

УДК 575.22:599.323.4

ПОЛИМОРФИЗМ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОЛЕВКИ МАКСИМОВИЧА *Microtus maximowiczii* (Schrenck, 1858) (Rodentia, Cricetidae) СРЕДНЕГО ПРИАМУРЬЯ ПО ДАННЫМ СЕКВЕНИРОВАНИЯ КОНТРОЛЬНОГО РЕГИОНА мтДНК

© 2015 г. И. Н. Шереметьева¹, И. В. Картавцева¹, Л. В. Фрисман^{1, 2},
Т. В. Васильева¹, А. В. Аднагулова³

¹Биолого-почвенный институт Дальневосточного отделения Российской академии наук, Владивосток 690022
e-mail: sheremet76@yandex.ru

²Институт комплексного анализа региональных проблем Дальневосточного отделения
Российской академии наук, Биробиджан 679016

³Хабаровская противочумная станция Роспотребнадзора, Хабаровск 680031

Поступила в редакцию 03.02.2015 г.

Дана оценка генетической изменчивости последовательностей контрольного региона митохондриальной ДНК полевки Максимовича *Microtus maximowiczii* на территории Среднего Приамурья, расположенной между впадениями в Амур рек Зея и Уссури. Отмечен высокий уровень генетической изменчивости для вида в целом. Для каждой отдельно взятой выборки выявлено низкое нуклеотидное разнообразие, за исключением двух выборок, где отмечено увеличение более чем в 2 раза этого показателя. Высказано предположение о наличии зоны контакта в междуречье рек Биры и Биджана двух генетически различных популяций.

Ключевые слова: филогеография, генетическое разнообразие, контрольный регион мтДНК, *Microtus maximowiczii*, Среднее Приамурье.

DOI: 10.7868/S0016675815100161

Полевка Максимовича *Microtus maximowiczii* (Schrenck, 1858) — широкоареальный вид, обитающий во влажных биотопах лесной и лесостепной зон Восточной Азии [1]. Ареал этого вида имеет сложную мозаичную структуру и простирается от восточного берега Байкала до западного склона Сихотэ-Алиня. По мнению некоторых авторов, основная часть ареала вида расположена в Северной Монголии и Северо-Восточном Китае, а на территории Забайкалья и Приамурья России находятся периферические популяции, которые “языками” проникают с основной части ареала [2, 3]. В плейстоцене ареал этого вида был более широк, так как известны его ископаемые остатки из пещер южных склонов Сихотэ-Алиня в Приамурье [4].

До конца прошлого века для вида выделяли три подвида [1, 5]: *M. m. maximowiczii* Schrenck, 1858, описанный из верховья Амура в устье р. Омутой и распространенный в Приамурье и Северо-Восточном Китае; *M. m. ungurensis* Kastchenko, 1913, описанный из Читинской области, р. Унгур и обитающий в Забайкалье и Северо-Восточной Монголии; *M. m. gromovi* Vorontsov, 1988, с юго-во-

стока Якутии (восточный берег оз. Большое Токо). Однако исследования последних лет позволили повысить таксономический ранг последнего подвида до видового [6, 7].

Для полевки Максимовича отмечен чрезвычайно сложный хромосомный полиморфизм [8–14]. Диплоидные числа могут варьировать от 36 до 44, а число плеч от 52 до 62. Изменчивость хромосомного набора этого вида обусловлена высоким числом структурных мутаций, при этом изменчивость кариотипа наблюдается как внутри локальных популяций, так и между ними. Большинство авторов склоняются к мнению о географической приуроченности хромосомных различий и выделяют от трех до пяти хромосомных форм [10, 14]. Четыре хромосомные формы — “А”, “В”, “V” и “D” — были описаны для полевок Бурятии и Забайкальского края и одна — форма “С” — для полевок Среднего Амура [14–16].

В проведенных ранее молекулярно-генетических исследованиях с включением полевки Максимовича [17, 18] с территории Среднего Приамурья проанализировано только 10 экз. из пяти вы-



Рис. 1. Места сбора материала и филогенетическая структура полевки Максимовича *Microtus maximowiczii*; “западная” и “восточная” филогенетические группы. “Chit”, “Khab” и “Amur” — географические подгруппы в “восточной” филогенетической группе. Пунктирной чертой указаны границы между филогенетическими группами и подгруппами. Обозначения мест отлова полевок см. в тексте.

