УДК 575.22:599.323.5

ФОРМИРОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЙ ПОЛЕВКИ (*ALEXANDROMYS FORTIS*, RODENTIA, ARVICOLINAE) НА СЕВЕРНОЙ ПЕРИФЕРИИ АРЕАЛА

© 2022 г. И. Н. Шереметьева^{*a*, *}, И. В. Картавцева^{*a*}, М. В. Павленко^{*a*}, И. В. Моролдоев^{*b*}, Ю. А. Баженов^{*c*}, Ф. Н. Голенищев^{*d*}

^аФедеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток, 690022 Россия

^bИнститут систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, 630091 Россия

^сИнститут природных ресурсов, экологии и криологии СО РАН, Чита, 672014 Россия

^dЗоологический институт РАН, Санкт-Петербург, 199034 Россия

*e-mail: sheremet76@yandex.ru

Поступила в редакцию 24.09.2021 г. После доработки 24.03.2022 г. Принята к публикации 02.04.2022 г.

По данным изменчивости контрольного региона мтДНК изучена генетическая структура дальневосточной полевки (*Alexandromvs fortis* (Büchner 1889)) на северной периферии ареала. Показано высокое гаплотипическое и нуклеотидное разнообразие на севере ареала вида. Разнообразие обусловлено присутствием двух линий, которые формируют на дендрограммах филогенетические субклады в пределах линии NORTH. Гаплотипы субклады MAIN имеют широкое географическое распространение. Распространение гаплотипов субклады ISL приурочено в основном к островам архипелага Римского-Корсакова Японского моря (Большой Пелис и Матвеева) и Баргузинской котловине в Бурятии, также с небольшой частотой они встречаются в локальных материковых популяциях на юге Дальнего Востока. Отмечено, что гаплотипы субклады ISL близки к таковым, выявленным ранее на ископаемом материале из пещерных отложений юга Приморского края. Рассмотрено несколько альтернативных гипотез о путях формирования такой филогеографической структуры. Высказано предположение о существовании в северной части ареала локальных участков с подходящими условиями для обитания дальневосточной полевки. Эти участки способствовали сохранению особей, имеющих гаплотипы субклады ISL. Эти локальные участки можно рассматривать как микрорефугиумы, сыгравшие важную роль в поддержании высокого генетического разнообразия вида на юге Дальнего Востока России. Вторичное расселение линии, соответствующей субкладе МАІЛ, произошло, вероятно, уже после завершения климатического минимума, во время широкой экспансии вида на север из южного макрорефугиума. Нами также рассмотрена гипотеза о существовании двух макрорефугиумов, в которых формировались две линии, представленные субкладами MAIN и ISL. Нынешнее распространение этих линий обусловлено случайной фиксацией более редких гаплотипов субклады ISL в небольших изолированных популяциях.

Ключевые слова: филогеография, контрольный регион мтДНК, Alexandromys fortis, изменчивость, микрорефугиумы

DOI: 10.31857/S0044513422080098

Дальневосточная полевка (Alexandromys fortis (Büchner 1889)) — политипический вид, распространенный на обширной территории Маньчжуро-Китайской подобласти Восточной Палеарктики (Громов, Ербаева, 1995; Batsaikhan, Tsytsulina, 2016). Ареал A. fortis представлен несколькими крупными изолятами (рис. 1A) (Shenbrot, Krasnov, 2005), а на его периферии имеется ряд малых изолированных популяций: на островах залива Петра Великого Японского моря (Чугунов, Катин, 1984; Костенко, 2000; Шереметьев, 2001), на севере о-ва Сахалин (Воронов, 1992; Тиунов и др., 2009) и в Баргузинской котловине в Бурятии (Громов, Ербаева, 1995). Как обитатель лесной и лесостепной зоны (Batsaikhan, Tsytsulina, 2016), этот вид преимущественно приурочен к влажным биотопам, расположенным по берегам рек, озер и болот, а также морских побережий, что объясняет его мозаичное распределение. Известно семь подвидов дальневосточной полевки: *A. fortis fortis* (Buchner 1889), описан из Приордосских районов Китая, распространен в провинции Шеньси,



Рис. 1. Ареал (*A*) и места сбора материала (*B* и *C*) дальневосточной полевки. Ареал вида приведен по: Шенброт, Краснов (Shenbrot, Krasnov, 2005). Коды выборок соответствуют таковым в табл. 1. Звездочкой указаны места первоописания подвидов. Пунктирной линией указана предполагаемая граница между подвидами *A. f. michnoi* и *A. f. pelliceus* в Забайкалье. Стрелкой указаны места обнаружения особей, имеющих мтДНК филогруппы ISL.

Нинся-Хуэйском автономном районе на юге Внутренней Монголии Китая; А. f. calamorum (Thomas 1902), описан из окрестностей г. Нанкин (провинция Цзянсу, Китай), распространен в провинциях Аньхой, Чжэцзян, Цзянси, Хунань, Хубэй, Цзянсу и окрестностях Шанхая; A. f. michnoi (Kastschenko 1905), описан из Юго-Западного Забайкалья, близ г. Кяхта в бассейне р. Чикой, населяет Западное и Восточное Забайкалье; A. f. pelliceus (Thomas 1911), описан из поймы р. Уссури, распространен на юге Дальнего Востока России (Приморский край, юг Хабаровского края, Еврейская автономная обл. и юг Амурской обл.), в провинциях Хэйлунцзян, Цзилинь и в северовосточной части Внутренней Монголии Китая; А. f. dolichocephalus (Mori 1930), описан из центральной части Северо-Восточного Китая, обитает в провинциях Ляонин, Гирин (Цзилинь) и Внутренней Монголии Китая; A. f. uliginosus

(James et Jonson 1955), описан из центральной части Корейского п-ова; *А. f. fujianensis* (Hong 1981), описан из провинции Фуцзянь, Китай. Принято считать, что на территории России встречаются два морфологически слабо обособленных подвида: *А. f. michnoi* и *А. f. pelliceus* (Громов, Поляков, 1977). Относительно границ распространения этих подвидов мнения расходятся (Виноградов, 1933; Фетисов, 1940; Огнев, 1950; Лукашин, 1975).

Благодаря широкому ареалу, большому количеству и разнообразию изолированных популяций, дальневосточная полевка представляет большой интерес для филогеографических исследований (Chelomina, Sheremetyeva, 2007; Шереметьева и др., 2006; Haring et al., 2011; Гуськов, Шереметьева, 2012; Guo et al., 2012; Gao et al., 2017; Lissovsky et al., 2018), которыми, тем не менее, ареал вида охвачен еще не в полной мере. Наиболее масштабная работа по филогеографи-

ческой структуре *A. fortis* была выполнена Гао с соавторами (Gao et al., 2017), которые проанализировали 86 животных из 6 провинций Китая и выделили три группы (NORTH, SOUTH и GX) с четкой географической приуроченностью. Также были изучены взаимоотношения между подвидами дальневосточной полевки, обитающими в центральной части ареала. В то же время, филогенетические связи двух подвидов *A. fortis*, обитающих в северной части ареала (на территории России), остаются неясными. Кроме того, до сих пор остается неисследованным ряд изолированных популяций на периферии ареала.

Целью настоящей работы является исследование генетической структуры дальневосточной полевки (*A. fortis*) на периферии северной части ареала по результатам анализа изменчивости контрольного региона митохондриальной ДНК.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе использовано 142 особи *А. fortis*, отловленные в 55 локальных популяциях (включая 13 островных) на севере ареала: на юге Дальнего Востока России, в Забайкальском крае, Бурятии, Монголии и Китае (табл. 1, рис. 1*В* и 1*С*). Образцы собственных сборов хранятся в коллекции тканей млекопитающих ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток.

