

УДК 599.363(571.65):591.15

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СРЕДНЕЙ БУРОЗУБКИ (*Sorex caecutiens* Laxmann, 1788) БАСЕЙНА РЕКИ КОЛЫМА НА ЧУКОТКЕ

© В. В. Переверзева^{1,*}, Н. Е. Докучаев¹, А. А. Примак¹, Е. А. Дубинин¹

¹ Институт биологических проблем Севера, Дальневосточное отделение Российской академии наук,
Магадан, 685000 Россия

*e-mail: vvpereverzeva@mail.ru

Поступила в редакцию 04.10.2023 г.

После доработки 05.12.2023 г.

Принята к публикации 12.12.2023 г.

Исследован полиморфизм нуклеотидной последовательности и гаплотипическое разнообразие гена цитохрома *b* в выборках средней бурозубки подвида *Sorex caecutiens koreni* из популяций бассейна реки Колымы п-ова Чукотки. Найдено 56 *cytb*-гаплотипов, различающихся между собой 87 мутациями в 84 сайтах. Выявлена принадлежность *cytb*-гаплотипов особей подвидов *S. c. koreni* и *S. c. macrorygmaeus* к одной материнской линии мтДНК, их происхождение от одного родоначального гаплотипа Scb1, а также наличие у бурозубок обоих подвидов одинаковых *cytb*-гаплотипов. Показана взаимная изоляция популяций бурозубок верховьев бассейнов рек Колымы и Чукотки. Доля внутривидовой генетической изменчивости составляет 95.74%, межгрупповая изменчивость 5.74%, внутригрупповая доля 1.48%, что отражает очень высокий уровень внутривидовой изменчивости *cytb*-гаплотипов в исследованных группах *S. c. koreni*, их монофилетическое происхождение и генетическое единство чукотских выборок. Значения индексов молекулярного разнообразия свидетельствуют о стабильности популяций, имеющих в течение длительного времени высокое значение эффективной численности.

Ключевые слова: средняя бурозубка, *Sorex caecutiens*, ген цитохрома *b* (*cytb*), генетический полиморфизм, филогенетический анализ, река Колыма, Чукотка, Россия.

DOI: 10.31857/S0016675824050038 **EDN:** CJPJPO

Ареал средней бурозубки (*Sorex caecutiens* Laxmann, 1788) простирается от Скандинавии до Чукотки и о. Хоккайдо. На материковой части северо-востока Азии вид представлен двумя подвидами — *S. caecutiens koreni* Gl. Allen, 1914 и *S. caecutiens macrorygmaeus* Miller, 1901 [1–3]. Бассейны рек Индигирки, Колымы и Анадыря населяет *S. c. koreni*, а *S. c. macrorygmaeus* — п-ов Камчатка и Северное Приохотье. На о-вах Парамушир и Карагинский обитают подвиды *S. c. insularis* Okhotina, 1993 и *S. c. orii* Kuroda, 1933 соответственно [4]. В таежной зоне Северо-Восточной Азии среди насекомоядных средняя бурозубка по численности занимает лидирующее положение [5], однако особенности генетической структуры популяций средней бурозубки этой части ареала малоизучены.

Трансмембранный фермент цитохром *b* (*Cytb*) является ключевым звеном дыхательной цепи переноса электронов. Возможность адаптации организма к различным экологическим условиям

зависит от уровня функциональной активности этого фермента. В настоящее время вариативность нуклеотидной последовательности гена цитохрома *b* (*cytb*), кодирующего этот полипептид, широко используется в области популяционной генетики и молекулярной филогеографии различных видов, в том числе и рода *Sorex* [6–16]. Изучение генетической изменчивости популяций является важной частью комплексного анализа внутривидового полиморфизма и относится к приоритетным научным направлениям. Генетический мониторинг популяций позволяет реконструировать историю экспансии видов [13].

Ранее нами была исследована изменчивость *cytb* и кодируемого им полипептида одной выборки средней бурозубки из Северного Приохотья, относящейся к подвиду *S. c. macrorygmaeus* [17]. Было установлено, что изученная популяция имеет монофилетическое происхождение и относится к митохондриальной линии, распространенной от

Финляндии до о. Сахалин. Эта гаплогруппа была выделена как сахалино-евразийский кластер [9]. В исследованной нами популяции *S. c. macropygmaeus* был найден высокий уровень полиморфизма нуклеотидной последовательности гена и аминокислотного состава данного полипептида. Полученные результаты свидетельствуют о действии стабилизирующего отбора на структуру фермента Cytb в исследованной популяции средней бурозубки Северного Приохотья [17].

В настоящей работе анализируется изменчивость нуклеотидной последовательности гена *cytb* популяций средней бурозубки подвидов *S. c. koreni*, населяющих бассейн Колымы и Чукотку.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Карта-схема мест сбора материала приведена на рис. 1. Характеристики выборки из исследованных популяций и обобщенные сведения о молекулярном разнообразии *S. c. koreni* бассейна р. Колымы и п-ова Чукотки представлены в табл. 1. В верховьях Колымы отловлена 31 особь: в бас. рек Кулу — 9 экз.; Детрин — 4 экз.; Среднекан — 9 экз.; а также в районе озер Урультун — 9 экз., Малый и Момонтай — по 1 экз. Выборки из популяций этого вида верховьев Колымы объединены в одну группу. На Чукотке, в бас. р. Омолон добыты 43 особи, в окрестностях г. Анадырь — 15 экз. Река Омолон — самый крупный правый приток Колымы (рис. 1). Нами рассматривались выборки средней бурозубки как отдельно — отловленные в бас. р. Омолон и окрестностях г. Анадыря, так и объединенно — чукотского региона в целом (табл. 1).

