

УДК 575.22:599.323.4(571.63)

НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО РАСПРЕДЕЛЕНИЮ ОСНОВНЫХ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ЛИНИЙ ВОСТОЧНОАЗИАТСКОЙ МЫШИ *APODEMUS PENINSULAE* НА ВОСТОКЕ РОССИИ

И.Н. Шереметьева¹, В.Д. Цуканова^{1,2}, Д.М. Тимофеева³, В.Ю. Гуськов¹, И.В. Картавецва¹¹ ФНЦ биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН,

пр-т 100-летия Владивостока 159, г. Владивосток, 690022,

e-mail: sheremet76@yandex.ru; kartavtseva@biosoil.ru; valguskov@gmail.com

² Дальневосточный федеральный университет,

пос. Аякс 10, остров Русский, полуостров Саперный, Приморский край, 690922,

e-mail: viktoriatsu@gmail.com

³ Национальный исследовательский Томский государственный университет,

пр. Ленина 36, г. Томск, 634050,

e-mail: tim.dasha@bk.ru

На основании данных об изменчивости участка гена *cyt b* мтДНК (992 пары нуклеотидов) проанализировано распределение филогенетических линий *Apodemus peninsulae* из ранее не исследованных регионов Забайкалья и Дальнего Востока России. По результатам анализа все особи восточноазиатской мыши из рассматриваемых регионов отнесены к двум филогенетическим линиям «Korea» и «Amur». Показано, что особи с гаплотипом «Korea» проникают не только на южный Алтай и восточное Забайкалье, но встречаются также и в северных районах Забайкалья (окрестности пос. Таксимо). Выдвинуто предположение, что формирование филогруппы «Amur» происходило в районе Среднего и/или Нижнего Амура.

Ключевые слова: восточноазиатская лесная мышь, *Apodemus peninsulae*, цитохром *b* (*cyt b*), митохондриальная ДНК, филогенетические линии.

Введение

Восточноазиатская мышь *Apodemus peninsulae* Thomas, 1906 – широко распространенный вид восточной Палеарктики, ареал которого охватывает зону смешанных и широколиственных лесов от р. Обь в Сибири на западе до побережья Тихого океана на востоке и от среднего бассейна р. Лена и левобережья Алдана на севере до юго-восточного Тибета на юге [3]. Для вида известно четыре островных изолята: два крупных – о. Сахалин и о. Хоккайдо (Япония) и два мелких – о. Русский и о. Стенина в заливе Петра Великого (Японское море). Внутривидовая систематика вида изучена плохо, подвиды морфологически дифференцированы слабо, а границы их распространения до сих пор остаются спорными [2, 3, 6, 14, 22]. С середины 70-х годов прошлого века *A. peninsulae* служит модельным объектом для кариологических исследований, поскольку является хромосомно полиморфным видом, у которого, помимо хромосом основного набора, как правило, содержатся изменчивые по числу и мор-

фологии добавочные (или В-) хромосомы [4, 10, 19]. При этом показано, что популяции мышей из разных географических регионов (Сибирь, Забайкалье, Дальний Восток) могут отличаться не только по характеру мозаицизма [4, 7, 8], но и по организации и составу В-хромосом [9].

Отсутствие сплошного оледенения способствовало непрерывному развитию растительности Дальнего Востока России с третичного периода до современности. Однако многократные глобальные изменения климата в течение позднего плейстоцена оказывали влияние на многие виды животных Восточной Палеарктики. Так, периодические сокращения площадей широколиственных и смешанных лесов под влиянием похолоданий приводили к изоляции популяций лесных видов в рефугиумах, а последующие потепления способствовали расширению площади лесов и, как следствие, расселению видов. Такие процессы однозначно должны были отразиться на генетической структуре лесной мыши.

В проведенных ранее молекулярно-генетических исследованиях [13, 21, 26, 28, 29] на российской части ареала восточноазиатской мыши были обнаружены две филогенетические линии, при этом показано, что все особи юга Дальнего Востока России принадлежат филогруппе «Primorye», а на территории юго-восточного Забайкалья наряду с филогруппой «Primorye» встречаются особи филогруппы «Korea». На основе анализа изменчивости гена *cyt b* мтДНК и с учетом ранее полученной картины дифференциации по электрофоретическим вариантам трансферрина [5, 6] рассматривали гипотезу, предполагающую, что Корейский полуостров и территория нынешнего юга ДВ России могли быть рефугиумами или районами, из которых шло расселение восточноазиатской мыши [28, 29]. При этом было проанализировано небольшое число очень малочисленных выборок, что явно недостаточно для столь обширной и географически сложной территории широкоареального вида. В предыдущих работах оказались не охвачены районы северного и западного Забайкалья, а из районов Нижнего и Среднего Приамурья исследован ограниченный материал. Этот пробел мы попытались частично восполнить в настоящей работе.