Выделение ДНК осуществляли методом солевой экстракции (Aljanabi, Martinez, 1997) из фиксированных в спирте мышц и печени. Подробная методика по приготовлению реакционной смеси, схема ПЦР-реакции и подготовки проб к секвенированию были описаны ранее (Шереметьева и др., 2015). Нуклеотидную последовательность контрольного региона определяли на автоматическом секвенаторе ABI Prizm 3130 на базе Центра коллективного пользования ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток. От всех дальневосточных полевок из наших сборов были получены полные нуклеотилные последовательности контрольного региона, которые внесены в Genbank/NCBI под номерами MZ056579-MZ056719. Кроме того, в анализ включены полученные нами ранее и помещенные в Genbank/NCBI под номерами HM135815–HM135852 (Haring et al., 2011) 38 нуклеотидных последовательностей контрольного региона дальневосточных полевок из популяций России, а также 86 нуклеотидных последовательностей контрольного региона полевок из Китая, Genbank/NCBI KJ207290-KJ207373, FJ597650-FJ597731 и GU474450-GU474511 (Guo et al., 2012; Gao et al., 2017). В качестве внешней группы нами выбрана полевка-экономка (A. oeconomus) № HM135920 (Haring et al., 2011).

Редактирование и выравнивание полученных последовательностей проводили с использовани-

ем программы BioEdit 7.0.9.0 (Hall, 1999). Длина последовательностей варьировала от 925 до 958 п.н., а после выравнивания составила 905 п.н. Построение филогенетических деревьев методом максимального правдоподобия (Maximum Likelihood) выполнено в программе MEGA X (Kumar et al., 2018). Нами использована модель Hasegawa-Kishino-Yano с G-распределением (BIC = 8847.319), лостоверность кластеризации оценивалась с помощью бутстрэп-анализа (1000 повторностей). Сети гаплотипов построены с помощью программы Network 10.0.0.0 с использованием метода "median joining" (Bandelt et al., 1999). При построении филогенетических деревьев и сетей делеции не учитывались. Расчет показателей генетического разнообразия (нуклеотидного (π) и гаплотипического (*h*) разнообразия, числа вариабельных сайтов (Vs), среднего числа попарных нуклеотидных различий (k)), а также построение графика распределения попарных нуклеотидных различий между гаплотипами выполнены с помощью программы DnaSP 6.00 (Rozas et al., 2017). Расчет статистик нейтральности (Tajima' D и Fu's F), анализ демографической и пространственной экспансии проводили в программе Arlequin 3.5 (Excoffier, Lischer, 2010).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В выборке из 142 особей *А. fortis*, не исследованных ранее, обнаружено 116 гаплотипов, из которых 111 выявлены впервые. С учетом гаплотипов, описанных ранее (Haring et al., 2011; Guo et al., 2012; Gao et al., 2017), их общее число для вида составляет 209, а число вариабельных сайтов — 169 (табл. 2). В целом, для вида отмечено высокое гаплотипическое (94%) и нуклеотидное (1.63%) разнообразие.

ML-филогенетическая реконструкция продемонстрировала разделение всех гаплотипов *A. fortis* на три обособленные клады с высокими бутстреп поддержками (рис. 2). Эти клады соответствуют филогенетическим линиям NORTH, SOUTH и GX, выделенным ранее на территории Китая (Gao et al., 2017). Все гаплотипы дальневосточных полевок с территории России, выявленные в ходе данной работы, принадлежали к линии NORTH.

В пределах линии SOUTH можно выделить три субклады: HN, FJ-1 и FJ-2 (рис. 2 и 3). Гаплотипы этих групп, так же как и линии GX, имеют четкую географическую локализацию. При этом гаплотипы, относящиеся к сильно дифференцированным субкладам FJ-1 и FJ-2, были обнаружены у особей из одной локальной популяции в провинции Фуцзянь, Китай (Gao et al., 2017). Показатели гаплотипического и нуклеотидного разнообразия в субкладах линии SOUTH и в пределах линии GX не превышают значений 0.723 и

ШЕРЕМЕТЬЕВА и др.

Код выборки	Выборка (число образцов)	Координаты	Число гаплотипов	Филогруппа					
_	A f pelliceus (Thom	as 1911)							
Островнь	е популянии	us 1911)							
Островных популяции Острова защива Петра Великого (Японское море)									
PUT*#	о-в Путятина ($n = 3$)	42.83° N. 132.42° E	3	MAIN					
LIS*#	о-в Лисий (<i>n</i> = 4)	42.76° N. 132.91° E	4	MAIN					
RUS#	о-в Русский (<i>n</i> = 1)	43.00° N. 131.85° E	1	MAIN					
POP*#	о-в Попова (<i>n</i> = 2)	42.95° N, 131.72° E	2	MAIN					
REI*#	о-в Рейнеке (<i>n</i> = 2)	42.90° N, 131.72° E	1	MAIN					
KL*#	о-в Клыкова (<i>n</i> = 3)	42.94°N, 131.77° E	3	MAIN					
RIK*#	о-в Рикорда (<i>n</i> = 5)	42.87° N, 131.65° E	5	MAIN					
FUR#	о-в Фуругельма ($n = 2$)	42.47° N, 130.92° E	2	MAIN					
MAT*#	о-в Матвеева $(n = 8)$	42.67° N, 131.43° E	7	ISL					
BP#	о-в Большой Пелис (<i>n</i> = 5)	42.66° N, 131.46° E	4	ISL					
PAX#	о-в Пахтусова (<i>n</i> = 4)	42.90° N, 131,65° E	3	MAIN					
UNK#	камни Унковского (n = 1)	42.82° N, 132.37° E	1	MAIN					
l	О-в Сахалин								
SAX	Залив Помрь (<i>n</i> = 3)	53.69° N, 142.59° E	3	MAIN					
Материк	овые популяции								
	Приморский край								
KHAS*#	Хасанский р-н, окр. пос. Хасан (<i>n</i> = 9)	42.43° N, 130.65° E	9	MAIN					
NAX*#	Окр. г. Находка (<i>n</i> = 4)	42.88° N, 132.74° E	2	MAIN					
US*#	Окр. г. Уссурийск (<i>n</i> = 1)	43.63° N, 132.22° E	1	MAIN					
KROU*	Окр. с. Кроуновка (<i>n</i> = 1)	43.70° N, 131.60° E	1	ISL					
KAR*	Падь "Карантинная" (<i>n</i> = 1)	40.68° N, 131.47° E	1	MAIN					
ILI*	Окр. с. Ильичевка (<i>n</i> = 1)	44.20° N, 131.92° E	1	MAIN					
TAM	Лесозаводский р-н, окр. пос. Тамга (<i>n</i> = 4)	45.57° N, 133.61° E	4	MAIN					
KIEV	Лазовский р-н, окр. с. Киевка (<i>n</i> = 4)	42.84° N, 133.69° E	3	MAIN					
I	Хабаровский край								
KHAB	Окр. г. Хабаровск, с. Галкино (<i>n</i> = 14)	42.78° N, 134.28° E	13	MAIN (8), ISL (5)					
BIK	Окр. г. Бикин (<i>n</i> = 8)	46.83° N, 134.25° E	8	MAIN (7), ISL (1)					
KOM *	Окр. г. Комсомольск на Амуре ($n = 3$)	50.50° N, 136.99° E	3	MAIN					
SUS*	Окр. пос. Сусанино (<i>n</i> = 2)	52.73° N, 140.11° E	2	MAIN					
VLAS*	Окр. пос. Власьево (<i>n</i> = 1)	53.42° N, 140.91° E	1	ISL					
UDA*	Река Уда (<i>n</i> = 2)	54.70° N, 135.26° E	2	MAIN					
MAR*	Окр. пос. Мариинское (<i>n</i> = 1)	51.71° N, 140.21° E	1	MAIN					
ZAB	Заказник Забеловский (n = 2)	48.94° N, 133.12° E	2	MAIN					
	Еврейская автономная область								
TUN	Пос. Даниловка, река Тунгуска (n = 2)	48.59° N, 134.60° E	2	MAIN					
BIR	Окр. г. Биробиджан (<i>n</i> = 1)	48.73° N, 133.04° E	1	MAIN					
BID	Окр. пос. Биджан (<i>n</i> = 8)	47.99° N, 131.96° E	7	MAIN					
LEN	Окр. пос. Ленинское (<i>n</i> = 2)	47.93° N, 132.60° E	2	MAIN					
YAR*	Река Бира, Желтый Яр (<i>n</i> = 2)	48.57° N, 133.05° E	1	MAIN					
OBL	Окр. г. Облучье (<i>n</i> = 5)	48.93° N, 130.70° E	5	MAIN					