борок [18], что явно недостаточно для столь обширной и географически сложной территории.

Поскольку не существует однозначного определения территории Среднего Приамурья, в настоящей работе мы включаем в данную область территорию от левого берега р. Зeya на западе до бассейна р. Усури на востоке, с севера ограниченную южными предгорьями Станового хребта и хребтом Джагды. Для этого региона характерно расположение в разных географических районах с различающимися природными условиями; большая часть территории находится в муссонной области умеренного климатического пояса, однако есть районы с выраженной степенью континентальности [19]. Смещение природных условий способствует взаимопроникновению представителей различных групп животных и растений в нехарактерные для них географические районы. В связи с этим очень велика биогеографическая значимость этого региона, в пределах которого проходят границы между восточно-сибирской, дауро-монгольской, берингийской и маньчжурской фаунами [20, 21]. Также это непростой в географическом плане регион, поскольку имеется сложный рельеф (большое количество хребтов и рек), который может оказывать изоли-

рующее действие на животных. Так, некоторые виды животных имеют здесь границы своего распространения. За счет пограничных популяций животных в данном регионе обеспечивается формирование богатого видового разнообразия [21, 22]; так, например, в этом регионе можно встретить симпатрическое обитание некоторых близких видов [23].

Цель настоящего исследования — на основании анализа контрольного региона мтДНК оценить уровень генетического разнообразия полевок Максимовича на территории Среднего Приамурья, выяснить особенности филогенетической структуры вида в этом регионе и сопоставить полученные данные с результатами кариологических исследований.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе были использованы 69 образцов тканей полевок Максимовича, отловленных в бассейне Среднего Приамурья (рис. 1):

NOR — Амурская область, Норский заповедник, левый берег р. Нора ($n = 10$);

ARH — Амурская область, окрестности пос. Архара ($n = 3$);

POI — Амурская область, окрестности пос. Полярково ($n = 2$);

BEL — Амурская область, окрестности пос. Беляково, левый берег р. Селемджа ($n = 4$);

UVAL — Амурская область, окрестности пос. Новокиевский Увал, левый берег р. Селемджа ($n = 6$);

ТОМ — Амурская область, окрестности г. Белогорск, р. Томь ($n = 1$);

ZEIAL — Амурская область, близ г. Зея, левый берег р. Зея ($n = 5$);

SAD — Еврейская автономная область, окрестности с. Садовое ($n = 9$);

AMU — Еврейская автономная область, окрестности пос. Амурзет ($n = 3$);

BAS — Еврейская автономная область, заповедник “Бастак” ($n = 4$);

LEN — Еврейская автономная область, окрестности пос. Ленинское ($n = 4$);

BIR — Еврейская автономная область, окрестности г. Биробиджан ($n = 4$);

KHA — Хабаровский край, окрестности пос. Галкино, правый берег р. Амур ($n = 10$);

BIK — Хабаровский край, окрестности пос. Оренбургское, близ г. Бикин, правый берег р. Уссури ($n = 2$);

SUN — Северо-Восточный Китай, окрестности пос. Сюнке ($n = 2$).

Также в анализ включены 28 последовательностей контрольного региона мтДНК полевки Максимовича, полученных нами ранее [18] и помещенных в GenBank/NCBI под номерами NM135863–NM135873 и NM135875–NM135890. Из них 10 получены от полевок, отловленных с территории Среднего Приамурья: NOR — Амурская область, Норский заповедник ($n = 5$), NM135863–NM135867; BIR — Еврейская автономная область, окрестности г. Биробиджан ($n = 1$), NM135869; KAS — Амурская область, окрестности пос. Касаткино ($n = 2$), NM135870–NM135871; YAR — Еврейская автономная область, окрестности пос. Желтый Яр ($n = 1$), NM135868; BID — Еврейская автономная область, окрестности пос. Биджан ($n = 1$), NM135869. Остальные 18 последовательностей были включены в анализ для сравнения и расчета генетических характеристик для вида в целом: SEL — Бурятия, окрестности пос. Истомино, дельта р. Селенга ($n = 1$); END — Забайкальский край, Сохондинский заповедник, р. Енда ($n = 9$); BUK — Забайкальский край, Сохондинский заповедник, р. Букукун ($n = 4$); CHI — Забайкальский край, берег озера Малый Ундугун ($n = 4$). Также были использованы последовательности кон-

трольного региона мтДНК полевки Максимовича из GenBank/NCBI: BUSS — с китайской территории острова Большой Уссурийский, образованного в месте впадения р. Уссури в Амур ($n = 11$), номера KJ857292–KJ857294 и KJ857303–KJ857310; YAK — окрестности пос. Якеши, Китай ($n = 2$), номера KJ857295–KJ857296 [24]. Всего в анализ для территории Среднего Приамурья было включено 90 экз. полевки Максимовича.

