

УДК 575.13:598.842

ФИЛОГЕОГРАФИЯ И ДЕМОГРАФИЧЕСКАЯ ИСТОРИЯ СОЛОВЬЯ-КРАСНОШЕЙКИ *Luscinia calliope*

© 2017 г. Л. Н. Спиридонова¹, *, О. П. Вальчук¹,
Я. А. Редькин², Т. Сайто³, А. П. Крюков¹

¹Федеральный научный центр Биоразнообразия Дальневосточного отделения
Российской академии наук, Владивосток 690022

²Научно-исследовательский Зоологический музей Московского государственного университета
им. М.В. Ломоносова, Москва 125009

³Институт орнитологии Ямасины, отдел естественной истории,
Чиба 270-1145, Япония

*e-mail: spiridonova@biosoil.ru

Поступила в редакцию 28.11.2016 г.

Филогеографический анализ позволяет по изменчивости отдельных маркеров судить об истории и механизмах формирования ареалов широко распространенных видов. Предварительное исследование гена цитохрома *b* мтДНК соловьев-красношейек *Luscinia calliope* обнаружило существование трех хорошо дифференцированных гаплогрупп: одной западной и двух восточных. Продолжая изучение генетических маркеров вида, мы установили, что в западной части ареала, представленной номинальной географической расой, встречаются почти исключительно гаплотипы западной группы. В восточных популяциях Хабаровского края, Чукотки, Камчатки и Сахалина в различных пропорциях наблюдается смешение гаплотипов всех групп. В то же время островные популяции Хоккайдо и Итурупа представлены исключительно особями с восточными гаплотипами. Сравнение обнаруженных нами ядерных копий митохондриальных генов и построение филогенетической сети гаплотипов по клонированным и исходным последовательностям показало, что две группы восточных гаплотипов (одна из которых географически соответствует подвидам *L. c. anadyrensis* и *L. c. camtschaticensis*, вторая — *L. c. sachalinensis*) произошли из ядерных псевдогенов *L. c. calliope* посредством межгеномной рекомбинации. В этой связи мы предлагаем новую гипотезу становления современного ареала этого вида, согласно которой расселение соловья-красношейки из Южной Сибири происходило в два этапа. Сначала вид расширял свой ареал на северо-восток в направлении Колымского и Корякского нагорий. В период освоения указанных районов северо-востока Азии произошла рекомбинация между митохондриальной и ядерной ДНК, повлекшая за собой появление нового гаплотипа, широко распространившегося в составе возникающих гнездовых популяций. Птицы с рекомбинантным гаплотипом освоили территории Чукотки и Камчатки, а затем постепенно заняли Курильские острова и, в конечном счете, достигли Хоккайдо. На следующем этапе соловей-красношейка, вероятно, попал на о. Сахалин во время весенней миграции, где отдельные особи остались на гнездование. Освоение острова сопровождалось аналогичной межгеномной рекомбинацией и быстрой фиксацией нового рекомбинантного гаплотипа с последующим его распространением по Сахалину. Островной путь расселения полностью повторяют современные мигранты.

Ключевые слова: *Luscinia calliope*, филогеография, цитохром *b* мтДНК, популяционная структура, межгеномная рекомбинация, демографическая история.

DOI: 10.7868/S0016675817080100

В настоящее время филогеография животных является одним из основных направлений в познании популяционно-генетической структуры вида и процессов гибридизации в зонах контакта близкородственных таксонов. Исследование генетической структуры и внутривидового разнообразия часто используется для тех видов, внутривидовая систематика которых остается недостаточно разработанной. В ряде случаев филогеографические построения позволяют вы-

полнить реконструкцию исторических путей расселения вида, а также объяснить существование современных коридоров в период сезонных миграций. Вместе с тем следует отметить, что филогеографическая картина, выявленная в результате такого рода исследований политипических видов птиц, в большинстве случаев не отражает в полной мере традиционных представлений о географической изменчивости и внутривидовой систематике этих группировок, хотя иногда позво-

ляет вскрыть существование “криптических” форм, обособленности которых ранее не придавалось должного значения [1].

Соловей-красношейка *Luscinia calliope* (Pallas, 1776) — широко распространенный палеарктический вид, в различных авифаунистических сводках трактуемый либо как монотипический [2–4], либо как политипический вид, включающий от 2–3 [5–7] до 5 и более подвидов [8–11]. Согласно принятой точке зрения [10], большая часть гнездового ареала занята номинативным подвидом (рис. 1), на Дальнем Востоке выделяют расы *L. c. anadyrensis* (Portenko, 1939), *L. c. camtschatkensis* (J.F. Gmelin, 1789) и *L. c. sachalinensis* (Portenko, 1937), а также две островные формы, пока не имеющие номенклатурного обозначения [9–11]. Первая из них, упоминаемая здесь как ssp.1, отличающаяся самыми крупными размерами, населяет большинство островов Курильской гряды к югу до Итурупа; вторая, ssp.2, очень мелкая и бледно окрашенная, обитает на Хоккайдо, Кунашире и островах Малой Курильской гряды (рис. 1). Изолированный участок ареала горного подвида *L. c. beicki* Meise, 1937, охватывает провинцию Ганьсу и север провинции Сычуань в Центральном Китае [5, 6, 12].

Высокогорный по происхождению вид [13], соловей-красношейка к настоящему времени освоил разнообразные местообитания и климатические зоны от Предуралья на западе до Тихоокеанского побережья (Чукотка, Камчатка, Курильские острова, Сахалин и Хоккайдо) на востоке и северо-востоке. В некоторых районах Дальнего Востока и юга Восточной Сибири имеет место диапоная структура распространения, когда наряду с высокогорными существуют долинными популяции [13–19]. В юго-восточных частях ареала прослеживается постепенное расширение ареала к югу [3, 7, 20, 21].

Применение молекулярных маркеров во многих случаях дает возможность уточнить и популяционную структуру вида. Преимущества и ограничения митохондриальных маркеров по сравнению с микросателлитами, SNP и пр. многократно обсуждались. В нашей работе мы использовали маркер митохондриального генома, для которого в отличие от ядерного характерна высокая скорость мутагенеза. Это обусловлено менее точным репаративным аппаратом, в результате чего появление новых гаплотипов происходит в 5–10 раз быстрее [22], что очень важно в изучении таксонов низкого ранга [23]. Меньшая эффективная численность популяций и соответственно быстрая скорость коалесценции позволяет по-прежнему считать мтДНК важным инструментом филогенетики [24].

Ранее по результатам анализа митохондриального гена *cyt b* особей соловья-красношейки,

останавливающихся в период осенних миграций в Южном Приморье и гнездовых птиц, обнаружено разделение на три хорошо дифференцированные филогруппы [25]. Предварительная идентификация гаплотипов мтДНК нескольких птиц из мест гнездования разных подвидов (*L. c. calliope*, *L. c. sachalinensis* и *L. c. anadyrensis*) подтвердила дискретность и географическую привязанность обнаруженных маркеров. В связи с этим были сформулированы цели настоящей работы: поиск таксон-специфичных мтДНК гаплотипов *L. c. calliope*, *L. c. sachalinensis*, *L. c. camtschatkensis*, *L. c. anadyrensis* и *L. c. beicki*; анализ географического распределения гаплотипов мтДНК в пределах гнездового ареала и реконструкция биогеографической истории этого комплекса.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сбор материала и амплификация гена цитохрома b мтДНК. Мы проанализировали 135 образцов *L. calliope* из 46 локалитетов (Приложение, рис. 1). Образцы мышечных тканей и крови были фиксированы в 96%-ном этаноле. ДНК выделяли, используя набор QIAgen DNeasy® Tissue Kit (Qiagen, Inc.). Кроме того, мы использовали последовательности гена *cyt b* из Генбанка NCBI: *L. calliope* (о. Хоккайдо AB244011; AB244010; NM633316), *L. c. beicki* (Китай, Ганьсу KU973777). Использованы также данные, полученные по 14 образцам из музейных коллекций (LT718692–LT718705). Фрагменты гена *cyt b* музейных образцов длиной около 600 пн были амплифицированы с помощью трех пар праймеров [26]. Амплификацию полного гена *cyt b* проводили при участии праймеров собственного дизайна: L₁₃₆₃₉ (5'-CTTTGCCTTATCCATCCTCAT-3') и H₁₄₈₈₉ (5'-CTGAAGGTATAACTSTAAGAAG-3'). Амплифицированная область полностью покрывала ген *cyt b* (1143 пн). Реакция была проведена в 20 мкл объема, содержащего 30 нг матрицы ДНК, 2 пмоль каждого праймера, 0.2 мМ каждого dNTP, 2 мкл 10× ПЦР буфера, 2.5 мМ MgCl₂ и 1 ед. Taq-полимеразы (Медиген, Россия). Цикл амплификации включал пренатурацию 2 мин/94°C, затем 35 циклов: денатурация 30 с/94°C, отжиг праймера 30 с/58°C, элонгация 1 мин/72°C и финальная элонгация 72°C в течение 5 мин.

Секвенирование и компьютерная обработка последовательностей. Продукт амплификации был использован для циклического секвенирования с набором реагентов ABI PRISM® BigDye™ Terminator v. 3.1. Реакцию присоединения метки проводили с теми же праймерами. Секвенирование проводили на автоматическом лазерном секвенаторе ABI PRISM 3130 (Applied Biosystems, USA/Hitachi, Japan). Прямые и обратные последовательности были собраны в пакете программ