Таблица 1. Материал для исследования контрольного региона мтДНК Alexandromys fortis

ФОРМИРОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ

Кол Число Координаты Филогруппа Выборка (число образцов) гаплотипов выборки Амурская область 9 BUR Пойма ниж. течения реки Бурея (n = 9) 49.71° N. 129.69° E MAIN **BLAG*** Окр. г. Благовещенск (n = 4)50.31° N, 127.48° E 4 MAIN KAS* 48.97° N. 130.07° E Окр. пос. Касаткино (n = 1)1 MAIN MAIN 50.89° N, 128.65° E BEL Окр. г. Белогорск (*n* = 1) 1 BELO Окр. с. Белоярово (*n* = 1) 51.60° N, 128.77° E 1 MAIN Север Китая CHIN Окр. пос. Хэйхе (*n* = 4) 50.25° N, 127.54° E 4 MAIN 47.50° N, 133.50° E 3 HLJ** Окр. г. Цзямусы, пров. Хэйлүнцзян (n = 3) MAIN FU** Окр. пос. Фуюань, пров. Хэйлунцзян (n = 2) 48.35° N, 134.28° E 2 MAIN A. f. michnoi (Kastschenko 1905) Бурятия ULA Окр. г. Улан-Удэ (*n* = 9) 51.82° N, 107.41° E 9 MAIN OSH* Окр. г. Улан-Удэ, с. Ошурково (*n* = 13) 51.95° N, 107.48° E 12 MAIN SEL Дельта реки Селенга. 52.15° N. 106.34° E MAIN 1 окр. с. Степной Дворец (*n* = 1) BAR 53.60° N, 109.70° E ISL Окр. с. Баргузин (*n* = 1) 1 INA Баргузинская котловина, окр. с. Ина-соел (n = 1) 53.76° N, 110.23° E 1 ISL Забайкальский край Река Онон, восточней устья р. Иля, ONON 50.43° N, 113.79° E 3 MAIN Нарин-Кундуй (*n* = 3) BORZ Ононский р-н, Усть Борзя, река Борзя (n = 4) 50.62° N, 115.66° E 4 MAIN URUL Приаргунский р-н, река Урулюнгуй (n = 1) 50.32° N. 118.99° E 1 MAIN VAS Борзинский р-н, с. Васильевский хутор (n = 2) 50.59° N, 117.80° E 1 MAIN ILA Иля (n = 2) 50.81° N, 113.58° E 2 MAIN PER Окр. пос. Первомайский (n = 1) 51.65° N, 115.80° E 1 MAIN Аймак Дорнод, Монголия KER 50 км на северо-восток от г. Чойбалсан, 48.36° N, 115.35° E 1 MAIN нижнее течение р. Керулен (n = 1)A. f. fortis (Buchner 1889) NX** 38.20° N, 106.20° E Нинся-хуэйский автономный p-н, Китай (n = 20) 3 MAIN 36.60° N, 105.32° E NIN** (n = 1)1 MAIN A. f. dolichocephalus (Mori 1930) JL** Пров. Цзилинь, Китай (*n* = 1) 43.50° N, 125.60° E 1 MAIN A. f. calamorum (Thomas 1902) DON** оз. Дунтинху, пров. Хунань, Китай (*n* = 164) 29.32° N, 112.95° E 30 HN 29.10° N, 112.50° E HN** (n = 19)3 HN A. f. fujianensis (Hong 1981) 27.10° N, 117.20° E FJ** 5 Пров. Фуцзянь, Китай (*n* = 20) FJ-1(2), FJ-2(3) A. f. subspecies GX** 25.20° N, 110.10° E GX Гуанси-Чжуанский автономный р-н, 10 Китай (*n* = 20)

Таблица 1. Окончание

Примечания. * Материал из выборки частично использован в работе Харинг с соавторами (Haring et al., 2011), ** Данные из работы Гао с соавторами (Gao et al., 2017), # – материал использован в работе Шереметьевой (2020).

ШЕРЕМЕТЬЕВА и др.

	GX	SOUTH			NORTH		D
Показатель		FJ-1	FJ-2	HN	MAIN	ISL	все
n	20	5	15	163	184	23	410
N	11	2	3	33	139	21	209
Vs	16	2	2	30	120	29	169
$h \pm SD$	0.726 ± 0.092	0.535 ± 0.016	0.514 ± 0.014	0.693 ± 0.026	0.972 ± 0.009	0.957 ± 0.034	0.9428 ± 0.0068
$k \pm SE$	4.74 ± 2.42	0.80 ± 0.68	0.68 ± 0.07	2.81 ± 1.49	7.48 ± 3.51	5.85 ± 2.90	14.436
$\pi\pm SD$	0.0053 ± 0.0003	0.0008 ± 0.0001	0.0007 ± 0.0006	0.0031 ± 0.0018	0.0082 ± 0.0004	0.0065 ± 0.0003	0.0163 ± 0.0003
Tajima's D (P)	0.65(>0.10)	-0.001(>0.10)	-0.02(>0.10)	-1.61(<0.05)	-2.32(0.000)	-1.99(<0.05)	-1.45(>0.10)
Fu's F(P)	-20.03(0.000)	-5.41(0.000)	-6.40(0.000)	-26.48(0.000)	-24.59(0.000)	-12.95(0.000)	-34.36(0.000)

Таблица 2. Показатели генетического разнообразия филогрупп Alexandromys fortis

Примечания. n — объем выборки, N — число гаплотипов, V_S — число вариабельных сайтов, k — среднее число попарных нуклеотидных различий, h — гаплотипическое разнообразие, π — нуклеотидное разнообразие, Tajima's D — коэффициент теста Таджимы, Fu's F — коэффициент теста Фу, SD — стандартное отклонение, SE — стандартная ошибка, P — уровень значимости.

Таблица 3. Показатели демографической экспансии филогрупп Alexandromys fortis

Показатели	GX	SOUTH			NORTH	
Показатель		FJ-1	FJ-2	HN	MAIN	ISL
τ	6.6	0.0	0.7	2.1	6.2	4.7
Θ_0	0.00	0.00	0.00	0.54	2.05	1.42
Θ_1	13.32	99999	99999	25.63	50.70	92.34
SSD(P)	0.012(0.57)	0.32(0.000)	0.006(0.57)	0.002 (0.38)	0.005(0.87)	0.009(0.27)

Примечания. τ – время экспансии в мутационных единицах, θ – мутационные параметры на начальном (θ₀) и конечном (θ₁) этапах роста численности, SSD – сумма квадратов отклонений между наблюдаемым и ожидаемым распределением попарных нуклеотидных различий, *P* – уровень значимости.

0.0053 соответственно, что значительно ниже, чем для вида в целом (табл. 2).

В пределах линии NORTH как на филогенетическом дереве, так и на медианной сети можно выделить две субклады: MAIN и ISL (рис. 3). При этом показатели гаплотипического разнообразия в субкладах MAIN и ISL остаются высокими (0.972 и 0.957 соответственно), тогда как значения нуклеотидного разнообразия ниже (0.0082 и 0.0065 соответственно), чем для вида в целом (табл. 2). Распределение гаплотипов в субкладах MAIN и ISL не имеет четкой географической локализации. В северной части ареала вида преимущественно обитают особи, имеющие гаплотипы субклады MAIN. Доля полевок с гаплотипами субклады ISL составляет только 11% от всех особей линии NORTH.

