

УДК 599.323.43:575.17(5-925)

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ГЕНА ЦИТОХРОМА *b* мтДНК ПОЛЕВКИ-ЭКОНОМКИ (*Alexandromys oeconomus* Pallas, 1776) СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ АЗИИ И АЛЯСКИ

© 2023 г. В. В. Переверзева¹ *, Н. Е. Докучаев¹, А. А. Примак¹, Е. А. Дубинин¹

¹Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан, Россия

*e-mail: vvpereverzeva@mail.ru

Поступила в редакцию 26.10.2022 г.

После доработки 16.11.2022 г.

Принята к публикации 17.11.2022 г.

Исследован полиморфизм нуклеотидной последовательности и гаплотипическое разнообразие гена цитохрома *b* в выборках полевки-экономки (*Alexandromys oeconomus*) с территории Северо-Восточной Азии и Аляски. Найдено 63 гаплотипа гена цитохрома *b* (51 вариант центральноазиатской генетической линии и 12 – берингийской), различающихся между собой 94 мутациями. Бассейны притоков верховьев р. Колыма заселены полевками центральноазиатской клады. В бассейне р. Омогон обнаружена смешанная популяция этого вида. На Чукотке и Аляске найдены особи только берингийской филогруппы. Генетические различия между всеми выборками статистически достоверны. Проведено сравнение генетических данных популяций *A. oeconomus* бассейна р. Колыма, Чукотки, Аляски и Северного Охотоморья. В общей сложности в нуклеотидной последовательности гена цитохрома *b* мтДНК у полевок-экономок обеих клад обнаружена 231 замена в 226 сайтах. Значения индексов молекулярного разнообразия свидетельствуют о стабильности популяций, имеющих в течение длительного времени высокое значение эффективной численности. Проведен анализ формирования генофондов популяций и предложена вероятная реконструкция сложной истории расселения этого вида по территории Северо-Восточной Азии.

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

DOI: 10.31857/S0042132423020084, EDN: KMHBIY

ВВЕДЕНИЕ

Полевка-экономка (*Alexandromys oeconomus* Pallas, 1776) – голарктический вид, распространенный в основном на севере Евразии и Северной Америки (Воронцов и др., 1986; Shenbrot, Krasnov, 2005; Kryštufek, Shenbrot, 2022). На территории Северо-Восточной Азии он входит в число фоновых видов мышевидных грызунов. Населяет увлажненные участки в поймах рек, берега озер, болота и луговины (Юдин и др., 1976; Чернявский, 1984). Отмечен на о. Карагинский, некоторых о-вах Курильской гряды (Костенко, 2000; Костенко и др., 2004) и отдельных о-вах Тауйской губы Охотского моря (Макариков и др., 2016; Переверзева и др., 2022).

Ген цитохрома *b* мтДНК (*cytb*) кодирует одноименный фермент, лежащий в основе дыхательной цепи переноса электронов. Степень функциональной активности этого фермента определяет способность адаптации организма к различным экологическим условиям. Известно, что нуклеотидная последовательность *cytb* не только видоспецифична, но и имеет высокий уровень внутривидо-

вого полиморфизма. Изменчивость нуклеотидной последовательности *cytb* активно используется в популяционной генетике и молекулярной географии различных видов организмов, включая *A. oeconomus* (Brunhoff et al., 2003, 2006; Abramson, Tikhonova, 2005; Fink et al., 2010; Dabrowski et al., 2013; Jancewicz et al., 2015). На основании разнообразия нуклеотидной последовательности *cytb* у полевок-экономок выделены четыре генетические клады – североазиатская, центральноазиатская, центральноевропейская и берингийская (Brunhoff et al., 2003). Северо-восточная часть азиатского ареала этого вида заселена полевками центральноазиатской и берингийской филогрупп (Brunhoff et al., 2003; Galbreath, Cook, 2004; Abramson, Tikhonova, 2005; Iwasa et al., 2009; Haring et al., 2011; Lisovsky et al., 2018). Ранее показано, что верховья р. Омогон населяют полевки-экономки обеих вышеобозначенных генетических клад (Galbreath, Cook, 2004).

В настоящее время изучение структуры генофондов популяций относится к одному из приори-

тетных разделов комплексного анализа видовой изменчивости. Проведенное нами ранее исследование генетической структуры и филогенетических связей островных и материковых популяций полевки-экономки позволило реконструировать возможную историю заселения этим видом Северного Охотоморья (Переверзева и др., 2022). Предлагаемые результаты являются продолжением этой работы. Цели — проанализировать генетическую структуру и филогенетические связи популяций полевки-экономки бас. р. Колыма, Чукотки и Аляски; с учетом полученных ранее сведений об особенностях генетической структуры популяций *A. oeconomus* Северного Охотоморья провести реконструкцию возможной истории формирования генофонда вида в пределах Северо-Восточной Азии в целом.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Карта-схема мест сбора материала приведена на рис. 1. Исследованы четыре выборки полевки-экономки из бас. р. Колыма, одна — с южного побережья Чаунской губы (Чаун) и одна — из Центральной Аляски (окрестности г. Фэрбенкс). Характеристики выборок из исследованных популяций полевки и обобщенные сведения о молекулярном разнообразии *A. oeconomus* Северного Охотоморья представлены в табл. 1. Выделение, очистку тотальной ДНК, амплификацию нуклеотидной последовательности *cytb*, очистку продукта полимеразной цепной реакции и секвенирование полной нуклеотидной последовательности *cytb* мтДНК проводили ранее описанными методами (Переверзева и др., 2018). Картирование *cytb*, определение филогенетических отношений гаплотипов полевки-экономки, методы статистической обработки и анализа генетических данных представлены в нашей предыдущей статье (Переверзева и др., 2022). Дендрограмма групп, схожих по нуклеотидной последовательности EcbCA-гаплотипов *cytb*, строилась по методу ближайшего связывания (NJ). Для данного построения в качестве внешней группы использовали последовательность нуклеотидов гена *cytb* *Craseomys rufocanus*, GenBank № KR059876 (Переверзева и др., 2018). Дендрограмма филогенетических отношений *cytb*-EcbCA-гаплотипов построена с применением метода максимального правдоподобия (ML). Внешней группой взята последовательность нуклеотидов EcbBr3. Построение обоих деревьев проводилось с использованием пакета программ MEGA 6.0.2.74 (Tamura et al., 2013). Медианная сеть EcbBr-гаплотипов построена с применением пакета программ Network 4.5.1.0 (Bandelt et al., 1999). Для анализа из GenBank дополнительно использованы полные нуклеотидные последовательности *cytb* образцов №№ AY305184–AY305188, AY305211–AY305239 (Galbreath, Cook, 2004) и №№ AB372197–AB372200

(Iwasa et al., 2009). Как и в предыдущей публикации (Переверзева и др., 2022), гаплотипам *cytb* полевки-экономки центральноазиатской генетической линии присвоена аббревиатура EcbCA, берингийской — EcbBr.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Характеристика выборок полевки-экономки из популяций бас. р. Колыма, Чукотки и Аляски и нуклеотидных замен в кодонах гена цитохрома b

Исследована полная нуклеотидная последовательность *cytb* 144 особей *A. oeconomus* из шести выборок (табл. 1). Ген *cytb* состоит из 1143 пар нуклеотидов и расположен с 14118-ой по 15260-ю позицию мтДНК. У полевки-экономки Северо-Восточной Азии и Аляски найдено 63 гаплотипа *cytb* (51 EcbCA и 12 EcbBr), различающихся между собой 94 мутациями. Замены относительно полной нуклеотидной последовательности EcbCA1 и номера обнаруженных гаплотипов *cytb* в электронной базе данных GenBank показаны на рис. 2. Доля замен в нуклеотидной последовательности *cytb* полевки-экономки филогруппы EcbCA — 0.0490, EcbBr — 0.0245. Общая доля вариативных сайтов составляет 0.0761 от всей длины *cytb*. Характеристики нуклеотидных замен представлены в табл. 2.

В нуклеотидной последовательности *cytb* *A. oeconomus* обеих генетических линий транзиций найдено на порядок больше, чем трансверсий, что согласуется с литературными данными (Nei, 1987; Nei, Kumar, 2000). В кладе EcbCA отношение транзиций/трансверсий составляет 27, что в 3.5 раза превышает соответствующие значения, найденные ранее (Переверзева и др., 2022; Brunhoff et al., 2003). В генетической линии EcbBr соотношение транзиций/трансверсий имеет величину 8.33, в общей выборке, включающей обе линии, — 6.83. Эти значения близки к обнаруженным в предыдущих исследованиях (Переверзева и др., 2022; Brunhoff et al., 2003).

