

УДК 575.22:599.323.5

ФИЛОГЕОГРАФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА *Alexandromys maximowiczii* Schrenk, 1859 (Rodentia, Cricetidae): СОПОСТАВЛЕНИЕ ДАННЫХ ИЗМЕНЧИВОСТИ КОНТРОЛЬНОГО РЕГИОНА мтДНК И ПОЛИМОРФИЗМА ХРОМОСОМ

© 2024 г. И. Н. Шереметьева^{1,*}, И. В. Картавцева¹, М. В. Павленко¹, У. В. Горобейко¹,
Ю. А. Баженов², И. В. Моролдоев³, Л. Л. Войта⁴

¹Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии Дальневосточного отделения
Российской академии наук, Владивосток, 690022 Россия

²Институт природных ресурсов, экологии и криологии Сибирского отделения Российской академии наук,
Чита, 672014 Россия

³Институт систематики и экологии животных Сибирского отделения Российской академии наук,
Новосибирск, 630091 Россия

⁴Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург, 199034 Россия

*e-mail: sheremet76@yandex.ru

Поступила в редакцию 17.10.2023 г.

После доработки 27.11.2023 г.

Принята к публикации 12.12.2023 г.

В результате исследования генетической структуры полевки Максимовича *Alexandromys maximowiczii* по данным изменчивости контрольного региона мтДНК обнаружен высокий уровень генетической изменчивости для вида в целом. Выявлено три филогенетические группы “east”, “west” и “south”, а в пределах группы “east” три субклады “Chit”, “Amur” и “Khab”. Все филогенетические группы и субклады имеют в основном аллопатрическое географическое распределение по ареалу, но обнаружена одна “гибридная” выборка в окрестностях поселка Савво-Борзя (Забайкальский край), особи в которой имеют разные варианты мт-генотипа: одна особь имеет вариант “west”, а вторая — “east”/“Amur”. Выявленная филогеографическая структура в целом коррелирует с картиной дифференциации по хромосомным формам, но не согласуется с принятой ранее подвидовой системой. Сложная внутривидовая подразделенность полевки Максимовича, обнаруженная на разных уровнях организации (молекулярно-генетическом и хромосомном) отражает не только сложную географию района исследования, но и историю динамического изменения природной среды.

Ключевые слова: филогеография, контрольный регион мтДНК, полевка Максимовича, *Alexandromys maximowiczii*, изменчивость.

DOI: 10.31857/S0016675824040056 **EDN:** CRFSXM

Полевка Максимовича *Alexandromys maximowiczii* (Schrenk, 1859) широкоареальный вид, обитатель лесной и лесостепной зон Восточной Азии. В последних таксономических сводках данный вид рассматривают как полувид надвида “*maximowiczii*” [1], куда помимо полевки Максимовича включают также эворонскую *Alexandromys evoronensis* (Kovalskaya et Sokolov, 1980) и муйскую *Alexandromys muijanensis* (Orlov et Kovalskaja, 1975) полевок. Это было сделано на основании того, что между представителями надвида “*maximowiczii*” выявлен низкий уровень дифференциации согласно морфологического, аллозимного и молекулярно-генетического анализов [2–7]. Тем не менее данные об изменчивости кариотипов, экспериментальной гибридиза-

ции и сперматогенеза свидетельствуют в пользу самостоятельности всех трех видов [8–9]. Согласно биологической концепции в данной работе мы рассматриваем полевку Максимовича как самостоятельный вид.

Ареал *A. maximowiczii* простирается от оз. Байкал на западе и до западного склона Сихотэ-Алиня на востоке, имеет сложную мозаичную структуру, что обусловлено географией района, наличием большого числа горных хребтов и крупных рек. До конца прошлого века для вида выделяли три подвида [8]: *A. m. maximowiczii* (Schrenk, 1858), описанный из верхнего Амура в устье р. Омутная и распространенный в Приамурье и Северо-восточном Китае; *A. m.*

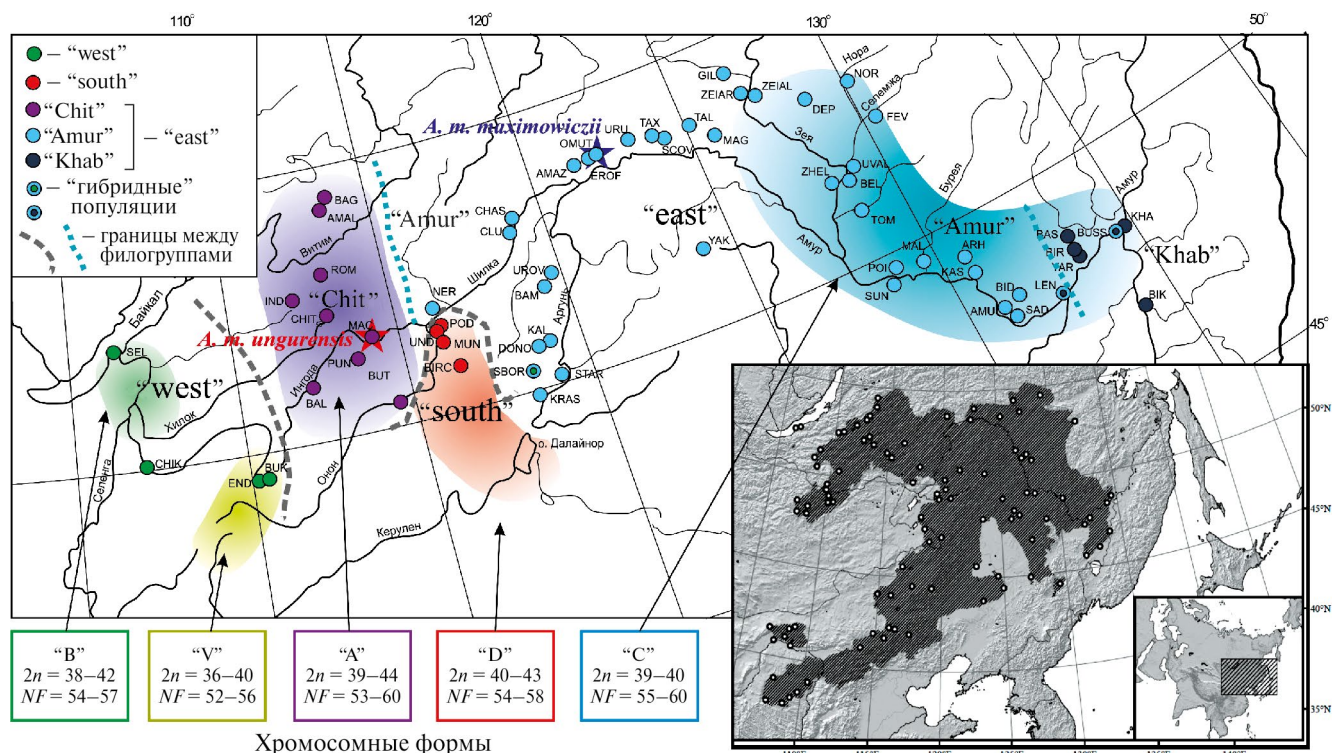


Рис. 1. Ареал, места сбора материала, филогенетическая структура и распространение хромосомных форм ("А", "В", "V", "С" и "D") полевки Максимовича *Alexandromys maximowiczii*. "west", "south" и "east" филогенетические группы. "Chit", "Khab" и "Amur" географические подгруппы в филогенетической группе "west". Пунктирной чертой указаны границы между филогенетическими группами и подгруппами. Коды выборок соответствуют табл. 1. Звездочкой отмечены места описания подвидов.

