

УДК 575.17:599.323.43-155.1

ИЗМЕНЧИВОСТЬ АЛЛОЗИМНЫХ И МИКРОСАТЕЛЛИТНЫХ ЛОКУСОВ УЗКОЧЕРЕПНОЙ ПОЛЕВКИ *Lasiopodomys gregalis* ЮЖНОГО УРАЛА И ЗАУРАЛЬЯ

© 2016 г. М. В. Модоров

Институт экологии растений и животных УрО РАН, 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

E-mail: mmodorov@gmail.com

Поступила в редакцию 15.04.2015 г.

Проанализирована изменчивость 12 аллозимных и пяти микросателлитных локусов у узкочерепных полевок, отловленных в Челябинской и Курганской областях. Показана низкая генетическая дифференциация выборок. По результатам сравнения генотипов матери и эмбрионов у узкочерепных полевок обнаружено множественное отцовство, а также выявлена полигиния. Показано, что анализ микросателлитных локусов в некоторых случаях позволяет дифференцировать животных, принадлежащих к различным колониям.

DOI: 10.7868/S0002332916010112

Интерес к изучению биологии и экологии узкочерепных полевок *Lasiopodomys gregalis* Pallas, 1779 связан с тем, что эти животные — удобная модель для исследования систем семейных отношений у грызунов (Задубровская, 2011; Потапов и др., 2014), микроэволюции (Шварц, 1963) и палеорекоkonструкций (Petrova *et al.*, 2015), а также с тем, что они переносят зоонозные инфекции (Малькова и др., 2004). По нашему мнению, узкочерепная полевка — перспективный модельный объект для решения некоторых задач как общей экологии, так и экологии загрязненных территорий, что связано с наличием у данного вида колониальной структуры поселений (Малькова и др., 2004; Задубровская, 2011; Потапов и др., 2014). С одной стороны, зверьки, населяющие одну колонию, испытывают сходный уровень воздействия внешних факторов (микроклимат, уровень загрязнения участка, влияние эктопаразитов и т.п.), а также связаны близким родством, т.е. генетически сходны. Вследствие этого особи из одной колонии представляют достаточно однородную выборку, в которой может быть оценена изменчивость интересующих исследователя параметров, обусловленная половой, возрастной принадлежностью особи или ее репродуктивным и иерархическим статусом. С другой стороны, сравнивая характеристики мигранта из семьи и резидентов, можно судить о влиянии факторов среды на генетически сходных особей, тогда как, сопоставляя выборки из близкорасположенных колоний (семей), можно анализировать влияние генетической компоненты изменчивости.

В настоящее время не существует единого мнения о составе колоний (поселений) узкоче-

репных полевок. Ряд авторов полагает, что колонии представлены семейными группами (Малькова и др., 2004; Потапов и др., 2014). По данным Задубровской (2011), поселения узкочерепной полевки могут быть представлены тремя типами: истинными колониями, в состав которых входят несколько размножающихся особей и их потомство; простыми семьями, в состав которых входят взрослая самка (в некоторых случаях также самец) и потомки из последней генерации; поселениями взрослых самцов.

В природных условиях использование вышеперечисленных преимуществ узкочерепной полевки в качестве модельного вида возможно при наличии метода, позволяющего определять принадлежность животных к конкретной семье или колонии. На наш взгляд, подходящий инструмент для этого — анализ изменчивости генетических маркеров. Цель работы — оценка перспективности данного метода путем решения следующих задач: получения данных об изменчивости генетических маркеров, которые могут быть использованы для дифференциации семей или колоний узкочерепных полевок; сравнения генотипов матери и эмбрионов, что необходимо для оценки количества животных, размножающихся в одной колонии; тестирования выбранных генетических маркеров для дифференциации различных семей (колоний) узкочерепных полевок.

