

Филогеографическая структура евразийской связи (*Mareca penelope*) в Голарктике

И.В. Куликова¹✉, Ю.Н. Журавлев¹, И.Г. Коробицын², Г.А. Немкова¹, К.Г. МакКрекен^{3, 4, 5}, Дж.Л. Петерс⁶

¹ Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии Дальневосточного отделения Российской академии наук, Владивосток, Россия

² Биологический институт Томского государственного университета, Томск, Россия

³ Отделение биологии, Университет Майами, Корал Кэйблз, Флорида, США

⁴ Отделение морской биологии и экологии, Институт морской и атмосферной науки им. Розенштейна, Университет Майами, Майми, Флорида, США

⁵ Институт геномики человека им. Хассмана, Медицинский институт им. Миллера Университета Майами, Майми, Флорида, США

⁶ Отделение биологических наук, Государственный университет Райта, Дэйтон, Огайо, США

✉ e-mail: Kulikova@biosoil.ru

Евразийская связь (*Mareca penelope*) – один из самых многочисленных перелетных видов уток в Палеарктике. Ежегодно значительная часть всего вида совершает сезонные перелеты на расстояния от десятков до тысяч и более километров. По данным кольцевания выделено пять географических популяций, однако четких границ между популяциями не обнаружено. В то же время филогеографическая структура евразийской связи на всем протяжении ее ареала до сих пор не изучена. Помимо фундаментального значения подобного исследования, знание генетической структуры популяций необходимо для разработки мер по сохранению и увеличению численности этого ценного охотничье-промыслового вида. В связи с этим целью нашей работы был филогеографический анализ связи на обширной территории ее ареала в Палеарктике с привлечением образцов тканей птиц, зимующих в Северной Америке. С помощью секвенирования 5'-фрагмента контрольного региона митохондриальной ДНК была изучена генетическая дифференциация популяций связи, выделенных по данным кольцевания, реконструированы филогенетические отношения гаплотипов мтДНК и демографическая история популяций и вида в целом. Всего было проанализировано 195 последовательностей длиной 661 п. н. Генетическое разнообразие было высоким во всех изученных популяциях. Филогенетические реконструкции показали отсутствие кластеризации по географическому признаку. Анализ молекулярной изменчивости (AMOVA) выявил две группы популяций: европейско-сибирскую и восточноазиатскую. В первую группу, помимо европейской и сибирской, также вошла выборка из Атлантического побережья Северной Америки, вторая включила особей из Дальнего Востока, Камчатки, Чукотки, Алеутских островов, Аляски и Тихоокеанского побережья Северной Америки. Ключевые слова: филогеография; популяционно-генетическая структура; связь; *Mareca penelope*; контрольный регион; мтДНК.

Для цитирования: Куликова И.В., Журавлев Ю.Н., Коробицын И.Г., Немкова Г.А., МакКрекен К.Г., Петерс Дж.Л. Филогеографическая структура евразийской связи (*Mareca penelope*) в Голарктике. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2019;23(3):362-369. DOI 10.18699/VJ19.503

Holarctic phylogeographic structure of Eurasian wigeon (*Mareca penelope*)

I.V. Kulikova¹✉, Y.N. Zhuravlev¹, I.G. Korobitsyn², G.A. Nemkova¹, K.G. McCracken^{3, 4, 5}, J.L. Peters⁶

¹ Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, FEB RAS, Vladivostok, Russia

² Biological Institute of Tomsk State University, Tomsk, Russia

³ Department of Biology, University of Miami, Coral Gables, Florida, USA

⁴ Department of Marine Biology and Ecology, Rosenstiel School of Marine and Atmospheric Sciences, University of Miami, Miami, Florida, USA

⁵ Human Genetics and Genomics, Hussman Institute for Human Genomics, University of Miami Miller School of Medicine, Miami, Florida, USA