Материалы и методы

Исследованы ткани от 42 экземпляров восточноазиатской мыши, отловленной в четырех локальных популяциях Забайкалья и пяти юга Дальнего Востока (табл. 1). Кроме того, в работе была использована 231 последовательность гомологичного участка *cyt b* мтДНК особей *Apodemus peninsulae* из Genbank/NCBI [13, 16, 18, 20, 24, 25, 27–29].

Выделение ДНК осуществляли методом солевой экстракции [11] из фиксированных в спирте тканей. Фрагменты участка *cyt b* мтДНК были амплифицированы с использованием двух прямых и двух обратных праймеров: Apo1+ (5'–ATAAATAGGAGAAGGCTTTAAA–3'), Apo2– (5'– AATATTAGGCTTCGTTGTTT – 3'), Apo3+ (5'–TCCAAACAACCTAGGAGGAGT–3') и Apo4– (5'–TTGTTGGTTTCACGGAGGAT–3'). 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 (95 °C – 300 сек.), 40 циклов амплификации

(95 °C – 10 сек., 48 °C – 60 сек., 72 °C – 60 сек.) и достройка цепей (72 °C – 420 сек.). Продукты амплификации подвергали циклическому секвенированию с помощью набора Big Dye Terminator версия 3.1 («Applied Biosystems», США) при следующих условиях: начальная денатурация ДНК (96 °C – 45 сек), 28 циклов амплификации (96 °C – 10 сек, 50 °C – 5 сек, 60 °C – 120 сек). Последовательности нуклеотидов определяли на автоматическом секвенаторе ABI Prizm 3130 («Applied Biosystems», США) на базе ЦКП ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН (г. Владивосток).

Редактирование и выравнивание полученных последовательностей проводили с использованием программы BioEdit 7.0.9.0 [17]. Сеть гаплотипов по методу MP была построена при помощи программы Network 10.0.0.0, где для расчета использован метод «median joining» [12]. Нуклеотидное и гаплотипическое разнообразие, число вариабельных сайтов, среднее число нуклеотидных различий оценивали с помощью DNAsp 5.10 [23] и MEGA 6.0 [30]. Расчет статистик нейтральности (Tajima' D, Fu's F) и анализ демографической и пространственной экспансии проводили в программе Arlequin 3.1 [15].

Результаты и обсуждение

При анализе последовательностей *cyt b* мтДНК восточноазиатской мыши, полученных в данной работе, выявлено 26 гаплотипов, из которых 23 были обнаружены впервые. При этом 20 гаплотипов были встречены только у одной особи, три гаплотипа обнаружено у двух особей, один у четырех, и один у восьми. Общее число гаплотипов *cyt b*, с учетом описанных ранее, составило 121, при этом число полиморфных сайтов – 198, из которых 133 информативны для парсимонического анализа. При исключении из анализа последовательностей, отнесенных к Южно-Китайским линиям, описанным ранее [28], число гаплотипов составило 103, полиморфных сайтов – 127.

Для определения филогенетических отношений гаплотипов была построена медианная сеть (рис. 1), показывающая наличие двух основных филогрупп «Korea» и «Amur» на севере ареала восточноазиатской мыши, которые соответствуют линиям «Korea» и «Primorye», обнаруженным ранее [28, 29]. Фиксированные различия между этими группами отмечены были по 7 нуклеотидным заменам, при этом дистанция между этими филогруппами составила 0.0185 ± 0.0031 .

К филогруппе «Korea» отнесены 52 гаплотипа (табл. 2). Внутри этой группы четко выделяются 2 подгруппы (А и В), которые приурочены

Число и географическое положение образцов *Apodemus peninsulae*, использованных в работе

Number and geographic origin of the *Apodemus peninsulae* samples used in this study

Регион		n	Гаплотипы на сети	Номер Genbank/NCBI	Авторы
Приморье	Ханкайский р-н, Турий Рог	1	PrAp1	AB073797	[28]
	окр. г. Уссурийска	2	PrAp3, PrAp4	AB073798, AB073799	[28]
	Пограничный р-н, окр. пос. Пограничный	2	-	AB073814 (короткий фрагмент)	[28]
	Кавалеровский р-н, окр. пос. Кавалерово	1	-	нет	[28]
	Ханкайский р-н, окр. пос. Приморский	1	PrAp2	AB073800	[28]
Зал. Петра Великого (Японское море)	Находкинский городской округ, Ливадия, берег залива Восток	1	-	нет	[28]
	о. Русский	3	-	AB073813 (короткий фрагмент)	[28]
	о. Стенина	6	-	AB073812 (короткий фрагмент)	[28]
	там же	8	StAp1(8)	нет	наши данные
	Охинский р-н, окр. г. Оха	3	ShAp1(2), ShAp4	AB073791 AB073792	[28]
о. Сахалин	Охинский р-н, р. Лангры	2	ShAp4 (2)	AB073793	[28]
	Долинский р-н, с. Сокол	1	ShAp6	AB073794	[28]
	Охинский р-н, устье реки Лангры	9	ShAp1(3), ShAp2, ShAp3, ShAp4(3), ShAp5	нет	наши данные
	о. Хоккайдо	3	JpAp1(2), JpAp2	AB073788-AB073790	[28]
Японские острова	о. Хоккайдо	3	JpAp1(2), JpAp2	AB073788-AB073790	[28]
Северное Приохотье	окр. г. Магадана	2	MgAp1(2)	AB073795	[28]
	Хабаровский край, окр. пос. Сов. Гавань	1	AmAp1	AB073796	[28]
Нижний Амур	Хабаровский край, с. Красное	3	корот корот	AB073815 AB073816	[28]
	Хабаровский край, окр. Хабаровска	4	AmAp2, AmAp3, AmAp4, AmAp5	AF427335-AF427338	#
	Хабаровский край, р-н им. П. Осипенко, с. им. П. Осипенко	4	RoAp1, RoAp2, RoAp3, RoAp4	нет	наши данные