В дальнейшем полученные материалы послужат основой для оценки состояния популяций грызунов на радиоактивно загрязненной территории, поэтому часть животных была отловлена в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРСа), расположенного на севере Челябин-

ской обл. (Экологические..., 1993; UNSCEAR..., 1996). Помимо этого в работе использованы выборки, полученные на участках Курганской обл. с фоновым уровнем радиоактивного загрязнения. Данные участки удалены от ВУРСа на 250–400 км.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Животных отлавливали в бесснежный период 2009–2014 гг. в основном методом ловушко-линий (10–50 ловушек устанавливали на расстоянии 5 м одну от другой), причем зверьков изымали безвозвратно. В Челябинской обл. выборки проводили на восьми участках, расположенных на юго-западном берегу оз. Урусукуль в зоне ВУРСа (55°49' с.ш., 60°54–56' в.д.). Современный уровень загрязнения данной территории ^{90}Sr составляет 3.3–22 МБк/м², что превышает фоновый уровень в 1000–70000 раз (Атлас..., 2013; Molchanova *et al.*, 2014). Дозовые нагрузки, получаемые обитающими здесь мышевидными грызунами в последние годы, для большинства особей не превышают 0.1 мГр/сут (Malinovsky *et al.*, 2014). Это значение ниже референтного диапазона мощности дозы, принятого Международной комиссией по радиационной защите (МКРЗ) для крысы, т.е. с позиции МКРЗ вероятность вредоносных эффектов ионизирующего излучения для крысы при подобной мощности дозы отсутствует (ICRP, 2008).

На одном из участков ВУРСа в сентябре 2014 г. проводили более детальные исследования подвижности полевков. Животных отлавливали на территории площадью 80 × 100 м². На расстоянии 10 м одна от другой в течение 4 сут было установлено 79 ловушек. Добытых зверьков метили отрезанием пальцев и выпускали. Отрезанные пальцы фиксировали в спирте для последующего генотирования.

В Курганской обл. отлов проводили в окрестностях сел Звериноголовское (54°26' с.ш., 64°45' в.д.), Прорывное (54°22' с.ш., 64°29' в.д.), Советское (54°36' с.ш., 64°27' в.д.), Головное (55°20' с.ш., 66°50' в.д.) и г. Макушино (55°17' с.ш., 67°17' в.д.). В связи с незначительным числом добытых животных и близким расположением некоторых площадок особей с первых трех участков объединили в выборку “Курган-1”, а с последних двух участков – в выборку “Курган-2”.

Проанализирована изменчивость 11 ферментных систем у 80 взрослых особей: 6PGDH (Е.С. 1.1.1.44), GPDH (Е.С. 1.1.1.8), GOT (Е.С. 2.6.1.1), G6PDH (Е.С. 1.1.1.49), LDH (Е.С. 1.1.1.27) – 2 локуса, SOD (Е.С. 1.15.1.1), PGM (Е.С. 2.5.7.1), PGI (Е.С. 5.3.1.9), XDH (Е.С. 1.1.1.204), MDH (Е.С. 1.1.1.37), ME (Е.С. 1.1.1.40). Методика получения образцов и проведения электрофореза описана нами ранее (Модоров, Позолотина, 2011).

ДНК выделяли набором ДНК-экстран-2 (Синтол, Россия) согласно протоколу производителя. Использовали мышцы, фиксированные в 96-градусном спирте, либо мышцы, замороженные в жидком азоте и хранящиеся при –80°С. Кроме этого ДНК выделяли из заспиртованных пальцев животных, отловленных в зоне ВУРСа на участке мечения в сентябре 2014 г. У эмбрионов ДНК выделяли из задней лапы. Определяли аллельный состав пяти микросателлитных локусов, описанных ранее (Ruda *et al.*, 2009). Праймеры были синтезированы (Синтол), 5'-конец F-праймера снабжали флуоресцентной меткой: *Mar12* (метка FAM), *MSMoe02* (TAMRA), *Mar49* (R6G), *Mar80* (TAMRA), *MSMM2* (FAM).

Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) проводили с использованием Mas^{CFE}TaqMIX-2025 (Диалат Лтд, Россия) в 10 мкл смеси, концентрацию MgCl₂ увеличивали до 3 мМ. Условия ПЦР: денатурация 95°С – 15 мин; 35 циклов амплификации: 94°С – 30 с, 57°С – 90 с, 72°С – 60 с; финальная элонгация при 72°С – 10 мин. Использовали MyCycler Thermal Cycler (BioRad, США). Длины амплифицированных фрагментов определяли на Genetic Analyzer 3130 (Applied Biosystems, США) в присутствии маркера молекулярной массы S-450 (Синтол). Хроматограммы расшифровывали в программе GeneMapper v. 4.0.

