

УДК 575.17:575.86:599.323.43(234.9)

ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ГРУППЫ РОДОВ *MICROTUS* (ARVICOLINAE, RODENTIA): НОВЫЕ ДАННЫЕ С ТЕРРИТОРИИ БОЛЬШОГО КАВКАЗА

© 2022 г. Л. Э. Ялковская^{1,*}, академик РАН В. Н. Большаков¹, М. А. Крохалева¹, Л. В. Гасанова², Г. Н. Кулиев², П. А. Сибиряков¹, А. В. Бородин¹

Поступило 15.09.2021 г.

После доработки 08.10.2021 г.

Принято к публикации 08.10.2021 г.

С использованием последовательностей гена цитохрома *b* мтДНК (1143 п.н.) проведена видовая идентификация и проанализированы филогенетические связи полевок группы родов *Microtus* из ранее неисследованных территорий восточной части Большого Кавказа – Исмаиллинский р-н, Хызинский р-н и Балакенский р-ны Азербайджанской Республики. Определены три вида: кустарниковая полевка (*M. majori*), общественная полевка (*M. socialis*) и обыкновенная полевка (*M. arvalis* форма *obscurus*), для которых описано пять новых гаплотипов. Генетический анализ с включением новых данных показал, что для каждого из видов физико-географические условия Большого Кавказа играли определенную роль (изоляция, миграционный путь, рефугиум) в формировании современной генетической структуры. Полученные результаты указывают на принципиальную важность сведений из популяций Большого Кавказа для реконструкции путей становления современного генетического разнообразия как внутри самого региона, так и на сопредельных территориях.

Ключевые слова: эволюционная экология, филогеография, генетическая дифференциация, митохондриальный геном, триба Arvicolini, горные экосистемы, Большой Кавказ, Азербайджан

DOI: 10.31857/S268673892201022X

Одной из актуальных проблем эволюционной экологии является изучение роли экологических и исторических факторов в процессе видообразования. Перспективной моделью для проведения таких исследований являются полевки группы родов *Microtus* (триба Arvicolini) – одна из наиболее быстро развивающихся групп млекопитающих Северного полушария, для которой характерны высокие темпы эволюционных преобразований. Данная группа является также наиболее поздней радиацией полевок, экспансия которых была напрямую связана с динамикой физико-географических условий в четвертичном периоде, а современная морфологическая и генетическая дифференциация обусловлена особенностями геологической истории отдельных регионов на фоне глобальных климатических изменений [1–3]. К значимым для эволюционных преобразований

геологическим событиям можно отнести развитие ледниковых покровов, трансгрессии и регрессии морских бассейнов, а для горных районов это еще и процессы орогенеза. К таким районам относится Большой Кавказ, географическое расположение (на стыке Европы и Азии, в зоне контакта крупных зоогеографических областей) и своеобразии геологической истории которого обусловили его значение для становления отдельных таксонов в качестве фактора изоляции, пути миграции или рефугиума [4, 5].

Группа родов *Microtus* на территории Большого Кавказа представлена как европейскими (*M. arvalis* Pallas, 1778 и *M. rossiaemeridionalis* Ognev, 1924) и азиатскими (*M. socialis* Pallas, 1773) видами, так и кавказскими эндемиками (*M. majori* Thomas, 1773, *M. dagestanicus* Shidlovsky, 1919). Значительные сведения о генетической изменчивости, географическом распространении и экологических особенностях представителей группы в регионе были получены на основе данных анализа кариотипов [6–8]. Тем не менее сложность видовой идентификации, таксономии и филогении полевок группы родов *Microtus* делает необходимым проведение генетических исследований с использованием молекулярно-генетиче-