Значение D Tajima для всех субклад за исключением линии GX было отрицательным, однако значимым оно было только для групп линии NORTH. Результаты теста Фу (Fu's F) на селективную нейтральность для всех субклад были не только отрицательными, но и высоко достоверно отличались от нуля, что свидетельствует в пользу гипотезы роста численности в прошлом (табл. 2). Распределение попарных нуклеотидных различий между гаплотипами полевок для групп HN, MAIN и ISL имело унимодальную форму, при этом только для группы HN пик приходится на начало шкалы (рис. 4). Распределение попарных нуклеотидных различий между гаплотипами особей в популяции провинции Фуцзянь характеризуется бимодальным распределением, что является следствием смешивания гаплотипов субклад FJ-1 и FJ-2. Присутствие пика в области минимальных различий в субкладах HN, FJ-1 и FJ-2 предполагает внезапный рост популяции с эффектом основателя.

Небольшие значения условного времени экспансии τ , а также низкие и статистически недостоверные значения суммы отклонений SSD свидетельствуют в пользу гипотезы роста численности для популяций всех исследуемых субклад кроме FJ—1 (табл. 3).

Распределение гаплотипов филогенетических субклад на материковой части юга Дальнего Востока России. Для определения филогенетических отношений гаплотипов *A. fortis* на юге Дальнего Востока России построена медианная сеть (рис. 5). Обнаруженные у исследованных особей варианты гаплотипов относятся к двум субкладам: MAIN и



Рис. 2. Дендрограмма филогенетических отношений контрольного региона мтДНК дальневосточной полевки. GX, SOUTH и NORTH – филогенетические линии (по: Gao et al., 2017). HN, FJ–1 и FJ–2 – группы внутри линии SOUTH; MAIN и ISL – группы внутри линии NORTH.

ISL. При этом доля особей с гаплотипами субклады MAIN значительно выше в сравнении с ISL (91.2 и 8.8% соответственно). Образующие отдельную группу гаплотипы ISL были обнаружены в выборках из окрестностей городов Хабаровск (КНАВ) и Бикин (BIK), а также в выборке из нижнего Приамурья (окрестности пос. Власьево, VLAS) и западного Приморья (окрестности с. Кроуновка, KROU) (табл.1). Гаплотипы субклады MAIN группируются на сети в структуру, близкую к звездчатой, большинство их были уникальными (т.е. выявлены только у одной особи), однако обнаружено три гаплотипа (H1, H2 и H3), которые встречались у трех и более особей из разных удаленных друг от друга выборок. Гаплотип H1 на сети имеет центральное положение. В целом, гаплотипы этой субклады не формировали групп в соответствии с их географической принадлежностью.



Рис. 3. Филогенетическая сеть гаплотипов контрольного региона мтДНК дальневосточной полевки. GX, SOUTH и NORTH – филогенетические линии (по: Gao et al., 2017). HN, FJ–1 и FJ–2 – группы внутри линии SOUTH; MAIN и ISL – группы внутри линии NORTH.

Распределение гаплотипов филогенетических субклад на дальневосточных островах. Медианная сеть (рис. 6), построенная для гаплотипов дальневосточных полевок из островных популяций, также выявила их принадлежность к двум субкладам: MAIN и ISL. К субкладе ISL относятся гаплотипы полевок островов Матвеева (MAT) и Большой Пелис (BP) архипелага Римского-Корсакова Японского моря, а к группе MAIN – гаплотипы полевок всех остальных островов залива Петра Великого Японского моря и о-ва Сахалин. Гаплотипы островных полевок, относящиеся к субкладе MAIN, формируют на сети четыре группы. В первую группу вошли особи с островов Рикорда (RIK), Пахтусова (РАХ) и Путятина (PUT). В эту же группу попадают два гаплотипа (H1 и H2), которые часто встречаются у полевок в материковых популяциях Дальнего Востока, при этом гаплотип H1 сохранился в популяции о-ва Путятина, а гаплотип H2 — на о-ве Пахтусова. Следует отметить, что полевки островов Рикорда и Пахтусова имеют один общий гаплотип. Это, вероятно, связано с тем, что предковая попу-

ляция полевок этих островов была единой. Во вторую группу вошли гаплотипы особей с о-ва Сахалин, при этом два из них отличаются от общего гаплотипа островов Рикорда и Пахтусова только двумя заменами, тогда как различия между сахалинскими гаплотипами достаточно велики (до шести нуклеотидных замен). Третью группу образуют гаплотипы полевок с островов Лисий (LIS), Камни Унковского (UNK), а также значительно удаленного от них о-ва Фуругельма (FUR). Особи островов Лисий и Камни Унковского имеют общий гаплотип. Четвертую группу составляют гаплотипы особей четырех близлежащих островов архипелага Императрицы Евгении: Русский (RUS), Попова (POP), Рейнеке (REI) и Клыкова (KL).

Распределение гаплотипов филогенетических субклад в Забайкалье. Бо́льшая часть гаплотипов исследованных животных из Забайкалья (Бурятия, Забайкальский край) также относится к субкладе MAIN (рис. 7). На филогенетической сети они сформировали две группы в соответствии с их географической принадлежностью: Восточное и Западное Забайкалье. Лишь одна особь из Восточного Забайкалья (окрестности пос. Первомайский, PER) имела гаплотип, близкий особям Западного Забайкалья. Гаплотипы субклады ISL обнаружены только у обеих особей, отловленных в Бурятии, в Баргузинской котловине (окрестности с. Баргузин, BAR и окрестности с. Ина-соел, INA). К сожалению, эти выборки были слишком малы, и утверждать, что здесь отсутствуют полевки с гаплотипом субклады MAIN, нельзя.

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты проведенного нами анализа изменчивости нуклеотидных последовательностей контрольного региона *A. fortis* подтвердили наличие трех филогенетических линий (NORTH, SOUTH и GX), выделенных ранее (Gao et al., 2017). При этом, как отмечалось в указанной работе, филогенетическая линия GX является наиболее древней. Филогенетическая линия NORTH – эволюционно самая молодая и наиболее распространенная, она отмечена на большей части ареала.

В настоящей работе нами впервые показано, что линия NORTH разделена на две сестринские филогенетические субклады, обозначенные нами как MAIN и ISL. Гаплотипы первой из них имеют широкое географическое распространение, тогда как гаплотипы второй приурочены к островам архипелага Римского-Корсакова Японского моря (Большой Пелис и Матвеева) и Баргузинской котловине в Бурятии, а также с небольшой частотой встречаются в материковых популяциях на юге Дальнего Востока России, прежде всего в бассейне нижнего Амура. Следует отметить, что гаплотипы субклады ISL на территории Китая обнаружены не были, но, возможно, это обусловлено



Рис. 4. Частота (ось ординат) попарных нуклеотидных различий (ось абсцисс) в филогенетических группах дальневосточной полевки с применением модели роста-уменьшения популяции. Наблюдаемая частота обозначена сплошной линией, ожидаемое распределение – пунктирной линией.

небольшим числом исследованных выборок и особей. Популяции островов Большой Пелис и Матвеева, а также, возможно, Баргузинской кот-



Рис. 5. Филогенетическая сеть гаплотипов мтДНК *Alexandromys fortis* дальневосточной части ареала (материк). Размеры кружков пропорциональны количеству образцов с данным гаплотипом. Гаплотипы обозначены в соответствии с кодами выборок в табл. 1. Цифры на ветвях сети соответствуют числу нуклеотидных замен, превышающему 2.

