

ISSN 0869-4362

Русский
орнитологический
журнал

2018
XXVII



ЭКСПРЕСС-ВЫПУСК
1662
EXPRESS-ISSUE

СОДЕРЖАНИЕ

- 4303-4312 Особенности пролёта и гнездования некоторых птиц в условиях поздней весны 2018 года в окрестностях посёлка Мыс (Чусовской район, Пермский край). И. В. КУЗИКОВ
- 4312-4323 Рыбхозы Владимирской области как местообитания редких и спорадически распространённых видов птиц. Ю. А. БУЯНОВА, М. А. СЕРГЕЕВ, В. В. РОМАНОВ, Ю. А. БЫКОВ, Л. С. КАЗАНЦЕВА, К. А. ЗАХАРЕНКО
- 4323-4327 Гнездование серой вороны *Corvus cornix* на смотровых площадках наблюдательных вышек в Кургальджинском заповеднике. Н. Н. БЕРЕЗОВИКОВ
- 4328-4339 Новые данные по распространению и биологии белой лазоревки *Parus syanus* на северо-востоке Московской области. В. В. КОНТОРЩИКОВ, О. С. ГРИНЧЕНКО, А. В. МАКАРОВ
- 4340-4346 Филогенетические отношения вьюрковых птиц (Fringillidae, Aves) в свете молекулярных данных: краткий обзор. В. А. ПАЕВСКИЙ
- 4347-4351 Сравнительная филогеография некоторых позвоночных Восточной Палеарктики. А. П. КРЮКОВ
-

Редактор и издатель А. В. Бардин

Кафедра зоологии позвоночных
Биолого-почвенный факультет
Санкт-Петербургский университет
Россия 199034 Санкт-Петербург

Сравнительная филогеография некоторых позвоночных Восточной Палеарктики

А.П.Крюков

Второе издание. Первая публикация в 2010*

Молекулярная филогенетика (и её раздел «Сравнительная филогеография») предоставляет возможности для понимания эволюционной истории не только отдельных видов, но и их комплексов. В данном обзоре приведены некоторые собственные и литературные данные по картинам филогеографии широко распространённых в Палеарктике видов рыб, амфибий, птиц и млекопитающих.

Группа видов пресноводных рыб подкаменщиков комплекса *Cottus roesilorus* распространена по всей северной Палеарктике. Эндемик Южного Приморья подкаменщик Волка *Cottus volki* был выделен как самостоятельный вид на основании ряда морфологических отличий, однако считается принадлежащим к этому комплексу. На филогенетическом дереве, построенном по полным последовательностям контрольного региона мтДНК, он образует отдельный от других членов комплекса кластер как сестринская группа, близкая к корню древа (Yokoyma *et al.* 2008). Его базальное положение на древе подтверждается присутствием у *Cottus volki* некоторых предковых признаков (Шедько, Мирошниченко 2007). Предполагается, что он был изолирован от основного ствола группы в плиоцене или раннем плейстоцене (Yokoyma *et al.* 2008).

Сибирский углозуб *Salamandrella keyserlingii* распространён на огромной территории северной Азии – от Урала до Чукотки и севера Хоккайдо. Вид монотипичен, хотя морфологи находили у углозуба из Приморья некоторые незначительные отличия, всё же не позволившие им выделить даже подвид. Однако гаплотипы митохондриального гена цитохрома *b* (*cyt b*) углозубов из Приморья резко отличаются от таковых из всей остальной части ареала – от Урала до Сахалина. Уровень дивергенции достигает 10%, что сопоставимо с различиями между несомненными видами и даже родами в других группах амфибий. На основании этих генетических и некоторых морфологических отличий доказан видовой статус углозубов из Приморского и Хабаровского краев – *Salamandrella schrenkii* (Берман и др. 2005). Это открытие ещё раз демонстрирует возможности применения современной молекулярной генетики для инвентаризации фауны.

* Крюков А.П. 2010. Сравнительная филогеография некоторых позвоночных Восточной Палеарктики // *Вестн. Моск. ун-та. Сер. биол.* 4: 62-64.

Углозуб Шренка обладает высокой внутривидовой и внутрипопуляционной изменчивостью. Кроме того, гаплотипы его митохондриальной ДНК имеют некоторые особенности, которые позволили предположить, что популяция Приморья прошла более короткий эволюционный путь от предков и явилась родоначальницей для всех остальных. Генетическую гомогенность сибирского углозуба на протяжении ареала можно объяснить достаточно быстрым расселением особей на запад и север. Обнаружено подразделение гаплотипов углозуба Шренка на «северную» и «южную» формы, отличающиеся на 3.2%. Уникальная замена изолейцина на валин в консервативном у семейства *Hynobiidae* кодоне 119 во всех гаплотипах «северного» кластера и только части гаплотипов «южного» кластера свидетельствует о происхождении «северной» формы углозуба Шренка на основе «южной». Кроме того, только «северный» кластер проявляет признаки демографической экспансии (Малярчук и др. 2009).

