714871
	Республика Алтай	233. Улаганский р-н, среднее течение р.	50°30'	88°08'

	Башкауc			
	234. Горно-Алтайск, р. Майма	51°57'	85°56'	12-JF714843 13-JF714833
	235. Усть-Коксинский р-н, р. Малая Колбина, сев. отроги хр. Холзун	50°16'	84°41'	3-JF714834 4-JF714835 5-JF714836
	236. Улаганский р-н, Курайский хр., п. Акташ, р. Ярлыамры	50°19'	87°39'	10-JF714837 11-JF714838
	212. Окр. оз. Телецкого	51°37'	87°41'	1916-JF714839; 1919-JF714840; 1920-JF714841 1917-JF714842

Кроме того, морфологическими методами исследовались особи европейской рыжей полевки с восточной части ареала вида из областей распространения следующих подвидов: *M. g. glareolus*, *M. g. sueticus*, *M. g. isticus*. Для изучения краниометрической изменчивости *M. glareolus* исследовался коллекционный материал Зоологического института РАН (ЗИН РАН) общим объемом 264 черепа (Таблица 3, Приложение 2).

На каждом черепе с помощью электронного штангенциркуля с точностью 0.01 мм измерялось 19 промеров. Схема промеров приведена на Рисунке 4. В данной работе были использованы 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). Материал был группирован на 19 географических выборок (Таблица 3). Состав выборки указан в Приложении Б. Выборки 1, 2, 3, 5, 12, 13, 16 соответствуют подвиду *M. g. sueticus*, выборки 4, 7, 14, 17 соответствуют *M. g. glareolus*, выборки 6, 8, 9, 10, 11, 15, 18, 19 соответствуют *M. g. isticus*. Принадлежность образцов к конкретному подвиду определялась на основе информации о месте сбора экземпляров по ареалам подвидов данных в работе Башенина (1981).

Таблица 3. Выборки *M. glareolus* использованные при краниометрическом анализе.

Номер выборки	Название выборки по локалитету	Количество образцов
1	Республика Карелия	18
2	Соловецкие острова	17
3	Мурманская обл.	20
4	Калининградская обл.	20
5	Ленинградская обл.	19
6	Рязанская обл.	11
7	Московская обл.	15
8	Башкирия 1	17
9	Саратовская обл.,	18
10	Самарская обл.,	15
11	Казахстан	19
12	Псковская обл.,	14
13	Река Сев. Двина	8
14	Тверская обл.	14
15	Башкирия 2	10
16	Новгородская обл.	9
17	Белоруссия	8
18	Украина 1	6
19	Украина 2	6

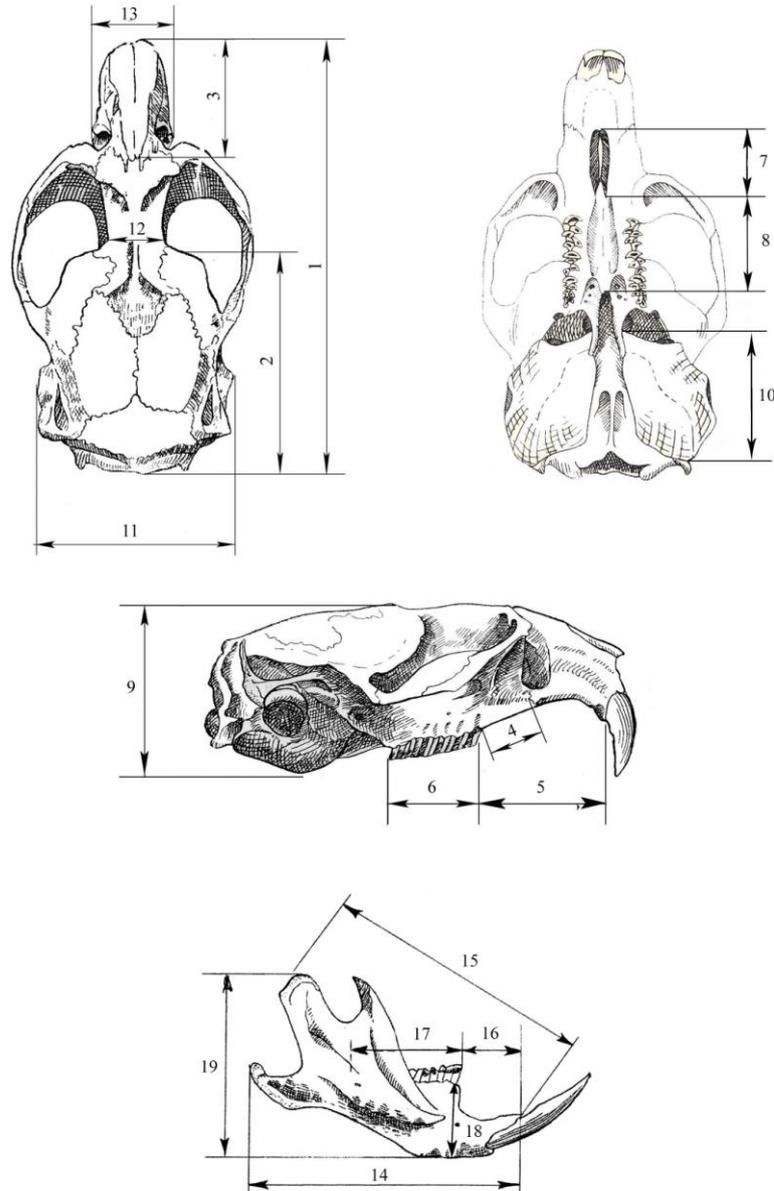


Рисунок 4. Схема измерений черепа и зубной кости в мм (Рисунок Е.П. Тихоновой ЗИН РАН с изменениями): 1 –кондилобазальная длина; 2 – длина мозговой капсулы; 3 – длина носовых костей; 4 – длина от края альвеолы M^1 до края массетерного гребня; 5 – длина диастемы верхней челюсти; 6 – длина верхнего зубного ряда; 7 – длина резцовых отверстий; 8 – длина твердого неба; 9 – высота черепа на уровне слуховых барабанов; 10 – длина слухового барабана параллельно оси длины черепа; 11 – ширина черепа на уровне слуховых барабанов; 12 – межглазничная ширина; 13 – ширина роострума; 14 – длина нижней челюсти без резца; 15 – длина от верхнего сочленовного отростка до края альвеолы; 16 – длина диастемы нижней челюсти; 17 – длина нижнего зубного ряда; 18 – высота нижней челюсти на уровне M_1 ; 19 – высота нижней челюсти.

2.2. Методы исследования

Выделение тотальной ДНК. Выделение тотальной ДНК проводили из мышц, пальцев или печени фиксированных в 96% этаноле, по стандартной методике с использованием протеиназы К и смеси фенол-хлороформ (Sambrook et al., 1989) или солевым методом NaCl (Miller et al., 1988).

Проведение полимеразной цепной реакции (ПЦР) мт гена цитохрома *b*. Фрагмент митохондриального гена цит *b* амплифицировали при помощи прямого праймера UCBU (5'ССА ТСА ААС АТС ТСА ТСС ТГА ТГА АА 3') и одного из обратных: LM (5'СAA TTA TGC CGT СТА TTG GTA TG 3') или UCBL (5'ACA TGA АТТ GGC GGC САА ССА GTT GA 3'). При комбинации праймеров UCBU-LM размер ПЦР-продукта составил 960 пн, а при комбинации праймеров UCBU-UCBL 993 пн. Эти праймеры подходят практически для всех полевочьих (Arvicolinae). Амплификацию проводили в 20 мкл реакционной смеси (состав смеси: 1 мкл ДНК (50-100 нг), 1мМ каждого праймера, 0.25 мМ dNTPs (каждого), 2.5мМ MgCl₂, 10x ПЦР буфер (0.01М Tris Cl, 0.05М KCl, 0.1% Triton X-100; pH 9.0) и 0.2-0.3 ед/мкл Taq-полимеразы (Helicon)). ПЦР проводили в термоциклере ABI 2700 (Applied Biosystems) при следующих температурных режимах: начальная денатурация 5 минут при 94°C, затем 30 циклов: 30 секунд при 94°C, 30 секунд при 55°C, 1 минута при 72°C и конечная элонгация 5 минут при 72°C.

Электрофорез и визуализация. Качество и концентрацию полученной ДНК оценивали с помощью электрофореза в 1% агарозе для тотальной ДНК и в 1.5% агарозе для ПЦР-продуктов с добавлением бромистого этидия в триацетатном буфере (ТАЕ). Затем гель визуализировали на трансиллюминаторе в проходящем ультрафиолетовом свете при длине волны 250-320 нм.

Подготовка ПЦР-продуктов для секвенирования. Очистку ПЦР продуктов осуществляли при помощи набора Qiaquick PCR purification kit (Qiagen). Концентрацию полученного продукта определяли с помощью электрофореза в 1.5% агарозе с добавлением бромистого этидия в триацетатном буфере (ТАЕ) по фотографии геля в программе TOTAL LAB.

Секвенирование. Секвенирование проводили в обе стороны на автоматическом секвенаторе ABI 3130 (Applied Biosystems) с применением наборов BigDye v.3.1. и тех же праймеров, что использовались для амплификации генов цит *b* и LCAT. Разработку праймеров (793, 339, 544R, 409G, LM) и секвенирование проводил м.н.с. Лаборатории молекулярной систематики к.б.н. А.Ю. Костыгов.

ПЦР-типирование по фрагментам мт гена цитохрома *b*. Для быстрого выявления экземпляров *M. glareolus* с митохондриальным геномом красной полевки, был разработан метод ПЦР-типирования. Амплификацию фрагментов гена цит *b* проводили с использованием трех специфических праймеров (одного прямого и двух обратных) одновременно, при подборе которых учитывались значительные различия в последовательностях этого гена между *M. rutilus* и *M. glareolus*. В результате реакции получали ПЦР продукты, которые были специфичны по длине либо для *M. rutilus* и *M. glareolus* с мт геном *M. rutilus*, либо для *M. glareolus* со своим мт геномом (Рисунок 5).

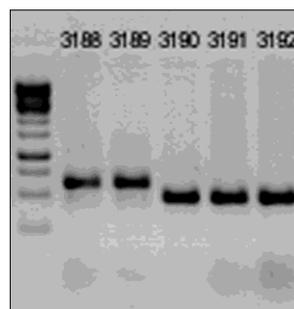


Рисунок 5. Агарозный 1.5% форец ПЦР-типирования особей *M. glareolus*. На первой дорожке показан маркер (100bp). Номера 3188 и 3189 это *M. glareolus* с мтДНК *M. rutilus*, а 3190, 3191 и 3192 это *M. glareolus* со своим мт геномом. Реакция поставлена с комбинацией праймеров UCBU, 544R и 409G.

В ходе выполнения работы были использованы два набора праймеров. Первый набор праймеров: прямой праймер UCBU подходит для последовательности обоих видов, а каждый из обратных специфичен только для одного из них: 793 (5' TGAGGTGTGAAGGAGTGGTAGGAGG 3') – для красной

полевки и 339 (5' GCCGATGTAAGGGATAGCTGATAGTAGA3') – для рыжей. Длина продуктов для *M. glareolus* составила 339 пн, а для *M. glareolus* с митотипом *M. rutilus* и *M. rutilus* 793 пн. Однако этот набор праймеров в некоторых случаях давал дополнительные не специфичные продукты, поэтому в дальнейшем были подобраны новые обратные праймеры. Праймер 544R (5' TTG ATT GTG TAG TAG GGG TGA AAG G 3'), который подходит для красной полевки и *M. glareolus* с митотипом *M. rutilus*, и праймер 409G (5' GGA ATG CGA AGA ATC GTG TGA GA 3') – для рыжей. Второй набор праймеров включал в себя прямой праймер UCBU и два обратных (544R и 409G). Длина продуктов для *M. glareolus* составила 409 пн, а для *M. glareolus* с митотипом *M. rutilus* и *M. rutilus* 544 пн. Условия ПЦР те же, что описаны выше для амплификации цит *b*.

Микросателлитный анализ. Дополнительно, для уточнения видового статуса и обнаружения природных гибридов первого поколения особи *M. glareolus* с чужим мт геномом изучались с помощью микросателлитных локусов. Предварительно тестировалось 14 микросателлитных локусов (динуклеотидные повторы), разработанных специально для *M. glareolus* (Gockel et al., 1997; Barker et al., 2005), два из которых (MsCg9; LIST3-001) оказались диагностичными и были применены в настоящей работе. Особи *M. glareolus* и *M. rutilus* имели аллели различные по длине по этим двум локусам, что позволяло легко определить, как видовую принадлежность, избежав возможных ошибок, так и выявить возможных гибридов F1. В качестве положительного контроля использовались 3 лабораторных гибрида F1, полученных от самки красной полевки и самца рыжей полевки.

Каждый микросателлитный локус амплифицировался индивидуально в соответствии с рекомендациями (Gockel et al., 1997), размер аллелей определяли с помощью программы ALFwin Fragment Analyser 1.03.

Проведение ПЦР фрагмента ядерного гена LCAT. Так как микросателлиты высоковариабельные и могут образовывать однонуклеотидные мутации (делеции), то использования только этой методики для обнаружения гибридов недостаточно. В связи с этим особи рыжей полевки, несущие аллели

обоих видов, тестировались на наличие гетерозиготности по фрагменту (590 пн после выравнивания) ядерного гена LCAT (лецитин-холестерол ацилтрансфераза). Этот ген имеет однонуклеотидные видоспецифичные замены (single nucleotide polymorphism – SNP), которые отличаются у *M. glareolus* и *M. rutilus*. Гибрид первого поколения имел бы по два пика в каждом SNP. Условия амплификации, включая температуру отжига праймеров те же, что и для цит *b*. Последовательность праймеров LCATF (5'-CACCATCTTCCTGGATCTCAA-3') и LCATR (5'-AAGAAATACAGCACATGGAGGCA-3') (Abramson et al., 2009). Электрофорез, визуализация агарозного геля и условия очистки ПЦР продуктов для последующего секвенирования те же, что описаны выше.

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

Нуклеотидные последовательности выравнивались в программе BioEdit 7.0.5.3 (Hall, 1999) по алгоритму Clustal W (Thompson et al., 1994) и редактировались вручную. Некоторые последовательности цит *b*, взятые из ГенБанка, имели неопределенности разных типов (N, R, K, S, M, Y). В связи с тем, что ряд демографических программ не читает такого рода матрицы, все типы неопределенностей были заменены на пробелы (гэпы), и в дальнейшем такая матрица использовалась для всех видов анализа.

Филогенетическая реконструкция для цит *b* выполнена по алгоритму максимального правдоподобия (Maximum Likelihood criteria – ML) в программе Treefinder (version of March 2011). Для определения наилучшей модели нуклеотидных замен применялись Treefinder и jModelTest 2.1.4. В качестве статистического теста использовался метод бутстрепа с 1000 реплик для ML анализа. Рассчитываемые значения индекса бутстрепа соответствуют доле деревьев (в процентах) в серии реплик бутстрепа, в которых данная группа образует монофилетический кластер. Байесов подход для реконструкции

филогении был проведен в программе MRBAYES 2.01 при следующих условиях: lset nst=2, rates=invgamma, mcmc ngen=10000000, samplefreq=1000, nchains=4 (или mcmc Nruns=4), mcmc starttrees=random startvals=reset, relburnin=yes, burnfrac=0.25, prset ratepr=variable, printfreq=1000, diagnfreq=1000, nperts=5 temp=0.07. Оценка параметров дерева осуществлялась в программе Tracer 3.1. В качестве внешней группы использовалась последовательность *M. rutilus*.

В связи с большим количеством образцов *M. glareolus* для удобства идентичные гаплотипы не использовались при построении деревьев. Таким образом, матрица для филогенетического анализа (ML и Байес) включала 244 последовательности. Предварительно было построено дерево методом ML со всеми образцами, которое показало, что топология, состав и количество клад не отличались от ML дерева с меньшим количеством образцов. Все остальные виды анализа проводились на матрице с 489 последовательностями *M. glareolus*.

Взаимоотношения между гаплотипами оценивались методом медианного связывания (Median Joining) в программе Network 4.5.1.6 (Bandelt et al., 1999). Нуклеотидное и гаплотипическое разнообразие и их стандартное отклонение (\pm SD) рассчитаны в DNASP 5.10 (Rozas et al., 2003). Демографическая история клад была оценена с помощью частоты распределения парных различий между гаплотипами: мультимодальное распределение свидетельствовало бы о демографической стабильности предковых популяций, а унимодальный паттерн указывал бы на быструю экспансию (Slatkin, Hudson, 1991). Равномерность распределения попарных различий оценивалась с помощью суммы квадратов отклонений (Sum of Square Deviations). Доверительный интервал для τ посчитан используя параметрический бутстреппинг (Schneider, Excoffier, 1999). Гипотезу о демографической экспансии популяций проверяли с помощью тестов на нейтральность (Tajima's D и Fu's Fs). Эти статистические тесты и их отклонения оценивались с использованием 1000 реплик в Arlequin ver. 3.11.

Для оценки скоростей эволюции по цит *b* между линиями применялся тест относительных скоростей эволюции (RRT) Tajima's test в программе MEGA 5. В

качестве внешней группы использовалась последовательность цит *b M. californicus*.

Унимодальный пик распределения гаплотипов (τ) был использован для оценки времени экспансии в Arlequin. Применение формулы $\tau = 2 \mu t$, где μ – скорость мутирования и t – время в поколениях, позволяет оценить время экспансии. Используя мутационную скорость 7.5% на миллион лет (Runk et al., 2009) и значение τ , полученное из анализа распределения частот попарных различий между гаплотипами, оценивалось время экспансии для *M. glareolus*, *M. rutilus* и особей *M. glareolus*, несущих чужой митотип.

Первоначально при подборе микросателлитных локусов вероятность принадлежности к тому или иному виду определялась при помощи программы Structure 2.1 со следующими параметрами: длина периода 100 000 повторностей, 2 предполагаемые популяции (K) при модели, допускающей перемешивание популяций (наличие гибридов admixture model) и корреляцию частот аллелей. В дальнейшем на основе двух выбранных локусов (MsCg9; LIST3-001) принадлежность к одному из видов или выявление гибридов F1 определялась с помощью отличий в длине аллелей.

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*

Среди 489 нуклеотидных последовательностей цит *b* *M. glareolus* выявлено 315 гаплотипов. Частичная последовательность гена цит *b*, длиной в 866 пн (после выравнивания), содержала 205 переменных сайтов (без пробелов), среди которых 136 были информативными. Количество сайтов с пробелами составило 48. Среднее соотношение транзиций к трансверсиям (12.29) и основной состав нуклеотидов (Т 27.66 %, С 13.27 %, А 29.89 %, G 29.18 %).

Матрица последовательностей цит *b* *M. glareolus* для всех видов филогенетического анализа включала 244 последовательности (подробнее в Главе 2). Для ML анализа использовалась модель НКУ+G или НКУ+I+G, полученная для данных с использованием критерия AICc (Akaike, 1974).

Результаты филогенетического анализа (ML и Байесов) показывают наличие у *M. glareolus* шести филогенетических линий (Пиренейской, Калабрийской, Средиземноморской, Балканской, Восточной и Западной) (Приложение В, Г). Пиренейская, Калабрийская, Средиземноморская и Балканская линии имеют самые высокие поддержки, длины ветви и наибольшие генетические дистанции (Таблица 4).

В недавней работе по филогеографии рыжей полевки на Аппенинском полуострове (Colangelo et al., 2012) в Средиземноморскую линию были включены полевки с Балканского полуострова и авторы не выделили в качестве отдельной группы Балканскую линию. Тем не менее, наши результаты убедительно показывают, что Балканская линия выделяется с высокой поддержкой по всем методам филогенетического анализа и имеет значительные генетические отличия от всех остальных линий (Таблица 4).

Таблица 4. Генетические дистанции между группами и внутри групп *M. glareolus* (%) на основе цит *b*. Жирным шрифтом по диагонали показаны средние значения попарных отличий внутри групп, а значения ниже диагонали – mean genetic distance между основными группами. Пробелы в последовательностях не были использованы в ходе анализа (818 пн).

	1	2	3	4	5	6
1. Пиренейская	0.46					
2. Калабрийская	3.0	0.48				
3. Балканская	1.9	3.7	0.55			
4. Средиземноморская	1.5	3.5	1.3	0.63		
5. Восточная	1.3	3.4	1.3	1	0.41	
6. Западная	1.5	3.5	1.4	1.2	1	0.43

Филогенетическая реконструкция *M. glareolus*, построенная методом ML (Приложение В), не подтвердила обособленность Карпатской линии. Образцы, относящиеся к этой линии (Kotlik et al., 2006; Wojcik et al., 2010) близки к Западной группе и хотя формируют отдельный кластер, однако с очень низкой поддержкой. Кроме того, некоторые образцы из Австрии, Швейцарии, Хорватии и Румынии занимают базальное положение по отношению к обеим этим группам (Kotlik et al., 2006). Филогенетическая реконструкция *M. glareolus*, построенная методом Байес (Приложение Г), показала, что Карпатская группа входит в состав Западной хотя и имеет высокую поддержку (0.93). Наши исследования показали, что эти гаплотипы следует рассматривать, как Карпатскую подгруппу Западной группы. Часть образцов, составляющих оригинальный материал (185, 184, 193, 3080, 3084, 1027, 429, 433, 414, 428 – номера соответствуют базе «Таксон», см. Таблица 1), из Калининградской, Псковской и Ленинградской областей попали в Карпатскую подгруппу (Приложение В, Г).

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). Что указывает на низкую генетическую дифференциацию полевков с этой территории и на условность выделения этих групп. Генетическая дистанция между Восточной и Западной группами низкая (mean genetic distance 1%). Отсутствие монофилии этих групп указывает на то, что возможно существовал генетический обмен между Западной и Восточной группами. Некоторые образцы, принадлежащие к Восточной группе, занимают базальное положение по отношению ко всем остальным (AF367076, 458, 130, 331, 62, 126, 1442). Образцы с севера европейской части России (458, 130, 62, 126) и с Урала (331, 1442) сильно отличаются от всех остальных (Приложение В, Г). Кроме того, в работе Deffontaine et al. (2005) полевки этой линии найдены в Германии (локалитет 109, Рисунок 2) и в Венгрии (локалитет 46, Рисунок 2). Эти два экземпляра (AF367076 и AJ867975) имеют довольно сильные отличия от всех остальных экземпляров (Приложение В, Г, Рисунок 7).

Географическое распространение мт линий *M. glareolus* показано на карте (Рисунок 6): 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 (Приложение В, Г).

Также на карте показаны популяции *M. glareolus* с мтДНК *M. rutilus*, распространенные на Кольском полуострове, севере европейской части России, на Среднем и Южном Урале и в Томской области (подробнее см. Главу 4).