Регион		n	Галлотипы на сети	Номер Genbank/NCBI	Авторы
Средний Амур	ЕАО, п. Биракан	1	корот	AB073817	[28]
	Амурская область, Зейский р-н, окр. с. Бомнак	1	BoApcb1	нет	наши данные
	Хабаровский край, Верхнебуреинский р-н, пос. Чегдомын	3	ChAr1, ChAr2, ChAr3	нет	наши данные
Юго-восточное Забайкалье	Забайкальский край, горы Адун-Челон, Стретинский р-н, с. Богы	8	ZbAr1*(5), ZbAr3, ZbAr4*, ZbAr5	AB073801, AB073803-AB073805	[28]
	Забайкальский край, окр. г. Читы	1	ZbAr2,	AB073802	[28]
	Забайкальский край, Ононский р-н, с. Черемушки	1	CrAr1	нет	наши данные
Юго-западное Забайкалье, Монголия	Монголия, окр. г. Улан-Батор, гора Богд-Хан-Уул	5	MoAr1, MoAr2, MoAr3, MoAr4, MoAr5*	JQ664593- JQ664597	[13]
	Бурятия, окр. г. Улан-Удэ, с. Ошурково	10	OsAr1*(4), OsAr2*, OsAr3*, OsAr4*, OsAr5*, OsAr6, OsAr7	нет	наши данные
Северо-западное Забайкалье	Бурятия, Муйский р-н, пос. Таксимо	5	TaAr1(3)*, TaAr2, TaAr2*	нет	наши данные
	Бурятия, Баргузинский р-н, с. Баргузин	1	BrApcb1	нет	наши данные
	Алтай	1	AlAr1*	AB073808	[28]
Юго-западная Сибирь	Тува	1	AlAr2	AB073807	[28]
	окр. г. Томска	1	AlAr2	AB073806	[28]
	окр. г. Иркутска	1	AlAr2	KT983422	##
	Синьцзян-Уйгурский автономный р-н КНР, округ Алтай, уезд Хабахэ	4	AlAr3(4)	AM945782-AM945785	[27]
	там же	1	AlAr3	MG748219	[23]
Южная Корея		52	KoAr1-KoAr33*	KT364347- KT364388, AB073809-AB073811, JN546584, HQ660074	[19, 26, 28]

Регион		n	Гаплотипы на сети	Номер Genbank/NCBI	Авторы
Северо-восток Китая	Манчжурия, Внутренняя Монголия	7	MnAp1, MnAp2**, MnAp3**, MnAp4, MnAp5, MnAp6, MnAp7, MnAp8, MnAp9	AY388999, AY389000, AY389003, MG748168, MG748177- MG748179, KX066074, KX066075	[23, 24] ###
Юг Китая		32	CnAp1**, CnAp2(2)**, CnAp3(2)**, CnAp4**, CnAp5(2)**, CnAp6- CnAp20***	AM945779- AM945781, AM945787- AM945799, AM945786, AM945840, AM945841, AM945843, AY389001, AY389002, MG748179, MG748198, MG748199, MG748195, MG748193, MG748239, MK329412, MK329413, MK329420, MK329422	[15, 23, 24, 27]
	Локализация не известна	21	Ap1, Ap2, Ap3(2), AlAp2(7), Ap4*, Ap5*, Ap6*, Ap7*, Ap8*, Ap9*, MoAp1*, ZbAp1*, OsAp1(2)*	MF143521- MF143537, MF143539- MF143542	####
		1	Ap10*	KP671850	[17]
		2	Ap11, Ap12	MK329471, MK329530	[15]

Примечание: * – гаплотипы филогруппы «Korea», ** – гаплотипы Южно-Китайских филогрупп. Неопубликованные сиквены: # – Dekonenko, Ivanov, ## – Khasnatinov, Milovidov, ### – Zuo et al., #### – Atopkin