Род *Onychodactylus* – когтистые тритоны – распространён не так широко, как углозубы, и оба вида рода являются эндемиками Восточной Азии. На филогенетическом древе, построенном по полным последовательностям гена *cyt b*, гаплотипы тритонов *Onychodactylus fischeri* из Приморья отличаются от остальных *Onychodactylus* на 14.9% (*p*-дистанция). Уровень дивергенции корейских и китайских тритонов от *Onychodactylus japonicus* составляет 10.3%, корейских от китайских – 8.4%, корейских между собой – 2.1%. Именно приморская популяция оказалась у основания всего дерева рода, что предполагает её отделение от ствола ещё в раннем миоцене при разделении горных систем, сопутствующем образованию Японского моря (Yoshikawa *et al.* 2008). Молекулярно-генетические данные предполагают наличие нескольких криптических видов в пределах материкового *O. fischeri*.

Восточный подвид чёрной вороны *Corvus corone orientalis* распространён от Енисея до Камчатки и Японии. Картина филогеографии по гену *cyt b* неожиданно выявила подразделение на две группы гаплотипов. Одна относится к популяциям Приморья, Японии и южного Сахалина, другая – ко всему остальному протяжённому ареалу (Крюков, Сузуки 2000). Средняя 2-параметрическая дистанция Кимуры между ними достигает 2.5%. Использование другого, более быстро эволюционирующего участка мтДНК – контрольного участка – подтвердило и детализировало этот результат (Haring, Gamauf, Kryukov 2007). Помимо Приморья, южной части Хабаровского края и Японии гаплотипы юго-восточного кластера обнаружены в определённой доле в популяциях северного Сахалина и Камчатки. Только западный кластер соответствует модели популяционной экспансии. Такая картина заставляет предполагать наличие в прошлом генетической изоляции юго-восточной популяции, в условиях которой сложился особый генотип.

Аналогичная картина внутривидовой дифференциации обнаружена нами для обыкновенной сороки *Pica pica*. На её протяжённом транс-палеарктическом ареале выделяются популяции юго-восточной части, относящиеся к двум подвидам – *P. p. jankowskii* и *P. p. sericea*. Их митохондриальные гаплотипы образуют отдельные кластеры на филогенетических деревьях, а *p*-дистанции составляют 6.6% по контрольному региону и 5.1% по гену *cyt b* (Kryukov *et al.* 2004).

Большой пёстрый дятел *Dendrocopos major* распространён по всей Палеарктике. Обнаружены две внутривидовые группы, различающиеся на 3% по неполным последовательностям трёх генов – ND2, ND3 и *cyt b*, суммарно 1365 пн. Одна из них соответствует популяциям Приморья, Сахалина и Хоккайдо. Объединяющему их подвиду *D. m. japonicus*, первоначально описанному в качестве отдельного вида, предлагается восстановить видовой статус (Zink, Drovetski, Rohwer 2002). Между исследованными выборками на протяжении остального ареала – от Хабаровска до Финляндии – изменчивость практически отсутствует, что предполагает быстрое расселение после таяния ледников.

Восточноазиатская мышь *Apodemus peninsulae* широко распространена в Палеарктике. Исследование митохондриального гена *cyt b* показало, что в популяции Приморья гаплотипическое разнообразие выше, чем в популяциях Сахалина, Кореи и Сибири. Именно из приморских гаплотипов могут быть выведены все остальные. Здесь предполагалось существование плейстоценового рефугиума, из которого популяция распространилась в Сибирь, на север Азии и Хоккайдо (Serizawa *et al.* 2000). Позже на том же гене, но более обширном материале с помощью метода медианных сетей было подтверждено, что исходные гаплотипы локализуются в популяциях Приморья, Хабаровского края и Сахалина. Производными от них служат гаплотипы Сибири, Японии и Кореи. Аналогичная картина получена для близкородственного вида – полевой мыши *Apodemus agrarius* (Sakka *et al.* 2010).

Азиатский бурундук *Tamias sibiricus*, распространённый в Восточной Азии, также обнаружил глубокую дифференциацию на две группы митохондриальных гаплотипов, соответствующие географической группировке популяций. Одна гаплогруппа соответствует популяциям Кореи, другая – Приморья, Магаданской области, Забайкалья и северо-восточного Китая. Дистанция между ними достигает 11.3%, что превышает средний межвидовой уровень различий, тогда как внутри групп – 1.9 и 1% соответственно. В обеихкладах путём применения тестов F_s и попарного распределения показан популяционный рост. Использование молекулярных часов предполагает наличие двух независимых рефугиумов – одного в Корее, другого на юго-востоке России, – изолированных в ледниковый период. Учитывая высокую подвижность бурундука, интересно отметить, что в пределах Кореи выделяется три

группы гаплотипов, дивергировавшие в той же степени, что и гаплотипы северо-восточного Китая, Магаданской области и Забайкалья (Lee *et al.* 2008).