ловины в настоящее время не контактируют с популяциями основной части ареала, сохраняя один (ISL) тип мтДНК.

В литературе, в том числе посвященной млекопитающим Северо-Восточной Азии (Matsuhashi et al., 2001; Abramson et al., 2012; Ye et al., 2015), имеются примеры сходных геногеографических паттернов, когда на краях ареала какоголибо вида обнаруживаются редкие филогенетические линии (как наряду с основной линией, так и фиксировано), не встреченные в основной части ареала. Традиционно такую филогеографическую картину объясняют обусловленными изменениями климата, флуктуациями границ ареалов видов в плейстоцене. Заселение отдельных участков ареалов происходит линиями, сформировавшимися в разных рефугиумах. Как известно, резкие колебания климата в плейстоцене, особенно в последний ледниковый максимум (21000– 18000 л.н.), оказывали сильное влияние на географическое распространение и генетическое разнообразие многих видов умеренного пояса в Северном полушарии (Hewitt, 2000). Несмотря на отсутствие крупного четвертичного оледенения на территории Восточной Азии, климатические колебания на данной территории были весьма значительными. Так, известно, что климат северной части субтропического Китая (между 32° и 45° с.ш.) был холоднее, по крайней мере, на 7–



Рис. 6. Филогенетическая сеть гаплотипов мтДНК *Alexandromys fortis* с островов залива Петра Великого и Сахалин. Размеры кружков пропорциональны количеству образцов с данным гаплотипом. Гаплотипы обозначены в соответствии с кодами выборок в табл. 1. Цифры на ветвях сети соответствуют числу нуклеотидных замен, превышающему 2.

10°С и суше по сравнению с климатом в настоящее время (Xiangjun, Yinshuo, 1991). В результате климатических изменений ареалы многих видов умеренного пояса сократились за счет их северной части до макрорефугиумов на юге, где региональный климат был приемлем для существования. После последнего ледникового максимума многие виды повторно заселили северные территории, которые они занимали ранее, причем в ряде случаев экспансия происходила гораздо быстрее, чем предсказывают ее модели (Clark et al., 2003; Magri, 2008). Известно, что многие современные представители фауны Восточной Азии распространились из ледниковых рефугиумов, находящихся в Северо-Восточном Китае и на Корейском п-ове (Xie, Zhang, 2005; Zhang et al., 2008; Sakka et al., 2010; Aizawa et al., 2012; Kim et al., 2018; Lee, et al., 2018; Choi et al., 2020).

Самая ранняя находка *A. fortis* (600–700 тыс. л.н.) известна из отложений раннего плейстоцена пещеры Choukoutien в Центральном Китае (Zheng, Li, 1990), поэтому этот вид, несомненно, претерпел неоднократные значительные изменения в своем распространении и численности, следуя за глобальными климатическими колебаниями в течение плейстоцена. Интересно, что *A. fortis* отмечается в отложениях позднего плейстоцена на о-ве Мияко (Япония), хотя в современной фауне острова не встречается (Kaneko, Hasegawa, 1995). Кавамура (Kawamura, 2014) предположил, что *A. fortis* мигрировал с континента на о-в Мияко в среднем плейстоцене. В этот период ареал дальневосточной полёвки был значительно шире со-



Рис. 7. Филогенетическая сеть гаплотипов мтДНК *Alexandromys fortis* забайкальской части ареала. Размеры кружков пропорциональны количеству образцов с данным гаплотипом. Гаплотипы обозначены в соответствии с кодами выборок в табл. 1. Цифры на ветвях сети соответствуют числу нуклеотидных замен, превышающему 2.

временного, 30-24 тыс. л.н. она была обычным, широко распространенным видом на юге Дальнего Востока (Алексеева, Голенищев, 1986; Панасенко, Тиунов, 2010) и встречалась в Юго-Западном Забайкалье (Тологой, верхняя толща) (Алексеева, 2005). Начиная с 24-21 тыс. л.н. численность вида резко сокращалась вплоть до начала голоцена (10 тыс. л.н.) в связи с похолоданием (Панасенко, Тиунов, 2010); вместо дальневосточной полевки в раскопках начинают преобладать полевка Максимовича и лемминги. В этот период отмечался последний климатический минимум, среднегодовые температуры были ниже современных на 8-12°С при небольшом количестве осадков -400—500 мм в год (Короткий и др., 1996). Бо́льшая часть популяций дальневосточной полевки сместилась, вероятно, значительно южнее, где она сохранялась в рефугиумах вместе с другими видами (Aizawa et al., 2012; Kim et al., 2018; Sakka et al., 2010; Zhang et al., 2008). На большей части Забайкалья популяции A. fortis были уничтожены огромным ледниково-подпрудным озером ("Витимское море"), которое существовало в период Сартанского оледенения, 28-12.5 тыс. л.н. (Еникеев, Старышко, 2009). После 10 тыс. л.н. начинаются резкий подъем численности (Панасенко, Тиунов, 2010) и восстановление ареала дальневосточной полевки. После деградации "Витимского моря" освободившаяся от него территория Забайкалья, возможно, была вторично заселена дальневосточными полевками из южных регионов двумя путями: первый путь проходил по бассейну р. Селенга, а второй – вдоль р. Амур и ее притоков. Таким образом, популяции A. fortis Boсточного и Западного Забайкалья могли сформироваться независимо друг от друга. Эта гипотеза подтверждается морфологическими данными, согласно которым полевки, обитающие в Восточном и Западном Забайкалье, принадлежат к разным подвидам (Фетисов, 1940): в Западном Забайкалье встречается исключительно полевка Михно (A. f. michnoi), а в Восточном Забайкалье обитает форма, близкая к дальневосточному подвиду (A. f. pelliceus). Кроме того, на различия между A. fortis Восточного и Западного Забайкалья указывают и сведения об изменчивости гетерохроматиновых блоков в хромосомах (Ковальская и др., 1991).

Полученные нами данные по изменчивости контрольного региона у дальневосточной полевки подтвердили опубликованные ранее результаты, свидетельствующие о существовании крупного макрорефугиума на территории Северо-Восточного Китая (Gao et al., 2017). Существование двух субклад MAIN и ISL в филогенетической линии NORTH и неравномерность распределения соответствующих им линий можно рассматривать в свете нескольких гипотез: с одной стороны, как свидетельство более древнего (анцестрального) полиморфизма, что (с учетом небольшой генетической дистанции между субкладами ISL и MAIN) позволяет допустить нерефугиальное происхождение их гаплотипов вследствие случайной утраты промежуточных вариантов. С другой стороны, можно предположить заселение краевых участков ареала из двух рефугиумов, в которых независимо сформировались гаплотипы субклад MAIN и ISL, а неравномерность их распределения можно объяснить генетико-автоматическими процессами. Например, снижением встречаемости гаплотипов субклады ISL на большей части ареала со временем и случайной их фиксацией в небольших изолированных популяциях.