ungurensis (Kastchenko, 1913), описанный из Читинской обл., р. Унгур и обитающий в Забайкалье и Северо-восточной Монголии, а также *A. m. gromovi* (Vorontsov et al., 1988) с юго-востока Якутии (восточный берег оз. Большое Токо). Однако в дальнейшем исследования позволили повысить таксономический статус последнего до видового [10], а в конечном итоге вид *Alexandromys gromovi* был синонимизирован с *Alexandromys shantaricus* (Ognev, 1929), описанным С.И. Огневым с Шантарских островов [11], что подтвердилось и по молекулярным данным [12, 13].

Для полевки Максимовича, как и для других представителей надвида "*maximowiczii*", отмечен чрезвычайно сложный хромосомный полиморфизм [8, 14–17]. Диплоидные числа варьируют от 36 до 44 за счет структурных перестроек хромосом, включающих как тандемные, так и центромерные слияния. Помимо этого, увеличение числа двуплечих хромосом происходит и в результате инверсий/смещений центромер [8, 15]. В результате множественных перестроек число плеч хромосом варьирует от 52 до 62 [17]. На ос-

новании хромосомных характеристик — $2n$ и NF , полевок из различных географических регионов в Забайкалье и Монголии было выделено пять хромосомных форм (рис. 1) [15]. Хромосомная форма "А" — из Северного и Центрального Забайкалья, имела максимальные диплоидные числа хромосом ($2n = 39–44$, $NF = 53–62$). Хромосомная форма "В" — из северо-восточного Забайкалья: низовья р. Селенга и средней части р. Онон — средние диплоидные числа хромосом ($2n = 38–42$, $NF = 54–57$). Хромосомная форма "V" — со склонов Хэнтейских гор в Монголии — минимальные ($2n = 36–40$, $NF = 52–56$). Позже хромосомные характеристики форм "А" и "В" были нами дополнены, а также было выделено еще две хромосомные формы, в Забайкалье и на юге Дальнего Востока России [17]: "D" из Юго-Восточного Забайкалья и Восточной Монголии ($2n = 40–43$, $NF = 54–58$) и "С" с территории юга Дальнего Востока России, верхнего и среднего Амура ($2n = 39–42$, $NF = 55–60$).

Несмотря на то, что полевка Максимовича достаточно часто была включена в филогенети-

ческие анализы рода [2, 5, 18], внутривидовая генетическая структура исследована недостаточно. Наиболее детальный филогеографический анализ проведен для среднего Приамурья, где было обнаружено две филогенетические линии с зоной контакта в междуречье рек Биры и Биджана [19]. Тогда как обширная территория, от Байкала до слияния рек Зея и Амур, осталась не охваченной (ранее с этой территории исследовано не более 20 особей).

Цель настоящего исследования — оценить филогеографическую структуру полевки Максимовича с использованием последовательностей контрольного региона митохондриальной ДНК и сопоставить полученные результаты с доступными данными о хромосомной изменчивости.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе были использованы образцы тканей мышц и печени полевки Максимовича, фиксированные в 96%-ном этаноле. Всего было исследовано 122 новых образца от полевок, отловленных из природных популяций (табл. 1). Кроме того в эту работу были включены образцы, исследованные нами ранее и хранящиеся в базе данных Genbank/NCBI под номерами HM135863–HM135873 и HM135875–HM135890 [2], KM403496–KM403564 [19] KJ857292–KJ857294, KJ857303–KJ857310 и KJ857295–KJ857296 [20]. В целом в анализ вошли 233 полевки из 61 локалитета (табл. 1, рис. 1), представляющих большую часть ареала и относящиеся к двум подвидам: *A. m. maximowiczii* ($n = 157$) и *A. m. ungurensis* ($n = 76$).

Выделение ДНК осуществляли методом солевой экстракции [21]. Фрагмент контрольного региона был амплифицирован методом полимеразной цепной реакции (ПЦР) с использованием прямого Pro+ (5'-ACCATCAGCACCCAAAGCTG-3') и обратного Phe- (5'-AAGCATTTTCAGTGCTTTGCTT-3') праймеров при условиях описанных ранее [19]. От всех вновь исследованных образцов полевки Максимовича были получены полные нуклеотидные последовательности контрольного региона, которые внесены в Genbank/NCBI под номерами OR453407–OR453528. Продукты амплификации подвергали циклическому секвенированию с помощью набора Big Dye Terminator версия 3.1 (Applied Biosystems, США), с использованием прямого (Pro+) и обратного (Phe-) праймера. Нуклеотидную последовательность

прочитывали на автоматическом секвенаторе ABI Prizm 3130 на базе центра коллективного пользования “Биотехнология и генетическая инженерия” ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН (г. Владивосток).

Редактирование и выравнивание полученных последовательностей проводили с использованием программы BioEdit 7.0.9.0 [22]. Построение филогенетических деревьев методом ближайшего соседа (NJ), максимального правдоподобия (ML), максимальной экономии (MP) выполнено в программе MEGA X [23]. В качестве внешней группы использована гомологичная последовательность дальневосточной полевки (*Alexandromys fortis*) MZ056589. Для ML-филогенетических реконструкций в программе MEGA X выбрана модель Hasegawa–Kishino–Yano (BIC = 18635.579) с G-распределением (0.52), со значением эволюционной нейтральности сайтов (+I) равного 0.38 и максимальным логарифмом правдоподобия – 3653.352. Достоверность кластеризации оценивалась с помощью бутстрэп-анализа (1000 повторностей), достоверными считали значения выше 70. Сеть гаплотипов построена при помощи программы Network 10.0.0.0 с использованием метода “Median joining” [24]. Показатели генетического разнообразия и дифференциации популяций рассчитаны с помощью DnaSP 6.00 [25]. Расчет статистик нейтральности (Tajima' D и Fu's Fs), анализ демографической и пространственной экспансии проводили в программе Arlequin 3.5 [26].