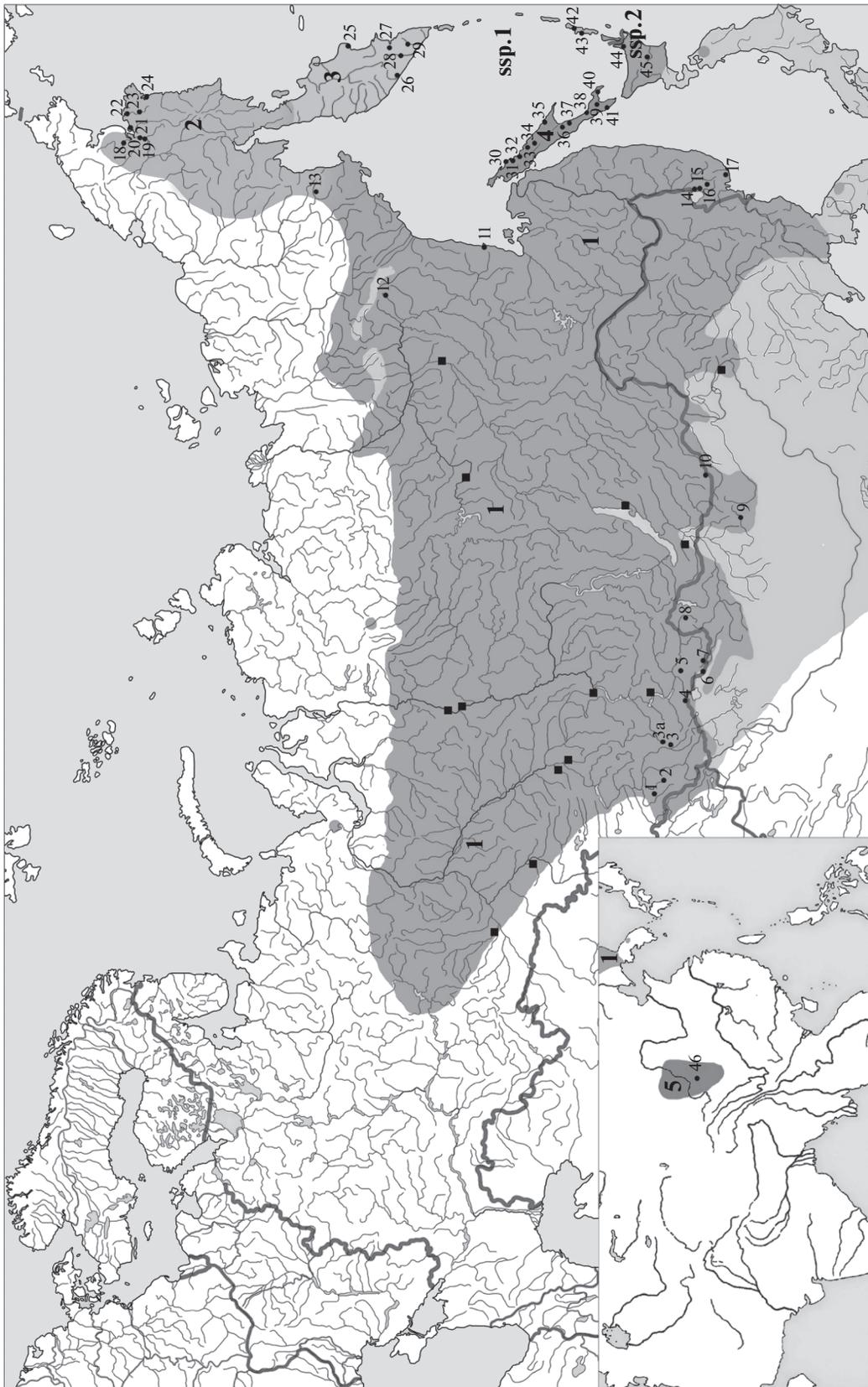


Рис. 1. Ареал и места сбора образцов *Luscinia calliope*. 1 — *L. s. calliope*, 2 — *L. s. anadyrensis*, 3 — *L. s. samtschatkensis*, 4 — *L. s. sachalinensis*, 5 — *L. s. beicki*. Номер точки соответствует данным табл. 1. Квадратом обозначены места сбора проб по литературным данным [26].

Таблица 1. Скорости замен транзиций и трансверсий (позиции кодонов: 1-й + 2-й + 3-й + некодирующий)

с/на	A	T	C	G
A	—	0.2966	1.0878	3.1925
T	0.9477	—	42.9041	0.0809
C	0.9477	11.6974	—	0.0809
G	37.3799	0.2966	1.0878	—

Примечание. Транзиции выделены жирным шрифтом, трансверсии — курсивом.

Staden 1.53 [27]. Нуклеотидные последовательности выравнивались в программе ClustalW, предложенной в MEGA ver. 6 [28]. Для анализа генетической изменчивости гаплотипического (H) и нуклеотидного (π) разнообразия [29] в популяциях использовали программу DnaSP v. 5.0 [30]. Дивергенцию между гаплотипами (p -дистанцию) определяли с использованием двухпараметрической модели Кимуры [31] в MEGA v. 6.05. Нуклеотидные замены и скорость замещения были посчитаны по модели Hasegawa–Kishino–Yano (+G) (BIC = 8911.56), реализованной в MEGA [32]. Демографическая история популяций оценивалась с помощью кривых распределения попарных различий, выявляющих экспансивный рост популяции [33, 34]. Мы также использовали тесты на нейтральность (тест Фу (F_S), тест Таджиджи (D)) [35, 36], чтобы выявить признаки расширения, уменьшения или стабильности популяций в прошлом. Ввиду малочисленности некоторых выборок мы объединили некоторые близлежащие точки для анализа, принимая во внимание малые генетические расстояния в пределах ранее обнаруженных филогрупп [25]. Анализы молекулярной дисперсии (AMOVA) для определения генетической структуры популяций и пространственной экспансии выполняли в программе ARLEQUIN 3.1 [37] с учетом числа мутаций между отдельными последовательностями гаплотипов. Значения и достоверность коэффициента корреляции (R) между генетической изменчивостью (F_{st}) и географическим расстоянием между популяциями, наиболее представленными по числу образцов, мы вычисляли с использованием Mantel-теста с повторным формированием выборок (10000 для каждого случая) в программе PAST [38]. Филогенетическая сеть гаплотипов и поиск деревьев максимальной экономии (MP) построены по методу усредненного объединения (Median Joining) с использованием программного обеспечения NETWORK 4.6 [39, <http://www.fluxus-engineering.com/>]. Первичные последовательности гена *cyt b* депонированы в Генбанк с номерами входа (LK932579–932691).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Изменчивость последовательностей гена cyt b

По результатам анализа всех использованных в работе птиц были выявлены 115 гаплотипов, 91 из которых является уникальным и 24 более или менее распространены в различных регионах. Число варибельных сайтов составило 111, из них парсимони-информативных 52 и единичных замен 59. Скорости замен транзиций и трансверсий приведены в табл. 1. Оценка соотношения транзиций/трансверсии (R) очень высока (9.45). Замены T/C (42.9) и G/A (37.4) в третьем положении кодона наиболее распространены, в то время как во втором положении замещения C/T преобладали над T/C (29.9 и 20.1 соответственно). Трансверсии G/T более чем на порядок чаще отмечались во втором положении кодона (5.1), чем в третьем (0.3). 33 несинонимичных замен обнаружены у 41 птицы; из них 13 встречались чаще, а 20 были уникальными. Например, Glu/Lys₁₁₂, Pro/Ser₂₃₉ и Pro/Gln₂₈₆ выявлены у птиц Камчатки. Две птицы с Чукотки и из Забайкалья несли замену Pro/Leu₂₃₉. Замены Gly/Ser₁₀₂ и Ala/Thr₃₀₅ встречались чаще: первая была обнаружена у трех птиц (Тува, Магадан и Сахалин), вторая — у трех птиц с Сахалина, трех птиц с Камчатки, одной птицы из Приморья и одной из Якутии. Замены происходили чаще всего у камчатских соловьев, из которых 41% имели разные несинонимичные мутации.

Филогенетическая сеть гаплотипов мтДНК (рис. 2) выявила три основные филогруппы (здесь мы используем те же обозначения филогрупп, что и в нашей предыдущей работе [26]). Западная и две восточные гаплогруппы отличаются 15–23 синонимичными заменами. Гаплогруппа III, в основном сформированная подвидом *calliope*, объединила птиц с огромной части ареала — от Урала до берегов Тихого океана. Причем генетическая структура этой гаплогруппы имеет хорошо выраженную звездообразную форму с одним центральным гаплотипом. Базовый гаплотип широко представлен на всем протяжении видового ареала, им обладают 13 птиц. Гаплотипы других 15 особей отличаются от базового на одну замену, а несколько гаплотипов значительно удалены от основного массива последовательностей. Представители III гаплогруппы с разной частотой встречаются также на территориях, занятых другими подвидами.

Структура связей в гаплогруппе II такая же, как у вышеописанной гаплогруппы III, однако представлена она исключительно особями подвида *sachalinensis* и обнаружена пока только на о. Сахалин. Базовый гаплотип этой группы обнаружен у 6 птиц, а гаплотипы еще 10 птиц отличаются от базового по одной мутации. Помимо соб-

ственного гаплотипа на Сахалине единично встречаются гаплотипы I и III гаплогрупп.

Гаплогруппа I объединила два подвида: *anadyrensis* и *camtschatkensis*, а также птиц ssp.1 (Итуруп) и ssp.2 (Хоккайдо), но образцы из западной части ареала не попали в этот кластер, за исключением одного экземпляра из северной Монголии. Данная гаплогруппа выглядит наименее однородной. Ее филогенетическая структура образована четырьмя базовыми гаплотипами (a, b, c, d), соединенными последовательно через одно мутационное событие (см. рис. 2). Уникальные гаплотипы этой клады связаны с центральными гаплотипами через 2–3 мутации и/или гипотетические гаплотипы. Необходимо также отметить, что в гаплогруппу I вошел и один экземпляр китайского подвида *L. c. beicki* (LK932691, взрослая самка от 12.07.1885 г. Китай, пров. Ганьсу, д. Дзю-Юань; экземпляр R-91586 в колл. ЗМ МГУ). Другая особь *L. c. beicki* из Генбанка (KU973777, из центрального Китая) оказалась ближе к гаплогруппе III.

Филогеография митохондриальных гаплотипов

На рис. 3 на карте ареала соловья-красношейки показано распределение трех гаплогрупп мтДНК. К сожалению, количество свежих образцов из западной части ареала незначительно. Однако проведенный анализ музейных образцов соловья-красношейки из 18 точек от Урала до Забайкалья и Якутии обнаружил их принадлежность к 3-й гаплогруппе [26]. Восточнее, от озера Байкал до побережья Охотского моря, наряду с гаплотипами III встречаются и гаплотипы группы I. На Камчатке гаплотипы группы I уже заметно преобладают. На большей части Дальнего Востока России представлены смешанные популяции с гаплотипами западных и восточных филогрупп, за исключением однородных популяций Итурупа и Хоккайдо (рис. 3). На Сахалине, занятом подвидом *sachalinensis*, большинство особей представлены уникальной гаплогруппой II, которая не встречается в других популяциях. Единичные случаи находок самцов с гаплотипами мтДНК I и III групп на севере и юге острова Сахалин являются следствием проникновения отдельных особей с материка и о. Хоккайдо и, по-видимому, не препятствуют сохранению специфичного гаплотипа *sachalinensis* по причине материнского наследования мтДНК.

