



ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ГЕНЕТИЧЕСКОГО ПОЛИМОРФИЗМА ТРЕХ ВИДОВ МЫШЕЙ (*APODEMUS URALENSIS* PALLAS, 1811; *APODEMUS AGRARIUS* PALLAS, 1771; *APODEMUS FLAVICOLLIS* MELCHIOR, 1834) В СРЕДНЕМ ПОВОЛЖЬЕ (НА ПРИМЕРЕ УЛЬЯНОВСКОЙ ОБЛАСТИ)

А. Н. Хайсарова^{1,2}, М. Д. Симаков², А. А. Кузьмин³, С. В. Титов²

¹ Центр гигиены и эпидемиологии в Ульяновской области, Россия, 432005, г. Ульяновск, ул. Пушкарёва, 5;
E-mail: an_stolyarova@mail.ru

² Пензенский государственный университет, Россия, 440026, г. Пенза, ул. Красная, 40
E-mail: maksimakov@bk.ru, svtitov@yandex.ru

³ Пензенский государственный технологический университет,
Россия, 440039, г. Пенза, проезд Байдукова, 1а/ул. Гагарина, 11
E-mail: kuzmin-puh@yandex.com

Аннотация. Актуальность и цели. Изучение морфологических, генетических и экологических факторов, объясняющих подразделенную (метапопуляционную) структуру ареалов, является новым и методически слабо разработанным научным направлением. Важной частью таких исследований является изучение генетической структуры популяций животных. Это направление нацелено на решение фундаментальных биологических проблем: целостности биологического вида, микроэволюции и внутривидовой дифференциации, динамики популяций. Цель работы – изучение экологических особенностей генетического полиморфизма лесной (*Apodemus uralensis* Pallas, 1811), полевой (*Apodemus agrarius* Pallas, 1771) и желтогорлой (*Apodemus flavicollis* Melchior, 1834) мышей в Среднем Поволжье на примере Ульяновской области. **Материалы и методы.** Генетический материал для работы был собран в Ульяновской области в ходе проведения полевых работ в период 2014–2018 гг. Всего было проанализировано 33 последовательности (699 пн) лесных мышей, 14 последовательностей (623 пн) полевых мышей и 9 последовательностей (700 пн) желтогорлых мышей. Для этого были использованы пакеты программ MEGA 7.0.21 и DnaSP 5.10 (Librado, Rozas, 2009; Tamura et al., 2012). Для выявления экологических закономерностей распределения на территории Ульяновской области популяций изученных видов мышевидных грызунов кроме группировок популяций, полученных по данным об их географической близости, были использованы два варианта районирования исследуемого региона – флористическое и эколого-ландшафтное. **Результаты.** Самый высокий уровень изменчивости митохондриальных фрагментов D-loop был выявлен у *A. flavicollis* (2.4 ± 0.3 %), тогда как этот показатель для *A. uralensis* и *A. agrarius* имеет средние значения (0.8 ± 0.2 % и 0.7 ± 0.2 % соответственно). Анализ выборки секвенсов по географически выделенным группировкам популяций не выявил соответствующую генетическую дифференциацию. Распределение выделенных митотипов по группировкам популяций не имеет какой-либо закономерности. В выборках присутствуют митотипы, обнаруженные только в одной из группировок, и по этой причине они являются специфическими. Такие же результаты были получены и при анализе распределения выявленных митотипов по флористическому районированию Ульяновской области. Распределение выявленных митотипов по ландшафтно-экологическим районам отражает экологические требования изученных видов мышевидных грызунов. **Заключение.** Полученные результаты свидетельствуют о хорошей разрешающей способности разработанных праймерных систем для амплификации D-loop и изучения популяционного полиморфизма природных популяций, а также для группировки географически разобщенных популяций мышевидных грызунов. Изучение распределения выявленных митотипов всех трех видов мышевидных грызунов по флористическим районам Ульяновской области не выявило какой-либо связи флористической специфичности территорий и распространения этих грызунов в регионе. Вероятно, это связано с тем, что критерии флористического районирования не коррелируют с биотопическими предпочтениями изученных видов. Распределение выявленных митотипов по ландшафтно-экологическим районам, напротив, хорошо соотносится с экологическими требованиями трех видов мышевидных грызунов. Проведенный D Tajima-тест для трех видов мышей Ульяновской области указывает на возможный рост числа их популяций и населения после прохождения

«бутылочного горлышка» в период депрессии численности. Эта синхронность демографических процессов в популяциях данных видов мышевидных грызунов, возможно, связана с сильной фрагментацией среды обитания, наблюдающейся в Ульяновской области, и высокой степенью подразделенности локальных популяций грызунов.

Ключевые слова: мышевидные грызуны, мтДНК, популяционный полиморфизм, группы популяций, флористическое и ландшафтно-экологическое районирование, Ульяновская область.

Благодарности. Исследование выполнено при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования РФ в рамках базовой части государственного задания ФГБОУ ВО «Пензенский государственный университет» в сфере научной деятельности на 2017–2019 гг. Проект 6.7197.2017/БЧ.

Для цитирования: Хайсарова, А. Н. Экологические особенности генетического полиморфизма трех видов мышей (*Apodemus uralensis* Pallas, 1811; *Apodemus agrarius* Pallas, 1771; *Apodemus flavicollis* Melchior, 1834) в Среднем Поволжье (на примере Ульяновской области) / А. Н. Хайсарова, М. Д. Симаков, А. А. Кузьмин, С. В. Титов // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2019. – Vol. 4 (4). – <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2019-4-2>

ECOLOGICAL FEATURES OF GENETIC POLYMORPHISM OF THREE SPECIES OF MICE (*APODEMUS URALENSIS* PALLAS, 1811; *APODEMUS AGRARIUS* PALLAS, 1771; *APODEMUS FLAVICOLLIS* MELCHIOR, 1834) IN THE MIDDLE VOLGA REGION (BY EXAMPLE OF THE ULYANOVSK REGION)

A. Khajsarova^{1,2}, M. Simakov², A. Kuzmin³, S. Titov²

¹ Center of Hygiene and Epidemiology in the Ulyanovsk region, 5 Pushkareva street, Ulyanovsk, 432005, Russia;
E-mail: an_stolyarova@mail.ru

² Penza State University, 40 Krasnaya street, Penza, 440026, Russia
E-mail: maksimakov@bk.ru, svtitov@yandex.ru

³ Penza State Technological University, 1A Baidukova passage / 11 Gagarina street, Penza, 440039, Russia
E-mail: kuzmin-puh@yandex.com

Abstract. *Background.* The study of morphological, genetic and environmental factors explaining the subdivided (metapopulational) structure of habitats is a new and methodologically poorly developed scientific field. An important part of such research is the study of the genetic structure of animal populations. This scientific field is aimed at solving fundamental biological problems: the integrity of the biological species, microevolution and intraspecific differentiation, and population dynamics. The purpose of the work is to study the ecological characteristics of genetic polymorphism of Herb Field Mouse (*Apodemus uralensis* Pallas, 1811), Striped Field Mouse (*Apodemus agrarius* Pallas, 1771) and Yellow-necked Field Mouse (*Apodemus flavicollis* Melchior, 1834) mice in the Middle Volga region on the example of the Ulyanovsk region. *Materials and methods.* The genetic material for the work was collected in the Ulyanovsk region during field work over the period from 2014 to 2018. A total of 33 sequences (699 bp) of wood mice, 14 sequences (623 bp) of field mice and 9 sequences (700 bp) of yellow-necked mice were analyzed. For this, the MEGA 7.0.21 and DnaSP 5.10 software packages were used (Librado and Rozas, 2009; Tamura et al., 2012). In order to identify the environmental patterns of the distribution in the Ulyanovsk region of populations of the studied species of mouse-like rodents, except population groups obtained from data on their geographical proximity, we used two variants of zoning of the region under study- floristic and ecological-landscape. *Results.* The highest level of variability of mitochondrial D-loop fragments was detected in *A. flavicollis* ($2.4 \pm 0.3\%$), while this indicator for *A. uralensis* and *A. agrarius* had average values ($0.8 \pm 0.2\%$ and $0.7 \pm 0.2\%$, respectively). Analysis of sequence samples by geographically selected population groupings did not reveal the corresponding genetic differentiation. Distribution of the identified mitotypes by population groupings does not have any pattern. Mitotypes found only in one of the groupings are present in the samples, and for this reason they are specific. The same results were obtained when analyzing the distribution of the identified mitotypes by floristic zoning of the Ulyanovsk region. The distribution of the identified mitotypes by landscape-ecological regions reflects the ecological requirements of the studied species of mouse-like rodents. *Conclusion.* The results obtained indicate a good resolving power of the developed primer systems for amplifying D-loop and studying populational polymorphism of natural populations, as well as for grouping geographically separated populations of mouse-like rodents. The study of the distribution of the identified mitotypes of all three species of mouse-like rodents according to the floristic regions of the Ulyanovsk region did not reveal any connection between the floristic specificity of the territories and the distribution of these rodents in the region. This is probably due to the fact that the criteria for floristic zoning do not correlate with the biotopic preferences of the studied species. The distribution of the identified mitotypes by landscape-ecological regions, on the contrary, is in good

agreement with the environmental requirements of the three species of mouse-like rodents. The D Tajima test for three species of mice in the Ulyanovsk Region indicates a possible increase in the number of their populations after going through the “bottleneck” during the period of population decline. This synchronization of demographic processes in populations of these species of mouse-like rodents is probably associated with a strong fragmentation of the habitat observed in the Ulyanovsk region, and high degree of subdivision of local populations of rodents.