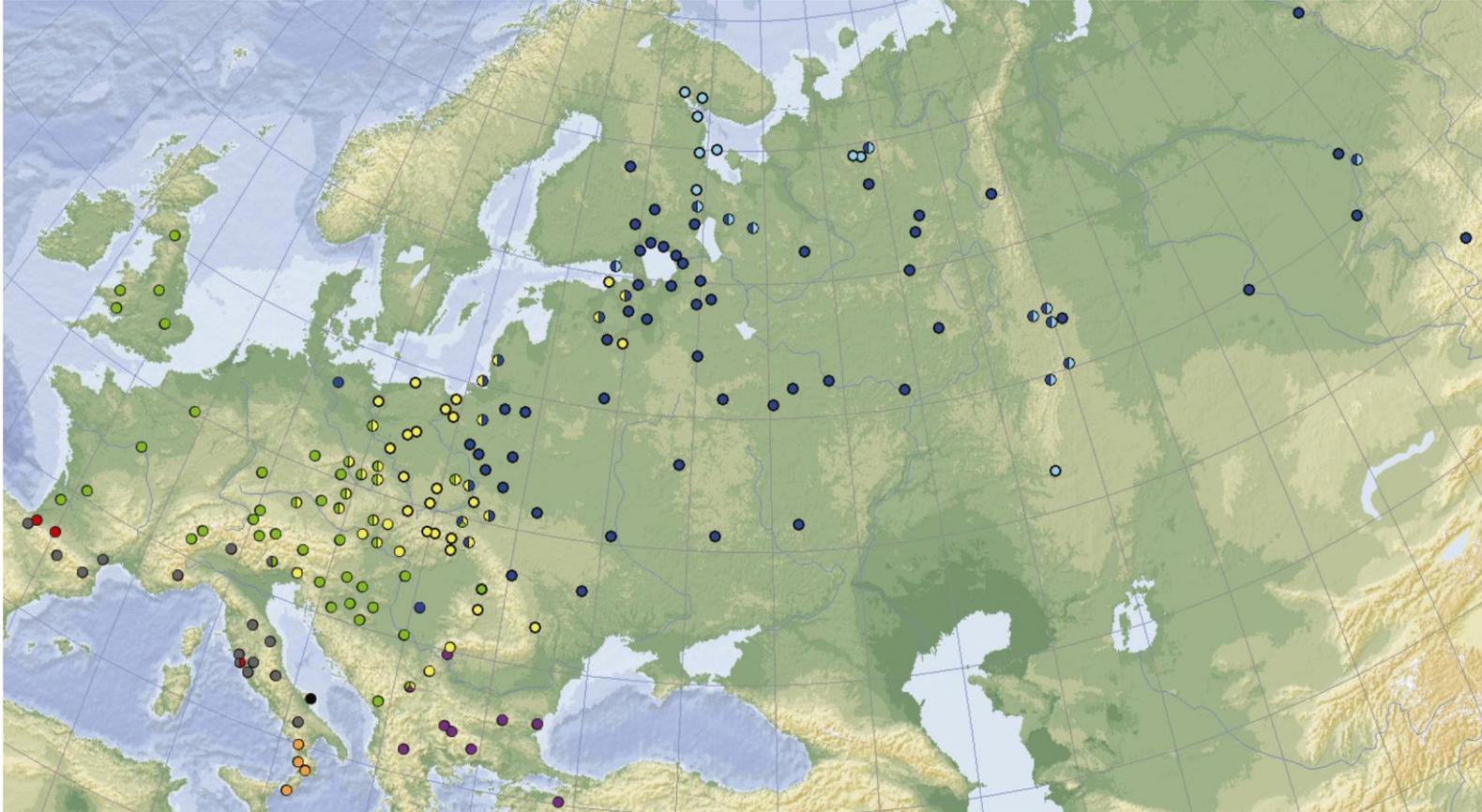


Рисунок 7. Географическое распространение мт линий *M. glareolus* (на основе данных Deffontaine et al., 2005, 2009; Kotlik et al., 2006; Абрамсон и др., 2009а, б; Wojcik et al., 2010; Colangelo et al., 2012; Melnikova (Rodchenkova) et al. 2012 и неопубликованные данные). Оранжевым цветом обозначена Калабрийская группа, красным Пиренейская группа, синим Восточная группа, фиолетовым Балканская группа, серым Средиземноморская группа, зеленым Западная группа, черным цветом полевки из Гаргано (Италия), голубым цветом *M. glareolus* с мтДНК *M. rutilus* и желтым цветом показана Карпатская подгруппа Западной группы. Популяции, где встречаются особи нескольких линий, обозначены двойным и тройным цветом.

945, 923, 174, 1025, 1026, 1206, 1204, 1200, 1194, 2085, 2141, 3212, 2863, 2875, 2888, 2891, 2892, 3333 и 3439; **E3*** – 840, 842, 601, 2130, 2100, 2134; **860*** – 860, 3440, 3441, 3442; **1442*** – 1442 и 1453; **1195*** – 1195, 1201 и 1202; **416*** – 416 и 307; **203*** – 203, 3437 и 3438; **1355*** – 1355, 456, 425, 352 и 411; **116*** – 116, 70, 124, 115 и 131; **E59*** – FJ881461 и 3732; **E23*** – DQ472231, 3730 и 3731; **E38*** – FJ881447, FJ881478, FJ881445, 67, 666, 3074; **E57*** – FJ881466, FJ881490; **E65*** – FJ881459, FJ881457; **E73*** – FJ881440, 264, 265, 268; **1196*** – 1196, 859; **838*** – 838, 839; **296*** – 296, 293, 2095; **E13*** – AY062906 и AF429803; **E18*** – AF367079 и AY309419; **1292*** – 1292, 1300, 1301; **E19*** – AY062907, 841, 191, 198, 206, 2140; **E25*** – AJ639686, FJ881444, FJ881426, FJ881463, 3499, 3500, 3501. Названия части образцов было сокращенно: **E20** – AY062900; **E60** – FJ881489; **E24** – DQ472230; **E40** – FJ881485; **E43** – FJ881488; **E49** – FJ881464; **E46** – FJ881471; **E41** – FJ881484; **E45** – FJ881467; **E26** – AJ639684; **E50** – FJ881472; **E51** – FJ881473; **E55** – FJ881462; **E54** – FJ881429; **E21** – DQ472247; **E35** – AJ867974; **E32** – AJ867977; **E37** – AJ639669; **E63** – FJ881465; **E22** – DQ472246; **E14** – AY062904; **E69** – FJ881402; **E68** – FJ881399; **E53** – FJ881441; **E29** – AF429812; **E31** – AF429813; **E5** – AF429786; **E11** – AF429805; **E7** – AF429804; **E3** – AF429781; **E4** – AF429782; **E16** – AF429785; **E28** – AY185796.

Основные генетические показатели Восточной мт группы *M. glareolus* (205 образцов) мало, чем отличаются от Западной, Карпатской, Средиземноморской и Балканской групп. Эта мт группа имеет высокое гаплотипическое (0.97 ± 0.07) и низкое нуклеотидное разнообразие (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 ($P < 0.001$)). Это свидетельствует об экспоненциальном характере роста численности популяций и указывает на быстрое расселение, также характерную для всех групп, кроме Калабрийской и Пиренейской групп.

Если рассмотреть более подробно, каким нуклеотидным разнообразием обладают популяции *M. glareolus* с запада на восток то: западные популяции (Германия, Польша, Украина, Венгрии) характеризуются $\pi = 0.45 \pm 0.04$, центральные (европейская часть России) – $\pi = 0.35 \pm 0.04$, север европейской части России – $\pi = 0.61 \pm 0.08\%$, Уральские популяции – $\pi = 0.40 \pm 0.07\%$, а

популяции из Западной Сибири – $\pi = 0.1 \pm 0.02$. Такое высокое нуклеотидное разнообразие в западных популяциях можно объяснить за счет сильных генетических отличий нескольких образцов из Венгрии, Польши и Германии, и большого количества образцов при детальном изучении этой территории. Без этих образцов нуклеотидное разнообразие этой группы составляет $\pi = 0.39 \pm 0.03$.

Гаплотипы *M. glareolus* Восточной группы (Рисунок 8) характеризовались унимодальным распределением парных нуклеотидных замен, что свидетельствует о возможности недавнего расселения предковых популяций. Однако кривая имеет широкое основание, что указывает на более сложную демографическую историю.

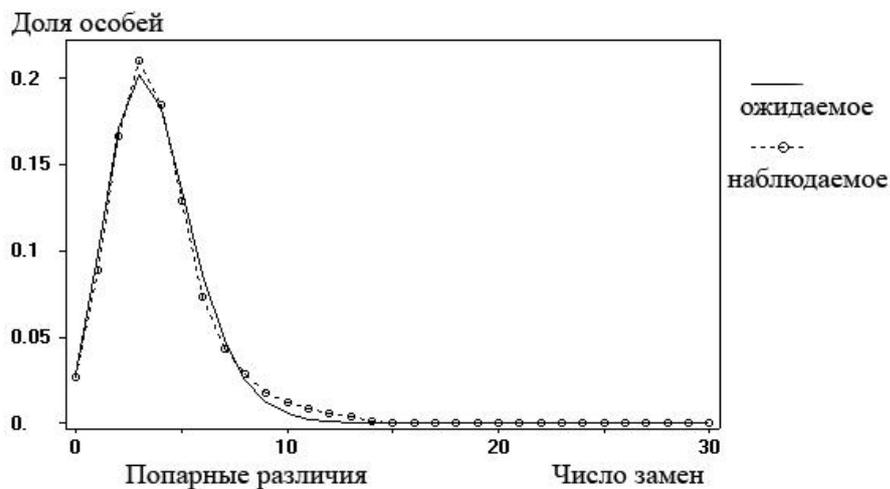


Рисунок 8. Распределение частот попарных различий между гаплотипами *M. glareolus* Восточной группы (205 образцов). Сплошная линия – теоретически ожидаемая частота попарных различий, пунктирная линия – реально наблюдаемая частота.

Глава 4 Древняя и современная гибридизация между *M. rutilus* и *M. glareolus* в зоне симпатрии

4.1 Древняя гибридизация

Из зоны симпатрии проанализированно 223 последовательности *M. glareolus* (Рисунок 3) фрагмента гена цит *b* и 111 последовательностей *M. rutilus*. В ГенБанке имеются последовательности *M. glareolus* с мт геном *M. rutilus* из работы Dekonenko et al. (2003), которые не были включены в данную работу, так как имеется явная ошибка в видовом определении полевок (в исследовании не применялись ядерные маркеры для проверки правильности определения вида). Поэтому из этой работы использовались только последовательности *M. glareolus* со своим мт геномом.

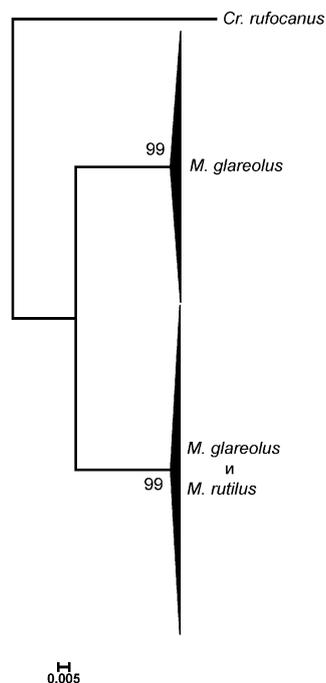


Рисунок 9. Филогенетическая реконструкция методом ML с использованием модели НКУ (+G) 223 последовательностей *M. glareolus* и 111 последовательностей *M. rutilus*, сделанная на основании фрагмента гена цит *b* (866 пн). В качестве внешней группы использована последовательность *Craseomys rufocanus*.

Филогенетическая реконструкция методом ML (модель нуклеотидов НКУ (+G)) *M. glareolus* и *M. rutilus* показала, что все полевки образуют две группы (Рисунок 10): *M. glareolus* со своим мт геномом (151 экземпляр) и *M. rutilus* с частью особей *M. glareolus* (111 экземпляров и 72, соответственно). Генетическая дистанция (p-distance) между этими двумя кластерами составила 7.4%.

Основные генетические показатели *M. rutilus*, *M. glareolus* с чужим мт геномом и *M. glareolus* со своим мт геномом представлены в Таблице 5. Для всех трех групп характерно высокое гаплотипическое и низкое нуклеотидное разнообразие, однако гаплотипическое разнообразие чуть выше у *M. rutilus*, чем у *M. glareolus*. Для *M. glareolus* с чужим мт геномом значение нуклеотидного разнообразия ниже по сравнению с *M. rutilus* и *M. glareolus*.

Таблица 5. Основные генетические показатели для трех групп: N – количество экземпляров, H – количество гаплотипов, S – число полиморфных (вариабельных) сайтов, $h \pm SD$ – гаплотипическое разнообразие и его стандартное отклонение, $\pi \pm SD$ (%) – нуклеотидное разнообразие и его его стандартное отклонение (значения даны в %), Tajima's *D* и Fu's *F_s* – тесты на нейтральность, τ (95% CI) – значение тау (времени экспансии) и 95% доверительный интервал. Доверительный интервал для Tajima's *D* и Fu's *F_s* тестов: * P < 0.05; ** P < 0.01; *** P < 0.001.

Группы	N	H	S	$h \pm SD$	$\pi \pm SD$ (%)	Tajima's <i>D</i>	Fu's <i>F_s</i>	τ (95% CI)
<i>M. glareolus</i>	151	81	94	0.95±0.01	0.42±0.03	-2.472***	-25.918***	2.14 (1.16-5.93)
<i>M. rutilus</i>	111	71	88	0.98±0.01	0.45±0.03	-2.478***	-25.910***	4.03 (2.51-4.84)
<i>M. glareolus</i> с мтДНК <i>M. rutilus</i>	72	31	37	0.95±0.01	0.36±0.03	-1.891**	-23.361***	3.17 (2.44-3.89)

Гаплотипы для всех трех групп (Рисунок 10) характеризовались унимодальным распределением парных нуклеотидных замен, что

свидетельствует о возможности недавнего расселения предковых популяций. Тестирование данных по двум моделям быстрой экспансии (Rogers, Harpending, 1992) и пространственной экспансии (Excoffier, 2004) поддержало обе эти модели. Результаты Fu's F_s и Tajima's D тестов на селективную нейтральность, которые показали высокие, достоверно отрицательные значения для обеих групп (Таблица 5), свидетельствуют об экспоненциальном характере роста численности популяций для обоих видов, поэтому была выбрана демографическая модель быстрой экспансии.

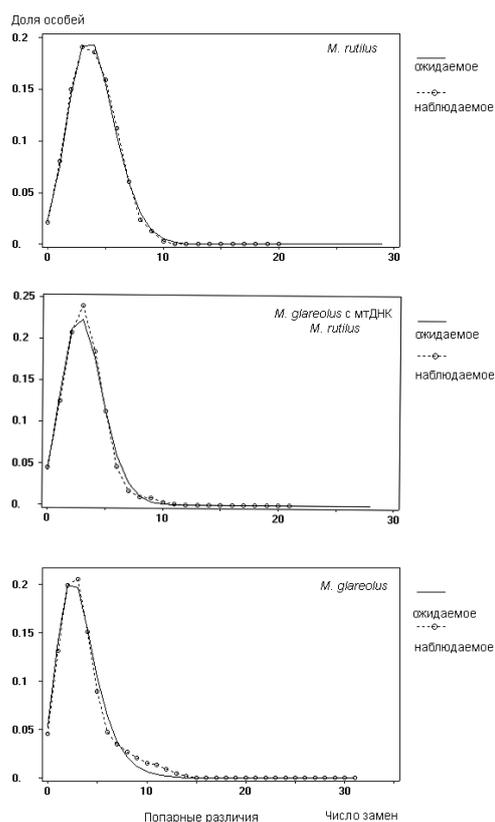


Рисунок 10. Распределение частот попарных различий между гаплотипами трех групп: *M. rutilus*, *M. glareolus* с мтДНК *M. rutilus* и *M. glareolus*. Сплошная линия – теоретически ожидаемая частота попарных различий, пунктирная линия – реально наблюдаемая частота.

Для выявления преемственности между гаплотипами (цит b , 866 пн) у рыжей полевки в зоне симпатрии была построена сеть гаплотипов (MJ), в которую включены и гаплотипы красных полевок из этого региона. Особи

образовали две группы: в группу А – Восточная линия (Рисунок 11) попали гаплотипы рыжей полевки со своим мт геномом, а в группу В (Рисунок 14) часть гаплотипов рыжей полевки близкой к красной и гаплотипы красной полевки – Западной линии.

M. glareolus со своим мт геномом (Рисунок 11) имеет вид звездоподобного паттерна с одним общим доминирующим гаплотипом 118*, широко распространенным в популяциях от юга Кольского полуострова до Западной Сибири. Наиболее сильно отличаются от других гаплотипы с севера европейской части России (458, 130, 120, 457, 122, 126) и из популяции Южного Урала (146). Образец 64 рыжей полевки из Архангельской области и образец 616 из Республики Карелия обладали наибольшим числом замен.

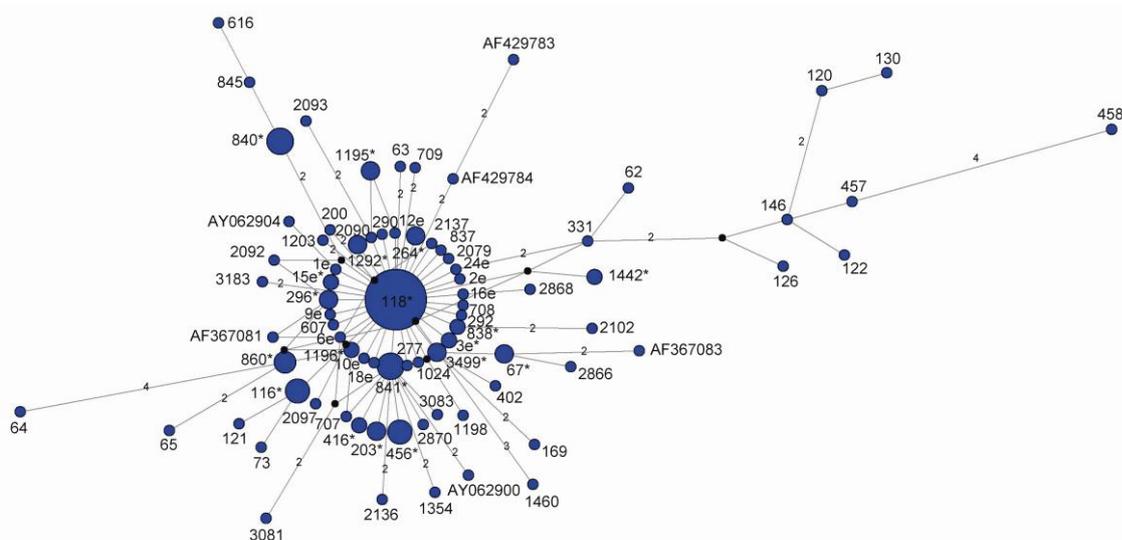


Рисунок 11. Медианная сеть гаплотипов (MJ) *M. glareolus* со своим мт геномом (151 экземпляр), построенная по фрагменту гена цит *b* (866 пн). Номера образцов соответствуют базе данных «Таксон» (Таблица 1, Приложение А). Черными кружками обозначены гипотетические гаплотипы. Длина линии соответствует количеству замен (больше одной мутации между гаплотипами показаны цифрами). Диаметр окружности пропорционален количеству идентичных гаплотипов (образцы отмечены звездочкой).

Медианная сеть гаплотипов *M. glareolus* с чужим мт геномом (Рисунок 12) имеет несколько доминирующих гаплотипов (71*, 336* и 851*). Гаплотип

71* распространен среди *M. glareolus* из Архангельской и Мурманской областей. Гаплотип 336* принадлежит *M. glareolus* из Свердловской и Челябинской областей. Гаплотип 851* распространен среди *M. glareolus* из Республики Карелия, Ленинградской и Оренбургской областей. Наибольшее число замен у *M. glareolus* из Архангельской области (образец 142).

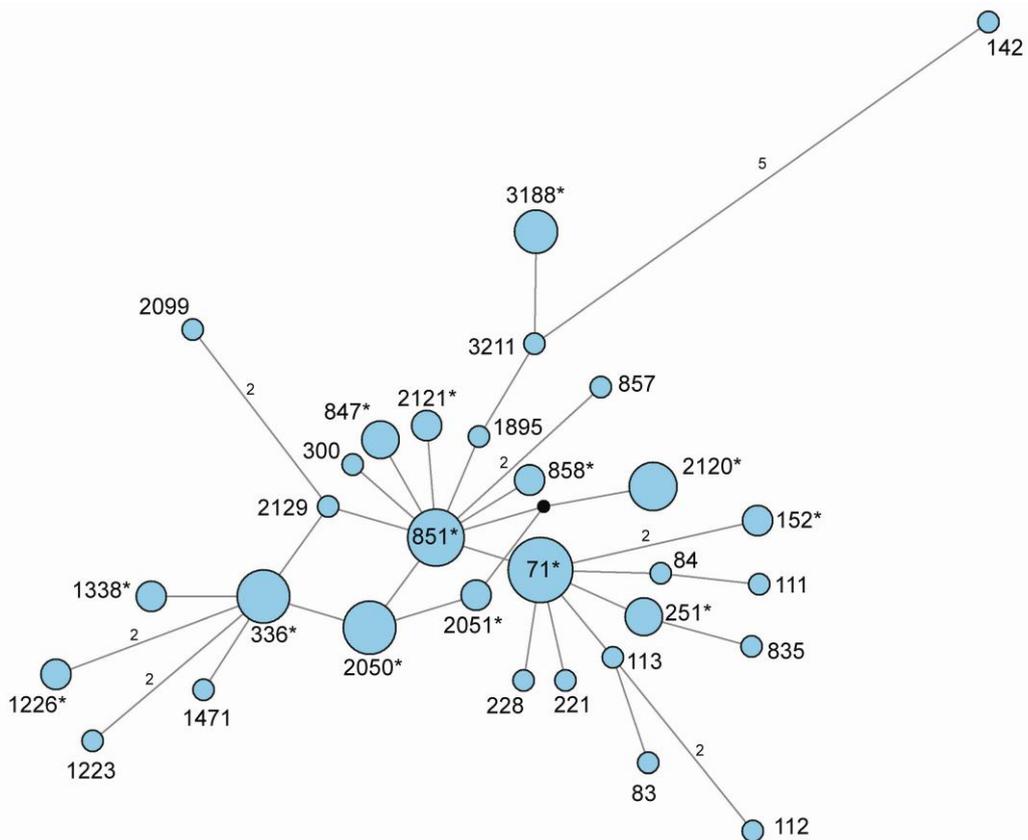


Рисунок 12. Медианная сеть гаплотипов (MJ) *M. glareolus* с чужим мт геномом (72 экземпляра), построенная по фрагменту гена цит *b* (866 пн). Номера образцов соответствуют базе данных «Таксон» (Таблица 1). Черными кружками обозначены гипотетические гаплотипы. Длина линии соответствует количеству замен (больше одной мутации между гаплотипами, показаны цифрами). Диаметр окружности пропорционален количеству идентичных гаплотипов (образцы отмечены звездочкой). Образец **3188*** (включая образцы 3189, 3195, 3216); **858*** (863); **2120*** (2122, 2124, 2131, 2133); **71*** (72, 74, 79, 82, 460, 153, 220, 81); **152*** (155); **251*** (255, 256); **2051*** (2069); **2050*** (2052, 2060, 2063, 2065, 2072); **851*** (161, 164, 171, 189, 2125, 2132); **336*** (333, 340, 976, 1424, 1430); **1226*** (1458); **1338*** (1222); **847*** (846, 849).

В отличие от медианной сети *M. glareolus* со своим мт геномом (Рисунок 11), на которой в основном гаплотипы отличаются на 1-2 замены от доминирующего гаплотипа (118*), медианная сеть гаплотипов красной полевки (Рисунок 13) имеет несколько доминирующих гаплотипов (562* и 141*), от которых отходят довольно длинные ветви от 2-6 замен. Наибольшее число замен отмечено у *M. rutilus* из республик Коми, Карелия и Алтай, Красноярского края, Архангельской и Томской областей, Ямало-Ненецкого АО.