РЕЗУЛЬТАТЫ

В выборке из 122 особей полевки Максимовича, не исследованных ранее, обнаружено 116 гаплотипов (табл. 2). С учетом описанных ранее [2, 19, 20], общее число гаплотипов для вида составляет 213 (на 232 особи), а число вариабельных сайтов – 296. Из них 151 сайт был парсимониально информативен. Среднее число различий между сиквенсами составило 16.19. В целом для вида отмечено высокое гаплотипическое (99%) и нуклеотидное (1.98%) разнообразие.

Реконструкция филогенетических отношений между гаплотипами исследованных полевок методом ближайшего соседа (NJ), максимального правдоподобия (ML) и максимальной экономии (MP) привела к идентичной топологии дерева, согласно которой все исследованные экземпляры *A. maximowiczii* разделились на три филогенетические группы (рис. 2) с высокой до-

Таблица 1. Материал для исследования контрольного региона мтДНК *Alexandromys maximowiczii*

Код выборки	Выборка (число образцов)	Координаты	Филогруппа
<i>Microtus maximowiczii maximowiczii</i> Schrenk, 1858			
KHA***	Хабаровский край, окр. пос. Галкино (<i>n</i> =10)	42.78° N, 134.28° E	«east»/«Khab»
BIK***	Хабаровский край, окр. пос. Оренбургское (<i>n</i> =2)	46.79° N, 134.25° E	«east»/«Khab»
BAS***	ЕАО, з-к "Бастак" (<i>n</i> =4)	49.02° N, 133.02° E	«east»/«Khab»
BIR***	ЕАО, окр. г. Биробиджан (<i>n</i> =5)	48.73° N, 133.04° E	«east»/«Khab»
YAR*	ЕАО, окр. пос. Желтый Яр (<i>n</i> =1)	48.57° N, 133.05° E	«east»/«Khab»
LEN***	ЕАО, окр. пос. Ленинское (<i>n</i> =3)	47.94° N, 132.59° E	«east»/«Khab» (2) «east»/«Amur» (1)
BUSS**	Китайская территория острова Большой Уссурийский (<i>n</i> =11)	48.48° N, 134.95° E	«east»/«Khab» (10) «east»/«Amur» (1)
SAD***	ЕАО, окр. с. Садовое (<i>n</i> =9)	47.77° N, 131.45° E	«east»/«Amur»
AMU***	ЕАО, окр. пос. Амурзет (<i>n</i> =3)	47.69° N, 131.08° E	«east»/«Amur»
BID*	ЕАО, окр. пос. Биджан (<i>n</i> =1)	47.97° N, 131.91° E	«east»/«Amur»
ARH***	АО, окр. пос. Архара (<i>n</i> =3)	49.45° N, 130.08° E	«east»/«Amur»
POI***	АО, окр. пос. Поярково (<i>n</i> =2)	49.64° N, 128.64° E	«east»/«Amur»
NOR*/***	АО, Норский з-к (<i>n</i> =15)	52.57° N, 130.04° E	«east»/«Amur»
BEL***	АО, окр. пос. Белоярово (<i>n</i> =4)	51.59° N, 128.78° E	«east»/«Amur»
ULAI***	АО, окр. пос. Новокиевский Увал (<i>n</i> =6)	51.69° N, 128.94° E	«east»/«Amur»
TOM***	АО, окр. г. Белогорск, р. Томь (<i>n</i> =1)	50.89° N, 128.65° E	«east»/«Amur»
ZEIAI***	АО, окр. г. Зея, левый берег реки (<i>n</i> =5)	53.75° N, 127.35° E	«east»/«Amur»
KAS*	АО, окр. пос. Касаткино (<i>n</i> =2)	48.97° N, 130.08° E	«east»/«Amur»
DEP	АО, р. Деп (<i>n</i> =3)	53.41° N, 128.45° E	«east»/«Amur»
FEV	АО, окр. пос. Февральск (<i>n</i> =3)	52.47° N, 130.86° E	«east»/«Amur»
BUR	АО, нижнее течение р. Бурея (<i>n</i> =7)	49.49° N, 129.56° E	«east»/«Amur»
SUN***	Китай, окр. пос. Сюнке (<i>n</i> =2)	49.57° N, 128.52° E	«east»/«Amur»
ZEIAr	АО, окр. г. Зея, правый берег реки (<i>n</i> =6)	53.79° N, 127.16° E	«east»/«Amur»
OMUT#	АО, жд ст. Б. Омутная (<i>n</i> =11)	54.05° N, 122.28° E	«east»/«Amur»
EROF	АО, окр. пос. Ерофей Павлович (<i>n</i> =3)	53.97° N, 121.94° E	«east»/«Amur»
ZHEL	АО, окр. с. Желтояр (n=1)	51.52° N, 128.43° E	«east»/«Amur»
AMAZ	АО, окр. пос. Амазар (<i>n</i> =4)	53.84° N, 120.89° E	«east»/«Amur»
MAG	АО, окр. пос. Магдагачи (<i>n</i> =3)	53.45° N, 125.78° E	«east»/«Amur»
MAL	АО, окр. с. Малиновка (<i>n</i> =3)	52.02° N, 127.76° E	«east»/«Amur»
SCOV	АО, окр. пос. Сковородино (<i>n</i> =6)	53.98° N, 123.91° E	«east»/«Amur»
TAL	АО, окр. пос. Талдан (<i>n</i> =13)	53.71° N, 124.79° E	«east»/«Amur»
TAX	АО, окр. пос. Тахтамыгда (<i>n</i> =4)	54.11° N, 123.59° E	«east»/«Amur»
GIL	АО, долина р. Гелюй, ниже устья р. Степанак (<i>n</i> =1)	54.23° N, 126.94° E	«east»/«Amur»
URU	АО, окр. пос. Уруша (<i>n</i> =4)	54.04° N, 122.89° E	«east»/«Amur»
YAK**	Китай, окр. пос. Якеши (<i>n</i> =2)	49.32° N, 121.26° E	«east»/«Amur»
<i>Microtus maximowiczii ungurensis</i> Kastchenko, 1913			
NER	ЗК, окр. г. Нерчинск (<i>n</i> =1)	51.97° N, 116.52° E	«east»/«Amur»
SBOR	ЗК, окр. пос. Савво-Борзя (<i>n</i> =2)	50.73° N, 118.34° E	«east»/«Amur» (1) «west» (1)
KAL	ЗК, окр. пос. Калга (<i>n</i> =2)	50.92° N, 118.88° E	«east»/«Amur»
STAR	ЗК, окр. пос. Староцурухайтуй (<i>n</i> =2)	50.21° N, 119.24° E	«east»/«Amur»
CHAS	ЗК, р. Шилка, пос. Часовинка, р-н Могочи (<i>n</i> =1)	53.49° N, 120.05° E	«east»/«Amur»
UROV	ЗК, р. Уров, напротив р. Камара (<i>n</i> =1)	51.74° N, 119.84° E	«east»/«Amur»
CLU	ЗК, Могочинский р-н, пос. Ключевский, устье р. Прямые Ключи (<i>n</i> =1)	53.54° N, 119.49° E	«east»/«Amur»
BAM	ЗК, р. Малая Бамбуя (<i>n</i> =3)	51.46° N, 119.08° E	«east»/«Amur»
DONO	ЗК, окр. пос. Доно (<i>n</i> =1)	50.87° N, 118.58° E	«east»/«Amur»

