

УДК 575.22:575.8:599.323.4

ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ПАШЕННОЙ ПОЛЕВКИ
Microtus agrestis (Arvicolinae, Rodentia)
ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЧАСТИ СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ
ПО ДАННЫМ АНАЛИЗА ГЕНА ЦИТОХРОМА *b*

© Л. Э. Ялковская^{1, *}, П. А. Сибиряков², М. А. Крохалева¹, Е. А. Маркова¹,
А. В. Бородин¹, С. А. Борисов³, М. В. Чибирик¹, А. В. Бобрецов⁴

¹Институт экологии растений и животных Уральского отделения
Российской академии наук, Екатеринбург, 620144, Россия

²Институт зоологии Республики Казахстан, Алматы, 050060 Республика Казахстан

³Иркутский научно-исследовательский противочумный институт Сибири и Дальнего Востока,
Иркутск, 664047 Россия

⁴Печоро-Илычский государственный природный биосферный заповедник,
Республика Коми, пос. Якша, 169436 Россия

*e-mail: lida@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 26.10.2023 г.

После доработки 19.12.2023 г.

Принята к публикации 26.12.2023 г.

Проведен анализ генетического разнообразия пашенной полевки с включением новых данных по полным последовательностям гена цитохрома *b* из наименее изученной области видового ареала — центральной части Северной Евразии (20 локалитетов Восточно-Европейской равнины, Урала, Западной и Восточной Сибири). Полученные результаты в целом согласуются с современными представлениями о филогеографической структуре вида, но указывают на ранее неучтенную генетическую неоднородность Восточной клады, занимающей всю азиатскую часть ареала вида и его европейскую часть до Северной и Восточной Европы. Проведенное на примере Урала сопоставление результатов анализа генетического разнообразия с возрастом палеонтологических находок позволяет предполагать, что климатические изменения позднего плейстоцена и голоцена могли приводить не к полному вымиранию вида на территориях региона, а к пространственному перераспределению его популяций с последующим полным или частичным замещением одних генетических групп другими.

Ключевые слова: генетическая дифференциация, филогеография, митохондриальный геном, эволюционная история, Arvicolini, Уральский регион

DOI: 10.31857/S0016675824050041 **EDN:** CJOZQK.

Исследования генетической структуры широко распространенных видов представляют интерес для изучения внутривидовой дифференциации и микроэволюционных процессов, оценки роли глобальных климатических изменений и динамики физико-географических условий отдельных регионов, а также антропогенного влияния в формировании современного биоразнообразия.

Пашенная полевка (*Microtus agrestis* Linnaeus, 1761) — один из наиболее широко распространенных в Палеарктике представителей рода *Microtus*, ареал которого занимает практически всю территорию Европы и Северо-Западной Азии от

Атлантического побережья до оз. Байкал [1–3]. *M. agrestis* населяет преимущественно лесную зону, где занимает открытые биотопы (поляны, опушки, поймы, сельскохозяйственные угодья, вырубки и т.д.), но за счет пойменных лесов проникает в субарктическую тундру и лесостепь и может рассматриваться как вид с полизональным характером распространения [4].

Генетические исследования ядерного и митохондриального геномов выявили дифференциацию пашенной полевки на три филогруппы: Португальскую, Южную (Средиземноморскую) и Северную [5–7], которые в настоящий момент

рассматриваются в качестве криптических видов [8]. Португальская (*M. rozianus*) и Южная (*M. lavernedii*) полевки представлены на территории Португалии и Испании, Франции и Швейцарии, соответственно. Наиболее широко распространенной является Северная филогруппа (*M. agrestis*), занимающая территорию от Великобритании и Западной Европы до восточных границ видового ареала. Анализ последовательностей гена цитохрома *b* (*cytb*) показал наличие у *M. agrestis* шести клад, названных соответственно их распространению Северо-Британской, Скандинавской, Французской, Западно-Европейской, Центрально-Европейской и Восточной [7, 9, 10]. Формирование современного генетического разнообразия вида согласно данным молекулярных часов произошло в результате недавней экспансии после критического сокращения численности (“бутылочного горлышка”) в позднем дриасе около 12000 лет назад [9, 10].

Изучению генетической структуры и эволюционной истории *M. agrestis* на территории Европы посвящен ряд научных исследований [7, 9–14]. Однако Восточная клада, территория распространения которой занимает около двух третьих видового ареала (от Северной и Восточной Европы до оз. Байкал), остается практически неизученной в этом отношении. Это связано с почти полным отсутствием данных из центральной части Северной Евразии, в частности Урала и Западной Сибири, которые благодаря своему географическому положению и геологической истории играли важную роль в становлении биомов северного полушария [4, 15, 16], в том числе в формировании современного генетического разнообразия представителей рода *Microtus* [17–19]. Для пашенной полевки исследования на территориях Урала и Западной Сибири могут быть ключевыми при реконструкции эволюционной истории восточных популяций. В частности, могут способствовать устранению несоответствия между данными о времени появления современных *M. agrestis* в азиатской части ареала по молекулярным часам [9, 10] и возрастом палеонтологических находок на Урале и прилегающих равнинах, согласно которым первое появление вида в регионе датируется средним плейстоценом [20, 21], при этом пашенная полевка широко встречается в ископаемых фаунах как холодных, так и теплых временных интервалов еще с позднего плейстоцена (последние 130 тыс. лет) [22].

Уральские горы, протянувшиеся субмеридионально на границе Европы и Азии, занимают центральную часть области распространения Восточной клады *M. agrestis*. На протяжении позднего плейстоцена и всего голоцена этот вид был неотъемлемым элементом фауны Южного, Среднего и Северного Урала, о чем свидетельствуют многочисленные находки в пещерных местонахождениях от 51° до 62° с.ш. [23, 24]. Возраст находок

подтвержден радиоуглеродными датировками [23, 25–29], которые указывают на непрерывную историю вида на Урале по крайней мере с позднего плейстоцена.

В настоящей работе представлены результаты филогеографического анализа пашенной полевки на основе полных последовательностей *cytb* с включением данных из ранее неизученных локалитетов Урала и Западной Сибири, а также Восточно-Европейской равнины и Восточной Сибири, которые в настоящее время практически не представлены в генетических исследованиях вида. В задачи также входило получение данных о генетическом разнообразии *M. agrestis* в Уральском регионе, определение степени дивергенции гаплотипов, встречающихся на Южном, Среднем и Северном Урале, и обсуждение наблюдаемой картины географического распределения гаплотипов в контексте имеющихся данных о распространении вида в регионе, как в настоящее время, так и в прошлом.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал представлен образцами мышечной и костной ткани 54 особей *M. agrestis* из 20 локалитетов Восточно-Европейской равнины, Урала, Западной и Восточной Сибири (рис. 1, табл. 1). В работе использованы сборы авторов и коллекция музея Института экологии растений и животных УрО РАН (номера использованных музейных экземпляров: ИЭРиЖ169576, ИЭРиЖ24996454, ИЭРиЖ78589, ИЭРиЖ86631, ИЭРиЖ296092, ИЭРиЖ366505, ИЭРиЖ366572), на базе которого хранится весь использованный материал.

Помимо собственных данных в анализ включены 313 гаплотипов полной последовательности *cytb* *M. agrestis* (AY167149–167159, AY167165–167185 [30]; AY167188–167213, FJ619746–619786 [11]; GU563195–563299 [9]; JX284248–284252 [6]; KF218851–218952 [10]; KP190261 [31]; MF099552 [32]), представленных в базе GenBank (рис. 1). В качестве внешней группы при филогенетических реконструкциях использованы *M. lavernedii* и *M. rozianus* (AY167186, AY167149–167187, AY167160–167164, JX284253–284283 [6, 30]).