При построении филогенетических деревьев в качестве внешней группы были использованы последовательности гомологичного участка мтДНК дальневосточной полевки *Microtus fortis* Buchner, 1889 из GenBank/NCBI под номером NM135828.

Выделение ДНК осуществляли с использованием стандартного метода экстракции фенол-хлороформом [25] из свежих или фиксированных 95%-ным спиртом тканей (печени и мышц). Фрагмент контрольного региона был амплифицирован методом полимеразной цепной реакции (ПЦР) с использованием прямого Pro+ (5'-ACC ATC AGC ACC CAA AGC TG-3') и обратного Phe- (5'-AAG CAT TTT CAG TGC TTT GCT T-3') праймеров. Амплификацию проводили на приборе UNOII — Thermoblock (“Biometra”, Германия) в 25 мкл реакционной смеси, включавшей 1–2 мкг тотальной ДНК, 2,5 мкл 10× буфера (“СибЭнзим”, г. Новосибирск), 1 мкл 20 мМ смеси dNTPs, 0,5 мкл каждого праймера, 3 ед. *Taq*-полимеразы (“СибЭнзим”, г. Новосибирск) и деионизированную воду. ПЦР-реакцию проводили по следующей схеме: начальная денатурация ДНК (94°C — 120 с), 40 циклов амплификации (94°C — 10 с, 52°C — 10 с, 72°C — 60 с) и достройка цепей (72°C — 420 с). Продукты амплификации подвергали циклическому секвенированию с помощью набора Big Dye Terminator v. 3.1 (“Applied Biosystems”, США) с использованием прямого и обратного праймеров при следующих условиях: начальная денатурация ДНК (96°C — 60 с), 25 циклов амплификации (96°C — 30 с, 50°C — 10 с, 60°C — 240 с). Последовательности нуклеотидов определяли на автоматическом секвенаторе ABI Prizm 3130 (“Applied Biosystems”, США) на базе Биолого-почвенного института ДВО РАН (г. Владивосток).

Редактирование и выравнивание полученных последовательностей проводили с использованием программы BioEdit 7.0.9.0 [26].

Выбор модели построения филогенетических деревьев и расчет генетических дистанций выполнены с помощью программы MEGA 5.1 [27]. Филогенетические реконструкции были выполнены с использованием подходов “ближайшего соседа” (NJ) и “максимального правдоподобия”

Гаплотипическое (h) и нуклеотидное (π) разнообразие и значения тестов на селективную нейтральность эволюции в выборках полевки Максимовича

Код выборки (число образцов)	N	V_s	$h \pm \text{S.E.}$	$\pi \pm \text{S.E.}$	Tajima's D	Fu's F	$D \pm \text{S.E.}$
"Amur"							
NOR ($n = 15$)	14	17	0.99 ± 0.028	0.0048 ± 0.0008	0.291	−6.085	0.0049 ± 0.0013
UVAL + BEL ($n = 10$)	9	22	0.98 ± 0.054	0.0084 ± 0.0011	−0.148	−2.350	0.0084 ± 0.0019
SAD + AMU ($n = 12$)	12	29	1.00 ± 0.032	0.0089 ± 0.0011	−0.792	−5.909	0.0089 ± 0.0018
"Khab"							
LEN ($n = 4$)	4	38	1.00 ± 0.177	0.0212 ± 0.0069	−0.467	1.158	0.0213 ± 0.0034
BUSS ($n = 11$)	10	52	0.98 ± 0.046	0.0134 ± 0.0026	−1.537	−1.760	0.0134 ± 0.0018
BIR + BAS + YAR ($n = 10$)	9	30	0.98 ± 0.055	0.0091 ± 0.0022	−1.119	−2.145	0.0091 ± 0.0018
KHA ($n = 10$)	9	12	0.98 ± 0.054	0.0037 ± 0.0012	−1.266	−6.259	0.0037 ± 0.0011
Среднее Приамурье в целом ($n = 90$)	85	148	0.99 ± 0.002	0.0155 ± 0.0007	−1.773	−33.691	0.0153 ± 0.0019

Примечание. N — число гаплотипов; V_s — количество вариабельных сайтов; S.E. — стандартная ошибка. Статистически достоверные значения тестов выделены полужирным.