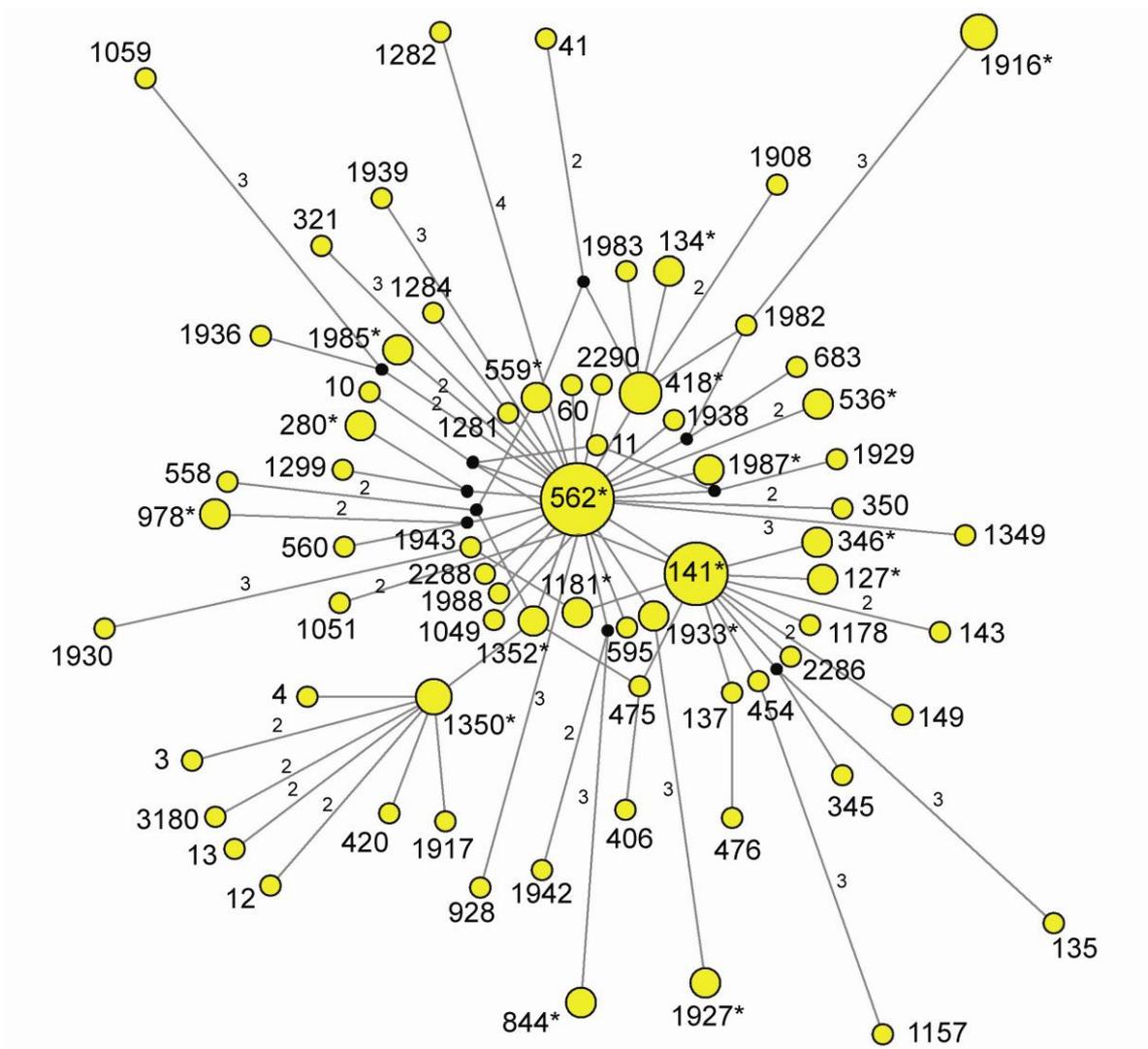


Рисунок 13. Медианная сеть гаплотипов (MJ) *M. rutilus* (111 экземпляров), построенная по фрагменту гена цит *b* (866 пн). Номера образцов соответствуют базе данных «Таксон» (Таблица 1). Черными кружками обозначены гипотетические

гаплотипы. Длина линии соответствует количеству замен (больше одной мутации между гаплотипами, показаны цифрами). Диаметр окружности пропорционален количеству идентичных гаплотипов (образцы отмечены звездочкой). Образец **418*** (включая образцы 1191, 419, 3221); **1916*** (1920, 1919); **536*** (533); **346*** (2289); **127*** (1050); **1987*** (1997); **141*** (140, 138, 218, 344, 347, 474, 1156, 2285); **1933*** (1934); **1927*** (1928); **844*** (603); **1181*** (1190); **1352*** (2287); **1350*** (5, 1989); **978*** (977); **288*** (291); **1985*** (1986); **559*** (3259); **134*** (132); **562*** (691, 1294, 1351, 1312, 1060, 1909, 1912, 1913, 1941, 1996, 1294).

Медианная сеть гаплотипов *M. rutilus* и *M. glareolus* с чужим мт геномом (Рисунок 14) не формируют отдельных групп *M. rutilus* и *M. glareolus*, а представлены сетью с единым центральным доминирующим гаплотипом (562*), от которого отходят разной длины ветви. Кроме того, найдены идентичные гаплотипы между видами (562*, 141*, 1191*, 1352*, 1350*). Широко распространенный гаплотип 562* найден у красной полевки из Сибири (Томская обл. и Красноярский край, локалитеты 218, 211, 229, 231, 232, 227) и у рыжей полевки с европейской части России (Архангельская обл., Респ. Карелия, Ленинградская обл., локалитеты 183, 148, 151, 154). 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 (Архангельская обл., Респ. Коми, Челябинская обл., Ямало-Ненецкий АО, локалитеты 184, 188, 191, 197, 215, 221, 223). Гаплотип 1191* характерен для особей красной полевки из Казахстана (локалитет 224), с севера Западной Сибири (локалитет 223) и рыжей полевке из Респ. Карелия (локалитет 149), а гаплотип 1352* обнаружен у особей *M. rutilus* из Сибири (локалитеты 229, 223) и рыжей полевки со Среднего Урала (локалитет 193). Гаплотип 1350* характерен *M. rutilus* из Красноярского края и Респ. Алтай (локалитеты 229, 235, 232) и *M. glareolus* из Томской обл. (локалитет 208). 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.

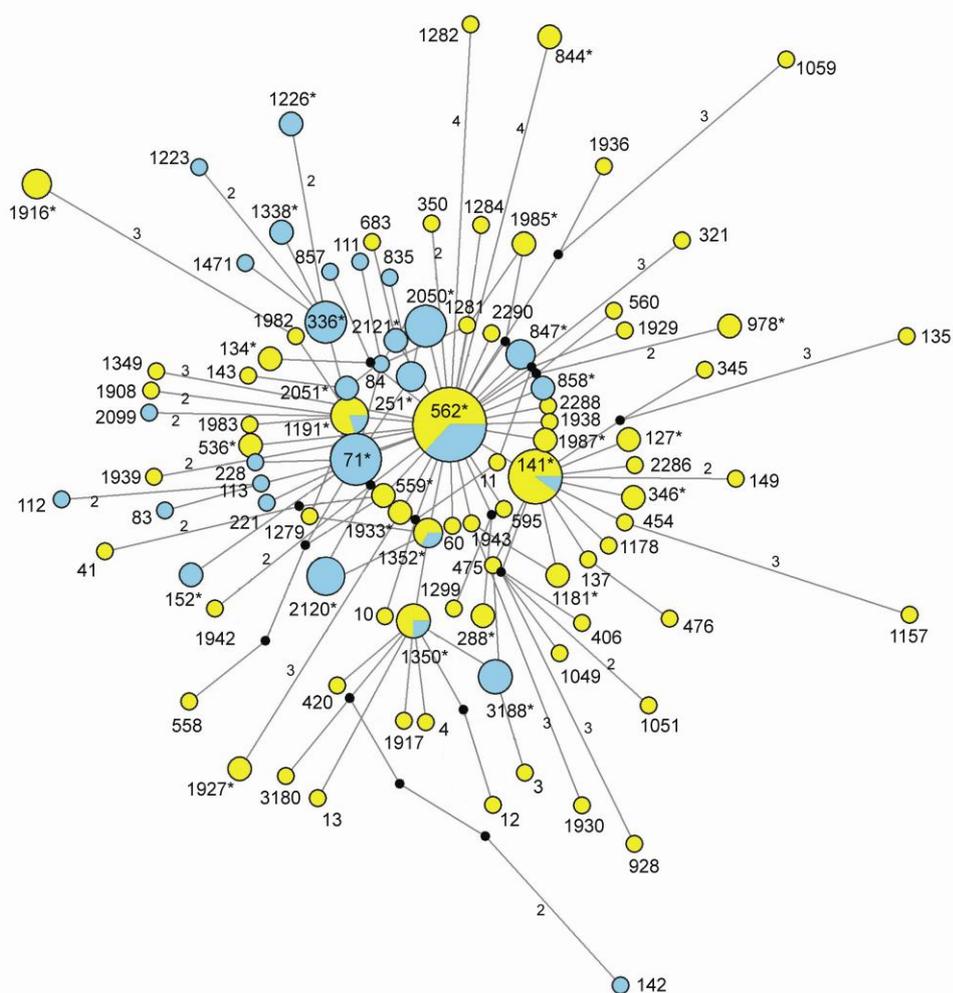


Рисунок 14. Медианная сеть гаплотипов (MJ) *M. rutilus* (111 экземпляров) и *M. glareolus* с чужим мт геномом (72 экземпляра), построенная по фрагменту гена цит *b* (866 пн). Образцы *M. rutilus* обозначены желтым цветом, а *M. glareolus* бирюзовым цветом. Номера образцов соответствуют базе данных «Таксон» (Таблица 1 и 2, Рисунок 3). Черными кружками 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 пропорцией соответствующих цветов. Образец **844*** (включая образец 603); **1985*** (1986); **847*** (846, 849); **978*** (977); **858*** (863); **1987*** (1997); **127*** (1050); **346*** (2289); **1181*** (1190); **288*** (291); **141*** (140, 138, 218, 344, 347, 474, 1156, 2285, 300); **3188*** (3189, 3195, 3216); **1350*** (5, 1989, 3211);

1352* (2287, 1895); **1933*** (1934); **559*** (3259); **2120*** (2122, 2124, 2131, 2133); **1927*** (1928); **152*** (155); **536*** (533); **71*** (72, 74, 79, 82, 460, 153, 220, 81); **1191*** (418, 419, 3221, 2129); **2051*** (2069); **336*** (333, 340, 976, 1424, 1430); **1338*** (1222); **1226*** (1458); **251*** (255, 256); **2121*** (2126); **2050*** (2052; 2060; 2063; 2065, 2072); **562*** (691, 1294, 1351, 1312, 1060, 1909, 1912, 1913, 1941, 1996, 851, 161, 164, 171, 189, 2125, 2132).

Результаты проведенного анализа с помощью теста Tajima показали, что разность мутационных скоростей между группами не достоверна ($\chi^2 = 1.67$, d.f.=1, P=0.19), тем самым нельзя отбросить гипотезу о равной скорости накопления замен. Таким образом, данные об изменчивости мтДНК можно использовать для датирования популяционных событий с помощью молекулярных часов.

Значение оценки времени экспансии (τ) оказалось больше у *M. rutilus* и в два раза меньше у *M. glareolus* со своим мт геномом (Таблица 5). Унимодальный пик кривой попарного распределения гаплотипов (τ) был использован для оценки времени экспансии ($t = \tau / 2\mu$), которое составило 12.4 тыс. лет назад (95% Доверительный Интервал 7.72–14.90 тыс. лет назад) для *M. rutilus* и 9.7 тыс. лет назад (95% ДИ 7.51–11.97 тыс. лет назад) для интрогрессированных форм. Время экспансии *M. glareolus* со своим мт геномом было сравнительно недавним 6.5 тыс. лет назад (95% ДИ 3.57–18.26 тыс. лет назад) по сравнению с двумя другими группами.

К появлению рыжих полевок с гаплотипами *M. rutilus* могут приводить случаи межвидовой гибридизации, происходящие в настоящее время в зоне симпатрии и гибридизация, произошедшая достаточно давно. Обе гипотезы требовали детального исследования особей *M. glareolus* с чужим мт геномом.

Сравнивались нуклеотидные последовательности цит *b* (986 пн) у 11 *M. glareolus* с мт геномом красной полевки и 40 *M. rutilus* из 14 точек, где они были пойманы в одних и тех же местах (Рисунок 3). Сравнительный анализ показал, что большинство чужих гаплотипов рыжей полевки отличаются от гаплотипов *M. rutilus* на 3-4 нуклеотидные замены. В целом же генетическая дистанция между *M. rutilus* (84 экземпляра) и *M. glareolus* с чужим мт геномом

(61 экземпляр) составляет 0.5 % (в анализ не были включены образцы *M. rutilus* и *M. glareolus*, имеющие идентичные гаплотипы). 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 несли чужой митотип (Рисунок 15). 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. В Мурманской области частота встречаемости рыжих полевок 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 области 10.8% (N=65). Все особи *M. glareolus* с чужим мт гаплотипом из разных популяций от Кольского полуострова до Томской области имеют сходные гаплотипы и не формируют никаких отличающихся друг от друга географических группировок. Вероятно, граница распространения рыжих полевок с чужим гаплотипом неоднократно смещалась на юг на что указывают находки рыжей полевки с чужим гаплотипом в Ленинградской области (Рисунок 15), а также в популяции из Новгородской области (Потапов и др, 2007).

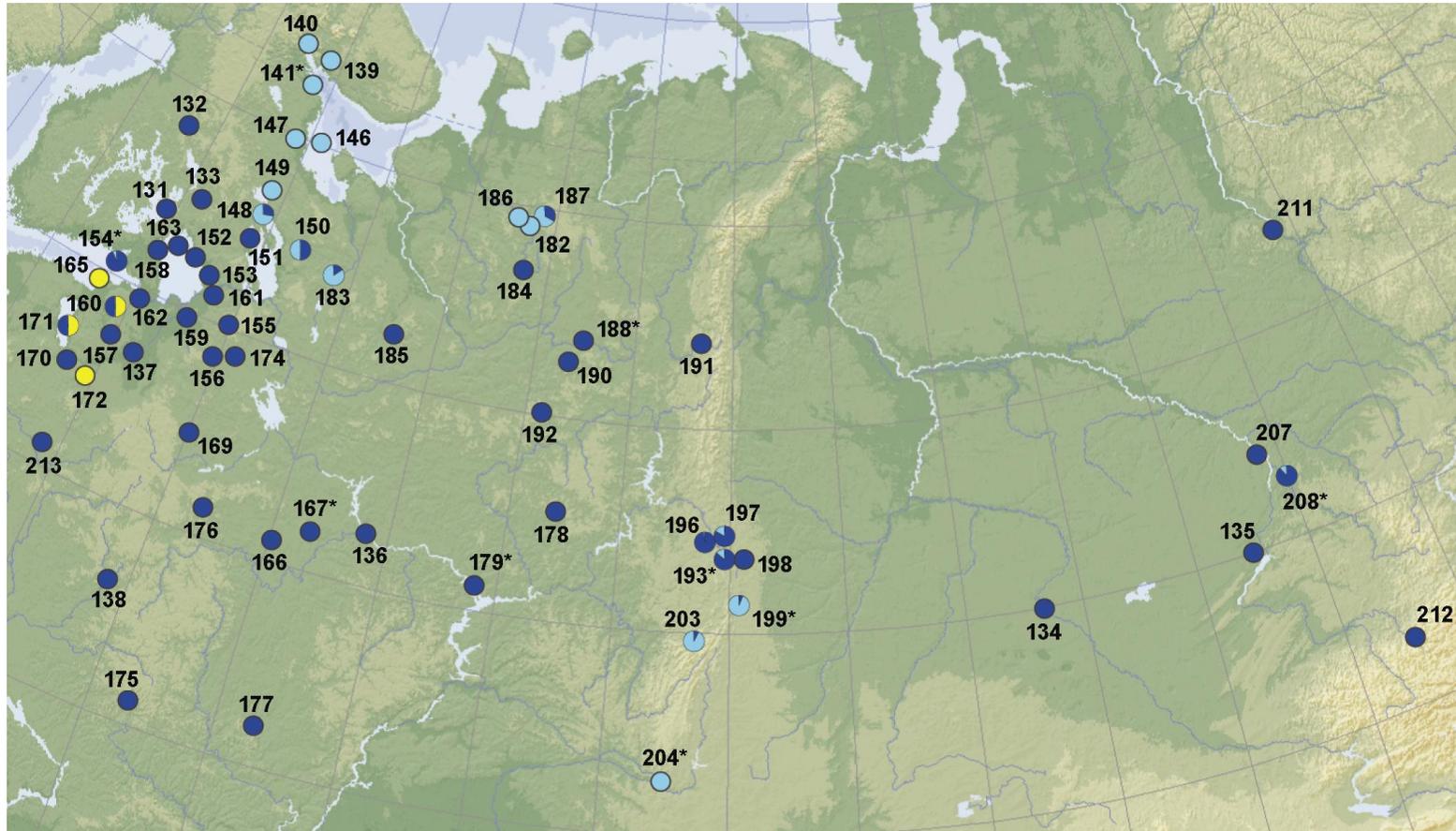


Рисунок 15. Карта, показывающая географическое распространение особей *M. glareolus* с митотипом *M. rutilus* и *M. glareolus* со своим мт геномом и их количественное соотношение. Популяции *M. glareolus* со своим мт гаплотипом (синий цвет – Восточная линия, желтый – Карпатская подгруппа Западной группы) и *M. glareolus* с чужим гаплотипом (голубой цвет). Номера популяций соответствуют Таблице 1, Рисунку 3, Приложению А. Общее число исследованных особей для каждой популяции составило:

популяция 131 (N=1), 132 (N=3), 133 (N=13), 134 (N=9), 135 (N=1), 136 (N=5), 137 (N=4), 138 (N=5), 139 (N=6), 140 (N=10), 141* (N=20), 146 (N=8), 147 (N=1), 148 (N=14), 149 (N=2), 150 (N=6), 151 (N=6), 152 (N=21), 153 (N=16), 154* (N=25), 155 (N=3), 156 (N=1), 157 (N=4), 158 (N=1), 159 (N=3), 160 (N=8), 161 (N=3), 162 (N=3), 163 (N=2), 165 (N=1), 166 (N=2), 167* (N=3), 169 (N=5), 170 (N=15), 171 (N=9), 172 (N=1), 173 (N=12), 174 (N=2), 175 (N=6), 176 (N=7), 177 (N=3), 178 (N=11), 179* (N=4), 182 (N=5), 183 (N=12), 184 (N=8), 185 (N=5), 186 (N=6), 187 (N=6), 188* (N=14), 190 (N=2), 191 (N=2), 192 (N=4), 193* (N=258), 196 (N=65), 197 (N=128), 198 (N=15), 199* (N=44), 203 (N=24), 204* (N=21), 207 (N=5), 208* (N=65), 211 (N=3), 212 (N=2), 213 (N=1).

Обнаружены две переходные зоны от 100% встречаемости *M. glareolus* с чужим мт геномом до 100% встречаемости рыжих полевок со своим мт геномом – с юга на север на Южном и Среднем Урале (Рисунок 16) и с севера на юг в Республике Карелия и в восточной части Архангельской области (Рисунок 15).

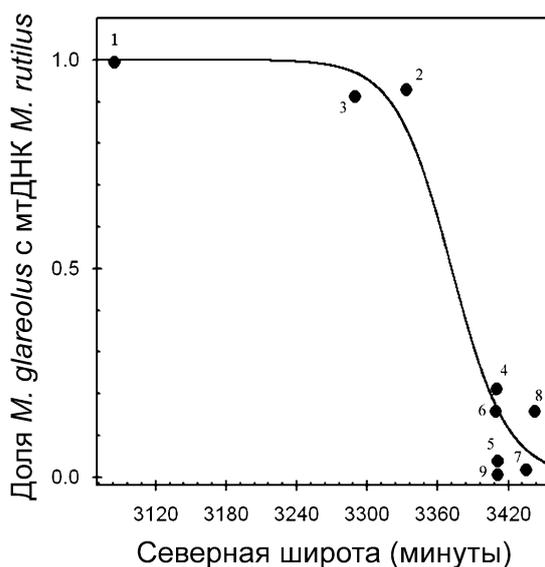


Рисунок 16. Зависимость доли *M. glareolus* с митотипом *M. rutilus* от северной широты (в минутах) для популяций Южного (1–3) и Среднего Урала (4–9). Точкам на графике соответствуют следующие популяции (Таблица 1) 1 – 204-206 (N общее количество образцов=21), 2 – 199-202 (N=44), 3 – 203 (N=24), 4 – 193 (N=24), 5 – 195 (N=55), 6 – 194 (N=179), 7 – 196 (N=65), 8 – 197 (N=128), 9 – 198 (N=15).

4.2 Современная гибридизация

Как отмечалось выше, совпадение гаплотипов между *M. rutilus* и *M. glareolus* выявлено в пяти случаях, тем не менее, четыре из них относятся к особям из географически удаленных локалитетов. Только один гаплотип рыжей полевки из Висимского заповедника Свердловской области (№300) совпал с гаплотипом красной полевки из того же местонахождения. В целях проверки гипотезы о давнем характере гибридизации и последующей интрогрессии или современной гибридизации (гибридном происхождение экземпляра №300) были подобраны видоспецифичные ядерные маркеры (микросателлитные локусы и ядерный ген LCAT).

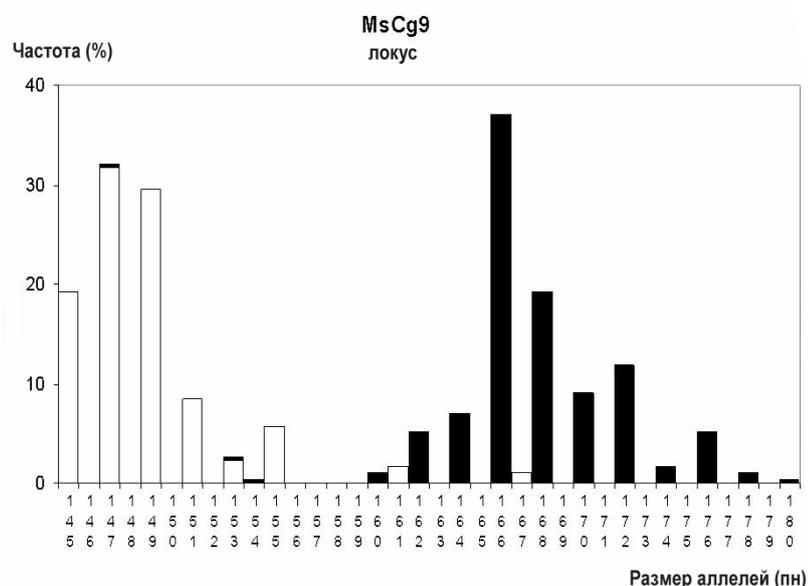


Рисунок 17. Частота распределения длин аллелей микросателлитного локуса MsCg9 у *M. glareolus* (черные столбики) и *M. rutilus* (белые столбики).

Все 234 особи рыжей полевки с чужим мт геномом изучались с помощью микросателлитных локусов. Диапазон длин аллелей локуса MsCg9 у *M. glareolus* составляет 160-180, а у *M. rutilus* 145-167. По локусу LIST3-001 у *M. glareolus* диапазон длин аллелей 125-139, а у *M. rutilus* 88-108. У локуса MsCg9 практически отсутствует перекрытие по длинам аллелей у двух видов, а длина аллелей отличается по четности (Рисунок 17). Диапазон длин аллелей у

локуса LIST3-001 не имеет перекрытия между *M. rutilus* и *M. glareolus*. Результаты анализа показали, что все рыжие полевки, включая и особей с митохондриальным геномом красной полевки однозначно генотипируются как *M. glareolus*. Однако некоторые особи рыжей полевки с гаплотипом красной полевки (N=6) несли аллели обоих видов по локусу MsCg9 и аллели только *M. glareolus* по локусу LIST3-001. Образец 300 имел аллели, относящиеся к обоим видам полевок, как по локусу MsCg9, так и по локусу LIST3-001, что так же было характерно для всех трех лабораторных гибридов первого поколения, которые использовались в качестве положительного контроля в исследовании.

Так как микросателлитные маркеры высоковариабельны и могут образовывать однонуклеотидные мутации (делеции), то использование только этой методики для обнаружения гибридов недостаточно, поэтому особи, несущие аллели обоих видов, тестировались на наличие гетерозиготности по фрагменту ядерного гена LCAT (590 пн). Ген LCAT имеет однонуклеотидные видоспецифичные замены (SNP), которые можно применять для выявления современных гибридов. Предварительно была исследована географическая изменчивость этого гена для обоих видов и выяснено, что по гену LCAT ни один из видов его не обладает. Генетическая дистанция (p-distance) по этому гену между *M. rutilus* и *M. glareolus* (со своим и с чужим мт геномом) составляет 2%.

В результате анализа было показано, что все изученные особи с геномом красной полевки имели замены, относящиеся к *M. glareolus*. Только экземпляр №300 являлся гетерозиготой, что следует из характерных двойных пиков на хроматограмме по всем видоспецифичным вариабельным сайтам, точно так же, как и все три лабораторных гибрида первого поколения (Рисунок 18).

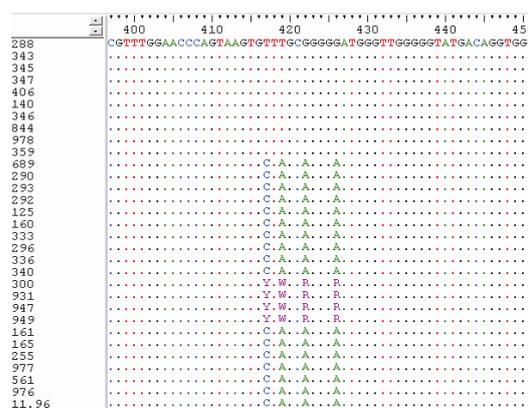


Рисунок 18. Фрагмент выравнивания гена LCAT. Неопределенности Y (C+T), W (A+T) и R (A+G) находятся в видоспецифичных позициях у современного гибрида 300 (номера образцов соответствуют Таблице 1 и 2) и трех лабораторных гибридов 931, 947 и 949. Образцы 288, 343, 345, 347, 406, 140, 346, 844, 978, 359 принадлежат *M. rutilus*, образцы 689, 290, 293, 125, 296 принадлежат *M. glareolus* со своим мт геномом, а образцы 160, 333, 296, 336, 340, 161, 165, 255, 977, 561, 976, 11.96 принадлежат *M. glareolus* с мтДНК *M. rutilus*.

