

УДК 575.2+599.323.4

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ГЕТЕРОГЕННОСТЬ ПОЛЕВОЙ МЫШИ (*APODEMUS AGRARIUS* PALLAS, 1771) МАГАДАНСКОЙ ОБЛАСТИ И ЮГА ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ ПО РЕЗУЛЬТАТАМ ИССЛЕДОВАНИЯ АЛЛОЗИМНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

М. Ю. Засыпкин¹, А. А. Примак¹, М. В. Павленко², Н. Е. Докучаев¹

¹ Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, г. Магадан

E-mail: mzasyp@ibpn.ru

² Биолого-почвенный институт ДВО РАН, г. Владивосток

E-mail: pavlenko@ibss.dvo.ru

Сопоставляются данные по аллозимной изменчивости некоторых биохимических маркеров генов полевой мыши – недавнего вселенца на территорию Магаданской области, с аналогичными из возможных регионов – «доноров». Между исследованными выборками по большинству проанализированных локусов отмечена значительная генетическая гетерогенность. Поскольку существенной потери генетической изменчивости на новой освоенной территории не наблюдается, можно предположить, что эта группировка полевой мыши могла произойти в результате неоднократных завозов зверьков из различных районов юга Дальнего Востока. Результаты исследования пока не позволяют дать однозначный ответ на вопрос о происхождении магаданского «анклава» этого вида.

Ключевые слова: полевая мышь, *Apodemus agrarius*, генетическая гетерогенность, аллозимная изменчивость, электрофорез, Магаданская область, Дальний Восток России.

ВВЕДЕНИЕ

Полевая мышь (*Apodemus agrarius* Pallas, 1771) – новый вид в фауне Магаданской области. Впервые несколько особей этого грызуна были отловлены в пос. Талон в 1995 г., а позже и в районе Снежной Долины (Докучаев и др., 2001). До этого полевые мыши в Магаданской области не отмечались (Чернявский, 1984; Наземные..., 1984). На новую территорию полевая мышь, скорее всего, была завезена из Приморья или Хабаровского края с морскими поставками сельскохозяйственной продукции. Здесь она нашла достаточно благоприятные условия для существования и в настоящее время стала обычной на сельскохозяйственных землях и частных огородах. В таких местах ее численность может достигать 400 экз. на 1 га (Примак и др., 2004). Отдельные животные в настоящее время осваивают естественные биотопы в поймах рек.

Ареал полевой мыши состоит из двух частей: Европейско-Сибирско-Казахстанской и Дальневосточно-Китайской (Карасева и др., 1992) с дизъюнкцией в районе Забайкалья. В Северо-Восточной Палеарктике в последние годы отмечено расширение границ ареала вида, обусловленное в значительной мере хозяйственной деятельностью человека (Карасева и др., 1992; Тихонова и др., 1992; Тупикова и др., 2000).

Несмотря на обширный ареал, полевая мышь как объект геногеографических исследований в многочисленных публикациях по аллозимной изменчивости мышей рода *Apodemus* представлена крайне слабо. В большинстве работ этот вид рассматривался в контек-

сте межвидовой аллозимной дифференциации (Межжерин, 1997; Britton-Davidian et al., 1991; Filippucci et al., 2002). При этом оценки параметров аллозимной изменчивости (ПАИ) у полевой мыши были основаны на анализе малочисленных выборок из ограниченного числа локалитетов, преимущественно из европейской части ареала. Известно несколько работ по изменчивости отдельных белковых локусов в изолированных городских и островных популяциях полевой мыши в Европе и Восточной Азии (Dobrovolska et al., 1983; Dobrovolska, Wolanska, 1985; Hon-Tsen Yu, 1995). Исследования аллозимной изменчивости этого вида на территории России в 90-х гг. прошлого века проводились в БПИ ДВО РАН (Павленко, Воронцов, 1990; Павленко, Козлова, 1990; Pavlenko, 1994; Павленко, 1997). В Приморье обнаружена высокая внутривидовая гетерогенность по частотам аллелей и генотипов трансферрина, который в выборках из западной части ареала оказался мономорфным (Павленко, 1997). В изолированной выборке с о. Большой Пелис в зал. Петра Великого была показана фиксация редкого (в других выборках) аллеля трансферрина (Костенко и др., 2003). В то же время исследование хромосомной изменчивости не выявило маркеров, надежно дифференцирующих популяции из географически удаленных частей видового ареала (Картавцева, Павленко, 2000).