Сравнение аллелей микросателлитных локусов в группах мать–эмбрионы проводили с использованием локусов *MSMoe02*, *Mar49*, *Mar80*, *MSMM2*. Проанализировали восемь самок. Самки № 1–6 были отловлены в окрестностях с. Советское. Пары самок № 1 и 2, а также № 5 и 6 были отловлены в одной колонии (т.е. ловушками, установленными у одной группы нор). Самок № 7 и 8 добыли в июле 2011 г. в зоне ВУРСа в разных колониях.

Вычисляли следующие показатели генетической изменчивости: частоты встречаемости аллелей, эффективное (N_e) и среднее (N_a) числа аллелей на локус. При оценке генетической подразделенности выборок (F_{ST}) рассчитанное значение параметра сравнивали с нулем, генетическую дифференциацию считали значимой при $p < 0.05$. Использовали программу GenAlex 6.501 (Peakall, Smouse, 2006, 2012).

Групповую принадлежность особей анализировали в программе Structure v.2.3.4, позволяющей проводить кластеризацию выборки на основании данных о генотипах особей (Pritchard *et al.*, 2000; Falush *et al.*, 2003). Использовали данные об изменчивости четырех полиморфных микросателлитных локусов. В анализ включали особей, для которых были охарактеризованы все аллели выбранных локусов. Число повторных тестов – 100000, первые 10000 тестов не учитывали. В первом анализе объединили животных из трех субпо-

Таблица 1. Частоты аллелей аллозимных локусов и параметры генетического разнообразия в выборках *L. gregalis*

Локус	Аллель	Выборка			Все животные
		ВУРС	“Курган-1”	“Курган-2”	
<i>Gpdh</i>	1	0.989	1	0.937	0.987
	2	0.011	0	0.063	0.013
<i>Me</i>	1	0.511	0.333	0.438	0.444
	2	0.067	0	0	0.037
	3	0.378	0.574	0.438	0.45
	4	0	0.093	0.124	0.044
	5	0.044	0	0	0.025
<i>6Pgdh</i>	1	1	0.981	1	0.994
	2	0	0.019	0	0.006
<i>Got</i>	1	0.111	0	0	0.063
	2	0.889	1	1	0.937
	<i>N</i>	45	27	8	80
	<i>N_a</i>	1.42 ± 0.26	1.25 ± 0.18	1.25 ± 0.18	1.58 ± 0.34
	<i>N_e</i>	1.14 ± 0.12	1.11 ± 0.1	1.14 ± 0.13	1.14 ± 0.12

Примечание. *N* – размер выборки, экз., *N_a* – среднее число аллелей на локус, *N_e* – эффективное число аллелей на локус; для табл. 1 и 2.

пуляций (ВУРС, *N* = 76; “Курган-1”, *N* = 17; “Курган-2”, *N* = 5, где *N* – размер выборки), во втором – зверьков, отловленных в зоне ВУРСа на участке мечения в сентябре 2014 г. (*N* = 36). Использовали настройки Admixture model и Allele frequency correlated, выбор которых основан на предположении о том, что определенная доля генома каждой особи унаследована от *k* различных популяций. Результаты анализа удобно визуализировать с помощью диаграммы, на которой каждая особь представлена в виде вертикального столбца, разделенного на *K* разноцветных секций. Размер секций пропорционален доле генома, которую особь получила от каждой из *k* предковых групп. Тестировали гипотезы, согласно которым число различных групп животных составляет от 2 до 10 (*K* = 2–10). Выбор оптимального числа групп осуществляли в программе Structure harvest (Earl, von Holdt, 2012), реализующей метод, предложенный Эвано с соавт. (Evanno *et al.*, 2005).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Аллозимные локусы *Ldh-1*, *Ldh-2*, *Sod*, *Pgi*, *G6p*, *Mdh*, *Pgm*, *Xdh* изменчивости не проявили. Данные об изменчивости остальных локусов представлены в табл. 1. Генетическая подразделенность трех сравниваемых выборок значимо не отличается от нуля.