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

² Институт Зоологии Национальной Академии Наук Азербайджана, Баку, Азербайджан

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

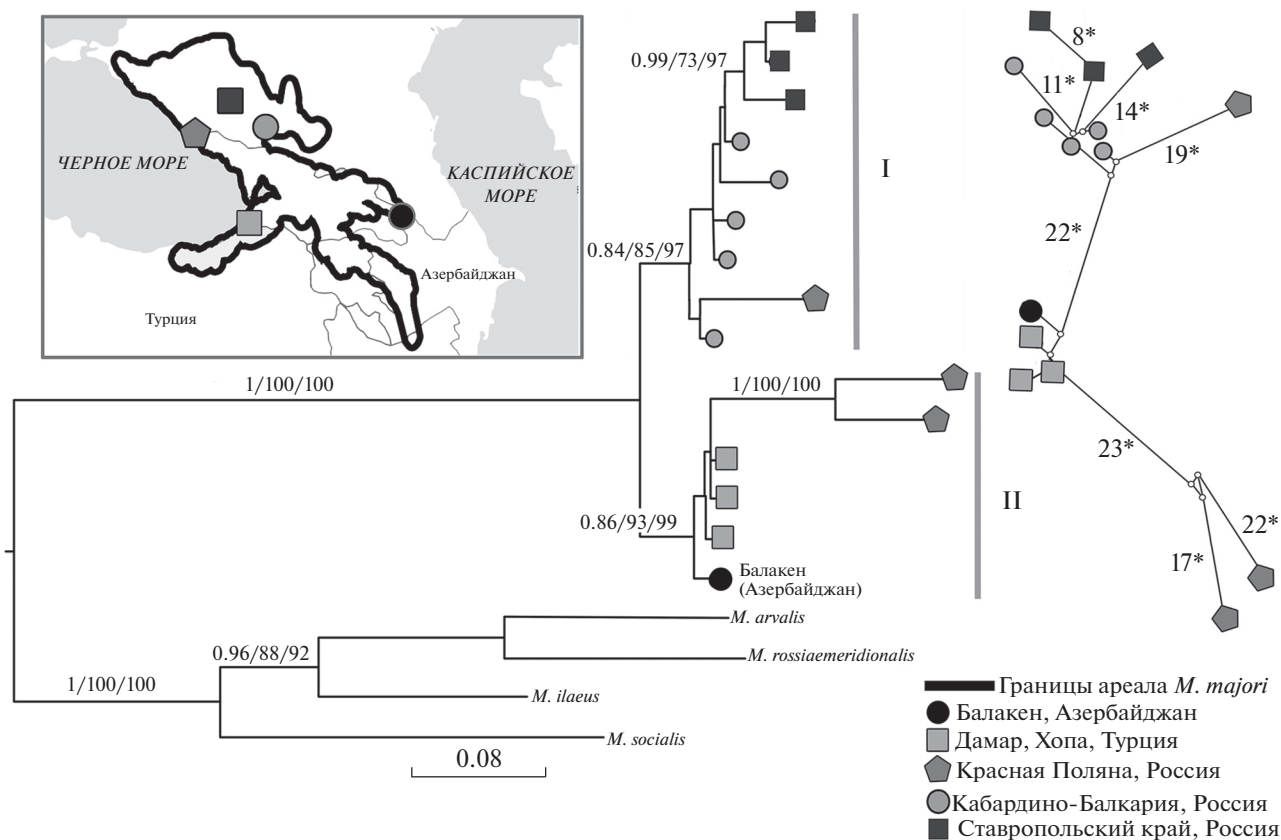


Рис. 1. Локализация анализируемых последовательностей *cyt b* (1143 п.н.) *M. majori* в пределах ареала, филогенетическое дерево, реконструированное методом Байесова анализа на основании 15 гаплотипов (над ветвями – вероятности $BI > 0.70/ML > 50/NJ > 50$) и медианная сеть (M–JN) этих гаплотипов (цифры над ветвями – число замен).

ских подходов. Для кустарниковых полевков и восточноевропейской полевки такие работы были начаты в центральной и западной частях Большого Кавказа [9–12], но для других районов и видов сведения практически отсутствуют. В этой связи на основе последовательностей гена цитохрома *b* мтДНК (*cyt b*) нами проведены видовая идентификация и анализ внутривидовых филогенетических связей полевков группы родов *Microtus* с территории Азербайджана.