Хотя количество работ с применением метода электрофореза нативных ферментов в последние годы резко сократилось, этот метод до сих пор не потерял актуальности и позволяет решать некоторые задачи, где не могут быть использованы молекулярно-генетические методы. Для массового скрининга популяций по большому спектру маркеров и оценки уровня генетической

изменчивости природных популяций он по-прежнему остается одним из наиболее надежных методов. Сопоставление генных частот и анализ картины геногеографической изменчивости по ареалу, возможно, позволит установить, откуда произошел завоз полевой мыши на территорию Магаданской области, и понять особенности ее расселения.

На текущий момент опубликованы лишь предварительные данные о генетической изменчивости *Apodemus agrarius* с территории Магаданской области (Примак и др., 2004, 2005). Они, в частности, показали, что значения ПАИ выборки полевой мыши из пос. Талон оказались весьма высоки и что значительной потери уровня генетической изменчивости за счет дрейфа генов не произошло.

Точно неизвестно ни количество завезенных в Магаданскую область полевых мышей, давших начало местным популяциям, ни число завозов, ни места их «стихийной» интродукции. Тем не менее логично предположить, что при формировании популяционных группировок данного вида на территории Магаданской области мог проявиться «эффект основателя». Вполне вероятно, что локальные поселения, или микропопуляции, образовавшиеся в Магаданской области вокруг поселков, находящихся на достаточно большом удалении друг от друга, образованы особями, завезенными из разных частей природного ареала. А так как данный вид обитает в специфических условиях (в основном на сельхозугодьях), то и обмен животных между разными группировками, скорее всего, будет очень низким. Следовательно, каждая такая группировка может обладать уникальным аллелофондом и отличаться как от других групп, так и от исходных популяций.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Полевые мыши, материалы по которым представлены в статье, были отловлены в 2003–2005 гг. в следующих пунктах Дальнего Востока (жирный шрифт соответствует таблице): Магаданская область (пос. Талон, 2003 г. – 62 экз., ТАЛОН); Хабаровский край (с. Георгиевка, 2004 г. – 95 экз. ХАБ-Г; остров у левого берега Амура, пристань Дачная, г. Хабаровск, 2005 г. – 58 экз., ХАБ-Д); юг Приморского края, 2004 г. – 52 экз., Ю-ПРИМ; Буреинский район, Амурская область, 2004 г. – 6 экз., Еврейская АО, 2004 г. – 5 экз., АО-ЕАО.

Для изучения уровня аллозимной изменчивости применялся метод электрофореза в вертикальных блоках 6–8,5%-ного полиакриламидного геля в оригинальной модификации (Засыпкин, 1987) с использованием Трис-ЭДТА-бортной непрерывной (Peacock et al., 1965) и Трис-глициновой прерывистой (Davis, Ornstein, 1959) буферных систем. Последующее выявление ферментативной активности либо окраска на общий белок проводилась по общепринятым методам (Harris, Norrison, 1976; Mancenko, 2003) с некоторыми модификациями (Засыпкин, 1982, 1983, 1986, 1987; Засыпкин и др., 2001).

Статистическая обработка материалов проводилась с использованием обычных подходов и методов (Урбах, 1964; Workman, Niswander, 1970; Животовский, 1991; Вейр, 1995) при помощи компьютерных программ CHIHW и CHIRXC (Zaykin, Pudovkin, 1993).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Для восьми локусов из талонской выборки (Примак и др., 2004, 2005) ранее был обнаружен высокий уровень полиморфизма (в скобках указаны полокусные значения наблюдаемой гетерозиготности $H_{(obs)}$): малик-энзим Me (0,166); глюкозодегидрогеназа Gdh (0,468); пероксидаза Rx-M (0,323); глюкозофосфатизомераза Gpi (0,225); мышечная и почечная «нафтоловые» эстеразы Es-M1 (0,548) и Es-K2 (0,274), а также мышечные «нафтоловые» кислые фосфатазы Acp-M1 (0,210) и Acp-M2 (0,410).

Весьма интересен факт обнаружения двух мышечных «нафтоловых» эстераз Es-M1 и Es-M2, у которых корреляция генотипов равна 100%. При этом, исходя из полученных данных, Es-M1 по четвертичной структуре является тримерным белком (четыре зоны активности у гетерозигот), в то время как Es-M2 – мономер (гетерозиготы из двух зон активности). Данное явление может быть объяснено тесным сцеплением генных локусов, модификацией единого белка-предшественника, а также альтернативным сплайсингом единой м-RНК. Не имея возможности достоверно проверить эти предположения, мы приняли, что данные ферменты – продукты одного генного локуса. Это было учтено при определении значений ПАИ.