Keywords: mouse-like rodents, mtDNA, population polymorphism, population groupings, floristic and landscape-ecological zoning, the Ulyanovsk region.

Acknowledgments. The study was financially supported by the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation under the basic part of the state assignment of FSBEI HE “Penza State University” in the field of research activity for 2017–2019. Project 6.7197.2017/БЧ.

For citation: Khajsarova A.N., Simakov M.D., Kuzmin A.A., Titov S.V. Ecological features of genetic polymorphism of three species of mice (*Apodemus uralensis* Pallas, 1811; *Apodemus agrarius* Pallas, 1771; *Apodemus flavicollis* Melchior, 1834) in the Middle Volga region (by example of the Ulyanovsk region). Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2019;4(4). (In Russ.). Available from: <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2019-4-2>

Исследование популяций и сообществ мелких млекопитающих в современной экологии является важной научной задачей. Изучение временных изменений структуры столь динамически меняющихся биологических систем предоставляет для теоретической науки ценный фактический материал, на котором возможна проверка многих выдвинутых положений и установленных закономерностей. В то же время изучение структуры и динамики популяций и сообществ мышевидных грызунов в пределах одной природно-ландшафтной зоны имеет большой практический интерес. Оно позволяет не только более тонко понять происходящие в этих биологических системах перестройки, но и осуществить прогноз о состоянии и возможных изменениях столь важного компонента экосистем, которым являются популяции и сообщества мелких млекопитающих, часто находящихся в жестких конкурентных отношениях.

Изучение морфологических, генетических и экологических факторов, объясняющих подразделенную (метапопуляционную) структуру ареалов, является новым и методически слабо разработанным научным направлением. Важной частью таких исследований является изучение генетической структуры популяций животных [1–5]. Это направление нацелено на решение фундаментальных биологических проблем: целостности биологического вида, микроэволюции и внутривидовой дифференциации, динамики популяций. Кроме того, оно способствует решению важных прикладных задач сохранения видов и биологического разнообразия, а именно оценки продуктивности вида в ареале и риска вымирания существующих популяций. Выявление особенностей популяционного генетического полиморфизма в подразделенных вследствие естественной или антропогенно зависимой фрагментации среды обитания в пределах одной природно-ландшафтной зоны популяциях грызунов с ис-

пользованием широкого набора молекулярно-генетических маркеров является новым и актуальным направлением исследований природных популяций. Цель работы – изучение экологических особенностей генетического полиморфизма лесной (*Apodemus uralensis* Pallas, 1811), полевой (*Apodemus agrarius* Pallas, 1771) и желтогорлой (*Apodemus flavicollis* Melchior, 1834) мышей в Среднем Поволжье на примере Ульяновской области.

Материал и методы

Полевые исследования проводились в 2013–2015 гг. в весенне-летний период на территории Ульяновской области. Учетные работы проводились по стандартной методике [6, 7]. Для отлова грызунов применялись ловушки Геро с приманкой из ржаного хлеба, смоченного растительным маслом. В точках отлова выставлялись ловушко-линии (25–50 ловушек Геро в одну линию, через 5 м друг от друга). Аналитическая выборка составила 119 особей: *A. uralensis* – 74, *A. agrarius* – 29, *A. flavicollis* – 16. Популяционные точки отлова мышевидных грызунов объединили в обособленные группы популяций (ГП) (рис. 1, табл. 1).

ДНК выделяли из образцов фаланг пальцев, зафиксированных в 96 %-м этаноле по стандартной методике фенолхлороформной экстракции после обработки образца ткани протеиназой K и SDS [8, 9].

Был использован маркер мтДНК – контрольный регион (С-регион, D-loop). Полимеразную цепную реакцию (PCR) проводили в 25 мкл реакционной смеси, содержащей 50 мМ трис-НСl (рН 8.9), 20 мМ сульфат аммония, 20 мкМ ЭДТА, 150 мкг/мл бычьего сывороточного альбумина, смесь дезоксинуклеозидтрифосфатов (200 мкМ каждого из четырех), 2 мМ хлористый магний, 15 пмоль каждого из праймеров, 2 ед. активности Taq-полимеразы и 0.1–0.2 мкг ДНК с использованием разработанных специфических праймеров (табл. 2).

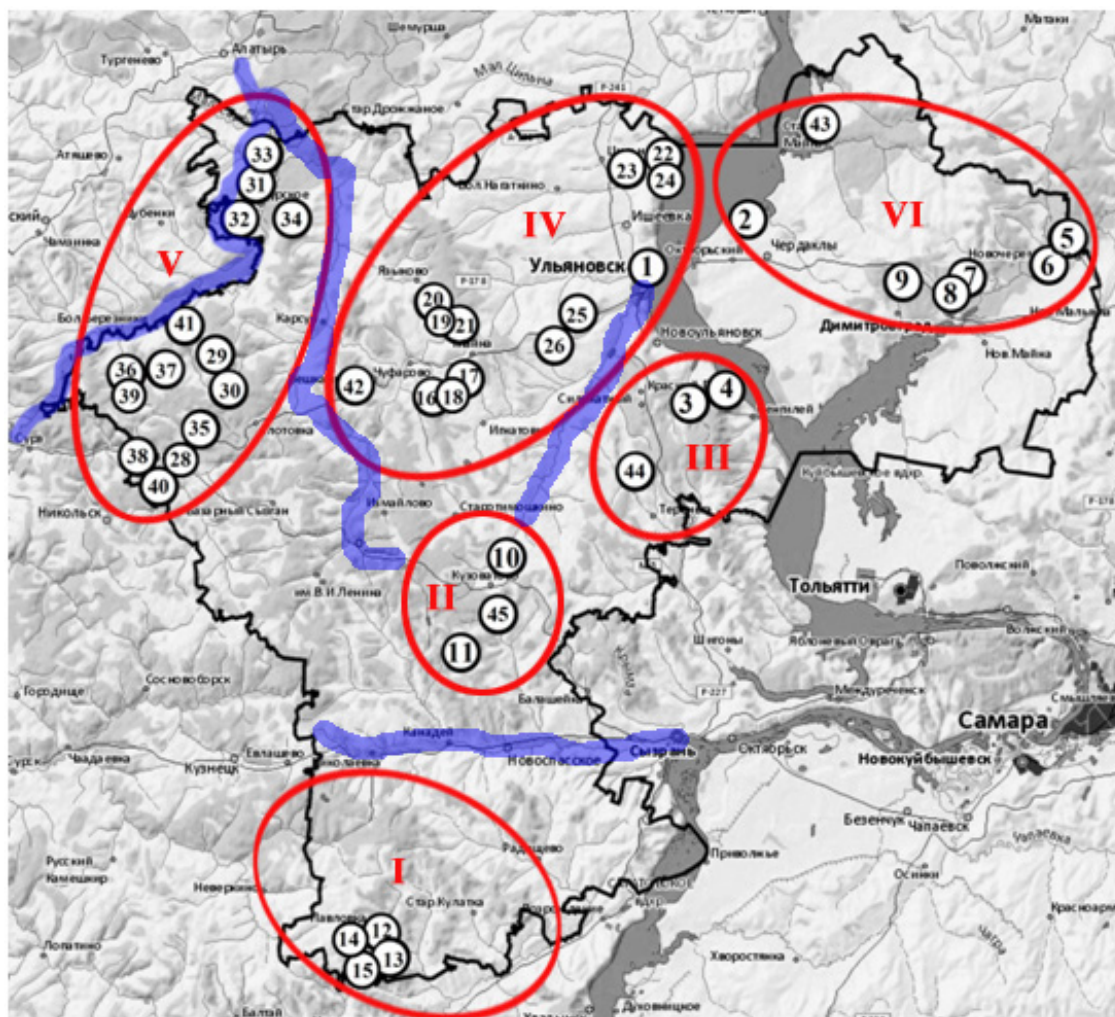


Рис. 1. Группировки популяций трех видов мышевидных грызунов (*Apodemus uralensis*, *Apodemus agrarius*, *Apodemus flavicollis*) на территории Ульяновской области: I – Южная, II – Центральная, III – Поволжская, IV – Майнско-Ульяновская, V – Присурская, VI – Заволжская. Синим цветом выделены крупные реки (Сызранка, Свияга, Барыш, Сура)