Для проведения генетического анализа были получены образцы мышечной ткани пяти полевков, отловленных в трех локалитетах: Исмаиллинский р-н, село Кара-Кая (40°47' N 48°18' E), Хызынский р-н, гора Сереки (40°56' N 49°6' E), Балакенский р-н Закатальский заповедник (41°46' N 46°27' E). Выделение ДНК, амплификация, секвенирование, обработка последовательностей и филогенетические реконструкции проведены методами, описанными ранее [13]. Детекцию результатов секвенирования проводили в ЦКП ИЭРиЖ УрО РАН. Все работы проведены в соответствии с Европейской Конвенцией о защите позвоночных животных, используемых для экспериментов или в иных научных целях (1986 г.)

Образцы из Исмаиллинского р-на определены как обыкновенные полевки (*M. arvalis*) формы *obscurus*, из Хызынского р-на – общественные полевки (*M. socialis*), из Балакенского р-на – кустарниковая полевка (*M. majori*). Все последовательности *cyt b* (1143 пн) являются новыми гаплотипами (GenBank acc.no. ОК376012 – ОК376016).

На филогенетическом дереве *M. majori*, построенном на основе 14 известных гаплотипов *cyt b* (GenBank: AY513814 [1], KM656468–78 [9], DQ841703–04 [14]) и одного нового, выделяются две группы (рис. 1): группа I – гаплотипы с территории Кабардино-Балкарии, Ставропольского края и Краснодарского края (долина р. Пслух); группа II – гаплотип из Азербайджана, гаплотипы из Турции и Краснодарского края (близ Красной Поляны).

В группе I отдельную подгруппу образуют *M. majori* из Ставропольского края, отловленные в островных лесах горы Стрижамент. В группе II значительно дифференцированы гаплотипы из района Красной Поляны (Краснодарский край), которые, согласно медианной сети, могут рассматриваться как самостоятельная филогенетическая линия. Следует отметить, что гаплотип из