Известно, что большая вариативность третьего нуклеотида кодона в транслируемых участках гена определяется вырожденностью генетического кода (Zardoya, Meyer, 1996), и в большинстве триплетов распределение нуклеотидных замен в первой, второй и третьей позициях соответствует 2 : 1 : 9 (Hassanin et al., 1998). Полученные нами результаты отличаются от данного соотношения. У полевки-экономки клады EcbCA в *cytb* доля транзиций в первой, второй и третьей позициях кодона составляет 5 : 1 : 12. У представителей EcbBr-клады — 1 : 0 : 4. Транзиции в триплетах общей выборки — 6.7 : 1 : 19.7. Трансверсий в нуклеотидной последовательности *cytb* у полевки-экономки филогруппы EcbCA во второй позиции кодона не найдено, в первой и третьей они представлены в равных долях. У представителей клады EcbBr трансверсии также обнаружены только в первой и третьей позициях кодона в соотношении 1 : 2 (табл. 2). В общей выборке исследованных полевки-

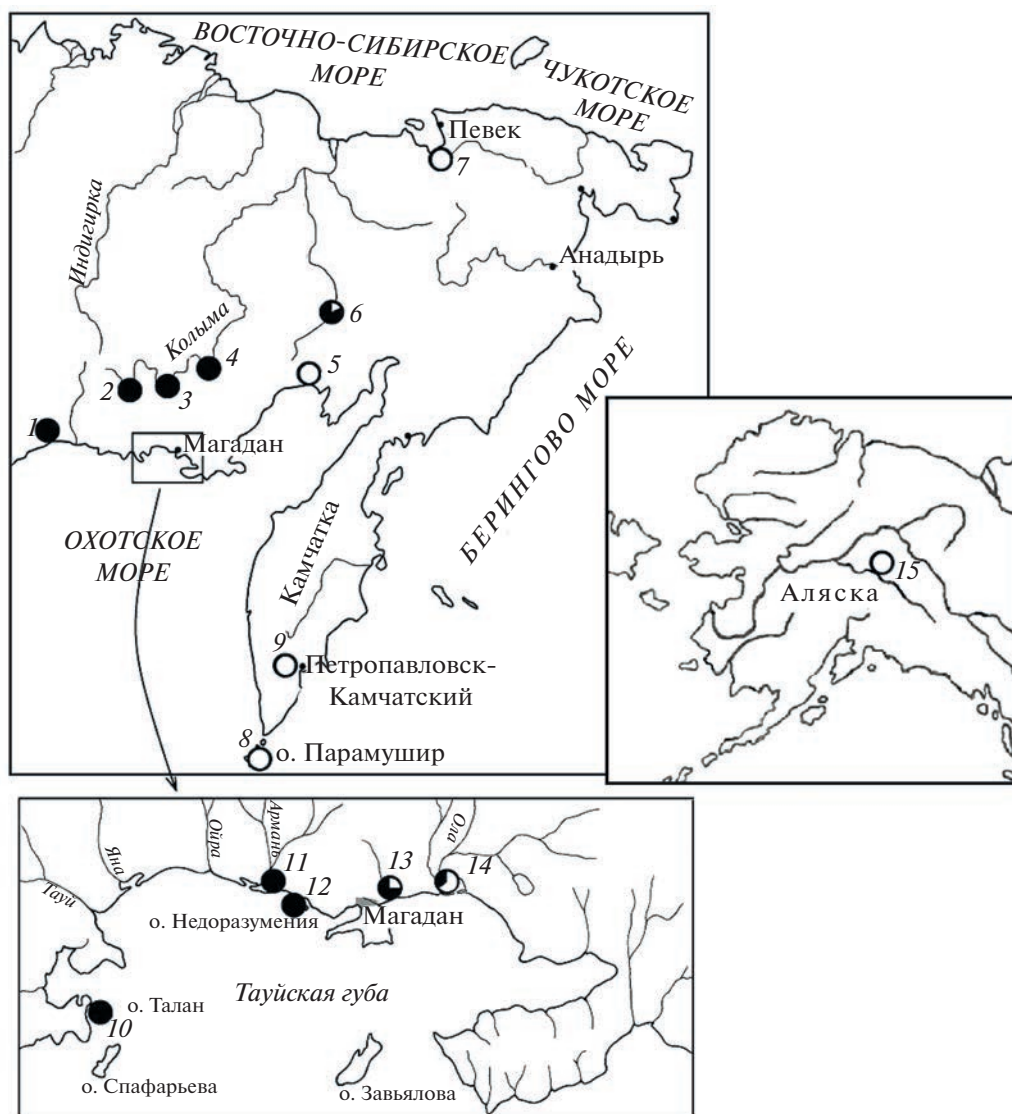


Рис. 1. Карта-схема мест сбора проб полевки-экономки центральноазиатской и берингийской филогрупп (показаны кружками с черной и белой заливкой соответственно); в случае присутствия обеих филогрупп их доля соответствует размеру выделенных секторов. Цифрами обозначены: 1 – пос. Охотск, бас. рек: 2 – Кулу, 3 – Детрин, 4 – Среднекан, 5 – пос. Эвенск, 6 – бас. р. Омолон, 7 – Чаун, 8 – о. Парамушир, 9 – п-ов Камчатка, 10 – о. Талан, 11 – пос. Армань, 12 – о. Недоразумения, 13 – г. Магадан, 14 – пос. Ола, 15 – г. Фэрбенкс (Аляска).

вок трансверсии в триплетах *cytb* в первой и третьей позициях соотносятся как 1 : 4.88. Полученные результаты свидетельствуют о том, что эти генетические линии различаются в основном трансверсиями в третьей позиции кодонов *cytb*. По-видимому, данное распределение замен является видовой особенностью *A. oesonotus*.

Характеристика гаплотипов *cytb* в выборках из популяций полевки-экономки бас. р. Колыма

На рис. 3 представлены доли вариантов *cytb*-гаплотипов в выборках из исследованных популяций *A. oesonotus*. Река Кулу и притоки р. Колы-

мы (Детрин, Среднекан и Омолон) расположены с юго-запада на северо-восток (рис. 1). В выборках полевок-экономок из бас. рр. Кулу, Детрин и Среднекан обнаружены представители только филогруппы *EcbSA*. Объем выборки полевок из бас. р. Среднекан втрое превышает таковой из бас. р. Кулу и более чем вчетверо из популяции этого вида бас. р. Детрин. Количество найденных гаплотипов *cytb* в каждой из групп пропорционально размеру выборок, однако число переменных сайтов (*V*), среднее число попарных различий между гаплотипами (*Pi*) и нуклеотидное разнообразие (*π*) в этих выборках имеют близкие достаточно высокие значения (табл. 1). Следует

Таблица 1. Характеристика выборок и молекулярного разнообразия популяций *A. oesophotus* Северо-Восточной Азии и Аляски

Место сбора материала (точка на карте, рис. 1)	N	n	Доля особей гаплогрупп		Индексы молекулярного разнообразия			
			EcbCA/V	EcbBr/V	V	Pi ± sd	π ± sd	h ± sd
Бас. р. Колыма	Кулу (2)	12	1.00	0	14	3.3333 ± 1.8390	0.0029 ± 0.0018	0.9545 ± 0.0569
	Детрин (3)	8	1.00	0	13	3.7143 ± 2.0955	0.0033 ± 0.0021	0.6429 ± 0.1841
	Среднекан (4)	36	1.00	0	17	3.3794 ± 1.7721	0.0030 ± 0.0017	0.9651 ± 0.0167
	Омолон (6)	47	0.8511/26	0.1489/12	57	12.8492 ± 5.8940	0.0112 ± 0.0057	0.8834 ± 0.0257
	Сумма	103	0.9320/56	0.0680/12	80	11.0935 ± 5.0806	0.0097 ± 0.0049	0.9694 ± 0.0072
Чукотка (Чаун) (7)	4	3	0	1.00	5	2.8333 ± 1.8713	0.0025 ± 0.0020	0.8333 ± 0.2224
Аляска (г. Фэрбенкс) (15)	37	6	0	1.00	6	0.9910 ± 0.6850	0.0009 ± 0.0007	0.5901 ± 0.0842
Северное Охотоморье*	202	58	0.5149/42	0.4851/46	96	22.056 ± 9.7591	0.0193 ± 0.0095	0.9573 ± 0.0053
Филогруппы								
Место сбора материала – бас. р. Колыма, Чукотка и Аляска								
Центральноазиатская	96	51	1.00	0	56	7.7048 ± 3.6220	0.0067 ± 0.0035	0.9660 ± 0.0082
Берингийская	48	12	0	1.00	27	4.7819 ± 2.3780	0.0042 ± 0.0023	0.7518 ± 0.0609
Сумма	144	63	0.6667/56	0.3333/27	87	18.9646 ± 8.4485	0.0166 ± 0.0082	0.9578 ± 0.0090
Место сбора материала – Северное Охотоморье, бас. р. Колыма, Чукотка и Аляска								
Центральноазиатская	200	87	1.00	0	73	7.6716 ± 3.5914	0.0067 ± 0.0035	0.9762 ± 0.0035
Берингийская	146	39	0	1.00	58	8.6111 ± 4.0013	0.0075 ± 0.0039	0.9438 ± 0.0087
Сумма	346	126	0.5780/73	0.4220/58	126	21.7641 ± 9.6175	0.0190 ± 0.0093	0.9821 ± 0.0020

Примечание: * – о-ва и побережье от пос. Охотек до пос. Эвенск и о. Парамушир Курильской гряды; N – объем выборки; n – число гаплогрупп; EcbBr – берингийская филогруппа; EcbCA – центрально-азиатская филогруппа; EcbBr – берингийская филогруппа; V – число вариабельных сайтов в гене *суб* мтДНК; Pi – среднее число попарных различий между гаплогруппами; π – нуклеотидное разнообразие; h – гаплогруппическое разнообразие; sd – стандартное отклонение.