Таблица 1. Продолжение

Код выборки	Выборка (число образцов)	Координаты	Филогруппа
KRAS	ЗК, окр. г. Краснокаменск ($n=1$)	49.99° N, 118.23° N	«east»/«Amur»
BAL	ЗК, окр. пос. Бальзино ($n=3$)	51.00° N, 113.57° E	«east»/«Amur»
BUT	ЗК, Ононский р-н, Цасучейский бор оз. Бутывкен ($n=1$)	50.44° N, 114.92° E	«east»/«Chita»
ROM	Бурятия, Баунтовский р-н, окр. пос. Романовка ($n=5$)	53.22° N, 112.81° E	«east»/«Chita»
CHIT*	ЗК, берег озера Малый Ундугун ($n=4$)	52.12° N, 112.59° E	«east»/«Chita»
MAC#	ЗК, окр. пос. Маккавеево ($n=2$)	51.79° N, 114.09° E	«east»/«Chita»
AMAL	Бурятия, р. Мал. Амалат ($n=1$)	54.29° N, 113.44° E	«east»/«Chita»
IND	Бурятия, Еравнинский р-он, долина р. Индола ($n=7$)	52.60° N, 111.39° E	«east»/«Chita»
BAG	Бурятия, Баунтовский р-он, на правом берегу р. Багдарин, окр. пос. Багдарин ($n=7$)	54.44° N, 113.57° E	«east»/«Chita»
PUN	ЗК, окр. пос. Пунцук ($n=1$)	51.10° N, 114.28° E	«east»/«Chita»
POD	ЗК, окр. с. Подойничино ($n=8$)	51.65° N, 116.77° E	«south»
UND	ЗК, окр. пос. Ундино-Поселье ($n=1$)	51.41° N, 116.13° E	«south»
BIRC	ЗК, Борзинский р-он, окр. с. Передняя Бырка ($n=1$)	50.70° N, 116.76° E	«south»
MUN	ЗК, долина р. Мунга ($n=1$)	51.66° N, 116.96° E	«south»
SEL*	Бурятия, окр. с. Истомино ($n=5$)	52.14° N, 106.29° E	«west»
END*	ЗК, Сохондинский з-к, р. Енда ($n=9$)	49.44° N, 110.85° E	«west»
BUK*	ЗК, Сохондинский з-к, р. Букукун ($n=4$)	49.47° N, 111.13° E	«west»

Примечание. ЕАО – Еврейская автономная область, АО – Амурская обл., ЗК – Забайкальский край, * – материал из выборки частично использован также в работе Е. Харинг с соавт. [2], ** – данные из работы К. Ванга с соавт. [20], *** – материал использован также в работе И. Шереметьевой с соавт. [19], # – места первоописания подвидов.

Таблица 2. Показатели генетического разнообразия филогрупп *Alexandromys maximowiczii*

Исследуемые показатели	“west”	“south”	“east”			
			“Chita”	“Amur”	“Khab”	Все
n	20	11	26	141	34	201
N	12	10	25	135	31	191
V_s	28	31	52	236	58	281
$h \pm S.D.$	0.91 $\pm$ 0.016	0.98 $\pm$ 0.039	0.99 $\pm$ 0.01	0.99 $\pm$ 0.001	0.99 $\pm$ 0.012	0.99 $\pm$ 0.0005
k	7.34	7.91	7.63	13.04	9.19	16.03
$\pi \pm S.D.$	0.0083 $\pm$ 0.005	0.0089 $\pm$ 0.006	0.0086 $\pm$ 0.006	0.0149 $\pm$ 0.009	0.0104 $\pm$ 0.006	0.0185 $\pm$ 0.009
Tajima's $D(P)$	–0.27(0.437)	–1.13(0.143)	–1.74(0.018)	–2.17(0.001)	–1.59(0.037)	–2.15(0.000)
Fu's $F(P)$	–13.14(0.000)	–4.31(0.018)	–21(0.000)	–23.89(0.001)	–16.67(0.000)	–23.75(0.000)
Показатели пространственной экспансии						
τ	10.39	0.79	9.7	12.414	2.41	14.3
θ	3.814	12.348	0.904	5.192	7.884	4.425
M	3.069	99999	263.170	682.388	99999	589.107
SSD(P)	0.018(0.7)	0.024(0.3)	0.019(0.0)	0.001(0.4)	0.006(0.9)	0.001(0.4)
Показатели демографической экспансии						
τ	13.6	0.79	10.7	13.26	2.43	15.26
θ_0	0.002	12.347	0.016	4.222	7.857	3.36
θ_1	22.82	99999	101.03	137.97	901.25	142.23
SSD(P)	0.02254(0.45)	0.02398(0.85)	0.01881(0.00)	0.00044(0.85)	0.00566(0.8)	0.00038(0.85)

Примечание. n – объем выборки, N – число гаплотипов, V_s – число вариабельных сайтов, h – гаплотипическое разнообразие, π – нуклеотидное разнообразие, Tajima's D – тест Таджимы; Fu's F – тест Фу; τ – время экспансии в мутационных единицах, θ – мутационные параметры на начальном и конечном этапах роста численности, M – межпопуляционный обмен мигрантами, SSD – сумма квадратов отклонений между наблюдаемым и ожидаемым распределением парных нуклеотидных различий, S.D. – стандартное отклонение S.E. – стандартная ошибка, P – p -значение.

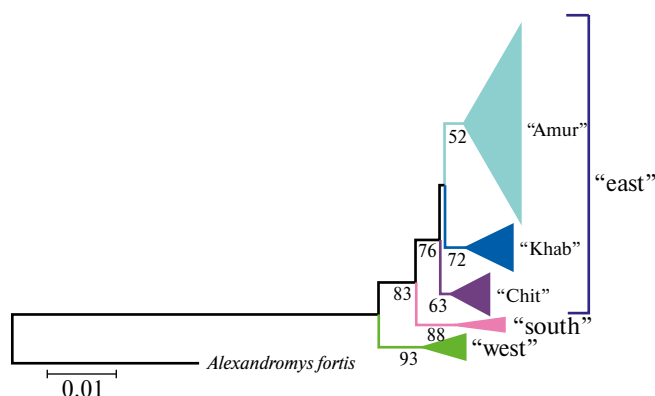


Рис. 2. ML-дендрограмма филогенетических отношений полевок Максимовича *Alexandromys maximowiczii*. В узлах ветвления указаны бутстреп-значения.