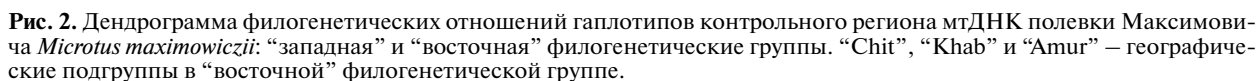
(ML), устойчивость порядка кластеризации оценивалась с помощью бутстрэп-анализа (1000 повторностей). Сеть гаплотипов по методу MP была построена при помощи программы Network 4.5.0.0, где для расчета использован метод "Median-Joining" [28]. Гаплотипическое (h) и нуклеотидное (π) разнообразие рассчитывали по программе DnaSP 5.10.01 [29].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Для всех новых 69 образцов тканей полевки Максимовича были получены нуклеотидные последовательности полного контрольного региона мтДНК длиной 940 пн, все они внесены в GenBank/NCBI под номерами KM403496–KM403564. Последовательности контрольного региона мтДНК, принадлежащие 90 экз. полевки Максимовича с территории Среднего Приамурья, содержали 148 вариабельных сайтов, среди которых 77 были парсимония информативны. Средний нуклеотидный состав для полевок Среднего Приамурья был Т — 32.8%, С — 25.4%, А — 29.2%, G — 12.6%. Всего для особей Среднего Приамурья выявлено 85 гаплотипов, из которых пять обнаружены в двух образцах, а 80 оказались уникальными. Гаплотипическое и нуклеотидное разнообразие для вида в целом было высоким и составило 99 и 1.55% соответственно. Средний уровень генетической дивергенции гаплотипов (p -дистанции) между парами индивидуумов для вида составил 0.0177 ± 0.0022 . Для полевки Максимовича с тер-

ритории Среднего Приамурья гаплотипическое и нуклеотидное разнообразие во всех популяциях было высоким, в целом эти показатели для региона незначительно отличались от показателей для вида (99.9 и 1.41% соответственно). Средний уровень генетической дивергенции гаплотипов между парами индивидуумов для особей Среднего Приамурья был несколько ниже, чем для вида в целом, и составил 0.0141 ± 0.002 (таблица). В отдельных выборках Среднего Приамурья значение нуклеотидного разнообразия варьировало от 0.0037 до 0.0212. Самые высокие значения нуклеотидного разнообразия были обнаружены в выборках окрестностей пос. Ленинское (LEN) и с острова Большой Уссурийский (BUSS), 0.0212 ± 0.0069 и 0.0134 ± 0.0026 соответственно. В остальных выборках из этого региона значения были более чем в 1.5 раза ниже (таблица).

Для построения ML филогенетических реконструкций была выбрана модель Hasegawa–Kishino–Yano с G-распределением (BIC = 8847.319). Все гаплотипы разделились на две филогруппы. "Западная" филогруппа включает полевок из окрестностей пос. Истомино (Бурятия) и особей Сохондинского заповедника; "восточная" — включает особей из Забайкальского края, берег озера Малый Ундугун, и с территории Среднего Приамурья (рис. 1 и 2). Дистанция между этими филогруппами составила 0.0282 ± 0.0043 . Внутри "восточной" филогруппы можно выделить три географические подгруппы: первая представлена особями из окрестностей г. Чита ("Chit"), а вторая и



Среднего Приамурья выше впадения р. Биджан, а также одна особь с острова Большой Уссурийский и одна особь, отловленная возле пос. Ленинское.