		111122	222222333	333444444	555556666	667777778	888889999	999999900	111 111111111	1111111
		2689144511	1357889000	1692345679	5678905667	9902378900	1134702444	6689999022	3344556788	99011112
		4770145306	9483287346	8466546518	5815797032	4587210514	0961471025	3770679003	2826072869	0880362
EcbCA1	MT093810	TGAACACTTT	GCACAAAAGC	TGTAACCTTT	TAGGCAACTT	GTAGATCACC	GCCTCCTGAC	AAATCTCGAA	GGATCACATA	AAGCATC
EcbCA3	MT127791	G.....		T.....			T.....		T.....	
EcbCA20	MT093811			T.....			T.....		T.....	
EcbCA23	MZ246547						C.....		G.....	A.....
EcbCA24	MZ246545	G.....					T.....			G.....
EcbCA25	MZ246546								G.....	A.....
EcbCA28	MT134269	C.....		G.....	G.....	T.....				T.....
EcbCA29	MT134268		G.....		G.....		T.....	A.....		T.....
EcbCA30	MT134267			C.....	G.....	TT.....		T.....		T.....
EcbCA31	MT134266	A.....			C.....	C.....	G.....	TA.....		G.....
EcbCA32	MT134265	C.....		G.....	G.....	T.....			G.....	T.....
EcbCA33	MT134264		T.....		G.....	T.....				T.....
EcbCA35	MZ246540	G.....	G.....	C.....	A.....		A.....	C.....		C.....
EcbCA36	MZ246539		A.....				C.....	G.....	A.....	T.....
EcbCA37	MZ246543						C.....			
EcbCA38	MZ246544		G.....					A.....		
EcbCA39	MZ246541	G.....					C.....			G.....
EcbCA40	MZ246542	G.....								G.....
EcbCA41	MZ269491		G.....	C.....	A.....		A.....	C.....		C.....
EcbCA42	MZ246538		G.....	C.....	A.....		A.....	C.....		C.....
EcbCA50	MZ246535						C.....	G.....	A.....	T.....
EcbCA51	MZ246526	G.....					C.....	G.....	A.....	T.....
EcbCA52	MZ246528						C.....	G.....	A.....	C.....
EcbCA53	MZ246525						C.....	G.....	A.....	C.....
EcbCA54	MZ246532	G.....	G.....	C.....			C.....	GC.....	A.....	T.....
EcbCA55	MZ246536						C.....	CGC.....	A.....	T.....
EcbCA56	MZ246534	G.....					C.....	GC.....	A.....	T.....
EcbCA57	MZ246530	G.....					C.....	CG.....	A.....	T.....
EcbCA58	OL515840					G.....	C.....	CGC.....	A.....	T.....C.....
EcbCA59	MZ246529						T.....	G.....	A.....	G.....T.....C.....
EcbCA60	MZ246533	G.....				G.....	C.....	G.....	A.....	T.....
EcbCA61	MZ246521	G.....			A.....		T.....	G.....	A.....	G.....T.....C.....
EcbCA62	MZ246522				A.....		T.....	G.....	A.....	G.....T.....C.....
EcbCA63	MZ246523				A.....		T.....	G.....	A.....	G.....T.....C.....
EcbCA64	MZ246524	G.....			A.....		T.....	G.....	A.....	G.....T.....C.....
EcbCA65	MZ246527						C.....	G.....	A.....	G.....T.....C.....
EcbCA66	MZ246531					G.....	C.....	G.....	A.....	G.....T.....C.....
EcbCA67	OL515841	G.....					C.....	G.....	A.....	G.....T.....C.....
EcbCA68	OL515842	G.....	T.....				C.....	G.....	A.....	G.....T.....C.....
EcbCA69	OL515843	G.....					C.....	GC.....	A.....	G.....T.....C.....
EcbCA70	OL515844					G.....	C.....	G.....	A.....	G.....T.....C.....
EcbCA71	OL515845					G.....	C.....	G.....	A.....	G.....T.....C.....
EcbCA72	OL515846	G.....			A.....	A.....	G.....	C.....	G.....	A.....T.....C.....
EcbCA73	OL515847						T.....	C.....	G.....	A.....G.....T.....C.....
AY305234		C.....		G.....	G.....		T.....		G.....	T.....
AY305225		C.....	A.....G.....	G.....	G.....		T.....		G.....	T.....
AY305238				C.....	G.....	TT.....			G.....	T.....
AY305232					C.....		C.....	TA.....		T.....
AY305213				A.....			C.....	A.....	C.....	T.....
AY305222		C.....	G.....	G.....		T.....			T.....	T.....
AY305215		C.....		C.....		T.....			T.....	T.....
EcbBr12	MT085481	C.....T.TACC	CAG.....G.....	G.....C.....G.....	C.....AT.....T.....	C.....T.....A.....C.....	C.....C.....C.....GG.....	A.....GC.....	T.....	T.....
EcbBr16	MT085485	C.....TACC	CAG.....G.....	GG.....C.....G.....	C.....AT.....T.....	CT.....T.....A.....C.....	C.....C.....C.....GG.....	T.....GC.....	TGCT.....	
EcbBr18	MT127793	CA.....TACC	CAG.....GG.....	G.....C.....G.....	C.....AT.....T.....C.....	CTG.....T.....A.....C.....A.....	C.....C.....C.....G.....	A.....T.....C.....	T.....CT.....	
EcbBr19	MT127794	C.....TACC	CAG.....GG.....	G.....CC.....G.....	C.....AT.....T.....C.....	CTG.....T.....A.....C.....A.....	C.....C.....C.....G.....	A.....T.....GC.....	T.....CT.....	
EcbBr20	MT081254	C.....G.ACC	CAG.....G.....	G.....TC.....G.....	C.....AT.....T.....	C.....G.....T.....A.....C.....	C.....C.....C.....G.....	A.....GC.....	T.....T.....	
EcbBr21	MT081255	C.....GTACC	CAG.....G.....	CG.....TC.....G.....	C.....AT.....T.....	C.....G.....T.....A.....C.....	C.....C.....C.....G.....	A.....GC.....	T.....T.....	
EcbBr22	MT081256	C.....GTACC	CAG.....G.....	G.....TC.....G.....	C.....AT.....T.....	C.....G.....T.....A.....C.....	C.....C.....C.....G.....	AG.....GC.....	T.....T.....	
EcbBr23	MT081257	C.....G.ACC	CAG.....G.....	G.....TC.....G.....	C.....AT.....T.....	C.....G.....T.....A.....C.....T.....	C.....C.....C.....G.....	A.....GC.....	T.....T.....	
EcbBr24	MT081258	C.....GTACC	CAG.....G.....	G.....TC.....G.....	C.....AT.....T.....	C.....G.....T.....A.....C.....	C.....C.....C.....G.....	A.....GC.....	T.....T.....	
EcbBr26	MT127795	C.....TACC	CAG.....GG.....	G.....C.....G.....	C.....AT.....GT.....C.....	CTG.....T.....A.....C.....A.....	C.....C.....C.....	A.....T.....GC.....	T.....CT.....	
AY305127		C.....GTACC	CAG.....G.....	C.....G.....TC.....G.....	C.....AT.....T.....	C.....G.....T.....A.....C.....	C.....C.....C.....G.....	A.....T.....GC.....	T.....T.....	
AY305186		C.....TACC	CAG.....G.....	GG.....C.....G.....	C.....AT.....T.....	G.....CT.....T.....A.....C.....	C.....C.....C.....G.....	T.....GC.....	T.....CT.....	

Рис. 2. Гаплотипы гена цитохрома *b* полевки-экономки из популяций Северо-Восточной Азии и Аляски. Нуклеотидные замены представлены относительно последовательности варианта EcbCA1. Замены показаны от начала гена цитохрома *b*.

отметить, что в выборках полевых из популяций бас. рр. Кулу и Детрин превалирует один из EcbCA-гаплотипов – EcbCA1 и EcbCA35 соответственно. Остальные варианты нуклеотидной последовательности *cytb* найдены в небольших долях, равных для каждой из выборок (рис. 3). Распределение обнаруженных *cytb*-гаплотипов в выборке полевых из бас. р. Среднекан сложнее. Наиболее представлен вариант EcbCA67, доля EcbCA51 несколько меньше, третий по распространению – EcbCA52. Варианты EcbCA50, EcbCA53 и EcbCA72 обнаружены в равных, четвертых по уровню встречаемости, долях. Остальные гаплотипы найдены у единичных экземпляров (рис. 3). Полученные результаты косвенно свидетельствуют о высоком уровне полиморфиз-

ма *cytb* в генофондах данных популяций *A. oeconomus*. Параметры π и P_i для выборок полевых-экономов из бас. рр. Кулу, Детрин и Среднекан имеют близкие значения. Гаплотипическое разнообразие (h) в выборке полевых из бас. р. Детрин несколько ниже, чем в исследованных группах этого вида из бас. рр. Кулу и Среднекан, что может быть связано с меньшей численностью особей, отловленных в бас. р. Детрин (табл. 1).

Река Омолон – самый восточный приток р. Колыма, в бассейне которого проводился отлов полевых-экономов для нашей работы. В выборке полевых из этой популяции в предыдущем (Galbreath, Cook, 2004) и в нашем исследовании найдены особи генетических линий EcbCA и EcbBr.