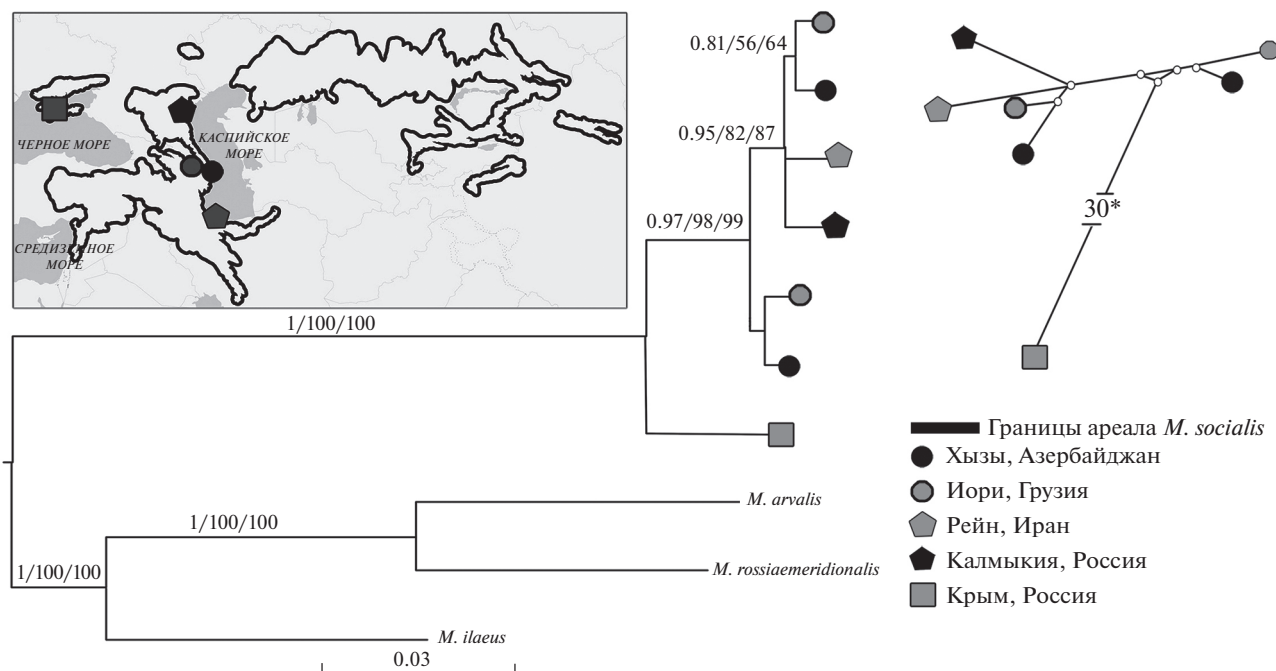


Рис. 2. Локализация анализируемых последовательностей *cyt b* (1143 п.н.) *M. socialis* в пределах ареала, филогенетическое дерево, реконструированное методом Байесова анализа на основании 7 гаплотипов (над ветвями – вероятности $BI > 0.70/ML > 50/NJ > 50$) и медианная сеть (M–JN) этих гаплотипов (цифры над ветвями – число замен).

данного района – долина р. Пслух, также входит и в группу I, и в пределах группы демонстрирует значительную обособленность от остальных гаплотипов.

Выявленная дифференциация *M. majori* не противоречит результатам, полученным ранее при анализе как митохондриального, так и ядерного геномов [9–11], и, скорее всего, связана с биотопическими предпочтениями вида, местобитания которого приурочены к горно-лесному поясу, и с барьерной ролью высоких безлесных горных хребтов Большого Кавказа. Формирование современного внутривидового генетического разнообразия кустарниковой полевки, по-видимому, обусловлено флуктуацией границ лесной зоны в периоды глобальных климатических изменений. Предположение о том, что обособление *M. majori* из популяций горы Стрижамент связано со смещениями границ лесной зоны в западной части Большого Кавказа во время последнего оледенения и последующей изоляцией [9], вероятно, справедливо и в отношении значительной дифференциации популяций из окрестностей Красной Поляны. Тем не менее ограниченное число данных при значительной межпопуляционной генетической изменчивости указывает на необходимость проведения дальнейших исследований кустарниковой полевки, с включением данных как из горных, так и предгорных районов Кавказа.

В филогенетический анализ *M. socialis*, проводимый для вида впервые, были включены секве-

нированные нами гаплотипы из восточной части Большого Кавказа и пять последовательностей *cyt b* полевок с территории Грузии, Ирана, Крыма и Калмыкии (GenBank: AY513829–31 [1], GQ352468 [2], KC953626 [15]). В результате показана значительная дифференциация гаплотипа из Крымского изолята и относительная близость популяций из восточной части Большого Кавказа и из западной части Закавказья (Грузия) (рис. 2). При дальнейшем анализе генетической структуры *M. socialis* и реконструкции ее эволюционной истории принципиально важным является проведение оценки генетического разнообразия в пределах всего видового ареала.

В отличие от *M. majori* и *M. socialis*, анализу генетического разнообразия *M. arvalis* (третий вид, определенный в Азербайджане) посвящен ряд работ [13, 16–19]. Было показано деление *M. arvalis* формы *obscurus* на Сино-Русскую и Южно-Кавказскую клады [17], позднее Южно-Кавказская группа была включена в Ближневосточную кладу вместе с новой Иранской группой [19]. Реконструкции с включением наших данных (рис. 3), указывают на более сложную филогенетическую структуру *M. arvalis*: гаплотипы полевок из Азербайджана образуют отдельную группу, названную нами Каспийской, уровень дифференциации которой сопоставим с Иранской и Южно-Кавказской. Взаимная близость закавказских групп и их обособленность от Сино-Русской клады на медианной сети позволяют предполагать, что топология филогенетического дерева недостаточно точ-

