

УДК 599.323.43:575.22(571.65)

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ГЕНА ЦИТОХРОМА *b* мтДНК ПОЛЕВКИ-ЭКОНОМКИ (*Alexandromys oeconomus* Pallas, 1776) СЕВЕРНОГО ОХОТОМОРЬЯ

© 2022 г. В. В. Переверзева¹*, Н. Е. Докучаев¹, А. А. Примак¹, Е. А. Дубинин¹, С. В. Киселев¹

¹Институт биологических проблем Севера Дальневосточного отделения Российской академии наук, Магадан, Россия

*e-mail: vvpereverzeva@mail.ru

Поступила в редакцию 21.07.2021 г.

После доработки 23.08.2021 г.

Принята к публикации 13.09.2021 г.

Исследован полиморфизм нуклеотидной последовательности и гаплотипическое разнообразие гена цитохрома *b* в выборках полевки-экономки (*Alexandromys oeconomus*) из 6 материковых и 4 островных популяций Северного Охотоморья. Найдено 58 гаплотипов гена цитохрома *b* (32 центрально-азиатской и 26 берингийской филогрупп), различающихся между собой 96-ю нуклеотидными заменами. Генофонды полевок-экономок о. Парамушир и о. Талан представлены уникальными для каждого из этих островов гаплотипами гена цитохрома *b*, не обнаруженными в других популяциях этого вида. Установлена идентичность части нуклеотидных замен в последовательностях гена *cytb* особей, населяющих острова и сопредельные им материковые территории. Это указывает на общность их происхождения. Значения индексов молекулярного разнообразия в большинстве исследованных выборок свидетельствуют о стабильности популяций, имеющих в течение длительного времени высокое значение эффективной численности. Генетические различия между большинством исследованных выборок статистически достоверны. Своеобразие генетической структуры популяций *A. oeconomus* Северного Охотоморья сформировалось в результате заселения данной территории на западе представителями центрально-азиатской, а на востоке – берингийской гаплогруппы и образованием в бассейнах рек Дукча и Ола смешанных популяций. В настоящее время линия разграничения этих клад расположена несколько восточнее г. Магадан.

Ключевые слова: полевка-экономка, *Alexandromys oeconomus*, ген цитохрома *b* (*cytb*), генетический полиморфизм, филогенетический анализ, Охотоморье

DOI: 10.31857/S0042132422010057

ВВЕДЕНИЕ

Полевка-экономка (*Alexandromys* (= *Microtus*) *oeconomus* Pallas, 1776) имеет обширный голарктический ареал, охватывающий преимущественно северные территории Евразии и Северной Америки (Воронцов и др., 1986; Павлинов, Лисовский, 2012; Shenbrot, Krasnov, 2005). На севере Дальнего Востока России это один из фоновых видов мышевидных грызунов, занимающий сырые участки по долинам рек, берегам озер, болот и луговин (Юдин и др., 1976; Чернявский, 1984). Вдоль западного побережья Охотского моря ареал полевки-экономки простирается на юг до бассейна р. Уда (Костенко, 2000). Населяет она также северные и центральные острова Курильской гряды (Костенко и др., 2004) и некоторые острова Тауйской губы Охотского моря (Талан, Недоразумения, Вдовушка), включая мелкие острова Ольской лагуны (Сикулун и Уратамлян). Митохондриальный ген цитохрома *b* (*cytb*) кодирует одноименный трансмембранный фермент, кото-

рый является ключевым звеном дыхательной цепи переноса электронов. Уровень функциональной активности этого фермента играет важнейшую роль в жизнеобеспечении и возможности адаптации организма к различным экологическим условиям. Полиморфизм нуклеотидной последовательности гена *cytb* широко используется в популяционной генетике и молекулярной филогеографии различных видов млекопитающих (Переверзева, Павленко, 2014; Григорьева и др., 2015; Малярчук и др., 2015; Переверзева и др., 2018; Esteva et al., 2010; Petrova et al., 2014; Kohli et al., 2015), в том числе и полевки-экономки (Abramson, Tikhonova, 2005; Brunhoff et al., 2006; Fink et al., 2010; Dabrowski et al., 2013; Jancewicz et al., 2015). У этого вида на основании разнообразия нуклеотидной последовательности *cytb* были выделены четыре гаплогруппы – североевропейская, центрально-европейская, центрально-азиатская и берингийская (Brunhoff et al., 2003). На территории Северо-Восточной Азии обитают *A. oeconomus*

только центрально-азиатской и берингийской филогрупп (Brunhoff et al., 2003; Galbreath, Cook, 2004; Abramson, Tikhonova, 2005; Iwasa et al., 2009; Haring et al., 2011; Lissovsky et al., 2018). Ранее было установлено, что в верховьях р. Омолон области распространения полевков-экономок данных гаплогрупп перекрываются с образованием смешанных популяций (Galbreath, Cook, 2004). При этом внутривидовая генетическая изменчивость нуклеотидной последовательности гена *cytb* у *A. oeconomus* Северного Охотоморья оставалась малоизученной. Следует особо отметить важность этой территории в зоогеографическом отношении, служившей своеобразным “экологическим коридором”, по которому проходили основные миграционные пути расселения растений и животных, в том числе мелких млекопитающих (Докучаев, 2012, 2019). В настоящее время исследование структуры генофондов популяций является одной из важнейших частей комплексного анализа видовой изменчивости. Особое значение имеет изучение изолированных внутривидовых группировок. Идеальными объектами таких исследований являются островные популяции. Сравнительный анализ генетической структуры континентальных и островных популяций позволяет реконструировать историю формирования генофонда видов на различных участках ареала. Такие задачи успешно решаются с применением методов молекулярно-генетического анализа мтДНК (Джикия и др., 2007; Переверзева и др., 2013а,б, 2018; Hinten et al., 2003; Suzuki et al., 2004, 2015; Fulgione et al., 2008; Hanazaki et al., 2017). Цель проведенного исследования — сравнительный анализ генетической структуры и филогенетических связей островных и континентальных популяций *A. oeconomus* Северного Охотоморья по данным полиморфизма гена *cytb* мтДНК.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Были исследованы десять выборок полевки-экономки из материковых и островных охотоморских популяций (рис. 1). Характеристики выборок представлены в табл. 1. Выделение, очистку тотальной ДНК, амплификацию нуклеотидной последовательности гена *cytb*, очистку продукта полимеразной цепной реакции (ПЦР) и секвенирование полной нуклеотидной последовательности гена *cytb* мтДНК проводили ранее описанными методами (Переверзева и др., 2018). Ген *cytb* картировали относительно полной нуклеотидной последовательности мтДНК *Alexandromys* (= *Microtus*) *fortis fortis* (GenBank № JF261174). Для определения филогенетических отношений гаплотипов полевков-экономок Северного Охотоморья из GenBank были взяты сведения о строении полной нуклеотидной последовательности гена *cytb*

у образцов AY305201, AY305205 центрально-азиатской AY305090, AY305091 (Brunhoff et al., 2003) и AB372197–AB372200 (Iwasa et al., 2009) берингийской филогрупп. Гаплотипы особей AB372197–AB372200, отловленных на п-ове Камчатка, использованы в сопоставлении строения нуклеотидных последовательностей берингийской клады и филогенетических отношений популяций. Гаплотипам гена *cytb* *A. oeconomus* Северного Охотоморья центрально-азиатской генетической линии нами присвоена аббревиатура EcbCA, берингийской — EcbBr. Ниже приведены номера выявленных гаплотипов гена *cytb* в электронной базе данных GenBank: MT081259–MT081261, MT085481–MT085490, MT093801–MT093817, MT109502–MT109508, MT125678, MT125679, MT127790–MT127792, MT953663, MT953664, MT953667, MT953668, MT936870–MT936874, MW598279–MW598284, MZ020156. В качестве внешней группы использовали последовательность нуклеотидов гена *cytb* *Craseomys* (= *Clethrionomys*) *rufocanus*, GenBank № KR059876 (Переверзева и др., 2018). Статистическая обработка и анализ генетических данных проводились с помощью пакетов программ MEGA 10.0.2.74 (Tamura et al., 2013) и ARLEQUIN ver. 3.5 (Excoffier et al., 2005). Детекция филогенетических связей гаплотипов гена *cytb* проводилась с использованием пакета программ MEGA. Дендрограммы филогенетических отношений построены на основании бипараметрической модели дистанций Кимуры, учитывающей разную вероятность транзиций и трансверсий и выбранной с помощью байесовского информационного критерия. Дендрограмма гаплотипов гена *cytb* строилась по методу максимального правдоподобия (ML); популяций — по методу ближайшего связывания (NJ). Оценка узлов ветвления осуществлялась бутстреп-методом (1000 итераций).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Характеристика выборок полевки-экономки из популяций Северного Охотоморья и нуклеотидных замен в кодонах гена цитохрома b