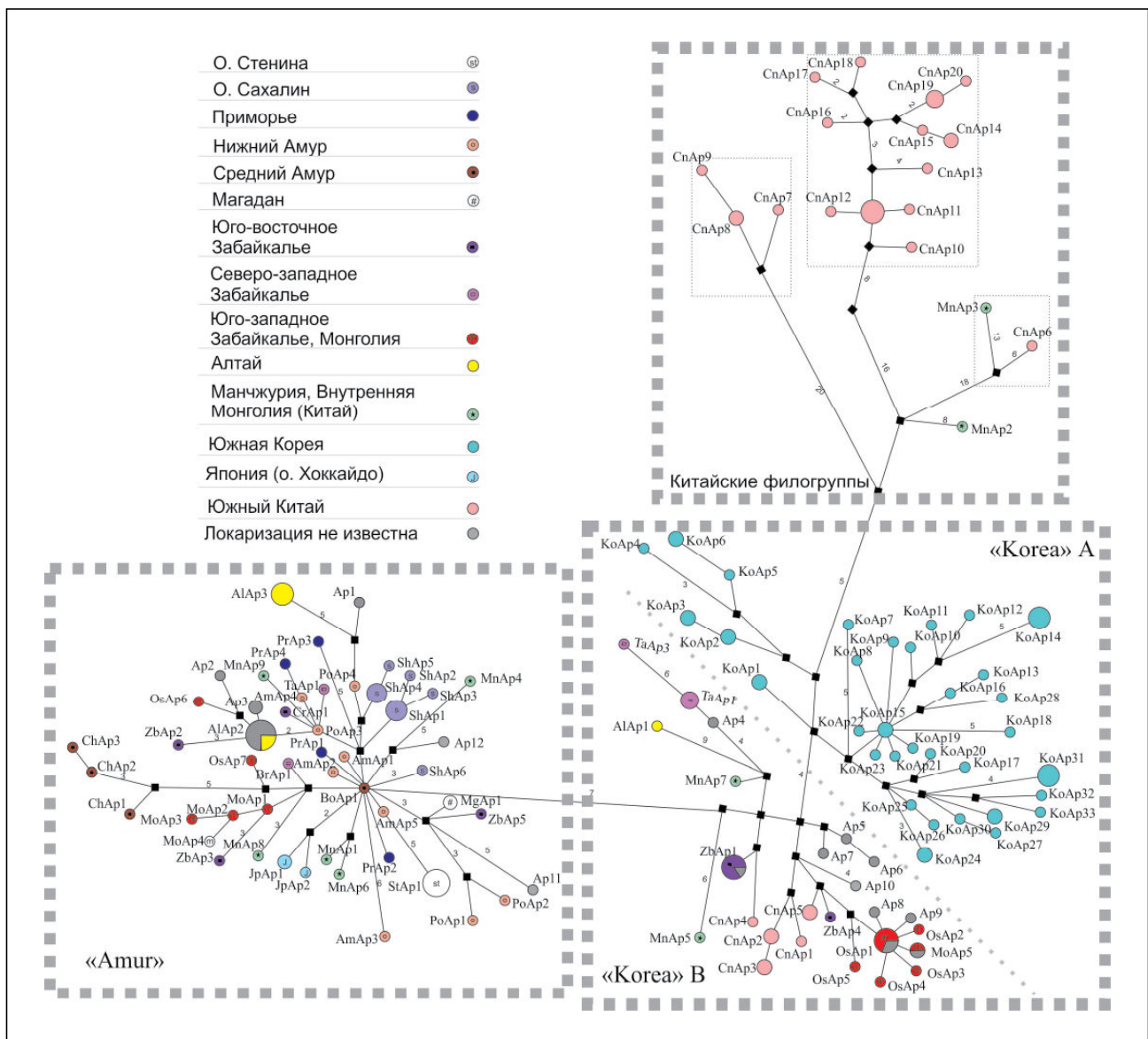


Рис. 1. Филогенетические сети гаплотипов мтДНК *Apodemus peninsulae*, построенные в программе Network 10.0.0.0. Размеры кружков пропорциональны количеству образцов с данным гаплотипом. Цифры – количество нуклеотидных замен. Номера гаплотипов соответствуют таковым в табл. 1

Fig. 1. Phylogenetic networks of the *Apodemus peninsulae* mtDNA haplotypes, built in the Network 10.0.0.0 program. The size of the circles is proportional to the number of samples with this haplotype. Numbers - the number of nucleotide substitutions. Haplotype numbers correspond to those in table 1

к различным географическим регионам (рис. 2). К первой подгруппе (А) относятся только особи Корейского п-ва, ко второй (В) – особи северо-востока Китая, Монголии, Алтая и Забайкалья. Значение D_{Tajima} для филогруппы «Korea» было отрицательным, однако не имело достоверной поддержки. Тест Фу (FS) допускает недавнее увеличение численности популяции, поскольку имеет статистически значимые отрицательные

значения, однако проверка выполнимости моделей демографической и пространственной экспансии не показала значимых уровней (табл. 2). Высокие показатели генетического разнообразия ($h = 0.99 \pm 0.005$, $\pi = 0.0112 \pm 0.0004$) филогруппы «Korea», наряду с графиком попарных генетических дистанций (рис. 2), свидетельствуют в пользу стабильности популяции с высокой численностью.