Биоматериал, использованный в работе, взят из музейной коллекции лаборатории экологии млекопитающих, в которой работают авторы. Образцы мышечной ткани хранились в 96%-ном этаноле. Методы выделения, очистки тотальной ДНК, амплификации нуклеотидной последовательности *cytb*, очистки продукта полимеразной цепной реакции, секвенирования полной нуклеотидной последовательности *cytb* мтДНК и определения филогенетических отношений гаплотипов средней бурозубки представлены в нашей предыдущей статье [17]. Сайты расположения нуклеотидов на карте гена *cytb* мтДНК приведены в соответствии с полной нуклеотидной последовательностью данного гена *S. caecutiens* (GenBank № MF374796 [18]). Как и в предыдущей публикации [17], гаплотипам *cytb* средней бурозубки присвоена аббревиатура **Scb**. Статистическая обработка и анализ генетических данных проводили с помощью пакетов программ MEGA 6.0.2.74 [19], Arlequin ver. 3.5 [20]. В пакете программ MEGA провели выравнивание нуклеотидных последовательностей, определили сайты нуклеотидных замен (нз), локализацию и категорию (транзиция или трансверсия) нз в

триплетях. Выявили *cytb*-гаплотипы, долю вариабельных сайтов и вариантов нуклеотидных последовательностей в выборках из исследуемых популяций. В пакете программ Arlequin определили индексы молекулярного разнообразия, параметры *D* и *F_s*, рассчитали матрицу генетических дистанций методом попарной дифференциации гаплотипов, на основании которой рассчитали коэффициент *F_{st}*. Соответствие гипотезе нейтральности определили с использованием тестов *D* и *F_s*. Tajima и *F_s* Y.X. Fu [21, 22]. Значение *F_{st}* характеризует уровень дивергенции исследуемых популяций. Медианная сеть *cytb*-гаплотипов построена с применением пакета программ Network 4.5.1.0 [23].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Полная нуклеотидная последовательность *cytb* исследована у 89 особей *S. c. koreni* (табл. 1). Ген *cytb* у *S. caecutiens* состоит из 1140 пар нуклеотидов (пн) и расположен с 14213-ой пн по 15352-ю пн полного генома мтДНК. Найдено 56 *cytb*-гаплотипов, различающихся между собой 87 мутациями в 84 сайтах. Все обнаруженные у *S. c. koreni* *cytb*-гаплотипы, как и определенные в предыдущем исследовании у *S. c. macropygmaeus* [17], принадлежат сахалино-евразийскому кластеру. Из относительно полной нуклеотидной последовательности Scb1, номера обнаруженных *cytb*-гаплотипов в электронной базе данных GenBank и места отлова носителей вариантов *cytb* приведены на рис. 2. Найденные *cytb*-гаплотипы отличаются от последовательности Scb1 от 1 нз (*cytb*-варианты обнаружены у особей всех выборок) до 8 нз (Scb120, носитель отловлен возле оз. Урультун). Доля вариабельных сайтов в нуклеотидной последовательности *cytb* средней бурозубки в выборке из бас. Колымы составляет 0.03596 от всей длины *cytb*, из бас. р. Омолон — 0.0088, из окрестностей г. Анадырь — 0.0071. В сумме из чукотского региона — 0.0379. В общей выборке — 0.0600.

Характеристики нз представлены в табл. 2. В нуклеотидной последовательности *cytb* *S. c. koreni* транзиций (0.8966) найдено в 8.66 раза больше, чем трансверсий (0.1035), что согласуется с литературными данными [24, 25]. Известно, что вырожденность генетического кода определяет большую вариабельность третьего нуклеотида кодона в транслируемых участках гена [26] и что в большинстве триплетов распределение нз в первой, второй и третьей позициях соответствует 2 : 1 : 9 [27]. Полученные нами результаты отличаются от этого соотношения. У особей, отловленных в бас. Колымы транзиции в первой, второй и третьей позициях триплетов относятся как 6 : 1 : 29. Трансверсии во второй позиции кодона не обнаружены, а в первой и третьей найдены в долях 1 : 1.5. В выборке средней бурозубки из популяции окрестностей



Рис. 1. Карта-схема мест сбора проб средней буро-зубки подвида *S. c. koreni*. Цифрами обозначены: бас. рек 1 – Кулу, 2 – Детрин, 3 – Среднекан; 4 – окрестности озер Урультун, Малый и Момонтай; 5 – бас. р. Омолон; 6 – окрестности г. Анадырь.

г. Анадырь трансверсии не определены. Транзиции выявлены только в первой и третьей позициях триплета в отношении 1 : 2.33. У экземпляров, отловленных в бас. р. Омолон, трансверсии найдены только в третьей позиции триплета, а транзиции распределены в позициях кодона как 5 : 1 : 16.48. В сумме, у исследованных особей *S. c. koreni* чукотского региона, соотношение мутаций в сайтах триплета составляет 5.5 : 1 : 18.01, трансверсии имеют место только в третьей позиции кодона.