Популяционный анализ

Характеристики гаплотипического и нуклеотидного разнообразия в популяциях соловья-красношейки приведены в табл. 2. Во всех популяциях обнаружен высокий уровень гаплотипического разнообразия (*H*), а нуклеотидная изменчивость (π) варьировала в широком диапазоне от 0.002 для

Таблица 2. Гаплотипическое (*H*) и нуклеотидное (π) разнообразие, значения тестов на популяционную стабильность и условный возраст пространственной экспансии *L. calliope*

Популяция	<i>H</i>	π	<i>D</i>	<i>F_S</i>	τ
Алтай-Хакасия	0.81	0.0041	-0.660	1.577	5.420
Аян-Магадан	0.98	0.0086	0.986	-1.671	12.920
Тува	1.00	0.0057	-0.843	-0.187	—
Забайкалье	1.00	0.011	-0.923	-0.08	6.024
Приморье	0.98	0.0081	-0.215	-6.825	0.801
Чукотка	0.97	0.0083	0.293	-4.391	12.614
Камчатка	1.00	0.0060	-1.389	-18.69	3.986
Итуруп	0.98	0.0026	-1.988	-4.678	3.217
Хоккайдо	1.00	0.0020	-1.027	-8.211	2.438
Сахалин	0.96	0.0063	-1.319	-12.041	0.610

Примечание. $P > 0.10$; $P < 0.05$. τ – возраст экспансии, посчитанный в единицах мутационного времени ($\tau = 2ut$; t – время в поколениях, u – частота мутаций в последовательности на поколение).

Хоккайдо до 0.011 для Забайкалья. Высокая нуклеотидная изменчивость, обусловленная смешением гаплотипов двух филогрупп, обнаружена практически по всей материковой части Дальнего Востока. Нуклеотидная изменчивость птиц Сахалина, где выявлены гаплотипы сразу трех филогрупп, меньше, чем в выше указанных популяциях, поскольку случаи проникновения особей соседних популяций на этот остров, по-видимому, носят лишь случайный характер.

Средние генетические *p*-дистанции между сравнивавшимися популяционными группировками варьировали от 0.003 до 0.016, в зависимости от представленности гаплотипов и их принадлежности к разным гаплогруппам. Внутрипопуляционные значения перекрывались примерно в том же диапазоне (0.002–0.011) вследствие смешанного состава исследуемых образцов. Анализ распределения генетической изменчивости (AMOVA) для соловья-красношейки выявил преобладание внутрипопуляционной компоненты над межпопуляционной (69.45 и 30.55% соответственно). Наряду с этим подразделенность популяций значительна ($F_{ST} = 0.31$; $p = 0.05$), что указывает на высокую дивергенцию западных и восточных гаплотипов. Тест Мантеля не выявил корреляции генетических и географических дистанций между популяциями ($r = -0.027$; $p = 0.579$).

Демографический анализ данных мтДНК и пространственная экспансия

Анализ изменений численности популяции *L. c. sachalinensis* на основе распределения попарных нуклеотидных различий дал мультимодальную кривую (рис. 4, кривая I), что существенно отклонялось от ожидаемой, построенной на основе ступенчатой модели роста популяции [32].

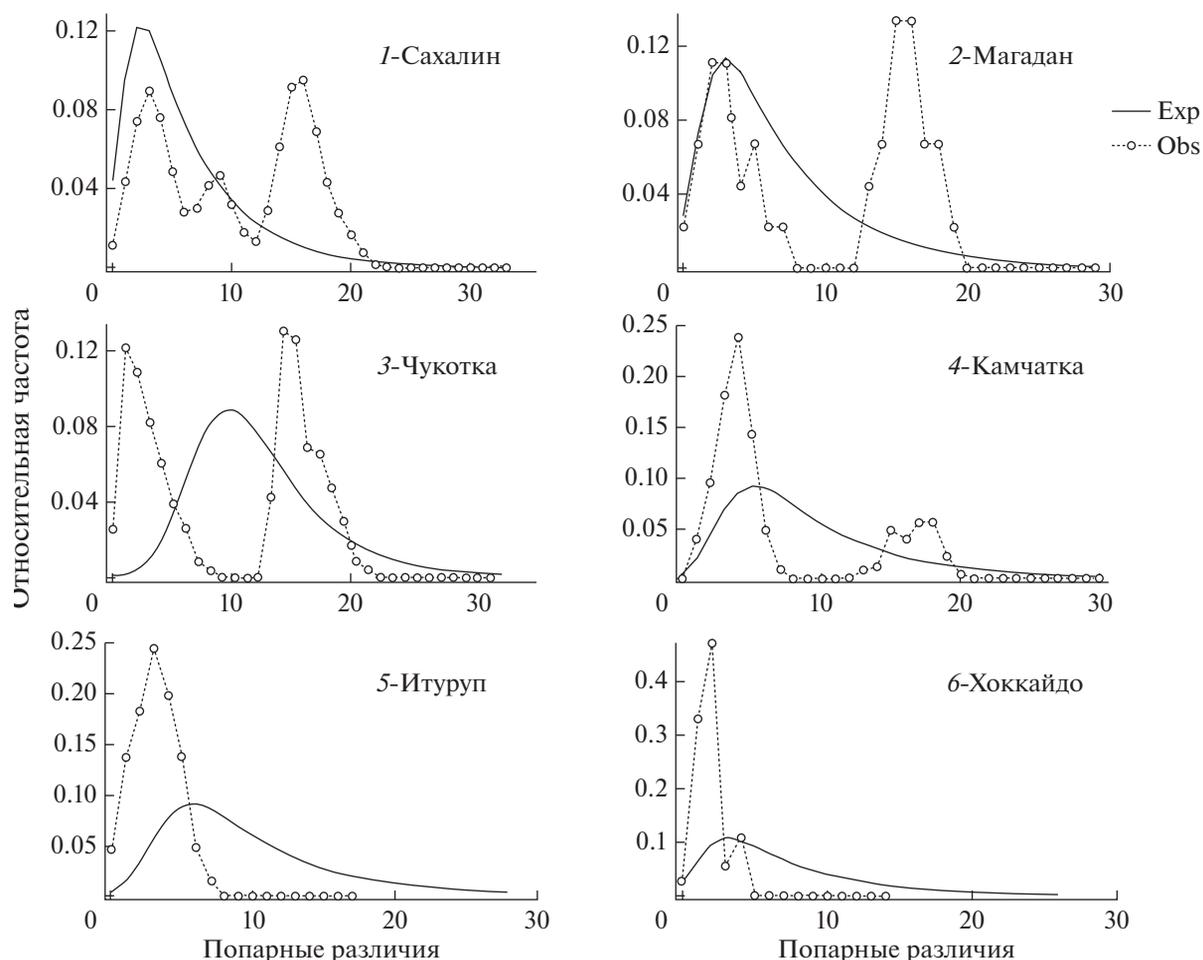


Рис. 4. Распределение попарных нуклеотидных отличий в некоторых популяциях *Luscinia calliope* с применением модели роста-уменьшения популяции. Ожидаемая частота попарных различий между гаплотипами обозначена непрерывной линией, наблюдаемая частота – пунктиром.

Распределение попарных нуклеотидных различий в популяциях Чукотки, Камчатки и Магаданской области характеризуется бимодальными кривыми (рис. 4, кривые 2–4). Все они могут быть интерпретированы как результат смешивания гаплотипов разных филогрупп. Островные популяции Итурупа и Хоккайдо (рис. 4, кривые 5–6) имели унимодальные левые пики, что в общем соответствует ожидаемой кривой и предполагает внезапный рост популяции с “эффектом основателя”. Тесты Таджимы (D) и Фу (F_S) в семи случаях имели недостоверные отрицательные значения соответственно (табл. 2), что не поддерживает модель роста в материковых популяциях. Популяции севера Хабаровского края (Аян), Магаданской области, восточной Якутии, Анадыря и Корякского нагорья характеризовались незначимыми положительными значениями этих тестов. Только для выборки с о. Итуруп тесты на селективную нейтральность были статистически зна-

чимыми, предполагая недавнее увеличение численности популяции.

На основе моделирования показано, что большое пространственное расширение может привести к тому же сигналу в распределении попарных различий (pairwise mismatch distributions), что и демографическая экспансия в панмиктической популяции, при условии, что обмен мигрантами между соседними субпопуляциями будет значительным (50 и более) [36]. В математических расчетах пространственной экспансии используется модель расселения материк–острова, что в нашем случае полностью согласуется с ареалом соловья-красношейки. В табл. 2 представлены результаты пространственной экспансии исследованных популяций *L. calliope*. Условные значения возраста пространственной экспансии для популяции Чукотки имели максимальные значения, а для популяции Сахалина – минимальные.

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты проведенного филогенетического анализа последовательностей гена *cyt b* соловья-красношейки свидетельствуют о существовании трех основных филогенетических линий, представленных соответствующими гаплогруппами. Отсутствие строгой географической приуроченности первой и третьей гаплогрупп связано с интрогрессией мтДНК подвида *calliope* в пределы распространения восточных подвидов. При этом гаплотипы первой группы не проникают достаточно глубоко в пределы материка, оставаясь приуроченными к прибрежным районам Дальнего Востока. Островные популяции Курильской гряды и Хоккайдо, не контактирующие с номинативным подвидом, сохраняют один тип мтДНК. Гаплотипы второй группы, соответствующие популяциям о. Сахалин, пока не встречены нигде за его пределами. Это может быть связано с высоким уровнем филопатрии, известной для некоторых видов рода *Luscinia sensu lato* [40] (и наши неопубликованные данные о повторных отловах *L. calliope*, *L. cyane* и *L. sibilans* на острове Сахалин и юге Приморья). Клинальный характер уменьшения доли 3-й гаплогруппы от бассейна Анадыря до о. Хоккайдо можно интерпретировать последовательным заселением Камчатки и цепи островов Курильской гряды с севера на юг.

Филогеографическая структура вида у птиц, выявленная методами анализа митохондриальной ДНК, крайне редко в полной мере отражает географическую изменчивость морфологических признаков. Обычно прямая взаимосвязь прослеживается у видов, чрезвычайно слабо подверженных географической изменчивости, например, у грача — *Corvus frugilegus*, имеющего два хорошо выраженных, широко распространенных подвида, обособленность которых четко поддерживается филогеографическими построениями [41]. Для всех широко распространенных политипических видов наличие филогеографических структур, объединяющих группировки или отдельные расы, удается проследить только в каких-то отдельных частях гнездового ареала, тогда как на большей его части обособленность местных форм, зачастую даже заметно более выраженных, совершенно не обнаруживается посредством молекулярно-генетических методик. Яркими примерами таких группировок являются варакушка *Luscinia svecica* [42], полевой жаворонок *Alauda arvensis* [43]; щур *Pinicola enucleator* [44], обыкновенная сорока *Pica pica* [45]. В ряде случаев хорошо выраженная географическая изменчивость политипических видов совершенно не диагностируется методами анализа мтДНК. Типичными случаями такого рода являются результаты исследований филогеографии большой синицы *Parus major*, пухляка *P. montanus* [46]; кукушки *Perisoreus infaustus* и кедровки *Nucifraga caryocatactes* [41].

Случаи наличия или отсутствия филогеографической структуры, как правило, объясняются событиями периода оледенения и теорией рефугиумов. Однако при оценках подобных случаев необходимо принимать во внимание роль экологических особенностей каждого вида, таких как миграционные стратегии, степень филопатрии, характер пространственного распределения и репродуктивных взаимодействий между соседними формами и популяциями. Наблюдаемая изменчивость мтДНК *L. calliope* демонстрирует выраженную филогеографическую структуру, отражающую основные этапы становления современного ареала на северо-востоке Азии и островах Дальнего Востока.