Частоты аллелей во всех полиморфных локусах оказались равновесными, за исключением глюкозодегидрогеназы Gdh и кислой фосфатазы мышц-2 Acp-M2. Неравновесие в двух последних локусах может быть объяснено как тем, что общая выборка является смешанной (т. е. в нее попали животные из различных демов, различающихся по частоте аллелей), так и простой ошибкой выборочности.

Средние значения ПАИ, рассчитанные по 28 локусам, оказались следующими: наблюдаемая гетерозиготность $H_{(obs)} = 0,097$; ожидаемая гетерозиготность $H_{(exp)} = 0,103$; доля локусов, полиморфных по 95%-ному критерию $P_{0,95}$, составляет 0,286; доля локусов, полиморфных по 99%-ному критерию $P_{0,99}$, равна 0,321; среднее число аллелей на локус $N_{all} = 1,43$.

Эти цифры вполне сопоставимы с таковыми у других видов грызунов и более чем вдвое превышают средние значения для млекопитающих. Таким образом, значительной потери генетической изменчивости у полевой мыши из пос. Талон не наблюдается. Отсюда можно предположить, что эта группировка произошла в результате неоднократных завозов зверьков из различных районов юга Дальнего Востока. Высокая численность животных на момент взятия выборки, более чем 10-летнее существование данного «канклава» и полученные генетические данные позволяют говорить об успешной «стихийной» интродукции полевой мыши на новую, достаточно удаленную от ее природного ареала территорию.

Далее встают следующие вопросы:
как соотносится уровень генетической изменчивости талонской популяции с выборками из возможных регионов-«доноров»;

сколь сходны аллельные спектры в различных локусах;
насколько велик как полокусный, так и суммарный уровень межвыборочной генетической гетерогенности у этого вида.

Основные результаты анализа приведены в таблице, где для каждой выборки даны наблюдаемые и ожидаемые численности генотипов (с указанием их относительной подвижности) и аллельные частоты. Для каждой выборки рассчитано соответствие наблюдаемых частот ожидаемым, оцененное через критерий χ^2 с учетом числа степеней свободы d.f.; значения наблюдаемой $H_{(ab)}$ и ожидаемой $H_{(exp)}$ гетерозиготности и дана оценка коэффициента Силандера $D_{(sel)}$, который является мерой дефицита гетерозиготности. Были использованы локусы, исследованные к настоящему времени во всех выборках, в той или иной степени полиморфные хотя бы в некоторых из них и имеющие четкую генетическую интерпретацию.

ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ представленных в таблице результатов показал следующее:

1. Все локусы во всех выборках (за исключением двух) оказались равновесными.

В выборке из Южного Приморья (Ю-ПРИМ) небольшое неравновесие в локусе 6-Pgd обусловлено появлением у единственной особи аллеля 6-Pgd^{1,20} в гомозиготном состоянии. Тем не менее при оценке равновесия методом Монте-Карло (Zaykin, Pudovkin, 1993; программа СНИHW) «нуль-гипотеза» не отвергается: $P = 0,095$, что свидетельствует о случайности данного факта проявления неравновесия.

Причина высокодостоверного неравновесия по локусу Es-M1 в выборке ХАБ-Г за 2004 г. (с. Георгиевка, 54 км на ю-юв от Хабаровска) состоит в обнаружении двух особей – носителей редкого аллеля Es-M1^{1,40}, причем одна из них оказалась гомозиготной по нему. Из общего значения $\chi^2 = 45,03$ при разложении по генотипам (Zaykin, Pudovkin, 1993; программа СНИHW) на долю ряда с этой гомозиготной особью приходится значение $\chi^2 = 40,25$. Носители данного аллеля имеют порядковые номера 126 и 127 и пойманы на одной линии давилок. Возможно, что эти животные из одной уникальной семьи – носителя данного крайне редкого аллеля. При исключении этой гомозиготной особи из анализа выборка оказывается равновесной.