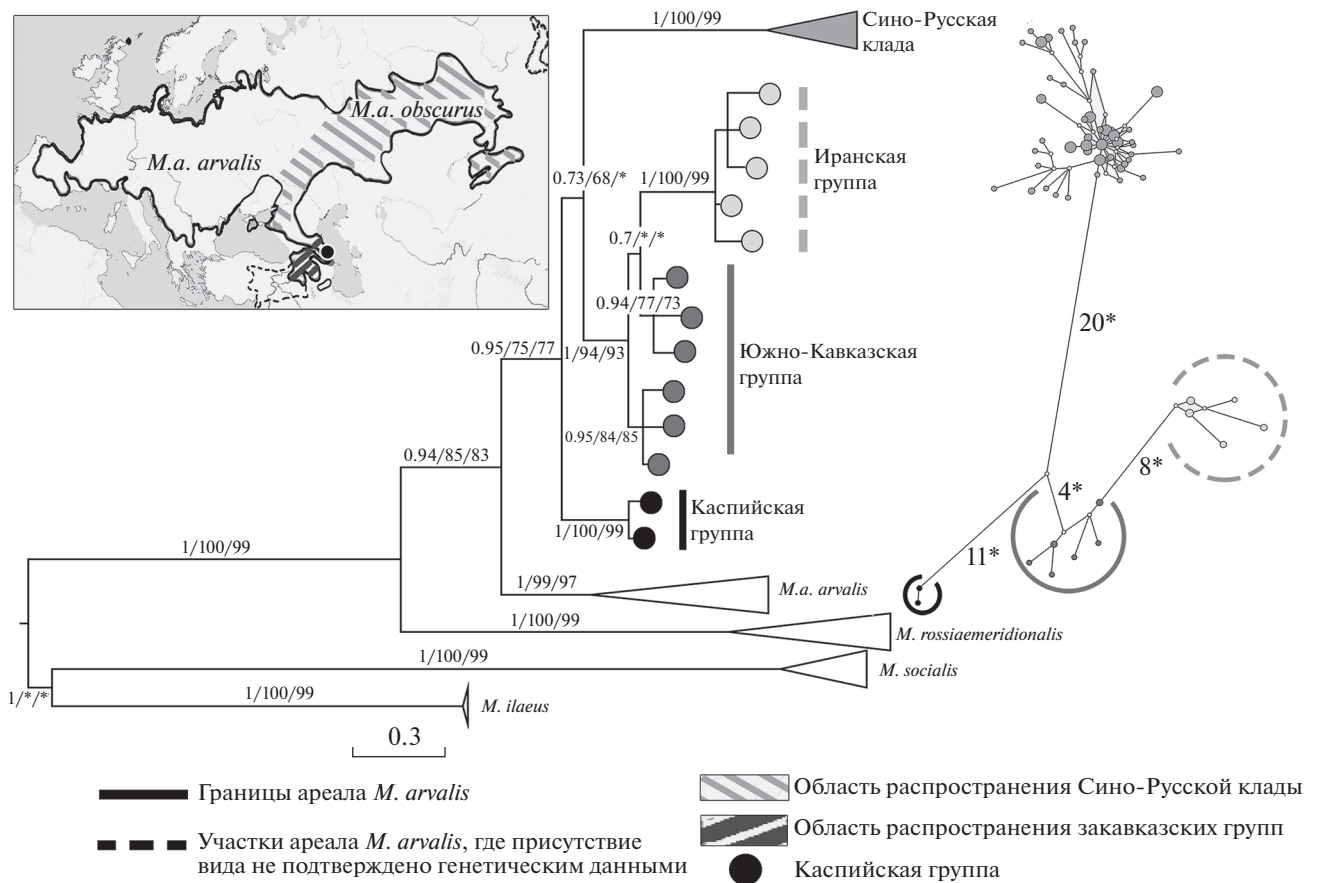


Рис. 3. Локализация анализируемых последовательностей *cyt b* (1143 п.н.) *M. arvalis* форма *obscurus* в пределах ареала, филогенетическое дерево, реконструированное методом Байесова анализа на основании 114 гаплогипов (над ветвями: вероятности $BI > 0.70/ML > 50/NJ > 50$; * – группа отсутствует при использовании метода) и медианная сеть (M–JN) этих гаплогипов (цифры над ветвями – число замен).