Морфологическая специфика некоторых дальневосточных популяций достаточно очевидна и не вызывает никаких сомнений при работе с серийным коллекционным материалом [9, 14–16]. *L. c. sachalinensis*, сходный по размерам с *L. c. calliope*, надежно отличается от всех известных форм наиболее темной оливково-коричневой окраской спины, а также самым широким распространением темной оливково-бурой окраски на боках брюха. *L. c. camtschatkensis* отличается от большинства подвидов крупными размерами, но относительно коротким клювом, по окраске он близок к номинативному подвиду. *L. c. anadyrensis* — промежуточный по размерам между *calliope* и *camtschatkensis* — обладает, при этом, в среднем большей длиной клюва. Окраска этой расы темнее, чем *calliope* и *camtschatkensis*, с заметно выраженным оливково-серым оттенком на спине и боках брюха, но светлее (менее интенсивно-коричневая), чем у *sachalinensis*. Популяции большинства Курильских островов представлены расой (ssp.1), которая имеет самые большие размеры (в частности, самый длинный клюв) и темно-бурю окраску спины, близкую к таковой *L. c. anadyrensis*. Соловьи Кунашира и Хоккайдо (ssp.2) отличаются, напротив, наиболее бледной окраской оперения и мелкими размерами, близкими к таковым *calliope* и *sachalinensis*. Тем не менее мы не обнаружили какой-либо дифференциации по гену *cyt b* между *L. c. camtschatkensis*, *L. c. anadyrensis*, ssp.1 и ssp.2. Более того, экземпляры с островов Итуруп (ssp.1) и Хоккайдо (ssp.2) объединились в восточной гаплогруппе (I), диффузно распределившись в ней на сети. Необходимо отметить, что эта гаплогруппа характеризуется многочисленными циклическими переходами (гомоплазиями), которые могут быть следствием незавершенной сортировки линий мтДНК, что косвенно указывает на молодой возраст этой филогруппы и интеграционные события между соседними формами. Неожиданным глубоким оказалось разделение двух образцов, отнесенных к изолированной китайской расе *L. c. beicki*, попавших в разные кластеры. Ограниченность материала по этому подвиду пока не позволяет нам оценить характер его фи-

логенетических связей с северными формами, перечисленными выше.

В процессе исследования гена *сyt b* музейных образцов соловья-красношейки из западной части ареала [26] мы неожиданно выявили четкую гомологию между ядерными копиями гена *сyt b* и митохондриальными гаплотипами различных подвидов. Данная находка дала основание предполагать возникновение новых гаплотипов посредством события гомологичной рекомбинации между ядерными псевдогенами и митохондриальной ДНК с последующим распространением возникших гаплотипов в восточных популяциях по типу эффекта основателя. Ядерные копии мтДНК, найденные у сибирских птиц, стали источником возникновения митохондриального гаплотипа, со временем образовавшего группу I, общую для форм, населяющих Северо-Восток Азии, Курильские острова и Хоккайдо. Кроме того, гаплотип II, характеризующий сахалинский подвид и обнаруженный только на Сахалине, возник таким же путем [26]. Топология филогенетических отношений в виде звездообразной структуры, установленная для западной части ареала и Сахалина, характерна для распространения по типу “эффекта основателя” с быстрым популяционным ростом. В противоположность этому, картина отношений между гаплотипами в популяциях Чукотки, Камчатки, Итурупа и Хоккайдо представлена несколькими базовыми гаплотипами с единичными мутациями.

Генетическая структура популяций соловьев материковой части Дальнего Востока и о. Сахалин отражает смешение в разном соотношении гаплотипов западной и восточных филогрупп. Наиболее удаленные и надежно изолированные от номинативного подвида популяции островов Итуруп и Хоккайдо представлены только особями, принадлежащими к гаплогруппе I. Источниками недавнего заселения соловьями-красношейками Курильских островов и северной Японии по типу “эффекта основателя” были камчатские птицы с наиболее представленными центральными гаплотипами (a, d) филогруппы *anadyrensis-camtschatkensis* ($F_{ST} = 0.065$), а популяции Хоккайдо, в свою очередь, происходят от вселенцев с Курильских островов ($F_{ST} = 0.221$), о чем свидетельствуют наименьшие значения индексов фиксации в этих парах. В последние десятилетия в дальневосточных частях ареала прослеживается явная тенденция к расселению данного вида в южном направлении. По крайней мере, с конца 1960-х годов область гнездования заметно увеличилась на юге Приморья [47]. Гнездование соловья-красношейки было установлено в горах Чан Бай Шаня [20]. В 2001 г. небольшая изолированная популяция вида обнаружена в горах национального парка Сеороксан в Южной Корее [21]. Кроме того, имеется указание на недавнюю находку этого вида на гнездовании на севере о. Хон-

сю [3, 7]. Наличие подобных процессов и фактов интрогрессии мтДНК разных подвидов указывают на недавнее перемешивание популяций, что в свою очередь приводит к продемонстрированному в данной работе некоторому нарушению четкой популяционной структуры в районах пространственного контакта морфологически обособленных форм.

Таким образом, нам удалось установить наличие филогеографической структуры у соловья-красношейки, частично отражающей его подвиговую изменчивость. Расселение вида на Дальнем Востоке фактически происходило в два этапа (рис. 5). Через северо-восточные районы Азии соловей-красношейка проник на Камчатку, оттуда на острова Курильской гряды и далее на о. Хоккайдо. Заселение о. Сахалин произошло скорее всего в период весенней миграции, когда отклонившись от островного миграционного пути представители анадьрьско-камчатской группы, у которых посредством межгеномной рекомбинации возник новый рекомбинантный гаплотип, дали начало новой сахалинской популяции. Подтверждением этой гипотезы может быть тот факт, что только одна птица с сахалинским гаплотипом была встречена нами в периоды миграций на материке, а птицы с гаплотипом анадьрьско-камчатской группы, напротив, нередки на о. Сахалин.

Расселение на новых территориях в новых экологических условиях сопровождалось интенсивным формообразованием, приведшим к обособлению по крайней мере, пяти географических рас. При этом вопреки существующим представлениям о древности происхождения различных подвидов, становление дальневосточных форм было относительно недавним, о чем свидетельствует, с одной стороны, практически полное сходство нуклеотидных последовательностей митохондриальных генов соответствующим ядерным копиям и наличие нескольких морфологически различных форм в составе единой гаплогруппы (гаплогруппа I), с другой стороны. Эти данные помогают по-новому взглянуть на формирование современного ареала *L. calliope*, но при этом не подтверждают существовавшие ранее гипотетические схемы расселения данного вида [18, 48]. Особо необходимо указать на источники и механизмы происхождения гаплотипов *L. calliope* — ядерные копии митохондриальных генов и межгеномную гомологичную рекомбинацию — что в данном случае исключает применение так называемых молекулярных часов для определения времени дивергенции митохондриальных маркеров, поскольку происходит резкая смена гаплотипов. В других случаях к появлению новых гаплотипов у вида могут приводить процессы межвидовой гибридизации, как показано для надвидового комплекса *Corvus corone*, в частности для *C. c. orientalis* с двумя глубоко дифференцированными гаплотипами, один из которых мог произойти от



Рис. 5. Гипотетическая схема демографической истории подвидов *L. calliops*, построенная по данным последовательностей гена *сyt b*. Гаплотип I (*L. c. anadyrensis*—*L. c. samtschatkensis*); гаплотип II (*L. c. sachalinensis*); гаплотип III (*L. c. calliops*). Большие стрелки обозначают первый этап распространения, маленькие стрелки — второй. Белые стрелки указывают гаплогруппу *L. c. calliops*, серые стрелки — гаплогруппу *L. c. anadyrensis*—*L. c. samtschatkensis*. Rec I и Rec II — события рекомбинации. “?” — отсутствие достоверных данных по происхождению гаплотипов подвида *L. c. beicki*.

C. pectoralis [49]. Поэтому, принимая во внимание вышеуказанные причины, нужно очень осторожно использовать данные по “уровню генетических дистанций” в качестве основного аргумента для оценки таксономического статуса или систематического положения биологических форм.