Тотальная ДНК выделена методом солевой экстракции [33] из образцов мышечной ткани, зафиксированных в 96%-ном этаноле, черепов и шкур. Амплификацию участков мтДНК, содержащих *cytb*, проводили с двумя парами праймеров: L7 (5'-ACCAATGACATGAAAAATCATCGTT-3') и H2 (5'-TAGTTGTCTGGGTCTCC-3'); L8 (5'-CTGCCATGAGGACAAATATCATTT-3') и H6 (5'-TCTCCATTTCTGGTTTACAAGAC-3') [34]. Амплификацию проводили в 25 мкл реакционной смеси, содержащей dNTP's (SibEnzyme) 2.5 mM каждого, 10-кратный ASBuffer (SibEnzyme), 50 mM MgCl₂ (Fermentas), 2.5 пМ каждого праймера, 5U

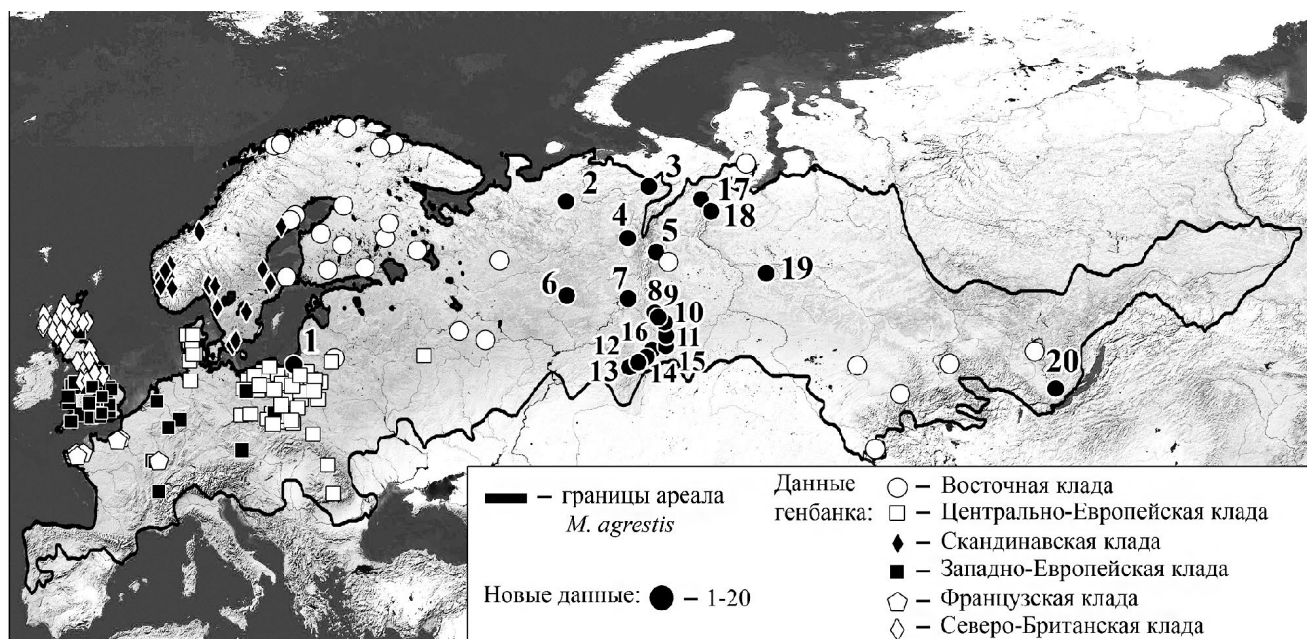


Рис. 1. Ареал *M. agrestis* [3], точки сбора нового материала и географическая локализация данных базы GenBank, анализируемых в работе.

Taq DNA Polymerase (SibEnzyme), 50–100 нг матрицы ДНК по температурному протоколу (94°C – 3 мин, [94°C – 20 с, 58°C – 15 с, 72°C – 1 мин 20 с] – 35 циклов; 72°C – 10 мин) на амплификаторах MyCycler (BioRad) и T100 (BioRad). ПЦР-продукт очищали с помощью QIAquick® Gel Extraction Kit (Qiagen, Германия). Секвенирование проводили с набором реактивов BrilliantDye® Terminator Cycle Sequencing Kit V3.1 (NimaGen, Нидерланды) в двух направлениях с праймерами, использованными при ПЦР, на генетическом анализаторе “Нанофор-05” (Синтол, Россия) в центре коллективного пользования ИЭРиЖ УрО РАН.

Анализ хроматограмм выполнен в программе BioEdit v. 7.2.0 (4.30.2013) [35], выравнивание последовательностей и расчет генетических дистанций – в программе MEGA v6 [36]. Филогенетические реконструкции методом Байесова анализа (Bayesian Inference – BI) проводили в программе MrBayes v3.2.2 [37]. При построении филогенетического дерева использовали комплексный подход с выбором оптимальной модели эволюции нуклеотидных последовательностей отдельно для каждой из трех позиций в кодоне в программе MrModeltest 2.3 [38]. Для всех позиций оптимальной была модель GTR+I. Для построения медианной сети (алгоритм median-joining [39]) использовали Popart v1.7 [40]. Расчет индексов генетического разнообразия и тесты на селективную нейтральность выполнены в программах Arlequin v3.1 [41] и DnaSP v5.10 [42].

При обсуждении результатов использовали данные по биологии и распространению пашенной полевки в современных экосистемах Уральского региона [43, 44], учитывали упоминания *M. agrestis* в ископаемой летописи Урала [22–29]. Границы Северного, Среднего и Южного сегментов Урала определены по физико-географическим критериям [45].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Для 54 полных последовательностей *cytb* (1140 пн), полученных в ходе работы, число полиморфных сайтов составило 83 (42 сайта информативны для парсимонического анализа), число транзиций – 78, трансверсий – 8. Содержание цитозина и гуанина в последовательности 0.43. Всего описано 37 гаплотипов (табл. 1). Все – новые для вида. С учетом последовательностей, представленных в базе данных GenBank, общее число гаплотипов *cytb*, анализируемых в работе, составило 348 (число полиморфных сайтов – 273, из которых 196 информативны для парсимонического анализа).

На филогенетическом дереве *M. agrestis* выделяются шесть групп гаплотипов I–VI (рис. 2), соответствующих описанным ранее Восточной (I), Центрально-Европейской (II), Скандинавской (III), Западно-Европейской (IV), Французской (V) и Северо-Британской (VI) кладам [7, 9, 10].

Среди секвенированных нами последовательностей один из гаплотипов Magr36, обнаруженный у

Таблица 1. Географическое положение точек сбора нового материала, число анализируемых особей и гаплотипы *cytb* (1140 пн) *M. agrestis*

Точки сбора материала		<i>N</i>	Гаплотип (№ access.)
Восточно-Европейская равнина	1. п. Отрадное, Калининградская обл. (54.93° с.ш. 20.09° в.д.)	1	Magr36 (OR882682)
	2. Средний Тиман, Коми (64.88° с.ш. 51.47° в.д.)	1	Magr29 (OR882675)
Полярный Урал	3. Окрестности г. Воркута, Коми (67.02° с.ш. 64.07° в.д.)	1	Magr11 (OR882657)
	4. Печоро-Илычский заповедник, Коми (62.06° с.ш. 58.47° в.д.)	5	Magr7 (OR882653) Magr8 (OR882654) Magr9 (OR882655)
Северный Урал	5. Окрестности г. Ивдель, Свердловская обл. (60.39° с.ш. 60.31° в.д.)	2	Magr6 (OR882652)
	6. п. Черная Холуница, Кировская обл. (58.50° с.ш. 55.41° в.д.)	7	Magr10 (OR882656) Magr11 (OR882657) Magr24 (OR882670)
Средний Урал	7. Лысьвенский р-н, Пермский край (57.93° с.ш., 58.09° в.д.)	1	Magr27 (OR882673)
	8. Висимский биосферный заповедник (57.22° с.ш. 59.47° в.д.)	8	Magr4 (OR882650) Magr5 (OR882651) Magr25 (OR882671) Magr26 (OR882672) Magr28 (OR882674)
	9. Окрестности г. Ревда, Свердловская обл. (56.52° с.ш. 59.50° в.д.)	1	Magr20 (OR882669)
	10. г. Екатеринбург (56.48° с.ш. 60.32° в.д.)	2	Magr15 (OR882661) Magr16 (OR882662)
	11. с. Черданцево, Сысертский р-н, Свердловская обл. (56.60° с.ш. 60.95° в.д.)	1	Magr37 (OR882683)
Южный Урал	12. гора Иремель, Белорецкий р-н, Башкирия (54.31° с.ш. 58.51° в.д.)	3	Magr21 (OR882665) Magr22 (OR882666) Magr23 (OR882667)
	13. Южно-Уральский государственный природный заповедник (55.06° с.ш. 58.28° в.д.)	4	Magr30 (OR882676) Magr31 (OR882677) Magr32 (OR882678) Magr33 (OR882679)
	14. Ильменский государственный заповедник (55.10° с.ш. 60.17° в.д.)	4	Magr17 (OR882663) Magr18 (OR882664)
	15. Окрестности п. Метлино, Челябинская обл. (55.45° с.ш. 60.54° в.д.)	5	Magr1 (OR882647) Magr3 (OR882649) Magr12 (OR882658)
	16. Окрестности г. Карабаш, Челябинская обл. (55.28° с.ш. 60.13° в.д.)	1	Magr2 (OR882648)
Западная Сибирь	17. с. Питляр, Шурышкарский р-н, ЯНАО (65.80° с.ш. 65.87° в.д.)	1	Magr14 (OR882660)
	18. д. Хашгорт, Шурышкарский р-н, ЯНАО (65.39° с.ш. 65.63° в.д.)	1	Magr13 (OR882659)
	19. Окрестности г. Пыть-Ях, Нефтеюганский р-н, ХМАО (60.43° с.ш. 72.45° в.д.)	2	Magr19 (OR882668)
	20. Окрестности г. Иркутск (52.26° с.ш. 104.42° в.д.)	3	Magr34 (OR882680) Magr35 (OR882681)