В случае с дальневосточной полёвкой мы имеем возможность детализировать историю формирования генетической структуры вида, привлекая для сравнения данные анализа древней ДНК из ископаемых образцов. Ранее нами было проведено сравнение древней мтДНК, которая была выделена из палеоматериала, взятого из разновозрастных слоев пещеры Медвежий Клык (Haring et al., 2015), и мтДНК от дальневосточных полевок из современных популяций островов залива Петра Великого Японского моря (Шереметьева, 2020). В результате было показано, что все древние гаплотипы, так же как и современные, делятся на две субклады, MAIN и ISL, имея фиксированные отличия по 4 сайтам (длина анализируемого фрагмента для древних гаплотипов -344 п. н.). При этом отмечено, что все древние гаплотипы субклады ISL, схожие с гаплотипами современных полевок архипелага Римского-Корсакова, были выявлены в более старых останках (>40 и >30 тыс. л. н.). Возможно, что обитавшие на территории юга Приморского края полевки в период 30-24 тыс. л. н. имели, в основном, гаплотипы субклады ISL (Шереметьева, 2020), но впоследствии были "вытеснены" гаплотипами субклады MAIN. Как предполагалось выше, это могло произойти в результате случайных генетикоавтоматических процессов. Но нам представляется возможным рассмотреть филогенетические паттерны у A. fortis также с позиций гипотезы микрорефугиумов или "загадочных рефугиумов" (Rull, 2009). Существование множественных микроре-

у разных видов животных в континентальной части Восточной Азии (Bao et al., 2015; Zeng et al., 2015; Ye et al., 2019). Важной характеристикой микрорефугиума является стабильный микроклимат, который достаточно отличается от климатических условий окружающего региона, чтобы способствовать сохранению вида (Натре, Jump, 2011). Эта гипотеза предполагает, их небольшой размер, поскольку они локальны и окружены неподходящими местами обитания. Микрорефугиумы могут находиться в защищенных местах, например в глубоко изрезанных долинах рек и озер. Эти долины обеспечивают микроклимат, способствующий выживанию видов (Stewart, Lister, 2001). Также микрорефугиумы могут находиться на морском побережье, где климат более влажный и с меньшей сезонной изменчивостью (Stewart et al., 2010). При этом, согласно результатам исследований, микрорефугиумы достаточно трудно идентифицировать даже по генетическим данным. Следует также отметить, что не все виды способны сохраняться в микрорефугиумах (Hylander et al., 2015), поскольку малые изолированные популяции особо подвержены негативному воздействию инбридинга и демографических колебаний численности (Примак, 2002). Однако дальневосточная полевка способна длительно существовать даже в очень маленьких популяциях благодаря механизмам регуляции плотности населения (Катин, 1989). Такие малые популяции мы можем наблюдать и сейчас на мелких островах залива Петра Великого. Вероятно, эта особенность имеет глубокие эволюционные кор-

фугиумов предполагалось несколькими авторами

Следуя теории микрорефугиумов, можно предположить, что во время последнего климатического минимума, при смещении основного ареала дальневосточных полёвок на юг, небольшая часть особей удерживалась в прежних (расположенных севернее) местообитаниях со стабильным микроклиматом, прежде всего, на морском побережье, где оставались луговые сообщества, и именно в этих небольших изолятах сохранились гаплотипы субклады ISL. Свидетельства существования микрорефугиумов мы можем наблюдать на изолированных шельфовых островах залива Петра Великого (Матвеева и Большой Пелис) – именно тех, которые раньше отделились от материка (Велижанин, 1976; Шереметьев, 2001). Следы существования микрорефугиумов могут быть обнаружены и на других островах архипелага Римского-Корсакова в заливе Петра Великого. По крайней мере, на двух о-вах Дурново и Де-Ливрона у дальневосточных полевок были отмечены особенности морфотипической изменчивости антероконидной формы первого нижнего моляра по сравнению с другими островными и материковой

ни, поскольку она характерна и для других видов

серых полевок (Lomolino, 1986).

популяциями (Винокурова и др., 2022). Предполагать наличие микрорефугиумов у дальневосточной полевки можно также в бассейне нижнего течения реки Амур и в более континентальной, северо-западной части ареала - в межгорных котловинах Забайкалья, таких как Баргузинская, где в популяциях имеются особи с гаплотипами субклады ISL (рис. 1). Таким образом, микрорефугиумы могли способствовать сохранению гаплотипов субклады ISL в некоторых краевых популяциях как в период климатического минимума, когда произошло исчезновение большинства популяций вида в северной части ареала, так и во время голоцена, когда данные территории были повторно заселены полёвками с гаплотипами субклады MAIN. Однако остается не ясным. почему за время длительной изоляции этих удаленных друг от друга небольших популяций (т.е. при невысокой эффективной численности животных) в них не накопилось заметных различий гаплотипов субклады ISL. Возможно, это обусловлено особенностями биологии вида.

Таким образом, возможны несколько гипотез, объясняющих выявленную в данной работе генетическую изменчивость дальневосточной полевки на территории Забайкалья и Дальнего Востока. Часть из них с большей вероятностью объясняют существование гаплотипов субклад ISL и MAIN в пределах линии NORTH, тогда как роль микрорефугиумов могла заключаться в сохранении гаплотипов субклады ISL в период климатического минимума и после его завершения при широкой экспансии вида на север. Для проверки этих гипотез данная работа нуждается в продолжении как с исследованием материала из ранее неизученных локалитетов, так и с вовлечением в анализ дополнительных молекулярных маркеров.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы признательны сотрудникам Федерального казённого учреждения здравоохранения "Хабаровская противочумная станция" Федеральной службы по надзору в сфере защиты прав потребителей и благополучия человека города Хабаровск, сотрудникам Дальневосточного морского заповедника, а также Л.В. Фрисман (Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН), И.М. Черемкину (Благовещенский государственный педагогический университет), И.С. Шереметьеву (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН) за оказанную помощь при сборе материала. Также авторы выражают огромную признательность рецензенту за проведенную им работу, которая значительно улучшила текст рукописи.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ (15-04-03871 и 19-04-00557а), в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема №121031500274-4 "Эволюционные аспекты формирования наземной биоты востока Азии") и лаборатории териологии ЗИН РАН АААА-А19-122031100282-2.

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

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеева Н.В., 2005. Эволюция природной среды Западного Забайкалья в позднем кайнозое (по данным фауны мелких млекопитающих). Москва: Изд-во ГЕОС. 141 с.
- Алексеева Э.А., Голенищев Ф.Н., 1986. Ископаемые остатки серых полевок рода *Microtus* из южного Приморья (пещера "Близнец") / Грызуны и зайцеобразные позднего кайнозоя. Л.: Наука. С. 134–142.
- Виноградов Б.С., 1933. Млекопитающие СССР. Грызуны. Л.: Изд-во АН СССР. 157 с.
- Винокурова М.А., Гусев А.Е., Тиунов М.П., 2022. Сравнительный морфотипический анализ первых нижнекоренных зубов островных и ископаемых популяций восточной полевки Alexandromys fortis (Büchner, 1889) юга Дальнего Востока России (Приморский край) // Зоологический журнал. Т. 101. № 2. С. 213– 227.
- Велижанин А.Г., 1976. Время изоляции материковых островов северной части Тихого океана // Доклады Академии наук СССР. Т. 231. № 1. С. 205–207.
- Воронов Г.А., 1992. *Microtus fortis* (Rodentia, Cricetidae) новый вид фауны о-ва Сахалин // Зоологический журнал. Т. 71. № 4. С. 85–88.
- *Громов И.М., Ербаева М.А.,* 1995. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. Санкт-Петербург. 520 с.
- *Громов И.М., Поляков И.Я.*, 1977. Фауна СССР: Млекопитающие. Т. III. Вып. 8. Полевки (Microtinae). Л.: Наука. 504 с.
- Гуськов В.Ю., Шереметьева И.Н., 2012. Генетическая изменчивость и дифференциация малых островных популяций дальневосточной полевки Microtus fortis Buchner, 1889 (Rodentia, Cricetidae) // Растительный и животный мир островов северо-западной части Тихого океана (Материалы Международного курильского и Международного сахалинского проектов). Владивосток. С. 388–395.
- *Еникеев Ф.И., Старышко В.Е.,* 2009. Гляциальный морфогенез и россыпеобразование Восточного Забайкалья. Чита: ЧитГУ. 370 с.
- Катин И.О., 1989. Динамика популяций дальневосточной полевки в условиях островной изоляции // Териологические исследования на юге Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР. С. 89–99.
- Ковальская Ю.М., Анискин В.М., Картавцева И.В., 1991. Географическая изменчивость по С-гетерохроматину восточной полевки Microtus fortis (Rodentia, Cricetidae) // Зоологический журнал. Т. 70. № 12. С. 97–103.
- Короткий А.М., Гребенникова Т.А, Пушкарь В.С., 1996. Климатические смены на территории юга Дальнего

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ том 101 № 10 2022

Востока в позднем кайнозое (миоцен-плейстоцен). Владивосток: Дальнаука. 158 с.