но отражает реальную структуру, вероятно, в силу недостаточного объема данных из региона исследований. В связи с этим мы предлагаем рассматривать Иранскую, Южно-Кавказскую и Каспийскую группы как самостоятельные, вопрос о взаимоотношении между которыми не может быть решен без привлечения новых данных с территории Кавказа и Ближнего Востока.

Таким образом, на основе данных полных последовательностей *cyt b* установлена видовая принадлежность полевок группы родов *Microtus* из ранее неисследованных популяций восточной части Большого Кавказа. Определено три вида, различающиеся по своим экологическим и зоогеографическим характеристикам, которые условно можно отнести к трем различным эколого-фаунистическим группам [20]: кавказский горно-луговой мезофильный – *M. majori*; переднеазиатский нагорно-степной ксерофильный – *M. socialis*; западноевропейский лесной мезофильный – *M. arvalis* форма *obscurus*. Генетический анализ с включением новых данных позволяет предполагать, что в зависимости от экологических предпочтений вида физико-географические условия

Большого Кавказа играли определенную роль в ходе его эволюционной истории. Полученные результаты указывают на важность новых, даже единичных, сведений из популяций Большого Кавказа, которые могут иметь принципиальное значение для реконструкции путей формирования современного генетического разнообразия как внутри самого региона, так и на сопредельных территориях.

ИСТОЧНИК ФИНАНСИРОВАНИЯ

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 19-04-00966.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Jaarola M., Martínková, N., Gündüz İ., et al. Molecular phylogeny of the speciose vole genus *Microtus* (Arvicolinae, Rodentia) inferred from mitochondrial DNA sequences // *Molecular Phylogenetics and evolution*. 2004. V. 33. № 3. P. 647–663.
2. Bannikova A.A., Lebedev V.S., Lissovsky A.A., et al. Molecular phylogeny and evolution of the Asian lineage of vole genus *Microtus* (Rodentia: Arvicolinae) inferred