Примечание. Номера локалитетов соответствуют представленным на рис. 1; *N* – число особей; № access – номер гаплотипа в базе GenBank

особи из самой западной из исследуемых в работе популяций (Калининградская обл.), принадлежит Центрально-Европейской кладе (рис. 2), сформированной гаплотипами из центрально- и восточноевропейской областей распространения *M. agrestis* (Германия, Дания, Польша, Чехия, Румыния, Литва, Беларусь). Остальные 36 гаплотипов с востока Восточно-Европейской равнины, Урала, Западной и Восточной Сибири принадлежат Восточной кладе, в которую также входят последовательности из северо- и восточноевропейских популяций и всей азиатской части видового ареала (Приложение). Медианная сеть также демонстрирует дифференциацию *M. agrestis* на шесть вышеописанных клад и принадлежность гаплотипа из Калининградской области к Центрально-Европейской кладе, а остальных полученных в работе гаплотипов — к Восточной кладе (рис. 3).

Полученные результаты в целом согласуются с современными представлениями о филогеографической структуре вида [7, 9, 10]. Однако включение в анализ данных из ранее неисследованных территорий области распространения Восточной клады, выявило ее внутреннюю неоднородность, не описанную в предыдущих исследованиях. Так, на филогенетическом дереве в пределах Восточной клады с разной степенью поддержки выделяются две крупные группы гаплотипов Ia и Ib (рис. 2). Группа Ia ($BI = 0.77$) представлена преимущественно гаплотипами с территории Урала (Северный, Средний и Южный Урал) и Западной Сибири, а также двумя гаплотипами из Алтая. Базальным для гаплогруппы является гаплотип Magr9 из Печоро-Илычского заповедника (Северный Урал) (рис. 3). Группу Ib ($BI = 0.91$) формируют северо-европейские гаплотипы (Норвегия, Швеция, Финляндия, Литва, Республика Карелия). Остальные гаплотипы Восточной клады из европейской и азиатской частей ареала *M. agrestis* (Финляндия, Предуралье, Средний и Южный Урал, Западная и Восточная Сибирь, Алтай, Китай) могут быть отнесены к третьей группе Ic, что демонстрирует расположение гаплотипов в пределах клады на медианной сети (рис. 3). Географическое распространение гаплотипов выделившихся гаплогрупп представлено на рис. 4.

Межгрупповые генетические дистанции, рассчитанные для гаплогрупп Ia, Ib и Ic, превосходят внутригрупповые, однако они несколько ниже, чем межгрупповые дистанции у Восточной, Центрально-Европейской, Скандинавской, Западно-Европейской, Французской и Северо-Британской клад (табл. 2).

Индексы генетического разнообразия гаплогрупп Ia, Ib, Ic в целом сходны и находятся в пределах значений, обнаруженных у шести клад *M. agrestis* (табл. 3). На фоне высоких значений гаплотипического разнообразия нуклеотидное

разнообразие относительно невысоко. Тесты на селективную нейтральность имеют статистически значимые отрицательные значения как для трех гаплогрупп, так и для большинства клад. Исключение составила Французская клада, что, по-видимому, связано с малым размером выборки ($N = 6$). Результаты указывают на прохождение *M. agrestis* в недавнем прошлом через стадию увеличения эффективного размера популяции и последующего быстрого расселения в пределах современного ареала.

На территории Урала встречаются две из трех гаплогрупп Восточной клады — Ia и Ic (рис. 4). Наиболее распространены в регионе гаплотипы группы Ia. На Среднем и Южном Урале также представлена группа Ic, значительная область распространения которой и группировка гаплотипов внутри нее (существование групп гаплотипов с поддержкой $BI > 0.65$ (рис. 2)) позволяют предполагать наличие нескольких дифференцированных подгрупп, в которые входят уральские гаплотипы: Ic1 — Magr10, Magr11, Magr20, Magr23, Magr24, Magr31, Magr33; Ic2 — Magr13—Magr15; Ic3 — Magr1, Magr2; Ic4 — Magr27, Magr37; Ic5 — недифференцированные гаплотипы. Географическая приуроченность групп гаплотипов разного ранга, обнаруженных на Урале, проиллюстрирована на рис. 5.

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные нами новые данные для пашенной полевки из центральной части Северной Евразии позволили впервые провести анализ генетического разнообразия Восточной клады, область распространения которой включает как европейские территории, так и всю азиатскую часть ареала вида. В пределах данной клады выделяются как минимум три гаплогруппы (рис. 2, 3), одна из которых распространена преимущественно на Урале и в Западной Сибири, вторая — в Северной Европе, а область распространения третьей группы включает территории Европы и Азии (рис. 4).

Согласно филогенетическим реконструкциям с включением новых данных, индексам генетического разнообразия и демографии *M. agrestis* (рис. 2, 3, табл. 3) экспансия Восточной клады и формирование ее современного генетического разнообразия — относительно недавнее событие, произошедшее, по-видимому, уже после LGM. Полученные результаты не противоречат предположению, сделанному на основе данных молекулярных часов, о том, что современная генетическая структура вида является результатом расселения после критического сокращения численности и фрагментации ареала в период климатического пессимума, для Восточной клады этот интервал рассчитан в пределах 16907–8480 лет назад [9, 10]. Экспансии *M. agrestis* в восточном направлении, на которые указывают