Так как гибрид был обнаружен на Среднем Урале в Висимском государственном биосферном заповеднике, то специально были генотипированы многолетние сборы *M. glareolus* со Среднего и Южного Урала (Таблица 6) с учетом фазы популяционной численности *M. glareolus*. Как отмечалось выше, больше не было найдено гибридов, хотя коллекторами неоднократно отмечались поимки странных экземпляром с переходными экстерьерными признаками (длина хвоста и окраска шкурки).

Таблица 6. Результаты ПЦР-типирования экземпляров рыжей полевки (N=657) из популяций со Среднего и Южного Урала на основе цитохрома *b*.

Место сбора	Координаты		Года сбора	N	ПЦР-типирование	
	с.ш.	ю.д.			Свой гаплотип	Чужой гаплотип
Оренбургская обл.				21	0	21
1 Кувандыкский р-н, с.	51°19'	57°27'	2007	1	0	1

Первомайское, истоки р. Письменка						
2 Кувандыкский р-н, Кувандык, р. Сакмара	51°30'	57°23'	2009	8	0	8
3 Кувандыкский р-н, Кувандык, р. Сакмара, с. Чураево	51°21'	57°28'	2009	12	0	12
Челябинская обл.				68	5	63
4 Карабашский городской округ, трансекта*	55°42' - 55°14'	60°28'- 60°11'	2008	44	3	41
5 Катав-Ивановский р-н, д.Первуха	54°49'	58°37'	2007	24	2	22
Свердловская обл.				466	409	57
6 Первоуральский р-н, окрестности г.Ревда	56°50'	59°52'	2004- 2007	24	19	5
7 Первоуральский р-н, окрестности г.Ревда	56°51'	59°48'	2004, 2006, 2007	55	53	2
8 Нижнесергинский р-н,	56°49'	59°34'	2004- 2008	179	151	28
9 Шалинский р-н, с. Шигаево	57°15'	58°44'	2005- 2007	65	64	1
10 Пригородный р-н, Висимский государственный биосферный заповедник	57°22'	59°46'	2005- 2009	128	107	20+1 (F1)
11 г. Екатеринбург, Калиновский парк	56°51'	60°36'		15	15	0

*Карабашский городской округ, трансекта: 55°42' 60°28'; 55°35' 60°24'; 55°31' 60°20'; 55°23' 60°15'; 55°21' 60°14'; 55°13' 60°07'; 55°14' 60°11'.

Глава 5 Внутривидовая структура *M. glareolus* в восточной части ареала

В настоящем исследовании были сопоставлены полученные результаты анализа генетического разнообразия *M. glareolus* с выделяемыми на настоящий момент внутривидовыми таксонами для восточной части ареала (Shenbrot, Krasnov, 2005). Распределение экземпляров по подвидам было сделано исходя из географической приуроченности образцов и данными распространения подвидов (Башенина, 1981).

Полученные в ходе работы филогеографические данные не подтверждают существование четырех подвидов для восточной части ареала. На филогенетическом дереве *M. glareolus* представители подвидов не формируют монофилетических групп и даже материал, собранный из одного локалитета не группируется вместе (Рисунок 19). Территорию от Украины, Белоруссии, Калининградской области (РФ) на западе, республики Карелии на севере до Красноярского края на востоке заселяют полевки Восточной группы, лишь небольшое количество особей из популяций в Восточной Европе относятся к Западной группе. Таким образом, по результатам изменчивости цит *b* на изученной территории не обособляется никаких мт групп соответствующих описанным подвидам.

Результаты дискриминантного анализа (Рисунок 20) показали, что области, занимаемые исследованными формами в пространстве первых двух канонических осей, в значительной мере перекрываются. Анализ краниометрических признаков *M. glareolus* не выявил географической изменчивости и какого-либо хиатуса между подвидами. Экземпляры *M. g. isticus* из Белоруссии оказались сходными с образцами из Карелии, где распространен подвид *M. g. suecicus*. Образцы из Ленинградской области группируются с экземплярами, как из центральных, так и из северных областей, а также с полевками популяций Южного Урала. Полевки из Оренбургской области объединяются с полевками из Калининградской области.

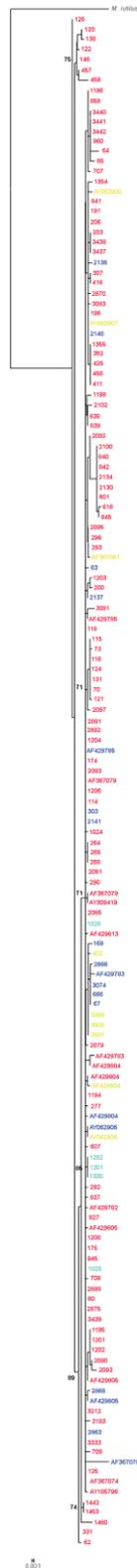


Рисунок 19. Филогенетическая реконструкция *M. glareolus* Восточной группы (151 экземпляр из зоны симпатрии) выполненная по алгоритму максимального правдоподобия (ML). Красным цветом указаны образцы принадлежащие *M. g. suecicus*, синим - *M. g. isticus*, желтым - *M. g. saianicus*, зеленым - *M. g. glareolus*. Принадлежность экземпляров к подвидам дана по Башенина (1981).

В целом, данные свидетельствуют о чрезвычайно низкой степени морфологической обособленности сравниваемых выборок.

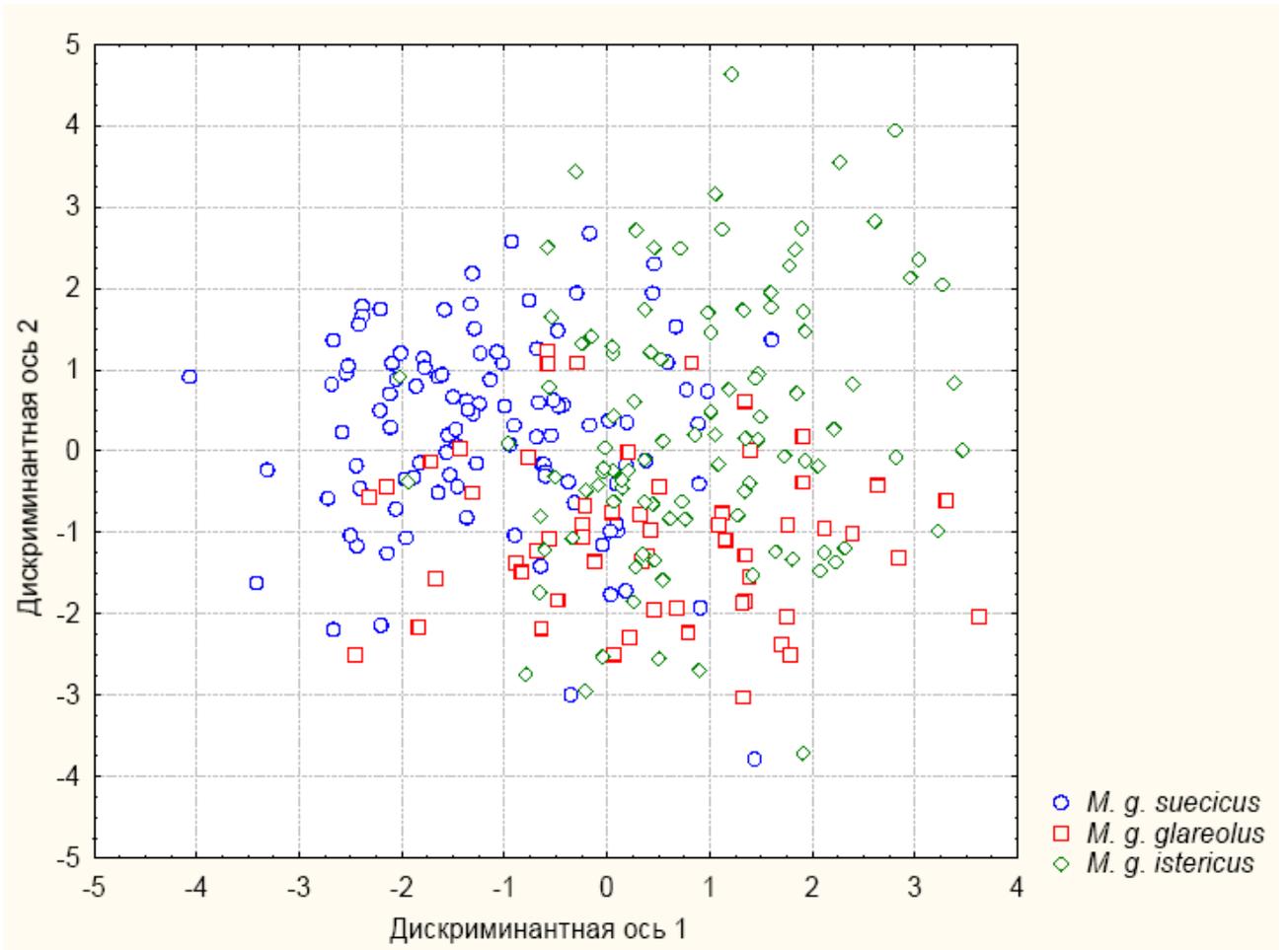


Рисунок 20. Распределение экземпляров *M. glareolus* в пространстве двух первых канонических дискриминантных осей.

Глава 6. Обсуждение

6.1 Филогеография и демографическая история *M. glareolus*

Полученные результаты в ходе настоящего исследования 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 – прохождение популяций через «горлышко бутылки». 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; Kowalski, 2001). Демографические параметры Восточной линии указывают на недавнюю экспансию популяций *M. glareolus* этой территории (Deffontaine et al., 2005; Abramson et al., 2009; Wojcik et al., 2010; Melnikova (Rodchenkova) et al., 2012). Генетическое разнообразие полевок от Восточной Европы до Западной Сибири оказалось выше в западной части, чем в восточных популяциях в Сибири. Демографическая экспансия, возможно, происходила с продвижением лесов на восток 24 – 15 тыс. лет назад (Markova et al., 1995; Wojcik et al., 2010). Некоторые авторы (Deffontaine et al., 2005; Wojcik et al., 2010) указывали, что полевки Восточной мт линии, скорее всего, расселились из рефугиума вблизи Уральских гор. Известно, что на юге Уральских гор в течение плейстоцена существовал лесо-степной 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 ($\pi=0.40\pm0.07\%$) по сравнению с близлежащими восточными ($\pi=0.1\pm0.02\%$) и западными популяциями ($\pi=0.35\pm0.04\%$). Для Восточной группы вероятно юг Уральских гор служил рефугиумом. Кроме того, из отложений Уральского региона (Markova et al., 1995) известны многочисленные остатки *M.*

glareolus датируемые ПЛМ (Последний Ледниковый Максимум 24-10 тыс. лет назад).

Интересные данные получены по популяциям *M. glareolus* на севере европейской части России, которые отличаются довольно высоким генетическим разнообразием ($\pi=0.61\pm 0.08\%$). Так в Архангельской области в популяциях чистой *M. glareolus* найдено 6 гаплотипов ($N=7$), 4 из которых уникальны и сильно отличаются от остальных. У *M. glareolus* с чужим митотипом ($N=15$) с территории Архангельской области найдено 10 гаплотипов, 9 из которых уникальны. Причем гаплотип «142» из этого региона имеет наибольшее количество мутаций (Рисунок 10). Такое высокое генетическое разнообразие популяций *M. glareolus* можно объяснить возможным сохранением фрагментарных лесных сообществ (выше 56°с.ш.), в которых могли пережить ПЛМ отдельные популяции полевков (Valiranta et al., 2011). Нахождение ископаемых остатков *M. glareolus* (Печорский бассейн и Северный Урал, 15-10 тыс. лет назад) подтверждает предположение, что этот лесной вид постоянно присутствовал в перигляциальной фауне в непосредственной близости от ледника, даже в самых суровых климатических условиях Валдайского оледенения (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).

В одном из последних исследований (Colangelo et al., 2012) полевки *M. glareolus* из Испании, с юга Франции, из Аппенинского и Балканского полуостровов объединены в одну группу – Средиземноморскую. Действительно с увеличением материала с Аппенинского полуострова выделение Итальянской и Испанской групп, сделанное в работе Deffontaine et al. (2005) становится необоснованным и это также подтверждается

результатами настоящего исследования (Приложение В, Г). Этот результат показывает важность детального изучения популяций со всего видового ареала при филогеографических исследованиях. Однако упразднение Балканской группы не было подтверждено в ходе настоящей работы. Полевки этой группы образуют кладу с высокой поддержкой на мт деревьях по всем видам филогенетического анализа (Приложение В, Г) и характеризуются значительной генетической дистанцией (1.3%) от остальных мт групп *M. glareolus* (Таблица 4). Поэтому полевок с этой территории следует относить к Балканской группе. К Балканской группе все предыдущие исследователи (Deffontaine et al., 2005; Wojcik et al., 2010; Colangelo et al., 2012) относят два образца (северо-запад Турции AJ639697 и Македония AJ639660) несмотря на их довольно сильные генетические отличия (Приложение В, Г). Если исключить эти образцы из анализа, то Балканская группа имеет низкое нуклеотидное разнообразие (0.41 ± 0.04 вместо 0.6 ± 0.01). Генетическая близость этих образцов с Балканской группой условна. Этот результат оказался важен при сопоставлении мт групп с подвидовыми формами, так как с территории Турции и Македонии описаны два подвида (подробнее см подраздел 6.3). В работе Deffontaine et al. (2005) была допущена неточность в указании географического локалитета для образца из Македонии (AJ639660), которая потом перешла и в последующую работу (Wojcik et al., 2010). Авторы указали, что этот образец из Словении и эта неточность отразилась в работе Wojcik et al. (2010) на карте распространения мт групп.

В работе Deffontaine et al. (2009) перепутаны последовательности Восточной, Западной, Карпатской линий и было показано, что Карпатская линия не монофилетична, а входит в состав Восточной группы. Последовательности были взяты из ГенБанка и неверно подписаны на дереве. Результат этой технической ошибки перешел в работу Colangelo et al. (2012). В 2010 году в ответ на публикацию 2009 года вышла работа Wojcik et al., где была еще раз показана монофилия этой группы и расширен материал *M. glareolus* из Польши и Чехии. Авторы показали близость Карпатской группы к Западной

линии и оценили роль Карпатского рефугиума в послеледниковой колонизации *M. glareolus*. Тем не менее, наши филогенетические реконструкции показывают, что Карпатская группа входит в состав Западной группы, т.е. ее статус можно определить, как подгруппа Западной группы, несмотря на довольно высокую поддержку на одном из деревьев (Приложение Г). Обнаруженная монофилия в предыдущих работах (Kotlik et al., 2006; Wojcik et al., 2010) вызывает сомнение, так как авторы не использовали всех образцов, которые были получены ранее. В нашей работе убедительно показано, что при добавлении всех имеющихся в ГенБанке образцов и оригинальных данных монофилия Карпатской группы и выделение карпатских полевков спорно. Полевки с территории Карпат и из прилегающих территорий входят в состав Западной группы.

Низкая дифференциация Восточной и Западной групп указывает на то, что Европа была заселена полевками недавно дивергировавших линий (поздний плейстоцен) и что вследствие периодических оледенений предковые популяции полевков не сохранились. Тем не менее, для многих евразийских видов показано деление ареала на восточные и западные группы. Так, например, описаны хромосомные Восточная и Западная расы у *Sorex araneus* (Wojcik, 1993), две формы Восточная и Западная чесночниц *Pelobates fuscus* (Халтурин и др., 2003), Восточная и Западная мт группы *Microtus agrestis* (Jaarola, Searle, 2002). Восточная и Западная формы *Picea abies* (Lagercrantz, Ryman, 1990). Граница между ними совпадает с таковой для мт групп рыжей полевки – Восточная Европа. Эта территория также является зоной контакта двух видов *Crocidura suaveolens* на западе и *Crocedura leucodon* на востоке (Pucek, Raczynski, 1983). Территория Восточной Европы представляет собой «зону напряжения» (Remington, 1968), где встречались и контактировали разные группы. В этой зоне между полевками *M. glareolus* Восточной и Западной групп, скорее всего, происходил генетический обмен во время плейстоцена, что и привело к невысоким генетическим отличиям между ними.

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. Похожая картина характерна и для других видов (*M. rutilus*, *Cr. rufocanus*, *Lemmus lemmus*, *L. sibiricus*), у которых максимальное генетическое разнообразие показано локально для южных популяций, а практически весь ареал образован слабо дивергировавшими группами. Высокий уровень генетического разнообразия групп *M. glareolus* со средиземноморских полуостровов и отсутствие уникальных гаплотипов этих групп на материковой части ареала позволяют предположить, что популяции с этих полуостровов не участвовали в заселении Центральной и Северной Европы (Deffontaine et al., 2005). Для *M. glareolus* плейстоценовыми рефугиумами служили горы Южного Урала, центральные регионы Европы, Пиренеи, горы округа Калабрия и Балканского полуострова. Только на Средиземноморских полуостровах сохранились популяции *M. glareolus*, возраст которых по молекулярным данным оценивается 0.30-0.79 тыс. лет назад. Популяции материковой части ареала практически полностью вымирали в течение плейстоцена и неоднократно проходили через «горлышко бутылки» с последующей экспансией на значительную территорию.

6. 2 Гибридизация между *M. glareolus* и *M. rutilus*

Полученные результаты по генетической изменчивости *M. rutilus* подтвердили предположение (Abramson, Vodrov, 2008), что для *M. rutilus* в зоне симпатрии с *M. glareolus* характерна быстрая демографическая экспансия предковых популяций (Таблица 5, Рисунок 13). Значение τ (4.03 (2.51-4.84)) для *M. rutilus* указывает, что вероятно, расселение этого вида произошло раньше, чем расселение *M. glareolus* (Таблица 5). Экспансия *M. rutilus* в северо-западные регионы могла начаться из рефугиума на юге Алтайских гор, где

наблюдается высокое нуклеотидное разнообразие ($0.66 \pm 0.06\%$). Бореальные леса были распространены во время ПЛМ в горах Южной Сибири (Величко, 2009), где были найдены ископаемые остатки *M. rutilus* (Markova et al., 1995). Филогеографическое исследование лиственничных видов (*Larix*), которые являются местами обитания *M. rutilus*, также указывает на существование рефугиума на юге Алтайских гор (Semerikov, Lascoux, 2003). Ископаемые остатки, датируемые ПЛМ, найдены и в отложениях Уральских гор (Markova et al., 1995), что говорит о том, что этот вид присутствовал в это время в лесном рефугиуме на юге Уральских гор (Markova, Kolfshoten, 2008; Velichko, 2009). Однако популяции *M. rutilus* из этого региона характеризуются невысоким нуклеотидным разнообразием, что свидетельствует о том, что расселение *M. rutilus* вероятно происходило из другого источника, а здесь, возможно, сохранялись лишь отдельные популяции.

Унимодальный характер попарного распределения гаплотипов и отсутствие генетического хиатуса между популяциями *M. glareolus* Кольского полуострова, Южного Урала и Зауралья, а также сведения о направлении распространения лесной растительности в постледниковый период, поддерживают гипотезу о том, что наблюдаемое распространение интродуцированных форм полевков (Рисунок 15) – это результат расселения гибридов из одного места. *M. glareolus* с мтДНК *M. rutilus* отличается от донорского вида *M. rutilus* и в тоже время имеет совпадения гаплотипов. Это можно объяснить тем что, либо случаи гибридизации происходили многократно в течение какого-то промежутка времени, либо было несколько гибридов-основателей или гибридизация произошла довольно давно и *M. rutilus* успела накопить генетические различия. Генетическое разнообразие у интродуцированных рыжих полевков меньше, чем у *M. rutilus*, что согласуется с «эффектом основателя». Тем не менее, отличие *M. glareolus* с чужим митотипом от гаплотипов *M. rutilus* можно объяснить и вымиранием части популяций *M. rutilus*. Возможно *M. rutilus* до гибридизации имела большее генетическое разнообразие, чем мы наблюдаем сейчас, и часть этого

разнообразия могла зафиксироваться в мт гаплотипах *M. glareolus*. Полученные результаты показывают равновероятность всех этих гипотез.

Несколько сценариев может быть предложено для объяснения наблюдаемой картины распространения интрогрессированных форм *M. glareolus*, основанных на климатических и биотических предпочтениях для этих лесных видов. Гибридизация могла происходить, либо при формировании зоны симпатрии между *M. rutilus* и *M. glareolus*, либо локально в рефугиуме с последующем расселением гибридных форм.

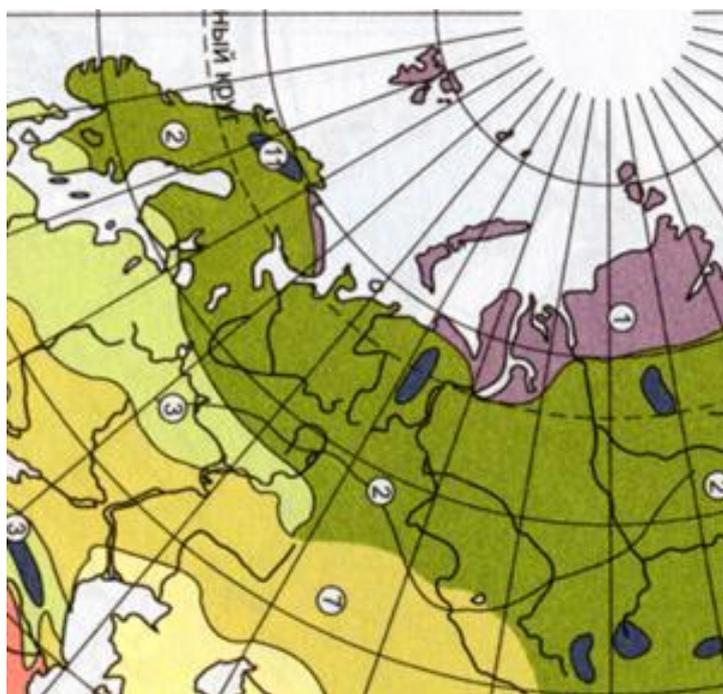


Рисунок 21. Растительность во время голоцена 6–5.5 тыс. лет назад (по Величко, 2009 с изменениями). Под номером 1 – тундра, 2 – тайга, 3 – смешанные и бореальные леса, 7 – степи, 11 – горная тундра.

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 (Рисунок 21). Деграция мест обитаний и преимущество *M. glareolus*

в них перед *M. rutilus* могли снизить численность последнего вида и привести к межвидовой гибридизации. Преимущество *M. glareolus* в современных популяциях наблюдается в европейской части России и на Среднем Урале (Kshnyasev, Marin, 2012). Тем не менее, этот сценарий не объясняет 100% скопления древних гибридов на Южном Урале и на Кольском полуострове (Рисунок 15, 16). Если бы гибридизация произошла независимо на столь большой территории, то гибридные формы должны были встречаться во всей зоне симпатрии (во всех районах европейской части России), а не вдоль Уральских гор. Кроме того, редкость современной гибридизации указывает на сложность этого процесса и маловероятность массовой межвидовой гибридизации на столь огромной территории от Кольского полуострова до Западной Сибири.

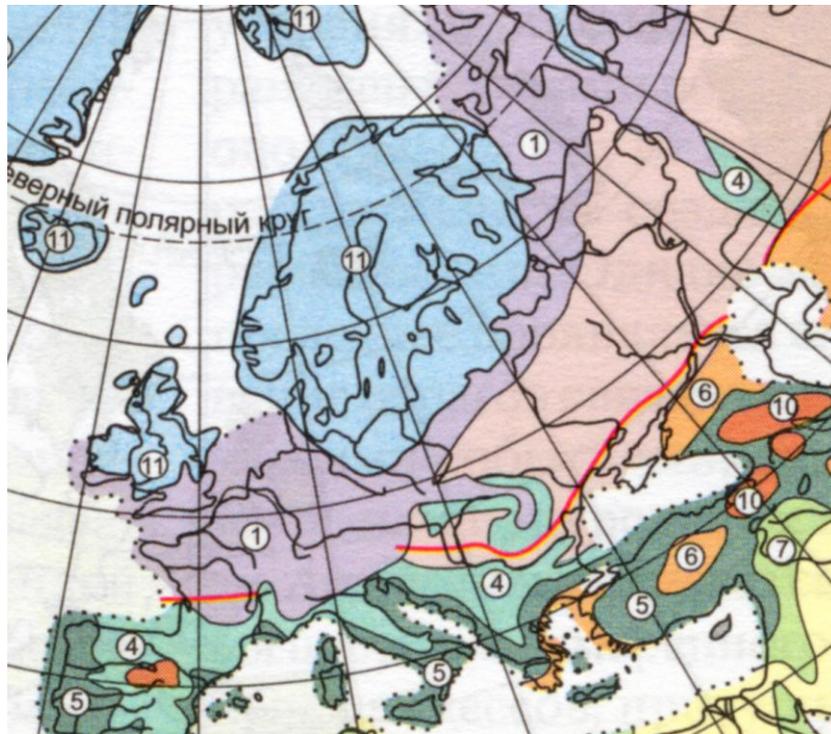


Рисунок 22. Растительность во время максимального похолодания позднего плейстоцена 20–18 тыс. лет назад [по Величко, 2009 с изменениями]. Под номером 1 – перигляциальная тундра, 4 – бореальные леса и редколесья, 5 – широколиственные и смешанные леса, 6 – сухие степи и пустыни, 7 – субтропические древесно-кустарниковые формации и саванны, 10 – высокогорная растительность, 11 – ледниковые щиты и покровы.

