

ISSN 1029-8940 (Print)

ISSN 2524-230X (Online)

УДК 599.323.4:574.4 (476)

<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2023-68-1-64-74>

Поступила в редакцию 08.08.2022

Received 08.08.2022

Е. И. Машков¹, Е. С. Гайдученко¹, Ю. М. Борисов²¹Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам, Минск, Республика Беларусь²Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва, Российская ФедерацияГАПЛОТИПИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ *mtCYTB* ОБЫКНОВЕННОЙ ПОЛЕВКИ
(*MICROTUS ARVALIS SENSU LATO*) В БЕЛАРУСИ

Аннотация. В настоящем исследовании представлены оригинальные данные о генетической вариативности гена *mtCytb* обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*) из 18 локалитетов, исследованных на территории Беларуси. Проведен анализ последних филогеографических данных для установления послеледниковой истории колонизации обыкновенной полевки в Центральном регионе Европы. Всего в ходе исследования изучены генетические характеристики 53 особей изучаемого вида, относящихся к одной из шести существующих мтДНК линий. Показано, что популяция вида в Беларуси характеризуется высоким уровнем генетического разнообразия, сравнимым с таковым у других гаплогрупп восточной мтДНК линии. Большое число выявленных гаплотипов мтДНК ($n = 41$) говорит о высоком уровне полиморфизма фрагментов гена *mtCytb* *Microtus arvalis* Беларуси. Анализ распределения указанных гаплотипов обыкновенной полевки по территории Беларуси показал отсутствие связи с флористической специфичностью территорий. Однако распределение по различным ландшафтно-географическим районам, напротив, хорошо соотносится с расположением наиболее удаленных гаплотипов на медианной сети. Предполагается, что около 9000 тыс. лет назад имело место повторное заселение и дальнейшее расселение обыкновенной полевки на современной территории Беларуси в двух направлениях: с юго-востока на запад и северо-запад, а также с севера на юго-восток.

Ключевые слова: *Microtus arvalis*, биотоп, ПЦР-типирование, Беларусь, гаплотип, *mtCytb*, гаплогруппа, рефугиум, генетическое разнообразие, митохондриальная ДНК

Для цитирования: Машков, Е. И. Гаплотипическое разнообразие *mtCytb* обыкновенной полевки (*Microtus arvalis sensu lato*) в Беларуси / Е. И. Машков, Е. С. Гайдученко, Ю. М. Борисов // Вест. Нац. акад. наук Беларуси. Сер. биол. наук. – 2023. – Т. 68, № 1. – С. 64–74. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2023-68-1-64-74>

Evgeniy I. Mashkov¹, Helen S. Gajduchenko¹, Yuri M. Borisov²¹Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources, Minsk, Republic of Belarus²Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian FederationHAPLOTYPIC DIVERSITY OF THE *MTCYTB* GENE OF THE COMMON VOLE
(*MICROTUS ARVALIS SENSU LATO*) IN BELARUS

Abstract. The analysis of the recent phylogeographic studies of *Microtus arvalis* is carried out to establish the post-glacial history of colonization of the common vole in the Central region of Europe. The authors have presented the original data on the genetic variability of the *mtCytb* gene of the common vole (*Microtus arvalis s. l.*) from 18 localities studied on the territory of Belarus. The genetic characteristics of 53 individuals of the common vole belonging to one eastern line of mitochondrial DNA were studied. It is shown that the population of the species in Belarus is characterized by a high level of genetic diversity comparable to that of other haplogroups of the eastern mtDNA line. The level of variability of mitochondrial fragments of the *mtCytb* gene of the common vole (*Microtus arvalis*) from Belarus turned out to be quite high ($Hd \pm SD_{Hd} = 0.97 \pm 0.02$), which is manifested in a large number of the identified mtDNA haplotypes ($n = 41$). The distribution of the identified haplotypes of *Microtus arvalis* across various landscape-geographical areas correlates well with the location of the most remote haplotypes on the parsimony network. The assumption is given about the re-settlement (about 9000 thousand years ago) and further settlement of *Microtus arvalis* on the modern territory of Belarus in two directions: from southeast to west and to northwest, as well as from north to southeast.

Keywords: *Microtus arvalis*, biotope, PCR typing, Belarus, haplotype, *mtCytb*, haplogroup, refugium, genetic diversity, mitochondrial DNA

For citation: Mashkov E. I., Gajduchenko H. S., Borisov Yu. M. Haplotype diversity of the *mtCytb* gene of the common vole (*Microtus arvalis sensu lato*) in Belarus. *Vesti Natsyynal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2023, vol. 68, no. 1, pp. 64–74 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2023-68-1-64-74>

Введение. В период максимума последнего оледенения [1], происходившего 26,5–19 тыс. лет назад, на нынешней территории Беларуси наибольшей протяженности достигло Вейкселевское оледенение (Вейкселевские ледяные щиты) [2]. В результате из-за суровых климатических условий многие виды растений и животных переживали неблагоприятные условия в так называемых рефугиумах [3, 4]. Одним из таких мест в центральной части Европы можно назвать Карпатский рефугиум [5, 6]. В расположенном к югу от Польши Карпатском бассейне были обнаружены ископаемые останки некоторых млекопитающих, что указывает на то, что он стал убежищем для некоторых видов умеренного климата [7, 8]. Среди обнаруженных видов следует отметить бурого медведя (*Ursus arctos*), благородного оленя (*Cervus elaphus*), косулю (*Capreolus capreolus*), лисицу (*Vulpes vulpes*), ласку (*Mustela nivalis*), лесную куницу (*Martes martes*) и обыкновенную полевку (*Microtus arvalis*).

Недавние филогеографические исследования обыкновенной полевки в Центральной части Европы позволили идентифицировать множественные линии митохондриальной ДНК (мтДНК) [9–11]. Всего авторами [12–14] было выявлено шесть линий мтДНК обыкновенной полевки. Северо-западная линия представлена особями из Франции, Бельгии и Оркнейского архипелага (Британские острова). На Британские острова обыкновенная полевка была завезена вместе с землей в период неолита [14]. Юго-западная линия включала особей из Испании и западной Франции [12, 14], центральная линия – полевок из Швейцарии, Франции, Нидерландов, Дании и Германии. Особи обыкновенной полевки из итальянской линии встречались в южной части Швейцарии и северной части Италии [15]. Благодаря исследованиям, проводимым на территории Польши [11, 16], удалось расширить представление о распространении восточной линии. Расселение обыкновенной полевки из Карпатского рефугиума (около 9000 тыс. лет назад) дало начало восточной линии, которая сейчас занимает центральную и восточную части Северной Европы (в настоящее время отсутствуют какие-либо свидетельства о наличии в этом регионе позднеледниковых окаменелостей из других мест).