стоверностью: “west”, “south” и “east”. При этом в пределах группы “east” выделяется три субклады: “Chit”, “Khab” и “Amur”. С целью проведения более точной кластеризации гаплотипов была построена медианная сеть (рис. 3), которая в целом подтверждает данные, полученные при построении деревьев другими методами, показывая разделение всех гаплотипов на три филогенетические группы. Различия между гаплотипами групп “west” и “south” с одной стороны и “east” с другой были обнаружены по 17 фиксированным нуклеотидным позициям, а между гаплотипами “west” и “south” по 34. Различия между субкладами “Chit”, “Khab” и “Amur” выявлены по 6–8 заменам.

Самые высокие показатели гаплотипического (0.99 ± 0.0005) и нуклеотидного (0.0185 ± 0.009) разнообразия были обнаружены у фило-

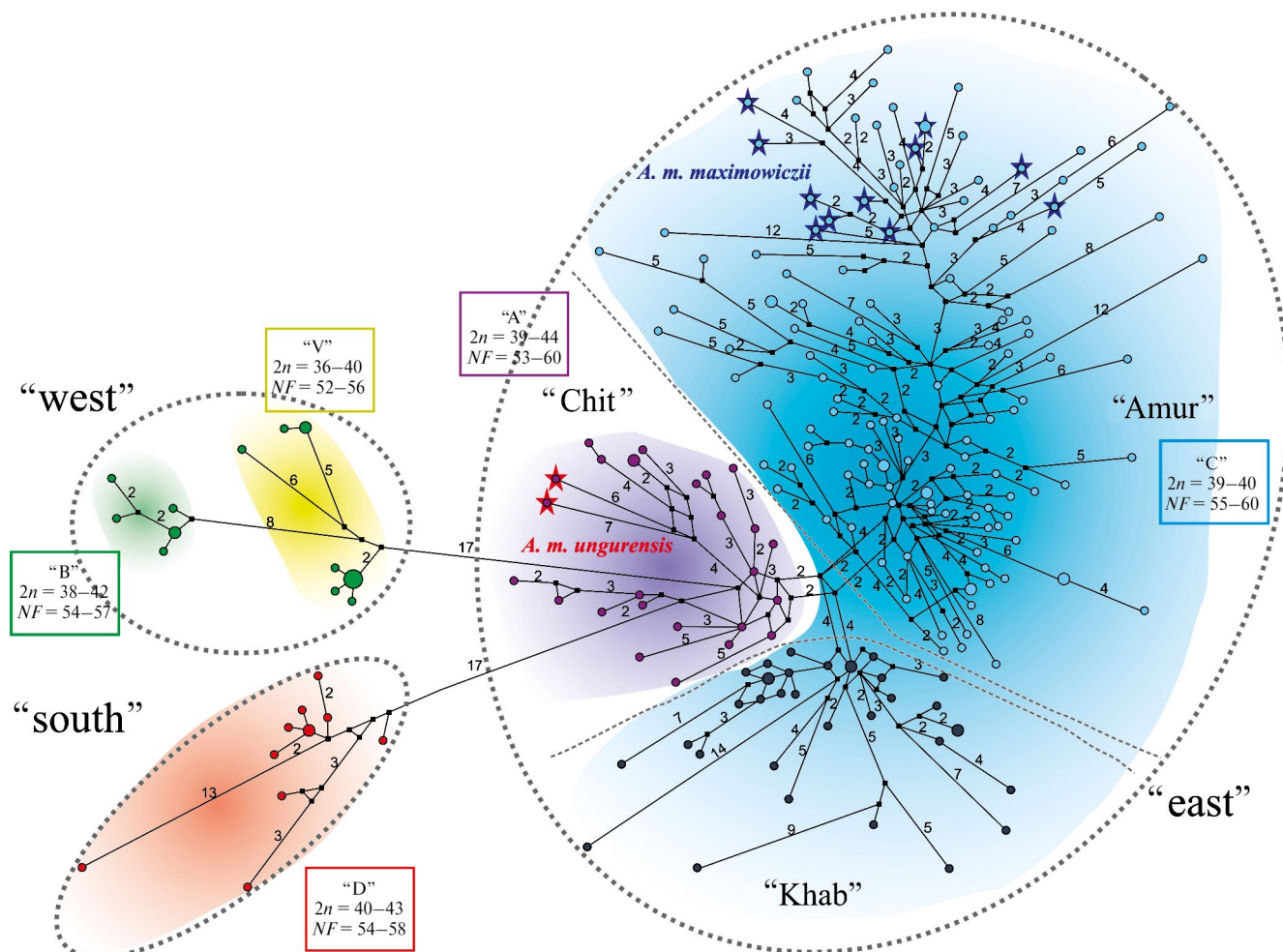


Рис. 3. Филогенетическая сеть гаплотипов мтДНК полевок Максимовича *Alexandromys maximowiczii*. Размеры кружков пропорциональны количеству образцов с данным гаплотипом. Цифры на ветвях сети соответствуют числу нуклеотидных замен больше 2. Звездочкой помечены образцы из мест первоописания подвидов.

группы “east”, которые незначительно отличались от видового в целом. Большинство гаплотипов в этой группе были уникальными, то есть встречались только у одной особи. Исключение составили десять гаплотипов, которые были встречены у двух особей. Среднее число попарных нуклеотидных различий между гаплотипами внутри группы “east” составило 16.03. Значения D Tajima и результаты теста Фу (F_u ’s F_s) на селективную нейтральность для этой филогруппы были не только отрицательными, но и высоко достоверно отличались от нуля, что может указывать на рост численности в прошлом (табл. 2). Для всех субклад этой группы характерно высокое гаплотипическое разнообразие (99%), при этом нуклеотидное было различно. Наибольшее было у субклады “Amur” (0.0149 ± 0.009), тогда как у субклад “Chit” и “Khab” оно было значительно ниже 0.0086 ± 0.006 и 0.0104 ± 0.006 соответственно. Значения D Tajima для всех субклад были отрицательными, но только для субклады “Amur” оно было значимым. При этом результаты теста Фу для всех субклад были не только отрицательными, но и высоко достоверно отличались от нуля.

Филогенетическая группа “west” имеет самое низкое гаплотипическое (0.91 ± 0.016) и нуклеотидное (0.0083 ± 0.005) разнообразие. Всего для этой филогруппы обнаружено 12 гаплотипов на 19 особей. При этом 9 гаплотипов были уникальны, тогда как 2 встречены у двух и 1 у шести особей. Среднее число попарных нуклеотидных различий между гаплотипами внутри группы составило 7.34. Внутри группы “west” на сети гаплотипы особей из выборок долины р. Селенга и Сохондинского заповедника (долина р. Онон) различаются между собой минимум 12 нуклеотидными заменами (рис. 3), что больше, чем отличия между субкладами “Chit”, “Khab” и “Amur” в филогруппе “east”. При этом гаплотипы особей Сохондинского заповедника расположены базально. Значение D Tajima для филогруппы “west” было отрицательным и незначимым, а тест Фу — высоко достоверным. Это, наряду с низкими значениями гаплотипического и нуклеотидного разнообразия, указывает на рост численности в прошлом. Следует отметить, что еще одна особь, имеющая мт-генотип филогруппы “west”, была обнаружена нами значительно восточней, в окрестностях поселка Савво-Борзя (бассейн р. Аргунь).