Локус *Mar12* не проявил изменчивости при анализе 100 особей (размер фрагмента составлял 68 пар нуклеотидов) и был исключен из анализа.

Данные об изменчивости полиморфных локусов представлены в табл. 2. Генетическая подразделенность сравниваемых выборок составила $F_{ST} = 0.013$ ($p = 0.001$).

Для разделения “отцовских” и “материнских” аллелей у эмбрионов провели сравнение генотипов каждого потомка и матери. Затем для каждой группы эмбрионов подсчитали число различных “отцовских” аллелей в каждом локусе. У эмбрионов самки № 3, отловленной на участке “Курган-1” в конце мая 2009 г., было более двух различных “отцовских” аллелей на локус, что можно объяснить множественным отцовством. У остальных семи самок число “отцовских” аллелей на локус не превышало двух. Это можно объяснить наличием одного отца у всех эмбрионов одной самки либо близким родством нескольких отцов потомства одной самки.

Кроме этого можно отметить, что у самок № 1 и 2, отловленных 31 мая 2009 г. в одной колонии на нативной территории, “отцовские” аллели совпадают. По признакам сформированности черепа, высокой массе тела и отсутствию тимуса этих самок можно считать перезимовавшими животными. Общих аллелей у этих самок нет. Это свидетельствует о том, что они, вероятнее всего, не являются сестрами. Масса одного эмбриона у обеих самок составляла 1.25 г, что свидетельствует о близких по времени сроках оплодотворения.

Совпадение “отцовских” аллелей отмечено и для самок № 5 и 6, отловленных в Курганской обл. в одной колонии 28 и 29 мая 2010 г. У самки № 5 был большой тимус и несформированный че-

Таблица 2. Параметры генетического разнообразия микросателлитных локусов выборок *L. gregalis*

Участок	Параметр	Локус*				Все локусы
		<i>MSMM2</i> (159–201)	<i>MSMoe02</i> (160–186)	<i>Mar80</i> (216–249)	<i>Mar49</i> (209–269)	
ВУРС	N	92	103	115	112	92–115
	N_a	20	12	18	30	20 ± 3.7
	N_e	11.8	7.0	10.0	14.6	10.9 ± 1.6
“Курган-1”	N	22	24	20	27	20–27
	N_a	12	12	14	20	14.5 ± 1.9
	N_e	7	8.3	11.3	13.3	10 ± 1.4
“Курган-2”	N	7	11	10	9	7–11
	N_a	9	9	10	9	9.3 ± 0.3
	N_e	6.5	5.6	7.1	6.5	6.5 ± 0.3
Все животные	N	121	138	145	148	121–148
	N_a	20	15	19	35	22.3 ± 4.3
	N_e	11.3	7.6	11.4	16.1	11.6 ± 1.7

*Числа в скобках – размеры фрагментов, пары нуклеотидов.

реп, что позволяет отнести ее к сеголеткам. Самка № 6 была отнесена нами к перезимовавшим особям. Масса одного эмбриона у самки № 5 составляла 0.3, у самки № 6 – 0.76 г, что свидетельствует о различных сроках оплодотворения.

Основываясь на принципе, предложенном Эвано с соавт. (Evanno *et al.*, 2005), обобщенную выборку разделили на четыре группы. На рис. 1 они показаны различными цветами: черным, белым, светло- и темно-серым. Метод не позволил выделить субпопуляции полевков. Однако часть зверьков была отнесена к одной из групп с поддержкой >0.75 . В группу, отмеченную черным цветом, попали две особи, отловленные на нативной территории в окрестностях с. Прорывное, а также девять особей, добытых на участке мечения в зоне ВУРСа. Группу, выделенную белым цветом, представили 15 особей, отловленных на участке мечения. Остальные особи имеют смешанные генотипы, в которых преобладают аллели двух

групп, изображенных темно- и светло-серыми цветами. Вероятно, информация об изменчивости четырех локусов недостаточна для их дифференциации.