Исследована полная нуклеотидная последовательность гена *cytb* двухсот двух экземпляров *A. oeconomus* из шести материковых и четырех островных выборок (табл. 1). Ген *cytb* расположен с 14118-ой по 15260-ю пару нуклеотидов (п.н.) мтДНК и состоит из 1143 п.н. У изученных полевков-экономок определено 58 гаплотипов гена *cytb*, различающихся между собой 96-ю нуклеотидными заменами. Доля замен в нуклеотидной последовательности *cytb* полевков клады EcbCA — 0.0367, филогруппы EcbBr — 0.0402. Суммарная доля ва-

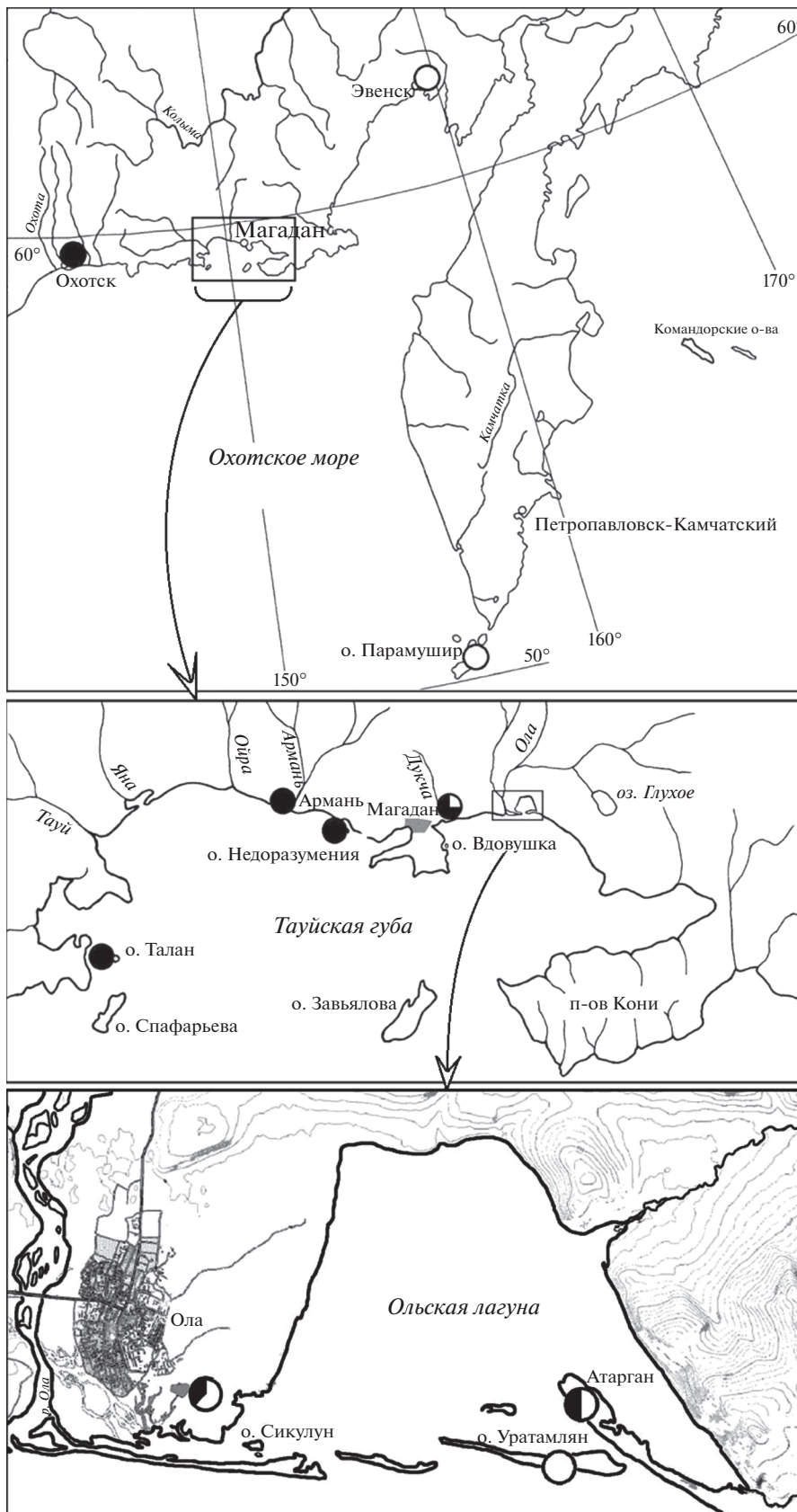


Рис. 1. Карта-схема мест сбора проб полевки-экономки центрально-азиатской и берингийской филогрупп (показаны соответственно кружками с черной и белой заливкой); в случае присутствия обеих филогрупп их доля соответствует размеру выделенных секторов.

Таблица 1. Характеристика выборок полевки-экономки из популяций Северного Охотоморья

Место сбора материала	N	n	Доля гаплотипов филогрупп		Индекс молекулярного разнообразия				
			EcbCA	EcbBr	V	Pi ± sd	π ± sd	h ± sd	
									Континентальная часть (окрестности населенных пунктов)
Магадан	60	20	0.7500	0.2500	71	18.7763 ± 8.4363	0.0164 ± 0.0082	0.8904 ± 0.0209	
Ола	36	13	0.3056	0.6944	49	17.7317 ± 8.0609	0.0155 ± 0.0078	0.8825 ± 0.0340	
Армань	17	6	1.00	0.00	7	2.9559 ± 1.6267	0.0026 ± 0.0016	0.7647 ± 0.0929	
Охотск	7	5	1.00	0.00	9	4.0000 ± 2.2718	0.0035 ± 0.0023	0.9048 ± 0.1033	
Эвенск	17	6	0.00	1.00	16	6.6912 ± 3.3208	0.0059 ± 0.0033	0.8603 ± 0.0415	
Агарган	2	2	0.50	0.50	39	39.0000 ± 27.9285	0.0341 ± 0.0346	1.0000 ± 0.5000	
Острова	L	S	t	Острова Тауйской губы					
Недоразумения*	2.2	4.5	7	1.00	0.00	2	0.2500 ± 0.2966	0.0002 ± 0.0003	0.1250 ± 0.1064
Талан***	7	1.6	10	1.00	0.00	2	0.5714 ± 0.5208	0.0005 ± 0.0005	0.2857 ± 0.1964
Уратамлян**	0.2	0.33	нд	0.00	1.00	0	0.0000 ± 0.0000	0.0000 ± 0.0000	0.0000 ± 0.0000
Курильские острова									
Парамушир***	11	2053	10	0.00	1.00	8	2.5813 ± 1.4244	0.0023 ± 0.0014	0.6626 ± 0.0820
Характеристика молекулярного разнообразия филогрупп									
Центрально-азиатская	104	32	1.00	0.00	42	5.7526 ± 2.7762	0.0050 ± 0.0027	0.9175 ± 0.0140	
Берингийская	98	26	0.00	1.00	46	7.7494 ± 3.6406	0.0068 ± 0.0035	0.9106 ± 0.0161	
Общая выборка	202	58	0.5149	0.4851	96	22.056 ± 9.7591	0.0193 ± 0.0095	0.9573 ± 0.0053	

Примечание: L – расстояние от острова до материка (км); S – площадь острова (км²); t – время отделения острова от материка (тыс. л. н.); N – объем выборки из популяций; n – число гаплотипов; EcbCA – центрально-азиатская филогруппа; EcbBr – берингийская филогруппа; V – число переменных сайтов в гене суб мДНК; Pi – среднее число парных различий между гаплотипами; π – нуклеотидное разнообразие; h – гаплотипическое разнообразие; sd – стандартное отклонение, нд – нет данных. * – https://ru.wikipedia.org/wiki/Остров_Недоразумения; ** – по (Хорева и др., 2016); *** – по (Велижанин, 1976); <https://ru.wikipedia.org/wiki/Парамушир>.