Fig.1. Population groupings of three species of mouse-like rodents (*Apodemus uralensis*, *Apodemus agrarius*, *Apodemus flavicollis*) in the territory of the Ulyanovsk region: I – Southern, II – Central, III – situated on the Volga, IV – Maynko-Ulyanovsk, V – situated near the Sura, VI – situated on the left bank of the Volga. The blue line highlights large rivers (the Syzranka, the Sviyaga, the Barysh, the Sura)

Таблица 1

Table 1

Аналитическая выборка мышевидных грызунов (*Apodemus uralensis*, *Apodemus agrarius*, *Apodemus flavicollis*) на территории Ульяновской области. Обозначение группировок популяций и номера популяций такие же, как и на рис. 1

Analytical sampling of mouse-like rodents (*Apodemus uralensis*, *Apodemus agrarius*, *Apodemus flavicollis*) in the territory of the Ulyanovsk region. Population grouping notations and population numbers are the same as in Fig.1

ГП	Вид	Номера проб/номер популяции
1	2	3
I	<i>Apodemus uralensis</i>	166/12, 168/12, 170/13, 173/13, 176/14, 178/14, 185/15, 189/15
	<i>Apodemus agrarius</i>	181/14
	<i>Apodemus flavicollis</i>	–
II	<i>Apodemus uralensis</i>	136/10, 146/11, 149/11
	<i>Apodemus agrarius</i>	131/10, 132/10, 135/10
	<i>Apodemus flavicollis</i>	139/11, 142/11

Окончание табл. 1

End of Table 1

1	2	3
III	<i>Apodemus uralensis</i>	29/3, 31/3, 473/44, 476/44
	<i>Apodemus agrarius</i>	33/3, 34/3, 37/4, 43/4
	<i>Apodemus flavicollis</i>	26/3, 28/3
IV	<i>Apodemus uralensis</i>	1/1, 3/1, 196/16, 198/16, 202/17, 203/17, 206/18, 230/19, 231/19, 248/16, 272/22, 280/23, 283/23, 286/24, 287/24, 290/1, 292/1, 429/42, 432/42
	<i>Apodemus agrarius</i>	5/1, 269/22, 285/23
	<i>Apodemus flavicollis</i>	267/22, 268/22, 273/22
V	<i>Apodemus uralensis</i>	306/27, 307/27, 329/30, 348/32, 350/32, 351/33, 352/33, 355/34, 357/34, 365/31, 366/33, 376/33, 391/34, 392/34, 411/29, 415/35, 416/35, 417/36, 419/36, 421/37, 422/37, 423/38, 424/38, 426/40, 427/41, 428/41
	<i>Apodemus agrarius</i>	327/30, 328/30, 362/31, 364/31, 401/34, 404/34
	<i>Apodemus flavicollis</i>	338/31, 339/31
VI	<i>Apodemus uralensis</i>	10/2, 24/2, 51/5, 61/5, 62/5, 68/6, 69/6, 120/8, 123/9, 125/9, 406/2, 407/2, 467/43, 469/43
	<i>Apodemus agrarius</i>	11/2, 47/5, 48/5, 55/5, 57/5, 58/5, 59/5, 64/6, 67/6, 76/7, 82/7, 114/8, 117/8, 121/9, 122/9
	<i>Apodemus flavicollis</i>	52/5, 53/5, 63/5, 113/8, 405/2, 465/43, 466/43

Таблица 2

Table 2

Праймеры, применяемые для амплификации фрагментов D-loop мтДНК лесной, полевой и желтогорлой мышей из Ульяновской области

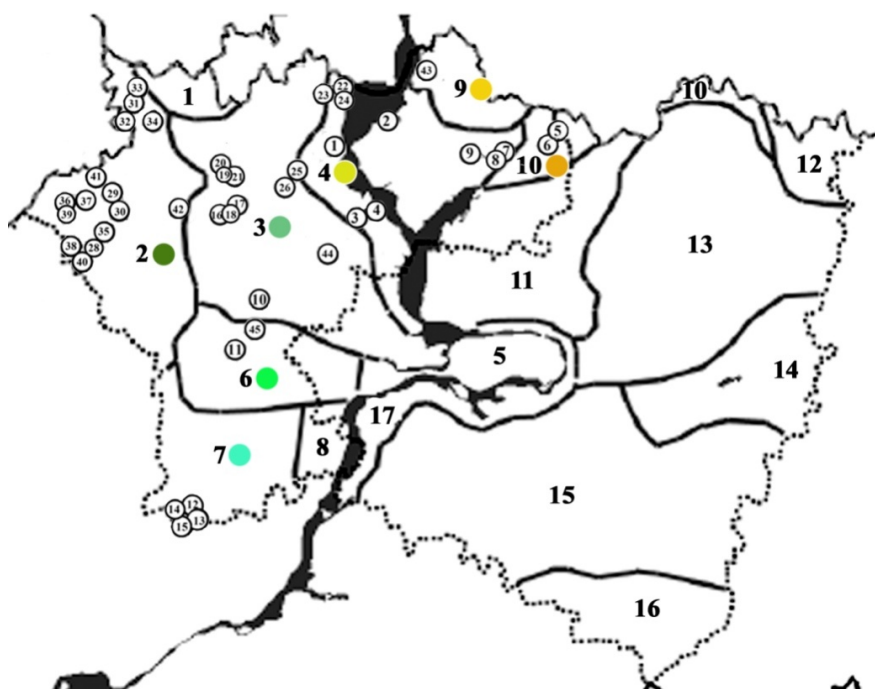
Primers used for amplifying D-loop fragments of mtDNA of wook, field and yellow-necked mice in the Ulyanovsk region

Праймер	Последовательность 5' – 3'	Температура отжига, °C
Dl Apfl1 D	GGCATCAAGAAGAAGGACTG	60
Dl Apfl1 R	GGAGGGGGGGTTTGAATATA	60
Dl Sur1 D	AGCATATAAGCAAGTAAATT	50
Dl Sur1 R	TAGAGTAGATGGAAGAATTT	52
Dl Aag1 D	TATATTTCTTCCCCCATGA	56
Dl Aag1 R	AAGGTGAGTTTTTGATAGTT	52

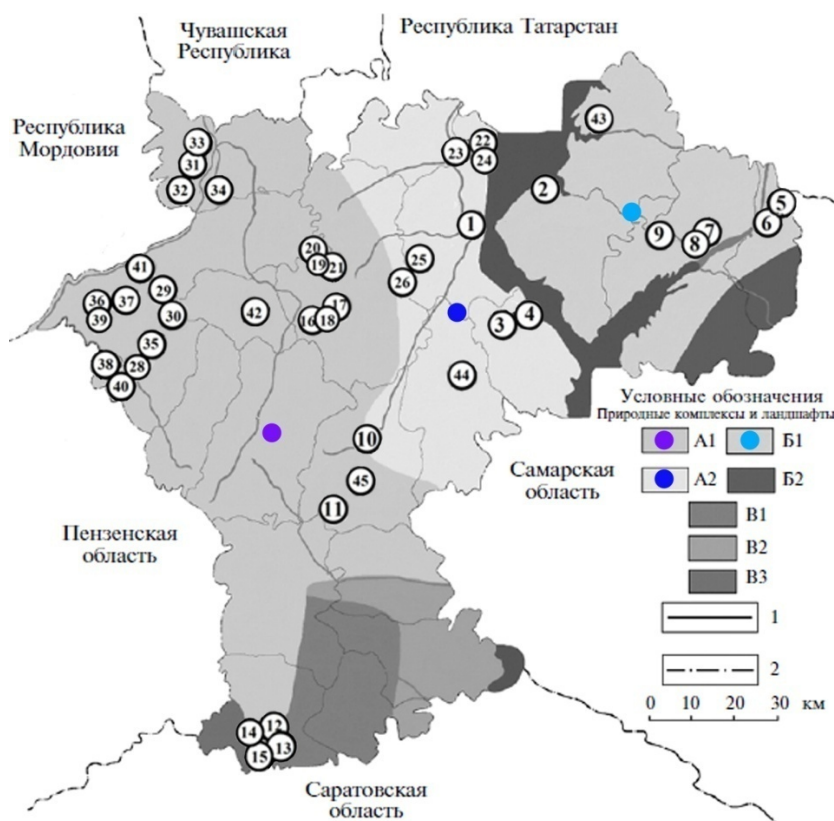
Специфичность и индивидуальность фрагментов ДНК, полученных в ходе PCR, определяли по различиям масс этих фрагментов при электрофоретическом разделении. Исследуемые образцы секвенировали на генетическом анализаторе ABI 3500 при использовании реактива BigDye® Terminatorv 3.1 Cycle Sequencing Kit.