Для филогенетической группы “south” отмечено относительно высокое гаплотипическое

(0.98 ± 0.039) и относительно низкое нуклеотидное разнообразие (0.0089 ± 0.006). Всего для этой филогруппы было обнаружено 10 гаплотипов на 11 особей. Среднее число попарных нуклеотидных различий между гаплотипами внутри группы было 7.91. Значения D Tajima и тест Фу для филогруппы “south” были отрицательными и незначимыми.

ОБСУЖДЕНИЕ

В результате анализа контрольного региона митохондриальной ДНК полевки Максимовича был отмечен высокий уровень генетической изменчивости для вида в целом. При этом каждая отдельная локальная популяция может иметь значительное снижение нуклеотидного разнообразия (более чем в 1.5 раза) [19], что обусловлено особенностью биологии вида. Так, для полевки Максимовича характерны достаточно глубокие депрессии численности, когда вид сохраняется в отдельных небольших удаленных друг от друга колониях. Кроме этого, полевка Максимовича — представитель лесной и лесостепной зоны, предпочитающий влажные биотопы. Распространение вида, прежде всего, приурочено к речным долинам, а преодоление высоких горных хребтов и больших сухих пространств затруднено. Эти особенности биологии наряду с разнообразной и динамической географией района исследования оказали влияние на сложную филогеографическую структурированность и подразделенность вида. Всего для вида выделено три филогенетические группы — “east”, “west” и “south”.

Географическое распределение филогенетических групп

Наиболее широко распространены по ареалу вида представители группы “east”, которые встречаются на территории, ограниченной бассейнами рек Витим и Ингода (на западе) и нижнего Приамурья (на востоке). Внутри этой филогруппы выделяется три субклады “Chit”, “Amur” и “Khab”. При этом особи с мт-генотипом “Chit” встречаются, в основном, в бассейне рек Витим и Ингода, проникая на юг до среднего течения р. Онон в Забайкалье. Особи с мт-генотипом “Khab” обитают на территории нижнего Амура, проникая в долину среднего течения до р. Биждан в Еврейской АО. Особи субклады “Amur” имеют широкое распространение, обитая в долинах рек Шилка и Аргунь, а также верхнего и среднего Амура (рис. 1). Группа “west” имеет не столь широкое распространение, как филогруппа “east”. Представители этой группы об-

наружены на территории долины реки Селенга и в Сохондинском заповеднике. Не исключено обнаружение в дальнейшем особей с мт-гаплотипом “west” на территории долины р. Ингода, которая берет свое начало с Хэнтей-Чикойского нагорья, расположенного между государственной границей России и Монголии, где находится Сохондинский заповедник. Представители филогруппы “south” в ареале вида распространены очень ограничено, обитая в долинах рек Унда и Борзя (правых притоков р. Онон).

Частичными географическими барьерами между филогруппой “west” (с одной стороны) и “east” и “south” (с другой) вероятно служили системы горных хребтов, расположенных параллельно оз. Байкал на границе Забайкальского края и Бурятии. Эти горы и сейчас частично ограничивают перемещение особей между разными популяциями. Географической преградой между филогруппами “east” и “south” могут служить даурские степные районы, расположенные южнее р. Шилка. Роль самой р. Шилка в качестве географической преграды для данного вида вряд ли существенна, поскольку реки более крупные, такие как Амур, в своем среднем течении не являются барьером. Более того, речные долины, как интерзональные элементы, способствуют проникновению вида в не типичные для него биотопы.

Таким образом, географическое распределение филогенетических групп и субклад группы “east” у полевки Максимовича в основном аллопатрическое (рис. 1). Тем не менее нами была обнаружена одна “гибридная” выборка в окрестностях поселка Савво-Борзя (**SBOR**), особи в которой имеют разные варианты мт-генотипа: одна особь имеет вариант “west”, а вторая — “east”/“Amur”. Ранее нами были уже описаны “гибридные” выборки в Еврейской автономной области (**LEN** и **BUSS**) в междуречье рек Бира и Биджан (табл. 1) [19], где встречаются особи, имеющие мт-генотип “Khab” и “Amur” филогруппы “east”. Вероятно, эти зоны контакта не единственные, и при дальнейшем более детальном исследовании могут быть выявлены и другие.

Сопоставление филогрупп с хромосомными формами

Анализ результатов изменчивости контрольного региона с хромосомными формами, выделенными И. Картавцевой с соавт. [17] у полевки Максимовича показал, что распространение особей с гаплотипом филогруппы “south” соответствует распространению особей хромосо-

мной формы “D”. Распространение особей с гаплотипом “Chit” коррелируют с обитанием особей хромосомной формы “A”, а особей с гаплотипами “Khab” и “Amur” — с хромосомной формой “C” (рис. 1). При этом следует отметить, что во многих частях ареала недостаточно изучена хромосомная изменчивость вида. Обитание особей с гаплотипом “west” соответствует распространению хромосомной формы “V” (для полевок Сохондинского заповедника) и “B” (для животных, отловленных в дельте р. Селенга). Таким образом, прослеживается корреляция между выделенными хромосомными формами и филогенетическими группами. Следует отметить, что в литературе имеются примеры, демонстрирующие как соответствие, так и отсутствие согласованности между картинами кариологической дифференциации (хромосомными расами) и филогенетическими группами, выделяемыми на основе молекулярно-генетических маркеров у разных видов хромосомно полиморфных животных и растений [27].

Сопоставление филогеографической структуры и подвидовой систематики

Подвидовая систематика полевки Максимовича разработана слабо. Описание подвидов проведено формально, по морфологическим признакам, границы между подвидами не были определены [8, 28–30]. При сопоставлении изменчивости контрольного региона мтДНК с литературными данными о двух подвидах полевки Максимовича [8, 28–30] явно прослеживается несогласованность географического распределения филогеографических групп и подвидов. Согласно ныне существующей подвидовой системе, оба подвида относятся к одной филогруппе “east”, но к разным субкладам. Гаплотипы полевок, отловленных в месте описания *A. m. maximowiczii* (**OMUT**), на филогенетических деревьях попадают в субкладу “Amur”, и распространены должны быть только в Приамурье и Восточном Забайкалье. Тогда как полевки из места первоописания *A. m. ungurensis* (**MAC**) имеют генотипы субклады “Chit” и, соответственно, обитать должны только на территории северо-западного Забайкалья. Согласно полученным в настоящей работе генетическим данным было бы логично выделять три подвида, которые бы соответствовали трем филогенетическим линиям “west”, “east” и “south”.