	1111112	222222222	222333344	444455555	556666677	777788888	888888999	999999000	111111111	111111	
EcbCA1	MT093810	2280134561	1113344567	8890146922	4569945678	9966899003	5778900111	3347899014	6789999022	3456677889	011123
EcbCA2	MT127791	4776185350	2694938846	2873840606	4685815185	2709745082	9140547036	5714217125	3570679003	8702558698	803627
EcbCA3	MT127792	TAACCCCTTT	GTGCGCAACC	AAAATTATCA	CTCATTTTTG	TCCTGTGAAA	CTTCACAGAA	GCTCAAACAC	ATATCTCGAA	GCCTATATAA	GCATCA
EcbCA4	MT125678										
EcbCA5	MT125679										
EcbCA6	MT109503										
EcbCA7	MT109504										
EcbCA8	MT109505										
EcbCA9	MT109506										
EcbCA10	MW598281										
EcbCA11	MT093808										
EcbCA12	MT093809										
EcbCA13	MT093803										
EcbCA14	MT093804										
EcbCA15	MT093805										
EcbCA16	MT093806										
EcbCA17	MT093807										
EcbCA18	MT109507										
EcbCA19	MT127790										
EcbCA20	MT093811										
EcbCA21	MT093812										
EcbCA22	MT093813										
EcbCA26	MZ020156										
EcbCA27	MW598284										
EcbCA34	MT109508										
EcbCA43	MT936873										
EcbCA44	MT936874										
EcbCA45	MT936867										
EcbCA46	MT936870										
EcbCA47	MT936871										
EcbCA48	MT936872										
EcbCA49	MW598282										
EcbBr1	MT093814	C...TA.C	CCA...G	GG...G	C.G.C.A	TT...C	GT.A	C.G.G	C.C.C.GG	A.T.GC	T.CTC
EcbBr2	MT093815	C...TA.C	CCA...G	GG...G	C.G.C.A	TT...C	GT.A	C.G.G	C.C.C.GG	A.T.GC	T.CTC
EcbBr3	MT081259	C...TA.C	CCA...G	GG...G	C.G.C.A	TT...C	GT.A	C.G.G	C.C.C.GG	A.T.GC	T.CTC
EcbBr4	MT093816	C...TA.C	CCA...G	GG...G	C.G.C.A	TT...C	GT.A	C.G.G	C.C.C.GG	A.T.GC	T.CTC
EcbBr5	MT093817	C...TA.C	CCA...G	GG...G	C.G.C.A	TT...C	GT.A	C.G.G	C.C.C.GG	A.T.GC	T.CTC
EcbBr6	MT085487	CG.T.TACC	CCA.T.G	G...G	C.G.C.A	TT...C	GT.A.G	TC...G	C.C.C.GG	A...GC	T.T
EcbBr7	MT085488	CG.T.TACC	CCA.T.G	G...G	C.G.C.A	TT...C	GT.A.G	TC...G	C.C.C.GG	A...GC	T.T
EcbBr8	MT085489	C...T.TACC	CCA...G	G...G	C.G.C.A	TT...C	GT.A.G	TC...G	C.C.C.GG	A...GC	T.T
EcbBr9	MT085490	CG...TACC	CCA...G	G...G	C.G.C.A	TT...C	GT.A.G	TC...G	C.C.C.GG	A...GC	T.T
EcbBr10	MT093802	C...TACC	CCA...G	G...G	C.G.C.A	TT...C	GT.A.G	TC...G	C.C.C.GG	A...GC	T.T
EcbBr11	MT093801	C...TACC	CCA...G	G...G	C.G.C.A	TT...C	GT.A.G	TC...G	C.C.C.GG	A...GC	T.T
EcbBr12	MT085481	C...T.TACC	CCA...G	G...G	C.G.C.A	TT...C	GT.A	C...G	C.C.C.GG	A...GC	T...T
EcbBr13	MT085482	C...T.TACC	CCA...G	G...G	C.G.C.A	TT...C	GT.A	C...G	C.C.C.GG	A...GC	T...T
EcbBr14	MT085483	C...T.TACC	CCA...G	G...G	C.G.C.A	TT...C	GT.A	C...G	C.C.C.GG	A...GC	T...T
EcbBr15	MT085484	C...T.TACC	CCA...G	G...G	C.G.C.A	TT...C	GT.A	C...G	C.C.C.GG	A...GC	T...T
EcbBr16	MT085485	C...T.TACC	CCA...G	G...G	C.G.C.A	TT...C	GT.A	C...G	C.C.C.GG	A...GC	T...T
EcbBr17	MT085486	C...T.TACC	CCA...G	G...G	C.G.C.A	TT...C	GT.A	C...G	C.C.C.GG	A...GC	T...T
EcbBr25	MT109502	C...TACC	CCA...G	GG...G	C.G.C.A	TT...C	GT.A	C.G.G	C.C.C.GG	A.T.GC	T.CTC
EcbBr27	MT081260	C...TACC	CCA...G	GG...G	C.G.C.A	TT...C	GT.A	C.G.G	C.C.C.GG	A.T.GC	T.CTC
EcbBr28	MT081261	C...TACC	CCA...G	GG...G	C.G.C.A	TT...C	GT.A	C.G.G	C.C.C.GG	A.T.GC	T.CTC
EcbBr29	MT953668	C.G...TA.C	CCA...G	GG...G	C.G.C.A	TT...C	GT.A	C.G.G	C.C.C.GG	A.T.GC	T.CTC
EcbBr30	MW598283	C.G...TA.C	CCA...G	GG...G	C.G.C.A	TT...C	GT.A	C.G.G	C.C.C.GG	A.T.GC	T.CTC
EcbBr31	MT953663	C...TACC	CCA...G	GG...G	C.G.C.A	TT...C	GT.A	C.G.G	C.C.C.GG	A.T.GC	T.CTC
EcbBr32	MT953664	C...TACC	CCA...G	GG...G	C.G.C.A	TT...C	GT.A	C.G.G	C.C.C.GG	A.T.GC	T.CTC
EcbBr33	MW598279	C...TACC	CCA...G	GG...G	C.G.C.A	TT...C	GT.A	C.G.G	C.C.C.GG	A.T.GC	T.CTC
EcbBr34	MW598280	C...TACC	CCA...G	GG...G	C.G.C.A	TT...C	GT.A	C.G.G	C.C.C.GG	A.T.GC	T.CTC

Рис. 2. Гаплотипы гена цитохрома *b* полевки-экономки из популяций Северного Охотоморья. Нуклеотидные замены представлены относительно последовательности варианта EcbCA1. Сайты замен показаны от начала гена цитохрома *b*.

риабельных сайтов составляет 0.0840 от общей длины гена *cytb*. Замены относительно нуклеотидной последовательности EcbCA1 и номера выявленных гаплотипов гена *cytb* в электронной базе данных GenBank представлены на рис. 2. Характеристика обнаруженных нуклеотидных замен показана в табл. 2.

В Охотоморье у полевки-экономки клады EcbCA и EcbBr найдены примерно в равных долях. Общее количество нуклеотидных замен и гаплотипов в генетических линиях так же сопоставимо. Транзиций в нуклеотидной последовательности *cytb* *A. oeconomus* обеих клад обнаружено на порядок больше, чем трансверсий, что соответствует литературным данным (Nei, 1987; Nei, Kumar, 2000). Соотношение транзиций/трансверсий в генетической линии EcbCA составляет 7.4, EcbBr – 10.5. Полученный результат согласуется с данными Брунхофф с соавт. (Brunhoff et al., 2003). Однако, между гаплотипами EcbCA1 и EcbBr1, а также

между кладами EcbCA и EcbBr и в общей выборке *A. oeconomus* доля трансверсии в третьей позиции кодона одного порядка с транзициями в первой и третьей позициях кодона и сопоставима с долями транзиций в первой позиции (табл. 2).