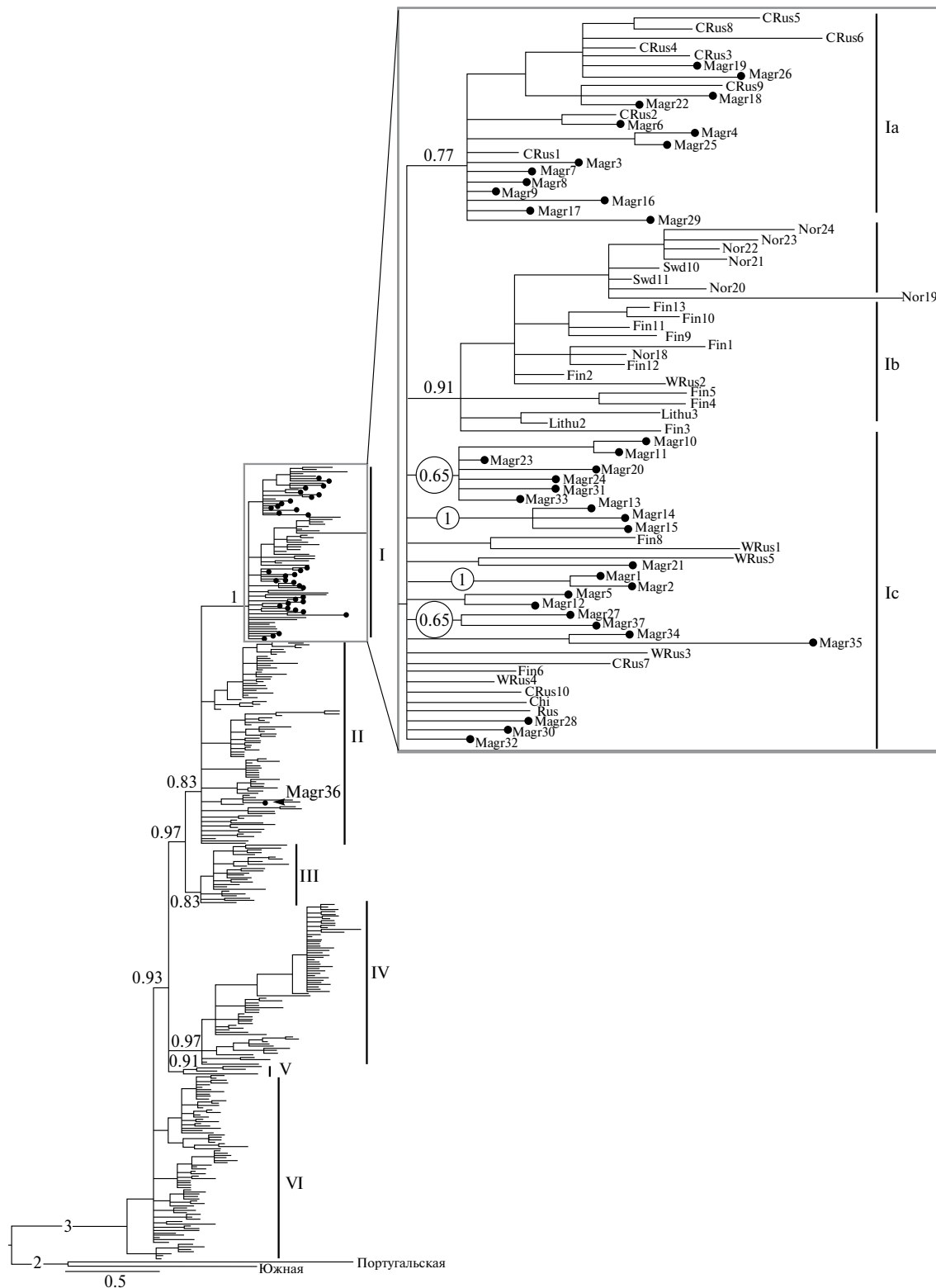


Рис. 2. Филогенетическое дерево *M. agrestis*, реконструированное методом Байесова анализа для 348 гаплотипов *cytb* (1140 пн). I–VI – клады: I – Восточная, II – Центрально-Европейская, III – Скандинавская, IV – Западно-Европейская, V – Французская, VI – Северо-Британская. Ia–Ic – группы гаплотипов Восточной клады. Черные круги – оригинальные гаплотипы (Magr1–Magr37). Цифры над ветвями – постериорные вероятности (BI > 0.70). Окружности с цифрами на ветвях гаплогруппы Ic – постериорные вероятности (BI > 0.65) для подгрупп, включающих гаплотипы с территории Урала.

Приложение. GenBank haplotypes included in Eastern clade (fig. 2): name used in the study, GenBank accession (№), geographic localization, the belonging to haplogroups identified within the clade

Haplotype	№	Geographic localization	Group
CRus1	AY167213	Russia, Yamal peninsula 68.2500 N 70.0000 E	Ia
Fin3	AY167205	Finland, Kuhmo 64.1167 N 29.5167 E	Ib
Swd10	AY167201	Sweden, Gala 63.3667 N 18.4500 E	Ib
Swd11	AY167200	Sweden, Ume 63.7667 N 20.2833 E	Ib
Fin2	AY167199	Finland, Lapua 62.9833 N 22.9833 E	Ib
Fin1	AY167198	Finland, Tornio 65.8500 N 24.1667 E	Ib
Fin5	AY167196	Finland, Loppi 60.7167 N 24.4333 E	Ib
Fin4	AY167195		Ib
CRus2	AY167180	Russia, Kavka River, Serov 59.8333 N 60.3667 E	Ia
Lithu3	AY167178	Lithuania, Vilnius 54.6667 N 25.3167 E	Ib
Lithu2	AY167177		Ib
CRus6	AY167175	Russia, Novosibirsk 55.0000 N 82.9167 E	Ia
WRus3	AY167174	Russia, Penza region 53.6667 N 42.2500 E	Ic
Fin8	AY167173	Finland, Eland Mellanon, 60.2500 N 19.5000 E	Ic
CRus7	AY167171	Russia, Bratsk 56.2833 N 101.7000 E	Ic
Fin6	AY167169	Finland, Luumäki 60.9167 N 27.6333 E	Ic
WRus4	AY167166	Russia, Velsk, Archangel region 61.0500 N 42.1000E	Ic
WRus5	AY167165	Russia, Chernogolovka, Moscow region 56.000 N 38.3667 E	Ic
CRus5	AY167157	Russia, Novosibirsk 55.0000 N 82.9167 E	Ia
CRus4	AY167156		Ia
WRus2	AY167154	Russia, Pertozero, Karelia 62.0833 N 34. 0000 E	Ib
WRus1	AY167153		Ic
CRus3	AY167149	Russia, Novosibirsk 55.0000 N 82.9167 E	Ia
CRus10	KF218952	Russia, Altai, Artybash 51.7978 N 87.2262 E	Ic
CRus9	KF218951		Ia
CRus8	KF218950		Ia
Nor24	KF218873	Norway: Finnmark, Sor-Varanger, Svanvik 69.4565 N 30.0431 E	Ib
Nor23	KF218872	Norway: Finnmark, Kvalsund, Sennalandet 70.2800 N 24.0800 E	Ib
Nor22	KF218871	Norway: Finnmark, Sor-Varanger, Korpffjellet 69.5667 N 30.8500 E	Ib
Nor21	KF218870	Norway: Finnmark, Kvalsund, Sennalandet 70.2800 N 24.0800 E	Ib
Nor20	KF218869	Norway Troms, Balsfjord, Malangen 69.3522 N 18.8475 E	Ib
Nor19	KF218868	Norway Finnmark, Kvalsund, Sennalandet 70.2800 N 24.0800 E	Ib
Nor18	KF218867	Norway Finnmark, Kvalsund, Sennalandet 70.2800 N 24.0800 E	Ib
Chi	KP190261	China Habahe, Xinjiang	Ic
Fin13	JX284252	Finland Jyväskylä	Ib
Fin12	JX284251	Finland	Ib
Fin11	JX284250	Finland Koli	Ib
Fin9	JX284249	Finland Koli	Ib
Fin10	JX284248	Finland Jyväskylä	Ib
Rus	MF099552	Russia Krasnoyarsky Kray 54.8508 N 93.6757 E	Ic

The GenBank haplotypes having in the accession number the AY abbreviation [30]; KF [10]; KP [31]; JX [6]; MF [32].