Таблица 2. Локализация нуклеотидных замен в кодонах *cytb* у полевки-экономки бас. р. Колыма, Чукотки и Аляски

Филогруппы	Доля замен					
	транзиция			трансверсия		
	позиция замены в кодоне			позиция замены в кодоне		
	1	2	3	1	2	3
Центральноазиатская	0.2679	0.0536	0.6429	0.0179	0.00	0.0179
Берингийская	0.1785	0.00	0.7143	0.0357	0.00	0.0714
Суммарно	0.2128	0.0319	0.6277	0.0213	0.00	0.1064

Следует отметить, что доля полевых клады EcbCA (0.8511; табл. 1) составляет основную часть выборки. Наиболее распространены гаплотипы EcbCA29 и EcbCA33 (0.2128), несколько реже встречается EcbCA28 (0.1702). Остальные EcbCA в этой выборке полевых определены у единичных экземпляров (рис. 3). Нуклеотидных последовательностей EcbBr12 и EcbBr16 найдено втрое больше, чем AY305186, который был обнаружен ранее (Galbreath, Cook, 2004), но не выявлен в нашем исследовании. Всего типировано 13 гаплотипов клады EcbCA и три – EcbBr, что определило уровни *Pi* и π , которые на порядок превышают та-

ковые в выборках этого вида из пойм рр. Кулу, Детрин и Среднекан (табл. 1). Наличие в популяции *A. oeconomus* бас. р. Омолон EcbBr-гаплотипов значительно повышает индексы молекулярного разнообразия в общей выборке этого вида из бас. р. Колыма (табл. 1).

Филогенетические отношения EcbCA-гаплотипов *cytb* в выборках из популяций полевки-экономки бас. р. Колыма

Для характеристики филогенетических отношений *cytb*-EcbCA-гаплотипов *A. oeconomus*, на-

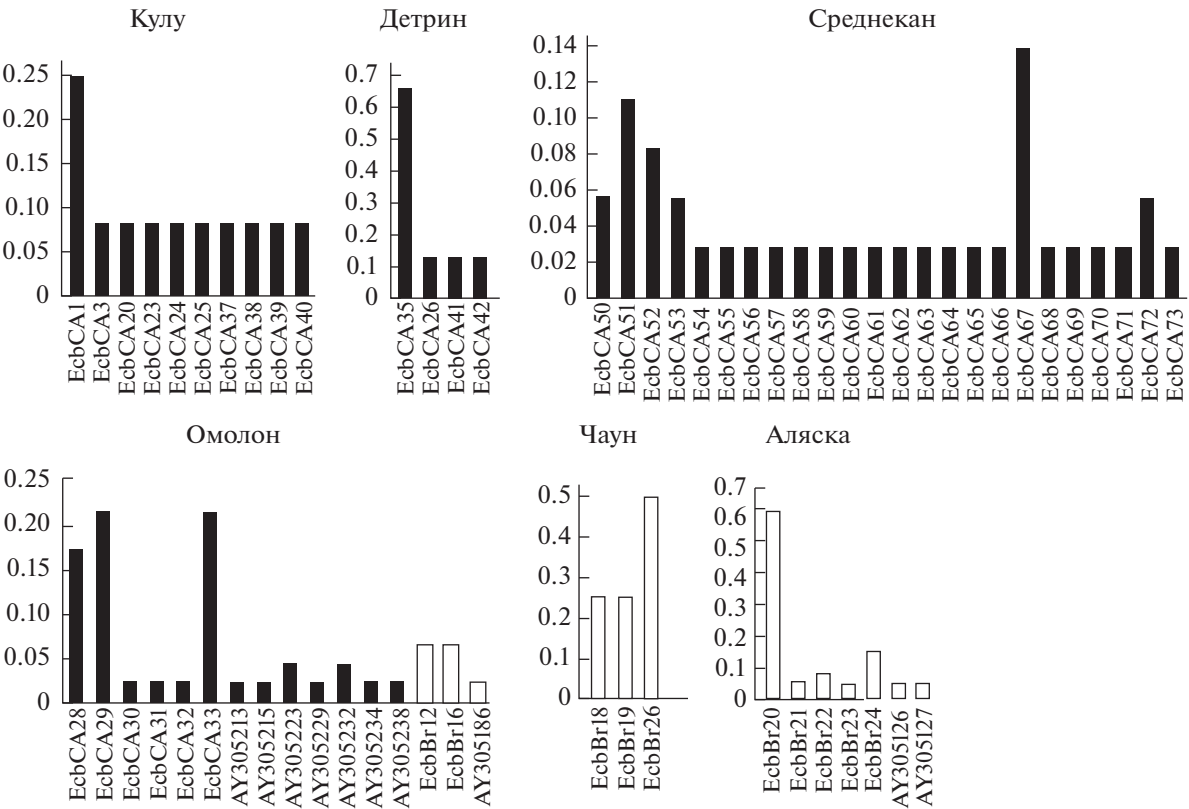


Рис. 3. Доли гаплотипов гена цитохрома *b* в выборках полевки-экономки из популяций Северо-Восточной Азии и Аляски (гаплотипы центральноазиатской и берингийской филогрупп показаны столбцами с черной и белой заливкой соответственно).

селяющих бас. р. Колыма, построена ML-дендрограмма (рис. 4). На представленном дереве имеют место три ответвления (А, Б, В). Клада А объединяет гаплотипы всех особей, отловленных в бас. р. Среднекан; EcbCA36 — найден у полевки-экономки, пойманной в бас. р. Детрин; варианты EcbCA29, EcbCA31, AY305213 и AY305232 идентифицированы у экземпляров, добытых в бас. р. Оомолон. Клада Б включает только варианты *cytb* полевок из бас. р. Кулу. Кладу С составляют гаплотипы особей, населяющих бас. рр. Оомолон, Детрин и Кулу.

Нуклеотидные последовательности *cytb*-EcbCA-гаплотипов полевок-экономок бас. р. Кулу — EcbCA1, EcbCA3, EcbCA20, EcbCA38 — входят в кладу В, остальные варианты *cytb* образуют кладу Б. Их нуклеотидные последовательности отличаются от наиболее распространенного в этой выборке варианта EcbCA1 (рис. 3), от одной (EcbCA37) до трех (EcbCA3, EcbCA20, EcbCA23, EcbCA24, EcbCA39) замен (рис. 2). Транзиция в первой позиции кодона A1090G обуславливает наличие субклады гаплотипов EcbCA24, EcbCA39, EcbCA40 с бутстреп-поддержкой 78%. Аналогичная замена G1108A приводит к появлению субкластера EcbCA23, EcbCA25 также с бутстреп-индексом 78%. Нуклеотидные последовательности остальных *cytb*-EcbCA-гаплотипов полевок данной выборки клады В значимых различий не имеют. Следует отметить, что из 14 замен в нуклеотидной последовательности гена *cytb* полевок-экономок бас. р. Кулу 9 являются уникальными для особей этого вида колымского бассейна. Кроме того, ни один гаплотип полевок из бас. р. Кулу не имеет явного сходства с EcbCA-вариантами особей из остальных выборок полевок-экономок бас. р. Колыма.

У полевок-экономок, отловленных в бас. р. Детрин, найдены *cytb*-EcbCA-гаплотипы двух типов — сходные по нуклеотидной последовательности гаплотипы EcbCA35, EcbCA41, EcbCA42, образующие на дендрограмме субкладу с бутстреп-поддержкой 94% в кладе В и EcbCA36, входящий в кладу А и различающийся с гаплотипом EcbCA65, который был обнаружен у особи из бас. р. Среднекан, транзицией в первой позиции кодона G304A. Варианты EcbCA35, EcbCA41, EcbCA42 разнятся с нуклеотидной последовательностью EcbCA1 транзициями в третьей позиции кодона A303G, T318C, G585A, T990C и трансверсией также в третьей позиции кодона A1098C (рис. 2). Нуклеотидная последовательность EcbCA41 отличается от наиболее представленного у полевок данной выборки EcbCA35 (рис. 3) одной нуклеотидной заменой, от EcbCA42 — тремя (рис. 2). Гаплотип EcbCA36 не содержит ни одной общей замены с вариантами субклады EcbCA35, EcbCA41, EcbCA42 (рис. 2). Полученные результаты свидетельствуют о формировании генофонда популяции *A. oesonotus* бас. р. Детрин из двух конспецифичных источников.

По-видимому, большая часть полевок-экономок, обитающих в бас. р. Детрин, являются потомками особей, генофонд которых был сформирован в одном рефугиуме. Предки носителей гаплотипа EcbCA36 обитали в другом рефугиуме, который, возможно, существовал в районе бас. р. Среднекан. Следует отметить, что гаплотипы полевок-экономок, отловленных в бас. р. Среднекан, не образуют субкладу с высоко значимыми бутстреп-индексами, что может свидетельствовать об их монофилетическом происхождении.