Авторы благодарны всем лицам, которые принимали участие в процедуре отбора проб в полевых условиях — В.Н. Сотникову, К.С. Масловскому, П.С. Белову, Е.Б. Лелюхиной, А.И. Мацыне, И. Нишиуми и Й. Ивами. За помощь в подготовке карты распространения соловья-красношейки мы чрезвычайно признательны А.А. Мосалову и Е.А. Коблику.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 16-04-01304). Значительная часть использованных материалов была подготовлена и депонирована в Зоологический музей МГУ при поддержке гранта Российского научного фонда “Научные основы создания национального банка-депозитария живых систем” (грант № 14-50-00029).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Редькин Я.А., Архипов В.Ю., Волков С.В. и др.* Вид или не вид? Спорные таксономические трактовки птиц Северной Евразии // XIV Междунар. орнитол. конф. Северной Евразии (Алматы, 18–24 августа 2015 г.). II. Доклады. 2015. С. 104–138.
2. *Степанян Л.С.* Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий. М.: Академкнига, 2003. 806 с.
3. Check-List of Japanese Birds, 7th revised ed. // Ornithological Society of Japan: Sanda, 2012. 438 p.
4. *Dickinson E.C., Christidis L.* The Howard & Moore Complete Checklist of the Birds of the World: Passerines. 4th ed. V. 2. U.K.: Aves Press. Eastbourne, 2014. 752 p.
5. *Гладков Н.А.* Семейство дроздовые Turdidae // Птицы Советского союза. Т. 6. М.: Сов. наука, 1954. С. 405–621.
6. *Dickinson E.C.* (Ed.) The Howard et Moore Complete Checklist of the Birds of the World. 3rd ed. London: Christopher Helm, 2003. 1039 p.
7. *Brazil M.* Field Guide to the Birds of East Asia. L.: Christopher Helm, 2009. 528 p.
8. *Del Hoyo J., Elliot A., Sargatal J.* (Eds). Handbook of the birds of the world. Barcelona, Spain: Lynx Edicions, 1992. V. 1. 696 p.
9. *Редькин Я.А.* Новые данные по систематике птиц Сахалина и Курил // Орнитологические исследования в Северной Евразии: Тез. XII Междунар. Орнитол. конф. Северной Евразии 31 января–5 февраля. Ставрополь: Изд. СГУ, 2006. С. 430–431.
10. *Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю.* Список птиц Российской Федерации. М.: Т-во научн. изд. КМК, 2006. 281 с.
11. *Нецаев В.А., Гамова Т.В.* Птицы Дальнего Востока России (аннотированный каталог). Владивосток: Дальнаука, 2009. 563 с.
12. *Stresemann E., Meise W., Schonwetter M.* Aves Beickiana. Beiträge zur Ornithologie von Noerdwest-Kansu nach den Forschungen von Walter Beick in den Jahren 1926–1933 // J. Ornithologie. 1937. V. 85. P. 375–576.
13. *Назаренко А.А.* Летняя орнитофауна высокогорного пояса Южного Сихотэ-Алиня // Экология и фауна птиц юга Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1971. С. 90–126.
14. *Портенко Л.А.* Фауна Анадырского края. Птицы. Ч. 1 // Тр. Науч.-исслед. ин-та полярного земледелия, животноводства и промысл. хоз-ва. Сер. Промысл. хоз-во. 1939. Т. 5. С. 126–128.
15. *Кищинский А.А.* Птицы Корякского нагорья. М.: Наука, 1980. 336 с.
16. *Лобков Е.Г.* Гнездящиеся птицы Камчатки. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. 290 с.
17. *Долгушин И.А.* Птицы Казахстана. Т. III. Алма-Ата: АН КазССР, 1970. С. 610–613.
18. *Доржиев Ц.З.* Вероятная история становления современного ареала и экология соловья-красношейки в Северной Азии // Сибирск. орнитология. Вып. 4. Улан-Удэ: Бурят. гос. ун-т, 2006. С. 68–94.
19. *Щербаков Б.В.* Соловей-красношейка *Luscinia calliope* на Западном Алтае // Рус. орнитол. журн. 2009. Т. 18. Экспресс-выпуск 503. С. 1376–1379.
20. *Cheng Tso-hsin.* A Distributional List of Chinese Birds. 2nd ed. Beijing: Sci. Press, 1976. 1280 p. (кит.).
21. *Rhim Sh.-J., Hur W.-H., Lee Ch.-B. et al.* Characteristics of vegetation structure in breeding area of Siberian rubythroat (*Luscinia calliope*) in Daecheongbong peak, Mt. Seoraksan national park, South Korea // J. Forestry Res. 2002. V. 13. P. 239–240.
22. *Гречко В.В.* Молекулярные маркеры ДНК в изучении филогении и систематики // Генетика. 2002. Т. 38. № 8. С. 1013–1033.
23. *Абрамсон Н.И.* Молекулярные маркеры, филогеография и поиск критерия разграничения видов // Тр. Зоол. ин-та РАН. 2009. Прил. 1. С. 185–198.
24. *Zink R.M., Barrowclough G.F.* Mitochondrial DNA under siege in avian phylogeography // Mol. Ecol. 2008. V. 17. P. 2107–2121.
25. *Спирidonova Л.Н., Вальчук О.П., Белов П.С., Масловский К.С.* Внутривидовая генетическая дифференциация соловья-красношейки (*Luscinia calliope*): данные секвенирования гена цитохрома b мтДНК // Генетика. 2013. Т. 49. № 6. С. 735–742. doi 10.7868/S0016675813060131
26. *Спирidonova Л.Н., Редькин Я.А., Вальчук О.П., Крюков А.П.* Ядерные копии митохондриальных генов — источник новых вариантов гаплотипов гена цитохрома b *Luscinia calliope* (Muscicapidae, Aves) // Генетика. 2016. Т. 52. № 9. С. 1069–1080. doi 10.7868/S0016675816090137
27. *Bonfield J.K., Smith K.F., Staden R.* A New DNA Sequence Assembly Program // Nucl. Acids Res. 1995. V. 23. P. 4992–4999.
28. *Tamura K., Stecher G., Peterson D. et al.* MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0 // Mol. Biol. Evol. 2013. V. 30. P. 2725–2729.
29. *Nei M.* Molecular Evolutionary Genetics. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1987. 512 p.
30. *Librado P., Rozas J.* DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data // Bioinformatics. 2009. V. 25. P. 1451–1452.
31. *Kimura M.* A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences // J. Mol. Evol. 1980. V. 16. P. 111–120.

32. Hasegawa M., Kishino H., Yano T. Dating the human-ape split by a molecular clock of mitochondrial DNA // J. Mol. Evol. 1985. V. 22. P. 160–174.
33. Rogers A.R., Harpending H. Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences // Mol. Biol. Evol. 1992. V. 9. P. 552–569.
34. Harpending H. Signature of ancient population growth in a low-resolution mitochondrial DNA mismatch distribution // Human Biol. 1994. V. 66. P. 591–600.
35. Fu Y. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection // Genetics. 1997. V. 147. P. 915–925.
36. Tajima F. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism // Genetics. 1989. V. 158. P. 1147–1155.
37. Excoffier L., Laval G., Schneider S. Arlequin version 3.0: an integrated software package for population genetics data analysis // Evol. Bioinf. Online. 2005. V. 1. P. 47–50.
38. Hammer O., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Paleontol. Electron. 2001. V. 4. № 1. 9 p.
39. Bandelt H.J., Forster P., Rohl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Mol. Biol. Evol. 1999. V. 16. P. 37–48.
40. Markovets M., Yosef R. Phenology, duration and site fidelity of wintering bluethroat (*Luscinia svecica*) at Eilat, Israel // J. Arid Environments. 2005. V. 61. P. 93–100.
41. Haring E., Gamauf A., Kryukov A. Phylogeographic patterns in widespread corvid birds // Mol. Phylogenet. Evol. 2007. V. 45. № 3. P. 840–862. doi 10.1016/j.ympev.2007.06.016
42. Zink R.M., Drovetski S.V., Questiau S. et al. Recent evolutionary history of the bluethroat (*Luscinia svecica*) across Eurasia // Mol. Ecol. 2003. V. 12. P. 3069–3075.
43. Zink R.M., Pavlova A., Drovetski S., Rohwer S. Mitochondrial phylogeographies of five widespread Eurasian bird species // J. Ornithol. 2008. V. 149. P. 399–413.
44. Drovetski S.V., Zink R.M., Ericson P.G.P., Fadeev I.V. A multilocus study of pine grosbeak phylogeography supports the pattern of greater intercontinental divergence in Holarctic boreal forest birds than in birds inhabiting other high-latitude habitats // J. Biogeography. 2010. V. 37. P. 696–706.
45. Kryukov A., Iwasa M.A., Kakizawa R. et al. Synchronic east-west divergence in azure-winged magpies (*Cyanopica cyanus*) and magpies (*Pica pica*) // J. Zool. Syst. Evol. Res. 2004. V. 42. P. 342–351.
46. Pavlova A., Rohwer S., Drovetski S.V., Zink R.M. Different Post-Pleistocene Histories of Eurasian Parids // J. Heredity. 2006. V. 97. P. 389–402. <http://dx.doi.org/doi/10.1093/jhered/esl011>
47. Глуценко Ю.Н., Нечаев В.А., Редькин Я.А. Птицы Приморского края: краткий фаунистический обзор. М.: Т-во научн. изд. КМК, 2016. 523 с.
48. Назаренко А.А. К истории орнитофауны субальпийского ландшафта гор Сибири и Дальнего Востока // Зоол. журн. 1979. Т. 58. С. 1680–1691.
49. Vijay N., Bossu C.M., Poelstra J.W. et al. Evolution of heterogeneous genome differentiation across multiple contact zones in a crow species complex // Nature Communicat. 2016. V. 7. doi 10.1038/ncomms13195 |www.nature.com/naturecommunications

Phylogeography and Demographic History of the Siberian Rubythroat *Luscinia calliope*

L. N. Spiridonova^{a, *}, O. P. Valchuk^a, Ya. A. Red'kin^b, T. Saitoh^c, A. P. Kryukov^a

^aFederal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far East Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690022 Russia

^bZoological Museum, Moscow State University, Moscow, 125009 Russia

^cDivision of Natural History, Yamashina Institute for Ornithology, Chiba 270-1145, Japan

*e-mail: spiridonova@biosoil.ru

Phylogeographic analysis permits judging a history and mechanisms of formation of ranges in widely distributed species by using variability of the individual genetic markers. Preliminary study of cytochrome B gene of mtDNA on the Siberian rubithroat *Luscinia calliope* revealed occurrence of three well-differentiated haplogroups: the western one and two eastern ones. While continuing the study, we found that in the western part of the range corresponding to nominative geographic race, haplotypes of the western haplogroup exist almost exclusively. The eastern populations of Khabarovsk krai, Chukotka, Kamchatka and Sakhalin island share haplotypes of all haplogroups in various proportions. In the same time, the population of Hokkaido and Iturup island are presented by eastern haplotypes solely. Comparison of nuclear copies of mitochondrial genes and construction of a phylogenetic network from cloning and original sequences showed that the two groups of eastern haplotypes (one of which corresponds to *L. c anadyrensis* and *L. c camtschatkensis*, the second – to *L. c sachalinensis*) has originated from nuclear pseudogenes of *L. c calliope*, through intergenomic recombination (Spiridonova et al, 2016). In this context, we proposed the new hypothesis of formation of the current species range. At first, species expanded its range from South Siberia toward the Kolyma river and Koryak uplands. During development of these areas in northeast Asia, some recombination occurred between the mitochondrial and nuclear DNA, which entailed occurrence of a new recombinant haplotype, followed by its widely distribution throughout the newly established populations of Chukotka. Birds with the recombinant haplotype settled the territory of Kamchatka, then gradually occupied Kuril islands and eventually reached Hokkaido. At the next step, Siberian rubthroat occupied Sakhalin island during the spring migration, where some individuals started nesting. Settlement of the Sakhalin island was accompanied by similar intergenomic recombination and fast fixation of a new recombinant haplotype followed by its spread along Sakhalin. Thus, insular way of settling is completely repeating by modern migrating routs. English translation of the paper published in Russian Journal of Genetics, 2017, Vol. 53, No. 8, is available ONLINE by subscription from: <http://www.springer.com/>, <http://link.springer.com/journal/11177>

Keywords: *Luscinia calliope*, phylogeography, mtDNA cytochrome *b*, population structure, intergenomic recombination, demographic history.