Выборку животных, добытых на участке мечения (ВУРС) в сентябре 2014 г., разделили на три группы (рис. 2). Особи из кластеров А, С, Е имеют генотип одной из этих групп с поддержкой >0.8 . Такие кластеры обозначены прописными буквами. Особи из кластеров b, d, f, g имеют смешанный генотип предковых “популяций”, их обозначали строчными буквами.

Данные о принадлежности особей к выделенным кластерам нанесли на карту-схему отлова животных на участке мечения в зоне ВУРСа (рис. 3). На основании данных о месте отлова и групповой принадлежности животных можно охарактеризовать население узкочерепных полевков исследованного участка. Особи из кластеров А, С, Е соответствуют выводкам трех различных пар основа-

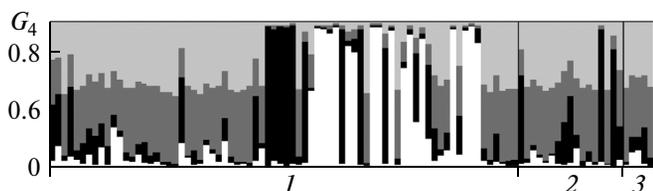


Рис. 1. Групповая принадлежность узкочерепных полевков, отловленных на участках ВУРС (1), “Курган-1” (2) и “Курган-2” (3). Каждая особь представлена в виде вертикального столбца, разделенного на четыре разноцветные секции. G_4 – доля генома, которую особь получила от каждой из четырех предковых групп.

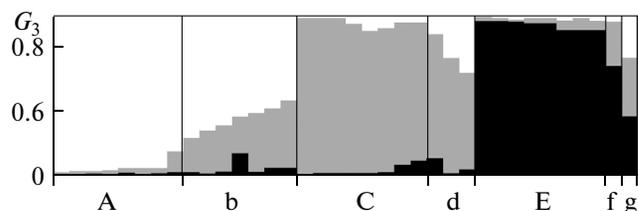


Рис. 2. Групповая принадлежность узкочерепных полевков, добытых на участке мечения в сентябре 2014 г. Разделение выборки на кластеры (А–g) проведено автором на основании экспертной оценки. G_3 – доля генома, полученная особью от каждой из трех предковых групп.

телей, возможно включающим в себя родителей, зверьки из кластеров b и d – одному выводку, произведенному кем-то из основателей выводков A и C либо их ближайшими родственниками. Животные каждого из кластеров A, C, E, b образуют агрегацию на участке площадью 30–60 м². Минимальное расстояние между агрегациями составляет 10 м. Около трети животных из каждого выводка может быть встречено на удалении от “своей” агрегации, в том числе в агрегациях других генетических групп.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Генетическая дифференциация выборок узкочерепной полевки, добытых на удалении нескольких сотен километров одной от другой, крайне незначительна (по результатам анализа микросателлитных локусов $F_{ST} = 0.013$) либо не выражена (по результатам анализа аллозимных локусов). Это согласуется с данными Петровой с соавт., показавшими низкий уровень генетической дифференциации узкочерепных полевок, населяющих территорию от Южного Урала до Алтая, и полученных нами на основе анализа изменчивости фрагмента цитохрома *b* (Petrova *et al.*, 2015). Можно предполагать, что полученные нами данные характеризуют генетическую изменчивость узкочерепных полевок Южного Урала и Зауралья.

Параметры аллозимного разнообразия проанализированной выборки узкочерепной полевки невелики ($N_a = 1.58$, $N_e = 1.14$, табл. 1). Они сопоставимы со значениями, полученными нами ранее для малой лесной мыши ($N_a = 1.16$, $N_e = 1.10$) и красной полевки ($N_a = 1.13–1.75$, $N_e = 1.12–1.3$) данного региона (Модоров, Позолотина, 2011; Модоров, 2014). Поэтому использование аллозимов для разделения различных семей узкочерепной полевки не оправданно. Микросателлитные локусы, напротив, демонстрируют высокую изменчивость. Четыре из пяти локусов представлены 15–35 аллелями, поэтому они подходят для внутривидовой, в частности межсемейной, дифференциации животных.