Отметим, что ранее нами был проведен краниометрический анализ четырех выборок *A. m. ungurensis* и двух *A. m. maximowiczii*, в резуль-

тате которого предварительно было обнаружено достоверное отличие особей Сохондинского заповедника от полевых как центрального (Читинская обл., Читинский р-н, оз. Арахлей) и северного Забайкалья (Бурятия, Еравненский р-н, окр. с. Романовка и Баунтовский р-н, оз. Баунт), так и от Амурской области (Амурская обл., Зейский и Норский заповедники). При этом статистически значимых различий между выборками особей Амурской области, с одной стороны, и центрального и северного Забайкалья, с другой, не выявлено [10]. Однако позже в работе А.А. Лисовского и Е.В. Оболенской [31] наши результаты не были подтверждены, так как авторами не было выявлено географической подразделенности по краниометрическим признакам у вида. Очевидно, что для корректной ревизии подвидовой структуры полевки Максимовича в дальнейшем следует провести более детальное исследование внутривидовой морфологической изменчивости с учетом новых данных, полученных в результате анализа контрольного региона мтДНК.

Таким образом, мы наблюдаем сложную внутривидовую подразделенность полевки Максимовича, которая проявляется как на молекулярно-генетическом, так и хромосомном уровне. Следует отметить, что схожие картины изменчивости, обнаруженные на разных уровнях, были отмечены и у других представителей мелких млекопитающих в этом регионе [32, 33]. Вероятно, это отражает не только сложную географию района исследования, но и историю динамично изменяющейся природной среды в позднечетвертичное время.

Работа выполнена при частичной поддержке грантов РФФИ 15-04-03871, 12-04-10047-к в рамках Государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема №121031500274-4 “Эволюционные аспекты формирования наземной биоты востока Азии” и № 0309-2021-0001 “Механизмы обеспечения экономической устойчивости и экологической безопасности в новой модели развития регионов востока РФ в условиях трансграничных отношений и глобальных вызовов 21 в.”).

Исследование проведено в соответствии с правилами проведения научных исследований с использованием экспериментальных животных, утвержденных распоряжением Президиума АН СССР от 2 апреля 1980, № 12000-496 и приказом Минвуза СССР от 13 сентября 1984, № 22, а

также утверждено комиссией по биоэтике ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН (протокол № 1 от 20 мая 2021 г.).

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Pavlinov I.Ya., Lisovsky A.A. The Mammals of Russia: A Taxonomic and Geographic Reference. Moscow: KMK Sci. Press Publ., 2012. 604 p.
2. Haring E., Sheremetyeva I., Kryukov A. Phylogeny of Palearctic vole species (genus *Microtus*, Rodentia) based on mitochondrial sequences // Mammalian Biology. 2011. V. 76. P. 258–267. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2010.04.006>
3. Лисовский А.А., Оболенская Е.В. Структура краниометрического разнообразия серых полевок *Microtus* подрода *Alexandromys* // Тр. Зоол. ин-та РАН. 2011. Т. 315. № 4. С. 461–477. https://www.zin.ru/journals/trudyzin/doc/vol_315_4/tz_315_4_lisovsky.pdf
4. Лисовский А.А., Кадетова А.А., Оболенская Е.В. Морфологическое определение видов восточноазиатских серых полевок *Alexandromys* (Rodentia, Cricetidae) России и сопредельных территорий // Зоологический журнал. 2018. Т. 97. № 1. С. 101–113. <https://doi.org/10.7868/S0044513418010099>
5. Lisovsky A.A., Petrova T.V., Yatsentyuk S.P. et al. Multilocus phylogeny and taxonomy of East Asian voles *Alexandromys* (Rodentia, Arvicolinae) // Zoologica Scripta. 2018. V. 47. № 1. P. 9–20. <https://doi.org/10.1111/zsc.12261>
6. Фрисман Л.В., Коробицына К.В., Картавецова И.В. и др. Серые полевки (*Microtus* Shrank, 1798) Дальнего Востока России: аллозимная и кариологическая дивергенция // Генетика. 2009. Т. 45. № 6. С. 804–812.
7. Фрисман Л.В., Картавецова И.В., Шереметьева И.Н. и др. Аллозимная дифференциация и кариотипические особенности восточноазиатских полевок Дальнего Востока России // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2016. № 3. С. 93–103. <https://doi.org/10.31433/2618-9593-2019-22-2-13-25>
8. Мейер М.Н., Голенищев Ф.Н., Раджабли С.И., Саблина О.Л. Серые полевки фауны России и сопредельных территорий. Санкт Петербург: Зоол. ин-т РАН, 1996. 320 с.
9. Bikhurina T., Pavlenko M., Kizilova E. et al. Chromosome asynapsis is the main cause of male sterility in the interspecies hybrids of East Asian voles (*Alexandromys*, Rodentia, Arvicolinae) // Genes. 2023. V. 14. № 5. <https://doi.org/10.3390/genes14051022>
10. Sheremetyeva I.N., Kartavtseva I.V., Voyta L.L. et al. Morphometric analysis of intraspecific variation in *Mi-*