На сегодняшний день исследовано не так много образцов из Восточной Европы [11]. Восточная линия происхождения из этого региона была представлена несколькими особями из Финляндии, России, Украины, Польши, Словакии и Венгрии [13]. Авторами [15, 17] было выдвинуто предположение о балканской линии происхождения вида. Однако в настоящее время известно, что географический диапазон балканской линии ограничен Западными Балканами [11], а происхождение исследуемых особей из стран восточной Европы идет от восточной линии, берущей свое начало еще со времен Карпатского рефугиума [18].

Ввиду малого объема исследованных проб из восточной части Европы, а также в связи с полным отсутствием образцов обыкновенной полевки из Беларуси целью настоящего исследования было описание послеледниковой истории колонизации обыкновенной полевки в центральном регионе Европы. Для этого нами были получены последовательности *mtCytb* из различных локалитетов Беларуси для определения генетического статуса данного вида.

Материалы и методы исследования. Материалом для исследования послужили данные, собранные на протяжении 2018–2021 гг. с помощью живоловушек коридорного типа. Выборка обыкновенных полевок представлена 53 экземплярами из 18 локалитетов исследования (рис. 1). Для учета использовали стандартную методику [19].

Отлов зверьков проводился на пойменных и внепойменных суходольных и низинных лугах, а также на мелиоративных участках.

Последовательности нуклеотидов амплифицированных фрагментов ДНК для гена *mtCytb* определяли с помощью праймеров cbMA 842F [20] на автоматическом анализаторе Applied Biosystems 3500 с использованием набора реактивов ABI PRISM BigDye Terminator v.3.1 Cycle Sequencing kit (Applied Biosystems, США). Проведено секвенирование фрагмента гена *mtCytb* размером 830 н. о. Для сравнения использованы нуклеотидные последовательности из базы GenBank (NCBI).

Для выравнивания и анализа полученных последовательностей применен пакет программ и MEGA10, для филогенетического анализа – пакет филогенетических программ MEGA10 [21]. Конечное выравнивание составило 686 н. о. для *M. arvalis*.



Рис. 1. Распределение образцов *M. arvalis*, секвенированных для данного исследования (74–78 – окр. г. Браслав, Браславский район; 56–58 – окр. г. Верхнедвинск, Верхнедвинский район; 52–55 – окр. г. Шумилино, Шумилинский район, Витебская область; 47 – окр. а. г. Мядель, Мядельский район; 44–45 – окр. вдхр. Вилейское, Вилейский район; 46 – окр. д. Шипки, Вилейский район; 86–89 – окр. д. Колодница, Крупский район; 83–85 – окр. д. Белокорец, Воложинский район; 48 – окр. д. Дубровка, Минский район; 59–61 – окр. г. Старые Дороги, Стародорожский район, Минская область; 90–92 – окр. д. Воронино, Быховский район, Могилевская область; 71–72 – окр. д. Якимова Слобода, Светлогорский район; 40–43 – окр. д. Бабчин, Хойникский район; 49 – окр. д. Лубня, Мозырский район; 67–71 – окр. д. Борки, Житковичский район, Гомельская область; 62–66 – окр. д. Лядец, Столинский район; 50–51 – окр. д. Верхолесье, Кобринский район; 79–82 – окр. д. Щорсы, Кореличский район, Гродненская область), и депозитов из GenBank (NCBI) (1–39, 93–138) [11–15]. Желтым цветом обозначен ареал вида в Евразии, сплошной линией – гибридная зона между западной (*arvalis*) и восточной (*obscurus*) формами обыкновенной полевки. Места отбора проб окрашены в соответствии с выявленной гаплогруппой (рис. 2, 3). Места, пронумерованные на карте, перечислены в табл. 1

Fig. 1. Distribution of *M. arvalis* samples sequenced for this study (74–78 – near the Braslav city, Braslav district; 56–58 – near the Verkhnedvinsk city, Verkhnedvinski district; 52–55 – near the Shumilino city, Shumilinski district, Vitebsk region; 47 – vicinity of the agrarian city of Myadel, Myadel district; 44–45 – vicinity of the Vileika reservoir, Vileiski district; 46 – near the Shipki village, Vileika district; 86–89 – near the Kolodnitsa village, Krupski district; 83–85 – near the Belokorets village, Volozhinski district; 48 – near the Dubrovka village, Minsk district; 59–61 – near the city of Staryye Dorogi, Starodorozhski district, Minsk region; 90–92 – near the Voronino village, Bykhovski district, Mogilev region; 71–72 – near the Yakimova Sloboda village, Svetlogorsk district; 40–43 – near the Babchin village, Khoiniksi district; 49 – near the Lubnya village, Mozyr district; 67–71 – near the Borki village, Zhitkovichi district, Gomel region; 62–66 – near the Lyadets village, Stolinski district; 50–51 – near the Verkholes'e village, Kobrin district; 79–82 – near the Shchorsy village, Korelichski district, Grodno region) and deposits from GenBank (NCBI) (1–39, 93–138) [11–15]. The range of the species in Eurasia is yellow-colored, the solid line indicates a hybrid zone between the western (*arvalis*) and eastern (*obscurus*) forms of the common vole. The sampling sites are colored according to the identified haplogroup (Fig. 2, 3). The places numbered on the map are listed in Tab. 1

Филогенетические деревья, учитывающие характер гаплотипической изменчивости по фрагменту гена *mtCytb*, построены в NETWORK, версия 10.0.5, с использованием медианного соединения (MJ) алгоритма, основанного на максимальной экономии [22].

Помимо полученных последовательностей нами выбраны доступные (идентифицированные ранее) последовательности из других исследований [9, 11, 15], представляющие восточную линию обыкновенной полевки (см. рис. 1, табл. 1).