- from mitochondrial cytochrome b sequence // Biological Journal of the Linnean Society. 2010. V. 99. № 3. P. 595–613.
3. Abramson N.I., Bodrov S.Y., Bondareva O.V., et al. Mitochondrial genome phylogeny of voles and lemmings (Rodentia: Arvicolinae): evolutionary and taxonomic implications // PLoS One. 2021. V. 16. № 11. P. e0248198
 4. Темботова Ф.А. Млекопитающие Кавказа и омывающих его морей. Определитель. М.: Товарищество научных изданий КМК; 2015.
 5. Абдурахманов Г.М., Батхиев А.М. Историко-фаунистическая и зоогеографическая характеристика млекопитающих Кавказа // Юг России: экология, развитие. 2013. № 3. С. 35–52.
 6. Ахвердян М.Р., Ляпунова Е.А., Воронцов Н.Н. Кариология и систематика кустарниковых полевок (Terricola, Arvicolinae, Rodentia) Кавказа и Закавказья // Зоологический журнал. 1992. Т. 71. № 3. С. 96–110.
 7. Kuliev G.N., Bickham J.W. Karyological relationships and Biodiversity of the pine voles of Azerbaijan: differentiation of species from the Greater and Lesser Caucasus mountains // Museum of Texas Tech University. 2010. № 291. P. 1–14.
 8. Малыгин В. М., Саблина С. В., Мейер М. Н. Обыкновенная полевка: Виды-двойники М.: Наука; 1994.
 9. Баскевич М.И., Потапов С.Г., Хляп Л.А. и др. Хромосомные и молекулярные исследования криптических видов подрода *Terricola* (Rodentia, Arvicolinae, Microtus) в Кавказском регионе: анализ новых находок // Зоологический журнал. 2015. Т. 94. № 8. P. 963–971.
 10. Баскевич М.И., Потапов С.Г., Миронова Т.А. Криптические виды грызунов Кавказа как модели в изучении проблем вида и видообразования // Журнал общей биологии. 2015. Т. 76. № 4. С. 319–335.
 11. Богданов А.С., Хляп Л.А., Баскевич М.И. Дифференциация и филогенетические связи трех видов полевок подрода *Terricola* (Rodentia, Arvicolinae, Microtus): результаты анализа фрагментов ядерных генов BRCA1 и XIST // Известия РАН. Серия биологическая. 2020. № 6. С. 575–580.
 12. Балакирев А.Е., Миронова Т.А., Хляп Л.А. и др. К видовому составу, распространению и экологии полевок (Mammalia, Cricetidae, Microtina) северо-западного Кавказа // Поволжский экологический журнал. 2017. № 1. С. 14–23.
 13. 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.
 14. Martinkova N., Zima J., Jaarola M., et al. The origin and phylogenetic relationships of *Microtus bavaricus* based on karyotype and mitochondrial DNA sequences // Folia Zoologica-Praha. 2007. V. 56. № 1. P. 39.
 15. Kryštufek B., Zorenko T., Buzan E. V. New insights into the taxonomy and phylogeny of social voles inferred from mitochondrial cytochrome b sequences // Mammalian Biology. 2012. V. 77. № 3. P. 178–182.
 16. Tougaard C., Renvoise E., Petitjean A., et al. New insight into the colonization processes of common voles: inferences from molecular and fossil evidence // PLoS One. 2008. V. 3. № 10. P. e3532.
 17. Tougaard C., Montuire S., Volobouev V., et al. Exploring phylogeography and species limits in the Altai vole (Rodentia: Cricetidae) // Biol. J. Linnean Soc. 2013. V. 108. № 2. P. 434–452.
 18. 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. № 4. P. 951–956.
 19. Mahmoudi A., Darvish J., Aliabadian M., et al. New insight into the cradle of the grey voles (subgenus *Microtus*) inferred from mitochondrial cytochrome b sequences // Mammalia. 2017. V. 81. № 6. P. 583–593.
 20. Батхиев А.М. Состав и зоогеографическое распределение млекопитающих Кавказа // Юг России: экология, развитие. 2014. № 1. С. 61–75.

GENETIC DIVERSITY OF SPECIES OF *MICROTUS* GENERIC GROUP (ARVICOLINAE, RODENTIA): NEW DATA FROM THE GREATER CAUCASUS

L. E. Yalkovskaya^{a, #}, Academician of the RAS V. N. Bol'shakov^a, M. A. Krokhalleva^a, L. V. Gasanova^b, G. N. Kuliev^b, P. A. Sibiriyakov^a, and A. V. Borodin^a

^a Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, Russian Federation

^b Institute of Zoology Azerbaijan National Academy of Sciences, Baku, Azerbaijan

[#]e-mail: lida@ipae.uran.ru

Using the cytochrome *b* gene (1143 bp), species identification and the phylogenetic analysis of voles of the generic group *Microtus* from the eastern part of the Greater Caucasus – Ismayilli, Khizi and Balaken Districts of Azerbaijan have been carried out. Three species – the Major's pine vole (*M. majori*), the social vole (*M. socialis*), and the common vole (*M. arvalis* form *obscurus*) – have been identified, and five new haplotypes have been described for them. Genetic analysis with the inclusion of the new data showed that for each of the species, the physiographic conditions of the Greater Caucasus played a certain role (isolation, migration route or refugium) during the formation of the modern genetic structure. The obtained results indicate that any new data from the Caucasus could be of critical importance for the reconstruction of the evolutionary history of the modern biodiversity both within the region itself and in adjacent territories.

Keywords: evolutionary ecology, phylogeography, genetic differentiation, mitochondrial genome, tribe Arvicolini, mountain ecosystems, Greater Caucasus, Azerbaijan