Приложение. Образцы *Luscinia calliope*, взятые для анализа

Подвид	Сборщик	Лабораторный номер	Регион	Локалитет	Номер точки на карте	Номер доступа Генбанка
<i>calliope</i>	Федоров Н.В.	R128180 ¹	Алтайский край	Усть-Канский р-н, пос. Каракол N 51.4204 E 34.4406	1	LK932557
<i>calliope</i>	Семенов Г.А.	SGA1442	Алтайский край	Онгулдайский р-н, пос. Онгудай N 50.7333 E 86.1	2	LK932558
<i>calliope</i>	Гептнер В.Г.	R23537 ¹	Алтайский край	Улаганский р-н, р. Суры-Язы N 51.1909 E 88.3050	3	LK932559
<i>calliope</i>	Федулов В.К.	R123672 ¹	Хакасия	Таштыпский р-н, р. Еринаг, N 51.35 E 88.1667	3а	LK932560
<i>calliope</i>	Редькин Я.А.	N113\2000	Тува	Овюрский р-н, пос. Хандагайты N 50.79 E 91.90	4	LK932561
<i>calliope</i>	Редькин Я.А.	P-013	Тува	Тандинский р-н, вост. берег оз. Халын N 51.3333 E 94.5	5	LK932562
<i>calliope</i>	Редькин Я.А.	P-060	Тува	Эрзинский р-н, оз. Торе-Холь N 50.025 E 95.0665	6	LK932563
<i>calliope</i>	Семенов Г.А.	П-019	Тува	Эрзинский р-н, застава Цаган-Толгой, р. Тес-Хем N 49.9833 E 95.5	7	LK932564
<i>calliope</i>	Соляников В.П.	R123671 ¹	Монголия	Дархатская котловина, Хувстел аймак N 51.1072 E 99.7617	8	LK932565
<i>calliope</i>	Сайто Т.	19	Монголия	Тэрэлж Эрден Сан, Тувинский аймак, N 47.9409 E 107.4489	9	LK932566
<i>calliope</i>	Гамауф А.	0644 ⁵	Читинская обл.	Кыринский р-н, с. Букукун N 49.2700 E 11.1080	10	LK932567
<i>calliope</i>	Гамауф А.	0649 ⁵	Читинская обл.	Кыринский р-н, с. Букукун N 49.2700 E 11.1080	10	LK932568
<i>calliope</i>	Гамауф А.	0641 ⁵	Читинская обл.	Кыринский р-н, с. Букукун N 49.2700 E 11.1080	10	LK932569
<i>calliope</i>	Гамауф А.	271 ⁵	Хабаровский край	Аяно-Майский р-н, пос. Аян N 56.45 E 138.16	11	LK932570
<i>calliope</i>	Гамауф А.	274 ⁵	Хабаровский край	Аяно-Майский р-н, пос. Аян N 56.45 E 138.16	11	LK932571
<i>calliope</i>	Шемякин Е.В.	R130343 ¹	Якутия	Томпонский улус, Сунгар-Хаяга, р. Развилка N 63.0333 E 138.15	12	LK932572

Приложение. Продолжение

Подвид	Сборщик	Лабораторный номер	Регион	Локалитет	Номер точки на карте	Номер доступа Генбанка
<i>calliote</i>	Шигета Й., Сайто Т.	61420	Магаданская обл.	Омсукчанский городской округ N 61.979 E 153.8509	13	LK932573
<i>calliote</i>	Шигета Й., Сайто Т.	61421	Магаданская обл.	Омсукчанский городской округ N 61.979 E 153.8509	13	LK932574
<i>calliote</i>	Шигета Й., Сайто Т.	61422	Магаданская обл.	Омсукчанский городской округ N 61.979 E 153.8509	13	LK932575
<i>calliote</i>	Шигета Й., Сайто Т.	61431	Магаданская обл.	Омсукчанский городской округ N 61.979 E 153.8509	13	LK932576
<i>calliote</i>	Шигета Й., Сайто Т.	61432	Магаданская обл.	Омсукчанский городской округ N 61.979 E 153.8509	13	LK932577
<i>calliote</i>	Шигета Й., Сайто Т.	61433	Магаданская обл.	Омсукчанский городской округ N 61.979 E 153.8509	13	LK932578
<i>calliote</i>	Шигета Й., Сайто Т.	61435	Магаданская обл.	Омсукчанский городской округ N 61.979 E 153.8509	13	LK932579
<i>calliote</i>	Шигета Й., Сайто Т.	61440	Магаданская обл.	Омсукчанский городской округ N 61.979 E 153.8509	13	LK932580
<i>calliote</i>	Редькин Я.А.	RYA844 ¹	Приморский край	Спасский р-н, Ханкайская низменность N 44.9333 E 132.9167	14	LK932581
<i>calliote</i>	Редькин Я.А.	RYA866 ¹	Приморский край	Спасский р-н, Ханкайская низменность N 44.9333 E 132.9167	14	LK932582
<i>calliote</i>	Сотников В.Н.	N16 ¹	Приморский край	Спасский р-н, пос. Гайворон N 44.75 E 132.7833	15	LK932583
<i>calliote</i>	Сотников В.Н.	N27	Приморский край	Спасский р-н, пос. Гайворон N 44.75 E 132.7833	15	LK932584
<i>calliote</i>	Сотников В.Н.	N28	Приморский край	Спасский р-н, пос. Гайворон N 44.75 E 132.7833	15	LK932585
<i>calliote</i>	Сотников В.Н.	N48 ¹	Приморский край	Спасский р-н, пос. Гайворон N 44.75 E 132.7833	15	LK932586
<i>calliote</i>	Редькин Я.А.	RYA195	Приморский край	Спасский р-н, пос. Гайворон N 44.75 E 132.7833	15	LK932587
<i>calliote</i>	Сотников В.Н.	СВН231	Приморский край	Спасский р-н, пос. Гайворон N 44.75 E 132.7833	15	LK932588

Приложение. Продолжение

Подвид	Сборщик	Лабораторный номер	Регион	Локалитет	Номер точки на карте	Номер доступа Генбанка
<i>calliote</i>	Сотников В.Н.	СВН476	Приморский край	Спасский р-н, пос. Калиновка N 44.4667 E 132.9333	16	LK932589
<i>calliote</i>	Сотников В.Н.	СВН516	Приморский край	Спасский р-н, пос. Калиновка N 44.4667 E 132.9333	16	LK932590
<i>calliote</i>	Сотников В.Н.	СВН311 ²	Приморский край	Партизанский р-н, пос. Новолитовск N 42.9628 E 132.8033	17	LK932591
<i>calliote</i>	Сотников В.Н.	СВН3650 ²	Приморский край	Партизанский р-н, пос. Новолитовск N 42.9628 E 132.8033	17	LK932592
<i>calliote</i>	Сотников В.Н.	СВН3697 ³	Приморский край	Партизанский р-н, пос. Новолитовск N 42.9628 E 132.8033	17	LK932593
<i>calliote</i>	Лелюхина Е.В.	СВН3713 ³	Приморский край	Партизанский р-н, пос. Новолитовск N 42.9628 E 132.8033	17	LK932594
<i>calliote</i>	Сотников В.Н.	СВН3742 ²	Приморский край	Партизанский р-н, пос. Новолитовск N 42.9628 E 132.8033	17	LK932595
<i>calliote</i>	Сотников В.Н.	СВН3767 ²	Приморский край	Партизанский р-н, пос. Новолитовск N 42.9628 E 132.8033	17	LK932596
<i>calliote</i>	Лелюхина Е.В.	СВН4298 ³	Приморский край	Партизанский р-н, пос. Новолитовск N 42.9628 E 132.8033	17	LK932597
<i>calliote</i>	Атрохова Т.А.	СВН4353 ³	Приморский край	Партизанский р-н, пос. Новолитовск N 42.9628 E 132.8033	17	LK932598
<i>calliote</i>	Сотников В.Н.	СВН4370 ²	Приморский край	Партизанский р-н, пос. Новолитовск N 42.9628 E 132.8033	17	LK932599
<i>anadyrensis</i>	Якушев Н.Н.	NNY026	Чукотский АО	Анадырский р-н, р. Канчалан N 65.610 E 176.767	18	LK932600
<i>anadyrensis</i>	Якушев Н.Н.	NNY036	Чукотский АО	Анадырский р-н, р. Канчалан N 65.610 E 176.767	18	LK932601
<i>anadyrensis</i>	Якушев Н.Н.	NNY041	Чукотский АО	Анадырский р-н, р. Канчалан N 65.610 E 176.767	18	LK932602
<i>anadyrensis</i>	Редькин Я.А.	RYA2024 ¹	Чукотский АО	Анадырский р-н, Красно, оз. Красное N 64.6381 E 174.2852	19	LK932603
<i>anadyrensis</i>	Редькин Я.А.	RYA2025 ¹	Чукотский АО	Анадырский р-н, Красно, оз. Красное N 64.6381 E 174.2852	19	LK932604

Приложение. Продолжение

Подвид	Сборщик	Лабораторный номер	Регион	Локалитет	Номер точки на карте	Номер доступа Генбанка
<i>anadyrensis</i>	Редькин Я.А.	RYA2026 ¹	Чукотский АО	Анадырский р-н, Краснено, оз. Красное N 64.6381 E 174.2852	19	LK932605
<i>anadyrensis</i>	Редькин Я.А.	RYA2027 ¹	Чукотский АО	Анадырский р-н, Краснено, оз. Красное N 64.6381 E 174.2852	19	LK932606
<i>anadyrensis</i>	Редькин Я.А.	RYA2052 ¹	Чукотский АО	Анадырский р-н, Краснено, оз. Красное N 64.6381 E 174.2852	19	LK932607
<i>anadyrensis</i>	Редькин Я.А.	RYA2053 ¹	Чукотский АО	Анадырский р-н, Краснено, оз. Красное N 64.6381 E 174.2852	19	LK932608
<i>anadyrensis</i>	Редькин Я.А.	RYA2054	Чукотский АО	Анадырский р-н, Краснено, оз. Красное N 64.6381 E 174.2852	19	LK932609
<i>anadyrensis</i>	Редькин Я.А.	RYA2055	Чукотский АО	Анадырский р-н, Краснено, оз. Красное N 64.6381 E 174.2852	19	LK932610
<i>anadyrensis</i>	Редькин Я.А.	RYA2106	Чукотский АО	Анадырский р-н, Краснено, оз. Красное N 64.6381 E 174.2852	19	LK932611
<i>anadyrensis</i>	Редькин Я.А.	RYA2143	Чукотский АО	Анадырский р-н, Краснено, оз. Красное N 64.6381 E 174.2852	19	LK932612
<i>anadyrensis</i>	Редькин Я.А.	RYA2186	Чукотский АО	Анадырский р-н, мыс Телеграфный N 64.70 E 175.38	20	LK932613
<i>anadyrensis</i>	Редькин Я.А.	RYA2218 ¹	Чукотский АО	г. Анадырь N 64.7167 E 177.505	21	LK932614
<i>anadyrensis</i>	Редькин Я.А.	RYA2310	Чукотский АО	Беринговский р-н, р. Туманская, пос. Туманский N 63.9517 E 178.2238	22	LK932615
<i>anadyrensis</i>	Редькин Я.А.	RYA2311	Чукотский АО	Беринговский р-н, р. Туманская, пос. Туманский N 63.9517 E 178.2238	22	LK932616
<i>anadyrensis</i>	Редькин Я.А.	RYA2251	Чукотский АО	Беринговский р-н, р. Ныгчеквеем N 63.8383 E 177.1033	23	LK932617
<i>anadyrensis</i>	Томкович П.С.	R126609 ¹	Чукотский АО	Анадырский р-н, пос. Мейныпильтино N 62.5333 E 177.0167	24	LK932618
<i>anadyrensis</i>	Томкович П.С.	R126610 ¹	Чукотский АО	Анадырский р-н, пос. Мейныпильтино N 62.5333 E 177.0167	24	LK932619
<i>anadyrensis</i>	Томкович П.С.	R130298 ¹	Чукотский АО	Анадырский р-н, пос. Мейныпильтино N 62.5333 E 177.0167	24	LK932620
<i>samtschatkensis</i>	Гильмутдинов Р.Х.	484 ³	Камчатский край	Елизовский р-н, мыс Козлова N 54.5033 E 161.6944	25	LK932621