2. В разных выборках в некоторых локусах уровень полиморфизма значительно различается. Например, по локусу α -глициерофосфатдегидрогеназы α -Gpd высокий полиморфизм обнаружен только в выборке 2004 г. из-под Хабаровска (ХАБ-Г, с. Георгиевка). Для маликанизма относительно высокий полиморфизм по быстрому аллелю Me^{1,20} найден только в выборке 2003 г. из пос. Талон (ТАЛОН, Магаданская обл.). В то же время в выборках из-под Хабаровска присутствует медленный аллель Me^{0,80}, причем в выборке 2005 г. с острова у левого берега Амура (ХАБ-Д) с довольно высокой частотой (0,052). По локусу 6-фосфоглюконатдегидрогеназы 6-Pgd полиморфизм обнаружен в Приморье (Ю-ПРИМ), в Амурской и Еврейской автономной областях (АО-ЕАО), а также у левобережья Амура (ХАБ-Д). Выборка из пос. Талон оказалась мономорфна по локусу глиоксалазы Glo-1, в то время как во всех других выборках этот фермент высокополиморфен.

3. Тест на гетерогенность (Workman, Niswander, 1970), рассчитанный по программе CHIRXC (Zaykin,

Pudovkin, 1993) для 5 из 6 локусов, оказался высокодостоверным. Суммарное его значение (в силу свойства аддитивности критерия χ^2) показало еще более высокую достоверность межвыборочной гетерогенности: $\chi^2 = 204,50^{***}$ (d.f. = 80); $P < 0,001$.

4. Средние значения наблюдаемой $H_{(sel)}$ и ожидаемой $H_{(exp)}$ гетерозиготности по исследованным локусам в выборке из пос. Талон оказались несколько ниже по сравнению с выборками из южной части ареала полевой мыши. Это прежде всего обусловлено ее мономорфизмом по локусу Glo-1.

Наиболее интересным фактом оказалось отсутствие полиморфизма по локусу глиоксалазы Glo-1 в выборке из пос. Талон. Поскольку уровень полиморфизма в возможных популяциях-«донорах» полевой мыши очень высок, то носители быстрого аллеля Glo-1^{1,20} с большой вероятностью могли попасть в Магаданскую область, особенно с учетом предположительно неоднократных завозов. При этом большая часть других исследованных локусов оказалась полиморфна (материал по ряду полиморфных локусов, которые пока обработаны не во всех выборках, в данной работе мы не приводим). Эти факты дают основание предположить возможную избирательную элиминацию носителей быстрого аллеля глиоксалазы под влиянием естественного отбора в новом регионе, тем более, что климатические условия в Магаданской области существенно отличаются от таковых в южной части ареала полевой мыши.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

У полевой мыши из различных районов Дальнего Востока установлен высокий уровень пространственной генетической гетерогенности по многим полиморфным локусам. Полученные данные говорят о достаточно высокой генетической изменчивости образовавшейся на территории Магаданской области группировки полевой мыши. Это предположительно могло быть обусловлено следующими причинами:

количество единовременно завезенных на территорию Магаданской области особей полевой мыши было достаточным для образования устойчивой во времени группировки;

полевые мыши завозились несколько лет подряд;

животные завозились из разных мест природного ареала, благодаря чему смогли обойти ограничения, накладываемые инбридингом при образовании новой «колонии»;

возможно совместное влияние вышеперечисленных факторов.

Высокий уровень пространственной генетической гетерогенности по многим полиморфным локусам для исследованных выборок из различных районов дальневосточного участка ареала полевой мыши делают этот вид чрезвычайно удобным модельным объектом для дальнейших популяционно-генетических исследований.

Работа поддержана грантами ДВО РАН (проекты 04-3-Г-06-048 и 05-3-Г-06-107), а также Программой комплексных исследований в бассейне р. Амур и частично грантами РФФИ (04-04-48001, 04-04-63119, 06-04-48969а).

Материал из Приморья, Амурской и Еврейской автономной областей был собран при участии В. П. Кораблева, Л. В. Фрисман и К. В. Коробицыной, которым авторы приносят искреннюю благодарность.