Генетический анализ локальных популяций и группировок популяций проводили на основе полученных нуклеотидных последовательностей фрагментов мтДНК (D-loop). Всего было проанализировано 33 последовательности (699 пн) лесных мышей, 14 последовательностей (623 пн) полевых мышей и 9 последовательностей (700 пн) желтогорлых мышей. Для этого были использованы пакеты программ MEGA 7.0.21 и DnaSP 5.10 [10, 11]. Получен-

ные последовательности выделенных гаплотипов мтДНК (D-loop) были размещены в GeneBank NCBI (MN852447–MN852469; MN840573–MN840581; MN840582–MN840589). Достоверность различий непараметрических показателей оценивалась с помощью теста Стьюдента и χ^2 -теста при использовании пакета программ Statistica for Windows. Для выявления экологических закономерностей распределения на территории Ульяновской области популяций изученных видов мышевидных грызунов кроме группировок популяций, полученных по данным об их географической близости, были использованы два варианта районирования исследуемого региона – флористическое [12] и эколого-ландшафтное [13] (рис. 2).



a)



б)

Рис. 2. Варианты районирования Ульяновской области и точки сбора материала генетического типирования трех видов мышей (*Apodemus uralensis*, *Apodemus agrarius*, *Apodemus flavicollis*):

А – Флористическое: районы Лесостепного Предволжья: 1 – Засурский, 2 – Барышско-Инзенский, 3 – Свияго-Усинский, 4 – Северо-Приволжский, 5 – Жигулевский, 6 – Сызранский, 7 – Засызранский, 8 – Южно-Приволжский; районы Лесостепного Низкого Заволжья: 9 – Ахтай-Майнский, 10 – Черемшанский, 11 – Мелекесский; районы Лесостепного Высокого Заволжья: 12 – Бугульминско-Белебеевский, 13 – Сокский; районы Степного Заволжья: 14 – Самаро-Кинельский; 15 – Сыртовой, 16 – Иргизский; район Побережье волжских водохранилищ: 17 – Волжский [12]; Б – Ландшафтно-экологическое:

А1 – Присурский лесной район; А2 – Свияжский лесостепной район; Б1 – Мелекесско-Ставропольский лесостепной район; Б2 – Кондурчинский степной район; В1 – Сызрано-Терешкинский лесостепной район; В2 – Южно-Сызранский степной район; В3 – Верхнекададинский степной район; 1 – границы административных районов; 2 – границы областей [13]

Fig. 2. Variants of the Ulyanovsk region zoning and points of gathering material for genetic typing of three species of mice (*Apodemus uralensis*, *Apodemus agrarius*, *Apodemus flavicollis*): A – floristic: zones of Forest-steppe Volga: 1 – Zasursky, 2 – Barysh-Inzensky, 3 – Sviyago-Usinsky, 4 – North-Volga, 5 – Zhigulevsky, 6 – Syzransky, 7 – Zasyzransky, 8 – South-Volga; zones of the forest-steppe low trans-Volga region: 9 – Akhtay-Maynsky, 10 – Cheremshansky, 11 – Melekessky; zones of the forest-steppe high trans-Volga: 12 – Bugulminsko-Belebeevsky, 13 – Soksky; zones of the steppe trans-Volga: 14 – Samaro-Kinelsky; 15 – Syrtovoy, 16 – Irgiz; banks of the Volga reservoirs: 17 – Volzhsky [12]; Б – Landscape-ecological: A1 – Prisursky forest region; A2 – Sviyazhsky forest-steppe region; Б1 – Melekessko-Stavropolsky forest-steppe region; Б2 – Kondurchinsky steppe region; В1 – Syzrano-Tereshkinsky forest-steppe region; В2 – South Syzran steppe region; В3 – Verkhnekadadinsky steppe region; 1 – the boundaries of administrative regions; 2 – borders of regions [13]

Названия изученных на территории Ульяновской области видов мышей приведены по «Таксономии современных млекопитающих» [14].

Результаты и обсуждение

С целью изучения полиморфизма митохондриальной ДНК был проведен ML-анализ последовательностей фрагментов D-loop у изученных видов мышевидных грызунов из Ульяновской области.

ML-анализ последовательностей фрагментов D-loop лесной мыши из Ульяновской области проводили с использованием эволюционной модели НКУ+G+I (модель Хасегава-Кишино-Яно; с дискретным гамма-распределением (+G) – 0.05; значение эволюционной нейтральности сайтов (+I) – 0.207; максимальный логарифм правдоподобия: –1279.35). Выбор эволюцион-

ной модели ML-анализа определяется результатами модель-теста (MEGA 7.0.21), по которым для модели НКУ+G+I были получены минимальные значения Байесового информационного критерия (BIC) – 3251.87.

Уровень изменчивости митохондриальных фрагментов D-loop *A. uralensis* (число нуклеотидных замен) оказался достаточно высоким, варьировал от 0.0 до 2.5 % и в среднем составил 0.8 ± 0.2 %. При этом соотношение транзаций и трансверсий (Ts/Tv) составило 2.75 (R), а нуклеотидные частоты составили для А = 29.9 %, Т = 31.9 %, С = 25.3 % и G = 13.2 %. Проведенный ML-анализ нуклеотидных последовательностей позволил построить дендрограмму и объединить последовательности в группы, характеризующие близкие гаплотипы (митотипы) лесной мыши из Ульяновской области (рис. 3).

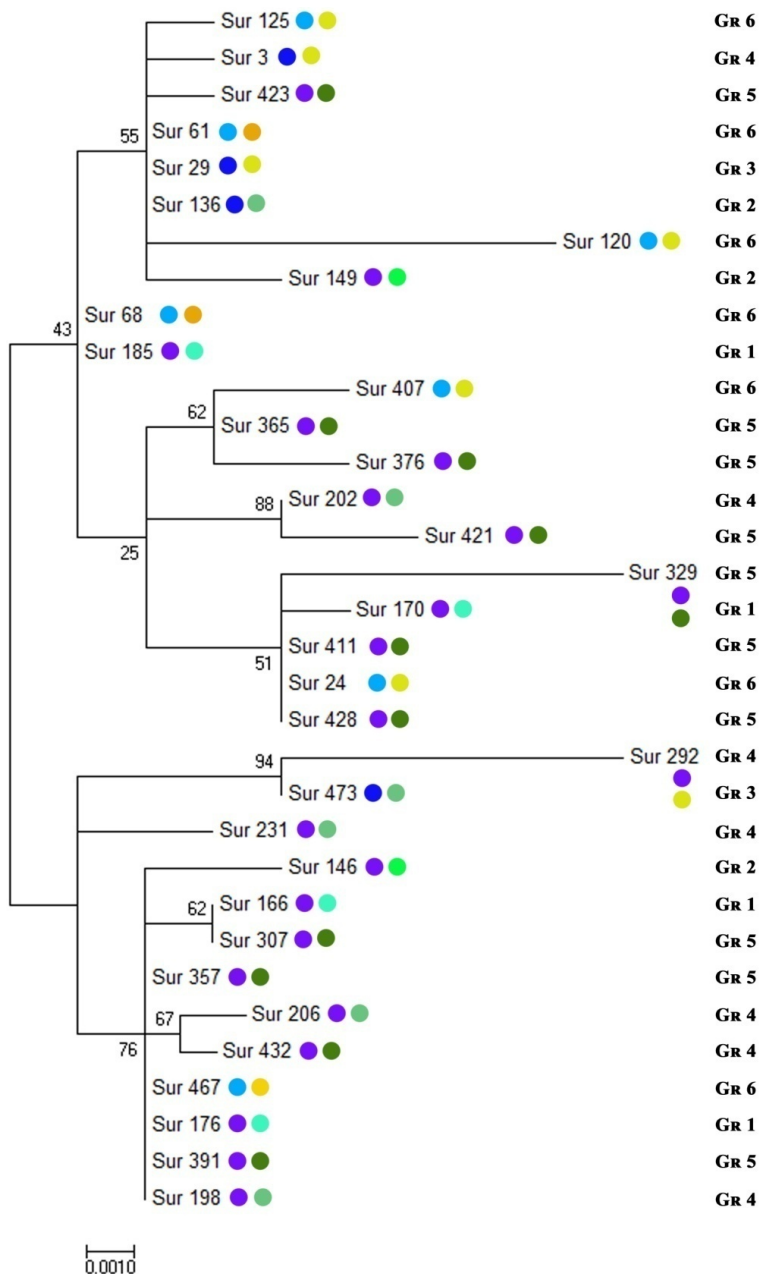


Рис. 3. Результаты генетического ML-анализа (модель НКУ+G+I) нуклеотидных последовательностей ($n = 33$) участка мтДНК (D-loop, 699 пн), показывающие филогенетические отношения между митотипами, характеризующими различные генетические формы лесной мыши. В узлах – результаты бутстреп-анализа (1000 реплик), шкала – генетические дистанции между митотипами. Группировки популяций (Gr): Gr 1 – Южная, Gr 2 – Центральная, Gr 3 – Поволжская, Gr 4 – Майнско-Ульяновская, Gr 5 – Присурская, Gr 6 – Заволжская