Приложение. Продолжение

Подвид	Сборщик	Лабораторный номер	Регион	Локалитет	Номер точки на карте	Номер доступа Генбанка
<i>samtschatkensis</i>	Мацына А.И.	747	Камчатский край	Соболевский р-н, пос. Соболево N 54.29 E 155.94	26	LK932622
<i>samtschatkensis</i>	Мацына А.И.	748	Камчатский край	Соболевский р-н, пос. Соболево N 54.29 E 155.94	26	LK932623
<i>samtschatkensis</i>	Мацына А.И.	749	Камчатский край	Соболевский р-н, пос. Соболево N 54.29 E 155.94	26	LK932624
<i>samtschatkensis</i>	Мацына А.И.	750	Камчатский край	Соболевский р-н, пос. Соболево N 54.29 E 155.94	26	LK932625
<i>samtschatkensis</i>	Мацына А.И.	751	Камчатский край	Соболевский р-н, пос. Соболево N 54.29 E 155.94	26	LK932626
<i>samtschatkensis</i>	Мацына А.И.	752	Камчатский край	Соболевский р-н, пос. Соболево N 54.29 E 155.94	26	LK932627
<i>anadyrensis</i> - мигрант	Мурашев И.А.	М1А079 ¹	Камчатский край	Петропавловск-Камчатский N 53.0167 E 158.6667	27	LK932628
<i>samtschatkensis</i>	Мацына А.И.	701	Камчатский край	Елизовский р-н, пос. Елизово N 53.1667 E 158.4167	27	LK932629
<i>samtschatkensis</i>	Мацына А.И.	702	Камчатский край	Елизовский р-н, пос. Елизово N 53.1667 E 158.4167	27	LK932630
<i>samtschatkensis</i>	Мацына А.И.	703	Камчатский край	Елизовский р-н, пос. Елизово N 53.1667 E 158.4167	27	LK932631
<i>samtschatkensis</i>	Мацына А.И.	705	Камчатский край	Елизовский р-н, пос. Елизово N 53.1667 E 158.4167	27	LK932632
<i>samtschatkensis</i>	Мацына А.И.	706	Камчатский край	Елизовский р-н, пос. Елизово N 53.1667 E 158.4167	27	LK932633
<i>samtschatkensis</i>	Мацына А.И.	704	Камчатский край	Елизовский р-н, пос. Елизово N 53.1667 E 158.4167	27	LK932634
<i>samtschatkensis</i>	Мацына А.И.	709	Камчатский край	Усть-Большерецкий р-н, пос. Апача N 52.918 E 157.041	28	LK932635
<i>samtschatkensis</i>	Мацына А.И.	710	Камчатский край	Усть-Большерецкий р-н, пос. Апача N 52.918 E 157.041	28	LK932636
<i>samtschatkensis</i>	Мацына А.И.	719	Камчатский край	Усть-Большерецкий р-н, пос. Апача N 52.918 E 157.041	28	LK932637

Приложение. Продолжение

Подвид	Сборщик	Лабораторный номер	Регион	Локалитет	Номер точки на карте	Номер доступа Генбанка
<i>camtschatkensis</i>	Мацына А.И.	720	Камчатский край	Усть-Большерецкий р-н, пос. Апача N 52.918 E 157.041	28	LK932638
<i>camtschatkensis</i>	Мацына А.И.	726	Камчатский край	Усть-Большерецкий р-н, пос. Апача N 52.918 E 157.041	28	LK932639
<i>camtschatkensis</i>	Мацына А.И.	728	Камчатский край	Усть-Большерецкий р-н, пос. Апача N 52.918 E 157.041	28	LK932640
<i>camtschatkensis</i>	Сайто Т.	92318	Камчатский край	Усть-Большерецкий р-н, р. Опала N 52.24 E 156.88	29	LK932641
<i>camtschatkensis</i>	Сайто Т.	92333	Камчатский край	Усть-Большерецкий р-н, р. Опала N 52.24 E 156.88	29	LK932642
<i>sachalinensis</i>	Редькин Я.А.	RYA2617 ¹	Сахалин	Ногликский р-н, залив Чайво N 52.3618 E 143.1835	30	LK932643
<i>sachalinensis</i>	Сотников В.Н.	СВН4157 ³	Сахалин	Ногликский р-н, залив Чайво N 52.3618 E 143.1835	30	LK932644
<i>sachalinensis</i>	Сотников В.Н.	СВН4160 ²	Сахалин	Ногликский р-н, залив Чайво N 52.3618 E 143.1835	30	LK932645
<i>sachalinensis</i>	Тиунов И.М.	1193 ³	Сахалин	Ногликский р-н, залив Чайво N 52.3618 E 143.1835	30	LK932646
<i>sachalinensis</i>	Сотников В.Н.	СВН3435 ²	Сахалин	Ногликский р-н, пос. Вал N 52.3167 E 143.1	31	LK932647
<i>camtschatkensis</i> – мигрант	Погиба М.В.	М1М158 ¹	Сахалин	Ногликский р-н, р. Баури N 51.9906 E 143.0995	32	LK932648
<i>sachalinensis</i>	Редькин Я.А.	RYA3213 ³	Сахалин	Ногликский р-н, р. Пелярна N 51.3274 E 143.2227	33	LK932649
<i>sachalinensis</i>	Вальчук О.П.	0815	Сахалин	Тымовский р-н, р. Пиленга N 51.0358 E 142.819	34	LK932650
<i>sachalinensis</i>	Редькин Я.А.	RYA3191 ¹	Сахалин	Тымовский р-н, р. Пиленга N 51.0358 E 142.819	34	LK932651
<i>sachalinensis</i>	Редькин Я.А.	RYA3174 ¹	Сахалин	Тымовский р-н, р. Пиленга N 51.0358 E 142.819	34	LK932652
<i>sachalinensis</i>	Сотников В.Н.	СВН2265 ²	Сахалин	Тымовский р-н, р. Пиленга N 51.0358 E 142.819	34	LK932653
<i>sachalinensis</i>	Тиунов И.М.	0479 ³	Сахалин	мыс Беллинсгаузена N 49.50 E 144.23	35	LK932654

Приложение. Продолжение

Подвид	Сборщик	Лабораторный номер	Регион	Локалитет	Номер точки на карте	Номер доступа Генбанка
<i>sachalinensis</i>	Редькин Я.А.	RYA1391 ¹	Сахалин	Поронайский р-н, р. Гастелловка N 49.1 E 142.8167	36	LK932655
<i>sachalinensis</i>	Редькин Я.А.	RYA1406 ¹	Сахалин	Поронайский р-н, р. Гастелловка N 49.1 E 142.8167	36	LK932656
<i>sachalinensis</i>	Вальчук О.П.	0817	Сахалин	Макаровский р-н, пос. Поречье N 48.5456 E 142.6386	37	LK932657
<i>samitschatskensis</i> - мигрант	Сотников В.Н.	СВН2757 ²	Сахалин	Макаровский р-н, пос. Поречье N 48.5456 E 142.6386	37	LK932658
<i>sachalinensis</i>	Редькин Я.А.	RYA2564 ¹	Сахалин	Макаровский р-н, пос. Поречье N 48.5456 E 142.6386	37	LK932659
<i>sachalinensis</i>	Редькин Я.А.	RYA2567 ³	Сахалин	Макаровский р-н, пос. Поречье N 48.5456 E 142.6386	37	LK932660
<i>sachalinensis</i>	Сотников В.Н.	СВН2217 ³	Сахалин	Макаровский р-н, пос. Поречье N 48.5456 E 142.6386	37	LK932661
<i>sachalinensis</i>	Редькин Я.А.	RYA2945 ³	Сахалин	Долинский р-н, оз. Лиственница N 47.5874 E 142.6097	38	LK932662
<i>sachalinensis</i>	Редькин Я.А.	RYA2775 ¹	Сахалин	Долинский р-н, р. Сенная N 47.4306 E 142.6732	38	LK932663
<i>sachalinensis</i>	Сотников В.Н.	СВН2701 ²	Сахалин	Долинский р-н, р. Сенная, окр. пос. Советское N 47.4354 E 142.6573	38	LK932664
<i>sachalinensis</i>	Сотников В.Н.	СВН2709 ²	Сахалин	Долинский р-н, р. Сенная, окр. пос. Советское N 47.4354 E 142.6573	38	LK932665
<i>sachalinensis</i>	Вальчук О.П.	0812	Сахалин	Долинский р-н, р. Сенная, окр. пос. Советское N 47.4354 E 142.6573	38	LK932666
<i>sachalinensis</i>	Редькин Я.А.	RYA2518 ¹	Сахалин	Долинский р-н, р. Янтарная N 47.5461 E 142.6444	38	LK932667
<i>sachalinensis</i>	Редькин Я.А.	RYA3072 ³	Сахалин	г. Южно-Сахалинск N 46.95 E 142.7333	39	LK932668
<i>sachalinensis</i>	Редькин Я.А.	RYA1023	Сахалин	Корсаковский р-н, лагуна Буссе N 46.4833 E 143.3333	40	LK932669
<i>sachalinensis</i>	Редькин Я.А.	RYA1057	Сахалин	Корсаковский р-н, р. Игрия N 46.4333 E 143.35	40	LK932670