На рис. 3 показаны доли *cytb*-гаплотипов в выборках из исследованных популяций *S. c. koreni*. Вариант Scb1, определенный как предковый и преобладающий в изученной ранее популяции *S. c. macrourgmaeus* Северного Приохотья [17], наиболее распространен и в выборках *S. c. koreni*. Кроме того, у особей обоих подвигов найдены Scb2 (носители отловлены в бас. рек Кулу, Среднекан и оз. Момонтай), Scb5 (бас. р. Среднекан), Scb6 (р-н оз. Урультун), Scb24 (бас. р. Кулу) и Scb9 (бас. р. Омолон, Чукотка) (рис. 3). Остальные гаплотипы обнаружены у особей *S. c. koreni* и специфичны для каждой исследованной выборки. Исключение составляет Scb49, выявленный у бурозубок бас. р. Омолон и г. Анадырь. Количество найденных гаплотипов *cytb* (*n*) и варьируемых сайтов (*V*) в каждой из групп пропорциональны размеру выборок (*N*) (табл. 1). Основная часть вариантов

cytb во всех выборках представлена единичными экземплярами (рис. 3). Значительный уровень полиморфизма нуклеотидных последовательностей *cytb*-вариантов определяет высокие значения индексов молекулярного разнообразия (табл. 1), что указывает на стабильность популяций, имеющих в течение длительного времени высокое значение эффективной численности [28]. Нуклеотидное разнообразие (π) и среднее число попарных различий между гаплотипами (Pi) – оказались выше у бурозубок бас. верховьев Колымы, гаплотипическое разнообразие (*h*) выше в выборке из бас. р. Омолон. Наименьшие значения всех индексов – в группе бурозубок из окрестностей г. Анадырь – могут быть связаны с небольшим числом исследованных особей.

Для определения филогенетических отношений *cytb*-гаплотипов *S. c. koreni* построена медианная сеть по принципу минимального числа нз (рис. 4). Полученная диаграмма имеет четкую радиальную структуру, что, по-видимому, может свидетельствовать о происхождении всех исследованных нуклеотидных последовательностей от родоначального гаплотипа Scb1. Сопоставление данных рис. 2–4 показывает, что *cytb*-гаплотипы *S. c. koreni* бас. Колымы отличаются от Scb1 в основном 1–2 нз, за исключением Scb31 (6 нз, носитель отловлен в бас. р. Детрин); Scb70 (5 нз, бас. р. Кулу) и Scb120, Scb121, Scb123 (соответственно – 8, 6 и 4 нз, добыты возле оз. Урультун). Пойманные в окрестностях г. Анадырь и большинство добытых в бас. р. Омолон бурозубок имеют Scb1 и *cytb*-гаплотипы, различающиеся от него 1–2 нз. Исключение – отловленные в пойме р. Омолон особи с гаплотипами Scb86 и Scb98, которые отличаются от Scb1 5 нз.

Между исследованными выборками были рассчитаны генетические дистанции (популяционные попарные *Fst*). Нуклеотидные последовательности *cytb*-гаплотипов *S. c. koreni* верховьев Колымы и окрестностей г. Анадырь не имеют достоверно значимых различий ($Fst = 0.02728$, $p = 0.07207 \pm 0.0227$), что может быть связано с небольшим количеством отловленных вблизи г. Анадырь особей и отличием всех обнаруженных у этих экземпляров *cytb*-гаплотипов от Scb1 1–2 нз (рис. 2–4).

Наличие у пойманных в бас. Омолон бурозубок ряда гаплотипов, отличающихся от Scb1 не только количеством, но и значимостью нз – транзициями в первой и второй позициях кодона (рис. 3, 4) обуславливает генетическое различие между выборками *S. c. koreni* верховьев Колымы и бас. р. Омолон ($Fst = 0.04026$) с высокой степенью достоверности ($p = 0.00 \pm 0.00$). Уровень различий между двумя чукотскими выборками ($Fst = -0.00999$, $p = 0.77477 \pm 0.0412$) свидетельствует о генетическом единстве этих групп и правомерности их объединения. В сумме нуклеотидные последовательности *cytb*-гаплотипов *S. c. koreni* верховьев Колымы и

Таблица 1. Характеристика выборок средней бурозубки из популяций бассейна р. Колымы и Чукотки

Места сбора материала	N	n	V	k	Индексы молекулярного разнообразия			Параметры тестов	
					$Pi \pm sd$	$\pi \pm sd$	$h \pm sd$	$Fu Fs$	Tajima's D
Верховья Колымы	31	21	41	41	4.2323 ± 2.1579	0.003713 ± 0.002106	0.9505 ± 0.0243	-12.77048^{***}	-2.15542^{***}
Бассейн р. Омогон	43	30	47	48	3.1783 ± 1.6763	0.002788 ± 0.001633	0.9657 ± 0.0172	-26.23284^{***}	-2.48485^{***}
Окрестности г. Анадырь	15	8	10	10	1.4476 ± 0.9313	0.001270 ± 0.000916	0.7905 ± 0.1049	-4.36420^{***}	-2.01460^{***}
Суммарно Чукотка	58	36	53	54	2.7350 ± 1.4721	0.002399 ± 0.001432	0.9359 ± 0.0250	-26.59215^{***}	-2.58526^{***}
Общая выборка	89	56	84	87	3.3225 ± 1.7227	0.002914 ± 0.001674	0.9492 ± 0.0174	-14.45584^{***}	-2.21829^{***}