Fig. 3. The results of genetic ML analysis (model HKY + G + I) of nucleotide sequences ($n = 33$) of the mtDNA region (D-loop, 699 bp), showing the phylogenetic relationships between mitotypes characterizing various genetic forms of Herb Field Mouse. In the nodes – the results of the bootstrap analysis (1000 replicas), scale – genetic distances between mitotypes. Population groupings (Gr): Gr 1 – Southern, Gr 2 – Central, Gr 3 – situated on the Volga, Gr 4 – Maynsky-Ulyanovsk, Gr 5 – situated near the Sura, Gr 6 – situated on the left bank of the Volga

степной – 7, 30 %. При этом 4 митотипа (Нар 1, 3, 4, 7 – 17 %) были обнаружены одновременно в двух ландшафтно-экологических районах. В целом эти результаты хорошо соотносятся с особенностями видовых экологических требований лесной мыши, тяготеющей к лесным биотопам.

Проведенный D Tajima-тест выявил особенность популяционной структуры области распространения лесной мыши в Ульяновской области. Близкое к достоверному ($0.10 > p > 0.05$) отрицательное значение показателя Tajima D (-1.660) свидетельствует о низком числе выявленных митотипов по сравнению с числом сегрегирующих сайтов. Низкие частоты редких митотипов указывают на возможный рост числа популяций и населения после прохождения «бутылочного горлышка» в период депрессии численности. На именно такую демографическую экспансию указывают и высокие отрицательные достоверные ($p < 0.05$) показатели Fu и Li's D* и Fu и Li's F*: -2.893 и -2.935 .

С целью проведения более точной кластеризации митотипов (гаплотипов) малых лесных мышей из Ульяновской области была предпринята попытка построения медианной сети (NetWork 4.6.1.2) по алгоритму Median Joining (объединение средних), которая оказалась не-

удачной. Вследствие довольно широкой изменчивости митотипов сеть не была построена.

ML-анализ последовательностей D-loop полевых мышей из Ульяновской области, как и в случае с лесной мышью, проводили с использованием эволюционной модели НКУ+G (модель Хасегава-Кишино-Яно; с дискретным гамма-распределением (+G) – 0.05; максимальный логарифм правдоподобия: -1019.47). Выбор эволюционной модели ML-анализа определяется результатами модель-теста, по которым для модели НКУ+G были получены минимальные значения Байесового информационного критерия (BIC) – 2302.07.

Уровень изменчивости митохондриальных фрагментов D-loop *A. agrarius* (число нуклеотидных замен) оказался достаточно высоким, варьировал от 0.0 до 2.7 % и в среднем составил 0.7 ± 0.2 %. При этом соотношение транзиций и трансверсий (Ts/Tv) составило 1.62 (R), а нуклеотидных частот для А = 29.2 %, Т = 30.6 %, С = 26.0 % и G = 14.2 %.

Проведенный анализ нуклеотидных последовательностей методом ML (максимального правдоподобия) позволил построить дендрограмму и объединить последовательности в группы, характеризующие близкие митотипы полевой мыши (рис. 4).

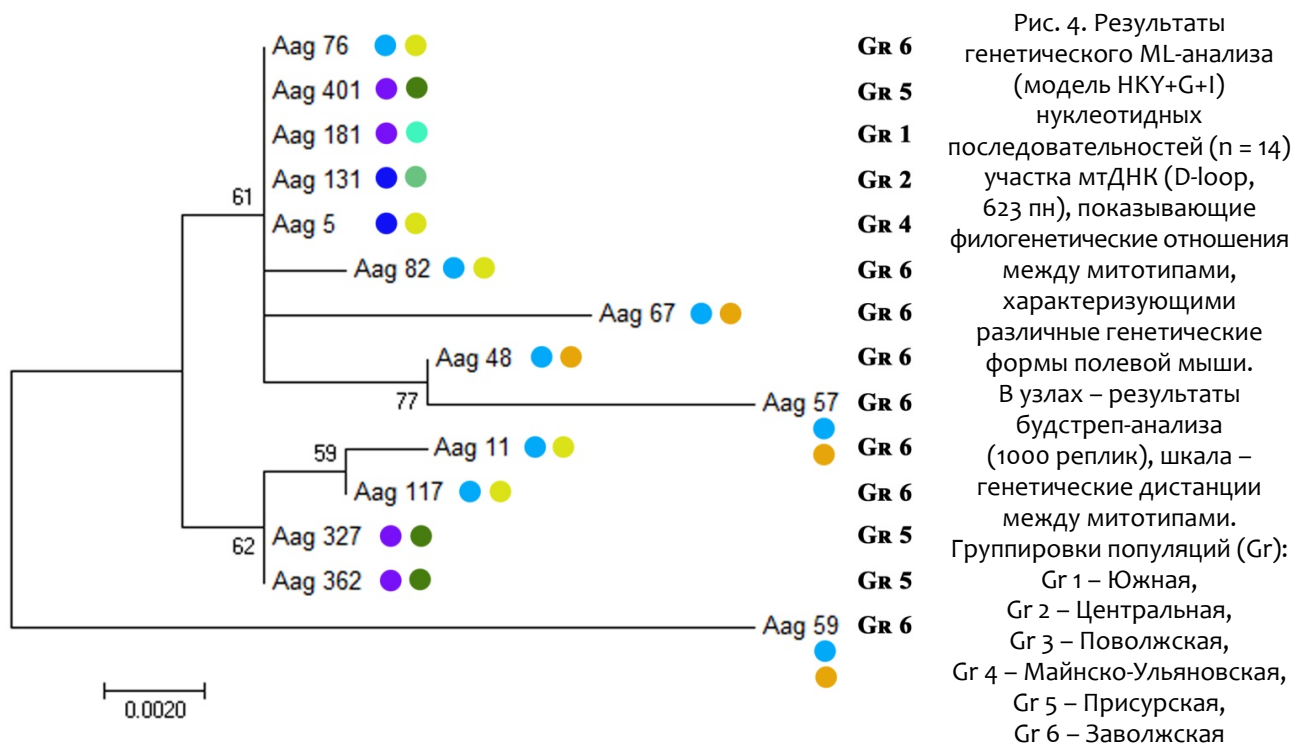


Fig. 4. The results of genetic ML analysis (model HKY + G + I) of the nucleotide sequences (n = 14) of the mtDNA region (D-loop, 623 bp), showing the phylogenetic relationships between mitotypes characterizing various genetic forms of the Striped Field Mouse. In the nodes – the results of the bootstrap analysis (1000 replicas), scale – genetic distances between mitotypes. Population groupings (Gr): Gr 1 – Southern, Gr 2 – Central, Gr 3 – situated on the Volga, Gr 4 – Maynisky-Ulyanovsk, Gr 5 – situated near the Sura, Gr 6 – situated on the left bank of the Volga

Анализ выборки секвенсов по выделенным группировкам популяций – так же, как и в случае с лесной мышью – не выявил соответствующую генетическую дифференциацию. Максимальная изменчивость (количество нуклеотидных замен) была отмечена в Заволжской (Gr 6) группировке (1.2±0.2 %). При этом в большинстве парных сравнений группировок популяций генетические дистанции между ними были равны 0. Более или менее значимые различия были выявлены только для Присурской (Gr 5) группировки. При ее сравнении с Южной (Gr 1), Центральной (Gr 2) и Поволж-

ской (Gr 3) группировками были выявлены минимальные генетические различия – 0.1±0.1 %.