Распределение генотипических и генных частот и анализ равновесия Харди – Вайнберга в отдельных локальностях полевой мыши, а также результаты теста на межвыборочную гетерогенность

Distribution of genotypic and gene frequencies: a Hardy – Weinberg equilibrium analysis and results of the test for inter-sampling heterogeneity in field mouse from different localities

Локус	Ген/Аллель		ТАЛОН	ХАБ-Г	ХАБ-Д	Ю-ПРИМ	АО-ЕАО	χ^2 (d.f.)
	(подв.)	(об.)	2003	2004	2005	2004	2004	
1	2	3	4	5	6	7	8	9
α -Gpd	1,00/1,00	aa	62	78 (78,76)	58	48 (48,04)	11	32,84***
	1,00/0,80	ab	0	17 (15,48)	0	2 (1,94)	0	(8)
	1,00/0,90	ac	0	0	0	1 (0,97)	0	
	0,80/0,80	bb	0	0 (0,76)	0	0 (0,02)	0	
	0,80/0,90	bc	0	0	0	0 (0,02)	0	
	0,90/0,90	cc	0	0	0	0 (0,005)	0	
	1,00	<i>a</i>	1,000	0,911	1,000	0,970	1,000	
	0,80	<i>b</i>	0,000	0,089	0,000	0,020	0,000	
	0,90	<i>c</i>	0,000	0,000	0,000	0,010	0,000	
	N		62	95	58	51	11	
	χ^2 (d.f.)		МОН	0,92 (1)	МОН	0,05 (1)	МОН	
	$H_{(obs)}$		0	0,179	0	0,059	0	
	$H_{(exp)}$		0	0,163	0	0,057	0	
	$D_{(sel)}$		0	0,098	0	0,023	0	
Me	1,00/1,00	aa	51 (51,49)	93 (93,01)	52 (52,16)	48 (48,08)	10 (10,02)	40,70***
	1,00/1,20	ab	11 (10,02)	1 (0,99)	0	4 (3,85)	1 (0,96)	(8)
	1,00/0,80	ac	0	1 (0,99)	6 (5,68)	0	0	
	1,20/1,20	bb	0 (0,49)	0 (0,00)	0	0 (0,08)	0 (0,02)	
	1,20/0,80	bc	0	0 (0,01)	0	0	0	
	0,80/0,80	cc	0	0 (0,00)	0 (0,16)	0	0	
	1,00	<i>a</i>	0,911	0,990	0,948	0,962	0,955	
	1,20	<i>b</i>	0,089	0,005	0,000	0,038	0,045	
	0,80	<i>c</i>	0,000	0,005	0,052	0,000	0,000	
	N		62	95	58	52	11	
	χ^2 (d.f.)		0,59 (1)	0,01 (3)	0,15 (1)	0,08 (1)	0,02 (1)	
	$H_{(obs)}$		0,177	0,021	0,103	0,077	0,091	
	$H_{(exp)}$		0,162	0,021	0,098	0,074	0,087	
	$D_{(sel)}$		0,097	0,008	0,055	0,040	0,048	
6-Pgd	1,00/1,00	aa	62	95	50 (49,35)	47 (46,12)	9 (9,09)	24,20**
	1,00/1,20	ab	0	0	7 (8,30)	3 (4,75)	2 (1,82)	(8)
	1,20/1,20	bb	0	0	1 (0,35)	1 (0,12)	0 (0,09)	
	1,00	<i>a</i>	62	1,000	0,922	0,951	0,909	
	1,20	<i>b</i>	0	0,000	0,078	0,049	0,091	