На сети гаплотипов (рис. 3) также видно наличие двух хорошо дифференцированных филогрупп – “западной” и “восточной”, отстоящих друг от друга на 17 мутационных шагов. Внутри “восточной” филогруппы также выделяются три подгруппы. Подгруппа “Chit” имеет на сети промежуточное положение между подгруппами

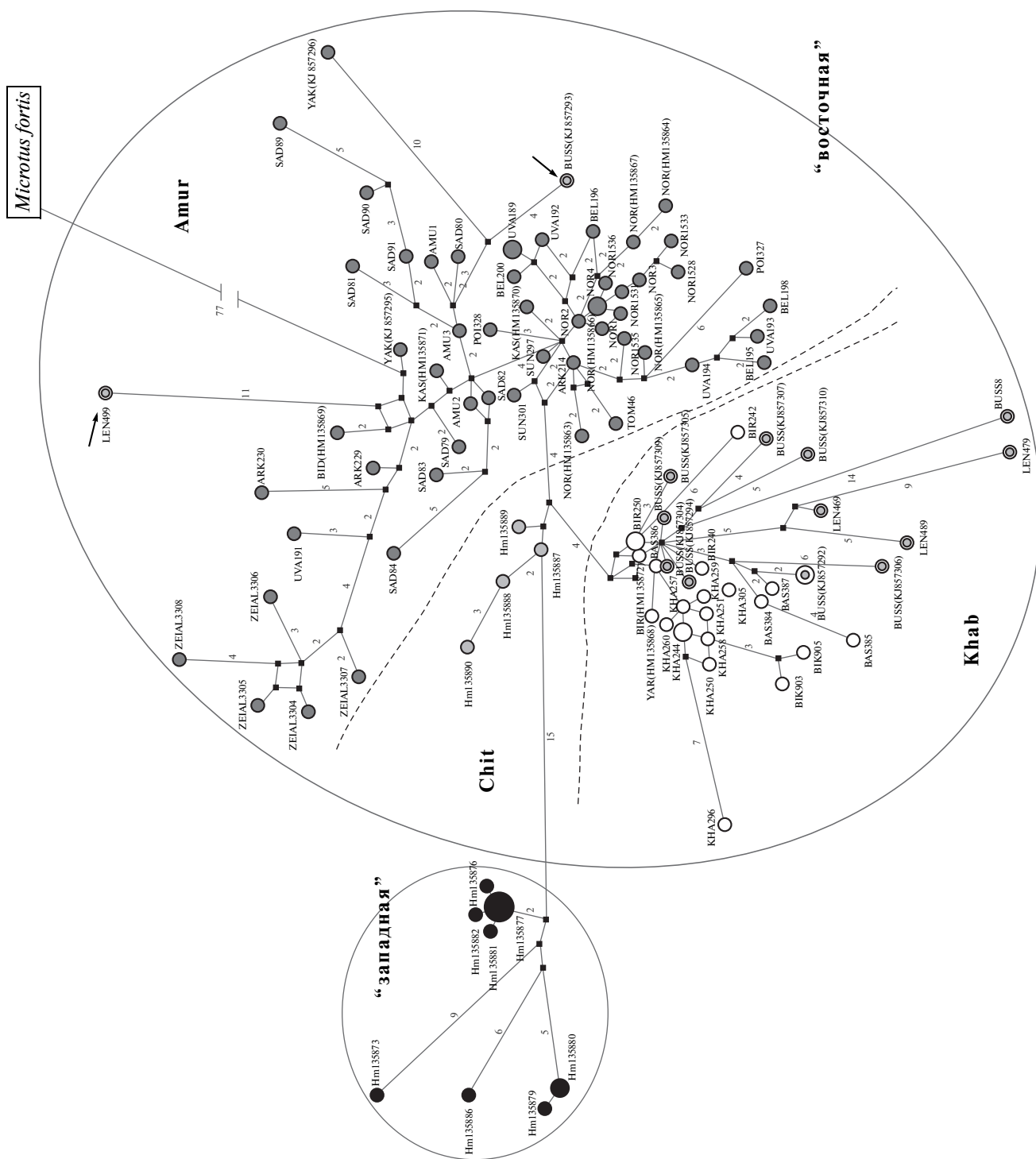


Рис. 3. Филогенетическая сеть гаплотипов мтДНК (390 пн) *Microtus maximowiczii*, построенная в программе Network 4.5.0.0. Размеры кружков пропорциональны количеству образцов с данным гаплотипом; цифры – число нуклеотидных замен.