- Костенко В.А., 2000. Грызуны (Rodentia) Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука. 208 с.
- Лукашкин А.С., 1975. Монгольские элементы в фауне млекопитающих Северной Манчжурии // Зоологический журнал. Т. 54. № 10. С. 1578–1581.
- *Огнев С.И.*, 1950. Звери СССР и прилежащих стран. Т. 7. Грызуны. М.-Л.: Изд. Госиздат. 706 с.
- Панасенко В.Е., Тиунов М.П., 2010. Население мелких млекопитающих (Mammalia: Eulipotyphla, Rodentia, Lagomorpha) на южном Сихотэ-Алине в позднем плейстоцене и голоцене // Вестник ДВО РАН. № 4. С. 60–67.
- Примак Р., 2002. Основы сохранения биоразнообразия / Пер. с англ. О.С. Якименко, О.А. Зиновьевой. М.: Издательство Научного и учебно-методического центра. 256 с.
- Тиунов И.М., Тиунов М.П., Шереметьева И.Н., 2009. Находки на Сахалине монгольской жабы (Bufo raddei) и большой полевки (Microtus fortis) // Зоологический журнал. Т. 88. № 11. С. 1406–1408.
- Фетисов А.С., 1940. Определитель грызунов Прибайкалья, Забайкалья. Иркутск: Иркутское обл. издво. С. 1–42.
- Чугунов Ю.Д., Катин И.О., 1984. Численность и распределение по биотопам грызунов на островах Дальневосточного государственного морского заповедника // Животный мир Дальневосточного морского заповедника. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР. С. 107–121.
- Шереметьев И.С., 2001. Формирование наземной териофауны островов залива Петра Великого (Японское море) // Вестник ДВО РАН. № 4. С. 11–22.
- Шереметьева И.Н., 2020. Сравнение древних мт ДНК гаплотипов дальневосточной полевки и современных гаплотипов с островных популяций // Генетика. Т. 56. № 7. С. 848–854.
- Шереметьева И.Н., Картавцева И.В., Фрисман Л.В., 2006. Кариологическая и аллозимная изменчивость дальневосточной полевки (Microtus fortis, Buchner, 1889 Cricetidae, Rodentia) Дальнего Востока России // Генетика. Т. 42. № 6. С. 833-843.
- Шереметьева И.Н., Картавцева И.В., Фрисман Л.В., Васильева Т.В., Аднагулова А.В., 2015. Полиморфизм и генетическая структура полевки Максимовича Microtus maximowiczii (Schrenck 1858) (Rodentia, Cricetidae) Среднего Приамурья по данным секвенирования контрольного региона мтДНК // Генетика. Т. 51. № 10. С. 1154–1162.
- Abramson N.I., Petrova T.V., Dokuchaev N.E., Obolenskaya E.V., Lissovsky A.A., 2012. Phylogeography of the Gray Red-backed Vole Craseomys rufocanus (Rodentia: Cricetidae) across the distribution range inferred from nonrecombining molecular markers // Russian Journal of Theriology. V. 11. № 2. P. 137–156.
- Aizawa M., Kim Z.-S., Yoshimaru H., 2012. Phylogeography of the Korean pine (*Pinus koraiensis*) in northeast Asia: inferences from organelle gene sequences // Journal of Plant Research. V. 125. P. 713–723. https://doi.org/10.1007/s10265-012-0488-4

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ том 101 № 10 2022

Aljanabi S.M., Martinez I., 1997. Universal and rapid salt extraction of high quality genomic DNA for PCRbased techniques // Nucleic Acids Research. V. 25. № 22. P. 4692–4693.

https://doi.org/10.1093/nar/25.22.4692

- Bandelt H.J., Forster P., Röhl A., 1999. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Molecular Biology and Evolution. V. 16. № 1. P. 37–48. https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026036
- Bao L., Kudureti A., Bai W., Chen R., Wang T. et al., 2015. Contributions of multiple refugia during the last glacial period to current mainland populations of Korean pine (*Pinus koraiensis*) // Scientific Reports. V. 5. P. 18608. https://doi.org/10.1038/srep18608
- Batsaikhan N., Tsytsulina K., 2016. Microtus fortis (errata version published in 2017). The IUCN red list of threatened species. e.T13430A115112605. https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS. T13430A22350311
- Chelomina G.N., Sheremetyeva I.N., 2007.Genetic variation of Microtus fortis pelliceus in mainland and island populations of the Russian Far East based on random amplified polymorphic DNA markers // Mammal Study. V. 32. № 2. C. 63–74. https://doi.org/10.3106/1348-6160(2007)32[63:GVOMFP] 2.0.CO;2
- Choi S.K., Kim K.S., Ranyuk M., Babaev E., Voloshina I. et al., 2020. Asiawide phylogeography of wild boar (Sus scrofa) based on mitochondrial DNA and Y-chromosome: Revising the migration routes of wild boar in Asia // PLoS ONE. V. 15. № 8. P. e0238049. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0238049
- Clark J.S., Fastie C., Hurtt G., Jackson S.T., Johnson C. et al., 2003. Reid's Paradox of rapid plant migration // BioScience. V. 48. P. 13–24. https://doi.org/10.2307/1313224
- *Excoffier L., Lischer H.E.L.*, 2010. Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows // Molecular Ecology Resources. № 10. P. 564–567. https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x
- *Gao J., Yue L., Jiang X., Ni L., Ashraf M.A. et al.*, 2017. Phylogeographic patterns of *Microtus fortis* (Arvicolinae: Rodentia) in China based on mitochondrial DNA sequences // Pakistan Journal of Zoology. V. 49. P. 1185–1195.

https://doi.org/10.17582/journal.pjz/2017.49.4.1185.1195

- Guo Z., Song P., Guo C., Song Z., Wang Y. et al., 2012. Genetic variation and population dispersal of Yangtze voles Microtus fortis calamorum in the Dongting Lake region // Current Zoology. V. 58. № 2. P. 211–220. https://doi.org/10.1093/czoolo/58.2.211
- Hall T.A., 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98 // Nucleic acids symposium series. V. 41. № 41. P. 95–98. https://doi.org/10.1021/bk-1999-0734.ch008
- Hampe A., Jump A.S., 2011. Climate Relicts: Past, Present, Future // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. V. 42. P. 313–333. https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102710-145015

Haring E., Sheremetyeva I., Kryukov A., 2011. Phylogeny of Palearctic vole species (genus Microtus, Rodentia) based on mitochondrial sequences // Mammalian Biology. V. 76. P. 258–267.

https://doi.org/10.1016/j.mambio.2010.04.006

Haring E., Voyta L.L., Däubl B., Tiunov M.P., 2015. Comparison of genetic and morphological characters in fossil teeth of grey voles from the Russian Far East (Rodentia: Cricetidae: *Alexandromys*) // Mammalian Biology. V. 80. P. 496–504.