Вырожденность кода определяет наибольшую вариабельность третьего нуклеотида у большинства кодонов в транслируемых участках гена (Zardoya, Meyer, 1996). Полученные нами результаты отличаются от обычного распределения нуклеотидных замен в триплеттах (2 : 1 : 9 в первой, второй и третьей позициях соответственно (Hassanin et al., 1998)). У полевки-экономки линии EcbCA в гене *cytb* доля транзиций в первой, второй и третьей позициях кодона составляет 4.5 : 1 : 13. У экземпляров EcbBr-клады – 1.2 : 1 : 8.2. Транзиции в триплеттах, различающие у полевки-экономки эти генетические группы, соотносятся как 2 : 1 : 12.3. В суммарной выборке – 2.8 : 1 : 13. Трансверсии в нуклеотидной последовательности

Таблица 2. Локализация нуклеотидных замен в кодонах гена цитохрома *b* у полевки-экономки Северного Охотоморья

Филогруппа	N	n	k	Доля замен					
				транзигция			трансверсия		
				позиция замены в кодоне			позиция замены в кодоне		
				1	2	3	1	2	3
Центрально-азиатская	104	42	32	0.2143	0.0476	0.6190	0.0238	0.0238	0.0714
Берингийская	98	46	26	0.1087	0.0870	0.7174	0.00	0.00	0.0870
Между EcbCA1и EcbBr1	—	38	—	0.1316	0.00	0.7105	0.00	0.00	0.1579
Общая выборка									
Между центрально-азиатской и берингийской	202	52	32/26	0.1154	0.0577	0.7115	0.00	0.00	0.1154
Суммарно в центрально-азиатской и берингийской	202	96	58	0.1458	0.0521	0.6771	0.0104	0.0104	0.1042

Примечание: N – объем выборки; n – количество замен; k – количество гаплотипов в выборке.

cytb у особей EcbCA клады соответствуют 1 : 1 : 3. У представителей филогруппы EcbBr найдены трансверсии в последовательности нуклеотидов этого гена только в третьей позиции кодона (табл. 2). Можно предположить, что такое распределение замен в триплетах гена *cytb* является видовой особенностью *A. oesonotus*.

Характеристика гаплотипов гена цитохрома b в выборках из популяций полевки-экономки материковой части Северного Охотоморья

На рис. 3 показаны доли вариантов *cytb*-гаплотипов в выборках *A. oesonotus* из исследуемых материковых популяций. Выборки полевков-экономок из окрестностей г. Магадан, пос. Ола и

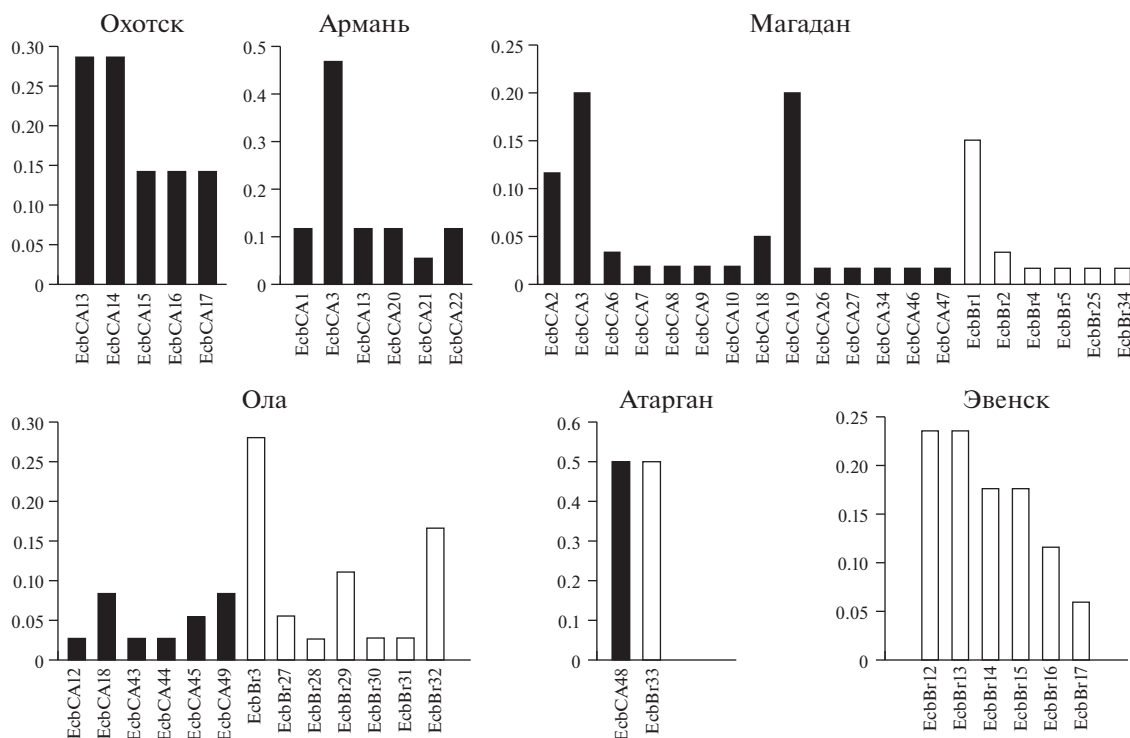


Рис. 3. Доли гаплотипов гена цитохрома *b* в выборках полевки-экономки из материковых популяций Северного Охотоморья (гаплотипы центрально-азиатской и берингийской филогрупп показаны соответственно столбцами с черной и белой заливкой, здесь и на рис. 4).

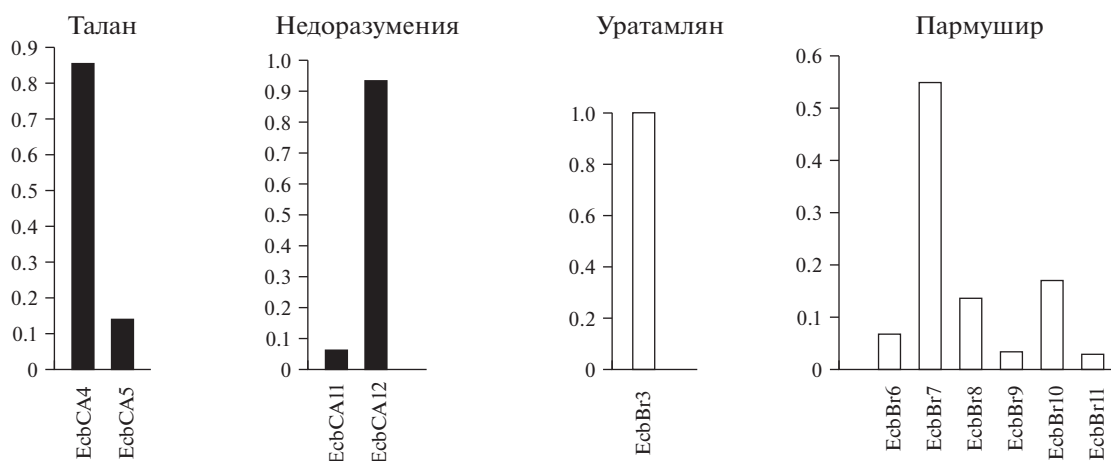


Рис. 4. Доли гаплотипов гена цитохрома *b* в выборках из популяций полевки-экономки о-вов Тауйской губы и о. Парамушир Курильской гряды.

пос. Атарган состоят из особей EcbCA- и EcbBr-генетических линий.

В окрестностях г. Магадан обитают преимущественно EcbCA-особи (табл. 1). Следует отметить, что в данную наиболее полиморфную выборку вошли экземпляры, отловленные в разные годы и в разных местах, что могло отразиться на уровне полиморфизма. Возле пос. Ола пойманы в основном EcbBr-особи. Это вторая по величине индексов молекулярного разнообразия выборка. В окрестностях пос. Атарган отловлено всего две полевки-экономки, относящиеся к EcbCA- и EcbBr-кладам. Выборки из популяций *A. oeconotus* окрестностей пос. Армань и Охотск состоят из EcbCA-особей. Все полевки-экономки из популяции окрестностей пос. Эвенск относятся к филогруппе EcbBr. Закономерно, что нуклеотидное разнообразие (π) и среднее число попарных различий между гаплотипами (P_i) в выборках *A. oeconotus*, состоящих из особей обеих филогрупп (окрестности г. Магадан, пос. Ола и пос. Атарган), на порядок превышают таковые в выборках, включающих особей одной генетической клады (окрестности пос. Армань, Охотск и Эвенск) (табл. 1).

Характеристика гаплотипов гена цитохрома b в выборках из популяций полевки-экономки о-вов Тауйской губы и о. Парамушир Курильской гряды

Формирование генофондов островных популяций происходит в результате действия стохастических процессов на частоты аллелей, количество которых изначально ограничено эффектом основателя. Уникальность генетической структуры таких сообществ зависит также от времени и степени изоляции. На о. Недоразумения (рис. 1)

большинство популяции составляют полевки-экономки генотипа EcbCA12 (рис. 4). Этот гаплотип также был найден только у одного экземпляра, отловленного вблизи пос. Ола (рис. 3). Гаплотип EcbCA11, отличающийся от EcbCA12 двумя транзициями (рис. 2) в третьей позиции триплета, обнаружен у одной особи с о. Недоразумения. Время изоляции этого острова (7 тыс. л. н., табл. 1) достаточно для формирования уникального генофонда популяции полевки-экономки. По-видимому, при отделении острова на нем случайно оказались особи генотипа EcbCA12, однако нельзя исключить присутствие полевки-экономки и других гаплотипов. В дальнейшем в результате стохастических процессов частота гаплотипа EcbCA12 стала преобладать. Возможно, вследствие мутаций появился EcbCA11. Низкая доля этого гаплотипа объясняется либо его недавним возникновением, либо дрейфом генов, если EcbCA11-особи оказались на отделившейся от материка территории.