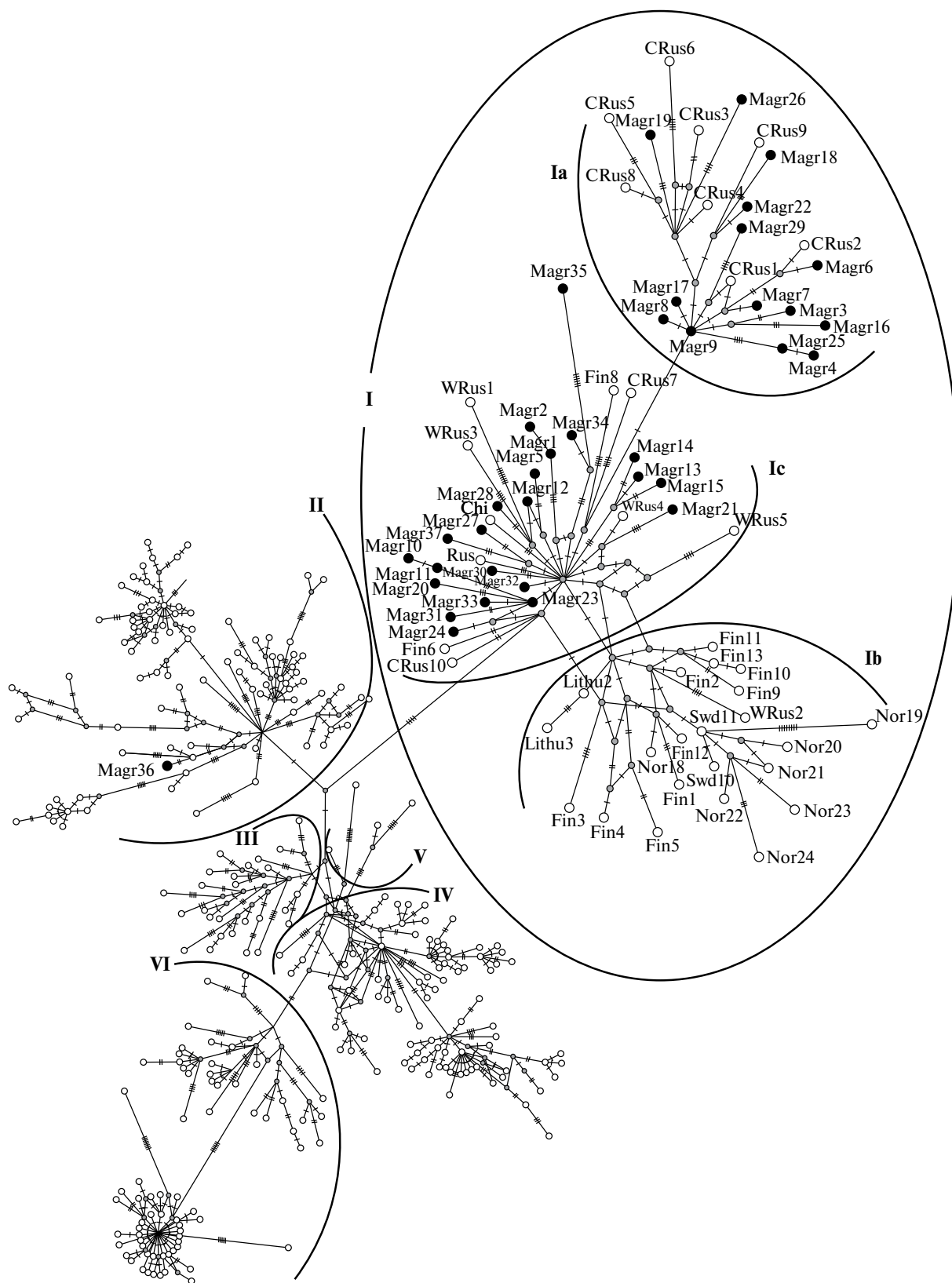


Рис. 3. Медианная сеть 348 гаплотипов *cytb* (1140 пн) *M. agrestis*. I–VI клады: I – Восточная, II – Центрально-Европейская, III – Скандинавская, IV – Западно-Европейская, V – Французская, VI – Северо-Британская. Ia–Ic – гаплогруппы Восточной клады. Черные круги – оригинальные гаплотипы (Magr1–Magr37).

Таблица 2. Средние внутригрупповые и межгрупповые генетические дистанции для шести клад *M. agrestis* и гаплогрупп Восточной клады

Клады	I	II	III	IV	V	VI	Группы	Ia	Ib	Ic
I	7.92/1.10	13.93	13.59	19.86	14.90	14.50				
II	2.19	8.84/1.20	11.03	16.89	12.50	11.52				
III	2.29	1.77	6.76/1.05	15.41	10.74	9.99				
IV	3.29	2.86	2.80	6.66/1.19	14.81	13.80	Ia	6.21/1.20	9.49	8.55
V	2.78	2.37	2.11	2.92	6.59/1.65	9.33	Ib	2.00	5.99/1.13	8.25
VI	2.55	2.07	1.86	2.60	1.88	6.12/0.94	Ic	1.43	1.49	6.82/1.00

Примечание. I – Восточная клада, II – Центрально-Европейская клада, III – Скандинавская клада, IV – Западно-Европейская клада, V – Французская клада, VI – Северо-Британская клада, Ia–Ic – гаплогруппы Восточной клады. Над диагональю – средние межгрупповые дистанции ($\times 10^{-3}$), под диагональю – S.E. ($\times 10^{-3}$), на диагонали – средние внутригрупповые дистанции / S.E. ($\times 10^{-3}$)).

палеонтологические находки на Урале и в Западной Сибири [20–22], могли закончиться полным или частичным вымиранием и замещением одних генетических линий на другие.

В связи с этим более подробно остановимся на особенностях современного генетического разнообразия вида в Уральском регионе, где палеонтологические находки на Южном, Среднем и Северном Урале [23–29] показывают непрерывное существование *M. agrestis* на протяжении позднего плейстоцена и голоцена.

Гаплотипы группы Ia обнаружены на Северном Урале на восточном склоне (окрестности городов Ивдель и Серов) и в западных предгорьях (Печоро-Илычский заповедник); на Среднем Урале – в Висимском заповеднике и в окрестностях г. Екатеринбург; на Южном Урале – в Ильменском заповеднике, на горе Иремель и в окрестностях пос. Метлино. Эти локалитеты относятся к зонам северной, средней, южной тайги, предлесостепных лесов и горно-лесостепному участку Южного Урала. Расположение группы Ia на территории Евразии и особенности пространственного распределения гаплотипов на Урале (рис. 4) позволяют охарактеризовать область ее распространения как субаркто-бореальную. Поскольку гаплотипы с разных склонов Урала близки, можно предполагать, что формирование Ia связано с развитием современного таежного биотома. Базальное положение для группы имеет гаплотип из Печоро-Илычского заповедника, расположенного на границе средней и северной тайги.

В пределах группы Ic гаплотипы, относящиеся к подгруппе Ic1, встречались на Южном Урале (Южно-Уральский заповедник и гора Иремель), Среднем Урале (окрестности г. Ревда), в Кировской области (пос. Черная Холуница), в Полярном Предуралье (окрестности г. Воркута). Примечательно, что в окрестностях г. Воркута и в пос. Черная Холуница обнаружен один и тот же гаплотип Magr11, хотя локалитеты удалены более чем на 1000 км. Базальным для подгруппы Ic1 является

гаплотип Magr23 (рис. 3), обнаруженный на Южном Урале на горе Иремель. Подгруппа Ic2 объединяет гаплотипы с восточного склона Среднего Урала и с севера Западной Сибири; подгруппы Ic3 и Ic4 – гаплотипы Среднего и Южного Урала, обнаруженные на западном и восточном склонах.

Таким образом, наибольшее генетическое разнообразие *M. agrestis* прослеживается на Южном и Среднем Урале (рис. 5). По всей видимости, это связано с большим разнообразием доступных ландшафтов при контакте нескольких природных зон: на Среднем Урале прослеживается широтная зональность, на Южном – высотная поясность. Разнообразие ландшафтов и история их развития могли способствовать формированию более сложных путей расселения вида на Среднем и Южном Урале, по сравнению с Северным, и как следствие – более выраженной генетической дифференциации.

В то же время уровень дивергенции гаплотипов, встречающихся у *M. agrestis* на Урале, невысок. Степень дифференциации выделенных подгрупп несколько ниже, чем у других представителей подсемейства полеvoчьи, обитающих на Северном, Среднем и Южном Урале, например *Clethrionomys glareolus* и *Cl. rutilus* [46, 47], а также *Microtus arvalis* кариоформы *obscurus* [19]. Это может объясняться недавней экспансией и недостаточно долгим для накопления генетических различий разобщением популяций пашенной полевки. Кроме того, высокая биотопическая мобильность вида [43] могла способствовать сохранению потока генов даже в условиях фрагментации местообитаний, в результате чего географические границы между подгруппами стираются, но продолжается накопление различий между ними.

Генетическая дифференциация *M. agrestis* в пределах Восточной клады, по-видимому, произошла в ходе расселения по территории ее современной области распространения, о чем свидетельствует сравнительный анализ межгрупповых дистанций, показавший более низкие значения