Примечание. N – объем выборок из популяций, n – число гаплотипов, V – число вариабельных сайтов в гене *cytb* мтДНК, k – число нуклеотидных замен, Pi – среднее число попарных различий между гаплотипами, π – нуклеотидное разнообразие, h – гаплотипическое разнообразие, sd – стандартное отклонение, D – параметр теста Tajima, F_s – параметр теста F_u , *** – $P \leq 0.001$ (P – статистическая значимость различий).

										1 1111111111 1111		МЕСТО ОТЛОВА
										0000000000 0011	3334555689 9912	
scb1	MN257335	11111111	2222233333	3344444444	5555566666	6777777777	7888888888	9999999999	0000000000	0011	3334555689 9912	Колыма, Омогон, Анадырь
scb2	MN257336	481245689	2237812455	9924567892	4578805789	9112334568	8166778999	0111337892	3334555689	9912	3334555689 9912	Колыма
scb5	MN257339	4715016568	2846857327	0937428685	1315867644	6230084686	9017694478	3026065700	2587036263	5842	2587036263 5842	Колыма
scb6	MN257340	AGTGTATTCT	TTGCCGTACG	GTAAGTTGTG	TTGCTACATG	AGTACCCCTA	CTGGAATCAA	GGGTCCGCAT	ACATTTAATC	CGTT	ACATTTAATC CGTT	Колыма
scb9	MN257343											Омогон
scb24	MN257358											Колыма
scb30	OK067327											Колыма
scb31	OK067328											Колыма
scb33	OK067330											Колыма
scb49	OK143223											Омогон, Анадырь
scb50	OK206695											Анадырь
scb51	OK206696											Анадырь
scb52	OK206697											Анадырь
scb53	OK206698											Анадырь
scb54	OK206699											Анадырь
scb55	OK206700											Анадырь
scb68	OK143226											Колыма
scb69	OK206625											Колыма
scb70	OK206694											Колыма
scb71	OK067336											Колыма
scb72	OK067337											Колыма
scb73	OK067338											Колыма
scb74	OK067339											Колыма
scb75	OK067340											Омогон
scb76	OK067341											Омогон
scb77	OK067342											Омогон
scb78	OK067343											Омогон
scb79	OK067344											Омогон
scb80	OK067345											Омогон
scb81	OK067346											Омогон
scb82	OK067347											Омогон
scb83	OK067348											Омогон
scb84	OK067349											Омогон
scb85	OK067350											Омогон
scb86	OK067351											Омогон
scb87	OK067352											Омогон
scb88	OK086071											Омогон
scb89	OK086072											Омогон
scb90	OK086073											Омогон
scb91	OK086074											Омогон
scb92	OK086075											Омогон
scb93	OK086076											Омогон
scb94	OK086077											Омогон
scb95	OK086078											Омогон
scb96	OK086079											Омогон
scb97	OK086080											Омогон
scb98	OK086081											Омогон
scb99	OK316897											Омогон
scb100	OK316898											Омогон
scb101	OK316899											Омогон
scb119	OL871228											Колыма
scb120	OL871229											Колыма
scb121	OL871230											Колыма
scb122	OL871231											Колыма
scb123	OL871232											Колыма
scb124	OL871233											Колыма

Рис. 2. Гаплотипы гена цитохрома *b* средней бурозубки *S. c. koreni* из популяций верховьев Колымы и Чукотки. Нуклеотидные замены представлены относительно последовательности варианта Scb1. Сайты замен показаны от начала гена цитохрома *b*.

Таблица 2. Локализация нуклеотидных замен в кодонах гена цитохрома *b* у средней бурозубки верховьев Колымы и Чукотки

Локаль- ность	Доля замен				
	транзиция			трансверсия	
	позиция замены в кодоне				
	1	2	3	1	3
Верховье Колымы	0.1463	0.0244	0.7073	0.0488	0.0732
Окред- ности г. Анадырь	0.3000	—	0.7000	—	—
Бассейн р. Омолон	0.1875	0.0417	0.6875	—	0.0833
Суммарно Чукотка	0.2075	0.0377	0.6792	—	0.0755
Всего	0.1839	0.0345	0.6782	0.0230	0.0805

Примечание: “—” — замена не обнаружена.

Чукотки различаются с высокой степенью достоверности ($F_{st} = 0.04553, p = 0.00 \pm 0.00$), что свидетельствует о взаимной изоляции популяций бурозубок этих локальностей.

В модуле AMOVA в пакете программ Arlequin методом попарной дифференциации рассчитана генетическая изменчивость групп популяций *S. c. koreni*, составленных по географическому критерию (рис. 1). В первую группу вошла выборка бурозубок с верховьев Колымы, во вторую — выборки с Чукотки.