Другой сценарий заключается в том, что гибридизация могла происходить в рефугиуме во время ПЛМ при низкой численности особей своего вида. После отступления ледника особи популяций расселялись из Уральского рефугиума вместе с распространением лесов 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; Рисунок 22). 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 тыс. лет назад (Jaarola et al., 1999) и *M. glareolus* с митотипом *M. rutilus* могла заселить эту территорию только в голоцене. Если бы гибридизация произошла в результате инвазии *M. glareolus* с распространением смешанных лесов на территорию занятую *M. rutilus* в среднем голоцене (согласно первому сценарию, см выше), то рыжая полевка с собственной мтДНК также должна была заселить Фенноскандию, однако мы находим смешанные популяции только на юге республики Карелия (Рисунок 15). В пользу второго сценария говорит редкость современной гибридизации, характер распространения гибридных популяций и отсутствие генетического hiatus между популяциями Южного Урала, северных областей европейской части России, Кольского полуострова и Зауралья. Современное распространение *M. rutilus* показывает, что этот вид продвигается дальше в северные районы и заходит выше в горы, чем *M. glareolus*. Также в симпатрических областях *M. rutilus* заселяет антропогенные территории, где *M. glareolus*, по-видимому, отсутствует (Stenseth, Gustafsson, 1985; Mukhacheva et al., 2010). На основе современного распространения и асимметричного характера интродукции, *M. glareolus* могла быть более уязвимой в отношении ландшафтно-климатических изменений плейстоцена, чем *M. rutilus*.

Согласно гипотезе «отсутствия конспецификов», низкая популяционная численность может способствовать нарушению изолирующих механизмов (Selander, 1971). У видов с низкой популяционной численностью или видов на грани вымирания гибридизация может происходить из-за отсутствия партнеров своего вида (Newton, 2003). Опыты по гибридизации между *M. rutilus* и *M. glareolus* в лабораторных условиях (Осипова, Соктин, 2006; Osipova, Soktin, 2008) показали, что гибридизация возможна только при отсутствии партнеров своего вида. При возможности выбора партнера своего вида или чужого, выбор всегда делается в пользу партнера своего вида. Тем не менее, при гибридизации количество самок, давших потомство, выше в паре самка *M. rutilus* – самец *M. glareolus*, чем в паре самец *M. rutilus* – самка *M. glareolus*. Возможно некоторое численное преобладание *M. glareolus* способствует формированию пары самка *M. rutilus* – самец *M. glareolus* и приводит к однонаправленной интрогрессии. Как правило, популяционная динамика *M. glareolus* характеризуется 3-5 годичным циклом, однако амплитуда и периодичность популяционных колебаний варьирует на ареале *M. glareolus* (Башенина, 1981). Динамика популяционной численности *M. glareolus* на Среднем Урале составляет трехгодичный цикл с тремя фазами: депрессия численности, рост и пик (Кшнясев и др., 2011).

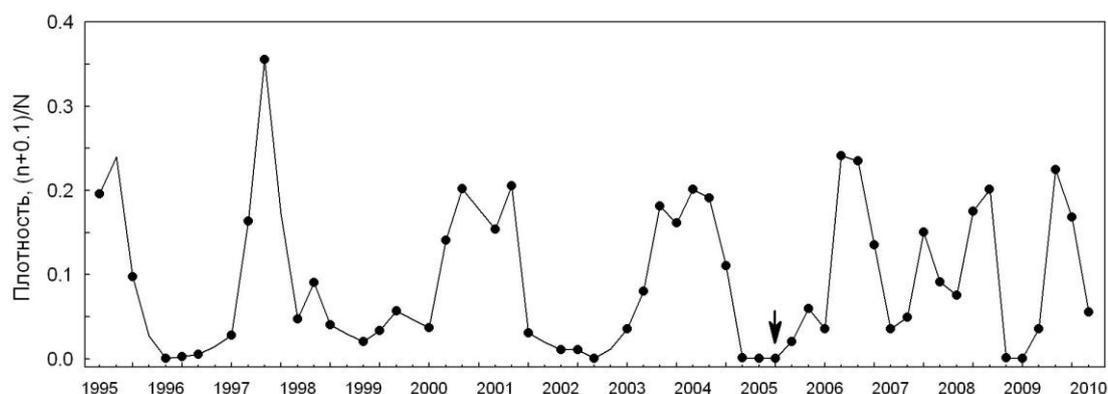


Рисунок 23. Динамика плотности *M. glareolus*. Средний Урал, темнохвойная южная тайга, (весна 1995 – весна 2010 гг.). Стрелка – поимка F1 (по данным Кшнясева и др. 2011, с дополнениями Кшнясева).

Обнаружен лишь один природный F1 гибрид (Абрамсон и др., 2009) в популяции на Среднем Урале, который был пойман в 2005 году в фазу депрессии численности популяционного цикла *M. glareolus* (Рисунок 23) при постоянно редко встречающейся *M. rutilus*. Поскольку гибридная особь была отловлена в фазе депрессии, высказано предположение, что гибридизация наиболее вероятна в условиях низкой численности красной полевки, когда шансы самки *M. rutilus* встретить самцов своего вида существенно ниже, чем таковых *M. glareolus*, хотя, и не было поймано больше природных гибридов. В биотопах, где был обнаружен гибрид, доминирующим видом является рыжая полевка, но на территории заповедника существуют и участки, где красная полевка в последнее десятилетие становится видом кодоминантом (по данным Кшнясева И.А.). В 2005 году плотность обоих видов была столь низка, что весной (конец мая) на регулярных линиях не было поймано ни одной особи (ниже порога обнаружения), на 1га площадке меченья (100 живоловок) были пойманы только 3 особи красно-серой полевки. В тот год лето было очень сухим и на линиях – не поймано ни одно зверька, на 1га площадке 2 рыжих и 3 красно-серых, а F1 был пойман в дополнительно расставленные ловушки (по данным Кшнясева И.А., Давыдовой Ю.А. и Мухачевой С.В.). Большинство морфологических параметров зубной системы гибрида F1 соответствуют характеристикам современной *M. rutilus*, но на грани переходных вариантов по морфологическим признакам с *M. glareolus* (Бородин и др., 2010). Морфология желудков лабораторных гибридов показала промежуточные характеристики между родительскими видами (Наумова и др., 2013). 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. Гибридизация на Урале, скорее всего, происходит при низкой численности обоих видов с некоторым преобладанием *M. glareolus*, что может служить в качестве модели при построении гипотез об условиях древней гибридизации.

6.3 Внутривидовая структура *M. glareolus*

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 выделяемыми на настоящий момент внутривидовыми таксонами.

Для территории от Восточной Европы до Западной Сибири указываются 4 подвида *M. glareolus* - *M. glareolus glareolus*, *M. g. suecicus*, *M. g. isticus* и *M. g. saianicus* (Таблица 7). Однако на основе морфологических данных с восточной части ареала вида (Россолимо, 1964) было показано, что географическая изменчивость диагностических признаков (некоторые размеры черепа и окраска меха) у отдельных популяций *M. glareolus* из разных биотопов очень незначительна. Автор делает заключение, что на основании изменчивости этих таксономических признаков ни одна из изученных форм рыжей полевки не может быть названа самостоятельным подвидом (*M. g. glareolus*, *M. g. suecicus*, *M. g. isticus*, *M. g. saianicus*). Несмотря на результаты данной работы в последней сводке для *M. glareolus* приводятся эти четыре подвида (Shenbrot, Krasnov, 2005).

Анализ генетической изменчивости цит *b* у *M. glareolus* показал, что в восточной части ареала обитают полевки только Восточной группы (найденны единичные находки полевок Западной группы в Калининградской, Ленинградской и Псковской областях). Более того, никаких мт групп соответствующих описанным четырем подвидам внутри Восточной группы не обособляется (Рисунок 19). Полевки с этой территории характеризуются генетической однородностью.

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 на

изученной территории. Таким образом, выделение подвидов *M. g. suecicus* и *M. g. isticus* в восточной части ареала не подтверждается ни молекулярным, ни краниометрическим анализами. Материал по *M. g. saianicus* для краниологического исследования отсутствовал, а по молекулярным данным изучено небольшое число особей, поэтому говорить об этом подвиде преждевременно.

В ходе исследования было показано, что заселение восточной части ареала *M. glareolus* произошло в конце плейстоцена - начале голоцена и за столь короткий период на этой территории не могло образоваться обособленных группировок и накопиться значительных отличий между ними, которые могли бы соответствовать подвидовому уровню.

Полученные в ходе работы результаты по генетической изменчивости *M. glareolus* на всем ареале показали, что в области распространения полевков одной мт группы находятся ареалы и типовые территории нескольких подвидовых форм (Таблица 7). На филогенетическом дереве (Приложение В, Г) монофилиетических групп соответствующих подвидам не выделяется. Тем не менее, в ходе анализа молекулярных данных были найдены последовательности полевков со Средиземноморских полуостровов, которые могут соответствовать подвидам.

Таблица 7. Подвиды *M. glareolus* (Башенина, 1981; Громов, Ербаева, 1995; Amori et al., 1999; Shenbrot, Krasnov, 2005).

Подвиды	Типовая территория (ТТ)	Ближайший к типовой территории гаплотип	Мт группа, гаплотип которой расположен наиболее близко к типовой территории	Ареал подвида
<i>M. glareolus glareolus</i> (Schreber,	остров Лоланд, юго-восточная Дания	FJ881448 на материке	Западная	Равнинные районы Западной Европы, центральные районы

1780)				Восточной Европы до Татари
<i>M. g. nageri</i> (Schinz, 1845)	Оберальпзее, Швейцария	HE604978 в 80 км от ТТ	Средиземноморская	Горы Швейцарии и Северной Италии
<i>M. g. suecicus</i> (Miller, 1900)	окрестности Упсала, Швеция	FJ881405	Не изучено, предположительно Западная или <i>M. glareolus</i> с мтДНК <i>M. rutilus</i>	Южная и центральная Скандинавия, север европейской части России до среднего Приуралья, Уральский хребет до Западной Сибири
<i>M. g. britannicus</i> (Miller, 1900)	Гемпшир, Англия	AJ867970	Западная по Hare, 2009	Великобритания и некоторые маленькие острова
<i>M. g. norvericus</i> (Miller, 1900)	Берген, Норвегия		Не изучено, предположительно Западная	Западная Норвегия
<i>M. g. helveticus</i> (Miller, 1900)	Монтаубан, Хаут-Савоие, 900 м, Франция (рядом с Женевой)	AJ639674 в 145 км от ТТ (Альпы)	Западная	Франция, часть Швейцарии (предгорные районы)
<i>M. g. skomerensis</i> (Barret- Hamilton, 1903)	о. Скомер, Англия		Западная по Hare, 2009	Известно только для типовой территории

<i>M. g. ponticus</i> (Thomas, 1906)	Сумела, в 30 милях к югу от Трапезунда), Турция	AJ639697 в западной части Турции (860 км от ТТ)	Образец близок к Балканской	Турция и Грузия (Аджаро-Имеретинский хребет)
<i>M. g. hallucalis</i> (Thomas, 1906)	Санта Ефемиа Даспромонта, Калабрия, Южная Италия	HE604971 в горах на юге Италии, в 40 км от ТТ	Калабрийская	Южная Италия
<i>M. g. caesarius</i> (Miller, 1908)	О-в Джерсей, пролив Ламанш	EF408072 на материке	Не изучено, предположительно Западная	Известно только для типовой территории
<i>M. g. isticus</i> (Miller, 1909)	Бустенари, с-з от Бухареста (Румыния)	DQ472254 в 145 км от ТТ	Западная	Равнины и предгорья юга Восточной Европы, южные области европейской части России до Самарской области
<i>M. g. saianicus</i> (Thomas, 1911)	Саянские горы, 170 км к западу от озера Байкал, 1600 м, Сибирь	1025 из окрестностей Телецкого озера в 940 км от ТТ	Восточная	Алтай, Саяны, Салаирский кряж, предположительно, Средне-Сибирское плоскогорье
<i>M. g. erica</i> (Barret-Hamilton & Hinton, 1913)	о. Раасей, Шотландия		Не изучено, предположительно Западная	Известно только для типовой территории
<i>M.g. alstoni</i> (Barret-Hamilton, 1913)	Остров Малл, Шотландия		Западная по Hare, 2009	Известно только для типовой территории

<i>M. g. garganicus</i> (Hagen, 1958)	Лес Умбра, округ Гаргано (800 м), Италия	EU483546, EU483547, EU483548 из ТТ	Группа Гаргано	горы Гаргано округа Апулия
<i>M. g. curcio</i> (von Lehmann, 1961)	Камиглиаткльо Силано, Калабрия, Южная Италия	HE604957 в 25 км западнее ТТ	Калабрийская	Камиглиаткльо Силано, Калабрия, Южная Италия

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

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 (mean genetic distance 1.3%) близкий к Балканской линии (Приложение В, Г), который может соответствовать этому подвиду.

С территории Турции и Грузии, где найден генетически отличающийся экземпляр AJ639697 (Приложение А) также близкий к Балканской группе (mean genetic distance 0.9%), был описан подвид *M. g. ponticus* (Thomas, 1906). Этот экземпляр может соответствовать *M. g. ponticus*. Для выяснения статуса данных популяций необходим материал из типовой территории *M. g. ponticus* (Таблица 7).

Образцы из Македонии и из Турции в дальнейшем при расширении исследуемого материала с этих территорий, скорее всего, образуют монофилитические клады.

Для Аппенинского полуострова с довольно холмистой местностью и Аппенинским горным массивом валидными подвидами считаются *M. g. nageri*, *M. g. garganicus*, *M. g. hallucalis* и *M. g. curcio* (Amori et al., 1999). Colangelo et al. (2012) помимо выделения Средиземноморской линии описали

монофилетическую генетическую линию из округа Калабрия на юге Италии. Из этого округа было описано два подвида (*M. g. hallucalis* и *M. g. curcio*). 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. В работе по млекопитающим (Amori et al., 1999) отмечается, что Аппенинский полуостров еще не до конца изучен, и что четыре подвида *M. glareolus* не описывают всю возможную изменчивость этого вида.

Полевки, относящиеся к четырем подвидам с островов британского архипелага, были изучены по молекулярным признакам и относятся к Западной группе (Hare, 2009). Заселение Британских островов шло в конце плейстоцена — начале голоцена, после отступления ледника (Yalden, 1999). Эта территория заселялась полевыми с материка, где также распространена Западная группа.

Остались не изученными популяции из западной части Кольского полуострова (Норвегия, Швеция). Известно, что заселение Кольского полуострова (западных районов) шло из Западной Европы (Jaarola, Searle, 2002; Brunhoff et al., 2003), где распространены полевки Западной группы. Поэтому предположительно там должны обитать полевки этой группы.

Проведенный анализ указывает, что единственными подвидами могут быть полевки со Средиземноморских полуостровов, где сохранились изолированные популяции с высокими генетическими отличиями. Популяции полевок из материковой части ареала *M. glareolus* многократно перемешивались при расселении из рефугиумов и не сохранили древних гаплотипов. В областях распространения Западной, Восточной, Средиземноморской, Балканской и т.д. 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.

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 полевыми 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 полевых и найдены массовые позднеплейстоценовые остатки *M. glareolus*. Кроме того, обнаружены популяции на севере Европейской части России, которые обладают максимальным генетическим разнообразием. Это можно объяснить сохранением отдельных популяций *M. glareolus* в непосредственной близости от ледника.

Кроме того, в ходе анализа неоднократно было показано влияние количества исследуемого материала на полученный 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 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 и монофилитических групп соответствующих подвидам не выделяется. Выявлена низкая генетическая дифференциация популяций от Западной Европы до реки Енисей. Выделение подвидов *M. glareolus glareolus*, *M. glareolus suecicus* и *M. glareolus isticus* в восточной части ареала не подтверждается ни молекулярным, ни краниометрическим анализами. Полученные данные указывают на необходимость пересмотра статуса подвидовых форм *M. glareolus*. Тем не менее, образцы из Гаргано (Южная Италия) образуют обособленную монофилитическую мт кладу, а подвиды *M. g. makedonicus* и *M. g. ponticus* имеют генетические отличия.

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 литературы

1. Абрамсон, Н.И. Филогеография: итоги, проблемы, перспективую / Н.И. Абрамсон // Вестник ВОГиС. – 2007. – Т. 11. – 307-331.
2. 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.
3. 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.
4. Абрамсон, Н.И. Молекулярная и традиционная филогенетика. На пути к взаимопониманию / Н.И. Абрамсон // Труды Зоологического института РАН. Приложение №2. – 2013. – С. 219-229.
5. Башенина, Н.В. Пути адаптаций мышевидных грызунов / Н.В. Башенина (ред.) // М.: Наука. – 1977. – С. 355.
6. Боркин, Л.Я. Гибридизация, видообразование и систематика животных / Л.Я. Боркин, С.Н. Литвинчук // Труды Зоологического института РАН. – Приложение №2. – 2013. – С. 83–139.
7. Бородин, А.В. История полевков рода *Clethrionomys* Западно-Сибирской низменности / А.В. Бородин // Современное состояние и история животного мира Западно-Сибирской низменности. Свердловск. – 1988. – С. 21–32.
8. Бородин, А.В. Полевки рода *Clethrionomys* из голоценовых отложений Лобвинской пещеры / А.В. Бородин // Материалы по истории современной биоты Среднего Урала. Екатеринбург. – 1995. – С. 103–119.

9. Бородин, А.В. Историко-экологические исследования на Северном Урале / А.В. Бородин, Т.В. Струкова, С.С. Трофимова // Уральский Север в панораме тысячелетий. Североуральск. – 2001. – С. 44-52.
10. Бородин, А.В. Ископаемые остатки мелких млекопитающих из аллювиальных и озерных отложений Зауралья / А.В. Бородин, Т.В. Струкова, В.В. Стефановский // Четвертичная палеозоология на Урале. Екатеринбург: УрГУ. – 2003. – С. 73–85.
11. Бородин, А.В. Размерные характеристики щечных зубов лесных полевок *Clethrionomys (Craseomys) rufocanus*, *Cl. (Clethrionomys) glareolus*, *Cl. (Cl.) rutilus* (Arvicolinae, Rodentia) и их использование для видовой идентификации / А.В. Бородин, Т.П. Коурова, Е.А. Маркова // Зоологический журнал. – 2005. – Т. 84, № 2. – С. 236–244.
12. Бородин, А.В. Определитель зубов полевок Урала и Западной Сибири (поздний плейстоцен – современность) / А.В. Бородин // Екатеринбург: УрО РАН. – 2009. – 100 с.
13. Величко, А.А. Палеоклиматы и палеоландшафты внетропического пространства Северного полушария. Поздний плейстоцен-голоцен. Атлас-монография. / ред. А.А. Величко // GEOS, Москва. – 2009. – С. 129.
14. Виноградов, Б.С. Определитель грызунов. Фауна СССР. Млекопитающие. / Б.С. Виноградов, А.И. Аргиропуло // Нов. Сер. М. –Л.: Изд-во АН СССР. – 1941 – №29. – 241 с.
15. Галкина, Л.И. Формирование фауны антропогенных грызунов (Rodentia) юго-востока Западной Сибири / Л.И. Галкина // Фауна и систематика позвоночных Сибири. Новосибирск. – 1977. – С. 141–156.
16. Гречко, В.В. Молекулярные маркеры ДНК в изучении филогении и систематики / В.В. Гречко // Генетика. – 2002. - Т. 38, №8 – С. 1013-1033.
17. Громов, И.М. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны / И.М. Громов, М.А. Ербаева // СПб. – 1995. – 522 с.

18. Громов, И.М. Полевки (Microtinae). Фауна СССР, млекопитающие / И.М. Громов, И.Я. Поляков // М. –Л.: Наука. – 1977. – Т.3, Вып.10. – 502 с.
19. Дупал, Т.А. Внутрипопуляционная морфологическая изменчивость узкочерепной полевки (*Microtus gregalis*, Rodentia, Arvicolinae) / Т.А. Дупал, С.А. Абрамов // Зоологический журнал – 2010. – Т. 89, № 7. – С. 850–861.
20. Ермаков, О.А. Изучение гибридизации четырех видов сусликов (*Spermophilus*: Rodentia, Sciuridae) молекулярно-генетическими методами / О.А. Ермаков, В.Л. Сурин, С.В. Титов, А.Ф. Тагиев, А.В. Лукьяненко, Н.А. Формозов // Генетика. -- 2002. – Т. 38, № 7. – С. 950–964.
21. Зажигин, В.С. Грызуны позднего плиоцена и антропогена юга Западной Сибири / В.С. Зажигин // М.: Наука. – 1980. – 156 с.
22. Кимура, М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности / М. Кимура // М.: Мир. – 1985. – 394 с.
23. Кшнясев, И.А. Популяционные циклы лесных полевок в южной тайге: сценарий динамики «хищник-жертва» / И.А. Кшнясев, Ю.А. Давыдова, К.В. Маклаков // Материалы 2-ой международной конференции по математическому моделированию в экологии. Пушино, ИССП. Академия наук. – 2011. – С. 145–146.
24. Лухтанов, В.А. Молекулярно-генетические и цитогенетические подходы к проблемам видовой диагностики, систематики и филогенетики / В.А. Лухтанов, В.Г. Кузнецова // Журнал Общей Биологии. – 2009. – Т. 70, №5. – С. 415–437.
25. Лухтанов, В.А. Принципы реконструкции филогенезов: признаки, модели эволюции и методы филогенетического анализа / В.А. Лухтанов // Труды Зоологического института РАН. – 2013. – Приложение №2. – С. 39–52.
26. Маркова, А.К. Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24-8 тыс. л.н.) / А.К. Маркова, Т. Ван Колфшотен // КМК, Москва. – 2008. – 556 с.