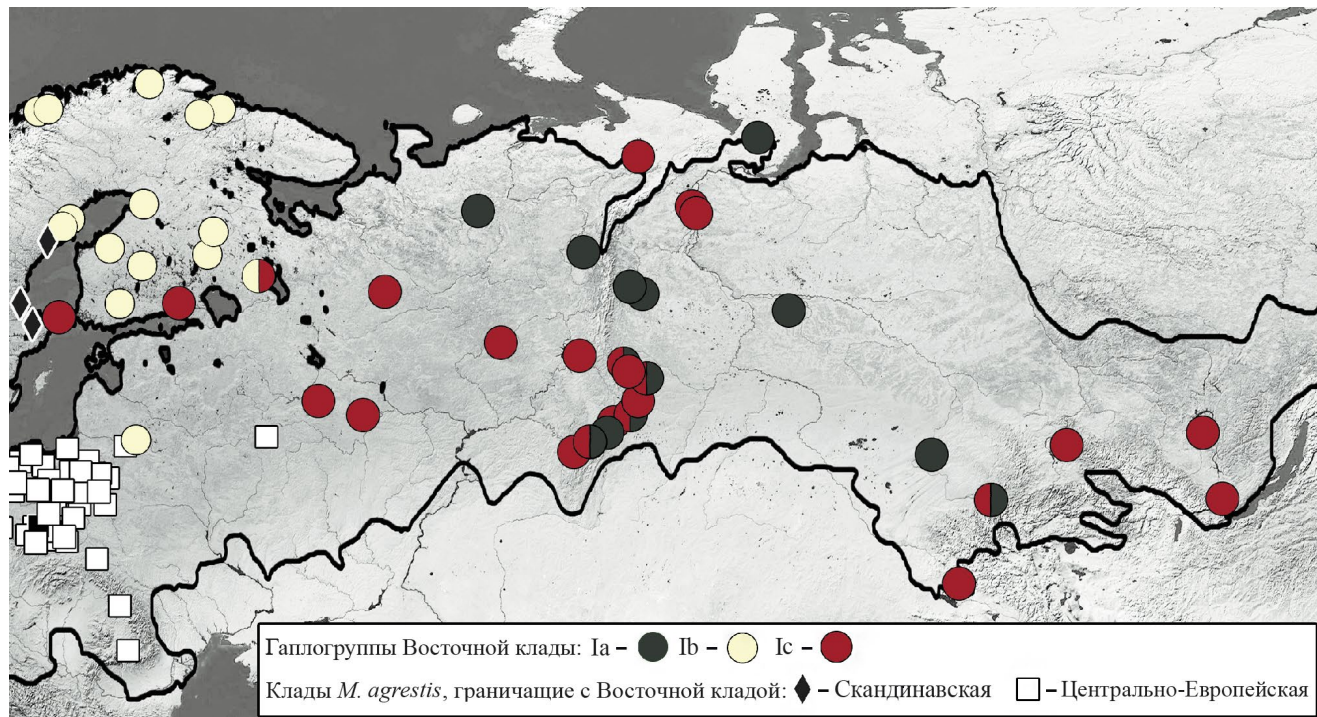


Рис. 4. Географическое положение гаплогрупп Восточной кланды *M. agrestis*.

между гаплогруппами Восточной кланды, чем между кландами (табл. 2). Наличие внутривидовой генетической дифференциации у мелких млекопитающих обычно связывают с климатическими изменениями позднего плейстоцена и голоцена.

Если согласиться с реконструированным по молекулярным часам временем дивергенции Восточной кланды [9–10], то для территории Северной Евразии после позднего дриаса периоды похолодания, характеризовавшиеся сменой растительного

Таблица 3. Индексы генетического разнообразия и результаты тестов на селективную нейтральность для шести кланд *M. agrestis* и трех гаплогрупп Восточной кланды

Кланда, гаплогруппа	<i>N</i>	<i>N_h</i>	<i>h</i> ± <i>SD</i>	π ± <i>SD</i>	<i>k</i>	<i>D</i>	<i>F_s</i>
Кланды							
I	96	76	0.993 ± 0.003	0.008 ± 0.004	8.96	–2.14**	–24.61****
II	127	90	0.994 ± 0.002	0.009 ± 0.004	9.70	–1.79*	–24.42****
III	32	26	0.986 ± 0.012	0.007 ± 0.005	7.66	–1.80*	–14.51****
IV	112	71	0.932 ± 0.021	0.007 ± 0.003	8.04	–2.09**	–24.70****
V	6	4	0.800 ± 0.172	0.007 ± 0.004	7.47	–0.33	1.97
VI	133	81	0.979 ± 0.006	0.006 ± 0.003	6.93	–2.04**	–24.84****
Гаплогруппы							
Ia	31	22	0.976 ± 0.014	0.006 ± 0.003	7.03	–1.58*	–8.95***
Ib	22	22	1.000 ± 0.014	0.006 ± 0.003	6.79	–1.77*	–18.86****
Ic	43	32	0.979 ± 0.012	0.007 ± 0.004	7.72	–2.04*	–18.41****

Примечание. I–VI – кланды: Восточная, Центрально-Европейская, Скандинавская, Западно-Европейская, Французская, Северо-Британская соответственно; Ia–Ic – гаплогруппы Восточной кланды; *N* – число особей; *N_h* – число гаплотипов; *h* – гаплотипическое разнообразие; π – нуклеотидное разнообразие; *k* – среднее число парных различий между гаплотипами; *SD* – стандартное отклонение. *D* – тест Таджимы на селективную нейтральность; *F_s* – тест Фу на селективную нейтральность. **P* < 0.05; ***P* < 0.01; ****P* < 0.001; *****P* < 0.0001

покрова, документированы около 8 и 4 тыс. лет назад (cold event 8.2 k, 4.2 k [48, 49]). Изменение границ таежного биома могло приводить к трансформации местообитаний *M. agrestis*, по крайней мере, на отдельных территориях значительной области распространения Восточной клады. В то же время физико-географические особенности некоторых регионов могли способствовать выживанию изолированных популяций. В центральной части Северной Евразии такими регионами могли быть Северный, Средний и Южный сегменты Урала. Последующая экспансия в результате наступления благоприятных климатических условий привела к исчезновению возникших ранее изолятов и восстановлению непрерывной области распространения, а предшествовавшая фрагментация ареала отразилась на современной генетической структуре Восточной клады.

В то же время отсутствие перерывов в позднелейстоценовой и голоценовой ископаемой летописи *M. agrestis* на Урале подтверждено методами относительного датирования и радиоуглеродными датировками. Известно, как минимум, четыре находки на Среднем и Северном Урале в позднем дриасе [23, 26, 28] и подтверждено присутствие вида в фаунах Урала в течение последнего ледникового максимума [25]. Возможно, на особенности пространственного распределения *M. agrestis* в регионе влияли не только изменения климата, но и динамика региональных условий, например градиенты влажности. Для Южного, Среднего и Северного Урала показано изменение влажности местообитаний полеvoчьиx, прослеживаемое по составу их экологических групп от позднего плейстоцена до современности [50]. Пашенная полевка отнесена к группе видов мезофитных местообитаний, упадок которых в неблагоприятные периоды наблюдался в различных сегментах Урала неодновременно. Так, на Южном Урале фиксируется резкое снижение встречаемости видов мезофитных местообитаний 17–16 тыс. лет назад, что соответствует раннему дриасу – холодному и сухому климатическому интервалу. Однако на Среднем Урале в это время пашенная полевка присутствует в ископаемых фаунах возрастом 16400 ± 165 лет назад [28]. Можно предполагать, что трансформация местообитаний могла приводить не к полному исчезновению вида в регионе, а к его перераспределению в пространстве и постепенному замещению одних генетических групп другими.

В настоящее время в европейской и в азиатской частях ареала пашенной полевки остаются неисследованными территории, которые потенциально важны для верификации выдвигаемых нами гипотез. Так, включение в анализ данных из популяций, обитающих вблизи границ области распространения вида и на территориях, подвергавшихся наименьшим трансформациям ландшафта

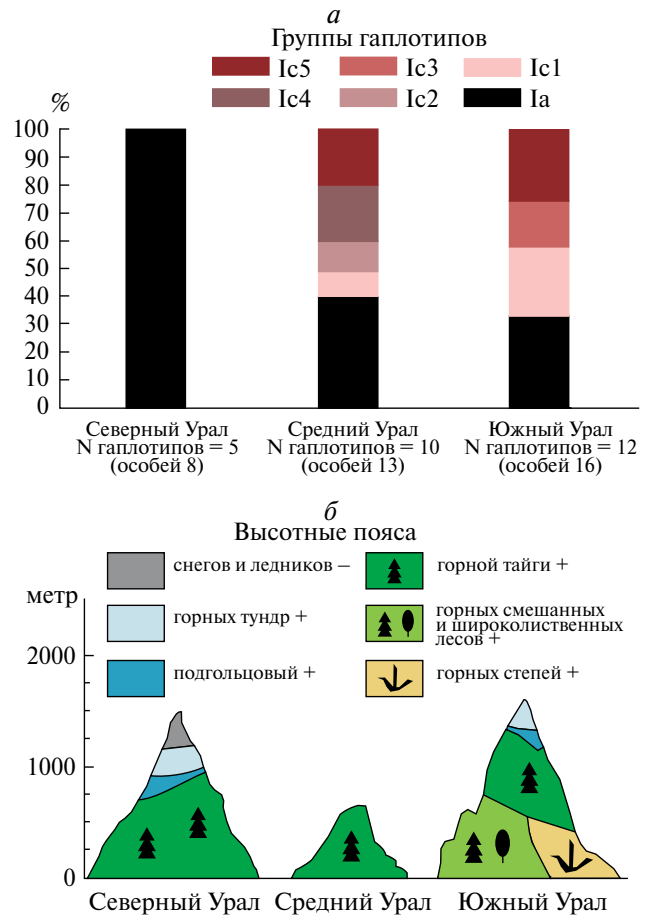


Рис. 5. Группы гаплотипов, обнаруженные у *M. agrestis* в трех локалитетах Северного, пяти локалитетах Среднего и пяти локалитетах Южного Урала (а) и разнообразие ландшафтов (б), в которых рассматриваемый вид встречается (+) или не встречается (–) на Северном, Среднем и Южном Урале (на примере западного склона).