Доля внутрипопуляционной генетической изменчивости составляет 95.74%, межгрупповая изменчивость 5.74%, внутригрупповая доля –1.48%. Полученные результаты показывают очень высокую долю внутрипопуляционной изменчивости *cytb*-гаплотипов в исследованных группах *S. c. koreni*. Отрицательное значение внутригрупповой

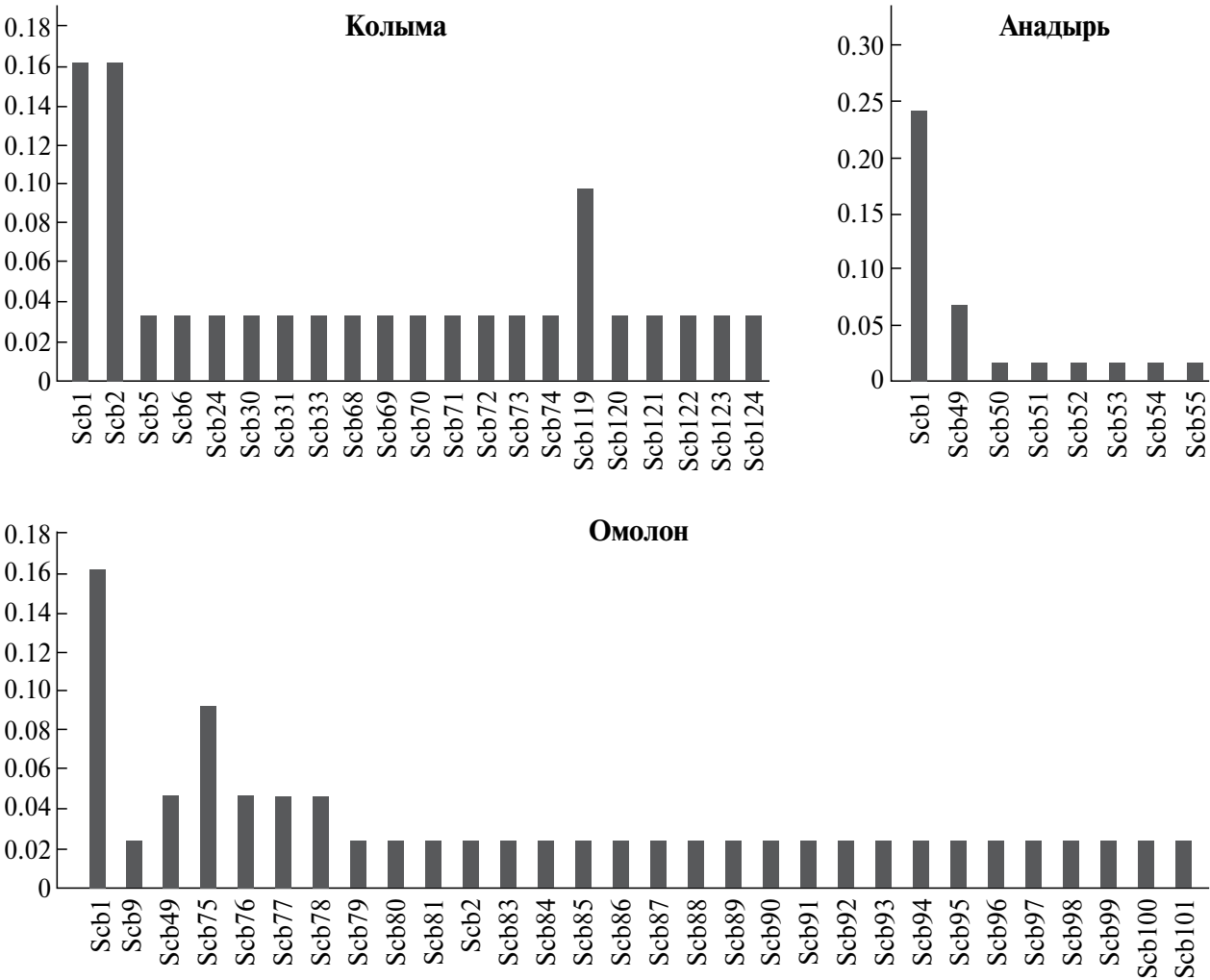


Рис. 3. Доли гаплотипов гена цитохрома *b* в выборках средней бурозубки *S. c. koreni* из популяций верховьев Колымы и Чукотки.

доли изменчивости свидетельствует о генетическом единстве чукотских выборок.

Для построения гипотетической реконструкции истории формирования и расселения подвида *S. c. koreni* в бассейне Колымы и на Чукотке был проведен тест на нейтральность, давший статистически достоверные высокие отрицательные значения параметров F_s и D (тестов F_u и $Tajima$ соответственно) для всех выборок (табл. 1). Показано, что экспансия вида при отсутствии эффекта основателя и дрейфа генов приводит к большим отрицательным значениям D - и F_s -параметров [21, 22]. По-видимому, полученные нами результаты свидетельствуют как об отсутствии в процессе формирования генофондов исследованных популяций значительного вклада дрейфа генов, так

и об относительно недавней позднеплейстоценовой-голоценовой экспансии *S. c. koreni* в пределы Чукотки.