Т а б л и ц а 1. Последовательности образцов *mtCytb M. arvalis* из NCBI GenBank

T a b l e 1. Sequences of *mtCytb M. arvalis* samples from NCBI GenBank

Присвоенный номер NCBI GenBank	№ п/п (рис. 1)	Номер гаплотипа (рис. 2, 3)	Использованная литература
AY220767.1, AY220768.1, AY220770.1, AY220774.1	13, 39, 20, 38	H1, J1, I5, E2	Haynes с соавт. (2003) [15]
GU187380.1	134	O6	Bužan с соавт. (2010) [13]
KP255486.1, KP255495.1, KP255497.1, KP255500.1, KP255501.1, KP255508.1, KP255509.1, KP255510.1, KP255511.1, KP255515.1, KP255518.1, KP255521.1, KP255525.1, KP255526.1, KP255532.1, KP255535.1, KP255537.1, KP255544.1, KP255550.1, KP255552.1, KP255558.1, KP255560.1, KP255561.1, KP255575.1, KP255578.1, KP255584.1, KP255585.1, KP255590.1, KP255593.1, KP255596.1, KP255597.1, KP255598.1, KP255605.1, KP255607.1, KP255608.1, KP255610.1, KP255611.1, KP255612.1, KP255614.1, KP255617.1, KP255618.1, KP255619.1, KP255620.1	128, 95, 94, 35, 110, 111, 113, 114, 112, 115, 116, 117, 93, 118, 119, 109, 120, 121, 123, 122, 34, 125, 124, 126, 127, 96, 103, 104, 105, 106, 107, 108, 97, 98, 99, 100, 101, 102, 6, 5, 14, 33, 15	F3, O7, J1, E1, E1, G2, G5, G6, E1, C6, L6, E1, J8, J8, C6, J10, C5, L3, J1, L3, J7, L4, J1, F2, F2, F1, E1, G4, G4, G4, G4, G4, C4, E1, J9, C5, E1, G3, O8, I1, I4, O5, O2	Stojak с соавт. (2015) [11]
KX380003.1, KX380004.1, KX380005.1, KX380011.1, KX380014.1, KX380016.1, KX380058.1, KX380069.1, KX380072.1, KX380074.1, KX380077.1, KX380091.1, KX380093.1, KX380094.1, KX380096.1, KX380104.1, KX380152.1, KX380153.1, KX380154.1, KX380155.1, KX380159.1, KX380167.1, KX380170.1, KX380171.1, KX380173.1, KX380176.1	16, 32, 4, 3, 1, 7, 8, 17, 31, 18, 19, 136, 137, 9, 10, 135, 30, 29, 28, 133, 11, 12, 129, 27, 132, 26	J1, J1, O1, J2, J1, J3, J4, J1, L6, J1, O3, J11, J3, J5, J6, J11, D2, D5, L6, I10, I2, I3, F4, D4, I10, D1	Haynes с соавт. (2003) [15], Bužan с соавт. (2010) [13], Tougard с соавт. (2008) [12], Stojak с соавт. (2015) [11], Stojak с соавт. (2016) [16]
MK748362.1, MK748433.1, MK910735.1	138, 2, 25	I11, L6, O9	Vaca с соавт. (2020) [23]
MZ438664.1, MZ438665.1, MZ438666.1, MZ438668.1	24, 23, 22, 21	L2, L1, L5, O4	Vaca с соавт. (2021) [24]
U54484.1, U54491.1	130, 131	A7, I9	Barker с соавт. (1996) [25]

Для выявления нуклеотидного и гаплотипического разнообразия исследуемых образцов, а также для определения среднего числа нуклеотидных различий (*k*), сайтов и положения стоп-кодонов использовали программу DNASP, версия 5.1 [26].

Результаты и их обсуждение. Из исследуемой выборки особей *M. arvalis* (*n* = 53), отловленных на территории Беларуси, выявлен 41 гаплотип (Hар) (рис. 1–3). Новые последовательности содержали 46 полиморфных сайтов, 23 из которых были филогенетически информативными. Помимо собственных данных, полученных нами, в анализ были включены нуклеотидные последовательности из GenBank (NCBI) (*n* = 85). Номера доступа GenBank приведены в табл. 1. Все отобранные для анализа образцы относятся к восточной линии. Примечательно, что 39 гаплотипов (A1–A8, B1–B3, C1–C3, C7–C10, D3, E3–F7, G1, I6–I8, I12–I14 и H2–H9) обнаружены только у полевок, собранных в Беларуси.

Проведенный ML-анализ нуклеотидных последовательностей обыкновенной полевки позволил построить дендрограмму и объединить последовательности в группы, характеризующие близкие гаплотипы обыкновенной полевки в Беларуси, а также в Центральной и Западной Европе (рис. 2).

Анализ распределения выделенных гаплотипов по группам популяций позволил выявить некоторые закономерности. Установлено, что только в одном локалитете исследования в выборках присутствуют уникальные гаплотипы, но встречаются также гаплотипы (Hар 29,45), широко распространенные на территории Беларуси (максимальное удаление более 250 км).