Таблица 2
Показатели генетического разнообразия
филогенетических линий *Apodemus peninsulae*
Table 2
Indicators of the *Apodemus peninsulae*
phylogenetic lines genetic diversities

Исследуемые показатели	Филогенетическая линия	
	«Amur»	«Korea»
n	80	85
N	51	52
Vs	85/42	107
h±S.D.	0.97±0.009	0.99±0.005
π±S.D.	0.0074±0.0004	0.0112±0.0004
Tajima's D (P)	-1.89(0.007)	-1.61(0.15)
Fu's F(P)	-24.91(0.00)	-24.41(0.00)
Показатели пространственной экспансии		
τ	6.26	10.53
θ	1.449	2.065
M	33.1	52.35
SSD(P)	0.001(0.77)	0.004(0.22)
Показатели демографической экспансии		
τ	4	12.8
θ ₀	5.499	0.021
θ ₁	3414.97	53.72
SSD(P)	0.0099(0.03)	0.0016(0.72)

Примечание: n – объем выборки, N – число гаплотипов, Vs – число переменных сайтов, h – гаплотипическое разнообразие, π – нуклеотидное разнообразие, Tajima's D – тест Таджимы, Fu's F – тест Фу, τ – время экспансии в мутационных единицах, θ – мутационные параметры на начальном и конечном этапах роста численности, M – межпопуляционный обмен мигрантами, SSD – сумма квадратов отклонений между наблюдаемым и ожидаемым распределением попарных нуклеотидных различий, S.D. – стандартное отклонение, S.E. – стандартная ошибка, P – р-значение

К филогруппе «Amur» отнесен 51 гаплотип, в целом для этой группы отмечено более низкое генетическое разнообразие (табл. 2). Так, показатели нуклеотидного разнообразия ($\pi = 0.0074 \pm 0.0004$) были снижены в 1.5 раза по сравнению с нуклеотидным разнообразием филогруппы «Korea». Группа «Amur» имеет выраженную звездчатую структуру (рис. 1), которая указывает, что она прошла через стадию быстрого расселе-

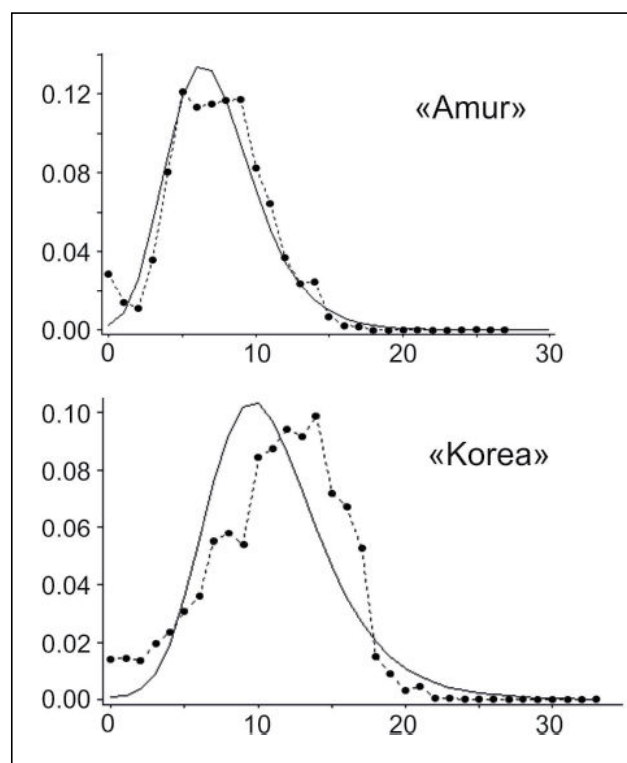


Рис. 2. Частота (ось ординат) попарных нуклеотидных различий (ось абсцисс) филогенетических линий «Amur» и «Korea» *Apodemus peninsulae* с применением модели роста-уменьшения популяции. Наблюдаемая частота обозначена пунктирной линией

Fig. 2. Frequency (ordinate axis) of pairwise nucleotide differences (abscissa axis) of the «Amur» and «Korea» *Apodemus peninsulae* phylogenetic lines, with the use of the population growth-reduction model. A dashed line indicates the observed frequency

ния по занимаемой территории, большая часть которой приходится на бассейн р. Амур. При этом в качестве центральных выступают гаплотипы, обнаруженные у особей Среднего и Нижнего Амура. Этот факт дает нам основание предполагать, что формирование этой группы происходило на территории Среднего и/или Нижнего Амура. Следовательно, в настоящей работе эту филогруппу целесообразно называть «Amur», а не «Primorye». При этом следует отметить, что исследованные ранее образцы из Приморья также попали в эту группу, но они располагаются на периферии, а не в центре сети, как это было показано ранее, при исследовании небольшого числа образцов [29].