27. Мина, М.В. Рост животных / М.В. Мина, Г.А. Клевезаль // М: Наука. – 1976. – 291 с.
28. Наумова, Е. И. Желудок гибридов красной (*Clethrionomys rutilus*) и рыжей (*Clethrionomys glareolus*) полевков (Rodentia, Arvicolinae) / Е. И. Наумова, О. В. Осипова, Т. Ю. Чистова, А. А. Соктин, Г. К. Жарова // Зоологический журналю – 2013. – Т. 92, № 6. – С. 742–748.
29. Огнев, С.И. Звери СССР и прилегающих стран. Грызуны / С.И. Огнев // М.-Л. – 1950. – Т.7. – 706 с.
30. Окулова, Н.М. Межвидовая и внутривидовая дифференциация лесных полевков рода *Clethrionomys* (Rodentia, Cricetidae) по данным изменчивости жевательной поверхности зуба МЗ / Н.М. Окулова, Т.А. Андреева // Зоологический журнал. – 2008. – Т. 87, №8. – С. 991–1003.
31. Осипова, О.В. Гибридизация рыжих и красных полевков в экспериментальных условиях / О.В. Осипова, А.А. Соктин // Доклады РАН. – 2006. – Т. 410, № 1. – С. 139–141.
32. Орлов, В.Н. Становление изолирующих механизмов у полевков рода *Clethrionomys* / В.Н. Орлов // Проблемы эволюции. Новосибирск. – 1968. – Т. 1. – С. 184–194.
33. Павлинов, И.Я. Систематика современных млекопитающих / И.Я. Павлинов // М.: МГУ. – 2003. – 297 с.
34. Абрамсон, Н.И. Семейство Cricetidae / Н.И. Абрамсон, А.А. Лисовский // Млекопитающие России: систематико-географический справочник. Сборник трудов Зоологического музея МГУ, Т. 52. / И.Я. Павлинов, А.А. Лисовский ред. – М.: Т-во научн. изданий КМК. – 2012. – 604 с.
35. Панов, Е.Н. Гибридизация и этологическая изоляция у птиц / Е.Н. Панов // Москва: Наука. – 1989. – 510 с.
36. Потапов, Е.Г. Явление переноса митохондриального генома красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) к рыжей (*C. glareolus*) на северо-востоке Европы / Е.Г. Потапов, Н.А. Илларионова, Т.А. Андреева, М.И. Баскевич,

- Н.М. Окулова, Л.А. Лавренченко, В.Н. Орлов // Доклады РАН. – 2007. – Т. 417, № 1. – С. 139–142.
- 37.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.
- 38.Россолимо, О.Л. О внутривидовой изменчивости рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreb.) / О.Л. Россолимо // Зоологический журнал. – 1964. – Т. 43, вып. 5. – С. 749–756.
- 39.Санников, С.Н. Филогеография и генотаксономия популяций вида *Pinus sylvestris* L. / С. Н. Санников, И. В. Петрова // Экология. – 2012. – №4. – С. 252–260.
- 40.Спиридонов, А.И. Геоморфология европейской части СССР / А.И. Спиридонов // Высшая Школа, Москва. – 1978. – 335 с.
- 41.Смирнов, Н.Г. Плейстоценовые грызуны севера Западной Сибири / Н.Г. Смирнов, В.Н. Большаков, А.В. Бородин // М.: Наука. – 1986. – 164 с.
- 42.Сухов, В.П. Позднеплейстоценовые и голоценовые мелкие позвоночные из пещер западного склона Южного Урала. К истории позднего плейстоцена и голоцена Южного Урала и Предуралья / В.П. Сухов // Уфа. – 1978. – С. 64–85.
- 43.Топачевский, В.А. Грызуны раннетаманской фауны Тигульского разреза / В.А. Топачевский, А.Ф. Скорик // Киев: Наука. – 1977. – 252 с.
- 44.Фоминых, М.А. Внутрипопуляционная изменчивость одонтометрических признаков рыжей полевки *Myodes glareolus* Schreber, 1780 на Среднем Урале / М.А. Фоминых, Е.А. Маркова, А.В. Бородин, Ю.А. Давыдова // Экология. – 2010 – Vol. 6. – С. 468–471.
- 45.Халтурин, М.Д. Генетическая изменчивость у двух форм обыкновенной чесночницы *Pelobates fuscus* (Pelobatidae, Anura, Amphibia), различающиеся по размеру генома / М.Д. Халтурин, С.Н. Литвинчук, Л.Я.

- Боркин, Ю.М. Розанов, К.Д. Мильто // Цитология. – 2003. – Т. 45, №3. – С. 308 – 323.
- 46.Шварц, Е.А. Структура населения мышевидных грызунов хвойно-широколиственных и таежных лесов европейской части СССР и особенности ее формирования / Е.А. Шварц, И.Ю. Попов // Грызуны: материалы VI Всесоюз. совещ. Л. – 1983. – С. 32–35.
- 47.Abramson, N.I. Genetic differentiation and phylogeography of *Clethrionomys rutilus* Pallas 1811 inferred from variation of mitochondrial cytochrome *b* gene / N.I. Abramson, S.Yu. Bodrov // Abstract of 11th International Conference on Rodent Biology. Rodens et Spatium. Myshkin. – 2008. – P. 64.
- 48.Abramson, N.I. Phylogeography of narrow-headed vole (*Microtus gregalis*, Cricetidae, Rodentia) inferred from the variation of mitochondrial *cyt b* and a number of nuclear genes / N.I. Abramson, A.Yu. Kostygov, N.G. Gambaryan // Hystrix, Italian Journal of Mammalogy (n.s.) supp. – 2006. – P. 155–156.
- 49.Abramson, N.I. Supraspecies relationships in the subfamily Arvicolinae (Rodentia, Cricetidae): an unexpected result of nuclear gene analysis / N.I. Abramson, V.S. Lebedev, A.S. Tesakov, A.A. Bannikova // Molecular Biology. – 2009. – Vol. 43. – P. 834–846.
- 50.Abramson, N.I. Phylogeography of the gray red-backed vole *Craseomys rufocanus*. (Rodentia: Cricetidae) across the distribution range inferred from nonrecombining molecular markers / N.I. Abramson, T.V. Petrova, N.E. Dokuchaev, E.V. Obolenskaya, A.A. Lisovsky // Russian Journal of Theriology. – 2012. – Vol. 11. – P.137–156.
- 51.Akaike, H. A new look at the statistical model identification / H. Akaike // Automatic Control, IEEE Transactions on. – 1974. – Vol. 19, № 6. – P. 716–723.
- 52.Alves, P.C. The ubiquitous mountain hare mitochondria: multiple introgressive hybridization in hares, genus *Lepus* / P.C. Alves, J. Melo-Ferreira, H. Freitas, P. Boursot // Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. – 2008. – Vol. 363, №1505. – P. 2831–2839.

53. Amori, G. The mammal fauna of Italy a review / G. Amori, F.M. Angelici, C. Prigioni, A.V. Taglianti // *Hystrix*. – 1996. – Vol. 8 (1-2). – P. 3–7.
54. Anderson, E. Introgressive hybridization / E. Anderson // *Biological Review*. – 1953. – Vol. 28. – P. 280–307.
55. Angers, B. Combined use of smm and non-smm methods to infer fine structure and evolutionary history of closely related brook charr (*Salvelinus fontinalis*, Salmonidae) populations from microsatellites / B. Angers, L. Bernatchez // *Molecular Biology and Evolution*. – 1998. – Vol. 15. – P. 143–159.
56. Arbogast, B.S. Mitochondrial DNA phylogeography of the New World flying squirrels (*Glaucomys*): implications for Pleistocene biogeography / B.S. Arbogast // *Journal Mammalogy*. – 1999. – Vol. 80. – P. 142–155.
57. Arbogast, B.S. Comparative phylogeography as an integrative approach to historical biogeography / B.S. Arbogast, G.J. Kenagy // *Journal of Biogeography*. – 2001. – Vol. 28. – P. 819–825.
58. Arnold, M.L. Natural Hybridization and Evolution / M.L. Arnold // New York: Oxford University Press. – 1997. – 232 pp.
59. Avise, J.C. Interspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics / J.C. Avise, J. Arnold, R. Ball, E. Bermingham, T. Lamb, J.E. Neigel, C.A. Reeb, N.C. Saunders // *Annual review of Ecology and Systematic*. – 1987. – Vol. 18. – P. 489–522.
60. Avise, J.C. Speciation durations and Pleistocene effects on vertebrate Phylogeography / J.C. Avise, D.E. Walker, G.C. Johns // *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. – 1998. – Vol. 265. – P. 1707–1712.
61. Avise, J.C. Phylogeography: the History and Formation of Species / J.C. Avise // Harvard University Press, Cambridge, MA. – 2000. – 447 pp.
62. Avise, J.C. Molecular markers, natural history, and evolution / J.C. Avise // 2nd edn. Sinauer, Sunderland, MA. – 2004. – 684 pp.
63. Avise, J.C. Phylogeography: retrospect and prospect / J.C. Avise // *Journal of Biogeography*. – 2009. – Vol. 36. – P. 3–15.

64. Awadalla, Ph. Linkage Disequilibrium and Recombination Hominid Mitochondrial DNA / Ph. Awadalla, A. Eyre-Walker, J.M. Smith // *Science*. – 1999. – Vol. 286. – P. 2524–2525.
65. Ballard, J.W.O. When one is not enough: introgression of mitochondrial DNA in *Drosophila* / J.W.O. Ballard // *Molecular Biology and Evolution*. – 2000. – Vol. 17. – P. 1126–1130.
66. Bandelt, H-J. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies / H-J. Bandelt, P. Forster, A. Rohl // *Molecular Biology and Evolution*. – 1999. – Vol. 16. – P. 37–48.
67. Barker, F.S. Highly polymorphic microsatellite loci in the bank vole (*Clethrionomys glareolus*) / F.S. Barker, S.J. Helyar, S.J. Kemp // *Molecular Ecology Notes*. – 2005. – Vol. 5. – P. 311–313.
68. Barton, N.H. The role of hybridization in evolution / N.H. Barton // *Molecular Ecology*. – 2001. – Vol. 10. – P. 551–568.
69. Bauchau, V. Variabilité de la troisième molaire inférieure de *Clethrionomys glareolus* (Arvicolidae, Rodentia) et sa signification évolutive / V. Bauchau, J. Chaline // *Mammalia*. – 1987. – Vol. 51. – P. 587–598.
70. Bennett, K.D. Quaternary refugia of north European trees / K.D. Bennett, P.C. Tzedakis, K.J. Willis // *Journal of Biogeography*. – 1991. – Vol. 18, № 1. – P. 103–115.
71. Berger, A. Le climat de la Terre. Un Passé Pour Quel Avenir? / A. Berger // De Boeck-Wesmael, Bruxelles. – 1992. – 479 pp.
72. Bernatchez, L. Introgression and fixation of Arctic char (*Salvelinus alpinus*) mitochondrial genome in an allopatric population of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) / L. Bernatchez, H. Glémet, C.C. Wilson, R.G. Danzmann // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. – 1995. – Vol. 52. – P. 179–185.
73. Berthier, P. Recurrent replacement of mtDNA and cryptic hybridization between two sibling bat species *Myotis myotis* and *Myotis blythii* / P. Berthier,

- L Excoffier, M. Ruedi // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. – 2006. – Vol. 273, № 1605. – P. 3101-3123.
74. Bilton, D.T. Mediterranean Europe as an area of endemism for small mammals rather than a source for northwards postglacial colonization / D.T. Bilton, P.M. Mirol, S. Mascheretti, K. Fredga, J. Zima, J.B. Searle // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. – 1998. – Vol. 265. – P. 1219–1226.
75. Brown, J.H. Biogeography / J.H. Brown, A.C. Gibson // C.V. Mosby Company, Saint Louis, MO. – 1983. – 656 pp.
76. Brown, W.M. Mitochondrial DNA sequences of primates: Tempo and mode of evolution / W.M. Brown, E.M. Prager, A. Wang, A.C. Wilson // Journal of Molecular Evolution. – 1982. – Vol. 18. – P. 225–239.
77. Brunhoff, C. Holarctic phylogeography of the root vole (*Microtus oeconomus*): implications for late Quaternary biogeography of high latitudes / C. Brunhoff, K.E. Galbreath, V.B. Fedorov, J.A. Cook, M. Jaarola // Molecular Ecology. – 2003. – Vol. 12. – P. 957–968.
78. Buzan, E.V. Mitochondrial phylogeny of Arvicolinae using comprehensive taxonomic sampling yields new insights / E.V. Buzan, B. Krystufek, B. Hanfling, W.F. Hutchinson // Biological Journal of the Linnean Society. – 2008. – Vol. 94, №4. – P. 825-835.
79. Cabria, M.T. Bayesian analysis of hybridization and introgression between the endangered European mink (*Mustela lutreola*) and the polecat (*Mustela putorius*) / M.T. Cabria, J.R. Michaux, B.J. Gomez-Moliner, D. Skumatov, T. Maran, P. Fournier, J.L. Luzuriaga, R. Zardoya // Molecular Ecology. – 2011. – Vol. 20, № 6. – P. 1176–1190.
80. Capula, M. Genetic evidence of natural hybridization between *Podarcis sicula* and *Podarcis tiliguerta* (Reptilia: Lacertidae) / M. Capula // Amphibia-Reptilia. – 2002. – Vol. 23. – P. 313–321.
81. Carleton, M.D. *Myodes* Pallas 1811, is the valid name for the genus of red-backed voles / M.D. Carleton, G.G. Musser, L. Pavlinov // Systematics,

- phylogeny, and paleontology of small mammals. Russian Academy of Sciences, St. Petersburg. – 2003. – P. 96–98.
82. Carling, M.D. Speciation in *Passerina* buntings: introgression patterns of sex-linked loci identify a candidate gene region for reproductive isolation / M.D. Carling, R.T. Brumfield // *Molecular Ecology*. – 2009. – Vol. 18. – P. 834–847.
83. Charruau, P. Phylogeography, genetic structure and population divergence time of cheetahs in Africa and Asia: evidence for long-term geographic isolates / P. Charruau, C. Fernandes, P. Orozco-terWengel, J. Peters, L. Hunter, H. Ziaie, A. Jourabchian, H. Jowkar, G. Schaller, S. Ostrowski, P. Vercammen, T. Grange, C. Schlotterer, A. Kotze, E.-M. Geigl, C. Walzer, P.A. Burger // *Molecular Ecology*. – 2011. – Vol. 20, № 4. – P. 706–724.
84. Chen, K. Phylogeography of *Pinus tabulaeformis* Carr. (Pinaceae), a dominant species of coniferous forest in northern China / K. Chen, R.J. Abbott, R.I. Milne, X.-M. Tian, J. Liu // *Molecular Ecology*. – 2008. – Vol. 17. – P. 4276–4288.
85. Cheng, H. Characterization of *Bovidae* sex-determining gene *SRY* / H. Cheng, H. Shi, R. Zhou, F. Guo, J. Liu, F. Jiang, T. Kudo, S. Sutou // *Genetics Selection and Evolution*. – 2001. – Vol. 33. – P. 687–694.
86. Colangelo, P. Mitochondrial DNA reveals hidden diversity and an ancestral lineage of the bank vole in the Italian peninsula / P. Colangelo, G. Aloise, P. Franchini, F. Annesi, G. Amori, // *Journal of Zoology*. – 2012. – Vol. 287. – P. 41-52.
87. Conroy, C.J. Phylogeography of a postglacial colonizer: *Microtus longicaudus* (Rodentia: Muridae) / C.J. Conroy, J.A. Cook // *Molecular Ecology*. – 2000. – Vol. 9, №2. – P. 165–175.
88. Corbet, G. The mammals of the Palearctic Region: a taxonomic review / G. Corbet // British Museum (Natural History), Cornell University Press, London and Ithaca (N.Y.). – 1978. – 314 pp.

89. Cracraft, J. Speciation and its ontology: the empirical consequences of alternative species concepts for understanding patterns and processes of differentiation / J. Cracraft // Sinauer Associates, Sunderland. – 1989. – P. 28–59.
90. Cwynar, L.C. Geographical variation of lodgepole pine in relation to population history / L.C. Cwynar, G.M. MacDonald // The American Naturalist. – 1987. – Vol. 129, № 3. – P. 463–469.
91. Dekonenko, A. Genetic similarity of puumala viruses found in Finland and western Siberia and of the mitochondrial DNA of their rodent hosts suggests a common evolutionary origin / A. Dekonenko, V. Yakimenko, A. Ivanov, V. Morozov, P. Nikitin, S. Khasanova, T. Dzagurova, E. Tkachenko, C. Schmaljohn // Infection, Genetics and Evolution. – 2003. – Vol. 3. – P. 245–247.
92. Deffontaine, V. A relict bank vole lineage highlights the biogeographic history of the Pyrenean region in Europe / V. Deffontaine, R. Ledevin, M.C. Fontaine, J.P. Quéré, S. Renaud, R. Libois, J.R. Michaux // Molecular Ecology. – 2009. Vol. 18. – P. 2489–502.
93. Deffontaine, V. Beyond the Mediterranean peninsulas: evidence of central European glacial refugia for a temperate forest mammal species, the bank vole (*Clethrionomys glareolus*) / V. Deffontaine, R. Libois, P. Kotlik, R. Sommer, C. Nieberding, E. Paradis, J.B. Searle, J.R. Michaux // Molecular Ecology. – 2005. – Vol. 14. – P. 1727–1739.
94. Demboski, J.R. Further perspectives on the Haida Gwaii glacial refugium / J.R. Demboski, K.D. Stone, J.A. Cook // Evolution. – 1999. – Vol. 53, №6. – P. 2008–2012.
95. Driscoll, C.A. Mitochondrial phylogeography illuminates the origin of the extinct caspian tiger and its relationship to the amur tiger / C.A. Driscoll, N. Yamaguchi, G.K. Bar-Gal, A.L. Roca, S. Luo, D.W. Macdonald, S.J.O'Brien // PLoS One. – 2009. – Vol. 4. – P. 4125.

96. Duan, Z. Comparative phylogeography of the Yellow River schizothoracine fishes (Cyprinidae): vicariance, expansion, and recent coalescence in response to the Quaternary environmental upheaval in the Tibetan Plateau / Z. Duan, K. Zhao, Z. Peng, J. Li, R. Diogo, X. Zhao, S. He // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2009. – Vol. 53. – P. 1025–1031.
97. Dubey, S. Mediterranean populations of the lesser white-toothed shrew (*Crocidura suaveolens* group): an unexpected puzzle of Pleistocene survivors and prehistoric introductions / S. Dubey, J.F. Cosson, E. Magnanou, V. Vohralik, P. Benda, D. Frynta, R. Hutterer, V. Vogel, P. Vogel // *Molecular Ecology*. – 2006. – Vol. 16. – P. 3438–3452.
98. Edwards, S. Perspective: gene divergence, population divergence and the variance in coalescence time in phylogeographic studies / S. Edwards, P. Beerli // *Evolution*. – 2000. – Vol. 54. – P. 1839–1854.
99. Ellerman, J.R. The families and genera of living rodents / J.R. Ellerman // London. – 1941. – Vol 2. – 690 pp.
100. Ellerman, J.R. Checklist of Palearctic and Indian mammals: 1758 to 1946 / J.R. Ellerman, T.C.S. Morrison-Scott // L.: Brit.Mus. – 1951. – 713 pp.
101. Excoffier, L. Patterns of DNA sequence diversity and genetic structure after a range expansion: lessons from the infinite-island model / L. Excoffier // *Molecular Ecology*. – 2004. – Vol. 13. – P. 853–864.
102. Excoffier, L. Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis / L. Excoffier, G. Laval, S. Schneider // *Evolutionary Bioinformatics Online*. – 2005. – Vol. 1. – P. 47–50.
103. Eyre-Walker, A. Does human mtDNA recombine? / A. Eyre-Walker, Ph. Awadalla // *Journal of Molecular Evolution*. - 2001. - Vol. 53. – P. 430-435.
104. Flint, R.F. Glacial and Quaternary geology / R.F. Flint // John Wiley and Sons, New York. – 1971. – 892 pp.
105. Fu, Y.X. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection / Y.X. Fu // *Genetics*. – 1997. – Vol. 147. – P. 915–925.

106. García-Barros, E. Parsimony analysis of endemism and its application to animal and plant geographical distributions in the Ibero-Balearic region (western Mediterranean) / E. García-Barros, P. Gurrea, M.J. Luciáñez, J.M. Cano, M.L. Munguira, J.C. Moreno, H. Sainz, M.J. Sanz, J.C. Simón // *Journal of Biogeography*. – 2002. – Vol. 29. – P. 109–124.
107. Gockel, J. Isolation and characterization of microsatellite loci from *Apodemus flavicollis* (Rodentia, Muridae) and *Clethrionomys glareolus* (Rodentia, Cricetidae) / J. Gockel, B. Harr, C. Schlotterer, W. Arnold, G. Gerlach, D. Tautz // *Molecular Ecology*. – 1997. – Vol. 6. – P. 597–599.
108. Gligor, M. Hybridization between mouse lemurs in an ecological transition zone in southern Madagascar / M. Gligor, J.U. Ganzhorn, D. Rakotondravony, O.R. Ramilijaona, E. Razafimahatratra, H. Zischler, A. Hapke // *Molecular Ecology*. – 2009 – Vol. 18. – P. 520–533.
109. Goldstein, D.B. *Microsatellites: Evolution and Applications* / D.B. Goldstein, C. Schlotterer // Oxford University Press: Oxford. – 1999. – 368 pp.
110. Good, J.M. Asymmetry and polymorphism of hybrid male sterility during the early stages of speciation in house mice / J.M. Good, M.A. Handel, M.W. Nachman // *Evolution*. – 2008. – Vol. 62. – P. 50–65.
111. Gyllenstein, U. Paternal inheritance of mitochondrial DNA in mice / U. Gyllenstein, D. Wharton, A. Josefsson, A.C. Wilson // *Nature*. – 1991. – Vol. 352. – P. 255–257.
112. Hailer, F. Hybridization among three native North American *Canis* species in a region of natural sympatry / F. Hailer, J.A. Leonard // *PLoS One*. – 2008. – Vol. 3 (10). – P. 1–9.
113. Hall, T.A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment, editor and analysis program for Windows 95/98/ NT / T.A. Hall // *Nucleic Acids Symposium Series*. – 1999. – Vol. 41. – P. 95–98.
114. Hare, E.J. Island syndrome in rodents; a comparative study on island forms of the bank vole, *Myodes glareolus* / E.J. Hare // PhD. - 2009. – 299 pp.

115. Hewitt, G.M. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation / G.M. Hewitt // *Biological Journal of the Linnean Society*. – 1996. – Vol. 58. – P. 247–276.
116. Hewitt, G.M. Post-glacial recolonization of European biota / G.M. Hewitt // *Biological Journal of the Linnean Society*. – 1999. – Vol. 68. – P. 87–112.
117. Hewitt, G.M. The genetic legacy of the Quaternary ice ages / G.M. Hewitt // *Nature*. – 2000. – Vol. 405. – P. 907–913.
118. Hewitt, G.M. Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary / G.M. Hewitt // *Philosophical Transactions the Royal Society London Biological science*. – 2004. – Vol. 359, № 1442. – P. 183-195.
119. Hinton, M. Monograph of the voles and lemmings (Microtinae) living and extinct / M. Hinton // *Brit. Mus. Natur. Hist. London*. – 1926. – 488 pp.
120. Horacek, I. Glacial cycles and mammalian biodiversity of central Europe: large scale migrations or vicariance dynamics? / I. Horacek // *Geolines*. – 2000. – Vol. 11. – P. 103–107.
121. Howard, D.J. Evolution in hybrid zones / D.J. Howard, S.C. Britch, W.E. Braswell, J.L. Marshall // *The Evolution of Population*. – 2003. – Vol. 3. – P. 297–314.
122. Hudson, R.R. Turelli M. Stochasticity overrules the “three-times rule”: genetic drift, genetic draft and coalescence times for nuclear loci versus mitochondrial DNA / R.R. Hudson, M. Turelli // *Evolution*. – 2003. – Vol. 57. – P. 182–190.
123. Huntley, B. An atlas of past and present pollen maps for Europe / B. Huntley, H.J.B. Birks // *Cambridge: Cambridge University Press*. – 1983. –
124. Innan, H. Recombination or mutational hot spots in human mtDNA? / H. Innan, M. Nordborg // *Molecular Biology and Evolution*. – 2002. – Vol. 19. – P. 1122–1127.
125. Iwasa, M.A. Local differentiation of *Clethrionomys rutilus* in northeastern Asia inferred from mitochondrial gene sequences / M.A. Iwasa,

- I.V. Kartavtseva, A.K. Dobrotvorsky, V.V. Panov, H. Suzuki // *Mammalian Biology*. – 2002. – Vol. 67. – P. 157–166.
126. Jaarola, M. Phylogeography of field voles (*Microtus agrestis*) in Eurasia inferred from mitochondrial DNA sequences / M. Jaarola, J.B. Searle // *Molecular Ecology*. – 2002. – Vol. 11. – P. 2613–2621.
127. Jaarola, M. Colonization history in Fennoscandian rodents / M. Jaarola, H. Tegelström, K. Fredga // *Biological Journal of the Linnean Society*. – 1999. – Vol. 68. – P. 113–127.
128. Jankovska, V. Šafark– first palaeobotanical data of the character of Last Glacial vegetation and landscape in the West Carpathians (Slovakia) / V. Jankovska, P. Chromy, M. Niznianska // *Acta Palaeobot.* – 2002. – Vol. 42. – P. 39–50.
129. Kleppe, K. Studies on polynucleotides: Repair replication of short synthetic DNA's as catalyzed by DNA polymerases / K. Kleppe, E. Ohtsuka, R. Kleppe, I. Molineux, H.G. Khorana // *Journal of Molecular Biology*. – 1971. – Vol. 56. – P. 341–361.
130. Kondo, R. Incomplete maternal transmission of mitochondrial DNA in *Drosophila* / R. Kondo, Y. Satta, E.T. Matsuura, H. Ishiwa, N. Takahata, S.I. Chigusa // *Genetics*. – 1990. – Vol. 126. – P. 657–663.
131. Kotlik, P. Northern glacial refugium for bank vole (*Clethrionomys glareolus*) / P. Kotlik, V. Deffontaine, S.A. Mascheretti // *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*. – 2006. – Vol. 103. – P. 14860–14864.
132. Kshnyasev, I.A. Taiga rodent community before and after environmental disturbances caused by wind storm tree fall and wild fire / I.A. Kshnyasev, Y. Marin // *The 13th Rodens et Spatium Conference. Abstracts*. – 2012. – 52 p.
133. Kvist, L. Paternal leakage of mitochondrial DNA in the great tit (*Parus major*) / L. Kvist, J. Martens, A.A. Nazarenko, M. Orell // *Molecular Biology and Evolution*. – 2003. – Vol. 20. – P. 243–247.
134. Lebedev, V.S. Molecular phylogeny of the genus *Alticola* (Cricetidae, Rodentia) as inferred from the sequence of cytochrom b gene / V.S. Lebedev,