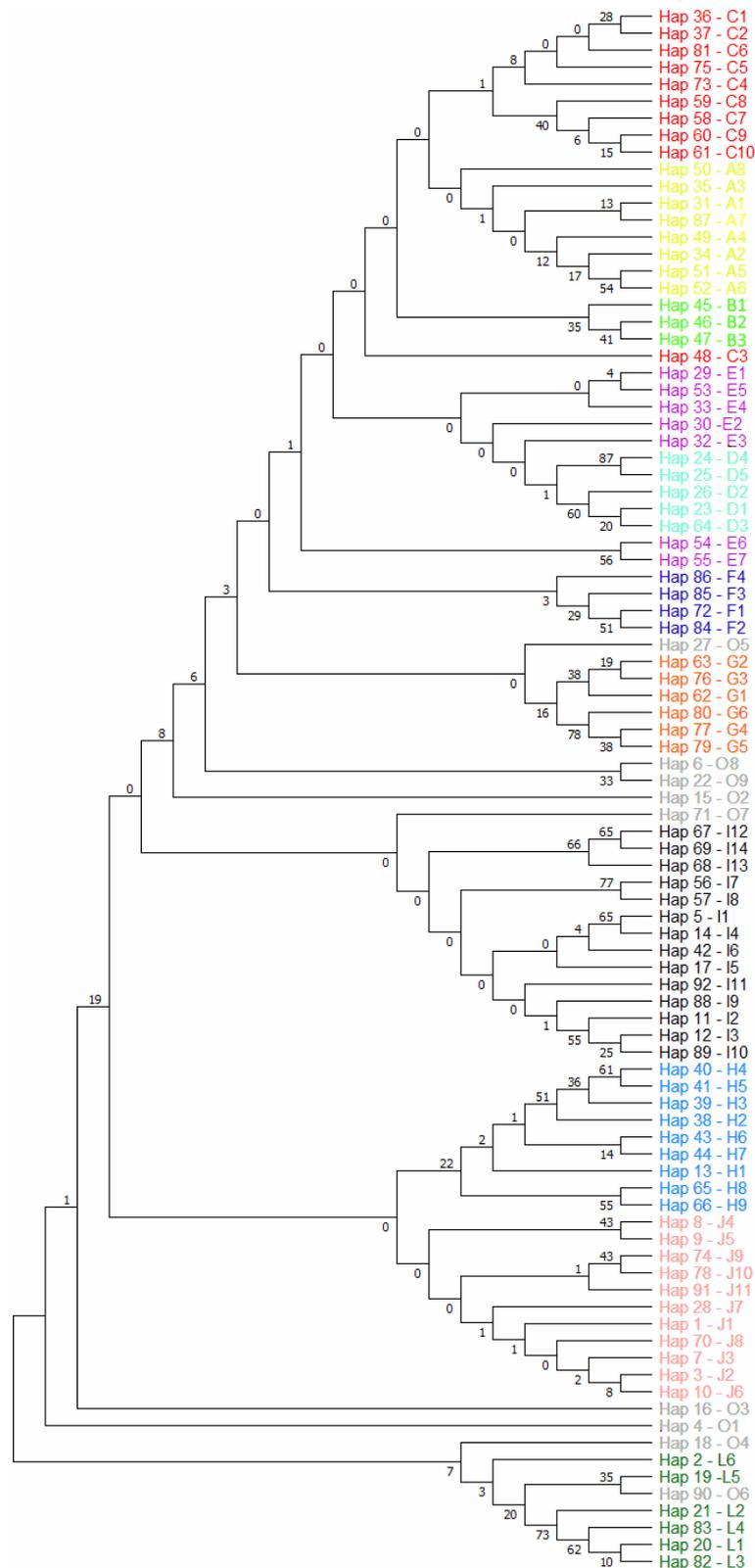


Рис. 2. Результаты генетического ML-анализа гаплотипов ($n = 92$) участка *mtCytb* (686 н. о.), показывающие филогенетические отношения между гаплотипами. В узлах – результаты будстреп-анализа (1000 реплик). Цветом указана принадлежность гаплотипов к той или иной гаплогруппе (см. рис. 1, 3)

Fig. 2. Results of the genetic ML analysis of haplotypes ($n = 92$) of the *mtCytb* site (686 nb), showing phylogenetic relationships between haplotypes. The nodes show the results of the budstrep analysis (1000 replicas). The color indicates the belonging of haplotypes to a particular haplogroup (see Fig. 1, 3)

С целью проведения более точной кластеризации гаплотипов обыкновенной полевки построена медианная сеть по алгоритму Median Joining network (объединение средних) (рис. 3). Вследствие довольно широкой изменчивости гаплотипов полученная сеть сильно разветвлена и имеет два четко выраженных кластера.

Преобладающими гаплогруппами обыкновенной полевки в Беларуси являются А, Е, I и H (см. рис. 1, 3). Данные гаплогруппы представлены 7 (17,1 %), 6 (14,6 %), 6 (14,6 %) и 8 (19,5 %) участками *mtCytb* соответственно (см. рис. 1).

Наиболее неоднородными оказались выборки обыкновенной полевки из Беларуси, Украины и Польши. В данных географических районах с разной частотой обнаруживались представители 8, 5 и 7 гаплогрупп соответственно. Тенденции распределения гаплогрупп в Беларуси и на прилегающих территориях были разными: представители гаплогрупп F, J, L были распространены в Польше, Украине и Венгрии, но отсутствовали в Беларуси (рис. 3).

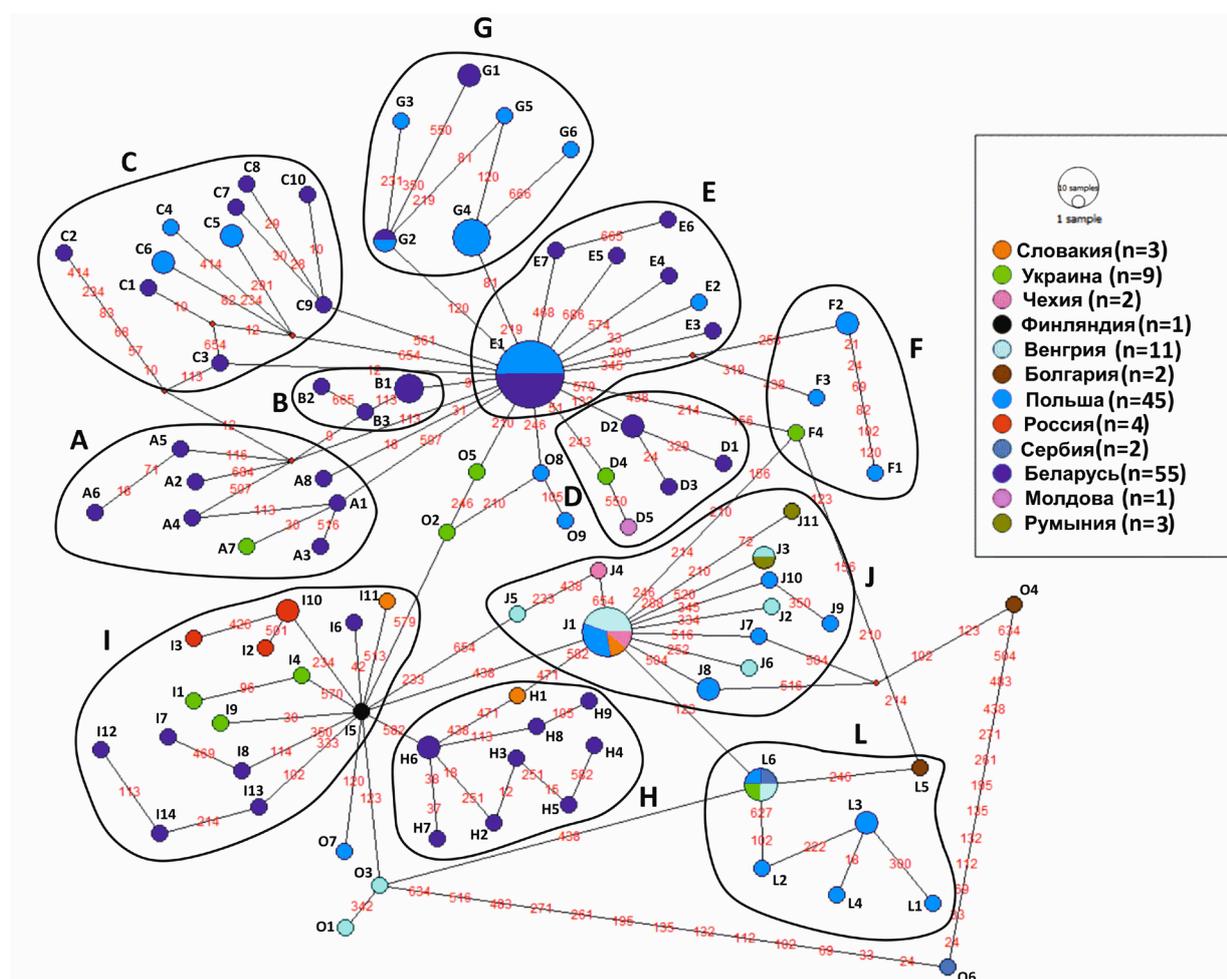


Рис. 3. Медианная сеть из 138 последовательностей гена *mtCytb* (686 н. о.) *M. arvalis*. Цветные кружки обозначают гаплотипы, обнаруженные в образцах обыкновенной полевки, собранных в Беларуси и других странах Европы (частоты этих гаплотипов не представлены). Цифры между узлами указывают на конкретные сайты мутаций. Радиус кругов пропорционален частоте гаплотипов. Определенные формы представляют разные гаплогруппы (A, B, C, D, E, F, G, H, I, J, L) области гена *mtCytb*