В большинстве приведённых примеров использован ген *cyt b* митохондриальной ДНК как наиболее популярный молекулярный маркер, выявляющий не только межвидовые различия, но и внутривидовую структуру. Оценка времени дивергенции отдельных кластеров гаплотипов по-прежнему затруднена по причине неодинаковых скоростей эволюции в разных линиях и по разным генам, а также отсутствия убедительных калибровок по палеонтологическим данным. Из-за ограниченного объёма статьи мы не упомянули все публикации, хотя и немногочисленные, по молекулярной филогенетике транспалеарктических животных. Во многих таких работах показано отсутствие филогографической структуры, что в большинстве случаев можно объяснить недавним расширением ареалов. Приведённые здесь примеры, напротив, указывают на чёткую структурированность, что наводит на мысль о наличии общих факторов, определивших судьбу видов. Генетическая изменчивость в юго-восточных окраинных частях ареалов этих видов повышена, и соответствующие кластеры находятся у основания филогенетических деревьев. Это может свидетельствовать о наличии здесь в прошлом (предположительно, в плиоцене или раннем плейстоцене) изолятов в рефугиумах с последующим распространением. Юго-восточные окраинные популяции многих транспалеарктических видов животных, таким образом, служили центром генетического разнообразия и видообразования.

Л и т е р а т у р а

- Берман Д.И., Деренко М.В., Малярчук Б.А., Гржибовский Т., Крюков А.П., Мишчицка-Шливка Д. 2005. Генетический полиморфизм сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii*, Amphibia, Caudata) и криптический вид углозуба *S. schrenckii* из Приморья // Докл. РАН **403**, 3: 427-429.
- Крюков А.П., Сузуки Х. 2000. Филогеография чёрной, серой и большеклювой ворон (Aves, Corvidae) по данным частичного секвенирования гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК // Генетика **36**, 8: 1111-1118.
- Малярчук Б.А., Деренко М.В., Берман Д.И., Гржибовский Т., Булахова Н.А., Крюков А.П., Лейрих А.Н. 2009. Генетическая структура популяций углозуба Шренка (*Salamandrella schrenckii*) по данным об изменчивости гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК // Молекулярная биология **43**, 1: 53-61.
- Шедько С.В., Мирошниченко И.Л. 2007. Филогенетические связи подкаменщика Волка *Cottus volki* Taranetz, 1993 (Scorpaeniformes, Cottidae) согласно результатам анализа контрольного участка митохондриальной ДНК // Вopr. ихтиол. **47**, 1: 26-30.
- Haring E., Gamauf A., Kryukov A. 2007. Phylogeographic patterns in widespread corvid birds // Mol. Phylogenet. Evol. **45**: 840-862.
- Kryukov A., Iwasa M.A., Kakizawa R., Suzuki H., Pinsker W., Haring E. 2004. Synchronic east-west divergence in azure-winged magpies (*Cyanopica cyanus*) and magpies (*Pica pica*) // J. Zool. Syst. Evol. Research **42**: 342-351.

- Lee M.-Y., Lissovsky A., Park S.-K. *et al.* 2008. Mitochondrial cytochrome *b* sequence variations and population structure of Siberian Chipmunk (*Tamias sibiricus*) in northeastern Asia and population substructure in South Korea // *Molecules and Cells* **26**, 6: 566-575.
- Sakka H., Quéré J.P., Kartavtseva I. *et al.* 2010. Comparative phylogeography of four *Apodemus* species (Mammalia, Rodentia) in the Far East of Asia: evidence of the Quaternary on their genetic structure // *Biol. J. Linnean Soc.* **100**, 4: 797-821.
- Serizawa K., Suzuki H., Iwasa M. *et al.* 2000. A spatial aspect of mitochondrial DNA genealogy in *Apodemus peninsulae* from East Asia // *Biochem. Genet.* **40**, 5/6: 149-161.
- Yokoyama R., Sideleva V.G., Shedko S.V., Goto A. 2008. Broad-scale phylogeography of the Palearctic freshwater fish *Cottus poecilopus* complex (Pisces: Cottidae) // *Mol. Phylogen. Evol.* **48**: 1244-1251.
- Yoshikawa N., Matsui M., Nishikawa K., Kim J.-B., Kryukov A. 2008. Phylogenetic relationships and biogeography of the Japanese clawed salamander, *Onychodactylus japonicus* (Amphibia: Caudata: Hynobiidae), and its congener inferred from the mitochondrial cytochrome *b* gene // *Mol. Phylogen. Evol.* **49**: 249-259.
- Zink R., Drovetski S.V., Rohwer S. 2002. Phylogenetic patterns in the great spotted woodpecker *Dendrocopos major* across Eurasia // *J. Avian Biol.* **33**: 175-178.