Ранее было показано [29, 30], что в период Сарганского оледенения позднего плейстоцена в бассейне Колымы отдельные виды бурозубок сохранились в рефугиуме. Учитывая достаточно обширную площадь рефугиума и особенности биологии бурозубок (3–4 помета за сезон, высокая численность), отсутствие дрейфа генов, свойственного для небольших изолированных популяций, вполне закономерно. Следует отметить, что для других видов мелких млекопитающих (в частности, полевок), освоивших этот регион и также переживших оледенения, характерно наличие разных генетических линий мтДНК [31–33]. Принадлежность *cytb*-гаплотипов особей двух подвигов *S. caecutiens*

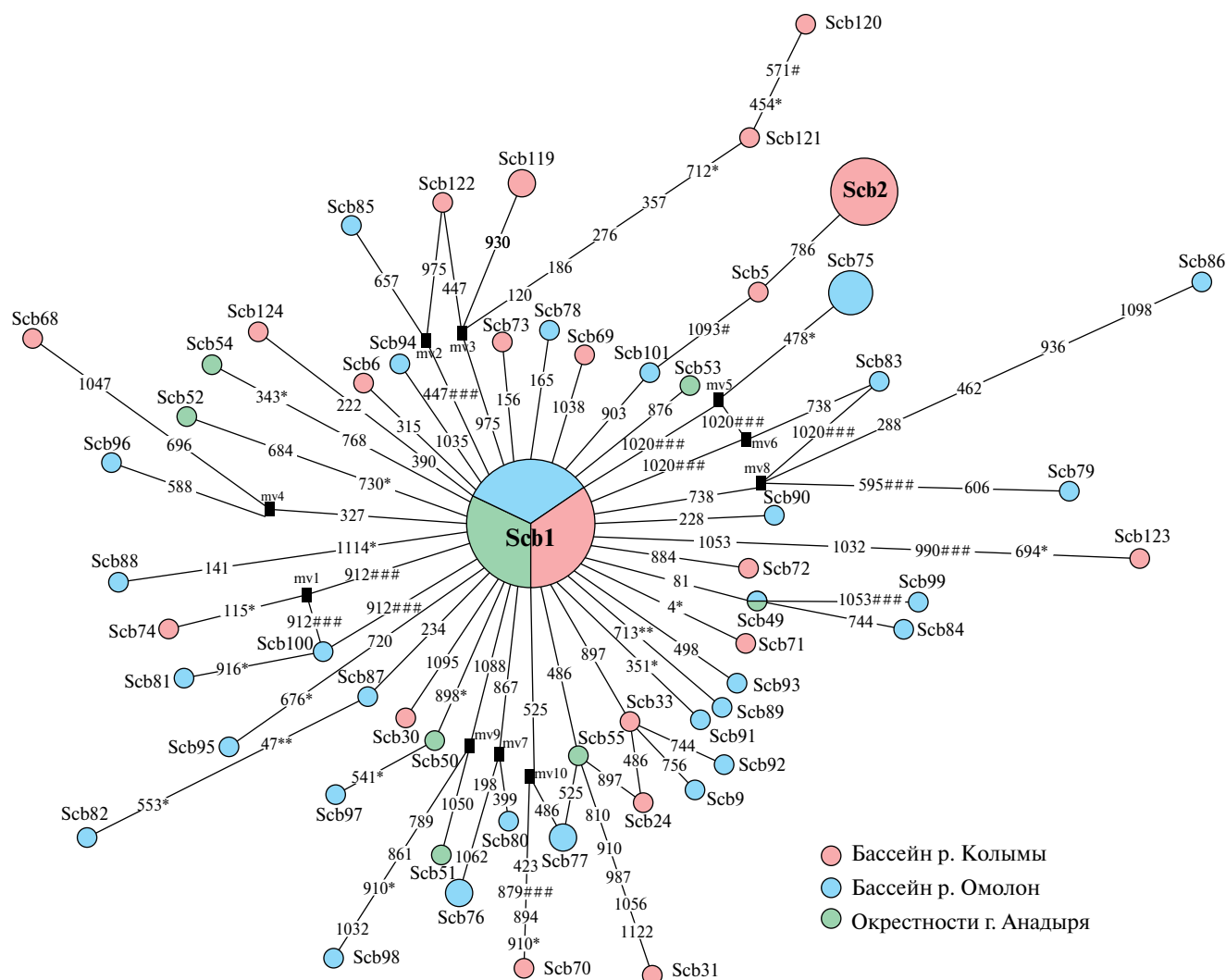


Рис. 4. Медианная сеть гаплотипов гена цитохрома *b* средней бурозубки *S. c. koreni* из популяций верховьев Колымы и Чукотки. Размер кругов пропорционален доле варианта мтДНК. * — транзигция в 1-й позиции кодона, ** — транзигция во 2-й позиции кодона, # — трансверсия в 1-й позиции кодона, ## — трансверсия в 3-й позиции кодона. Цифрами обозначены сайты мутаций от начала гена цитохрома *b*; mv — медианный вектор.

к одной *cytb*-материнской линии, происхождение от одного родоначального Scb1, отсутствие кластеров на медианной сети гаплотипов, возможно, является особенностью этого вида бурозубок. Полученные в настоящем исследовании результаты свидетельствуют о необходимости дальнейших исследований.

Исследования проведены в ходе выполнения государственного задания по теме “Млекопитающие Арктики и Субарктики: структура и динамика сообществ, проблемы охраны” № гос. регистрации АААА-А18-118010990006-3 (Институт биологических проблем Севера ДВО РАН).