- A.A. Bannikova, A.S. Tesakov, N.I. Abramson // *Zoologica Scripta*. – 2007. – Vol. 36, № 6. – P. 547–563.
135. Ledevin, R. Evolutionary history of the bank vole *Myodes glareolus*: a morphometric perspective / R. Ledevin, J.R. Michaux, V. Deffontaine, H. Henttonen, S. Renaud // *Biological Journal of the Linnean Society*. – 2010. – Vol. 100. – P. 681–694.
136. Wilson, D.E. *Mammal Species of the World*. 3rd ed. / Eds D.E. Wilson, D.M. Reeder // Johns Hopkins University Press. – 2005. – 142 pp.
137. Markova, A.K. Late Pleistocene distribution and diversity of mammals in northern Eurasia (paleofauna Database). *Paleontologia i Evolucio* / A.K. Markova, N.G. Smirnov, A.V. Kozharinov, N.E. Kazantseva, A.N. Simakova, Kitaev L.M. // – 1995. – Vol. 28/29. – P. 5–143.
138. Melnikova (Rodchenkova), E.N. Sympatric area of *Myodes glareolus* 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.
139. Michaux, J.R. Mitochondrial phylogeography of the Woodmouse (*Apodemus sylvaticus*) in the Western Palearctic region / J.R. Michaux, E. Magnanou, E. Paradis, C. Nieberding, R. Libois // *Molecular Ecology*. – 2003. – Vol. 12, № 3. – P. 685–697.
140. Miller, S.A. A simple salting out procedure for extraction DNA from human nucleated cells / S.A. Miller, D.D. Dykes, H.F. Polesky // *Nucleic Acids Research*. – 1988. – Vol. 16. – P. 12–15.
141. Mullis, K.B. Specific synthesis of DNA in vitro via a polymerase-catalyzed chain reaction / K.B. Mullis, F.A. Faloona // *Methods Enzymol*. – 1987. – Vol. 155. – P. 335–350.
142. Mukhacheva, S.V. Responses of small mammal community to environmental pollution by emissions from copper smelter / S.V. Mukhacheva,

- Yu.A. Davydova, I.A. Kshnyasev // *Russian Journal of Ecology*. – 2010. – Vol. 41. – P. 513–518.
143. Nadachowski, A. Origin and history of the present rodent fauna in Poland based on fossil evidence / A. Nadachowski // *Acta Theriologica*. – 1989. – Vol. 34. – P. 37–53.
144. Nadachowski, A. Rodents (Rodentia). In: *Oblasowa Cave. Human Activity, Stratigraphy and Palaeoenvironment* / A. Nadachowski, B. Miękina, A. Garapich // *Institute of Archaeology and Ethnology, Polish Academy of Sciences, Krakow*. – 2003. – 176 pp.
145. Nei, M. The bottleneck effect and genetic variability in populations / M. Nei, T. Maruyama, R. Chakraborty // *Evolution*. – 1975. – P. 1–10.
146. Nei, M. *Molecular Evolutionary Genetics* / M. Nei // *Columbia University Press, New York*. – 1987. – 512 pp.
147. Newton, I. *The speciation and biogeography of birds* / I. Newton // *Academic Press*. – 2003. – 668 pp.
148. Nichols, R.A. The genetic consequences of long distance dispersal during colonisation / R.A. Nichols, G.M. Hewitt // *Heredity*. – 1994. – Vol. 72, №3. – P. 12–17.
149. Niethammer, J. Rotelmause (*Clethrionomys*) in Gewollen der Sperbereute (*Surnia Ulula*) II / J. Niethammer // *Saugetierkundliche mitteilungen*. – 1984. – Vol. 31. – P. 171–177.
150. Noor, M.A.F. Reinforcement and other consequences of sympatry / M.A.F. Noor // *Heredity*. – 1999. – Vol. 83. – P. 503–508.
151. Osipova, O.V. Experimental simulation of ancient hybridization between bank and red vole / O.V. Osipova, A.A. Sokin // *Doklady Biological Sciences*. – 2008. – Vol. 420. – P. 169–171.
152. Peman, E. Aspectos climaticos y ecologicos de los Micromamiferos del yacimiento de Eralla / E. Peman // *Munibe*. – 1985. – Vol. 37. – P. 49–57.
153. Peters, J.L. Behavioural vs. molecular sources of conflict between nuclear and mitochondrial DNA: the role of male-biased dispersal in a

- Holarctic sea duck / J.L. Peters, K.A. Bolender, J.M. Pearce // *Molecular Ecology*. – 2012. – Vol. 21, №14. – P. 3562–3575.
154. Provan, J. Phylogeographic insights into cryptic glacial refugia / J. Provan, K.D. Bennett // *Trends in Ecology and Evolution*. – 2008. – Vol. 23, №10. – P. 564–571.
155. Pucek, Z. Atlas rozmieszczenia ssakow w Polsce / Z. Pucek, J. Raczynski // Warszawa: PWN. – 1983. – 235 pp.
156. Raczynski, J. Characteristics of the species: taxonomic position, geographical range and the ecology of distribu distribution / J. Raczynski // *Ecology of the bank vole: 3–10* / Ed. K. Petruszewicz. - Warszawa: Polish Scientific Publishers. – 1983.
157. Randler, C. Avian hybridization, mixed pairing and female choice / C. Randler // *Animal Behaviour*. – 2002. – Vol. 63, №1. – P. 103–119.
158. Remington, C.L. Suture-zones of hybrid interaction between recently joined biotas / C.L. Remington // *Evolutionary Biology*. – 1968. – Vol. 3. – P. 321–428.
159. Rieseberg, L.H. Hybrid zones and the genetic architecture of a barrier to gene flow between two sunflower species / L.H. Rieseberg, J. Whitton, K. Gardner // *Genetics*. – 1999. – Vol. 152. – P. 713–27.
160. Riddle, B.R. The molecular phylogeographic bridge between deep and shallow history in continental biotas / B.R. Riddle // *Trends in Ecology and Evolution*. – 1996. – Vol. 11, №5. – P. 207–211.
161. Robovský, J. Phylogeny of Arvicolinae (Mammalia, Cricetidae): utility of morphological and molecular data sets in a recently radiating clade / J. Robovský, V. Říčánková, J. Zrzavý // *Zoologica Scripta*. – 2008. – Vol. 37, № 6. – P. 571–590.
162. Rogers, A.R. Population growth makes waves in the distribution of pairwise differences / A.R. Rogers, H. Harpending // *Molecular Biology and Evolution*. – 1992. – Vol. 9. – P. 552–569.

163. Rognon, X. Large extent of mitochondrial DNA transfer from *Oreochromis aureus* to *O. niloticus* in West Africa / X. Rognon, R. Guyomard // *Molecular Ecology*. – 2003. – Vol. 12. – P. 435–445.
164. Rowe, G. A further four polymorphic microsatellite loci in the natterjack toad *Bufo calamita* / G. Rowe, T. Beebee, T. Burke // *Conservation Genetics*. – 2000. – Vol. 1. – P. 371–373.
165. Rozas, J. DnaSP, DNA polymorphism analyses by the coalescent and other methods / J. Rozas, J.C. Sánchez-DelBarrio, X. Messeguer, R. Rozas // *Bioinformatics*. – 2003. – Vol. 19. – P. 2496–2497.
166. Runck, A.M. Postglacial expansion of the southern red-backed vole (*Clethrionomys gapperi*) in North America / A.M. Runck, J.A. Cook // *Molecular Ecology*. – 2005. – Vol. 14, №5. – P. 1445–1456.
167. Runck, A.M. Historic hybridization and persistence of a novel mitochondrial combination in red-backed voles (genus *Myodes*) / A.M. Runck, M.D. Matocq, J.A. Cook // *BMC Evolutionary Biology*. – 2009. – Vol. 9, №1. – P. 1–15.
168. Sakka, H. Comparative phylogeography of four *Apodemus* species (Mammalia: Rodentia) in the Asian Far East: evidence of Quaternary climatic changes in their genetic structure / H. Sakka, J.P. Quere, I. Kartavtseva, M. Pavlenko, G. Chelomina, D. Atopkin, A. Bogdanov, J. Michaux // *Biological Journal of the Linnean Society*. – 2010. – Vol. 100, № 4. – P. 797–821.
169. Sambrook, J. *Molecular cloning: a laboratory manual* / J. Sambrook, E.F. Fritsch, T. Maniatis // Cold Spring Harbor Laboratory Press, New York. – 1989. -
170. Shaw, K.L. Conflict between nuclear and mitochondrial DNA phylogenies of a recent species radiation: What mtDNA reveals and conceals about modes of speciation in Hawaiian crickets / K.L. Shaw // *PNAS*. – 2002. – Vol. 99. – P. 16122–16127.
171. Shurtliff, Q.R. Mammalian hybrid zones: a review / Q.R. Shurtliff // *Mammal Review*. – 2013. – Vol. 43, № 1. – P 1–21.

172. Schneider, S. Estimation of past demographic parameters from the distribution of pairwise differences when the mutation rates vary among sites: application to human mitochondrial DNA / S. Schneider, L. Excoffier // *Genetics*. – 1999. – Vol. 152. – P. 1079–1089.
173. Schmitt, T. Molecular biogeography of Europe: Pleistocene cycles and postglacial trends / T. Schmitt // *Frontiers in Zoology*. – 2007. – Vol. 4, № 11. – P. 1–13.
174. Schwartz, M. Paternal inheritance of mitochondrial DNA / M. Schwartz, J. Vissing // *The New England Journal of Medicine*. – 2002. – Vol. 347. – P. 576–580.
175. Scribner, K.T. Hybridization in freshwater fishes: a review of case studies and cytonuclear methods of biological inference / K.T. Scribner, K.S. Page, M.L. Barton // *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. – 2001. – Vol. 10. – P. 293–323.
176. Seehausen, O. Nuclear markers reveal unexpected genetic variation and a Congolese-Nilotic origin of the Lake Victoria cichlid species flock / O. Seehausen, E. Koetsier, M.V. Schneider, L.J. Chapman, C.A. Chapman, M.E. Knight, G.F. Turner, J.J. M. van Alphen, R. Bills // *2003. Proceeding of the Royal Society of London B*. – 2003. – Vol. 270. – P. 129-137.
177. Selander, R.K. Species and speciation in birds. In: D.S. Farner and J.R. King (Eds.) / R.K. Selander // *Avian Biology*. – 1971. – Vol. 1. – P. 57–147.
178. Semerikov, V.L. Nuclear and cytoplasmic variation within and between Eurasian *Larix* (Pinaceae) species / V.L. Semerikov, M. Lascoux // *American Journal of Botany*. – 2003. – Vol. 90, №8. – P. 1113–1123.
179. Shenbrot, G.I. An atlas of the geographic distribution of the arvicoline rodents of the world (Rodentia, Muridae: Arvicolinae) / G.I. Shenbrot, B.R. Krasnov // *Pensoft, Sofia-Moscow*. – 2005. – 336 pp.
180. Shurtliff, Q.R. Mammalian hybrid zones: a review / Q.R. Shurtliff // *Mammal Review*. – 2012. – Vol. 43. – P. 1–21.

181. Slatkin, M. Pairwise comparisons of mitochondrial DNA sequences in stable and exponentially growing populations / M. Slatkin, R.R. Hudson // *Genetics*. – 1991. – Vol. 129. – P. 555–562.
182. Sommer, R.S. Glacial refugia of mammals in Europe: evidence from fossil records / R.S. Sommer, A. Nadachowski // *Mammal review*. – 2006. – Vol. 36, №4. – P. 251–265.
183. Sota, T. Radiation and reticulation: extensive introgressive hybridization in the carabid beetles *Ohomopterus* inferred from mitochondrial gene genealogy / T. Sota // *Population Ecology*. – 2002. – Vol. 44. – P. 0145–0156.
184. StatSoft 2007. STATISTICA (data analysis software system), version 6.0. www.statsoft.com
185. Stenseth, N.C. Reproductive rates, survival, dispersal and cyclicity in *Clethrionomys* species: some theoretical considerations / N.C. Stenseth, T.O. Gustafsson // *Annales Zoologici Fennici*. – 1985. – Vol. 22. – P. 289–301.
186. Stewart, J.R. Refugia revisited: individualistic responses of species in space and time / J.R. Stewart, A.M. Lister, I. Barnes, L. Dalén // *Proceedings Royal Society B*. – 2010. – Vol. 277, № 1682. – P. 661–671.
187. Stone, G. Phylogeography, hybridization and speciation / G. Stone // *Trends in Ecology and Evolution*. – 2000. – Vol. 15. – P. 354–355.
188. Szymura, J.M. Analysis of hybrid zones within *Bombina*. In: *Hybrid zones and the evolutionary process* (R.G. Harrison, ed.) / J.M. Szymura // Oxford University Press. New York. – 1993. – P. 261–287.
189. Taberlet, P. Comparative phylogeography and post-glacial colonization routes in Europe / P. Taberlet, L. Fumagalli, A.G. Wust-Saucy, J-F. Cossons // *Molecular Ecology*. – 1998. – Vol. 7. – P. 453–461.
190. Tajima, F. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism / F. Tajima // *Genetics*. – 1989. – Vol. 123. – P. 585–595.

191. Tajima, F. Measurement of DNA polymorphism. In: N. Takahata and A.G. Clark (Eds.) / F. Tajima // *Mechanisms of Molecular Evolution*. Sinauer Associates, Sunderland, MA. – 1993. – P. 37–59.
192. Taylor, E.B. Historical contingency and ecological determinism interact to prime speciation in sticklebacks, *Gasterosteus* / E.B. Taylor, J.D. McPhail // *Proceedings Royal Society of London B*. – 2000. – Vol. 267. – P. 2375–2384.
193. Tautz, D. Notes on the definition and nomenclature of tandemly repetitive DNA sequences / D. Tautz // *DNA Fin Fingerprinting: State of the Science* / Eds S.D.J. Pena, J.T. Chakraborty, J.T. Epplen, A.J. Jeffreys. Birkhäuser Verlag, Basel, Switzerland – 1993. – P. 21–28.
194. Teeter, K.C. The variable genomic architecture of isolation between hybridizing species of house mice / K.C. Teeter, L.M. Thibodeau, Z. Gompert, C.A. Buerkle, M.W. Nachman, P.K. Tucker // *Evolution*. – 2010. – Vol. 64, №2. – P. 472–485.
195. Tegelström, H. Transfer of mitochondrial DNA from the northern red-backed vole (*Clethrionomys rutilus*) to the bank vole bank vole (*C. glareolus*) / M. // *Journal of Molecular Evolution*. – 1987. – Vol. 24. – P. 218–227.
196. Tegelström, H. Concordant divergence in proteins and mitochondrial DNA between two vole species in the genus *Clethrionomys* / H. Tegelström, P-V. Wyöni, H. Gelter, M. Jaarola // *Biochemical Genetics*. – 1988. – Vol. 26. – P. 223–237.
197. Tesakov, A.S. Evolution of the bank voles (*Clethrionomys*, Arvicolidae) / A.S. Tesakov // *Acta Zoologica Cracoviensia*. – 1996. – Vol. 39. – P. 541–547.
198. Tesakov, A.S. *Clethrionomys* Tilesius, 1850 is the valid generic name for red-backed voles and *Myodes* Pallas, 1811 is a junior synonym of *Lemmus* Link, 1795 / A.S. Tesakov, V.S. Lebedev, A.A. Bannikova, N.I. Abramson // *Russian Journal of Theriology*. – 2010. – Vol. 9. – P. 83–86.
199. Thompson, J.D. CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties

- and weight matrix choice / J.D. Thompson, D.G. Higgins, T.J. Gibson // *Nucleic Acids Research*. – 1994. – Vol. 22. – P. 4673–4680.
200. Trigo, T.C. Inter-species hybridization among Neotropical cats of the genus *Leopardus*, and evidence for an introgressive hybrid zone between *L. geoffroyi* and *L. tigrinus* in southern Brazil / T.C. Trigo, T.R.O. Freitas, G. Kunzler, L. Cardoso, J.C.R. Silva, W.E. Johnson, S.J. O'brien, S.L. Bonatto, E. Eizirik // *Molecular Ecology*. – 2008. – Vol. 17. – P. 4317–4333.
201. Tsaousis, A.D. Recombination in published animal mtDNA sequences widespread / A.D. Tsaousis, D.P. Martin, E.D. Ladoukakis, D. Posada, E. Zouros // *Molecular Biology and Evolution*. – 2005. – Vol. 22. – P. 925–933.
202. Valiranta, M. Scattered late-glacial and early Holocene tree populations as dispersal nuclei for forest development in north-eastern European Russia / M. Valiranta, A. Kaakinen, P. Kuhry, S. Kultti, J.S. Salonen, H. Seppa // *Journal of Biogeography*. – 2011. – Vol. 38. – P. 922–932.
203. Vandewege, M.W. Evidence of hybridization between *Elaphe bairdi* and *Elaphe obsoleta lindheimeri* including comparative population genetics inferred from microsatellites and mitochondrial DNA / M.W. Vandewege, D. Rodriguez, J.P. Weaver, T.D. Hibbitts, M.R.J. Forstner, L.D. Densmore // *Journal of Herpetology*. – 2012. – Vol. 46, №1. – P. 56-63.
204. Vanin, E.F. Processed pseudogenes: characteristics and evolution / Vanin E.F. // *Annual Review of Genetics*. – 1985. – Vol. 19. – P. 253–272.
205. Wiens, J.J. Discordant mitochondrial and nuclear gene phylogenies in emydid turtles: implications for speciation and conservation / J.J. Wiens, C.A. Kuczynski, P.R. Stephens // *Biological Journal of the Linnean Society*. – 2010. – Vol. 99, № 2. – P. 445–461.
206. Williams, M. *Quaternary Environments* / M. Williams, D. Dunkerley, P. De Deckker, P. Kershaw, J. Chappel // Oxford University Press, New York. – 1998. – 329pp.

207. Willis, K.J. Trees or no trees? The environments of central and eastern Europe during the last glaciation / K.J. Willis, T.H. van Andel // *Quaternary Science Review*. – Vol. 23. – P. 2369–2387.
208. Willis, K.J. The full-glacial forests of central and southeastern Europe / K.J. Willis, E. Rudner, P. Sümegei // *Quaternary Research*. – 2000. – Vol. 53. – P. 203–213.
209. Wójcik, J.M. Chromosome races of the common shrew *Sorex araneus* in Poland: a model of karyotype evolution / J.M. Wójcik // *Acta Theriologica*. – 1993. – Vol. 38. – P. 315–338.
210. Wójcik, J.M. Phylogeographic signatures of northward post-glacial colonization from high-latitude refugia: a case study of bank voles using museum specimens / J.M. Wójcik, A. Kawałko, S. Marková, J.B. Searle, P. Kotlík // *Journal of Zoology*. – 2010. – Vol. 281. – P. 249–262.
211. Zhou, S.Z. Quaternary glaciations in China / S.Z. Zhou, L. Jijun, S.Q. Zhang, J.D. Zhao, J.X. Cui // *Quaternary glaciations – extent and chronology, part III* / Ehlers J., Gibbard P.L., eds. – Chinese Academy of Sciences, Beijing. – 2004. – P. 105–113.
212. Zink, R.M. Bird species diversity / R.M. Zink // *Nature*. – 1996. – Vol. 381. – 566 pp.
213. Zimmermann, K. Die märkische Rötelmaus: analyse einer population / K. Zimmermann // *Märkische Tierwelt*. Berlin. – 1937. – Vol. 3. – P. 24–40.
214. Yalden, D.M. The history of British mammals / D.M. Yalden, P. Barrett // T., A.D. Poyser Ltd, London. – 1999. – 305pp.

Приложение А. Материал *M. glareolus* взятый из ГенБанка.

Страна	Регион (номер на карте рис. 2)	Северная широта	Восточная долгота	Номера в ГенБанке и в базе «Таксон»
Франция	1.Armendarits	43°17'	1°10'W	EF408066; EF408063; EF408064; EF408065
	2.Ponson de Bat	43°19'	0° 01'W	EF408062; EF408070; EF408071
	3.Néouvielle	42°33'	0°04'	EF408068
	4.Py Mantet	42°30'	2°21'	AJ639691; EF408075; EF408074; EF408060; AJ639678; AJ867980
	5.Hérépian	43°21'	3°03'	EF408073
	6.Paussac	45°12'	0°18'	AJ639682
	7.Bourdeilles	45°19'	0°35'	AJ639683
	8.Saint-Aignan	47°51'	2°19'	EF408072
	9.Cadouin	44°28'	0°31'	EF408069
Италия	10. Calabria, Massiccio del Pollino	39°56'	16°01'	HE604953
	11. Calabria, Catena Costiera	39°17'	16°08'	HE604957; HE604958; HE604959
	12. Calabria, Sila	39°01'	16°38'	HE604971; HE604970; HE604969; HE604968; HE604967; HE604966; HE604965
	13. Calabria, Aspromonte	38°07'	15°54'	HE604961; HE604963; HE604964; HE604962; HE604960
	14.Abruzzes	42°10'	13°50'	EU483555; EU483554
	15.Rome	41°52'	12°28'	EU483552; EU483551; EU483553
	16.Vulture Mountain	40°45'	15°39'	EU483550; EU483549
	17.Gargano	41°46'	15°59'	EU483547; EU483548; EU483546
	18.Marche, Serra de' Conti	43°20'	13°05'	HE604986; HE604985; HE604984; HE604987; HE604988
	19.Lazio, Selva del Lamon	42°25'	11°43'	HE604954
	20.Lazio, Settebagni	41°58'	12°30'	HE604990; HE604989
	21.Lazio, Monti della Tolfa	42°08'	11°54'	HE604955pir; HE604956

	22.Lombardia, Morbegno	46°00'	9°25'	HE604978
	23.Trentino	46°08'	11°30'	AJ639692; DQ472243; DQ472242; DQ472244; DQ472245
	24.Lucretili mountains	42°02'	12°32'	AJ639667
	25.Chiusi della Verna	43°42'	11°55'	AJ639664; AJ639663
	26.Pietraporzio	44°11'	7°01'	AJ639681
	27.Trentino-Alto Adige, Pieve tesino	46°12'	11°49'	HE604979
	28.Valle d'Aosta, Aosta	45°41'	7°08'	HE604976; HE604975; HE604974; HE604973; HE604972
Испания	29.Navarre	42°58'	1°30'W	EF408061; AJ639695
Турция	30.Uludağ mountains	40°07'	29°11'	AJ639697
Македония	31.Pelister mountains	40°58'	21°11'	AJ639660; AJ639670; AJ639668;
Болгария	32.Rila mountains	42°00'	23°23'	AJ639699; AJ639700; DQ472235; DQ472232; DQ472234;
	33.Western Rhodopi	41°30'	24°30'	AJ639702; DQ472236; DQ472237
	34.Elena	42°52'	25°51'	DQ472252
	35.Vitosha mountains	42°12'	23°00'	DQ472238; DQ472241; DQ472240; DQ472239; DQ472233
	36.Solnik	42°55'	27°38'	DQ472251
Сербия и Черногория	37.Капаоник mountains	43°14'	20°49'	DQ472300; DQ472303; DQ472301; DQ472302; DQ472299; DQ472304
	38.Biogradsko Jezero	42°30'	19°22'	DQ472270
	39.Sremski Karlovci	45°10'	19°54'	DQ472298; DQ472297
	40.Strmosten	44°05'	21°38'	DQ472295; DQ472296
Румыния	41.Băile Herculane	44°52'	22°26'	AJ867958
	42.Maramureş	47°35'	23°33'	EF408081
	43.Bacău	46°32'	26°49'	DQ472254; DQ472255; EU483545; DQ472253
	44.Cluj-Napoca	46°46'	23°35'	DQ472274
	45.Retezat mountains	45°11'	22°27'	DQ472317
Венгрия	46.Târgu Mureş	46°21'	20°02'	AJ867960
	47.Nagycsány	45°52'	17°56'	DQ472248; DQ472243; DQ472250; DQ472249
	48.Ócsa	47°17'	19°13'	DQ472345
	49.Zala	46°30'	17°00'	AJ867954