Fig. 3. Median network of 138 sequences of the *mtCytb* gene (686 nb) *M. arvalis*. Colored circles indicate haplotypes found in the common vole samples collected in Belarus and other European countries (the frequencies of these haplotypes are not presented). The numbers between the nodes indicate specific mutation sites. The radius of the circles is proportional to the frequency of haplotypes. Certain forms represent different haplogroups (A, B, C, D, E, F, G, H, I, J, L) of the *mtCytb* gene region

Анализ образцов обыкновенной полевки из Беларуси позволил выделить на медианной сети точку разделения двух отдельных линий, отходящих от более древних гаплотипов (O2, O5, Украина). Данное предположение подтверждается результатами ранее проведенных исследований [11, 13] о расселении восточной линии обыкновенной полевки из Карпатского рефугиума, расширение которой началось 8900 лет назад (95 %-ный доверительный интервал – от 22 300 до 3900 лет до н. э.).

В связи с заменой в одной нуклеотидной позиции от гаплотипа O5 образовался широко распространенный гаплотип E1, включающий особей из Хойникского, Вилейского, Житковичского, Браславского, Воложинского и Мядельского районов. Данные особи далее распространились по центрально-западной части Беларуси (Нар D2, G1, B1) и по всему Белорусскому Полесью (Нар A1, E5, A8, C1, A3).

Так, к наиболее распространенным гаплотипам по гену *mtCytb* в центральной, западной и южной частях Беларуси можно отнести Нар E1 и Нар B1. Наиболее удаленные гаплотипы встречались, соответственно, в дальних районах Белорусского Полесья.

На основании анализа распространения обыкновенной полевки на современной южной территории Беларуси, сделано предположение, что заселение данного вида происходило с юго-востока.

Другая линия, берущая свое начало также от предковых форм из Польши [11], распространялась по территории Беларуси с севера (Нар I5) и далее по восточной ее части. Учитывая, что в центральной и южной частях Беларуси расселены особи *M. arvalis* другой предковой линии, можно допустить, что эта часть страны (восточная) заселялась со стороны России, однако происхождение из рефугиума на Кавказе или даже восточнее на Урале невозможно, так как эти районы в настоящее время населены обыкновенной полевкой формы *obscurus* [27]. Единое происхождение восточной линии мтДНК из рефугиума и отсутствие каких-либо свидетельств о наличии позднеледниковых окаменелостей из других мест в этом регионе указывает на то, что скорее всего распространение *M. arvalis* в западной части России происходило со стороны современной Могилевской и Витебской областей Беларуси.

Все северо-восточные образцы представлены двумя гаплогруппами (I и H) (см. рис. 1, 3).

Для анализа показателей генетического разнообразия нами были выбраны два географически обособленных кластера. В первый кластер вошли гаплогруппы A, B, C, D, E, F и G, во второй – I, J, H и L (табл. 2).

Т а б л и ц а 2. Данные генетического разнообразия *M. arvalis* по гену *mtCytb*

Table 2. *M. arvalis* genetic diversity data on the *mtCytb* gene

<i>M. arvalis</i>	<i>n</i>	<i>S</i>	<i>H</i>	$Hd \pm SD_{Hd}$	$\pi \pm SD_{\pi}$	<i>k</i>	<i>p</i>	T's D
A, B, C, D, E, F и G	82	63	53	0,948 ± 0,019	0,00557 ± 0,00068	3,82	0,007	-2,35
I, J, H и L	64	55	47	0,976 ± 0,011	0,00601 ± 0,00065	4,12	0,007	-2,19

П р и м е ч а н и е. Здесь и в табл. 3: *n* – число последовательностей; *S* – число переменных сайтов; *H* – число гаплотипов; *Hd* – гаплотипическое разнообразие; π – нуклеотидное разнообразие; *k* – среднее число нуклеотидных различий; *p* – общая генетическая дистанция; SD – стандартное отклонение, T's D – тест Таджimy.

Значения гаплотипического разнообразия в двух исследуемых группах обыкновенной полевки весьма высоки, однако показатели их нуклеотидного разнообразия более низкие (табл. 2). Широко распространенные гаплотипы (E1 и J1) содержат эффективное число основателей, благодаря чему сохраняют генетическую целостность популяций.

Как в популяции восточной линии, так и у других линий мтДНК обыкновенной полевки наблюдается высокий уровень гаплотипического разнообразия [28].

Полиморфизм (среднее число нуклеотидных различий) *mtCytb* *M. arvalis* в гаплогруппах I, J, H и L составил 4,12. При этом средняя генетическая дистанция была такой же, как у первого кластера, – 0,007 (табл. 2).

Особенности популяционной структуры области распространения обыкновенной полевки в Беларуси позволили выявить проведенный тест Таджими (T's D). Отрицательный показатель T's D (-2,35) (статистическая значимость подтверждена на уровне $p < 0,05$) у первого кластера (см. табл. 1) говорит об отсутствии редких гаплотипов и указывает на возможный всплеск численности и рост популяции после прохождения состояния «бутылочного горлышка» в период депрессии численности.

Для анализа показателей генетического разнообразия нами были выбраны, согласно разделению исследуемых особей на два генетически обособленных кластера, две группы обыкновенной полевки, обитающей на территории Беларуси (табл. 3). Первая группа представлена особями из гаплогрупп А, В, С, D, Е и G, распространенных в центральной, западной и южной частях Беларуси. Во вторую группу вошли особи гаплогрупп I и H, распространенные на территории северной и восточной частей Беларуси.

Таблица 3. Данные генетического разнообразия *M. arvalis* по гену *mtCytb* в Беларуси

Table 3. *M. arvalis* genetic diversity data on the *mtCytb* gene in Belarus

<i>M. arvalis</i>	<i>n</i>	<i>S</i>	<i>H</i>	$Hd \pm SD_{Hd}$	$\pi \pm SD_{\pi}$	<i>k</i>	<i>p</i>	T's D
Западная и южная линии	38	31	27	0,943 ± 0,030	0,0043 ± 0,0006	2,94	0,0058	-2,09
Северная и восточная линии	15	16	14	0,990 ± 0,028	0,0061 ± 0,0006	4,23	0,0065	-0,56

В белорусской популяции максимальный полиморфизм (среднее число нуклеотидных различий) можно отметить в северной и восточной линиях ($k = 4,23$). Для данной географически обособленной группы определены также максимальные дистанции – 0,0065. Для западной и южной линий отмеченные нами полиморфизм и показатель общей генетической дистанции были несколько ниже – 2,94 и 0,0058 соответственно.