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием в качестве объекта животных. Биоматериал, использованный в работе, взят из музейной коллекции нашей лаборатории (заспиртованные образцы тканей).

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием в качестве объекта людей.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Чернявский Ф.Б. Млекопитающие крайнего северо-востока Сибири. М.: Наука, 1984. 389 с.
2. Юдин Б.С. Насекомоядные млекопитающие Сибири. Новосибирск: Наука, 1989. 360 с.
3. Докучаев Н.Е. Сравнительный анализ двух подвидовых форм средней бурозубки материковой части Северо-Восточной Азии // Эволюционные и генетические исследования млекопитающих. Тез. докл. Всесоюз. совещ. (Владивосток, 22–28 сентября 1990 г.). Владивосток: ДВО АН СССР, 1990б. Ч. 2. С. 80–82.
4. Охотина М.В. Подвидовая таксономическая ревизия дальневосточных бурозубок (Insectivora, *Sorex*) с описанием новых подвидов // Вопр. систематики, фауистики и палеонтологии мелких млекопитающих. Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 243. 1991. СПб.: Издательство Академии наук СССР. С. 58–70.
5. Докучаев Н.Е. Экология бурозубок Северо-Восточной Азии. М.: Наука, 1990а. 160 с.
6. Григорьева О.О., Борисов Ю.М., Стахеев В.В. и др. Генетическая структура популяций обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. 1758 (Mammalia, Lipotyphla) на сплошных и фрагментированных участках ареала // Генетика. 2015. Т. 51. № 6. С. 711–723. <https://doi.org/10.7868/S0016675815030042>
7. Ковалева В.Ю., Литвинов Ю.Н., Ефимов В.М. Землеройки (Soricidae, Eulipotyphla) Сибири и Дальнего Востока: комбинирование и поиск конгруэнтности молекулярно-генетических и морфологических данных // Зоологический журнал. 2013. Т. 92. № 11. С. 1383–1398. <https://doi.org/10.7868/S0044513413110081>
8. Ohdachi S., Masuda R., Abe H. et al. Phylogeny of Eurasian soricine shrews (Insectivora, Mammalia) inferred from the mitochondrial cytochrome *b* gene sequences // Zool. Sci. 1997. V. 14. P. 527–532.
9. Ohdachi S.D., Dokuchaev N.E., Hasegawa M., Masuda R. Intraspecific phylogeny and geographical variation of six species of northeastern Asiatic *Sorex* shrews based on the mitochondrial cytochrome *b* sequences // Mol. Ecology. 2001. V. 10. P. 2199–2213. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.2001.01359.x>
10. Ohdachi S.D., Abe H., Han S.H. Phylogenetic positions of *Sorex* sp. (Insectivora, Mammalia) from Cheju Island and *S. caecutiens* from the Korean Peninsula, inferred from mitochondrial cytochrome *b* gene sequences // Zool. Sci. 2003. V. 20. P. 91–95. <https://doi.org/10.2108/zsj.20.91>
11. Ohdachi S.D., Yoshizawa K., Hanski I. et al. Intraspecific phylogeny and nucleotide diversity of the least shrews, the *Sorex minutissimus*–*S. yukonicus* complex, based on nucleotide sequences of the mitochondrial cytochrome *b* gene and the control region // Mammal Study. 2012. V. 37. P. 281–297. <https://doi.org/10.3106/041.037.0403>
12. Demboski J.R., Cook J.A. Phylogenetic diversification within the *Sorex cinereus* group (Soricidae) // J. Mammalogy. 2003. V. 84. № 1. P. 144–158. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2003\)084<0144:P-DWTSC>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2003)084<0144:P-DWTSC>2.0.CO;2)
13. Bannikova A.A., Dokuchaev N.E., Yudina E.V. et al. Holarctic phylogeography of the tundra shrew (*Sorex tundrensis*) based on mitochondrial genes // Biol. J. of the Linnean Society. 2010. V. 101. № 3. P. 721–746. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2010.01510.x>
14. Bannikova A.A., Chernetskaya D.M., Raspopova A.A. et al. Evolutionary history of the genus *Sorex* as inferred from multigene data and molecular clock of major divergence events with the implications for systematics // Zool. Scripta. 2018. V. 47. № 5. P. 518–538. <https://doi.org/10.1111/zsc.12302>
15. Esteva M., Cervantes F.A., Brant S.V., Cook J.A. Molecular phylogeny of long-tailed shrews (genus *Sorex*) from México and Guatemala // Zootaxa. 2010. V. 2615. № 1. P. 47–65. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2615.1.3>
16. Koh H.S., Jang K.H., In S.T. et al. Genetic distinctness of *Sorex caecutiens hallamontanus* (Soricomorpha: Mammalia) from Jeju island in Korea: Cytochrome oxidase I and cytochrome *b* sequence analyses // Anim. Syst. Evol. Divers. 2012. V. 28. № 3. P. 215–219. <https://doi.org/10.5635/ASED.2012.28.3.215>