Анализ нуклеотидной последовательности *cytb*-EcbCA особей *A. oesonotus*, добытых в бас. р. Оомолон, дает основание предположить формирование EcbCA клады этой популяции также из двух конспецифичных источников. Гаплотипы EcbCA29, EcbCA31, AY305213 и AY305232, входящие в кладу А, имеют нуклеотидные последовательности, сходные с вариантами *cytb* полевок бас. р. Среднекан (рис. 2, 4). Относительно последовательности нуклеотидов EcbCA1 все гаплотипы полевок-экономок бас. р. Среднекан и варианты EcbCA29, EcbCA31, AY305213, AY305232, обнаруженные у полевок бас. р. Оомолон, включают транзиции в первой позиции кодона T841C, G1000A и транзицию в третьем нуклеотиде кодона C1122T, что, вероятно, указывает на общность их происхождения. Все полученные результаты позволяют предположить наличие в ледниковый период достаточно крупного рефугиума в районе бас. р. Среднекан, из которого впоследствии экономки проникли в бас. рр. Детрин и Оомолон. Остальные *cytb*-EcbCA-гаплотипы полевок из бас. р. Оомолон входят в кладу В, в которой образуют сложную субкладу с бутстреп-индексом 52%, включающую в себя три субклады с разной степенью бутстреп-поддержки (рис. 4). Нуклеотидная последовательность данных гаплотипов также включает замену C1122T, возможно, произошедшую в геноме *A. oesonotus* до последнего оледенения. Впоследствии носители этой мутации оказались в двух различных рефугиумах, что привело в результате синергии эффекта основателя, отбора и микроэволюционных процессов в изолированных популяциях к формированию генофондов различных профилей, но включающих одну одинаковую замену. Все *cytb* данной группы гаплотипов содержат транзиции в первой A568G и третьей C804T позиции кодона. Кроме того, варианты EcbCA30 и AY305238, образующие субкладу с бутстреп-индексом 83%, имеют транзиции в третьей позиции кодона T471C и C801T (рис. 2).

Филогенетические отношения EcbCA-гаплотипов cytb в выборках из популяций полевки-экономки Северного Охотоморья, бас. р. Колыма и Северо-Восточной Азии в целом

У полевок-экономок, отловленных в бас. р. Кулу и у пос. Армань (Северное Охотоморье), найдены

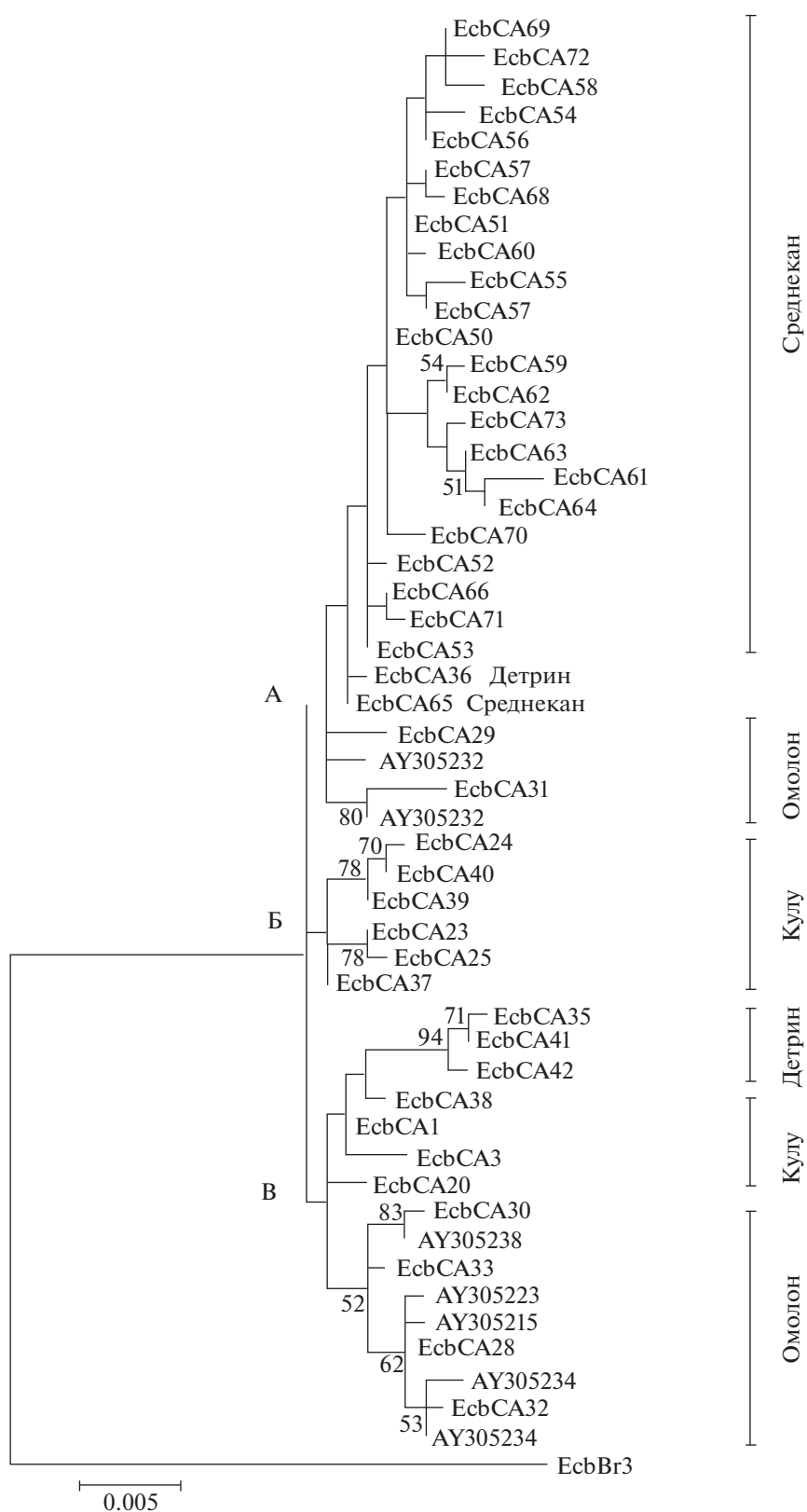


Рис. 4. ML-филогенетическое дерево, построенное по данным об изменчивости нуклеотидной последовательности гена цитохрома *b* мтДНК полевки-экономки центральноазиатской клады из популяций бас. р. Колыма. В узлах ветвления указаны бутстреп-индексы (> 50%).

Таблица 3. Замены в нуклеотидной последовательности *cytb* в гаплотипах полевки-экономки из Северного Охотоморья и бас. р. Колыма

Гаплотип	Локальность	Нуклеотидная замена
EcbCA2	Магадан	G219A; T592C*; T975C
EcbCA48	Атарган	
EcbCA3	Магадан, Армань, Кулу ^К	A282G; C874T*; C1062T*
EcbCA6, EcbCA27	Магадан	
EcbCA43, EcbCA44	Ола	
EcbCA8, EcbCA9, EcbCA26	Магадан	T841C; A987G; G1000A
EcbCA36	Детрин ^К	
EcbCA50–EcbCA73	Среднекан ^К	
EcbCA18, EcbCA45, EcbCA49	Ола	C444T; G585A; C996T
EcbCA46	Магадан	
EcbCA7, EcbCA10, EcbCA19	Магадан	A303G; T318C; T990C
EcbCA35, EcbCA41, EcbCA42	Детрин ^К	

Примечание: * – транзигция в первой позиции кодона; ^К – река бас. р. Колыма.

гаплотипы EcbCA1, EcbCA3 и EcbCA20. В окрестностях г. Магадан обнаружены полевки с нуклеотидной последовательностью EcbCA3 (Переверзева и др., 2022). Следует отметить, что несколько одинаковых замен обнаружено в нуклеотидных последовательностях у ряда гаплотипов *cytb* у особей *A. oeconomus*, обитающих как в Северном Охотоморье, так и в бас. р. Колыма, что, по-видимому, указывает на общность их происхождения. Учитывалось наличие минимум трех идентичных замен (за исключением C1122T), данные представлены в табл. 3.

Филогенетические отношения между группами сходных по нуклеотидной последовательности EcbCA-гаплотипов с указанием мест обитания их носителей, представлены на NJ-дендрограмме (рис. 5). Сопоставление всех нуклеотидных замен гаплотипов EcbCA полевок-экономок Северного Охотоморья (Переверзева и др., 2022) и бас. р. Колыма показывает сложное формирование EcbCA-генофондов популяций *A. oeconomus*. Полученные результаты позволяют предположить расселение этого вида по крайней мере из двух рефугиумов после максимума Сартанского оледенения. В одном, располагавшемся, вероятно, на территории Западного Приохотья, – сохранились особи с нуклеотидной последовательностью *cytb*, близкой к таковой EcbCA1. С окончанием оледенения их потомки расселились по Северному Охотоморью и проникли в бас. р. Колыма. На рис. 5 группы данных гаплотипов с обозначением мест отлова их носителей представлены кладой I. Топология клады с большой вероятностью показывает наличие родоначальной ветви полевок, за-

селивших охотоморское побережье, а также о-ва Талан и Недоразумения и распространившихся по бас. р. Кулу. Данная ветвь клады I включает нуклеотидные последовательности особей, отловленных вблизи пос. Охотск (EcbCA13, EcbCA15, EcbCA17), пос. Армань (EcbCA1, EcbCA13), г. Магадан (EcbCA2, EcbCA34, EcbCA47), пос. Ола (EcbCA12), на о-вах Недоразумения (EcbCA11, EcbCA12), Талан (EcbCA4, EcbCA5) и в бас. р. Кулу (EcbCA1, EcbCA23–EcbCA25, EcbCA37–EcbCA40). Можно предположить, что предки этих *A. oeconomus* дали начало полевым-экономкам, EcbCA-гаплотипы которых образуют две субклады: носители одной заселяют в настоящее время окрестности г. Магадан (EcbCA2, EcbCA3, EcbCA6, EcbCA27), поселков Атарган (EcbCA48), Армань (EcbCA3), Ола (EcbCA43, EcbCA44) и бас. р. Кулу (EcbCA3); носители гаплотипов второй субклады найдены возле г. Магадан (EcbCA7, EcbCA10, EcbCA18, EcbCA19, EcbCA46), у пос. Ола (EcbCA45, EcbCA49) и в бас. р. Детрин (EcbCA35, EcbCA41, EcbCA42).