Тест Таджими (T's D) позволил выявить особенности популяционной структуры области распространения обыкновенной полевки в Беларуси. Отрицательный показатель T's D (-2,09) (статистическая значимость подтверждена на уровне $p \leq 0,05$) у первой линии (см. табл. 2) указывает на отсутствие редких гаплотипов и на возможный всплеск численности популяции. Такие же показатели можно отметить в целом для восточной линии мтДНК. Отрицательный показатель T's D у второй линии (-0,56) говорит о низком числе выявленных гаплотипов по сравнению с числом вариабельных сайтов (избыток редких аллелей).

Анализ генетических показателей обыкновенной полевки в Беларуси позволил предположить, что повторное заселение данным видом современной территории Беларуси происходило с юго-востока на запад и на северо-запад, а также с севера на юго-восток. Число выявленных гаплотипов соответствует таковому в рефугиумах.

Медианная сеть гаплотипов обыкновенной полевки свидетельствует об определенной выраженной дифференциации. Исследуемые нами гаплотипы объединены в гаплогруппы, но часть из них весьма обособлены. Выявленные два кластера распределены по разным ландшафтно-географическим районам и не пересекаются. На медианной сети можно выделить три доминирующих гаплотипа – E1, J1, L6.

Заключение. В результате изучения генетической структуры популяции *M. arvalis* по *mtCytb* установлены пути заселения обыкновенной полевкой современной территории Беларуси.

Исследуемые особи из Беларуси принадлежат к восточной линии, которая широко распространена на восток, юг, встречается в западной части России, в Финляндии, Украине, Чехии, Словакии, Венгрии, Словении и Сербии [11].

При рассмотрении генетического разнообразия особей из Беларуси нами было выделено два кластера. К первой группе были отнесены особи, распространенные в центральной, южной и западной частях Беларуси, а вторую группу представляли особи из северной и восточной частей Беларуси (см. рис. 3, табл. 3).

Уровень полиморфизма *mtCytb* *M. arvalis* из Беларуси оказался достаточно высоким ($Hd \pm SD_{Hd} = 0,97 \pm 0,02$), о чем свидетельствовало большое число выявленных гаплотипов ($n = 41$) из 53 нуклеотидных последовательностей.

Отрицательный показатель $T's D$ ($-1,440$) (статистическая значимость подтверждена на уровне $p \leq 0,05$) в первой группе (табл. 3) говорит об отсутствии редких гаплотипов и указывает на возможный всплеск численности и рост популяции после прохождения состояния «бутылочного горлышка» в период депрессии численности.

При рассмотрении генетических показателей в целом для восточной линии (см. рис. 1) можно наблюдать высокий уровень гаплотипического разнообразия ($Hd = 0,977$) при сравнении с другими пятью линиями мтДНК [28].

Изучение распределения по территории Беларуси выявленных гаплотипов обыкновенной полевки не выявило какой-либо связи с флористической специфичностью территорий. Однако распределение этих гаплотипов по различным ландшафтно-географическим районам, напротив, хорошо соотносится с расположением наиболее удаленных гаплотипов на медианной сети.

Выявленное генетическое разнообразие, а также группируемость обыкновенной полевки в изучаемом макрогеографическом районе служит основой для экстраполяции данных при изучении генетических особенностей других представителей криптической группы.

Благодарности. Авторы выражают признательность П. А. Пакулю за предоставление образцов тканей обыкновенной полевки и И. А. Кришук за помощь в сборе полевого материала.

Работа поддержана БРФФИ на 2020–2022 гг. (проект B20M-062 «Пространственно-биотопическая структура криптических видов обыкновенной полевки (*Microtus arvalis s. l.*) в центральной и западной Беларуси»).

Acknowledgements. The authors express their gratitude to P. A. Pakul for providing tissue samples of the common vole. I. A. Kryschuk in helping with the collection of field material.

The work was supported by the BRFFI for 2020–2022 (project B20M-062 “Spatial and biotopic structure of cryptic species of common vole (*Microtus arvalis s. l.*) in central and western Belarus”).

Список использованных источников

1. The last glacial maximum / P. U. Clark [et al.] // Science. – 2009. – Vol. 325, N 5941. – P. 710–714. <https://doi.org/doi/10.1126/science.1172873>
2. Causes of time-transgressive glacial maxima positions of the last Scandinavian Ice Sheet / E. Larsen [et al.] // Norw. J. Geol. – 2016. – Vol. 96, N 2. – P. 159–170. <https://doi.org/10.17850/njg96-2-06>
3. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe / P. Taberlet [et al.] // Mol. Ecol. – 1998. – Vol. 7, N 4. – P. 453–464. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1998.00289.x>
4. Hewitt, G. M. Post-glacial re-colonization of European biota / G. M. Hewitt // Biol. J. Lin. Soc. – 1999. – Vol. 68, N 1–2. – P. 87–112. <https://doi.org/10.1006/bj1.1999.0332>
5. Chronology of the Vistulian (Weichselian) glacial events in the lower Vistula region, middle-north Poland / W. Wysota [et al.] // Geochronometria. – 2002. – Vol. 21. – P. 137–141.
6. Wysota, W. Record of the Vistula ice lobe advances in the Late Weichselian glacial sequence in north-central Poland / W. Wysota, P. Molewski, R. J. Sokołowski // Quat. Int. – 2009. – Vol. 207, N 1–2. – P. 26–41. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2008.12.015>
7. Pazonyi, P. Mammalian ecosystem dynamics in the Carpathian Basin during the last 27000 years / P. Pazonyi // Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. – 2004. – Vol. 212, N 3–4. – P. 295–314. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2004.06.008>
8. Sommer, R. S. Glacial refugia of mammals in Europe: evidence from fossil records / R. S. Sommer, A. Nadachowski // Mammal Rev. – 2006. – Vol. 36, N 4. – P. 251–265. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2006.00093.x>
9. Phylogeographic signatures of northward post-glacial colonization from high-latitude refugia: a case study of bank voles using museum specimens / J. M. Wójcik [et al.] // J. Zool. – 2010. – Vol. 281, N 4. – P. 249–262. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2010.00699.x>
10. Land-bridge calibration of molecular clocks and the post-glacial colonization of Scandinavia by the Eurasian field vole *Microtus agrestis* / J. S. Herman [et al.] // PLoS ONE. – 2014. – Vol. 9, N 8. – P. e103949. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0103949>
11. Post-glacial colonization of eastern Europe from the Carpathian refugium: evidence from mitochondrial DNA of the common vole *Microtus arvalis* / J. Stojak [et al.] // Biol. J. Linnean Soc. – 2015. – Vol. 115, N 4. – P. 927–939. <https://doi.org/10.1111/bj.12535>
12. New insight into the colonization processes of common voles: inferences from molecular and fossil evidence / C. Tougaard [et al.] // PLoS ONE. – 2008. – Vol. 3, N 10. – P. e3532. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0003532>
13. A new cytochrome b phylogroup of the common vole *Microtus arvalis* endemic to the Balkans and its implications for the evolutionary history of the species / E. V. Bužan [et al.] // Biol. J. Linnean Soc. – 2010. – Vol. 100, N 4. – P. 788–796. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2010.01451.x>
14. Divergent evolutionary processes associated with colonization of offshore islands / N. Martínková [et al.] // Mol. Ecol. – 2013. – Vol. 22, N 20. – P. 5205–5220. <https://doi.org/10.1111/mec.12462>
15. Haynes, S. Phylogeography of the common vole *Microtus arvalis* with particular emphasis on the colonization of the Orkney archipelago / S. Haynes, M. Jaarola, J. B. Searle // Mol. Ecol. – 2003. – Vol. 12, N 4. – P. 951–956. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2003.01795.x>