⁶ Department of Biological Sciences, Wright State University, Dayton, Ohio, USA

✉ e-mail: Kulikova@biosoil.ru

The Eurasian wigeon (*Mareca penelope*) is one of the most numerous migrant species of waterfowl in the Palearctic. Annually, significant part of the world's wigeon population makes seasonal flights over distances from tens to thousands or more kilometers. According to different estimates based on banding data, five geographic populations of the species were described in the Palearctic. However, distinct borders between the populations have not been identified. At the same time, no phylogeographic studies have been carried out for the complete native range of wigeon so far. In addition to the fundamental importance of such a study, knowledge of the genetic structure of populations is necessary for the development of measures to increase the number of and preserve this valuable game species. The aim of our work was a phylogeographic analysis of the wigeon across its vast native range in the Palearctic including ducks wintering in North America. We examined genetic diversity and differentiation of wigeon

populations identified with banding data, phylogenetic relationships of mtDNA haplotypes and demographic history of populations and species as a whole by sequencing a 661 base-pair 5'-fragment of the mitochondrial control region from 195 individual ducks collected throughout the Palearctic and Nearctic. Genetic diversity was high in all studied populations. A reconstruction of haplotypes phylogeny revealed the absence of geographic structure in the data. Nonetheless, analysis of molecular variance (AMOVA) identified two groups of populations: European-Siberian and East Asian. The former included wigeons from Europe, Siberia and the Atlantic coast of North America, and the latter comprised ducks from Russian Far East, Kamchatka Peninsula, Chukotka Autonomous District, the Aleutian Islands, Alaska, and the Pacific coast of North America.

Key words: phylogeography; population genetic structure; wigeon; *Mareca penelope*; control region; mtDNA.

For citation: Kulikova I.V., Zhuravlev Y.N., Korobitsyn I.G., Nemkova G.A., McCracken K.G., Peters J.L. Holarctic phylogeographic structure of Eurasian wigeon (*Mareca penelope*). Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2019;23(3):362-369. DOI 10.18699/VJ19.503 (in Russian)

Введение

Евразийская связь (*Mareca penelope*) – широко распространенный и многочисленный вид промысловых утиных птиц Палеарктики. Гнездится в северной части Палеарктики, от Британских островов и Исландии на западе до бассейна р. Анадырь и полуострова Камчатка на востоке, от высоких северных широт Евразии до приблизительно 50-й параллели северной широты (Дементьев, Гладков, 1952). Встречается евразийская связь также и в Неварктике, а именно на Алеутских островах, Аляске и вне гнездового периода на Атлантическом и Тихоокеанском побережьях Северной Америки. По данным кольцевания в Палеарктике выделено пять географических популяций вида: исландская, европейская, западносибирская, восточносибирская и дальневосточная (Павлов и др., 1997). Предполагается, что между популяциями нет четких границ. Так, данные кольцевания выявили высокий уровень обмена мигрантами между популяциями (от 5 до 30 %). Однако миграции происходят преимущественно на периферии популяций, в местах наложения популяционных ареалов и во время зимовки (Павлов и др., 1997).

В последние годы было проведено много филогеографических исследований утиных птиц. Распространенным результатом таких исследований стало обнаружение парафилии или полифилии митохондриальной и ядерной ДНК, особенно в случае анализа геномов близкородственных видов. В качестве наиболее вероятного объяснения были предложены незавершенная сортировка линий ядерной ДНК/гаплогипов мтДНК или межвидовая гибридизация (McCracken et al., 2001; Kulikova et al., 2004, 2005; Peters et al., 2005, 2007; Peters, Omland, 2007). Это неудивительно, учитывая относительно молодой с точки зрения эволюции возраст таксонов (Peters et al., 2007; Lavretsky et al., 2014) и широко известную способность уток к гибридизации в неволе и в дикой природе (Johnsgard, 1960; Greig, 1980). Было показано, что между географическими популяциями многих видов утиных существуют лишь незначительные генетические различия, что, по мнению ряда авторов, обусловлено гennым потоком и расселением (Cronin et al., 1996; McCracken et al., 2001; Kulikova et al., 2005; Peters, Omland, 2007; Kraus et al., 2011).