Можно предположить, что из второго крупного рефугиума, располагавшегося в районе бас. р. Среднекан и, возможно, р. Детрин, полевки-экономки распространились в бас. р. Омогон и окрестности г. Магадан. В настоящее время нуклеотидные последовательности EcbCA50–EcbCA73 (определены у экземпляров, отловленных в бас. р. Среднекан), EcbCA36 (бас. р. Детрин), EcbCA29, EcbCA31, AY305213, AY305232 (бас. р. Омогон), EcbCA8, EcbCA9, EcbCA26 (г. Магадан) и EcbCA14, EcbCA16 (пос. Охотск) имеют схожее строение. На рис. 5



Рис. 5. NJ-дендрограмма филогенетических отношений между схожими по нуклеотидной последовательности группами гаплотипов гена цитохрома *b* полевки-экономки центральноазиатской клады с указанием мест отлова. * — реки бас. р. Колыма. Масштабный отрезок соответствует числу нуклеотидных замен на один сайт.

группы этих гаплотипов с обозначением мест отлова их носителей образуют кладу II.

Основываясь на топологии дерева филогенетических отношений между группами сходных по нуклеотидной последовательности *EcbSA*-гаплотипов можно сделать предположение о сложной истории формирования *EcbSA*-генофондов исследуемых популяций *A. oesonotus* Северного Охотоморья и бас. р. Колыма. Возможно, после сохранения в рефугиумах, полевки-экономки могли оказаться по различным причинам в более мелких изолированных сообществах. Формирование генофондов этих обособленных популяций зависело изначально от ограниченного числа вариантов нуклеотидных последовательностей *cytb* особей-основателей. В дальнейшем мутационный, стохастический процессы и отбор привели к образованию различных генофондов. При возникновении благоприятных для экспансии условий, произошло широкое расселение вида. Полевки из Западного Приохотья заняли не только побережье Северного Охотоморья, но и бас. рр. Кулу и Детрин. Из колымского рефугиума часть особей достигла не только окрестностей г. Магадан, но и пос. Охотск.

Характеристика гаплотипов cytb в выборках из популяций полевки-экономки Чукотки и Аляски

На территории южного побережья Чаунской губы отловлено всего четыре полевки-экономки берингской клады. Нуклеотидные последовательности *cytb* этих особей различаются пятью заменами и представлены тремя гаплотипами. Значения индексов молекулярного разнообразия этой и *EcbSA*-выборок полевки из бас. р. Колыма имеют один порядок (табл. 1). Полученный результат косвенно свидетельствует о высоком полиморфизме нуклеотидной последовательности *cytb* особей *A. oesonotus* берингской клады, обитающих на Чукотке. Для адекватной оценки структуры генофонда популяции полевки-эконом-

ки, заселяющей данную часть ареала, требуются дальнейшие исследования.

Выборка с Аляски представлена 28 образцами *cytb* особей, отловленных Н.Е. Докучаевым в 2008 г., и 9 нуклеотидными последовательностями, взятыми в анализ из данных базы GenBank (Galbreath, Cook, 2004). На рис. 3 показано распределение *EcbBr*-гаплотипов этой группы полевки. Наиболее представлен вариант *EcbBr*20, совпадающий с AY305130. Нуклеотидная последовательность гаплотипа *EcbBr*24, второго по доле в выборке, одинакова с AY305100, AY305124, AY305125 и AY305131. Вариант *EcbBr*22 идентичен AY305128 и AY305129. Носителей AY305126 и AY305127 в совокупности полевки-экономки, отловленных в 2008 г., не найдено. Следует отметить, что в данной выборке *A. oesonotus*, представленной достаточным количеством особей, обнаружено всего шесть *cytb*-гаплотипов, каждый из которых отличается от остальных *cytb*-вариантов полевки из этой группы одной заменой (рис. 2). Небольшой уровень полиморфизма нуклеотидной последовательности *cytb* полевки этой выборки отражается в самых низких значениях P_i , h и π . Параметры P_i и π в выборке полевки с Аляски втрое меньше, чем в других группах этого вида, состоящих из особей одной генетической клады — *EcbSA* или *EcbBr* (табл. 1).

Филогенетические отношения EcbBr-гаплотипов cytb в выборках из популяций полевки-экономки Северного Охотоморья, бас. р. Колыма, Чукотки и Аляски

Для определения филогенетических отношений *EcbBr*-гаплотипов полевки-экономки анализируемых популяций построена медианная сеть по принципу минимального числа нуклеотидных замен (рис. 6). Полученная диаграмма наглядно демонстрирует высокий уровень полиморфизма и сложные филогенетические отношения гапло-

типов *cytb* *A. oeconomus* EcbBr-клады. Четко представлены шесть обособленных достаточно крупных субклад и небольшой субкластер, включающий гаплотипы EcbBr12 и EcbBr14. В предыдущей работе (Переверзева и др., 2022), анализируя топологию ML-филогенетического дерева *cytb*-гаплотипов, мы обсуждали особенности филогенетических отношений вариантов нуклеотидной последовательности *cytb* полевок-экономок Северного Охотоморья. На медианной сети наглядно продемонстрированы взаимосвязи анализируемых EcbBr-*cytb*-гаплотипов. Возле пос. Эвенск и в бас. р. Омолон отловлены особи двух отдаленных субкластеров, один из которых представлен гаплотипами EcbBr12 и EcbBr14, наиболее близкими по последовательности нуклеотидов к полевкам, отловленным на Аляске. Субкластер *cytb*-гаплотипов полевок, пойманных на Аляске, имеет радиальную структуру с предковым вариантом EcbBr24. Это свидетельствует о монофилетическом происхождении популяции *A. oeconomus*, обитающей на этой территории. Можно предположить, что часть отдаленных предков (носителей гипотетического гаплотипа mv8) полевок этих двух сублиний мигрировала по берингийскому мосту в Северную Америку, а другая — осталась на Евразийском континенте и сохранилась в рефугиуме (предположительно в районе Пенжинской губы). В результате мутаций и микроэволюционных процессов, имевших место за время географической изоляции этих двух линий потомков mv8, образовались два субкластера *cytb*-вариантов. В пользу данного предположения свидетельствует сходство нуклеотидных последовательностей гена *cytb* *A. oeconomus*, обитающих на Аляске, в окрестностях пос. Эвенск и в бас. р. Омолон. Гаплотипы EcbBr12 и EcbBr24 разнятся между собой шестью нуклеотидными заменами, и от EcbBr1 они также отличаются шестью одинаковыми мутациями (рис. 7). Следует отметить, что генетическая клада EcbCA имеет наибольшее сходство с носителями сублинии EcbBr12 и EcbBr14, на что указывает структура медианной сети. Возможно, это самая древняя ветвь EcbBr-клады. Другие варианты последовательности нуклеотидов *cytb* полевок, обитающих вблизи пос. Эвенск и в бас. р. Омолон (EcbBr15–EcbBr17, AY305186) образуют субкладу с предковым гаплотипом EcbBr13. Варианты EcbBr12 и EcbBr15 различаются четырнадцатью мутациями (рис. 7). Можно предположить, что генетический профиль данных субклад сформирован в разных рефугиумах. Генофонд полевок этих изолированных групп, возможно, определился синергией эффекта основателя, мутационного и стохастических процессов на фоне прессинга отбора. В дальнейшем, в постледниковый период, произошло расселение и смешение полевок из этих двух рефугиумов, о чем свидетельствует присутствие EcbBr12 и EcbBr16 у особей, отловленных на северном побережье

Охотского моря и в бас. р. Омолон. Исходя из топологии медианной сети, можно предположить, что дальнейшая экспансия *A. oeconomus*, мутационный и микроэволюционные процессы стали причиной субкластерной структуры генофонда этого вида на территории Северо-Восточной Азии. Три транзиции и одна трансверсия в третьей позиции кодона привели к образованию гипотетического mv11, от которого произошли полевки, заселившие побережье Северного Охотоморья. Две транзиции и трансверсия в третьей позиции кодона в нуклеотидной последовательности mv11 привели к появлению mv4, родоначальнику вариантов EcbBr18, EcbBr19 и EcbBr26, обнаруженных у особей Чукотки. Кроме того, от mv11 посредством трех транзиций в третьей позиции кодона произошел mv9. Одна ветвь последнего, предположительно, дала начало особям, освоившим п-ов Камчатка и отделившийся от его территории о. Парамушир (Переверзева и др., 2022), а другая — особям, освоившим Аляску, окрестности пос. Эвенск и бас. р. Омолон.

Особенности филогенетических отношений *cytb*-гаплотипов *A. oeconomus* п-ова Камчатка и о. Парамушир подробно обсуждались нами в предыдущей работе (Переверзева и др., 2022). Расположение на медианной сети гаплотипов полевок, отловленных на данных территориях, подтверждают полученные ранее результаты.

На роль предкового гаплотипа в субкластере полевок-экономок западной части Северного Охотоморья, с практически радиальной структурой, претендуют EcbBr1 и EcbBr3. С учетом количества замен, которыми различаются эти нуклеотидные последовательности и гипотетический mv11, а также структуру самого субкластера, представляется более вероятным происхождение данного субкластера от EcbBr3.