16. Contrasting and congruent patterns of genetic structuring in two *Microtus vole* species using museum specimens / J. Stojak [et al.] // *Mamm. Res.* – 2016. – Vol. 61. – P. 141–152. <https://doi.org/10.1007/s13364-015-0260-y>
17. Genetic structure and colonization processes in European populations of the common vole *Microtus arvalis* / G. Heckel [et al.] // *Evolution.* – 2005. – Vol. 59, N 10. – P. 2231–2242. <https://doi.org/10.1554/05-255.1>
18. Climate and refugial origin influence the mitochondrial lineage distribution of weasels *Mustela nivalis* in a phylogeographic suture zone / A. D. McDevitt [et al.] // *Biol. J. Linnean Soc.* – 2012. – Vol. 106, N 1. – P. 57–69. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2012.01840.x>
19. Шефтель, Б. И. Методы учета численности мелких млекопитающих / Б. И. Шефтель // *Rus. J. Ecosyst. Ecol.* – 2018. – Т. 3, № 3. – С. 1–21.
20. К распространению изменчивости видов-двойников *Microtus arvalis s.l.* (Rodentia, Arvicolinae) в Центральном Черноземье по хромосомным и молекулярно-генетическим данным / М. И. Баскевич [и др.] // *Зоол. журн.* – 2009. – Т. 88, № 4. – С. 473–487.
21. MEGA5: molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods / K. Tamura [et al.] // *Mol. Biol. Evol.* – 2011. – Vol. 28, N 10. – P. 2731–2739. <https://doi.org/10.1093/molbev/msr121>
22. Bandelt, H. J. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies / H. J. Bandelt, P. Forster, A. Rohlf // *Mol. Biol. Evol.* – 1999. – Vol. 16, N 1. – P. 37–48. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026036>
23. Diverse responses of common vole (*Microtus arvalis*) populations to Late Glacial and Early Holocene climate changes – Evidence from ancient DNA / M. Baca [et al.] // *Quaternary Sci. Rev.* – 2020. – Vol. 233. – Art. 106239. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2020.106239>
24. The Tien Shan vole (*Microtus ilaeus*; Rodentia: Cricetidae) as a new species in the Late Pleistocene of Europe / M. Baca [et al.] // *Ecol. Evol.* – 2021. – Vol. 11, N 22. – P. 16113–16125. <https://doi.org/10.1002/ece3.8289>
25. High levels of genetic change in rodents of Chernobyl / R. J. Barker [et al.] // *Nature.* – 1996. – Vol. 380. – P. 707–708. <https://doi.org/10.1038/380707a0>
26. Librado, P. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data / P. Librado, J. Rozas // *Bioinformatics.* – 2009. – Vol. 25, N 11. – P. 1451–1452. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp187>
27. Markova, A. K. The Mikulino (= Eemian) mammal faunas of the Russian Plain and Crimea / A. K. Markova // *Net. J. Geosci.* – 2000. – Vol. 79, N 2–3. – P. 293–301. <https://doi.org/10.1017/S0016774600021776>
28. Leigh, J. W. POPART: full-feature software for haplotype network construction / J. W. Leigh, D. Bryant // *Methods Ecol. Evol.* – 2015. – Vol. 6, N 9. – P. 1110–1116. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12410>

References

1. Clark P. U., Dyke A. S., Shakun J. D., Carlson A. E., Clark J., Wohlfarth B., Mitrovica J. X., Hostetler S. W., McCabe A. M. The last glacial maximum. *Science*, 2009, no. 5941, pp. 710–714. <https://doi.org/10.1126/science.1172873>
2. Larsen E., Fredin O., Liså A., Amantov A., Fjeldskaar V., Ottesen D. Causes of time-transgressive glacial maxima positions of the last Scandinavian Ice Sheet. *Norwegian Journal of Geology*, 2016, vol. 96, no. 2, pp. 159–170. <https://doi.org/10.17850/njg96-2-06>
3. Taberlet P., Fumagalli L., Wust-Saucy A. G., Cosson J. F. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology*, 1998, vol. 7, no. 4, pp. 453–464. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1998.00289.x>
4. Hewitt, G. M. Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society*, 1999, vol. 68, no. 1–2, pp. 87–112. <https://doi.org/10.1006/bjil.1999.0332>
5. Wysota W., Lankauf K. R., Szman'da J., Chrus'cin'ska A., Oczkowski H. L., Przegietka K. R. Chronology of the Vistulian (Weichselian) glacial events in the lower Vistula region, middle-north Poland. *Geochronometria*, 2002, vol. 21, pp. 137–141.
6. Wysota W., Molewski P., Sokołowski R. J. Record of the Vistula ice lobe advances in the Late Weichselian glacial sequence in north-central Poland. *Quaternary International*, 2009, vol. 207, no. 1–2, pp. 26–41. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2008.12.015>
7. Pazonyi, P. Mammalian ecosystem dynamics in the Carpathian Basin during the last 27000 years. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 2004, vol. 212, no. 3–4, pp. 295–314. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2004.06.008>
8. Sommer R. S., Nadachowski A. Glacial refugia of mammals in Europe: evidence from fossil records. *Mammal Review*, 2006, vol. 36, no. 4, pp. 251–265. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2006.00093.x>
9. Wójcik J. M., Kawałko A., Marková S., Searle J. B., Kotlík P. Phylogeographic signatures of northward post-glacial colonization from high-latitude refugia: a case study of bank voles using museum specimens. *Journal of Zoology*, 2010, vol. 281, no. 4, pp. 249–262. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2010.00699.x>
10. Herman J. S., McDevitt A. D., Kawałko A., Jaarola M., Wójcik J. M., Searle J. B. Land-bridge calibration of molecular clocks and the post-glacial colonization of Scandinavia by the Eurasian field vole *Microtus agrestis*. *PLoS ONE*, 2014, vol. 9, no. 8, p. e103949. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0103949>
11. Stojak J., McDevitt A. D., Herman J. S., Searle J. B., Wójcik J. M. Post-glacial colonization of eastern Europe from the Carpathian refugium: evidence from mitochondrial DNA of the common vole *Microtus arvalis*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2015, vol. 115, no. 4, pp. 927–939. <https://doi.org/10.1111/bij.12535>
12. Tougaard C., Renvoisé E., Petitjean A., Quéré J. P. New insight into the colonization processes of common voles: inferences from molecular and fossil evidence. *PLoS ONE*, 2008, vol. 3, no. 10, p. e3532. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0003532>