Анализ гаплотипического и нуклеотидного разнообразия популяций малой лесной мыши по D-loop проводили в программе DnaSP 5.0. Было проанализировано 14 секвенсов. Число сегрегирующих сайтов составило 24, число мутаций – 25. Было выделено 9 гаплотипов (h), гаплотипическое разнообразие (Hd) составило 0.879, нуклеотидное разнообразие (Pi) – 0.00737, среднее число нуклеотидных различий (k) – 4.571 (табл. 4).

Таблица 4

Table 4

Митотипы (гаплотипы) мтДНК (D-loop) полевой мыши из Ульяновской области. Во второй колонке указаны характерные нуклеотидные замены и номер их позиций в последовательности, цифрой со звездочкой обозначены специфические для группировок популяций митотипы.

Цветом выделены ландшафтно-экологические районы мест обнаружения митотипов (см. рис. 2)

Mitotypes (haplotypes) of mtDNA (D-loop) of a Striped Field Mouse mouse from the Ulyanovsk region. The second column shows the characteristic nucleotide substitutions and the number of their positions in the sequence, the number with an asterisk indicates mitotypes specific to population groupings.

The color indicates the landscape and ecological regions of mitotype detection sites (see Fig. 2)

	1334444445	
	12222233333690775556664	
	191345901789223893463692	Номера секвенсов
Нар_1	СТТТТААСАСАГТАТАТГТААСТС	5, 76, 131, 181, 401
Нар_2	.АСАССТТТАГТ.....Т	59 – 6*
Нар_3	Т.....С.С.....Т	11 – 6*
Нар_4G.ACG....	67 – 6*
Нар_5	Т.....С.....Т	117 – 6*
Нар_6ТС.	48 – 3*
Нар_7A.C....GGC.	57 – 6*
Нар_8С.....Т	327, 362 – 5*
Нар_9Т.....	82 – 6*

Анализ распределения выделенных митотипов по группировкам популяций не выявил какой-либо закономерности. В выборках присутствуют митотипы, обнаруженные только в одной из группировок, и по этой причине они являются специфическими. Такие же результаты были получены и при анализе распределения выявленных митотипов по флористическим районам Ульяновской области. Распределение выявленных митотипов (n = 9) по ландшафтно-экологическим районам имеет ряд особенностей. Максимальное число митотипов было зафиксировано в Мелекесско-Ставропольском лесостепном районе (8, 89 %), в то время как в Присурском лесном районе было обнаружено только два митотипа (22 %), а в Свяжском лесостепном районе – только один (11 %). При этом один митотип (Нар 1) был обнаружен во

всех трех ландшафтно-экологических районах. В целом полученные результаты хорошо соотносятся с особенностями видовых экологических требований полевой мыши, предпочитающей биотопы открытых пространств.

Проведенный D Tajima-тест выявил особенность популяционной структуры области распространения полевой мыши в Ульяновской области. Близкое к достоверному (0.10>p>0.05) отрицательное значение показателя Tajima D (-1.777) свидетельствует о низком числе выявленных митотипов по сравнению с числом сегрегирующих сайтов. Так же, как и в случае с лесной мышью, низкие частоты редких митотипов указывают на возможный рост числа популяций и населения после прохождения «бутылочно-горлышка» в период депрессии численности. На такую демографическую экспансию указыва-

ют высокие отрицательные и также близкие к достоверным ($0.10 > p > 0.05$) показатели F_u и L_i 's D^* и F_u и L_i 's F^* : -2.161 и -2.359 .

С целью проведения более точной кластеризации митотипов (гаплотипов) полевых мышей из Ульяновской области была построена медианная сеть (NetWork 4.6.1.2) (рис. 5). Сеть описывает 25 мутаций, 1 узловую позицию и 2 линии генетически связанных популяций. В целом она подтверждает данные, полученные

при анализе выше. Результаты медианного теста указывают на существование трех генетически близких групп: гаплогруппы HGr1, включающей митотипы генетических форм полевых мышей из Присурской (Gr 5) и Заволжской (Gr 6) группировок; гаплогруппы HGr3, представленной одним митотипом из Поволжской (Gr 3) группировки; гаплогруппы HGr2, включающей генетические формы полевых мышей из пятой группировки.

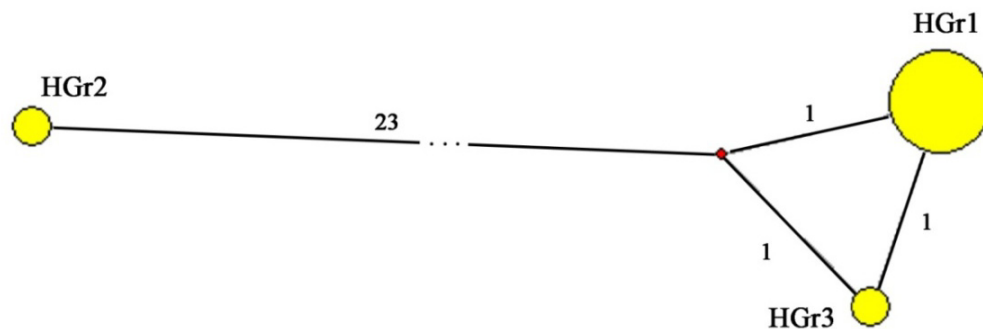


Рис. 5. Результаты генетического анализа нуклеотидных последовательностей ($n = 14$) участка мтДНК (D-loop, 623 пн) – медианная сеть митотипов (гаплотипов) полевых мышей из Ульяновской области. Длина ветвей, соединяющих отдельные гаплогруппы (HGr), пропорциональна количеству мутационных шагов. Гаплогруппы: HGr1 – 11, 57, 59, 67, 82, 117, 327, 362; HGr2 – 5, 76, 131, 181, 401; HGr3 – 48

Fig. 5. The results of genetic analysis of the nucleotide sequences ($n = 14$) of the mtDNA region (D-loop, 623 bp) is the median network of mitotypes (haplotypes) of Striped Field Mouse from the Ulyanovsk region. The length of the branches connecting individual haplogroups (HGr) is proportional to the number of mutational steps.

Haplogroups: HGr1 – 11, 57, 59, 67, 82, 117, 327, 362; HGr2 – 5, 76, 131, 181, 401; HGr3 – 48

С целью изучения полиморфизма митохондриальной ДНК был проведен ML-анализ последовательностей D-loop желтогорлой мыши из Ульяновской области с использованием эволюционной модели НКУ+G+I (модель Хасегава-Кишино-Яно; с дискретным гамма-распределением (+G) – 0.05; значение эволюционной нейтральности сайтов (+I) – 0.440; максимальный логарифм правдоподобия: -1269.51). Выбор эволюционной модели ML-анализа определяется результатами модель-теста, по которым для модели НКУ+G+I были получены минимальные значения Байесового информационного критерия (BIC) – 2722.65.

Уровень изменчивости митохондриальных фрагментов D-loop *A. flavicollis* (число нуклеотидных замен) оказался самым высоким среди изученных видов мышевидных грызунов. Он варьировал от 0.0 до 6.5 % и в среднем составил 2.4 ± 0.3 %. При этом соотношение транзиций и трансверсий (Ts/Tv) составило 2.84 (R), а нуклеотидные частоты – для А = 30.0 %, Т = 33.8 %, С = 22.6 % и G = 13.6 %.

Анализ нуклеотидных последовательностей методом ML (максимального правдоподобия) с использованием модели НКУ+G+I позволил построить дендрограмму и объеди-

нить последовательности в группы, характеризующие близкие митотипы желтогорлой мыши (рис. 6).

Анализ выборки секвенсов по выделенным группировкам популяций желтогорлой мыши (см. рис. 1) – так же, как и в случае с лесной и полевой мышами – не выявил соответствующую генетическую дифференциацию. Максимальная изменчивость (количество нуклеотидных замен) была обнаружена в Поволжской (Gr 3) и Заволжской (Gr 6) группировках (1.4 ± 0.4 и 0.6 ± 0.2 %) соответственно). При этом максимальные дистанции были выявлены для Майнско-Ульяновской (Gr 4) группировки при сравнении ее с Южной (Gr 1) и Центральной (Gr 3) – 6.1 ± 0.8 %, а также с Заволжской (Gr 6) группировкой – 6.4 ± 0.9 %.

Анализ гаплотипического и нуклеотидного разнообразия популяций желтогорлой мыши по D-loop проводили в программе DnaSP 5.0. Было проанализировано 9 секвенсов. Число сегрегирующих сайтов составило 51, число мутаций – 54. Было выделено 8 гаплотипов (h), гаплотипическое разнообразие (Hd) составило 0.972, нуклеотидное разнообразие (Pi) – 0.02022, среднее число нуклеотидных различий (k) – 13.972 (табл. 5).