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9
	N		62	95	58	51	11	
	χ^2 (d.f.)		мон	мон	1,43 (1)	6,95* (1)	0,11 (1)	
	$H_{(obs)}$		0	0	0,121	0,059	0,182	
	$H_{(exp)}$		0	0	0,143	0,093	0,165	
	$D_{(sel)}$		0	0	-0,157	-0,369	0,100	
Es-M1	1,00/1,00	aa	19 (19,20)	21 (17,69)	17 (12,79)	7 (8,76)	1 (0,90)	62,42**
	1,00/1,20	ab	24 (22,81)	37 (41,86)	11 (14,68)	20 (18,36)	2 (2,40)	(36)
	1,00/0,90	ac	7 (7,79)	2 (3,45)	7 (11,37)	6 (4,70)	2 (1,50)	
	1,00/1,40	ad	0	1 (1,29)	2 (2,37)	1 (0,43)	0 (0,30)	
	1,20/1,20	bb	7 (6,78)	27 (24,76)	6 (4,21)	9 (9,63)	2 (1,60)	
	1,20/0,90	bc	3 (4,63)	6 (4,08)	7 (6,53)	5 (4,93)	2 (2,00)	
	1,20/1,40	bd	0	0 (1,53)	1 (1,36)	0 (0,45)	0 (0,40)	
	0,90/0,90	cc	2 (0,79)	0 (0,17)	4 (2,53)	0 (0,63)	0 (0,625)	
	0,90/1,40	cd	0	0 (0,13)	2 (1,05)	0 (0,11)	1 (0,25)	
	1,40/1,40	dd	0	1 (0,02)	0 (0,11)	0 (0,005)	0 (0,25)	
	1,00	a	0,556	0,432	0,474	0,427	0,300	
	1,20	b	0,331	0,511	0,272	0,448	0,400	
	0,90	c	0,113	0,042	0,211	0,115	0,250	
	1,40	d	0,000	0,016	0,044	0,010	0,050	
	N		62	95	57	48	10	
	χ^2 (d.f.)		2,58 (3)	45,03*** (6)	6,75 (6)	2,87 (6)	3,94 (6)	
	$H_{(obs)}$		0,548	0,484	0,526	0,667	0,700	
	$H_{(exp)}$		0,568	0,551	0,655	0,604	0,685	
	$D_{(sel)}$		-0,035	-0,121	-0,197	0,104	0,022	
Acp-M1	1,00/1,00	aa	47 (46,17)	84 (83,38)	53 (53,11)	43 (43,31)	8 (8,20)	10,78
	1,00/1,20	ab	13 (14,67)	10 (11,24)	5 (4,78)	8 (7,37)	3 (2,59)	(8)
	1,20/1,20	bb	2 (1,16)	1 (0,38)	0 (0,11)	0 (0,31)	0 (0,21)	
	1,00	a	0,863	0,937	0,957	0,922	0,864	
	1,20	b	0,137	0,063	0,043	0,078	0,136	
	N		62	95	58	51	11	
	χ^2 (d.f.)		0,80 (1)	1,16 (1)	0,11 (1)	0,37 (1)	0,27 (1)	
	$H_{(obs)}$		0,210	0,105	0,086	0,157	0,273	
	$H_{(exp)}$		0,237	0,118	0,082	0,145	0,236	
	$D_{(sel)}$		-0,114	-0,110	0,045	0,085	0,158	
Glo-1	1,00/1,00	aa	62	62 (61,60)	45 (43,97)	34 (34,59)	8 (8,20)	33,56***
	1,00/1,20	ab	0	29 (29,79)	11 (13,06)	15 (14,00)	3 (2,59)	(12)
	1,20/1,20	bb	0	4 (3,60)	2 (0,97)	1 (1,42)	0 (0,21)	
	1,00/1,40	ac	0	0	0	1 (0,82)	0	

Окончание таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9
	1,00	<i>a</i>	1,000	0,805	0,871	0,823	0,864	
	1,20	<i>b</i>	0,000	0,195	0,129	0,167	0,136	
	1,40	<i>c</i>	0,000	0,000	0,000	0,010	0,000	
	N		62	95	58	51	11	
	χ^2 (d.f.)		мон	0,07 (1)	1,44 (1)	0,41 (3)	0,27 (1)	
	$H_{(obs)}$		0	0,305	0,190	0,314	0,273	
	$H_{(exp)}$		0	0,314	0,225	0,294	0,236	
	$D_{(sel)}$		0	-0,027	-0,158	0,067	0,158	
Средние	$H_{(obs)}$		0,156	0,182	0,171	0,222	0,253	
	$H_{(exp)}$		0,161	0,195	0,201	0,211	0,235	

Суммарное для 6 локусов значение χ^2 (d.f.) = 204,50*** (d.f. = 80); $P < 0,001$

Причесание. В 1-й строке таблицы – краткое обозначение выборок (расшифровка в тексте); во 2-й – год взятия выборки. В ячейках – наблюдаемые (ожидаемые) численности генотипов и частоты аллелей. В 1-м столбце таблицы – обозначения исследованных локусов (Manchenko, 2003). Во 2-м и 3-м столбцах даны численные (отражающие подвижность аллозимов относительно наиболее обычного, принятого за 1,00) и буквенные (для удобства расчетов по программам CHIHW и CHIRXC; Zaykin, Pudovkin, 1993) обозначения аллозимов и аллелей.

N – объем исследованной выборки; χ^2 (d.f.): в строках – оценка равновесия Харди – Вайнберга; в 9-м столбце – значения теста на гетерогенность; d.f. – число степеней свободы; $H_{(obs)}$ и $H_{(exp)}$ – наблюдаемая и ожидаемая гетерозиготность; $D_{(sel)}$ – коэффициент Силандера.

ЛИТЕРАТУРА

Вейр Б. Анализ генетических данных. – М.: Мир, 1995. – 400 с.