- crotus maximowiczii* (Rodentia, Cricetidae) in relation to chromosomal differentiation with reinstatement of *Microtus gromovi* Vorontsov, Boeskorov, Lyapunova et Revin, 1988, stat. nov. // J. Zool. Syst. and Evol. Res. 2009. V. 47. № 1. P. 42–48.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.2008.00511.x>
11. Dokuchaev N.E. Far-eastern grey voles (Rodentia: Cricetidae: *Alexandromys*) from Bolshoi Shantar Island // Russian Journal of Theriology. 2014. V. 13. № 2. P. 65–70. <https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.13.2.02>
12. Dokuchaev N.E., Sheremetyeva I.N. The identity of gray voles (Cricetidae, Rodentia) from Bolshoi Shantar Island, Sea of Okhotsk, with Gromov's vole (*Alexandromys gromovi* Vorontsov et al., 1988) // Biol. Bull. 2018. V. 45. № 7. P. 783–787.
<https://doi.org/10.1134/S1062359018070051>
13. Dokuchaev N.E., Solovyeva E.N., Lebedev V.S. A molecular study of the holotype of *Microtus oeconomus shantaricus* Ognev, 1929 (Rodentia, Cricetidae) // Zoologicheskii Zhurnal. 2022, V. 101. № 1. P. 117–120.
<https://doi.org/10.31857/s0044513421110040>
14. Ковальская Ю.М. Хромосомный полиморфизм полевки Максимовича *Microtus maximowiczii*, Schrek, 1858 (Rodentia, Cricetidae) // Бюлл. МОИП. Биология. 1977. Т. 82. № 2. С. 38–48.
15. Ковальская Ю.М., Хотолху Н., Орлов В.Н. Географическое распространение хромосомных мутаций и структура вида *Microtus maximowiczii* (Rodentia, Cricetidae) // Зоол. журнал. 1980. Т. 59. № 12. С. 1862–1869.
16. Коробицына К.В., Картавецова И.В., Фрисман Л.В. и др. Хромосомный полиморфизм и аллозимная дифференциация полевки Максимовича (*Microtus maximowiczii*, SCHRENK, 1858) в Забайкалье // Экосистемы Монголии и приграничных территорий соседних стран: природные ресурсы, биоразнообразие и экологические перспективы. Мат. Междунар. конф. 2005. Улан-Удэ: С. 287–289.
17. Kartavtseva I.V., Sheremetyeva I.N., Korobitsina K.V. et al. Chromosomal forms of *Microtus maximowiczii* (Schrenk, 1858) (Rodentia, Cricetidae): variability in 2n and NF in different geographic regions // Russ. J. of Theriology. 2008. V. 7. № 2. P. 89–97.
18. Bannikova A., Lebedev V., Lissovskii A. et al. Molecular phylogeny and evolution of the Asian lineage of vole genus *Microtus* (Rodentia: Arvicolinae) inferred from mitochondrial cytochrome b sequence // Biol. J. of the Linnean Society. 2010. № 99. P. 595–613.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2009.01378.x>
19. Шереметьева И.Н., Картавецова И.В., Фрисман Л.В. и др. Полиморфизм и генетическая структура полевки Максимовича *Microtus maximowiczii* (Schrenk, 1858) (Rodentia, Cricetidae) Среднего Приамурья по данным секвенирования контрольного региона мтДНК // Генетика. 2015. Т. 51. № 10. С. 1154–1162.
<https://doi.org/10.7868/S0016675815100161>
20. Wanga C.Q., Gao J.H., Lic M. et al. Co-circulation of Hantaan, Kenkeme, and Khabarovsk hantaviruses in Bolshoy Ussuriysky Island, China // Virus Research. 2014. № 191. P. 51–58.
<https://doi.org/10.1016/j.virusres.2014.07.021>
21. Aljanabi S.M., Martinez I. Universal and rapid salt extraction of high quality genomic DNA for PCRbased techniques // Nucl. Ac. Res. 1997. V. 25. № 22. P. 4692–4693. <https://doi.org/10.1093/nar/25.22.4692>
22. Hall T.A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98 // Nucl. Ac. Symp. Series. 1999. V. 41. № 41. P. 95–98.
<https://doi.org/10.1021/bk-1999-0734.ch008>
23. Kumar S., Stecher G., Li M. et al. MEGA X: Molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms // Mol. Biol. Evol. 2018. V. 35. № 6. P. 1547–1549. <https://doi.org/10.1093/molbev/msy096>
24. Bandelt H.J., Forster P., Röhl A. Median-joining networks for inferring ntraspecific phylogenies // Mol. Biol. Evol. 1999. V. 16. № 1. P. 37–48.
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026036>
25. Rozas J., Ferrer-Mata A., Sánchez-DelBarrio J.C. et al. DnaSP 6: DNA sequence polymorphism analysis of large datasets // Mol. Biol. Evol. 2017. V. 34. P. 3299–3302. <https://doi.org/10.1093/molbev/msx248>
26. Excoffier L., Lischer H.E.L. Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows // Mol. Ecol. Resources. 2010. № 10. P. 564–567.
<https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x>
27. Kavalco K.F., Pasa R. Chromosomal Radiation: A model to explain karyotypic diversity in cryptic species // Gen. and Mol. Biol. 2023. V. 46. № 1.
<https://doi.org/10.1590/1678-4685-GMB-2023-0116>
28. Огнев С.И. Звери СССР и прилежащих стран. Т. 7. Грызуны. Москва—Ленинград: Госиздат, 1950. 706 с.
29. Павлинов И.Я., Россолимо О.Л. Систематика млекопитающих СССР / под ред. Соколова В.Е.. Москва: Изд-во Московского университета, 1987. 281 с.
30. Громов И.М., Ербаева М.А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. Санкт Петербург: И-во Зоол. ин-та РАН, 1995. 520 с.
31. Лисовский А.А., Оболенская Е.В. Структура кра ниометрического разнообразия серых полевок *Microtus* подрода *Alexandromys* // Тр. Зоол. ин-та РАН. 2011. Т. 315. № 4. С. 461–477.
32. Poplavskaya N.S., Bannikova A.A., Neumann K. et al. Phylogeographic structure in the chromosomally polymorphic rodent *Cricetulus barabensis* sensu lato (Mammalia, Cricetidae) // J. of Zool. Syst. and Evol. Res. 2019. V. 57. № 3. P. 679–694.

<https://doi.org/10.1111/jzs.12251>

33. 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. of Zool. Syst. and Evol. Res. 2015. № 53. P. 97–108.
<https://doi.org/10.1111/jzs.12082>

Phylogeographic Structure in the *Alexandromys maximowiczii* Schrenk, 1859 (Rodentia, Cricetidae): Comparison of Data on mtDNA Control Region Variability and Chromosome Polymorphism

I. N. Sheremetyeva^{1,*}, I. V. Kartavtseva¹, M. V. Pavlenko¹, U. V. Gorobeiko¹, Yu. A. Bazhenov², I. V. Moroldoev³, L. L. Voyta⁴

¹Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity in the Far East Branch of Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690022 Russia

²Institute of Natural Resources, Ecology and Cryology in the Siberian Branch of Russian Academy of Sciences, Chita, 672014 Russia

³Institute of Systematics and Ecology of Animals in the Siberian Branch of Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, 630091 Russia

⁴Zoological Institute of Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, 199034 Russia

*e-mail: sheremet76@yandex.ru

Based on the study of the mtDNA control region variability, a high level of genetic diversity and described genetic structure for the species as a whole are revealed for *Alexandromys maximowiczii*. Three phylogenetic groups “east”, “west” and “south” are identified, and within the “east” group three subclades “Chit”, “Amur” and “Khab” are distinguished. All phylogenetic groups and subclades have a mainly allopatric geographical distribution across the range. Nevertheless, in the vicinity of the village of Savvo-Borzya (Zabaykalsky Krai) one “hybrid” sample is found, individuals in which have different variants of the mt genotype: one individual has a “west” variant and the second has an “east”/“Amur” one. The revealed phylogenetic structure generally correlates with the previously described chromosomal forms, but does not correspond to the subspecific forms. The complex intraspecific subdivision of *Alexandromys maximowiczii*, discovered at different organization levels (molecular genetics and chromosomal), reflects not only the complex geography of the study area, but also the history of dynamic changes in the natural environment.

Keywords: phylogeography, mtDNA control region, Maximowicz’s vole, *Alexandromys maximowiczii*, variability.