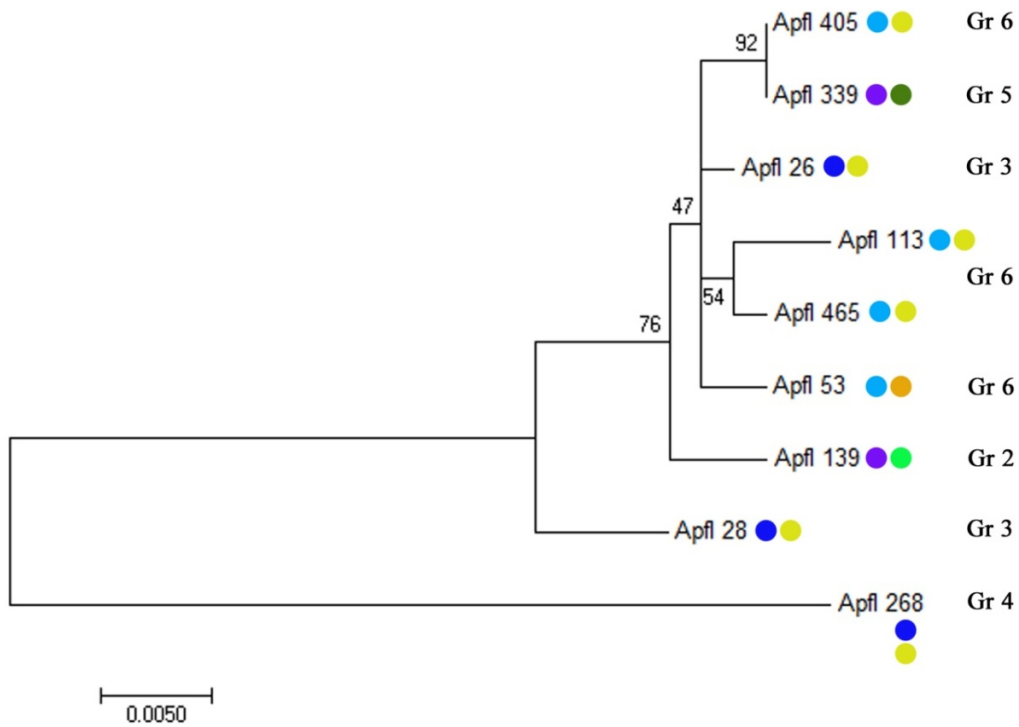


Рис. 6. Результаты генетического ML-анализа (модель НКУ+G+I) нуклеотидных последовательностей (n = 9) участка мтДНК (D-loop, 700 пн), показывающие филогенетические отношения между митотипами, характеризующими различные генетические формы желтогорлой мыши. В узлах – результаты бутстреп-анализа (1000 реплик), шкала – генетические дистанции между митотипами. Группировки популяций (Gr): Gr 1 – Южная, Gr 2 – Центральная, Gr 3 – Поволжская, Gr 4 – Майнско-Ульяновская, Gr 5 – Присурская, Gr 6 – Заволжская

Fig. 6. The results of genetic ML analysis (model HKY + G + I) of the nucleotide sequences (n = 9) of the mtDNA region (D-loop, 700 bp), showing the phylogenetic relationships between mitotypes characterizing various genetic forms of the Yellow-necked Field Mouse. In the nodes – the results of the bootstrap analysis (1000 replicas), scale – genetic distances between mitotypes. Population groupings (Gr): Gr 1 – Southern, Gr 2 – Central, Gr 3 – situated on the Volga, Gr 4 – Maynsky-Ulyanovsk, Gr 5 – situated near the Sura, Gr 6 – situated on the left bank of the Volga

Таблица 5

Table 5

Митотипы (гаплотипы) мтДНК (D-loop) желтогорлой мыши из Ульяновской области. Во второй колонке указаны характерные нуклеотидные замены и номер их позиций в последовательности. Цветом выделены ландшафтно-экологические районы мест обнаружения митотипов (см. рис. 2)

Mitotypes (haplotypes) of mtDNA (D-loop) of a Yellow-necked Field Mouse from the Ulyanovsk region. The second column shows the characteristic nucleotide substitutions and the number of their positions in the sequence. The color indicates the landscape and ecological regions of mitotype detection sites (see Fig. 2)

```

111111111111111111111111111111111111112222456666666666666666
33700011112222234444555556777011486344566678888999          Номера
474568056736789406891345890134029266207168940178067       секвенсов
  
```

Нап_1	АССТТАССТТСТСГТАТСАТАААСССТТАААТАСААТГГСССТСТТТГТСТГАА	26
Нап_2	..ТС..Т.С.....Т...СТ..ТСС.....	28
Нап_3	..ТСС.....А.....А.....	139
Нап_4	ТАТ.АГТ.АСАААТС.ТАС...ТТССССТГТТТ...ААТТСТСА.АААСАГС	268
Нап_5	...С.....С.....Т.....	339, 405
Нап_6	..С...Т.....	53
Нап_7	..ТС.....Т.....Г.....Т	113
Нап_8	...С.....Т.....	465

Анализ распределения выделенных митотипов в группировках популяций желтогорлой мыши не выявил какой-либо закономерности. В выборках присутствуют митотипы, обнаруженные только в одной из группировок, и по этой причине они являются специфическими. Такие же результаты были получены и при анализе распределения выявленных митотипов по флористическим районам Ульяновской области. Распределение выявленных митотипов ($n = 8$) по ландшафтно-экологическим районам имеет ряд особенностей. Наибольшее число митотипов желтогорлой мыши было зафиксировано в Мелекесско-Ставропольском лесостепном (4, 50 %) и в Свяжском лесостепном районах (3, 38 %). В Присурском лесном районе было обнаружено только два митотипа (25 %). При этом только один митотип (Нар 5) был обнаружен в двух ландшафтно-экологических районах одновременно. В целом полученные результаты соотносятся с особенностями видовых экологических требований желтогорлой мыши в гра-

ницах региона, предпочитающей селиться в лесопосадках.

Проведенный D Tajima-тест выявил особенность популяционной структуры области распространения желтогорлой мыши в Ульяновской области. Близкие к достоверному ($p > 0.10$) отрицательные значения показателя Tajima D (-1.516) свидетельствуют о низком числе выявленных гаплотипов по сравнению с числом сегрегирующих сайтов. Низкие частоты редких гаплотипов указывают на возможный рост числа популяций и населения после прохождения «бутылочного горлышка» в период депрессии численности. На такую демографическую экспансию указывают высокие отрицательные и близкие к достоверным ($p > 0.10$) показатели F_u и L_i 's D^* и F_u и L_i 's F^* : -1.511 и -1.698 .

С целью проведения более точной кластеризации митотипов (гаплотипов) желтогорлых мышей из Ульяновской области была построена медианная сеть (NetWork 4.6.1.2) (рис. 7).

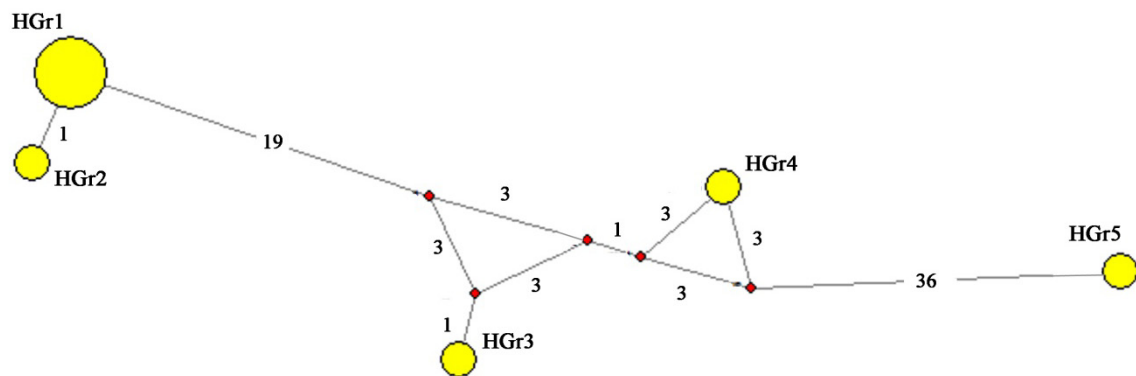


Рис. 7. Результаты генетического анализа нуклеотидных последовательностей ($n = 9$) участка мтДНК (D-loop, 700 пн) – медианная сеть митотипов (гаплотипов) желтогорлых мышей из Ульяновской области.

Длина ветвей, соединяющих отдельные гаплогруппы (HGr), пропорциональна количеству мутационных шагов. Гаплогруппы: HGr1 – 28, 53, 113, 465; HGr2 – 268; HGr3 – 139; HGr4 – 339, 405; HGr5 – 26

Fig. 7. The results of genetic analysis of the nucleotide sequences ($n = 9$) of the mtDNA region (D-loop, 700 bp) is the median network of mitotypes (haplotypes) of Yellow-necked Field Mouse from the Ulyanovsk region.