13. Bužan E. V., Förster D. W., Searle J. B., Kryštufek B. A new cytochrome b phylogroup of the common vole *Microtus arvalis* endemic to the Balkans and its implications for the evolutionary history of the species. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2010, vol. 100, no. 4, pp. 788–796. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2010.01451.x>
14. Martínková N., Barnett R., Cucchi T., Struchen R., Pascal M., Pascal M. [et al.]. Divergent evolutionary processes associated with colonization of offshore islands. *Molecular Ecology*, 2013, vol. 22, no. 20, pp. 5205–5220. <https://doi.org/10.1111/mec.12462>
15. Haynes S., Jaarola M., Searle J.B. Phylogeography of the common vole *Microtus arvalis* with particular emphasis on the colonization of the Orkney archipelago. *Molecular Ecology*, 2003, vol. 12, no. 4, pp. 951–956. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2003.01795.x>
16. Stojak J., Wójcik J. M., Ruczyńska I., Searle J. B., McDevitt A. D. Contrasting and congruent patterns of genetic structuring in two *Microtus vole* species using museum specimens. *Mammal Research*, 2016, no. 61, pp. 141–152. <https://doi.org/10.1007/s13364-015-0260-y>
17. Heckel G., Burri R., Fink S., Desmet J.-F., Excoffier L. Genetic structure and colonization processes in European populations of the common vole *Microtus arvalis*. *Evolution*, 2005, vol. 59, no. 10, pp. 2231–2242. <https://doi.org/10.1554/05-255.1>
18. McDevitt A. D., Zub K., Kawałko A., Oliver M. K., Herman J. S., Wójcik J. M. Climate and refugial origin influence the mitochondrial lineage distribution of weasels *Mustela nivalis* in a phylogeographic suture zone. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2012, vol. 106, no. 1, pp. 57–69. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2012.01840.x>
19. Sheftel' B. I. Methods for estimating the abundance of small mammals. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*, 2018, vol. 3, no. 3, pp. 1–21 (in Russian).
20. Baskevich M. I., Potapov S. G., Okulova N. M., Capel'nikov S. F., Vlasov A. A., Oparin M. L., Mironova T. A., Avilova E. A. To the distribution of variability of species-twins of *Microtus arvalis* s.l. (Rodentia, Arvicolinae) in the Central Chernozem region according to chromosomal and molecular genetic data. *Zoologicheskii zhurnal* [Zoological journal], 2009, vol. 88, no. 4, pp. 473–487 (in Russian).
21. Tamura K., Peterson D., Peterson N., Stecher G., Nei M., Kumar S. MEGA5: molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. *Molecular Biology and Evolution*, 2011, vol. 28, no. 10, pp. 2731–2739. <https://doi.org/10.1093/molbev/msr121>
22. Bandelt H. J., Forster P., Rohl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular Biology and Evolution*, 1999, vol. 16, no. 1, pp. 37–48. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026036>
23. Baca M., Popović D., Baca K., Lemanik A., Doan K., Horáček I. [et al.]. Diverse responses of common vole (*Microtus arvalis*) populations to Late Glacial and Early Holocene climate changes – Evidence from ancient DNA. *Quaternary Science Reviews*, 2020, vol. 233, art. 106239. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2020.106239>
24. Baca M., Popović D., Lemanik A., Fewlass H., Talamo S., Zima J., Ridush B., Popov V., Nadachowski A. The Tien Shan vole (*Microtus ilaeus*; Rodentia: Cricetidae) as a new species in the Late Pleistocene of Europe. *Ecology and Evolution*, 2021, vol. 11, no. 22, pp. 16113–16125. <https://doi.org/10.1002/ece3.8289>
25. Barker R. J., Van Den Bussche R. A., Wright A. J., Wiggins L. E., Hamilton M. J., Reat E. P., Smith M. H., Lomakin M. D., Chesser R. K. High levels of genetic change in rodents of Chernobyl. *Nature*, 1996, vol. 380, pp. 707–708. <https://doi.org/10.1038/380707a0>
26. Librado P., Rozas J. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics*, 2009, vol. 25, no. 11, pp. 1451–1452. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp187>
27. Markova A. K. The Mikulino (= Eemian) mammal faunas of the Russian Plain and Crimea. *Netherlands Journal of Geosciences*, 2000, vol. 79, no. 2–3, pp. 293–301. <https://doi.org/10.1017/S0016774600021776>
28. Leigh J. W., Bryant D. POPART: full-feature software for haplotype network construction. *Methods in Ecology and Evolution*, 2015, vol. 6, no. 9, pp. 1110–1116. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12410>

Информация об авторах

Машков Евгений Игоревич – мл. науч. сотрудник. Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: mashkov.evgenii25@gmail.com

Гайдученко Елена Сергеевна – канд. биол. наук, вед. науч. сотрудник. Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: gajduchenko@tut.by

Борисов Юрий Михайлович – д-р биол. наук, вед. науч. сотрудник. Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН (Ленинский проспект, 27, 119071, г. Москва, Российская Федерация). E-mail: borisov2693@gmail.com

Information about the authors

Evgeniy I. Mashkov – Junior Researcher. Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: mashkov.evgenii25@gmail.com

Helen S. Gajduchenko – Ph. D. (Biol.), Leading Researcher. Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: gajduchenko@tut.by

Yury M. Borisov – D. Sc. (Biol.), Leading Researcher. Institute of Ecology and Evolution Problems. A. N. Severtsov Russian Academy of Sciences (27, Leninski Ave., 119071, Moscow, Russian Federation). E-mail: borisov2693@gmail.com