во время глобальных климатических изменений, может позволить с большей вероятностью оценить степень внутривидовой генетической дифференциации *M. agrestis* и вклада предыдущих волн экспансии в современное генетическое разнообразие вида. Перспективным для дальнейших исследований в этом направлении может стать анализ ядерной ДНК, который по сравнению с митохондриальными маркерами позволяет выявить более древние дивергенции, а также анализ палео-ДНК для определения генетической преемственности ископаемых и современных популяций в пределах области распространения вида.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование направлено на анализ генетического разнообразия самой широко распространенной и наименее изученной из

митохондриальных линий (Восточная клад) пашенной полевки, занимающей значительную территорию Палеарктики от Восточной и Северной Европы до оз. Байкал. Полученные результаты с включением данных из локалитетов Восточно-Европейской равнины, Урала, Западной и Восточной Сибири указывают на генетическую неоднородность линии, обусловленную, наиболее вероятно, недавними событиями в эволюционной истории вида, происходившими на территории центральной части Северной Евразии в течение позднего плейстоцена.

Современное внутривидовое генетическое разнообразие пашенной полевки в Уральском регионе формируется за счет гаплотипов одной клады — Восточной. По результатам филогенетической реконструкции эта клад является самой молодой. Наибольшее разнообразие гаплогрупп прослеживается на Южном и Среднем Урале, что, по-видимому, связано с большим, по сравнению с Северным Уралом, разнообразием доступных ландшафтов, формирующимся при контакте нескольких природных зон.

Сопоставление результатов анализа генетического разнообразия пашенной полевки на территории Урала с возрастом палеонтологических находок, свидетельствующим о непрерывной истории вида в регионе, по крайней мере с позднего плейстоцена, позволяет предположить, что трансформация местообитаний в результате климатических изменений позднего плейстоцена и голоцена могла приводить не к полному вымиранию вида на этих территориях, а к перераспределению его популяций в пространстве, в результате чего происходило постепенное замещение одних генетических групп другими.

Авторы выражают благодарность заведующему музеем ИЭРиЖ УрО РАН Н.Г. Ерохину за предоставленный материал; сотрудникам ИЭРиЖ УрО РАН: д.б.н. Л.Е. Лукьяновой, д.б.н., Е.В. Зиновьеву, к.б.н. С.В. Зыкову, С.В. Булычевой, А.Т. Галимову за помощь в отловах грызунов.

Работа выполнена при финансовой поддержке РНФ (проект № 22-14-00332.)

Исследование одобрено Этическим комитетом Института экологии растений и животных УрО РАН 12 мая 2023 г., протокол №14.

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Млекопитающие России: систематико-географический справочник. М.: Т-во научн. изданий КМК, 2012. 604 с.
2. Shenbrot G.I., Krasnov B.R. An Atlas of the Geographic Distribution of the Arvicoline Rodents of the World (Rodentia, Muridae: Arvicolinae). Sofia & Moscow: Pensoft Publ., 2005. 336 p.
3. Kryštufek B., Vohralík V., Zima J., Zagorodnyuk I. *Microtus agrestis* (errata version published in 2017) // The IUCN Red List of Threatened Species. 2016. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T13426A22349665.en>
4. Borodin A., Markova E., Zinovyev E. et al. Quaternary rodent and insect faunas of the Urals and Western Siberia: connection between Europe and Asia // Quat. Inter. 2013. V. 284. P. 132–150. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2011.07.050>
5. Jaarola M., Searle J.B. A highly divergent mitochondrial DNA lineage of *Microtus agrestis* in southern Europe // Heredity. 2004. V. 92. P. 228–234.
6. Paupério J., Herman J.S., Melo-Ferreira J. et al. Cryptic speciation in the field vole: A multilocus approach confirms three highly divergent lineages in Eurasia // Mol. Ecol. 2012. V. 21. P. 6015–6032. <https://doi.org/10.1111/mec.12024>
7. Herman J.S., Stojak J., Paupério J. et al. Genetic variation in field voles (*Microtus agrestis*) from the British Isles: selective sweeps or population bottlenecks? // Biol. J. Linn. Soc. 2019. V. 126. № 4. P. 852–865. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/bly213>
8. Kryštufek B., Shenbrot G.I. Voles and Lemmings (Arvicolinae) of the Palaearctic Region. Univ. Maribor: Univ. Press, 2022. 437 p.
9. Herman J.S., Searle J.B. Post-glacial partitioning of mitochondrial genetic variation in the field vole // Proc. R. Soc. B. 2011. V. 278. P. 3601–3607. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.0321>
10. Herman J.S., McDevitt A.D., Kawałko A. et al. Land-bridge calibration of molecular clocks and the Post-Glacial colonization of Scandinavia by the eurasian field vole *Microtus agrestis* // PLoS One. 2014. V. 9. № 8. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0103949>
11. Searle J.B., Kotlík P., Rambau R.V. et al. The Celtic fringe of Britain: Insights from small mammal phylogeography // Proc. R. Soc. B. 2009. V. 276. P. 4287–4294. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1422>
12. Beysard M., Perrin N., Jaarola M. et al. Asymmetric and differential gene introgression at a contact zone between two highly divergent lineages of field voles (*Microtus agrestis*) // J. Evol. Biol. 2012. V. 25. P. 400–408. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2011.02432.x>
13. Stojak J., Borowik T., Górny M. et al. Climatic influences on the genetic structure and distribution of the common vole and field vole in