The length of the branches connecting individual haplogroups (HGr) is proportional to the number of mutational steps. Haplogroups: HGr1 – 28, 53, 113, 465; HGr2 – 268; HGr3 – 139; HGr4 – 339, 405; HGr5 – 26

Сеть описывает 71 мутацию, 2 узловые позиции и 2 линии генетически связанных популяций. В целом она подтверждает данные, полученные при анализе выше. Результаты медианного теста указывают на существование пяти генетически близких групп желтогорлых мышей: гаплогруппы HGr1, включающей гаплотипы генетических форм полевых мышей из Поволжской (Gr 3) и Заволжской (Gr 6) группировок популяций; гаплогруппы HGr2, представленной одним митотипом из Майнско-Ульяновской (Gr 4) группировки; гаплогруппы HGr3, представленной митотипом из Централь-

ной (Gr 2) группировки; гаплогруппы HGr4, состоящей из мышей Присурской (Gr 5) и Заволжской (Gr 6) группировок; гаплогруппы HGr5, включающей генетические формы желтогорлых мышей из Поволжской (Gr 3) группировки популяций.

Заключение

Полученные результаты свидетельствуют о хорошей разрешающей способности маркеров мтДНК (D-loop) для изучения популяционного полиморфизма природных популяций, а также

для группировки географически разобценных популяций мышевидных грызунов. Разработанные три праймерные системы для амплификации фрагментов Д-петли мтДНК для трех видов мышевидных грызунов показали хорошую работоспособность – получаемые с помощью них фрагменты с хорошим качеством секвенируются и имеют длину, подходящую для условий программной статистической обработки (600–700 пн).

Изучение распределения выявленных митотипов всех трех видов мышевидных грызунов по флористическим районам Ульяновской области не выявило какой-либо связи флористической специфичности территорий и распространения этих грызунов в регионе. Вероятно, это связано прежде всего с тем, что критерии флористического районирования не коррелируют с биотопическими предпочтениями изученных видов. Распределение выявленных митотипов по ландшафтно-экологическим районам, напротив, хорошо соотносится с экологическими требованиями трех видов мышевидных грызунов.

Уровень изменчивости митохондриальных фрагментов Д-петли малой лесной мыши оказался достаточно высоким (0.8 ± 0.2 %). Было выделено 23 гаплотипа мтДНК лесных мышей из Ульяновской области. Уровень изменчивости митохондриальных фрагментов Д-петли

полевой мыши оказался достаточно высоким и сопоставим с таковым для лесной мыши (0.7 ± 0.2 %). Было выделено 9 гаплотипов мтДНК полевых мышей из Ульяновской области. При этом проведенный D Tajima-тест для обоих видов указывает на возможный рост числа популяций и населения этого вида после прохождения «бутылочного горлышка» в период депрессии численности. Несмотря на высокое гаплотипическое разнообразие населения лесной мыши, анализ выборок секвенсов по выделенным группировкам популяций не выявил ожидаемую генетическую дифференциацию популяций этих видов.

Уровень изменчивости митохондриальных фрагментов Д-петли желтогорлой мыши оказался самым высоким среди изученных видов мышевидных грызунов и в среднем составил 2.4 ± 0.3 %. Несмотря на это было выделено только 8 гаплотипов мтДНК. При этом проведенный D Tajima-тест указывает на тот же вариант демографической экспансии, что и в случае с лесной и полевой мышами. Эта синхронность демографических процессов в популяциях трех видов мышевидных грызунов, возможно, связана с сильной фрагментацией среды обитания, наблюдающейся в Ульяновской области, и высокой степенью подразделенности локальных популяций грызунов.

Библиографический список

1. Алтухов, Ю. П. Внутривидовое генетическое разнообразие: мониторинг и принципы сохранения / Ю. П. Алтухов // Генетика. – 1995. – Т. 31, № 10. – С. 1333–1357.
2. Алтухов, Ю. П. Генетические процессы в популяциях / Ю. П. Алтухов. – Москва : Академкнига, 2003. – 431 с.
3. Хендрик, Ф. Генетика популяций / Ф. Хендрик. – Москва : Техносфера, 2003. – С. 326–340.
4. Абрамсон, Н. И. Филогеография: итоги, проблемы, перспективы / Н. И. Абрамсон // Информационный вестник ВОГиС. – 2007. – Т. 11, № 2. – С. 307–331.
5. Frankham, R. Genetics and extinction / R. Frankham // Biological Conservation. – 2005. – Vol. 126. – P. 131–140.
6. Кучерук, В. В. Антропогенная трансформация окружающей среды и грызуны / В. В. Кучерук // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 1976. – Т. 81.
7. Карасева, Е. В. Методы изучения грызунов в полевых условиях / Е. В. Карасева, А. Ю. Телицына, О. А. Жигальский. – Москва : Издательство ЛКИ, 2008. – 416 с.
8. Arrigi, F. E. Isolation and characterization of DNA from fixed cells and tissues / F. E. Arrigi, G. Bergendahl, M. Mandel // Exp. Cell. Res. – 1968. – № 50. – P. 47–53.
9. Sambrook, J. Molecular cloning: A Laboratory Manual. Cold Spring Harbor / J. Sambrook, E. F. Fritsch, T. Maniatis. – New York : Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1989. – 509 p.
10. Librado, P. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data / P. Librado, J. Rozas // Bioinformatics. – 2009. – Vol. 25. – P. 1451–1452.
11. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0 / K. Tamura, G. Stecher, D. Peterson, A. Filipski, S. Kumar // Molecular Biology and Evolution. – 2013. – Vol. 30. – P. 2725–2729.
12. Сенатор, С. А. Флористическое богатство физико-географических районов и схема флористического районирования Среднего Поволжья / С. А. Сенатор // Поволжский экологический журнал. – 2016. – № 1. – С. 94–105.
13. Корепова, Д. А. К современному ландшафтно-экологическому состоянию Ульяновской области как региона Среднего Поволжья / Д. А. Корепова, Е. А. Артемьева // Проблемы региональной экологии. – 2018. – № 1. – С. 80–87.
14. Wilson, D. E. Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference / D. E. Wilson, D. M. Reeder. – 2005. – URL: <http://www.bucknell.edu/msw3/>

References

1. Altukhov Yu. P. *Genetika* [Genetics]. 1995, vol. 31, no. 10, pp. 1333–1357. [In Russian]
2. Altukhov Yu. P. *Geneticheskie protsessy v populyatsiyakh* [Genetic processes in populations]. Moscow: Akademiya, 2003, 431 p. [In Russian]
3. Khendrik F. *Genetika populyatsiy* [Genetics of populations]. Moscow: Tekhnosfera, 2003, pp. 326–340. [In Russian]
4. Abramson N. I. *Informatsionnyy vestnik VOGiS* [Vavilov society of genetic scientists and selectionists]. 2007, vol. 11, no. 2, pp. 307–331. [In Russian]
5. Frankham R. *Biological Conservation*. 2005, vol. 126, pp. 131–140.
6. Kucheruk V. V. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskoy* [Bulletin of Moscow society of naturalists. Biological series]. 1976, vol. 81. [In Russian]
7. Karaseva E. V., Telitsyna A. Yu., Zhigal'skiy O. A. *Metody izucheniya gryzunov v polevykh usloviyakh* [Methods of studying rodents under field conditions]. Moscow: Izdatel'stvo LKI, 2008, 416 p. [In Russian]
8. Arrigi F. E., Bergendahl G., Mandel M. *Exp. Cell. Res.* 1968, no. 50, pp. 47–53.
9. Sambrook J., Fritsch E. F., Maniatis T. *Molecular cloning: A Laboratory Manual. Cold Spring Harbor*. New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1989, 509 p.
10. Librado P., Rozas J. *Bioinformatics*. 2009, vol. 25, pp. 1451–1452.
11. Tamura K., Stecher G., Peterson D., Filipitski A., Kumar S. *Molecular Biology and Evolution*. 2013, vol. 30, pp. 2725–2729.
12. Senator S. A. *Povolzhskiy ekologicheskoy zhurnal* [Volga region journal on ecology]. 2016, no. 1, pp. 94–105. [In Russian]
13. Korepova D. A., Artem'eva E. A. *Problemy regional'noy ekologiy* [Problems of regional ecology]. 2018, no. 1, pp. 80–87. [In Russian]
14. Wilson D. E., Reeder D. M. *Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference*. 2005. Available at: <http://www.bucknell.edu/msw3/>