“Amur” и “Khab”. Особи из окрестностей пос. Ленинское и с острова Большой Уссурийский так же, как и на филогенетических деревьях, не кластеризуются вместе, а расположены в разных подкластерах. Дистанции между подгруппами составили

“Chit”/“Amur” – 0.0151 ± 0.0028 , “Chit”/“Khab” – 0.0149 ± 0.0032 , “Amur”/“Khab” – 0.0186 ± 0.0031 .

Гаплотипы внутри различных выборок Среднего Приамурья отличались друг от друга по 2.64–20.8 позициям. Минимальные различия обнару-

жены внутри выборки Норского заповедника. Различия между гаплотипами внутри выборок окрестностей пос. Садового (ЕАО) и пос. Галкино (Хабаровский край) были по 9.06 и 3.49 позициям соответственно. Различия между гаплотипами внутри выборки с острова Большой Уссурийский составили 11.98, а с окрестностей пос. Ленинское были более чем в 2 раза больше чем в остальных выборках (20.8). Среднее число нуклеотидных различий между отдельными выборками было от 1 между выборками Садового и Ленинского (наиболее близкие географически) до 7 между выборками Норского заповедника и пос. Галкино в Хабаровском крае (географически наиболее удаленные).

Сопоставление данных по филогенетической структуре с результатами кариологических исследований, проведенных ранее, обнаружило, что “западной” филогруппе соответствуют хромосомные формы “В” и “V”, а “восточной” — хромосомные формы “А” и “С”. Различия между гаплотипами особей, принадлежащих хромосомным формам “В” и “V”, обнаружены по 12 мутационным заменам, а различия между хромосомными формами “А” и “С” — по восьми заменам. Различия между гаплотипами особей разных филогенетических подгрупп “Amur” и “Khab”, которые относятся к одной хромосомной форме “С”, составили 12 замен, что в 1.5 раза выше, чем между особями хромосомных форм “А” и “С”.

Обнаружен высокий уровень дифференциации ($F_{st} = 0.624$) для вида в целом, большая часть изменчивости приходится на межпопуляционную компоненту. При попарном сравнении отдельных выборок полевок Максимовича с территории Среднего Приамурья значения $F_{st} = 0.499$, а $N_m = 0.25$. При этом минимальное значение F_{st} обнаружено между выборкой Норского заповедника и выборками окрестностей пос. Белоярово и Новокиевский Увал (0.141), расположенных относительно близко друг к другу на левом берегу р. Селемжа в Амурской области, а максимальное — между наиболее удаленными выборками Норского заповедника Амурской области и окрестностей пос. Галкино Хабаровского края (0.748).

Распределение попарных нуклеотидных различий между всеми парами гаплотипов в выборках с территории Среднего Приамурья было однокупольным, что наряду с высокодостоверным отрицательным значением теста на селективную нейтральность Tajima’s указывает на увеличение численности для этой группы (таблица). Значения F_u также были отрицательными и статистически значимыми, что указывает на быстрое освоение территории полевыми. Тесты на селективную нейтральность для отдельных выборок были

отрицательными, за исключением выборки Норского заповедника.

Таким образом, в результате анализа контрольного региона митохондриальной ДНК для полевок Максимовича Среднего Приамурья был отмечен высокий уровень генетической изменчивости. Каждая отдельная выборка имела значение нуклеотидного разнообразия ниже, чем для вида в целом. Исключение составили выборка полевок с острова Большой Уссурийский, в которой нуклеотидное разнообразие было незначительно ниже видового, и выборка полевок с окрестностей пос. Ленинское, которая, несмотря на ее небольшой объем, имела значение нуклеотидного разнообразия даже выше, чем для вида в целом. Снижение нуклеотидного разнообразия в отдельных выборках, вероятно, можно объяснить биологией вида, для которого характерны глубокие депрессии численности, когда вид сохраняется в отдельных небольших достаточно удаленных друг от друга колониях. В результате этих депрессий могут/могли проходить процессы, приводящие к снижению нуклеотидного разнообразия.