Докучаев Н. Е., Постухов В. В., Лазуткин А. Н. Нежелательная интродукция полевой мыши в Магаданскую область // Колымские ВЕСТИ. – 2001. – № 14. – С. 19–20.

Животовский Л. А. Популяционная биометрия. – М.: Наука, 1991. – 269 с.

Засыпкин М. Ю. Использование полиакриламидного геля для выявления полиморфизма глиоксальазы-1 (К.Ф.4.4.1.5.) // Генетика. – 1982. – Т. 18, № 12. – С. 2058–2059.

Засыпкин М. Ю. Камера для электрофореза белков в пластинах полиакриламидного геля // Лаб. дело. – 1983. – № 3. – С. 58–59.

Засыпкин М. Ю. Полуавтоматическая система для переноса белковых образцов из центрифуги в электрофоретическую камеру // Лаб. дело. – 1986. – № 2. – С. 117–118.

Засыпкин М. Ю. Генетическая структура популяций настоящих тюленей п/сем. *Phocinae* Охотского моря. Сообщ. I. Методики электрофореза; описание и интерпретация неферментных белков // Генетика. – 1987. – Т. 23, № 2. – С. 336–343.

Засыпкин М. Ю., Лапинский А. Г., Примак А. А. Модифицированная методика выявления постфоретической активности маниноза (Mpi, EC 5.3.1.8) и глюкозо (Gpi, EC 5.3.1.9) – 6-фосфатизомераз // Генетика. – 2001. – Т. 37, № 5. – С. 708–711.

Карасева Е. Г., Тихонова Г. Н., Богомолов П. Л. Арсенал полевой мыши (*Apodemus agrarius*) в СССР и особенности обитания вида в его разных частях // Зоол. журн. – 1992. – Т. 71. – Вып. 6. – С. 106–115.

Картавцева И. В., Павленко М. В. Хромосомная изменчивость полевой мыши *Apodemus agrarius* (Rodentia, Muridae) // Генетика. – 2000. – Т. 36, № 2. – С. 223–236.

Костенко В. А., Павленко М. В., Картавцева И. В., Катин И. О. Новая форма полевой мыши *Apodemus agrarius* Pallas, 1771 с острова Большой Пелис (Японское море) // Герпифауна России и сопредельных территорий: материалы междунар. совещ., 6–7 февраля 2003 г. – М., 2003. – С. 175–176.

Межжерин С. В. Генетическая дифференциация и филогенетические связи мышей Палеарктики (Rodentia, Muridae) // Генетика. – 1997. – Т. 33, № 1. – С. 78–86.

Наземные млекопитающие Дальнего Востока СССР / под ред. В. Г. Кривошеева. – М.: Наука, 1984. – 358 с.

Павленко М. В. Белковый полиморфизм, генетическая дифференциация и систематика мышей рода *Apodemus* : автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток, 1997. – 28 с.

Павленко М. В., Воронцов Н. Н. Электрофорез белков подтверждает конспецифичность западно- и восточнопалеарктических изолятов полевой мыши // Тр. V съезда ВТО. – М., 1990. – Т. 1. – С. 90–91.

Павленко М. В., Козлова В. В. Изменчивость эритроцитарного белка у трех видов мышей рода *Apodemus* (Rodentia, Muridae) Восточной Палеарктики // Эволюционные и генетические исследования млекопитающих. – Владивосток, 1990. – Ч. 2. – С. 25–28.

Примак А. А., Докучаев Н. Е., Засыпкин М. Ю. Первые данные по аллозимной изменчивости полевой мыши – недавнего вселенца в Магаданскую область // Сибирская зоологическая конференция : тез. докл. всерос. конф., посвящ. 60-летию ИСиЭЖ СО РАН, 15–22 сент. 2004 г. – Новосибирск, 2004. – С. 171–172.

Примак А. А., Докучаев Н. Е., Засыпкин М. Ю. Аллозимная изменчивость полевой мыши *Apodemus agrarius* Pallas, 1771 – недавнего вселенца в Магаданскую область // Наука Северо-Востока России – начало века : Материалы Всерос. науч. конф., посвящ. памяти академика К. В. Симакова и в честь его 70-летия (Магадан, 26–28 апр. 2005 г.). – Магадан : СВНИЦ ДВО РАН, 2005. – С. 339–340.

Тихонова Г. Н., Карасева Е. В., Богомолов П. Л. Основные изменения ареала полевой мыши в Советском Союзе за последние 30–40 лет // Синантропия грызунов и ограничение их численности. – М.: Наука, 1992. – С. 301–322.