Характеристика EcbBr-гаплотипов cytb в выборках из популяций полевок-экономики Северного Охотоморья, бас. р. Колыма, Чукотки и Аляски

При сопоставлении нуклеотидных последовательностей *cytb* полевок генетической линии EcbBr, отловленных на территориях Северного Охотоморья (Переверзева и др., 2022), в бас. р. Колыма, на Чукотке и Аляске обнаружен ряд особенностей (рис. 7). Все замены рассматривались относительно нуклеотидной последовательности *cytb* гаплотипа EcbBr3. У *A. oeconomus* EcbBr-клады западного участка Северного Охотоморья (г. Магадан, пос. Ола, Атарган и о. Уратамлян) определено 14 гаплотипов, различающихся между собой 22 мутациями. Количество нуклеотидных замен, отличающих EcbBr-гаплотипы полевок из этих выборок, колеблется от одной (EcbBr1 и EcbBr3) до семи (EcbBr4 и EcbBr5 с EcbBr3). Из всех гаплотипов полевок западной части Северного

	1111112	222233344	4445556666	6677777888	8888999000	111 111111111 11111	11111
	2680134463	4488916922	4694671567	8905789011	3899012012	2334455791	11233
	7776184559	3828780606	4551182702	7589405736	7217721020	3282707880	36257
EcbBr3	AGACCCATTG	CAAGGTATCG	CTATTTAATT	TТАCTCGAAA	CGAACGTGAG	GGAAC TAGAT	ACTCA
СЕВЕРНОЕ ОХОТОМОРЬЕ							
окрестности г. Магадан, пос. Ола, пос. Атарган, о. Уратамлян							
EcbBr1				C.....			C
EcbBr2				C.....			C
EcbBr4		G.....		C.T.T.....	A.....	T.....	C
EcbBr5			CC.....	T.G.....	A.A.....		C
EcbBr25				C.A.....			C
EcbBr27					C.....		C
EcbBr28						A.....	
EcbBr29	G.....						
EcbBr30	G.....	G.....		C.....			
EcbBr31	A.....						C
EcbBr32							C
EcbBr33	C.....			C.....		C.....	C
EcbBr34				C.....			
п-ов Камчатка							
AB372197		A.....A.....			A.....A.....	A.....C.....	T.....
AB372198		A.....	G.C.....		A.....A.....	A.....C.....	T.....
AB372199		A.....			A.....A.....G.....	A.....C.....	T.....
AB372200		G.A.....	C.....		A.....AC.....	A.....C.....	T.T.....
Курильская гряда							
о. Парамушир							
EcbBr6	G..T...C.	T..A.....		G.....	G TA..A.....	C.....	T.....
EcbBr7	G..T...C.	T..A.....		G.....	G TA..A.....	C.....	T.....
EcbBr8	..T...C.	..A..T.....		G.....	G TA.G.A.....	C.....	T.....
EcbBr9	G.....C.	..A.....	G.....	C.....G.....	G TA..A.....	C.....	T.....
EcbBr10	C.	..A.....	G.....	C.....G.....	G TA..A.....	C.....	T.....
EcbBr11	..T...C.	T..A.....		G.....	G TA..A.....	C.....	T.....
окрестности пос. Эвенск							
EcbBr12	..T.....	..A.....		A.....	..A..A.....	C.....	..TC..
EcbBr13		..A..G.....		TA.....	..A..A.....	..G.....	
EcbBr14	..T.....	..A.....	..C.....	A.....	..A..A.....	C.....	..TC..
EcbBr15	..T.....	..A..G.....	..C.....	TA.G.....	..A..A..A.....	..G.....A.....	
EcbBr16		..A..G.....		TA.....	..A..A.....	..G.....	G.....
EcbBr17		..A..G.....		TA.....	..A..A..A.....	..G.....	
бассейн р. Колыма							
бассейн р. Омон							
EcbBr12	..T.....	..A.....		A.....	..A..A.....	C.....	..TC..
EcbBr16		..A..G.....		TA.....	..A..A.....	..G.....	G.....
AY305186		..A..G.....		..G. TA.....	..A..A.....	A.G.....	
Чукотка							
побережье Чаунской губы							
EcbBr18	..A.....		C.....	T.....	..A..AA..A.....	A.....	
EcbBr19			..C.....	T.....	..A..AA..A.....	A.....	
EcbBr26			G.C.....	T.....	..A..AA..A.....	A.....	
Аляска							
окрестности г. Фэрбенкс							
EcbBr20	GC..	..A.....	T.....		..A..A..A.....	C.....	..T...
EcbBr21	G.....	..A..C.....	T.....		..A..A..A.....	C.....	..T...
EcbBr22	G.....	..A.....	T.....		..A..A..A.....	..G.C.....	..T...
EcbBr23	GC..	..A.....	T.....		..A..TA.....	C.....	..T...
EcbBr24	G.....	..A.....	T.....		..A..A..A.....	C.....	..T...
AY305127	G.....	..A.C.....	T.....		..A..A..A.....	CT...	..T...

Рис. 7. Гаплотипы гена цитохрома *b* полевок-экономки берингийской клады из популяций Северного Охотоморья, бас. р. Колыма и Аляски. Нуклеотидные замены представлены относительно последовательности варианта EcbBr3. Замены показаны от начала гена цитохрома *b*.

Варианты AB372197—AB372200 (Iwasa et al., 2009) полевок-экономок, отловленных на Камчатке, отличаются от остальных исследованных гаплотипов транзицией в третьей позиции кодона G1032A. Топология их взаимного расположения на медианной сети (рис. 6) и наличие восьми за-

мен (рис. 7) косвенно свидетельствуют о высокой степени полиморфизма нуклеотидной последовательности *cytb* *A. oeconomus*, населяющих Камчатку. В предыдущей публикации (Переверзева и др., 2022) нами детально обсуждались особенности *cytb*-гаплотипов полевок-экономок о. Парамушир.

В генофонде полевов этой популяции найдено шесть уникальных гаплотипов, различающихся между собой восьмью нуклеотидными заменами.

Следует отметить, что только у экономок, отловленных на Чукотке, обнаружены в третьей позиции кодона транзигция T672C и трансверсия T921A. У всех изученных полевов, отловленных на Чукотке и Аляске, и только у носителей гаплотипа EcbBr15 из окрестностей пос. Эвенск присутствует транзигция в третьей позиции кодона нуклеотидной последовательности *cytb* G1020A. Только у всех особей, добытых в районе Чаунской губы, и части полевов, отловленных в окрестностях пос. Эвенск (носителей гаплотипов EcbBr13, EcbBr15–EcbBr17, общая доля в выборке – 0.5882), найдена транзигция в третьей позиции кодона C780T. Кроме того, эти экземпляры имеют в сайте 1116 цитозин, как и EcbBr1, остальные исследованные EcbBr-полевки в данной третьей позиции кодона содержат тимин.

У всех полевов-экономок, пойманных на Аляске, как и у особей с Камчатки и о. Парамушир, а также у экземпляров EcbBr12 и EcbBr14 из окрестностей пос. Эвенск, присутствует транзигция в третьей позиции кодона T1050C. Кроме того, только в нуклеотидной последовательности *cytb* всех полевов, отловленных на Аляске, а также EcbBr12 и EcbBr14, имеет место транзигция в третьей позиции кодона G288A. Особенностью добытых на Аляске *A. oeconomus* является наличие у всех особей в нуклеотидной последовательности *cytb* транзигции в третьей позиции кодона A144G и C444T.

Разнообразие гаплотипов гена cytb в филогруппах EcbCA и EcbBr полевов-экономок Северо-Восточной Азии и Аляски

В табл. 1 показаны характеристики молекулярного разнообразия филогрупп *A. oeconomus*. Следует отметить, что количество отловленных в бас. р. Колыма особей клады EcbCA вдвое превышает число экземпляров генетической линии EcbBr, добытых в бас. р. Омолон, на Чукотке и Аляске. При этом EcbCA-*cytb*-гаплотипов в 4.25 раза больше, чем вариантов EcbBr. Вариативных сайтов в гаплотипах EcbCA-линии в 2 раза больше, чем у совокупности вариантов EcbBr-филогруппы. Индексы молекулярного разнообразия у клады EcbCA одного порядка с EcbBr, но несколько выше по значению. По-видимому, данный результат отражает достаточно высокий уровень полиморфизма EcbBr-*cytb*-гаплотипов полевов-экономок из выборок бас. р. Омолон и Чаунской губы, при небольшой численности последней, а также низком разнообразии последовательности нуклеотидов этого гена в EcbBr-выборке с Аляски, самой большой по численности в проводимом анализе.

В Северном Охотоморье EcbCA- и EcbBr-полевки представлены примерно одинаково. Сравнение совокупных выборок полевов-экономок бас. р. Колыма, Аляски и Северного Охотоморья

выявило один порядок значений индексов молекулярного разнообразия в обеих группах. В сумме у *A. oeconomus* исследовано 73 EcbCA-гаплотипа, определенных нами, и семь, взятых из базы данных GenBank, различающихся 74 нуклеотидными заменами в 73 сайтах. Найдено 34 варианта EcbBr-клады в нашей работе и привлечено шесть гаплотипов этой генетической линии из базы данных GenBank, которые отличаются 68 заменами в 66 сайтах. В общей сложности в нуклеотидной последовательности *cytb* у полевов-экономок обеих клад обнаружена 231 замена в 226 сайтах. Количество *cytb*-гаплотипов у полевов-экономок бас. р. Колыма, Чукотки и Аляски в 2.3 раза меньше числа исследованных особей. Для Северного Охотоморья данное соотношение составляет 3.5. Отношения количества *cytb*-гаплотипов к числу вариативных сайтов для выборки *A. oeconomus* бас. р. Колыма, Чукотки и Аляски – 0.7241, для совокупности особей Северного Охотоморья – 0.6042. Несколько более высокие значения индексов молекулярного разнообразия *A. oeconomus* Северного Охотоморья отражают присутствие в этой выборке большего, чем в бас. р. Колыма, числа смешанных EcbCA–EcbBr-популяций. Полученные результаты свидетельствуют о высоком уровне генетического разнообразия полевов-экономок Северо-Восточной Азии в целом.