На о. Талан преобладают полевки-экономки генотипа EcbCA4. Особи с гаплотипом EcbCA5, который отличается от нуклеотидной последовательности EcbCA4 двумя транзициями в третьей позиции триплета (C444T, G303A (рис. 2)), встречаются реже (рис. 4), причем оба гаплотипа уникальные. Подобный генофонд *A. oeconotus* о. Талан сформировался в результате тех же микроэволюционных процессов, что и в популяции этого вида на о. Недоразумения. Однако обращает на себя внимание сходство нуклеотидных последовательностей EcbCA4 с EcbCA11 и EcbCA5 с EcbCA12 (рис. 2). По-видимому, транзиции в третьей позиции нуклеотидов A303G и C444T, относительно последовательности EcbCA1, возникли в генотипе *A. oeconotus* до отделения этих островов от материка, то есть ранее 7–10 тыс. л. н.

					1	1111111111	1111
	11111222	2223344455	5666677777	8888888990	0000000011	1111	
	2801346344	8896922946	7168905789	0113899120	1233457911	1233	
	7761855938	2870606511	8207589405	7367217210	2028708803	6257	
EcbBr1	AACCCTTGCA	AGGATCGATT	TATTTACTCG	AAACGAAGTG	AGGACTGATA	CTCC	
			п-ов Камчатка				
AB372197A...A...A..A..	..A..C....	T..A	
AB372198A.....	.GC.....	...A..A..	..A..C....	T..A	
AB372199A.....A..A..	G..A..C....	T..A	
AB372200	G..A.....CA..AC.	..A..C....	T..TA	
			о. Пармушир				
EcbBr6	G..T...C..T.	..A.....G....	..GTA..A..C....	T..A	
EcbBr7	G..T...C..T.	..A.....G....	..GTA..A..C....	T..A	
EcbBr8	..T...C...A..T....GTA..GA..C....	T..A	
EcbBr9	G.....C...A.....G..	...C.....	..GTA..A..C....	T..A	
EcbBr10C...A.....G..	...C.....	..GTA..A..C....	T..A	
EcbBr11	..T...C..T.	..A.....GTA..A..C....	T..A	
			окрестности пос. Эвенск				
EcbBr12	...T.....	..A.....A	...A..A..C....	TC..A	
EcbBr13A..G....TA	...A..A..	...G.....	...A	
EcbBr14	...T.....	..A.....C.A	...A..A..C....	TC..A	
EcbBr15	...T.....	..A..G...C.TA	..G..A..A..	..A..G..A...	...A	
EcbBr16A..G....TA	...A..A..	...G.....G	...A	
EcbBr17A..G....TA	...A..A..A	...G.....	...A	

Рис. 5. Гаплотипы гена цитохрома *b* полевки-экономки берингийской клады из популяций Северного Охотоморья. Нуклеотидные замены представлены относительно последовательности варианта EcbBr1. Сайты замен показаны от начала гена цитохрома *b*.

Небольшой о. Уратамлян (табл. 1), расположенный в Ольской лагуне (рис. 1), заселен полевками-экономками с гаплотипом EcbBr3 (рис. 4), который наиболее распространен у особей, обитающих вблизи пос. Ола (рис. 3). По-видимому, действие дрейфа генов на популяцию этого вида, ограниченную размерами территории островка, оказывает достаточно сильный прессинг, не позволяя закрепиться другим вариантам *cytb*-гаплотипов в генофонде полевков-экономок этого острова.

Генофонд *A. oeconomus* крупного острова Парамушир (табл. 1) Курильской гряды включает гаплотипы EcbBr6–EcbBr11, не найденные у особей других исследованных нами популяций. Транзиции в третьей позиции триплета T165C, A816G и C837T (рис. 2 и 5) являются уникальными и присутствуют у всех нуклеотидных последовательностей *cytb* полевков-экономок этого острова. Следует отметить, что *cytb*-гаплотипы *A. oeconomus*, населяющих о. Парамушир и окрестности пос. Эвенск, не только значительно отличаются от остальной нуклеотидных последовательностей субкластера EcbBr (рис. 5), но и имеют определенное сходство между собой и с вариантами *cytb* AB372197–AB372200-экземпляров (рис. 2 и 5), отловленных на п-ове Камчатка. Все эти гаплотипы относительно нуклеотидной последовательности

EcbBr1 имеют в третьей позиции кодона трансверсию C1137A и транзиции G882A, G912A. Кроме того, гаплотипы EcbBr13, EcbBr15–EcbBr17 (пос. Эвенск), EcbBr7–EcbBr11 (о. Парамушир) и AB372197–AB372200 содержат транзицию в третьей позиции кодона G297A. Гаплотипы EcbBr12, EcbBr14 (пос. Эвенск), EcbBr7–EcbBr11 и AB372197–AB372200 включают транзиции в третьей позиции кодона T1050C и C1116T (рис. 5). Полученные результаты свидетельствуют о возникновении этих нуклеотидных замен до отделения территории о. Парамушир от континентальной части, то есть ранее 10 тыс. л. н. Было обнаружено, что индексы молекулярного разнообразия нуклеотидных последовательностей *cytb* полевков-экономок, населяющих небольшие острова – Недоразумения, Талан и Уратамлян, на порядок меньше, чем аналогичные показатели открытых материковых популяций, состоящих из особей одной генетической клады – EcbCA или EcbBr. В тоже время данные параметры полевков-экономок о. Парамушир сопоставимы со значениями этих индексов в выборке особей из окрестностей пос. Армань (табл. 1). По-видимому, обширная площадь о. Парамушир препятствует сильному действию стохастических процессов в популяции мелких млекопитающих. Это позволило сформироваться в изолированной группе *A. oeconomus* ге-

нофонду, достаточно полиморфному по нуклеотидной последовательности *cytb*.

В целом было найдено, что, за исключением островных популяций Тауйской губы, индексы молекулярного разнообразия имеют высокие значения для всех исследованных выборок полевок, а также объединенной группы *A. oeconotus* (табл. 1). Ранее было показано (Avisé, 2000), что большие значения индексов молекулярного разнообразия означают стабильность популяции, имеющей в течение длительного времени высокое значение эффективной численности. По-видимому, это соответствует всем исследованным сообществам *A. oeconotus*, возможно, за исключением населения крайне небольшого о. Уратамлян.

*Филогенетические связи гаплотипов
гена цитохрома b полевок-экономок
Северного Охотоморья*

Результаты детекции филогенетических связей гаплотипов гена *cytb* представлены на дендрограмме (рис. 6). Наличие двух крупных кластеров с высокими значениями бутстреп-индексов обусловлено генетической обособленностью центрально-азиатской и берингийской линий *A. oeconotus*. Кластеры полиморфны по структуре и подразделяются на субкластеры, часть из которых имеет значимые бутстреп-индексы в узлах ветвей. В субкластере EcbCA-филогруппы вариант EcbCA1, имеющий наименьшее количество замен с нуклеотидными последовательностями других гаплотипов этой клады, возможно, является предковым. Однако данный вариант обнаружен только у особей, населяющих окрестности пос. Армань, причем он не превалирует у полевок-экономок этой выборки (рис. 3). В субкластере центрально-азиатской генетической линии наибольшее значение бутстреп-индекса (94%) у субклады гаплотипов EcbCA7, EcbCA10, EcbCA19. Полевки-экономки с этими гаплотипами были отловлены в окрестностях г. Магадан. По-видимому, в данной субкладе родоначальным является EcbCA19, имеющий минимальное количество нуклеотидных замен в этой группе по отношению к последовательности нуклеотидов EcbCA1 (рис. 2). Значимые бутстреп-индексы в узлах ветвления имеют субклады EcbCA14, EcbCA16 (84%) и EcbCA13, EcbCA17 (73%). Вероятно, данную генетическую обособленность можно объяснить географической отдаленностью, так как полевки-экономки этих гаплотипов отловлены в окрестностях пос. Охотск (рис. 1, 3).