По результатам сравнения аллелей микросателлитных локусов в парах мать–эмбрионы в одном из восьми случаев установлено множественное отцовство. Возможно, у данного вида оно встречается чаще, но в качестве отцов выступают близкие родственники, что не всегда может быть выявлено в анализе, подобном проведенному нами. Кроме этого было обнаружено одновременное присутствие в колонии нескольких беременных самок, оплодотворенных одним самцом. Это означает, что узкочерепной полевке свойственна полигиния.

Таким образом, в одной колонии узкочерепных полевок в течение небольшого срока могут

(a)

				2	1				x
		x,x,x	2	x	2,2,2,2,x			1,1	
	x	x,x			2			1,1,1	1
			2,2,2	2,2,2					x
	x		2,2				1		
								1	
								x	

(б)

				b	E				d
		C,C,C	b	d	b,b,b,b,g			E,E	
	C	C,C			b			E,E,E	f
			A,A,A	A,A,A					C
	d		A,A				E		
								E	
								C	

Рис. 3. Места поимки узкочерепных полевок, отнесенных к различным генетическим группам на участке мечения. Каждый квадрат соответствует участку 10 × 10 м², в центре которого установлено ловчее средство. Цифрой либо буквой обозначена одна особь, попавшая в данную ловушку. Повторные поимки на схеме не отмечены. а – кластеры, выделенные по результатам анализа обобщенной выборки. 1 соответствует группе, отмеченной черным цветом; 2 – группе, отмеченной белым цветом (см. рис. 1), x – животные, не попавшие ни в одну из этих групп с поддержкой >0.75. б – кластеры, выделенные по результатам анализа особей, добытых на участке мечения. Буквы соответствуют таковым на рис. 2. Прописными буквами отмечены особи, имеющие “чистый” генотип одной из “популяций” предков с поддержкой >0.8; строчными – особи, несущие смешанный генотип предковых “популяций”.

родиться животные, являющиеся потомками как минимум четырех особей (двух самок и двух самцов). Набор аллелей потомства при этом может достигать 8 шт. на локус. Все это вносит существенные сложности в определение принадлежности особи к конкретной колонии на основе данных генетических маркеров, а в ряде случаев делает такое определение невозможным.

По результатам анализа изменчивости микросателлитных локусов нам удалось разделить 31 из 36 узкоочерпных полевков, отловленных в сентябре в зоне ВУРСа на участке площадью ~1 га, на четыре генетические группы, которые соответствуют выводкам, возможно включающим в себя родителей. Этот пример демонстрирует эффективность использованной методики, позволяющей определять принадлежность животных к конкретной колонии или семье на основании анализа изменчивости микросателлитных локусов. В то же время разделить обобщенную выборку полевков нам не удалось. Вероятно, для успешного анализа требуется увеличить число вовлеченных в анализ локусов, а также использовать более представительные выборки зверьков из одной колонии.