17. Переверзева В.В., Докучаев Н.Е., Примаков А.А., Куцелев С.В. Генетическая изменчивость средней бурозубки (*Sorex caecutiens* Laxmann, 1788) Северного Приохотья // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2019. № 1. С. 103–115.
18. Jin Z.-M., Zhu L., Ma J.-Z. Sequencing and analysis of the complete mitochondrial genome of the masked shrew (*Sorex caecutiens*) from China // Mitochondrial DNA. Part B. 2017. V. 2. № 2. P. 486–488.
19. Tamura K., Stecher G., Peterson D. et al. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 6.0 // Mol. Biol. Evol. 2013. V. 30. P. 2725–2729. <https://doi.org/10.1093/molbev/mst197>
20. Excoffier L., Laval G., Schneider S. Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis // Evol. Bioinformatics Online. 2005. V. 1. P. 47–50.
21. Tajima F. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism // Gen. Soc. Am. 1989. V. 123. P. 585–595.
22. Fu Y.X. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection // Genetics. 1997. V. 147. P. 915–925. <https://doi.org/10.1093/genetics/147.2.915>
23. Bandelt H.J., Forster P., Röhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Mol. Biol. Evol. 1999. V. 16. P. 37–48.
24. Nei M. Molecular Evolutionary Genetics. N. Y.: Columbia Univ. Press, 1987. 495 p.
25. Nei M., Kumar S. Molecular evolution and phylogenetic. N.Y.: Oxford Univ. Press, 2000. 333 p.
26. Zardoya R., Meyer A. Phylogenetic performance of mitochondrial protein-coding genes in resolving relationships among vertebrates // Mol. Biol. Evol. 1996. V. 13. № 7. P. 933–942.
27. Hassanin A., Lecomte G., Tiller S. Related articles, links abstract. The “evolutionary signal” of homoplasy in protein-coding gene sequences and its consequences for a priori weighting in phylogeny // C. R. Acad. Sci. 1998. V. 321. № 7. P. 611–620.
28. Абрамсон Н.И. Филогеография: итоги, проблемы, перспективы // Вестник ВОГиС. 2007. Т. 11. № 2. С. 307–331.
29. Докучаев Н.Е. Роль Берингийской суши в расселении и образовании новых форм у землероек-бурозубок // Вестник ДВО РАН. 1997. № 2. С. 54–61.
30. Докучаев Н.Е., Гуляев В.Д. Четвертичная история землероек-бурозубок Северо-Восточной Азии в свете гельминтологических данных // Биология насекомых-млекопитающих. Мат. III всерос. науч. конф. по биологии насекомых-млекопитающих (15–20 сентября 2007 г., Новосибирск). Новосибирск: Изд-во “ЦЭРИС”, 2007. С. 38–40.
31. Переверзева В.В., Примаков А.А., Дубинин Е.А. Филогенетические отношения популяций красной полевки *Myodes* (= *Clethrionomys*) *rutilus* Pallas, 1779 Северного Приохотья и Колымского региона // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2013. Т. 17. № 3. С. 444–451.
32. Переверзева В.В., Примаков А.А., Докучаев Н.Е. и др. Изменчивость гена цитохрома *b* мтДНК красно-серой полевки (*Craseomys rufocanus* Sundevall, 1846) Северного Приохотья и бассейна р. Колыма // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2018. № 1. С. 101–112.
33. Переверзева В.В., Докучаев Н.Е., Примаков А.А. и др. Изменчивость гена цитохрома *b* мтДНК полевки-экономки (*Alexandromys oeconomus* Pallas, 1776) Северного Охотоморья // Усп. совр. биологии. 2022. Т. 142. № 1. С. 90–104. <https://doi.org/10.31857/0042132422010057> (0042-1324 ISSN).

**GENETIC Variability of the Laxmann's Shrew
(*Sorex caecutiens* Laxmann, 1788) of the Kolyma River Basin and Chukotka**

V. V. Pereverzeva^{1, *}, N. E. Dokuchaev¹, A. A. Primak¹, E. A. Dubinin¹

¹*Institute of Biological Problems of the North, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences,
Magadan, 685000 Russia*

** e-mail: vvpereverzeva@mail.ru*

Nucleotide sequence polymorphism and haplotypic diversity of the cytochrome b gene were studied in samples of the Laxmann's Shrew *Sorex caecutiens koreni* from the populations of the Kolyma River basin and Chukotka. 56 cytb-haplotypes differing among themselves by 87 mutations in 84 sites were found. The cytb-haplotypes of individuals of the subspecies *S. c. koreni* and *S. c. macropygmaeus* were shown to belong to the same maternal mtDNA lineage, their monophyletic origin from the same ancestral haplotype Scb1, and the presence of identical cytb-haplotypes in both subspecies. The mutual isolation of the shrew populations in the upper basin of the Kolyma River and Chukotka is shown. The proportion of intrapopulation genetic variability is 95.74%, intergroup variability is 5.74%, and intragroup variability is –1.48%, which reflects a very high level of intrapopulation variability of *cytb* haplotypes in the studied groups of *S. c. koreni*, their monophyletic origin, and the genetic unity of the Chukchi samples. The values of molecular diversity indices testify to the stability of populations that have a high value of effective abundance for a long time.

Keywords: Laxmann's Shrew, *Sorex caecutiens*, cytochrome b (*cytb*) gene, genetic polymorphism, phylogenetic analysis, Kolyma River, Chukotka.