Увеличение нуклеотидного разнообразия внутри выборки окрестностей пос. Ленинское можно объяснить двумя гипотезами. Первая гипотеза предполагает, что данная выборка наиболее географически близка к центру популяции с высоким разнообразием. Вторая гипотеза предполагает, что в эту выборку вошли особи двух и более дифференцированных популяций. На наш взгляд, вторая гипотеза наиболее правдоподобна, поскольку особи выборки окрестностей пос. Ленинское никогда даже на сети гаплотипов не кластеризуются вместе. Кроме этого обнаружение особи с гаплотипом “Amur” в выборке острова Большой Уссурийский также подтверждает гипотезу о стыке в этом районе двух генетически различных популяций, которые соответствуют филогенетическим подгруппам “Amur” и “Khab”. Распространение особей полевок Максимовича, несущих гаплотипы подгруппы “Amur”, происходит, вероятно, вдоль р. Амур вниз по ее течению.

Авторы благодарны сотрудникам Норского заповедника и заповедника “Бастак” за помощь в сборе материала.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ 12-04-00662а.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Громов И.М., Ербаева М.А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб.: Изд-во Зоол. ин-та РАН, 1995. 520 с.

2. Наземные млекопитающие Дальнего Востока СССР. Владивосток: Дальнаука, 1984. 358 с.
3. Костенко В.А. Грызуны (Rodentia) Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 2000. 209 с.
4. Алексеева Э.В., Голенищев Ф.Н. Ископаемые остатки серых полевок рода *Microtus* из Южного Приморья (пещера Близнец) // Грызуны и зайцеобразные позднего кайнозоя: Тр. Зоол. ин-та АН СССР; т. 156. СПб., 1986. С. 134–142.
5. Огнев С.И. Звери СССР и прилежащих стран. Т. 7. Грызуны. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 706 с.
6. Sheremetyeva I.N., Kartavtseva I.V., Voyta L.L. et al. Morphometric analysis of intraspecific variation in *Microtus maximowiczii* (Rodentia, Cricetidae) in relation to chromosomal differentiation with reinstatement of *Microtus gromovi* Vorontsov, Boeskorov, Lyapunova et Revin, 1988, stat. nov. // J. Zool. Systematics and Evolutionary Research. 2009. V. 47. № 1. P. 42–48.
7. Шереметьева И.Н., Картавецова И.В., Войта Л.Л. Уточнение таксономического статуса полевки Максимовича *Microtus maximowiczii gromovi* Vorontsov et al., 1988 кариологическими и морфологическими методами // Биоразнообразие экосистем Внутренней Азии. Улан-Удэ, 2006. Т. 1. С. 201–202.
8. Ковальская Ю.М. Хромосомный полиморфизм *Microtus maximowiczii* Schrenck, 1858 (Rodentia, Cricetidae) // Бюлл. МОИП. 1977. Т. 82. № 2. С. 38–48.
9. Майр Е. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.
10. Ковальская Ю.М., Хотолху Н., Орлов В.Н. Географическое распространение хромосомных мутаций и структура вида *Microtus maximowiczii* (Rodentia, Cricetidae) // Зоол. журн. 1980. Т. 59. № 12. С. 1862–1867.
11. Мейер М.Н., Голенищев Ф.Н., Раджабли С.И., Саблина О.Л. Серые полевки фауны России и сопредельных территорий. СПб.: Зоол. ин-т РАН, 1996. 320 с.
12. Коробицына К.В., Картавецова И.В., Фрисман Л.В. и др. Хромосомный полиморфизм и аллозимная дифференциация полевки Максимовича (*Microtus maximowiczii* Schrenck, 1858) в Забайкалье // Экосистемы Монголии и приграничных территорий соседних стран: природные ресурсы, биоразнообразие и экологические перспективы. 2005. С. 287–289.
13. Картавецова И.В., Шереметьева И.Н., Немкова Г.А., Лазурченко Е.В. Хромосомные исследования полевки Максимовича *Microtus maximowiczii* Schrenck, 1858 в Норском заповеднике Амурской области и эворонской *Microtus evoronensis* Kovalsk. et Sokolov, 1980 окрестностей озера Эворон Хабаровского края // Териофауна России и сопредельных территорий. 2007. С. 188.
14. Kartavtseva I.V., Sheremetyeva I.N., Korobitsina K.V. et al. Chromosomal forms of *Microtus maximowiczii* (Schrenck, 1858) (Rodentia, Cricetidae): variability in 2n and NF in different geographic regions // Russ. J. Theriology. 2008. V. 7. № 2. P. 89–97.
15. Фрисман Л.В., Коробицына К.В., Картавецова И.В. и др. Серые полевки (*Microtus* Schrenck, 1798) Дальнего Востока России: аллозимная и кариологическая дивергенция // Генетика. 2009. Т. 45. № 6. С. 804–812.
16. Картавецова И.В., Шереметьева И.Н., Романенко С.А., Гладких О.Л. Изменчивость хромосом полевки Максимовича *Microtus maximowiczii* (Rodentia, Cricetidae, *Microtus*) // Цитология. 2013. Т. 55. № 4. С. 261–263.
17. Bannikova A., Lebedev V., Lissovskii A. et al. Molecular phylogeny and evolution of the Asian lineage of vole genus *Microtus* (Rodentia: Arvicolinae) inferred from mitochondrial cytochrome b sequence // Biol. J. Linnean Society. 2010. № 99. P. 595–613.
18. Haring E., Sheremetyeva I., Kryukov A. Phylogeny of Palearctic vole species (genus *Microtus*, Rodentia) based on mitochondrial sequences // Mammalian Biology. 2011. № 76. P. 258–267.
19. Исаченко А.Г. Ландшафты СССР. Л.: Изд-во Ленинградского ун-та, 1985. 320 с.
20. Куренцов А.И. Животный мир Приамурья и Приморья. Хабаровск: Книжное изд-во, 1959. 263 с.
21. Куренцов А.И. Зоогеография Приамурья. М.; Л.: Наука, 1965. 156 с.
22. Фрисман Л.В., Капитонова Л.В., Поляков А.В. Родентофауна Среднеамурской низменности и прилежащих низкогорий // Региональные проблемы. 2013. Т. 16. № 2. С. 47–53.
23. Шереметьева И.Н., Картавецова И.В., Фрисман Л.В. и др. Симбиотопическое обитание некоторых видов восточноазиатских полевок (Rodentia: Cricetidae) // Ареалы, миграции и другие перемещения диких животных. Владивосток, 2014. С. 368–369.
24. Wang C.Q., Gao J.H., Li M. et al. Co-circulation of Hantaan, Kenkeme, and Khabarovsk Hantaviruses in Bolshoy Ussuriysky Island, China // Virus Research. 2014. № 191. P. 51–58.
25. Маниатис Т., Фрич Э., Сэмбрук Дж. Молекулярное клонирование. М.: Мир, 1984. 474 с.
26. Hall T.A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // Nucl. Acids Symp. 1999. № 41. P. 95–98.
27. Tamura K., Peterson D., Peterson N. et al. MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony methods // Mol. Biology and Evolution. 2011. № 28. P. 2731–2739.
28. Bandelt H.J., Forster P., Röhl A. Median-Joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Mol. Biol. Evol. 1999. V. 16. № 1. P. 37–48.
29. Librado P., Rozas J. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data // Bioinformatics. 2009. № 25. P. 1451–1452.