https://doi.org/10.1016/j.mambio.2015.08.001

- *Hewitt G.*, 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages // Nature. V. 405. P. 907–913. doi https://www.na-ture.com/articles/35016000.pdf
- *Hylander K., Ehrlén J., Luoto M., Meineri E.*, 2015. Microrefugia: Not for everyone // AMBIO. V. 44. P. 60–68. https://doi.org/10.1007/s13280-014-0599-3
- *Kaneko Y., Hasegawa Y.*, 1995. Some fossil arvicolid rodents from the Pinza-Abu Cave, Miyako Island, the Ryukyu Islands, Japan // Bulletin of the Biogeographical Society of Japan. V. 50. P. 23–37.
- Kawamura Y., 2014. Research on Quaternary mammal faunas in Japan and adjacent East Asian areas: a review of my research // The Quaternary Research (Daiyonki-Kenkyu). V. 53. № 3. P. 119–142. https://doi.org/10.4116/jaqua.53.119
- Kim S.-I., Park S.-K., Lee H., Oshida T., Kimura J. et al., 2018. Phylogeography of Korean raccoon dogs: implications of peripheral isolation of a forest mammal in East Asia // Zoological Science. V. 35. № 3. P. 249–259. https://doi.org/10.2108/zs170140
- Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz C., Tamura K., 2018. MEGA X: Molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms // Molecular Biology and Evolution. V. 35. № 6. P.1547–1549. https://doi.org/10.1093/molbev/msy096
- Lee S.J., Lee MY., Lin LK., Lin Y.K., Li Y. et al., 2018. Phylogeography of the Asian lesser white-toothed shrew, *Crocidura shantungensis*, in East Asia: role of the Korean Peninsula as refugium for small mammals // Genetica. № 146. P. 211–226.

https://doi.org/10.1007/s10709-018-0014-2

- Lissovsky A.A., Petrova T.V., Yatsentyuk S.P., Golenishchev F.N., Putincevet N.I. et al., 2018. Multilocus phylogeny and taxonomy of East Asian voles Alexandromys (Rodentia, Arvicolinae) // Zoologica Scripta. V. 47. № 1. P. 9–20. https://doi.org/10.1111/zsc.12261
- *Lomolino M.V.*, 1986. Mammalian community structure on islands: the importance of immigration, extinction and interactive effects // Biological Journal of the Linnean Society. V. 28. P. 1–21.
- Magri D., 2008. Patterns of post-glacial spread and the extent of glacial refugia of European beech (*Fagus sylvati*ca) // Journal of Biogeography. V. 35. P. 450–463. https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01803.x
- Matsuhashi T., Masuda R., Mano T., Murata K., Aiurzaniin A., 2001. Phylogenetic relationships among worldwide populations of the brown bear Ursus arctos // Zoological Science. V. 18. № 8. 18. P. 1137–1143. https://doi.org/10.2108/zsj.18.1137
- Rozas J., Ferrer-Mata A., Sánchez-DelBarrio J.C., Guirao-Rico S., Librado P. et al., 2017. DnaSP 6: DNA sequence

polymorphism analysis of large datasets // Molecular Biology and Evolution. V. 34. P. 3299–3302. https://doi.org/10.1093/molbev/msx248

Rull V., 2009. Microrefugia // Journal of Biogeography. V. 36. P. 481–484.

https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.02023.x

- Sakka H., Quere J.P., Kartavtseva I.V., Pavlenko M., Chelomina G. et al., 2010. Comparative phylogeography of four Apodemus species (Mammalia: Rodentia) in the Asian Far East: evidence of Quaternary climatic changes in their genetic structure // Biological Journal of the Linnean Society. V. 100. P. 797–821.
- Shenbrot G.I., Krasnov B.R., 2005. An atlas of the geographic distribution of the arvicoline rodents of the world (Rodentia, Muridae: Arvicolinae). Sofia: Pensoft. 336 p.
- Stewart J.R., Lister A.M., 2001. Cryptic northern refugia and the origins of modern biota // Trends in Ecology & Evolution. V. 16. P. 608–613. https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02338-2
- Stewart J.R., Lister A.M., Barnes I., Dale'n L., 2010. Refugia revisited: individualistic responses of species in space and time // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. V. 277. P. 661–671. https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1272
- Xiangjun S., Yinshuo C., 1991. Palynological records of the last 11,000 years in China // Quaternary Science Reviews. V. 10. P. 537–544. https://doi.org/10.1016/0277-3791(91)90047-X
- Xie J., Zhang Z., 2005. Mitochondrial Dna phylogeography of populations of *Cricetulus triton* in the north China plain // Journal of Mammalogy. V. 86. № 4. P. 833– 840.

https://doi.org/10.1644/1545-1542(2005)0862.0.CO;2

- Ye J., Xiao Z., Li C., Wang F., Liao J., Fu J., Zhang Z., 2015. Past climate change and recent anthropogenic activities affect genetic structure and population demography of the greater longtailed hamster in northern China // Integrative Zoology. V. 10. P. 482–496. https://doi.org/10.1111/1749-4877.12150
- Ye J.-W., Zhang Z.-K., Wang H.-F., Bao L., Ge J.-P., 2019. Phylogeography of Schisandra chinensis (Magnoliaceae) reveal multiple refugia with ample gene flow in northeast China // Frontiers in Plant Science. V. 10. P. 199. https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00199
- Zeng Y.-F., Wang W.-T., Liao W.-J., Wang H.-F., Zhang D.-Y., 2015. Multiple glacial refugia for cool-temperate deciduous trees in northern East Asia: the Mongolian oak as a case study // Molecular Ecology. V. 24. № 22. P. 5676– 5691.

https://doi.org/10.1111/mec.13408

- Zhang H., Yan J., Zhang G., Zhou K., 2008. Phylogeography and demographic history of chinese black-spotted frog populations (*Pelophylax nigromaculata*): evidence for independent refugia expansion and secondary contact // BMC Evolutionary Biology. V. 8. P. 21. https://doi.org/10.1186/1471-2148-8-21
- Zheng S., Li C., 1990. Comments on fossil Arvicolines of China // International Symposium on Evolution, Phylogeny and Biostratigraphy of Arvicolines. In eds: Fejfar O., Heinrich W.D. Praha: Geological Survey. P. 431–442.

1188

GENETIC STRUCTURE FORMATION OF REED VOLE POPULATIONS AT THE NORTHERN PERIPHERY OF THEIR DISTRIBUTION (ALEXANDROMYS FORTIS, RODENTIA, ARVICOLINAE)

I. N. Sheremetyeva^{1, *}, I. V. Kartavtseva¹, M. V. Pavlenko¹, I. V. Moroldoev², Yu. A. Bazhenov³, F. N. Golenishchev⁴

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

²Institute of the Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, 630091 Russia

³Institute of Natural Resources, Ecology and Cryology, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Chita, 672014 Russia ⁴Zoological Institute of Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, 199034 Russia

*e-mail: sheremet76@yandex.ru

The genetic structure of the Reed vole (Alexandromvs fortis (Buchner 1889)) from the northern periphery of its distribution area was studied using the variability of the mtDNA control region. High haplotype and nucleotide diversity has been shown in the north of the species' range, due to two phylogenetic lineages. The MAIN-haplotypes have a wide geographic distribution. Basically, the distribution of the ISL-haplotypes is confined to the islands of the Rimsky-Korsakov Archipelago (Bolshoi Pelis and Matveyev) in the Sea of Japan and in the Barguzin Depression in Buryatia. They are also found in mainland populations, albeit with low frequencies, only in the south of the Far East of Russia. The ISL-haplotypes are noted to be close to those previously identified based on fossil material from cave deposits in the south of Primorsky Krai. Alternative hypotheses concerning the ways of the formation of such a phylogeographic structure are considered. Small areas with local favorable environmental features are suggested to have persisted at the northern periphery of the Reed vole distribution, where the species could have survived the Pleistocene and retained the ISL-haplotypes that might have appeared earlier than the MAIN-haplotypes. Those local areas can be considered as microrefugia, which could have played important roles in maintaining the high genetic diversity of the species in the south of the Russian Far East. Secondary colonization events by individuals with MAIN-haplotypes could have occurred already after the completion of the climatic minimum and the wide expansion of the species to the north from a southern macrorefugium. The existence of two macrorefugia, in which two subclades, MAIN and ISL, were formed, followed by random fixations of rarer ISL-haplotypes in small isolated populations, is also hypothesized.

Keywords: phylogeography, mitochondrial DNA control region, variability, microrefugia