В субкластере берингийской генетической линии наибольшее значение бутстреп-индекса (97%) у субклады гаплотипов EcbBr6–EcbBr11. Эти варианты нуклеотидных последовательностей гена *cytb* найдены у *A. oeconotus* о. Парамушир (рис. 4), крупного острова, который отделился от

континента около 10 тыс. л. н. (табл. 1). Длительный срок изоляции позволил микроэволюционным процессам сформировать уникальный генофонд популяции. Гаплотипы полевок-экономок, отловленных в окрестностях пос. Эвенск (рис. 3) образуют два субкластера со значимыми бутстреп-индексами – EcbBr12, EcbBr14 (96%) и EcbBr13, EcbBr15–EcbBr17 (71%).

*Филогенетические отношения исследованных
популяций полевок-экономок
Северного Охотоморья*

На рис. 7 показаны филогенетические отношения между популяциями полевки-экономки. Дендрограмма содержит два крупных кластера, подразделенных на компактно сгруппировавшиеся субкластеры, включающие в себя нуклеотидные последовательности центрально-азиатской и берингийской генетической линий и более обособленные ветви нуклеотидных последовательностей, смешанных по этому признаку популяций. Полевки-экономки о. Парамушир и п-ова Камчатка образуют отдельный субкластер, что отражает генетическое родство этих групп.

В табл. 3 представлены генетические дистанции (популяционные попарные F_{st}) между исследованными выборками *A. oeconotus*.

Статистически значимых различий между нуклеотидными последовательностями гена *cytb* полевок-экономок, отловленных в окрестностях г. Магадан, пос. Атарган и о. Талан, а также пос. Атарган и поселков Ола и Охотск не найдено. По-видимому, ограниченный объем выборок из окрестностей пос. Атарган (2 экз.), Охотска и о. Талан (по 7 экз.) (табл. 1) не позволил выявить реальные генетические отличия между этими популяциями. Кроме того, следует учитывать, что выборки полевок-экономок из окрестностей г. Магадан, поселков Ола и Атарган состоят из особей обеих генетических линий. Остальные выборки *A. oeconotus* имеют статистически достоверные различия (табл. 3). Наибольшие значения F_{st} найдены при сопоставлении островных выборок (табл. 3). Максимальное значение ($F_{st} = 0.9958$) обнаружено между популяциями о-вов Недоразумения и Уратамлян, заселенными полевками-экономками разных генетических линий (табл. 1). Большие генетические дистанции и высокая степень статистической достоверности для островных популяций закономерны и отражают уровень генетической обособленности генофондов изолированных популяций, сформировавшихся в результате процессов микроэволюции. Наименьшее достоверное генетическое различие обнаружено между популяциями полевок-экономок, отловленных в окрестностях г. Магадан и пос. Охотск ($F_{st} = 0.1438$, $P < 0.05$). Низкий уровень генетических различий выявлен также между

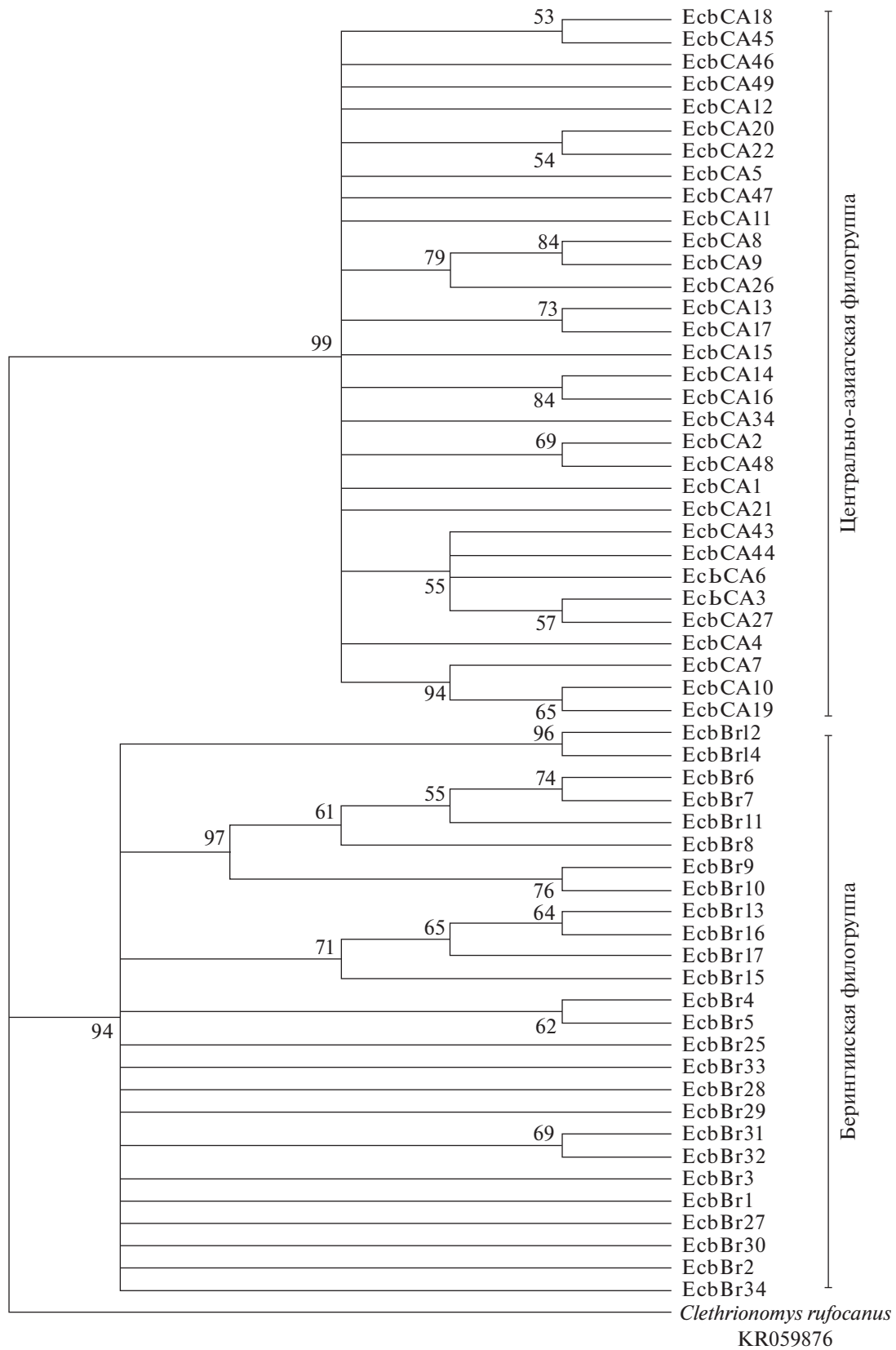


Рис. 6. ML-филогенетическое дерево, построенное по данным об изменчивости нуклеотидной последовательности гена цитохрома *b* мтДНК полевки-экономки из популяций Северного Охотоморья. В узлах ветвления указаны бутстреп-индексы (> 50%).

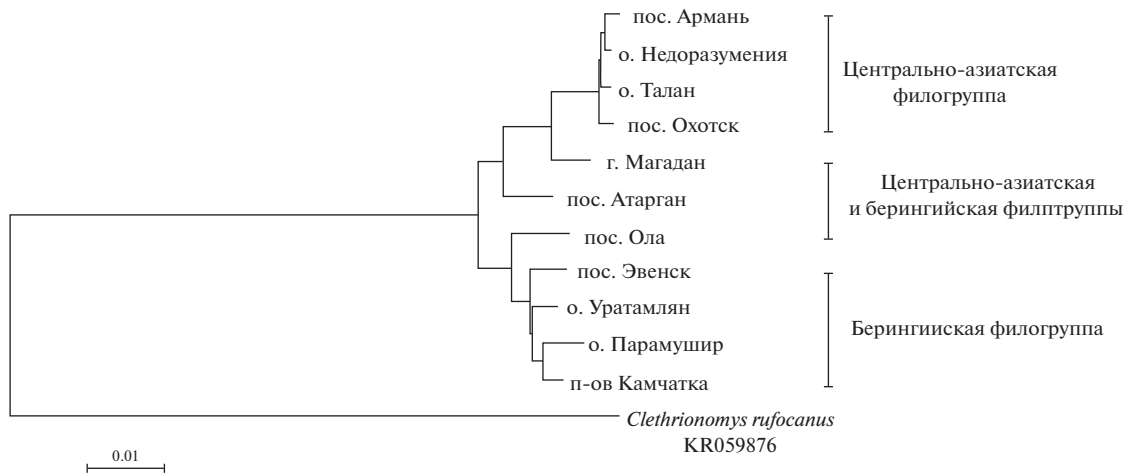


Рис. 7. Филогенетические отношения между некоторыми популяциями полевки-экономки Северного Охотоморья (NJ-дендрогрмма). Масштабный отрезок соответствует числу нуклеотидных замен на один сайт.