Приложение. Окончание

Подвид	Сборщик	Лабораторный номер	Регион	Локалитет	Номер точки на карте	Номер доступа Генбанка
<i>sachalinensis</i>	Редькин Я.А.	RYA1104 ¹	Сахалин	Невельский р-н, р. Китосия N 46.37 E 141.89	41	LK932671
<i>sachalinensis</i>	Редькин Я.А.	RYA1141	Сахалин	Невельский р-н, р. Китосия N 46.37 E 141.89	41	LK932672
<i>sachalinensis</i>	Редькин Я.А.	RYA1175 ¹	Сахалин	Невельский р-н, р. Китосия N 46.37 E 141.89	41	LK932673
ssp.1	Редькин Я.А.	RYA1646	Итуруп	плато Торное N 045.25 E 148.35	42	LK932674
ssp.1	Редькин Я.А.	RYA1654 ¹	Итуруп	оз. Сопочное N 45.3167 E 148.4	42	LK932675
ssp.1	Редькин Я.А.	RYA1658 ¹	Итуруп	оз. Сопочное N 45.3167 E 148.4	42	LK932676
ssp.1	Редькин Я.А.	RYA1680 ⁴	Итуруп	оз. Сопочное N 45.3167 E 148.4	42	LK932677
ssp.1	Редькин Я.А.	RYA1681 ¹	Итуруп	оз. Сопочное N 45.3167 E 148.4	42	LK932678
ssp.1	Редькин Я.А.	RYA1682 ¹	Итуруп	оз. Сопочное N 45.3167 E 148.4	42	LK932679
ssp.1	Редькин Я.А.	RYA1684	Итуруп	оз. Сопочное N 45.3167 E 148.4	42	LK932680
ssp.1	Редькин Я.А.	RYA1558 ¹	Итуруп	пос. Курильск N 45.2167 E 147.8667	43	LK932681
ssp.1	Редькин Я.А.	RYA1559	Итуруп	пос. Курильск N 45.2167 E 147.8667	43	LK932682
ssp.1	Редькин Я.А.	RYA1569	Итуруп	пос. Курильск N 45.2167 E 147.8667	43	LK932683
ssp.1	Редькин Я.А.	RYA1578 ¹	Итуруп	пос. Курильск N 45.2167 E 147.8667	43	LK932684
ssp.2	Сайто Т.	2S63610	Япония, Хоккайдо	вершина Раусудакэ N 44.075 E 145.122	44	LK932685
ssp.2	Сайто Т.	2S63611	Япония, Хоккайдо	вершина Раусудакэ N 44.075 E 145.122	44	LK932686
ssp.2	Нишиуми И., Ивами Й.	2007-109	Япония, Хоккайдо	Икеда-чу, Каваи (Ikeda-chu, Kawai)	45	LK932687
ssp.2	Нишиуми И., Ивами Й.	2007-135	Япония, Хоккайдо	Икеда-чу, Каваи (Ikeda-chu, Kawai)	45	LK932688
ssp.2	Нишиуми И., Ивами Й.	3D30641	Япония, Хоккайдо	Икеда-чу, Каваи (Ikeda-chu, Kawai)	45	LK932689
ssp.2	Нишиуми И., Ивами Й.	3D30642	Япония, Хоккайдо	Икеда-чу, Каваи (Ikeda-chu, Kawai)	45	LK932690
<i>beicki</i>	Березовский М.М.	R 91586 ¹	Китай, Ганьсю	Сигученский округ, дер. Дзю-Юань N 34.85 E 103.33	46	LK932691

Примечание. В графе "Лабораторный номер" образцы, обозначенные надстрочными цифрами, представлены коллекционными тушками в орнитологических собраниях ряда учреждений: 1 – Зоологический музей МГУ (г. Москва); 2 – Кировский городской музей (г. Киров); 3 – Зоологический музей Учебно-научного музея Дальневосточного федерального университета (г. Владивосток); 4 – Зоологический институт РАН (г. Санкт-Петербург); 5 – Музей естественной истории (Вена, Австрия). Остальные – образцы крови, взятые от живых птиц и поэтому не имеющие ваучерных экземпляров.

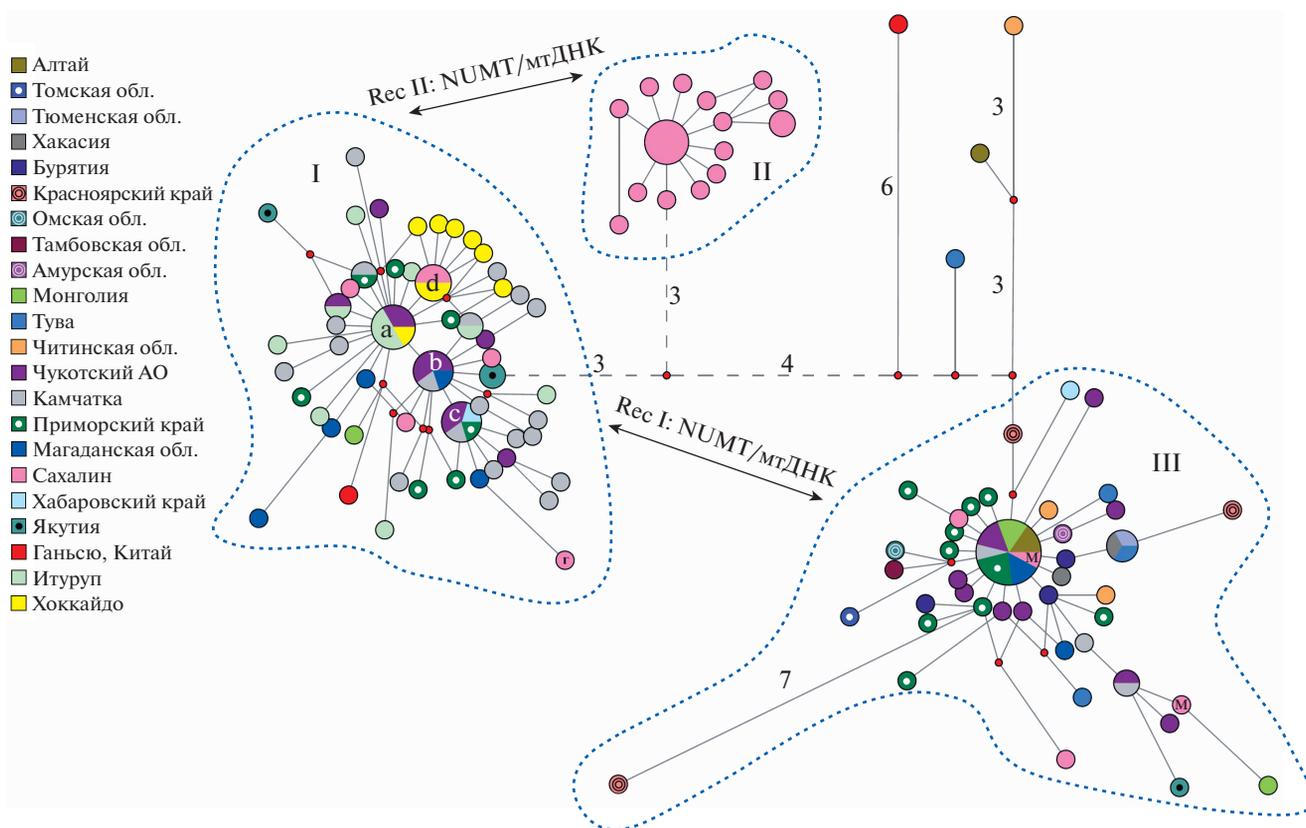


Рис. 2. Филогенетическая сеть гаплотипов мтДНК гена *cyt b* *L. calliope*, построенная в программе Network (метод MJ). Размер каждого круга соответствует размеру выборки. На ветвях рисунка показано число мутаций больше трех. Маленькие красные кружки – гипотетические гаплотипы. Буквы “a, b, c, d” в кружках филогруппы I обозначают названия базовых гаплотипов, буква “m” – мигрант. Стрелки между гаплогруппами обозначают прошедшее рекомбинационное событие между ядерными копиями мтДНК (NUMT) и мтДНК, в результате которого возник новый гаплотип.

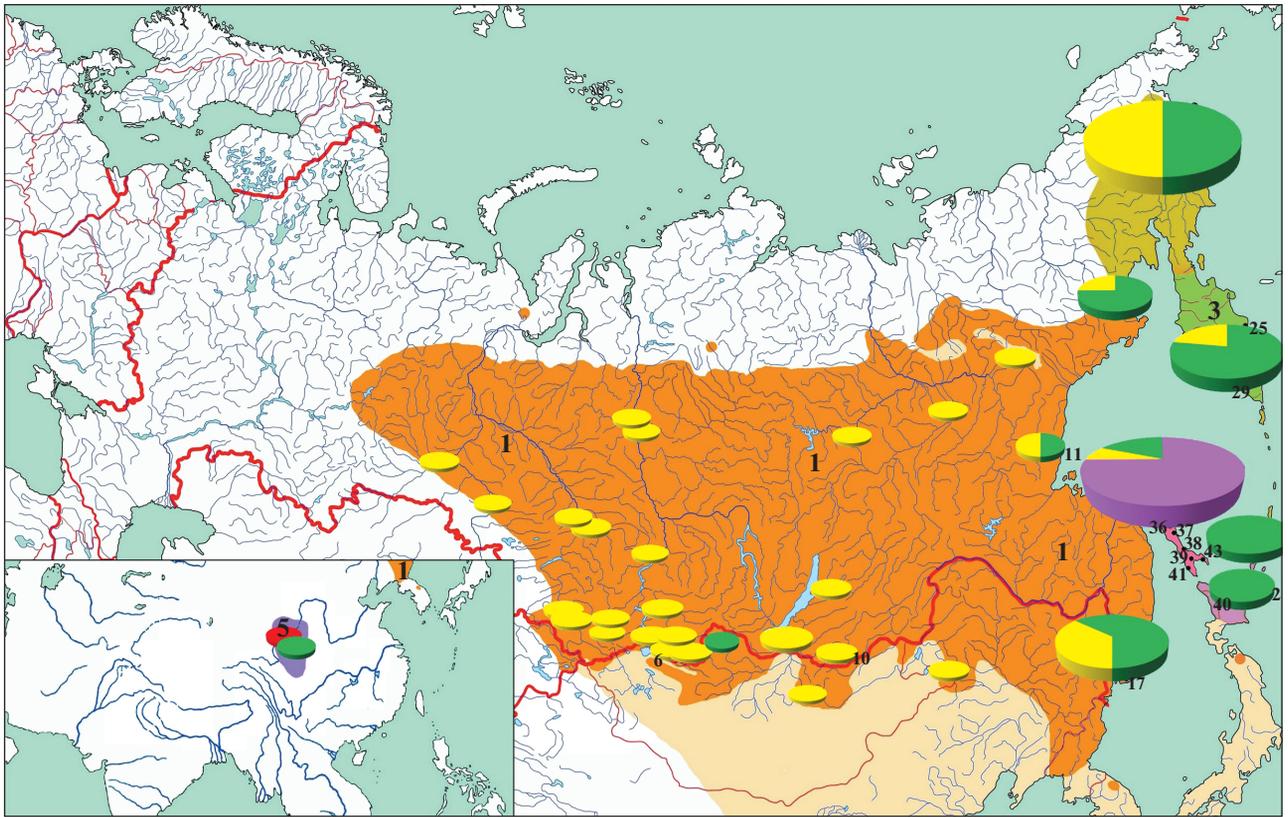


Рис. 3. Географическое распределение митохондриальных гаплотипов *L. calliope* по ареалу. Размер круга отображает количество образцов. Сектор в круге отображает представленность гаплогрупп: зеленый цвет – гаплогруппа I, розовый – II, желтый – III, красный – вероятный гаплотип китайского подвида *beicki*.