Генетическая дифференциация исследованных популяций полевов-экономок Северо-Восточной Азии и Аляски

Следует отметить, что, кроме обсуждаемых выше гаплотипов EcbBr12, EcbBr16, EcbCA1, EcbCA3 и EcbCA20, других одинаковых *cytb*-гаплотипов, типированных у полевов-экономок, обитающих в Северном Охотоморье, в бас. р. Колыма, на Чукотке и Аляске, не выявлено.

Рассчитаны генетические дистанции (популяционные попарные Fst) между исследованными выборками *A. oeconomus*. Наибольшее различие нуклеотидных последовательностей гена *cytb* EcbCA-особей, обитающих в бас. р. Детрин, и EcbBr-полевов Аляски – Fst = 0.9565; наименьшее – Fst = 0.1763 – между EcbCA-экземплярами бас. р. Кулу и EcbCA/EcbBr-носителями бас. р. Омолон. Все выборки из исследованных популяций генетически различаются с высокой степенью достоверности ($p = 0.00 \pm 0.00$), что свидетельствует об изоляции сопоставляемых популяций полевов-экономок Северо-Восточной Азии и Аляски.

В пакете программ AMOVA методом попарной дифференциации рассчитана генетическая изменчивость групп популяций *A. oeconomus*, составленных по географическому критерию (рис. 1). В первую группу вошла выборка экономок бас. р. Колыма; во вторую – с побережья Чаунской губы; в третью – с Аляски. При таком объединении доля межгрупповой генетической изменчивости

оказалась наибольшей и составила 66.34%, внутригрупповая доля — 15.44% и внутривидовая — 18.22%. По-видимому, полученный результат является следствием сопоставления трех популяций полевков-экономов EcbSA-клады (бас. рр. Кулу, Детрин, Среднекан), двух выборок, представленных особями EcbBr-линии (Чукотка и Аляска) и одной, состоящей из экземпляров EcbSA и EcbBr этого вида (бас. р. Омолон). При включении в расчеты популяций *A. oeconomus* Северного Охотоморья — группы континентального участка (окрестности г. Магадан и поселков Ола, Атарган, Охотск, Эвенск), четырех островов, каждого отдельно (Недоразумения, Талан, Уратамлян и Парамушир) и п-ова Камчатка — результат изменяется. Доля межгрупповой генетической изменчивости составила 33.34%, внутригрупповой — 31.58% и внутривидовой — 35.08%. Полученные результаты отражают высокий уровень изменчивости нуклеотидной последовательности *cytb* у *A. oeconomus*, населяющих Северо-Восточную Азию.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

У полевков-экономов Северо-Восточной Азии и Аляски найдено 63 гаплотипа гена *cytb* (51 вариант EcbSA и 12 модификаций EcbBr), различающихся между собой 94 мутациями. Подтверждено, что в бас. р. Омолон обитает смешанная EcbSA/EcbBr-популяция этого вида. Верховья р. Колыма (бас. рр. Кулу, Детрин и Среднекан) заселены полевками EcbSA-клады. На о. Парамушир, на Камчатке, Чукотке и Аляске найдены особи только EcbBr-генетической линии. Проведенный анализ показал достоверно высокий уровень генетических дистанций ($p = 0.00 \pm 0.00$) между данными выборками. В общей сложности, с учетом результатов предыдущего исследования (Переверзева и др., 2022) в нуклеотидной последовательности гена *cytb* у полевков-экономов обеих клад обнаружена 231 замена в 226 сайтах. При сопоставлении всех исследованных популяций, включая населяющих Северное Охотоморье, доли межгрупповой, внутригрупповой и внутривидовой генетической изменчивости практически равны. Индексы молекулярного разнообразия указывают на высокий уровень полиморфизма нуклеотидных последовательностей гена *cytb* у полевков-экономов Северо-Восточной Азии. Наименьшее генетическое разнообразие найдено у особей Аляски. Значения индексов молекулярного разнообразия указывают на стабильность популяций, имеющих в течение длительного времени высокое значение эффективной численности. Полученные результаты свидетельствуют о сложной истории расселения этого вида по территории Северо-Восточной Азии. По-видимому, *A. oeconomus* как EcbBr-, так и EcbSA-генетических клад в период оледенений сохранялись в нескольких рефугиумах. Предположительно, в результате синергии эффекта основателя, отбора и микроэволюционных процессов в различных изолированных

популяциях полевков-экономов сформировались отличающиеся генофонды. Возможно, в дальнейшем особи из одного рефугиума в результате ряда причин вновь оказывались в разных изолированных популяциях на время, достаточное для образования специфических генофондов. Впоследствии в благоприятных для экспансии условиях размножившиеся полевки-экономки расселились по всей обширной территории Северо-Восточной Азии. Произошло заселение одних и тех же локальностей особями различных EcbSA- и EcbBr-сублиний, а также образование смешанных EcbSA/EcbBr-популяций. Примечательно, что одинаковые гаплотипы обнаружены у полевков, отловленных в географически удаленных точках — окрестностях пос. Эвенск и бас. р. Омолон (EcbBr12, EcbBr16) и пригороде г. Магадан, пос. Армань и бас. р. Кулу (EcbSA1, EcbSA3, EcbSA20), что свидетельствует об интенсивности прошедшей экспансии. В настоящее время сформировались генетически изолированные популяции *A. oeconomus* с высоким полиморфизмом нуклеотидной последовательности гена *cytb*, что указывает на благоприятное существование вида на данном участке обширного ареала.

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 ДВО РАН).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы использования животных в процессе исследования соблюдены.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А., Боевский Г.Г., Ревин Ю.В. Стабильность кариотипа полевки-экономки (*Microtus oeconomus*) в центральной части ареала и история становления современного ареала вида // Зоол. журн. 1986. Т. 65. № 11. С. 1705–1715.
- 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.
- Макариков А.А., Докучаев Н.Е., Коняев С.В. Цестоды грызунов Северного Приохотья // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. 2016. № 4. С. 52–61.
- 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 ДВО РАН. 2018. № 1. С. 101–112.
- Переверзева В.В., Докучаев Н.Е., Примак А.А. и др. Изменчивость гена цитохрома *b* мтДНК полевки-экономки (*Alexandromys oeconomus* Pallas, 1776) Северного Охотоморья // Успехи соврем. биол. 2022. Т. 142. № 1. С. 90–104.
- 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.
- Bandelt H.J., Forster P., Röhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Mol. Biol. Evol. 1999. V. 16. P. 37–48.
- 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 Bialowieza Primeval Forest // Acta Theriol. 2013. V. 58. P. 119–126.
- 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.
- 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.
- Hassanin A., Lecomte G., Tillier S. The “evolutionary signal” of homoplasy in protein-coding gene sequences and its consequences for *a priori* weighting in phylogeny // Compt. Rend. Acad. Sci. Paris. 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. 2011. V. 76. № 3. P. 258–267.
- Janciewicz 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 Palearctic voles // Mamm. Study. 2009. V. 34. P. 123–130.
- Kryštufek B., Shenbrot G.I. Voles and lemmings (Arvicolinae) of the Palearctic region. Maribor: Univerzitetna založba, 2022. 437 p.
- Lisovsky A.A., Petrova T.V., Yatsenyuk 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.
- Shenbrot G.I., Krasnov B.R. An atlas of the geographic distribution of the arvicoline rodents of the world (Rodentia, Muridae: Arvicolinae). Sofia: Pensoft Publishers, 2005. 336 p.
- 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 Gene Cytochrome *b* mtDNA of the Tundra Vole (*Alexandromys oeconomus* Pallas, 1776) in North-Eastern Asia and Alaska

V. V. Pereverzeva^a, *, N. E. Dokuchaev^a, A. A. Primak^a, and E. A. Dubinin^a

^aInstitute 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 North-Eastern Asia and Alaska were studied. 63 haplotypes of *cytb* gene (51 variants of Central Asian and 12 of Beringian genetic lineages), differing among themselves by 94 mutations, were found. The Upper Kolyma River is inhabited by voles of the Central Asian clade. Mixed population of this species in the basin of the Omolon River (right tributary of the Kolyma River) was found. In Chukotka and Alaska, only specimens of the Beringian phylogroup were found. Genetic differences between all samples are statistically significant. Genetic data of *A. oeconomus* populations of the Kolyma River basin, Alaska, and Northern Okhotomorye were compared. A total of 231 substitutions in 226 sites were found in the nucleotide sequence of cytochrome *b* mtDNA gene in voles from both clades. The values of molecular diversity indices testify to the stability of populations with a high value of effective abundance over a long period of time. An analysis of population gene pool formation was performed and a proposed reconstruction of the complex dispersal history of this species across North-Eastern Asia was proposed.

Keywords: root vole, *Alexandromys oeconomus*, cytochrome *b* (*cytb*) gene, genetic polymorphism, phylogenetic analysis, North-Eastern Asia, Alaska