Автор выражает благодарность В.Е. Полякову и А.А. Селезневу за помощь в отлове животных, Т.В. Петрив, В.С. Микрюкову, О.С. Дымшаковой и В.Л. Семерикову за помощь при проведении генетических анализов, В.Н. Позолотиной, О.В. Дуле и Е.В. Антоновой за участие в обсуждении полученного результата.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант 14-04-01484_a), Президиума УрО РАН (грант для молодых ученых и аспирантов 14-4-НП-154), Программы фундаментальных научных исследований УрО РАН (грант № 15-2-4-21).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас Восточно-Уральского и Карачаевского радиоактивных следов, включая прогноз до 2047 года. М.: ИГКЭ Росгидромета и РАН, 2013. 140 с.
- Задубровская И.В. Межвидовая изменчивость систем семейных отношений у мышевидных грызунов сем. Cricetidae открытых ландшафтов юга Сибири: Дис. канд. биол. наук. Новосибирск: Ин-т систематики и экологии животных СО РАН, 2011. 112 с.
- Малькова М.Г., Пальчих Н.А., Якименко В.В., Кузьмин И.В. Пространственно-временная структура популяций грызунов в степной зоне Западной Сибири // Экология. 2004. № 1. С. 33–42.
- Модоров М.В. Дозовые нагрузки и аллозимная изменчивость в популяции красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) из зоны Восточно-Уральского радиоактивного следа // Генетика. 2014. Т. 50. № 2. С. 181–188.
- Модоров М.В., Позолотина В.Н. Аллозимная изменчивость у малой лесной мыши *Apodemus uralensis* (Rodentia, Muridae) в Уральском регионе // Генетика. 2011. Т. 47. № 3. С. 379–386.
- Потапов М.А., Задубровский П.А., Задубровская И.В., Потапова О.Ф., Евсиков В.И. Миролюбивое и агрессивное поведение как факторы формирования видоспецифических семейно-групповых отношений у грызунов // Докл. РАН. 2014. Т. 54. № 4. С. 491–493.
- Шварц С.С. Пути приспособления наземных позвоночных к условиям существования в Субарктике. Т. I. Млекопитающие. Свердловск: Уральск. рабочий, 1963. 133 с.
- Экологические последствия радиоактивного загрязнения на Южном Урале. М.: Наука, 1993. 336 с.
- ICRP. Environmental protection: the concept and use of reference animals and plants // Ann. ICRP. 2008. V. 38. № 4–6. P. 1–244.
- Earl D.A., von Holdt B.M. Structure harvester: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method // Conserv. Genet. Res. 2012. V. 4. № 2. P. 359–361.
- Evanno G., Regnaut S., Goudet J. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study // Mol. Ecol. 2005. V. 14. № 8. P. 2611–2620.
- Falush D., Stephens M., Pritchard J.K. Inference of population structure using multilocus genotype data: Linked loci and correlated allele frequencies // Genetics. 2003. V. 164. № 4. P. 1567–1587.
- Malinovsky G.P., Yarmoshenko I.V., Starichenko V.I., Lyubashevsky N.M. Assessment of radiation exposure of murine rodents at the EURT territories // Centr. Eur. J. Biol. 2014. V. 9. № 10. P. 960–966.
- Molchanova I., Mikhailovskaya L., Antonov K., Pozolotina V., Antonova E. Current assessment of integrated content of long-lived radionuclides in soils of the head part of the East Ural radioactive trace // J. Envir. Radioactiv. 2014. V. 138. P. 238–248.
- Peakall R., Smouse P.E. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research // Mol. Ecol. Not. 2006. V. 6. P. 288–295.
- Peakall R., Smouse P.E. GenALEX 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research—an update // Bioinformatics. 2012. V. 28. P. 2537–2539.
- Petrova T.V., Zakharov E.S., Samiya R., Abramson N.I. Phylogeography of the narrow-headed vole *Lasiopodomys (Stenocranius) gregalis* (Cricetidae, Rodentia) inferred from mitochondrial cytochrome b sequences: an echo of Pleistocene prosperity // J. Zool. Syst. Evol. Res. 2015. V. 53. № 2. P. 97–108.
- Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P.J. Inference of population structure using multilocus genotype data // Genetics. 2000. V. 155. № 2. P. 945–959.
- Ruda M., Ziak D., Gauffre B., Zima J., Martinkova N. Comprehensive cross-amplification of microsatellite multiplex sets across the rodent genus *Microtus* // Mol. Ecol. Res. 2009. V. 9. № 3. P. 974–978.
- UNSCEAR Rept. Sources and effects of ionizing radiation. N.Y.: United Nations, 1996. 86 p.

The Variability of Allozyme and Microsatellite Loci of the Narrow-Headed Vole *Lasiopodomys gregalis* from the Southern Urals and Trans-Urals

M. V. Modorov

*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, 620144 Russia
e-mail: mmodorov@gmail.com*

The variability of 12 allozyme and 5 microsatellite loci in narrow-headed voles captured in Chelyabinsk and Kurgan oblasts was analyzed. The low genetic differentiation of the samplings was shown. The results of comparison of the genotypes of the narrow-headed vole mothers and embryos revealed multiple paternity and polygyny. It was shown that in some cases, an analysis of microsatellite loci allows researchers to differentiate the animals that belong to different colonies.