Значение D Tajima для филогруппы «Амур» было достоверно отрицательным (табл. 2), что указывает на возможное наличие отрицательного отбора, который благоприятствует старым и распространенным гаплотипам, а также может свидетельствовать о демографической экспансии популяции либо о большом пространственном расширении ареала вида. Проверка выполняемости модели демографической экспансии показала значимый уровень ($p < 0,05$), при этом условное значение возраста ($\tau=4$) указывает на молодость этой филогруппы по сравнению с филогруппой «Korea» (табл. 2).

В филогруппе «Амур» структурированность выражена значительно меньше, чем в группе «Korea» (рис. 1), однако особи изолированных выборок представлены отдельными подгруппами. Так, для выборки о. Сахалин обнаружено 6 гаплотипов двух разных подгрупп (различия между которыми составляют 8 замен), которые имеют четкую географическую приуроченность. Пять из этих гаплотипов (ShAp1-ShAp5) были обнаружены у особей северного Сахалина, и только один (ShAp6) у особи, отловленной на юге острова. При этом отличия гаплотипа, обнаруженного на юге Сахалина, от центральных гаплотипов груп-

пы больше (5 замен), чем отличия гаплотипов на севере Сахалина (3 замены). Таким образом, мы подтвердили полученные ранее данные о различиях лесных мышей северного и южного Сахалина [28].

В популяции мышей острова Стенина, время изоляции от материка которой около 10 тыс. лет [1], обнаружен только один гаплотип. Вероятно, это является результатом микроэволюционных процессов: эффекта основателя и дрейфа генов. А также нельзя исключить возможность прохождения этой малочисленной популяции (площадь острова 1,27 км²) через «бутылочное горлышко».

Распределение филогрупп в различных регионах ареала вида было неравномерно (табл. 3). На территории Приморья, Приамурья (Нижний и Средний Амур) и прилежащих островах (Стенина, Сахалин и Хоккайдо) отмечены особи только филогруппы «Амур», в выборке Юго-Западной Сибири частота этой филогруппы ниже до 80% за счет появления единичных особей, имеющих гаплотип филогруппы «Korea». Во всех регионах Забайкалья и Монголии преобладают особи ($\approx 60\%$) с гаплотипами филогруппы «Korea», а на территории Корейского п-ва их частота максимальна. Корейский полуостров отмечали как рефугиум

Таблица 3

Частота встречаемости филогенетических линий *Apodemus peninsulae*

Table 3

Frequency of the *Apodemus peninsulae* phylogenetic lines occurrence

Регион	n	Филогенетическая линия		
		«Amur»	«Korea»	прочие
Приморье + о. Русский	11	1.00	-	-
о. Стенина	14	1.00	-	-
о. Сахалин	15	1.00	-	-
о. Хоккайдо	3	1.00	-	-
Нижний Амур	12	1.00	-	-
Средний Амур	5	1.00	-	-
Юго-восточное Забайкалье	10	0.40	0.60	-
Юго-западное Забайкалье, Монголия	15	0.40	0.60	-
Северо-западное Забайкалье	6	0.40	0.60	-
Юго-западная Сибирь	9	0.89	0.11	-
Манчжурия, Внутренняя Монголия (Китай)	9	0.56	0.22	0.22
Южная Корея	52	-	1.00	-
Южный Китай	32	-	0.25	0.75

вида [28, 29]. На территории северо-востока Китая (Маньчжурия и Внутренняя Монголия) встречаются мыши как с филогруппой «Амур», так и «Когеа» – 56% и 22% соответственно. При этом здесь появляются особи, имеющие гаплотипы других филогрупп (22%).

Ранее отмечалось повышенное генетическое разнообразие в выборках Сибири и Монголии [13, 29], при этом высказывалось предположение о наличии в этих районах рефугиумов, в которых сохранялось древнее генетическое разнообразие вида. Однако, как известно, не всегда повышенное генетическое разнообразие является следствием близости к центральной популяции рефугиума, где теоретически должно быть высокое разнообразие. Наши данные свидетельствуют в пользу гипотезы повышения разнообразия за счет контакта двух дифференцированных филогенетических линий «Амур» и «Когеа». Согласно распределению филогрупп в различных регионах северо-востока ареала можно предположить, что заселение западных районов (Сибири и Забайкалья) восточноазиатской мышью проходило двумя путями. Первый путь – расселение мышей с гаплотипами филогруппы «Когеа» из Китая через Монголию (проходит южнее Хингана) на север в южные и северные районы Забайкалья, а также в южные районы Алтая. Второй – расселение мышей с гаплотипами филогруппы «Амур» из районов Среднего и Нижнего Приамурья вдоль Амура (огибая Хинган с севера) в Забайкалье и далее на Алтай.