выборками из популяций *A. oeconotus* в окрестностях г. Магадан и пос. Армань ($F_{st} = 0.1562$, $P < 0.05$) и окрестностями пос. Ола и о. Уратамлян ($F_{st} = 0.1638$, $P < 0.05$). Остальные выборки из популяций генетически различаются с высокой достоверностью ($P = 0.00 \pm 0.00$) (табл. 3), что свидетельствует об изоляции исследованных континентальных популяций полевок-экономок.

Методом попарной дифференциации в пакете программ AMOVA рассчитана генетическая изменчивость групп популяций *A. oeconotus*, составленных по географическому критерию (рис. 1). В первую группу вошли выборки из популяций полевок-экономок, добытых в окрестностях г. Магадан, поселков Ола, Атарган, Охотск и Армань; во вторую – отловленных возле пос. Эвенск; каждая островная популяция представляет отдельную группу. При таком объединении доля межгрупповой генетической изменчивости составила 33.14%, внутригрупповая доля – 27.51% и внутрипопуляционная – 39.35%. Полученные результаты отражают высокий уровень изменчивости нуклеотидной последовательности гена *cytb* у представителей вида *A. oeconotus*, населяющих Северное Охотоморье.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате исследования полиморфизма нуклеотидной последовательности и гаплотипического разнообразия гена цитохрома *b* шести материковых и четырех островных популяций *A. oeconotus* Северного Охотоморья было установлено, что полевки-экономки из окрестностей пос. Охотск и Армань, а также о-вов Талан и Недоразумения относятся к центрально-азиатской гаплогруппе. Населяющие о. Парамушир и окрест-

ности пос. Эвенск – к берингийской. Вблизи г. Магадан, поселков Ола и Атарган обитают полевки-экономки обеих филогрупп. Все особи с небольшого о. Уратамлян Ольской лагуны принадлежат к берингийской гаплогруппе. Генофонды *A. oeconotus* о. Парамушир и о. Талан представлены уникальными для каждого из этих островов гаплотипами гена цитохрома *b*, не обнаруженными в других популяциях этого вида. Формирование генетической структуры генофондов изолированных групп полевок-экономок островных популяций является следствием синергии эффекта основателя и микроэволюционных процессов. Интенсивность дрейфа генов зависит от численности популяции, способной обитать на территории конкретного острова. Обнаружена идентичность части нуклеотидных замен в последовательностях гена *cytb* у полевок-экономок, населяющих острова и сопредельные им материковые территории, что свидетельствует об общности их происхождения.

Полученные результаты показывают, что *A. oeconotus*, заселяющие охотоморское побережье западнее г. Магадан, представлены центрально-азиатской филогруппой. В окрестностях Магадана большая часть популяции также состоит из полевок-экономок этой генетической линии, однако треть выборки составляют особи берингийской филогруппы. Восточнее Магадана в исследованных выборках доля полевок-экономок берингийской линии увеличивается, а возле пос. Эвенск и на о. Парамушир отловлены особи только этой генетической клады. Свообразие выявленной генетической структуры популяций *A. oeconotus* Северного Охотоморья обусловлено ее формированием в результате постледникового заселения данной территории носителями цен-

Таблица 3. Генетические дистанции между выборками из популяций полевок-экономок Северного Охотоморья

Локальность	Окрестности населенного пункта								Острова			
	Магадан	Ола	Атарган	Армань	Охотск	Эвенск	Недоразумения	Талан	Уратамлян	Парамушир		
Окрестности населенных пунктов	Магадан	—	0.7387 ± 0.0403	0.0090 ± 0.0091	0.0270 ± 0.0139	0.00 ± 0.00	0.0541 ± 0.0201	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00		
	Ола	0.2709	—	0.2432 ± 0.0385	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	0.0180 ± 0.0121	0.00 ± 0.00		
	Атарган	-0.0573 н.д.	-0.0327 н.д.	—	0.0090 ± 0.0091	0.0721 ± 0.0227	0.00 ± 0.00	0.0451 ± 0.0203	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00		
	Армань	0.1562	0.5763	0.6517	—	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00		
	Охотск	0.1438	0.5033	0.4546 н.д.	0.3986	—	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00		
Эвенск	0.4818	0.2499	0.5187	0.8594	0.8236	—	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00			
Острова	Недоразумения	0.2056	0.5818	0.7953	0.5187	0.5885	0.8924	—	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00		
	Талан	0.1473 н.д.	0.5311	0.5991	0.5057	0.5429	0.8497	0.9042	—	0.00 ± 0.00		
	Уратамлян	0.5377	0.1638	0.7675	0.9523	0.9577	0.5576	0.9958	0.9940	0.00 ± 0.00		
	Парамушир	0.6099	0.4696	0.7999	0.9297	0.9239	0.6653	0.9525	0.9405	—		

Примечание: под диагональю — генетические дистанции между выборками (популяционные попарные Fst); над диагональю — уровень значимости P; н.д. — различия недостоверны.

трально-азиатской и берингийской гаплогрупп. Разделение этих генетических линий произошло в среднем плейстоцене — 0.21–0.394 млн л. н. (Brunhoff et al., 2003; Galbreath, Cook, 2004). В позднем плейстоцене на Северо-Востоке Азии уже были представлены полевки-экономки обеих филогрупп. Носители центрально-азиатской линии занимали западную часть охотоморского побережья. Полевки-экономки берингийской линии населяли Камчатку и Чукотку, откуда в период низкого стояния уровня моря проникли на Аляску. Часть этой популяции осталась на о. Парамушир после его отделения от Камчатки. По-видимому, с окончанием последнего оледенения *A. oesoptus* берингийской клады с камчатского рефугиума расселились на запад по прибрежной части Охотского моря. Полевки-экономки центрально-азиатской линии в это же время расселялись на восток. В результате встречной экспансии двух филогрупп на северном побережье Тауйской губы в бассейнах рек Дукча и Ола образовались смешанные популяции *A. oesoptus*. В настоящее время линия разграничения ареалов этих клад расположена несколько восточнее г. Магадан.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

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 Дальневосточного отделения Российской академии наук).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Велижанин А.Г. Время изоляции материковых островов северной части Тихого океана // ДАН СССР. 1976. Т. 231. № 1. С. 205–207.
- Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А., Боевский Г.Г., Ревин Ю.В. Стабильность кариотипа полевки-экономки (*Microtus oesoptus*) в центральной части ареала и история становления современного ареала вида // Зоол. журн. 1986. Т. 65. Вып. 11. С. 1705–1715.
- Григорьева О.О., Борисов Ю.М., Стахеев В.В. и др. Генетическая структура популяций обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L., 1758 (Mammalia, Lipotyph-
la) на сплошных и фрагментированных участках ареала // Генетика. 2015. Т. 51. № 6. С. 711–723.
- Джиския Е.Л., Колесников А.А., Чудакова Д.А. и др. Генетический полиморфизм командорских популяций песцов // Генетика. 2007. Т. 43. № 9. С. 1239–1245.
- Докучаев Н.Е. Особенности распространения землероек (*Soricomorpha*) и грызунов (*Rodentia*) на материковом побережье Охотского моря // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. 2012. № 3. С. 118–123.
- Докучаев Н.Е. Хребет Джугджур как географическая преграда для распространения животных (на примере землероек-бурозубок) // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. 2019. № 4. С. 66–72.
- Костенко В.А. Грызуны (*Rodentia*) Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 2000. 210 с.
- Костенко В.А., Нестеренко В.А., Трухин А.М. Млекопитающие Курильского архипелага. Владивосток: Дальнаука, 2004. 186 с.
- Малярчук Б.А., Деренко М.В., Денисова Г.А. Изменчивость митохондриального генома россомахи (*Gulogulo*) // Генетика. 2015. Т. 51. № 11. С. 1291–1296.
- Павлинов И.Я., Лисовский А.А. Млекопитающие России: систематико-географический справочник. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2012. 604 с.
- Переверзева В.В., Павленко М.В. Разнообразие строения гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК полевой мыши *Apodemus agrarius* Pallas, 1771 из популяций юга Дальнего Востока России // Изв. РАН. Серия Биол. 2014. № 1. С. 5–16.
- Переверзева В.В., Примаков А.А., Дубинин Е.А. Генетическая структура популяций красной полевки *Myodes* (= *Clethrionomys*) *rutilus* Pallas, 1779 Северного Приохотья по данным об изменчивости нуклеотидных последовательностей гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК // Вавил. журн. генетики и селекции. 2013а. Т. 17. № 3. С. 435–443.
- Переверзева В.В., Примаков А.А., Дубинин Е.А. Филогенетические отношения популяций красной полевки *Myodes* (= *Clethrionomys*) *rutilus* Pallas, 1779 Северного Приохотья и Колымского региона // Вавил. журн. генетики и селекции. 2013б. Т. 17. № 3. С. 444–451.
- 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 // Вестн. СВНЦ. 2018. № 1. С. 101–112.
- Хорева М.Г., Зеленская Л.А., Андриянова Е.А. Формирование растительного покрова на островных барах Ольской лагуны (Охотское море) в условиях быстрорастущей численности морских птиц // Сиб. экол. журн. 2016. № 3. С. 299–312.
- Чернявский Ф.Б. Млекопитающие крайнего северо-востока Сибири. М.: Наука, 1984. 389 с.
- Юдин Б.С., Кривошеев В.Г., Беляев В.Г. Мелкие млекопитающие Севера Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1976. 270 с.