- Europe // Mammal. Res. 2018. V. 64. P. 19–29. <https://doi.org/10.1007/s13364-018-0395-8>
14. *Stojak J., Tarnowska E.* Polish suture zone as the goblet of truth in post-glacial history of mammals in Europe // Mammal. Res. 2019. V. 64. P. 463–475. <https://doi.org/10.1007/s13364-019-00433-6>
 15. *Равкин Ю.С., Богомолова И.Н., Шубилин С.М. и др.* Пространственно-типологическая неоднородность населения мелких млекопитающих Западной Сибири (равнинная и горная территория) // Сиб. экол. журн. 2009. № 3. С. 475–487.
 16. *Zinovyev E.V., Gilev A.V., Khantemirov R.M.* Changes in the entomofauna of the southern Yamal Peninsula in connection with shifts of the northern timberline in the Holocene // Entomological Revi. 2001. V. 81. № 9. P. 1146–1152.
 17. *Haynes S., Jaarola M., Searle J.B.* Phylogeography of the common vole (*Microtus arvalis*) with particular emphasis on the colonization of the Orkney archipelago // Mol. Ecol. 2003. V. 12. P. 951–956. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.2003.01795.x>
 18. *Brunhoff C., Galbreath K.E., Fedorov V.B. et al.* Hol-arctic phylogeography of the root vole (*Microtus oeconomus*): Implications for late Quaternary biogeography of high latitudes // Mol. Ecol. 2003. V. 12. P. 957–968. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.2003.01796.x>
 19. *Сибиряков П.А., Товпинец Н.Н., Дунал Т.А. и др.* Филогеография обыкновенной полевки *Microtus arvalis* (Rodentia, Arvicolinae) формы obscurus: новые данные по изменчивости митохондриальной ДНК // Генетика. 2018. Т. 54. № 10. С. 1162–1176. <https://doi.org/10.1134/S0016675818100132>
 20. *Markova A.K., Puzachenko A.Yu., Glushankova N.I.* The Likhvin (=Holsteinian, =Hoxnian) small mammal faunas of Europe (MIS 11) with reference to the easternmost Likhvin small mammal locality Rybnaya Sloboda (Volga basin, Russia) // Quat. Int. 2022. V. 674–675. P.18–30. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2022.12.002>
 21. *Смирнов Н.Г., Большаков В.Н., Бородин А.В.* Плейстоценовые грызуны севера Западной Сибири. М.: Наука, 1986. 146 с.
 22. *Бородин А.В.* Полевки (Arvicolinae, Rodentia) Урала и Западной Сибири (эоплейстоцен–голоцен): Дис. ... док. биол. наук. Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН, 2012. 585 с.
 23. *Смирнов Н.Г.* Разнообразие мелких млекопитающих Северного Урала в позднем плейстоцене и голоцене // Материалы и исследования по истории современной фауны Урала. Екатеринбург: Екатеринбург, 1996. С. 39–83.
 24. *Kuzmina E.A., Smirnov N.G., Ulitko A.I.* New data on Late Pleistocene–Holocene small mammal communities from the Ural–Sakmara interfluvium, Southern Urals // Quat. Int. 2016. V. 420. P. 56–64. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2016.02.007>
 25. *Смирнов Н.Г., Большаков В.Н., Косинцев П.А. и др.* Историческая экология животных гор Южного Урала. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. 224 с.
 26. *Смирнов Н.Г., Кузьмина Е.А., Коурова Т.П.* Новые данные о грызунах Северного Урала в позднеледниковье // Биота Приуральской Субарктики в позднем плейстоцене и голоцене. Екатеринбург: 1999, С. 68–77.
 27. *Смирнов Н.Г.* Мелкие млекопитающие Среднего Урала в позднем плейстоцене и голоцене. Екатеринбург: Наука, Уральское отд., 1993. 62 с.
 28. *Изварин Е.П.* Формирование фауны мелких растительноядных млекопитающих западного склона Среднего Урала в позднем плейстоцене и голоцене: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН, 2017. 20 с.
 29. *Фадеева Т.В., Смирнов Н.Г.* Мелкие млекопитающие Пермского Предуралья в позднем плейстоцене и голоцене. Екатеринбург: Голицынский, 2008. 172 с.
 30. *Jaarola M., Searle J.B.* Phylogeography of field voles (*Microtus agrestis*) in Eurasia inferred from mitochondrial DNA sequences // Mol. Ecol. 2002. V. 11. P. 2613–2621. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.2002.01639.x>
 31. *Liu Sh., Jin W., Liu Y. et al.* Taxonomic position of Chinese voles of the tribe Arvicolini and the description of 2 new species from Xizang, China // J. Mammal. 2017. V. 98. № 1. P. 166–182. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyw170>
 32. *Lisovsky A.A., Petrova T.V., Yatsentyuk S.P. et al.* Multilocus phylogeny and taxonomy of East Asian voles *Alexandromys* (Rodentia, Arvicolinae) // Zool. Scr. 2018. V. 47. № 1. P. 9–20. <https://doi.org/10.1111/zsc.12261>
 33. *Aljanabi S.M., Martinez I.* Universal and rapid salt-extraction of high quality genomic DNA for PCR-based techniques // Nucl. Acids Res. 1997. V. 25. P. 4692–4693. <https://doi.org/10.1093/nar/25.22.4692>
 34. *Tougaard C., Brunet–Lecomte P., Fabre M., Montuire S.* Evolutionary history of two allopatric *Terricola* species (Arvicolinae, Rodentia) from molecular, morphological, and palaeontological data // Biol. J. Linn. Soc. 2008. V. 93. P. 309–323. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2007.00926.x>
 35. *Hall T.A.* Bio-Edit: A user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // Nucl. Acids Symp. Series. 1999. V. 41. P. 95–98.
 36. *Tamura K., Peterson D., Peterson N. 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>
 37. *Ronquist F., Teslenko M., Van Der Mark P. et al.* MrBayes 3.2: Efficient Bayesian phylogenetic

- inference and model choice across a large model space // *Systematic Biol.* 2012. V. 61. P. 539–542.
<https://doi.org/10.1093/sysbio/sys029>
38. Nylander J.A.A. MrModeltest v2. Program distributed by the author. 2004. Evolutionary Biology Centre, Uppsala Univ.
 39. Bandelt H.-J., Forster P., Röhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // *Mol. Biol. Evol.* 1999. V. 16. P. 37–48.
 40. Leigh J.W., Bryant D. POPART: Full-feature software for haplotype network construction // *Methods Ecol. Evol.* 2015. V. 6. P. 1110–1116.
<https://doi.org/10.1111/2041-210X.12410>
 41. Excoffier L., Laval G., Schneider S. Arlequin (version 3.0): An integrated software package for population genetics data analysis // *Evol. Bioinformatics Online*. 2005. V. 1. P. 47–50.
<https://doi.org/10.1177/117693430500100003>
 42. Librado P., Rozas J. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data // *Bioinformatics*. 2009. V. 25. P. 1451–1452.
<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp187>
 43. Бердюгин К.И., Большаков В.Н., Балахонов В.С. и др. Млекопитающие Полярного Урала. Екатеринбург: изд-во Уральского ун-та, 2007. 384 с.
 44. Бобрецов А.В. Популяционная экология мелких млекопитающих равнинных и горных ландшафтов северо-востока Европейской части России. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2016. 381 с.
 45. Кривцов В.А., Водорезов А.В. Физическая география и ландшафты России. Электронное учебное пособие. Рязань: Изд-во РГУ им. С.А. Есенина, 2016. 408 с.
 46. Абрамсон Н.И., Родченкова Е.Н., Костызов А.Ю. Генетическая изменчивость и филогеография рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*, Arvicolinae, Rodentia) на территории России с анализом зоны интрогрессии мтДНК близкородственного вида красной полевки (*Cl. rutilus*) // *Генетика*. 2009. Т. 45. № 5. С. 610–623.
<https://doi.org/10.1134/S1022795409050044>
 47. Melnikova (Rodchenkova) E.N., Kshnyasev I.A., Bodrov S.Yu. et al. Sympatric area of *Myodes glareolus* and *M. rutilus* (Rodentia, Cricetidae): historic and recent hybridization // *Proc. Zool. Institute RAS*. 2012. V. 316. № 4. P. 307–323.
 48. Kobashi T., Severinghaus J.P., Brook E.J. et al. Precise timing and characterization of abrupt climate change 8200 years ago from air trapped in polar ice // *Quat. Sci. Rev.* 2007. V. 26. № 9–10. P. 1212–1222.
<https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2007.01.009>
 49. Li C., Li Y.-X., Zheng Y. et al. A high-resolution pollen record from East China reveals large climate variability near the Northgrippian-Meghalayan boundary (around 4200 years ago) exerted societal influence // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2018. V. 512. С. 156–165.
<https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2018.07.031>
 50. Markova E.A., Strukova T.V., Borodin A.V. Can we infer humidity gradients across the Ural Mountains during the Late Quaternary using Arvicoline rodents as an Environmental Proxy? // *Rus. J. Ecol.* 2022. V. 53. № 6. P. 485–499.
<https://doi.org/10.1134/s1067413622060108>

Genetic Diversity of the Field Vole *Microtus agrestis* (Arvicolinae, Rodentia) in the Central Part of Northern Eurasia According to the Cytochrome *b* Gene Data

L. E. Yalkovskaya^{1, *}, P. A. Sibiryakov², M. A. Krohaleva¹, E.A. Markova¹,
A.V. Borodin¹, A. S. Borisov³, M. V. Chibiryak¹, A.V. Bobretsov⁴

¹*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of Russian Academy of Sciences,
Ekaterinburg, 620144 Russia*

²*Institute of Zoology Republic of Kazakhstan, Almaty, 050060 Republic of Kazakhstan*

³*Irkutsk Antiplague Research Institute of Siberia and FarEast, Irkutsk, 664047 Russia*

⁴*Pechora-Ilych State Nature Reserve, Yaksha, Komi Republic, 169436 Russia
e-mail: lida@ipae.uran.ru

An analysis of the genetic diversity of the field vole was carried out with the inclusion of new data on the complete sequences of the cytochrome *b* gene from the least studied area of the species range — the central part of Northern Eurasia (20 localities of the East European Plain, the Urals, Western and Eastern Siberia). The obtained results are generally consistent with modern view on the species phylogeography, but indicate the previously not investigated genetic heterogeneity of the Eastern clade, which occupies the entire Asian part of the species' range and its European part to Northern and Eastern Europe. The comparison of the genetic diversity analysis results with the age of paleontological findings, carried out using the Urals territory as the example, allows to assume that climatic changes in the late Pleistocene and Holocene could not lead to the complete extinction of the species in the region, but to the spatial redistribution of its populations and to the complete or partial replacement of some genetic groups by others.

Keywords: genetic differentiation, phylogeography, mitochondrial genome, evolutionary history, Arvicolini, Ural region.