Заключение

В результате проведенной работы были получены новые данные по распределению основных филогенетических линий восточноазиатской мыши *A. peninsulae* на юге Восточной Сибири и Дальнего Востока России. Показано, что особи с гаплотипами филогруппы «Когеа» проникают не только в южные районы Алтая и восточного Забайкалья, но встречаются также и в северных районах Забайкалья (окрестности с. Ошурково) и Бурятии (пос. Таксимо). Выдвинуто предположение, что формирование филогруппы «Амур» происходило в районе Среднего и/или Нижнего Амура. Основным путем расселения особей филогруппы «Когеа» на запад в Забайкалье и Алтай проходит, вероятно, южнее Хингана через Монголию. Однако, эти предположения требуют дополнительной проверки. Кроме того, полученные новые сведения по распределению основных филогенетических линий лесной мыши позволили определить ключевые направления исследования.

С целью проверки гипотез о заселении лесными мышами севера и юга острова Сахалин разными волнами; о возможности расселения мышей вдоль БАМа; о возможности проникновения филогруппы «Когеа» на сопредельную территорию юга Приморья необходимо увеличить объем и число выборок на территории Забайкалья, Среднего Амура, Приморья и Сахалина.

Авторы выражают благодарность к.б.н. М.В. Павленко за проявленный интерес к работе и обсуждение результатов. Работа выполнена при частичной поддержке гранта РФФИ 15-04-03871 и программы «Приоритетные научные исследования в интересах комплексного развития ДВО РАН» № 18-4-031.

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

ЛИТЕРАТУРА:

1. Велижанин А.Г. Время изоляции материковых островов северной части Тихого океана // Доклады Академии наук СССР. 1976. Т. 231, № 1. С. 205–207.
2. Воронцов Н.Н., Бекасова Т.С., Крал Б., Коробицына К.В., Иваницкая Е.Ю. О видовой принадлежности азиатских лесных мышей рода *Apodemus* Сибири и Дальнего Востока // Зоологический журнал. 1977. Т. 56, № 3. С. 437–449.
3. Громов И.М., Ербаева М.А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб.: ЗИН РАН, 1995. 522 с.
4. Картавцева И.В. Кариосистематика лесных и полевых мышей (Rodentia, Muridae). Владивосток: Дальнаука, 2002. 142 с.
5. Павленко М.В. Внутривидовая генетическая дифференциация и геногеография восточноазиатской лесной мыши *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Muridae) // Генетика. 1994. Т. 30. С. 115–116.
6. Павленко М.В. Внутривидовая дифференциация и геногеография трансферринов восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* // Современные подходы к изучению изменчивости. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. С. 61–73.
7. Рослик Г.В., Картавцева И.В. Полиморфизм и мозаицизм по числу В-хромосом у восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* (Rodentia) Дальнего Востока России // Цитология. 2009. Т. 51, № 11. С. 929–939.