Polymorphism and Genetic Structure of *Microtus maximowiczii* (Schrenck, 1858) (Rodentia, Cricetidae) from the Middle Amur River Region as Inferred from Sequencing of the mtDNA Control Region

**I. N. Sheremetyeva^a, I. V. Kartavtseva^a, L. V. Frisman^{a, b},
T. V. Vasil'eva^a, and A. V. Adnagulova^c**

^a*Institute of Biology and Soil Science, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences,
Vladivostok, 960022 Russia*

e-mail: sheremet76@yandex.ru

^b*Institute for Complex Analysis of Regional Problems, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences,
Birobidzhan, 679016 Russia*

^c*Khabarovsk Antiplaque Station, Khabarovsk, 680031 Russia*

The genetic variability of the mitochondrial DNA control region sequences was estimated for the Maximowicz's vole *Microtus maximowiczii* from the Middle Amur River region located between the confluence of Amur River with Ussuri River and Zeya River. The species as a whole was characterized by a high level of genetic variability. For each individual sample, low nucleotide diversity was observed, except for two samples in which a more than twofold increase in this index was revealed. The presence of the contact zone of two genetically distinct populations in the area between Bira and Bidzhan rivers is suggested.

Keywords: phylogeography, genetic diversity, mtDNA control region, *Microtus maximowiczii*, Middle Priamurye.

English translation of the paper is published in "Russian J. Genetics" (2015, vol. 51, no. 10), www.maik.ru.