- Abramson N.I., Tikhonova E.P. Reevaluation of taxonomic structure of the root vole (*Microtus oeconomus* Pallas, 1776, Rodentia, Arvicolidae) from the territory of the former USSR based on evidence from craniometric and molecular data // Russ. J. Theriol. 2005. V. 4. № 1. P. 63–73.
- Avise J.C. Phylogeography: the history and formation of species. Cambridge, Massachusetts: Harvard Univ. Press, 2000. 447 p.
- Brunhoff C., Galbreath K.E., Fedorov V.B. et al. Holarctic phylogeography of the root vole (*Microtus oeconomus*): implications for late Quaternary biogeography of high latitudes // Mol. Ecol. 2003. V. 12. № 4. P. 957–968.
- Brunhoff C., Yoccoz N.G., Ims R.A., Jaarola M. Glacial survival or late glacial colonization? Phylogeography of the root vole (*Microtus oeconomus*) in north-west Norway // J. Biogeogr. 2006. V. 33. P. 2136–2144.
- Dabrowski M.J., Pomorski J.J., Gliwicz J. Cytochrome *b* gene (*cytb*) sequence diversity in a *Microtus oeconomus* population from Białowieża Primeval Forest // Acta Theriol. 2013. V. 58. P. 119–126.
- 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. P. 47–65.
- Excoffier L., Laval G., Schneider S. Arlequin ver. 3.0: an integrated software package for population genetics data analysis // Evol. Bioinform. Online. 2005. V. 1. P. 47–50.
- Fink S., Fischer M.C., Excoffier L., Heckel G. Genomic scans support repetitive continental colonization events during the rapid radiation of voles (Rodentia: *Microtus*): the utility of AFLPs versus mitochondrial and nuclear sequence markers // Syst. Biol. 2010. V. 59. № 5. P. 548–572.
- Fulgione D., Guglielmi S., Odierna G. et al. Morphological differentiation and genetic structure in island lizard populations // Zool. Sci. 2008. V. 25. P. 465–474.
- Galbreath K.E., Cook J.A. Genetic consequences of Pleistocene glaciations for the tundra vole (*Microtus oeconomus*) in Beringia // Mol. Ecol. 2004. V. 13. P. 135–148.
- Hanazaki K., Tomozawa M., Suzuki Y. et al. Estimation of evolutionary rates of mitochondrial DNA in two Japanese wood mouse species based on calibrations with Quaternary environmental changes // Zool. Sci. 2017. V. 34. № 3. P. 201–210.
- 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.
- Haring E., Sheremetyeva I., Kryukov A. Phylogeny of Palearctic vole species (genus *Microtus*, Rodentia) based on mitochondrial sequences // Mamm. Biol. – Zeitschrift für Säugetierkunde. 2011. V. 76. № 3. P. 258–267.
- Hinten G., Harriss F., Rossetto M., Braverstock P.R. Genetic variation and island biogeography: microsatellite and mitochondrial DNA variation in island populations of the Australian bush rat, *Rattus fuscipes greyii* // Conserv. Genet. 2003. V. 4. P. 759–778.
- Jancewicz E., Falkowska E., Ratkiewicz M. mtDNA evidence for a local northern latitude Pleistocene refugium for the root vole (*Microtus oeconomus*, Arvicolinae, Rodentia) from Eastern Poland // J. Zool. Syst. Evol. Res. 2015. V. 53. № 4. P. 331–339.
- Iwasa M.A., Kostenko V.A., Frisman L.V., Kartavtseva I.V. Phylogeography of the root vole *Microtus oeconomus* in Russian Far East: a special reference to comparison between Holarctic and Palaearctic voles // Mamm. Study. 2009. V. 34. P. 123–130.
- Kohli B.A., Fedorov V.B., Waltari E., Cook J.A. Phylogeography of a Holarctic rodent (*Myodes rutilus*): testing high-latitude biogeographical hypotheses and the dynamics of range shifts // J. Biogeogr. 2015. V. 42. № 2. P. 377–389.
- Lisovsky A.A., Petrova T.V., Yatsentyuk S.P. et al. Multilocus phylogeny and taxonomy of East Asian voles *Alexandromys* (Rodentia, Arvicolinae) // Zool. Scripta. 2018. V. 47. Iss. 1. P. 9–20.
- Nei M. Molecular evolutionary genetics. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1987. 495 p.
- Nei M., Kumar S. Molecular evolution and phylogenetic. N.Y.: Oxford Univ. Press, 2000. 333 p.
- Petrova T.V., Zakharov E.S., Samiya R., Abramson N.I. Phylogeography of the narrow-headed vole *Lasiopodomys (Stenocranius) gregalis* (Cricetidae, Rodentia) inferred from mitochondrial cytochrome *b* sequences: an echo of Pleistocene prosperity // J. Zool. Syst. Evol. Res. 2015. V. 53. № 2. P. 97–108.
- Shenbrot G.I., Krasnov B.R. An atlas of the geographic distribution of the arvicoline rodents of the world (Rodentia, Muridae: Arvicolinae). Sofia: Pensoft Publishing, 2005. 336 p.
- Suzuki H., Yasuda S.P., Sakaizumi M. et al. Differential geographic patterns of mitochondrial DNA variation in two sympatric species of Japanese wood mice, *Apodemus speciosus* and *A. argenteus* // Gen. Genet. Syst. 2004. V. 79. Iss. 3. P. 165–176.
- Suzuki Y., Tomozawa M., Koizumi Y. et al. Estimating the molecular evolutionary rates of mitochondrial genes referring to Quaternary Ice Age events with inferred population expansions and dispersals in Japanese *Apodemus* // BMC Evol. Biol. 2015. V. 15. P. 187.
- Tamura K., Stecher G., Peterson D. et al. MEGA-6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. // Mol. Biol. Evol. 2013. V. 30. P. 2725–2729.
- 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.

Variability of the Cytochrome *b* mtDNA Gene of the Root Vole (*Alexandromys oeconomus* Pallas, 1776) from the Northern Coast of the Sea of Okhotsk

V. V. Pereverzeva^{a, *}, N. E. Dokuchaev^a, A. A. Primak^a, E. A. Dubinin^a, and S. V. Kiselev^a

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

^{*}*e-mail: vvpereverzeva@mail.ru*

The nucleotide sequence polymorphism and haplotype diversity of the cytochrome *b* gene in samples of the Tundra vole (*Alexandromys oeconomus*) from 6 mainland and 4 island populations of the Northern Ochotomorye were studied. It was found 58 haplotypes of the cytochrome *b* gene (32 Central Asian and 26 Beringian phylogroups), differing from each other by 96 nucleotide substitutions. The gene pools of voles from Paramushir and Talan islands are represented by cytochrome *b* gene haplotypes unique for each of these islands, which were not found in other populations. The identity (similarity) of some nucleotide substitutions in the *cytb* gene sequences of individuals inhabiting islands and adjacent mainland territories has been established. This testifies to the generality of their origin. The values of molecular diversity indices in most of the studied samples indicate the stability of populations with a long time of high effective abundance. Genetic differences between most of the studied samples are statistically significant. The peculiarity of the genetic structure of *A. oeconomus* populations in the Northern Okhotomorye was formed as a result of the settlement of this territory in the west by representatives of the Central Asian and in the east – by Beringian haplogroups and the formation of mixed populations in the Dukcha and Ola river basins. At present, the line of demarcation between these clades is located somewhat to the east of Magadan.

Keywords: root vole, *Alexandromys oeconomus*, cytochrome *b* (*cytb*) gene, genetic polymorphism, phylogenetic analysis, coast of the Sea of Okhotsk