8. Рослик Г.В., Картавцева И.В., Иваса М. Изменчивость и стабильность числа В-хромосом в материковых и островных популяциях восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Muridae) // Проблемы эволюции. 2003. Т. 5. С. 136–149.
9. Рубцов Н.Б., Картавцева И.В., Рослик Г.В., Карамышева Т.В., Павленко М.В., Иваса М.А., Ко Х.С. Особенности В-хромосом восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* (Thomas, 1906) Забайкалья и Дальнего Востока, выявленные FISH методом // Генетика. 2015. Т. 51, № 3. С. 341–350.
10. Abe S., Han S. H., Kojima H., Ishibashi Y., Yoshida M. C. Differential staining profiles of B chromosomes in the East-Asiatic wood mouse *Apodemus peninsulae* // Chromosome Science. 1997. Vol. 1, N 1. P. 7–12.
11. Aljanabi S.M., Martinez I. Universal and rapid salt extraction of high quality genomic DNA for PCR-based techniques // Nucleic Acids Research. 1997. Vol. 25, N 22. P. 4692–4693.
12. Bandelt H.J., Forster P., Röhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Molecular Biology and Evolution. 1999. Vol. 16, N 1. P. 37–48.
13. Bayarlkhagva D., Tumendemberel O., Damdin B. Mitochondrial cytochrome b gene study of *Apodemus peninsulae* in Mongolia // International Journal of Current Research. 2013. Vol. 5, N 12. P. 3892–3896.
14. Bekasova T.S., Vorontsov N.N., Korobitsyna K.V., Korablev V.P. B-chromosomes and comparative karyology of the mice of the genus *Apodemus* // Genetica (Ned). 1980. Vol. 52–53. P. 33–44.
15. Excoffier L., Laval G., Schneider S. Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis // Evolutionary Bioinformatics Online. 2005. Vol. 1. P. 47–50.
16. Ge D., Feijo A., Cheng J., Lu L., Liu R., Abramov A.V., Xia L., Wen Z., Zhang W., Shi L., Yang Q. Evolutionary history of field mice (Murinae: *Apodemus*), with emphasis on morphological variation among species in China and description of a new species // Zoological Journal of the Linnean Society. 2019. Vol. 187, N 2. P. 518–534.
17. Hall T.A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // Nucl. Acids. Symp. 1999. N 41. P. 95–98.
18. Jeon M.G., Kim J.Y., Park Y.C. Phylogenetic Analysis of the Complete Mitochondrial Genome of the Korean Field Mouse *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Murinae) From China. DOI 10.3109/19401736.2015.1030618 // Mitochondrial DNA. 2016. 27(4).2408-9.
19. Kartavtseva I.V., Roslik G.V. A complex B chromosome system in the Korean field mouse, *Apodemus peninsulae* // Cytogenetic and Genome Research. 2004. Vol. 106, N 2–4. P. 271–278.
20. Kim H.R., Park Y.C. The complete mitochondrial genome of the Korean field mouse *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Murinae) from Korea // Mitochondrial DNA. 2011. Vol. 22, N 4. P. 97–98.
21. Koh H.S., Jang K.H., Wang J., Lee B.K., Park N.J. Sequence diversity of the mitochondrial DNA cytochrome b gene and control region in the two subspecies of the Korean field mouse (*Apodemus peninsulae*) // Acta Theriologica Sinica. 2010. Vol. 30, N 3. P. 256–263.
22. Koh H. S., Lee W. J. Geographic Variation of Morphometric Characters in Five Subspecies of Korean Field Mice, *Apodemus peninsulae* Thomas (Rodentia, Mammalia) in Eastern Asia // Korean Journal Zool. 1994. Vol. 37. P. 33–39.
23. Librado P., Rozas J. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data // Bioinformatics. 2009. N 25. P. 1451–1452.
24. Liu S.Y., He K., Chen S.D., Jin W., Murphy R.W., Tang M.K., Liao R., Li F.J. How many species of *Apodemus* and *Rattus* occur in China? A survey based on mitochondrial cyt b and morphological analyses // Zoological Research. 2018. Vol. 39, N 5. P. 309–320.
25. Liu X., Wei F., Li M., Jiang X., Feng Z., Hu J. Molecular phylogeny and taxonomy of wood mice (genus *Apodemus* Kaup, 1829) based on complete mtDNA cytochrome b sequences, with emphasis on Chinese species // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2004. Vol. 33, N 1. P. 1–15.
26. Liu X., Wei F., Li M., Jiang X., Feng Z., Hu J. Genetic diversity of the Korean field mouse (*Apodemus peninsulae peninsulae*, Thomas): Sequence Analysis of Mitochondrial DNA cytochrome b gene // Bulletin of the Natural Sciences. 2008. Vol. 22, N 12. P. 61–65.
27. Oh D.J., Kim T.W., Chang M.H., Han S.H., Oh H.S. and Kim, S.J. The mitochondrial genome of *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Muridae) // Mitochondrial DNA. 2011. 22 (4). 99-101.
28. Sakka H., Quere J.P., Kartavtseva I.V., Pavlenko M.V., Chelomina G.N., Atopkin D.M., Bogdanov A.S., Michaux J. Comparative phylogeography of four *Apodemus* species (Mammalia: Rodentia) in the Asian Far East: evidence of Quaternary

- climatic changes in their genetic structure // Biological Journal of the Linnean Society. 2010. Vol. 100. P. 797–821.
29. Serizawa K., Suzuki H., Iwasa M., Tsuchiya K., Pavlenko M., Kartavtseva I., Chelomina G., Dokuchaev N., Han S.H. A spatial aspect on mitochondrial DNA genealogy in *Apodemus peninsulae* from East Asia // Biochemical Genetics. 2002. N 40 P. 149–161.
30. Tamura K., Stecher G., Peterson D., Filipski A., Kumar S. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 6.0 // Mol Biol Evolution. 2013. Vol. 30, N 12. P. 2725–2729.

NEW DATA ON DISTRIBUTION OF BASIC PHYLOGENETIC LINES OF THE KOREAN FIELD MICE *APODEMUS PENINSULAE* IN THE EAST OF RUSSIA

I.N. Sheremetyeva, V.D. Tsukanova, D.M. Timofeeva, V.Yu. Guskov, I.V. Kartavtseva

On basis of the variability data of the cytochrome b sites (992 bp), the authors analyzed a distribution of the Apodemus peninsulae phylogenetic lines in the Russian Far East and Transbaikalia unexplored regions. Where studied 42 individuals from 9 localities. All species of the Apodemus peninsulae from the considered localities were assigned to the 2 phylogenetic lines of «Korea» and «Amur». It was shown that the «Korea» haplotype species are common in the southern Altai and eastern Transbaikalia, and that they inhabit the northern regions of Transbaikalia (Taksimo vicinity) as well. An assumption was made that the «Amur» group formation took place in the middle and / or lower Amur area.

Keywords: Korean field mouse, *Apodemus peninsulae*, cytochrome b (cyt b), mitochondrial DNA, phylogenetic lines.