Туликова Н. В., Хляп Л. А., Варшавский А. А. Грызуны полей Северо-Восточной Палеарктики // Зоол. журн. – 2000. – Т. 79. – Вып. 4. – С. 480–494.

Урбах В. Ю. Биометрические методы (статистическая обработка опытных данных в биологии, сельском хозяйстве и медицине). – М.: Наука, 1964. – 416 с.

Черняевский Ф. Б. Млекопитающие крайнего северо-востока Сибири. – М.: Наука, 1984. – 392 с.

Britton-Davidian J., Vahdati M., Benmehdi F. et al. Genetic differentiation in four species of *Apodemus* from Southern Europe: *A. sylvaticus*, *A. flavicollis*, *A. agrarius* and *A. mystacinus* (Muridae, Rodentia) // Z. Saugetierkunde. – 1991. – Vol. 56. – P. 25–33.

Davis B. J., Ornstein L. A new high resolution electrophoresis method // Report Delivered at the New York Academy of Medicine on March 24, 1959. – P. 112–118.

- Dobrovolska A., Wolanska L. Variability of transferrin in field mouse from urban park, suburban island and field populations // *Acta Theriologica*. – 1985. – Vol. 30, No. 21. – P. 327–335.
- Dobrovolska A., Jablonska E., Patryk A., Chabros E. Variability of transferrin in field mouse from urban and suburban populations // *Ibid.* – 1983. – Vol. 28, No. 15. – P. 235–242.
- Filippucci M.-G., Macholan M., Michaux J. R. Genetic variation and divergence among *Apodemus* species // *Biol. J. Lin. Soc.* – 2002. – Vol. 75. – P. 395–419.
- Harris H., Hopkinson D. A. *Handbook of enzyme electrophoresis in human genetics* // North-Holland Publishing company, Amsterdam; American Elsevier Publishing company, inc. – N.Y., 1976. – 257 p.
- Hon-Tsen Yu. Pattern of diversification and genetic population structure of small mammals in Taiwan // *Biol. J. Lin. Soc.* – 1995. – Vol. 55. – P. 69–89.
- Manchenko G. P. *Handbook of detection of enzymes on electrophoretic gels* : 2nd ed. – CRC Press, Inc., Boca Raton, FL, 2003. – 553 p.
- Pavlenko M. V. Comparative pattern of genetic variability and subspecies structure in two widespread *Apodemus* mice: *A. agrarius* and *A. peninsulae* : abstr. 2nd Symp. Ecol. Genet. in mammals. – Lodz, 1994. – P. 13–14.
- Peacock A. C., Bunting S. L., Queen K. G. Serum protein electrophoresis in acrylamide gel: patterns and theory // *Science*. – 1965. – Vol. 147, No. 3664. – P. 1451–1453.
- Workman P. L., Niswander I. D. Population studies on the western Indian tribes. II. Local genetic differentiation in the Papago // *Am. J. Human Genet.* – 1970. – Vol. 22, No. 1. – P. 24–49.
- Zaykin D. V., Pudovkin A. I. Two programs to estimate significance of Chi-square values using pseudo-probability test // *J. Heredity*. – 1993. – Vol. 84. – P. 152–155.

Поступила в редакцию 16.02.2007 г.

A GENETIC HETEROGENEITY IN FIELD MOUSE (*APODEMUS AGRARIUS* PALLAS, 1771) IN THE TERRITORY OF MAGADAN REGION AND THE SOUTHERN AREAS OF THE RUSSIAN FAR EAST, AS ASSESSED BY THE ALLOZYME VARIABILITY DATA

M. Yu. Zasyupkin, A. A. Primak, M. V. Pavlenko, N. E. Dokuchaev

The data on allozyme variability of some genetic biochemical markers of field mouse, that is a recent newcomer in the territory of Magadan Region, are compared with those of probable donors from other areas. A significant genetic variability is reported for studied samplings in the majority of analyzed loci. Since any significant loss in genetic variability is not reported for the newly inhabited areas, this field mouse association is assumed to have been a result of their repeated introduction from the southern areas of the Russian Far East. The obtained study results still do not allow us to unequivocally establish the provenance area of the Magadan «enclave» of this species.

Key words: field mouse, *Apodemus agrarius*, genetic heterogeneity, allozyme variability, electrophoresis, Magadan Region, the Russian Far East.