Хорватия	50.Nova Gradiška	45°15'	17°22'	DQ472330
	51.Jastrebarsko	45°44'	16°38'	DQ472326; DQ472328; DQ472327
	52.Vrbovsko	45°22'	15°4'	DQ472329
Словения	53.Dol pri Ljubljani	46°06'	14°40'	DQ472325; DQ472324; DQ472323
	54.Radenci	46°38'	16°02'	DQ472332; DQ472333
	55.Livek	46°07'	13°20'	AJ867953
Словакия	56.Svätý Jur	48°13'	17°13'	DQ472321; DQ472320; DQ472289; DQ472322
	57.Oravice	49°12'	19°45'	DQ472269; DQ472268; DQ472265; DQ472266; DQ472267
	58.Rozhanovce	48°45'	21°20'	DQ472275; DQ472277
	59.Bardejov	49°10'	21°15'	DQ472309; DQ472310; DQ472306
	60.Domaníky	48°09'	18°35'	DQ472264
	61.Košice	48°46'	21°22'	AJ867949
	62.Jezersko	49°10'	20°11'	DQ472262
Чешская республика	63.Lednice	48°47'	16°48'	DQ472314; DQ472313;
	64.Novy Hamr	50°27'	15°03'	DQ472280;
	65.Mšec	50°12'	13°54'	DQ472342; DQ472281
	66.Kašperské Hory	49°04'	13°19'	DQ472272;
	67.Smilkov	49°36'	14°37'	DQ472282; DQ472283; DQ472285; DQ472284
	68.Vranovice	48°58'	16°36'	DQ472312; DQ472311; DQ472271
	69.Veselí nad Lužnicí	49°08'	14°41'	DQ472290
	70.Bohdašín	50°30'	16°07'	DQ472258; DQ472257
	71.Děčín	50°46'	14°11'	DQ472279; DQ472278;
	72.České Budějovice	48°58'	14°28'	DQ472292; DQ472293; DQ472291;
	73.Nezdenice	49°00'	17°26'	DQ472261; DQ472260
	74.Frýdek Místek	49°42'	18°22'	DQ472287; DQ472286
	75.Prachov	50°28'	15°18'	DQ472315; DQ472305
	76.Ostrava	49°29'	18°09'	DQ472288
Польша	77.Cisna	49°12'	22°19'	FJ881400; FJ881401; FJ881399; FJ881402
	78.Kadyny	54°17'	19°29'	FJ881403; FJ881404
	79.Stary Kraków	54°26'	16°36'	FJ881405; FJ881407
	80.Popowo Podles'ne	52°39'	17°33'	FJ881408; FJ881409; FJ881410; FJ881411;
	81.Wis'niowa	49°52'	21°38'	FJ881413; FJ881414;

			FJ881412
82.Olkusz	50°16'	19°33'	FJ881415; FJ881416; FJ881417; FJ881418; FJ881419;
83.Swierzawa	51°00'	15°53'	FJ881422; FJ881423; FJ881420; FJ881421; FJ881424
84.Strzałowo	53°46'	21°27'	FJ881425; FJ881427; FJ881430; FJ881429; FJ881426
85.Les'no	53°50'	18°56'	FJ881431; FJ881432; FJ881433; FJ881434; FJ881435; FJ881436
86.Przysucha	51°20'	20°38'	FJ881397; FJ881395; FJ881394; FJ881396
87.Rogalice	50°57'	17°35'	FJ881393; FJ881392; FJ881391; FJ881390; FJ881389;
88.Kobylnica	52°26'	17°04'	FJ881491
89.Polichno	50°54'	19°42'	FJ881483; FJ881481; FJ881482
90.Wschowa	51°48'	16°18'	FJ881437; FJ881438; FJ881439
91.Ruda R'oz'aniecka	50°19'	23°11'	FJ881443; FJ881441; FJ881442; FJ881440
92.Rozdoły	53°17'	14°43'	FJ881448; FJ881450; FJ881451;
93.Rzepin	52°20'	14°49'	FJ881453; FJ881454; FJ881456
94.Lipa	50°41'	22°03'	FJ881468; FJ881469; FJ881470
95.Morskie Oko	49°15'	20°06'	FJ881474;
96.Zagodz'on	51°28'	21°26'	FJ881476; FJ881478; FJ881475
97.Łława	53°35'	19°33'	FJ881479; FJ881480
98.Białowieza	52°44'	21°3'	AJ639708
99.Puławy	51°15'	21°34'	AJ639669
100.Sobibo' r	51°28'	23°38'	FJ881447; FJ881445; FJ881446; FJ881444
101.Białowiez'a	52°40'	23°51'	FJ881487; FJ881485; FJ881484; FJ881486; FJ881488' FJ881471; FJ881472; FJ881473
102.Kry'nszczak	51°59'	22°21'	FJ881467; FJ881466; FJ881465

	103.Z'ytkiejmy	54°20'	22°40'	FJ881458; FJ881460; FJ881461; FJ881457; FJ881459
	104.Łochów	52°31'	21°41'	FJ881464; FJ881462; FJ881463
	105.Urwitalt	53°48'	21°41'	FJ881490; FJ881489
Германия	106.Bavaria	48°37'	11°58'	DQ090758; DQ090759; DQ090751; DQ090755; DQ090752; DQ090753; DQ090757; DQ090756; DQ090760
	107.Kubelhof	49°08'	9°26'	DQ472319
	108.Gera	50°31'	12°03'	AJ867978
	109.Parchim	53°25'	11°50'	AJ867977; AJ867976; AJ867975; AJ867974
Австрия	110.Osttirol	47°08'	10°30'	AJ639696; AJ639676; AJ639694
	111.Bezau	47°22'	9°58'	DQ472336; DQ472337
	112.Karnten	47°01'	13°13'	AJ639693
	113.Lunz am See	47°51'	15°03'	DQ472334; DQ472335
	114.Tirol	47°13'	11°24'	AJ639685; AJ639690; AJ639688; AJ639689
	115.Radurschtal	46°55'	10°35'	DQ472341
	116.Stockerau	48°22'	16°13'	DQ472339; DQ472338; DQ472340
Великобритания	117.Wales	52°22'	3°41'W	AY309421; AY309420
	118.Cambridgeshire	52°15'	0°0'	AJ867970
	119.Gwent	51°44'	3°15'W	AJ867971; AJ639665
	120.Kielder	55°13'	2°34'W	AJ867972; AJ639662
	121.Derbyshire	53°13'	1°30'W	AJ639666
Бельгия	122.Virelles	50°1'	4°12'	AJ867965; AJ867973
Швейцария	123.Evolene	46°7'	7°30'	AJ639674; AJ639675
	124.Ardez	47°46'	10°11'	DQ472343; DQ472344
Литва	125.Zemaitijos national park	56°02'	21°33'	AJ639686; AJ867967
	126.Alytus	54°23'	24°3'	AJ639684
Украина	127.Rovno	50°47'	25°56'	DQ472247
	128.Britavka	48°10'	29°7'	DQ472246
	129.окрестности Киева	50°21'	30°27'	DQ472231; DQ472230
Финляндия	131.Puhos	62°02'	29°32'	AY185796
	132.Sotkamo	64°07'	28°22'	AF429812; AY309419; AF429813

Россия	134.Омская область	54°58'	73°22'	AF367074; AF429781; AF429782; AF429786; AF429788; AF429783; AF429784; AF429785; AF367079
	135.Новосибирская область	55°00'	82°32'	AF367076
	136.НижеНовгородская область	56°19'	44°00'	AF429804; AF429798; AF429805; AF429803; AF367083
	138.Самарская область	53°13'	50°10'	AY062906; AY062904; AF367081; AY062907; AY062900

**Приложение Б. Экземпляры *M. glareolus* использованные при
краниометрическом анализе.**

Номер выборки	Локалитет	Координаты	Коллекционный номер	Количество образцов
1.	республика Карелия, Лоухский район, Белое море, мыс Картеш	около 66°19'N, 33°40'E	88066, 88067, 88068, 88073, 88564, 88565, 88569, 88573	8
	Карелия, Лоухский район, Белое море, о. Песчаный	около 66°17'N, 33°54'E	88070	1
	Карелия, Лоухский район, Белое море, пос.Чупа	около 66°16'N, 33°04'E	88576, 88577	2
	Карелия, Лоухский район, Белое море, дер.Кереть	около 66°17'N, 33°33'E	88510, 88511	2
	Карелия, Лоухский район, Белое море, о.Средний	около 66°16'N, 33°39'E	88509, 66454, 66462, 66464, 66465	5
2.	республика Карелия, о-в Соловки, окр. Губы Глубокой	около 65°04'N, 35°45'E	43593-43598	6
	Соловецкие острова, о-в Лесной, окр. Долгой губы	около 65°03'N, 35°48'E	43582, 43583, 43584, 43587, 43589, 43588	6
	Соловецкие острова, о-в Горелый, окр. Долгой губы	около 65°01'N, 35°45'E	43591, 43592	2
	Соловецкие острова	около 65°04'N, 35°41'E	20335, 43580, 93775	3
3.	Мурманская область, Лапландский заповедник, точное местонахождение неизвестно		1211, 1209, 232, 1370, 1350, 1356, 1317, 1349, 1314, 1369, 1320, 1300, 952, 433, 242, 509, 512, 392, 483, 1091	20
4.	Калининградская область, Балтийское шоссе, ост. Памятник	около 54°44'N, 20°24'E	72067, 72077, 72193, 72191, 72196, 72187, 72185, 72186, 72175, 72171, 72172, 72174, 72169, 72121	14
	Калининградская обл., пос. Переславское	около 54°48'N, 20°15'E	71965, 71977, 72002, 71967	4
	Калининградская обл., Нестеровский р-н,	около 54°49'N, 20°42'E	72041	1

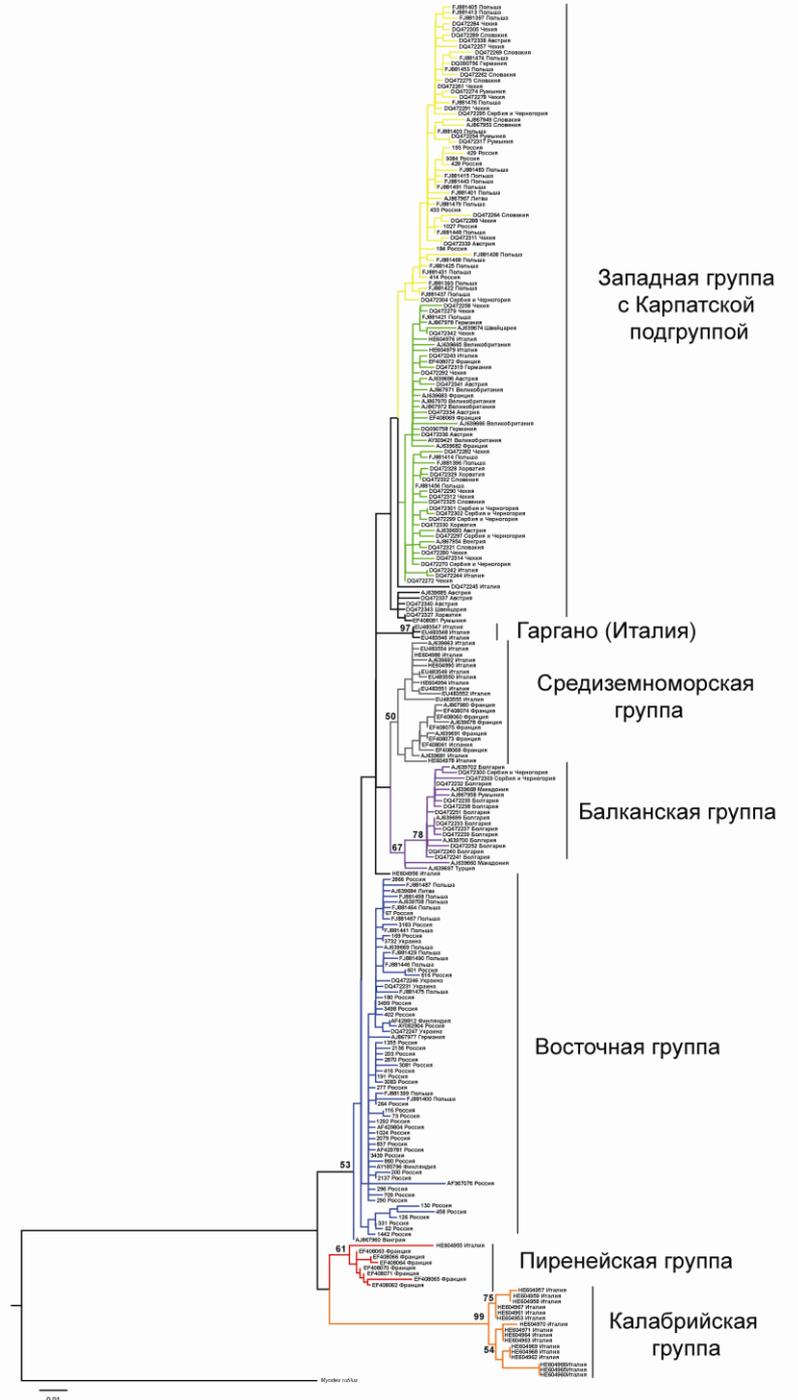
	Космодемьянское			
	Калининградская обл., Нестеровский р-н, пос. Выштытис	около 54°40'N, 22°36'E	72198	1
5.	Ленинградская обл., Белогорка близ станции Сиверская	около 59°20'N, 30°03'E	43276, 43277, 43283, 43281, 43267, 43266, 43265, 19608	8
	Карелия, о.Валаам, северный берег острова	около 61°23'N, 30°56'E	87902, 87903	2
	Ленинградская обл., Комарово	около 60°10'N, 29°48'E	45281	1
	Ленинградская обл., окр. Тигоды	около 59°06'N, 31°04'E	43284, 43213	2
	Ленинградская обл., Саблино	около 59°37'N, 30°44'E	68-1926	1
	Ленинградская обл., Старый Петергоф, имение Сергиевка	около 59°52'N, 29°55'E	43251, 43247, 43244, 43250, 43242	5
6.	Рязанская обл., Михайловский р-н, с. Нюховец	около 53°55'N, 39°06'E	43667, 43669, 61531, 61548, 61598, 43668	6
	Рязанская обл., Данковский уезд, с. Ягодное	около 53°36'N, 41°16'E	43670, 61550, 61568, 61571	4
	Рязанская обл., Лапотковский мыс, точное местонахождение неизвестно		61540	1
7.	Московская обл., Измайлово	около 55°45'N, 37°49'E	88387, 43637, 43640, 43650, 61504, 300- 1913	6
	Московская обл., Петровско-Разумовск	около 56°10'N, 37°44'E	34775	1
	Московская обл., под Клином, дер. Трунеево	около 56°21'N, 36°40'E	21374, 21376, 21377, 21378	4
	Московская обл., близ г. Богородск, парк Шibaева	около 55°50'N, 38°27'E	43653, 43652	2
	Московская обл., точное местонахождение неизвестно		300-1913, 61509	2
8.	Башкирия, в 35 км к северу от станции Кувандык	около 51°47'N, 57°24'E	29976, 29977, 29979, 29982, 29983, 29984,	17

			29986, 29987, 29988, 29989, 29990, 29991, 29992, 29993, 29994, 29998, 29981	
9.	Саратовская обл., окрестности г. Вольска	около 52°02'N, 47°22'E	43714, 43707, 43716, 43708, 43710, 43713, 43712, 43706	8
	Саратовская обл., с. Баз- Карабулак	около 52°17'N, 46°24'E	29309, 43703, 29303, 29302, 29308, 29307, 29301, 29306	8
	Саратовская обл., г. Пугачев	около 52°01'N, 48°48'E	25566, 25563	2
10	Самарская обл., Тимашево	около 53°21'N, 51°11'E	36477, 36478, 36479, 36480, 36483, 36484	6
	Самарская обл., Куйбышевский гос. З-к, остров Середыш	около 53°11'N, 49°20'E	33062, 33118, 33122, 33123, 33121, 32985	6
	Самарская обл., Бузулукский уезд, с. Преображенка	около 53°05'N, 50°07'E	43697, 43699, 43700	3
11	Казахстан, Западно- Казахстанская обл., Приуральный р-н, пос. Январцево	около 51°25'N, 52°15'E	35839, 35851, 35835, 35853, 35849, 35845, 35847, 35852, 35846, 35850, 35832, 35844, 35857	13
	Казахстан, Приуральный р- н, б. Урала, близ. села Красноармейского	около 51°25'N, 52°09'E	35861, 35860	2
	Казахстан, Приуральный р- н, с. Погодаево	около 51°36'N, 51°06'E	43727	1
	Казахстан, Приуральный р- н, близ хутора Петрова	около 51°33'N, 52°14'E	35862, 35863, 35864	3
12	Псковская обл., Гдовский р- н, д. Гашково	около 58°55'N, 27°55'E	95801, 95802	2
	Псковская область, Гдовский р-н, с. Хтины	около 58°36'N, 28°04'E	88389, 88390	2
	Псковская область, Себежский р-н, Аннинское	около 58°12'N, 28°41'E	70573, 70583	2
	Ленинградская обл., Кингисепский р-н, 2 км к з. от п. Курголово	около 59°46'N, 28°09'E	82417, 82414	2

	Ленинградская обл., Пустынька	около 59°03'N, 28°13'E	43200, 43201	2
	Эстония, Хелленурме	около 58°07'N, 26°23'E	43624, 43626, 43625	3
	Эстония, Тарту	около 58°22'N, 26°41'E	33465	1
13	р.Сев. Двина, карьер, точное местонахождение неизвестно		38867, 38879, 38869, 38870, 38871, 38873, 38877, 38878	8
14	Тверская обл.. Вышневолоцкий р-н, точное местонахождение неизвестно		33673, 33666, 33674, 33662, 33690, 33686, 33683, 33684, 33658, 33660, 33663, 33687, 33659, 50-1949	14
15	Башкирия, Зилаирский р-н, точное местонахождение неизвестно		30037, 30040, 30035, 30036, 30030, 30038, 30034, 30041, 30033, 30039	10
16	Новгородская обл., Лычковский р-н, близь дер. Яшница (хутор Быстрый бор)	около 57°55'N, 32°24'E	32838, 32845, 32849, 32851, 32868	5
	Новгородская обл., Семеновщина	около 57°55'N, 32°41'E	43622, 43621, 43620, 43623	4
17	Белоруссия, Витебская обл., Амбросовичи	около 55°12'N, 29°39'E	43690, 43691	2
	Белоруссия, окр. г.Минска, Прилуки,	около 53°47'N, 27°25'E	25898, 19439	2
	Белоруссия, окр. г.Минска, д. Подгай	около 53°47'N, 27°26'E	19437, 19436	2
	Белоруссия, окр. г.Минска, с. Языль	около 52°59'N, 27°57'E	43687	1
	Белоруссия, Беловежская пуца	около 52°42'N, 23°50'E	43688	1
18	Украина, Киевская обл., Умань, Софиевка	около 48°44'N, 30°12'E	43683	1
	Украина, 10 км к с-з от г. Рогатин	около 49°24'N, 24°36'E	69729	1
	Украина, (Закарпатская обл.), Раховский р-н, окр. С. Ясиня	около 48°16'N, 24°22'E	42021, 42020, 42015	3

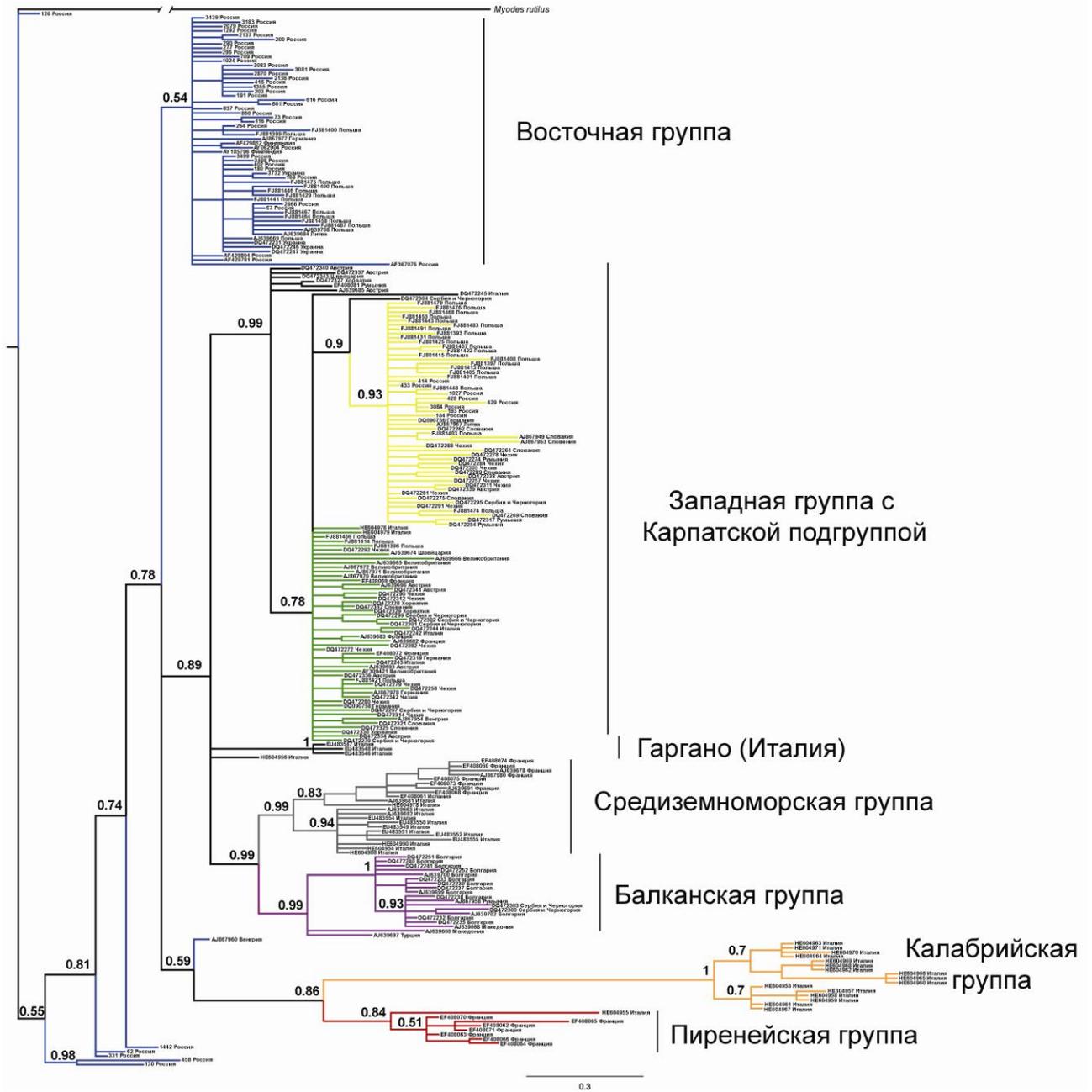
	Украина, (Закарпатская обл.), Перечинский р-н, Полонина ровная	около 48°44'N, 22°29'E	42026	1
19	Украина, Черниговская обл., Козелецкий р-н, окр. С. Самойловки	около 51°07'N, 30°57'E	75133, 75134, 75135	3
	Украина, Черниговская обл., Батурин	около 51°20'N, 32°52'E	61467	1
	Украина, Харьковская обл., Валковский уезд, с. Ракитное	около 49°48'N, 35°57'E	75390	1
	Украина, Харьковская (обл.) губ., Сев-Донецкая биологич. Ст., окр. Г. Змиева	около 49°41'N, 36°20'E	43676	1

Приложение В. Филогенетическая реконструкция *M. glareolus*, построенная методом ML (244 экземпляров) на основе фрагмента цит *b* (866 пн).



В качестве внешней группы используется последовательность *M. rutilus*. Поддержки меньше 50% не показаны. Оранжевым цветом обозначена Калабрийская группа, красным Пиренейская группа, синим Восточная группа, фиолетовым Балканская группа, серым Средиземноморская группа, зеленым Западная группа и желтым

Приложение Г. Реконструкция филогенетических отношений *M. glareolus*, построенная Байесовым методом (244 экземпляров) на основе фрагмента цит *b* (866 пн).



В качестве внешней группы используется последовательность *M. rutilus*. Апостериорные вероятности меньше 0.5 не показаны. Оранжевым цветом обозначена Калабрийская группа, красным Пиренейская группа, синим Восточная группа, фиолетовым Балканская группа, серым Средиземноморская группа, зеленым Западная группа и желтым цветом Карпатская подгруппа Западной группы.