В настоящей работе была впервые изучена филогеографическая структура широкоареального вида *Mareca penelope* в Голарктике. В качестве молекулярного маркера мы выбрали 5'-фрагмент контрольного региона мтДНК. Анализ вариабельности мтДНК является рутинным методом филогеографических исследований, что объясняется

гаплоидностью, отсутствием рекомбинации, матриархальным наследованием и быстрой по сравнению с ядерной ДНК скоростью эволюции митохондриального генома. Контрольный регион, или D-петля – это протяженный некодирующий участок мтДНК, скорость эволюции которого в три-пять раз превышает таковую остальной мтДНК (Taanman, 1999). В области D-петли расположены промоторы транскрипции легкой и тяжелой цепей и точка репликации тяжелой цепи мтДНК. В составе контрольного региона выделяют три домена, которые отличаются по степени вариабельности: консервативный центральный домен II и фланкирующие домены I и III, характеризующиеся высокой скоростью нуклеотидных замен. Длина контрольного региона птиц варьирует от 1028 до 1581 п. н., составляя в среднем 1127 п. н. (Ruokonen, Kvist, 2002). У пекинской породы уток, например, длина контрольного региона составляет 1048 п. н., а длины доменов I, II и III равны 348, 478 и 222 п. н. соответственно (Ramirez et al., 1993). Благодаря высокой скорости эволюции контрольный регион весьма успешно применяется в изучении внутривидовой изменчивости утиных птиц (Cronin et al., 1996; McCracken et al., 2001; Kulikova et al., 2005; Peters, Omland, 2007; Kraus et al., 2011). С помощью анализа полиморфизма 5'-фрагмента контрольного региона мтДНК мы пытались выяснить, окажутся ли популяции связи, выделенные по данным кольцевания, генетически дифференцированными и существуют ли генетические различия между особями, зимующими в Северной Америке, и евразийскими популяциями.

Материалы и методы

В Евразии и Северной Америке были собраны 115 образцов тканей евразийских связей; использованы также 80 опубликованных ранее последовательностей (Peters et al., 2005, 2014; Куликова, Журавлев, 2010). Информация об образцах и местах их сбора представлена в табл. 1. Региональные выборки были выделены в соответствии с данными кольцевания (Павлов и др., 1997) и в настоящем исследовании приравнены к популяциям. (1) Европейская популяция состояла из образцов, собранных в Европе ($n = 8$). (2) Сибирская популяция ($n = 22$) включила главным образом образцы из западной и центральной частей Сибири, за исключением восьми связей из Томской области, собранных во время миграции, которые могли иметь как западносибирское, так и восточносибирское происхождение. В эту региональную выборку попали также девять особей из Турции, Египта и Бангладеш, поскольку

Таблица 1. Материал для исследований

Континент	Регион	Код	<i>n</i>	Место сбора образцов	<i>n</i>	Литературный источник
Евразия <i>n</i> = 164	Европа	EUR	8	Германия	5	Peters et al., 2005
				Шотландия	2	»
				Испания	1	»
	Сибирь	SIB	22	Турция	2	Неопубл.
				Египет	6	»
				Ямало-Ненецкий автономный округ	1	Peters et al., 2005
				Бангладеш	1	Неопубл.
				Казахстан	2	Peters et al., 2005
				Томская область	10	Неопубл.
				Дальний Восток	FE	106
Магаданская область	1	Peters et al., 2005				
<i>n</i> = 8	Западная Берингия	WB	30	Чукотский автономный округ	8	Куликова, Журавлев, 2010
				Камчатская область	22	Неопубл.
				Алеутские острова и Аляска	8	Алеутские острова, США
Северная Америка <i>n</i> = 21	Тихоокеанское побережье Северной Америки	PAC	17	Аляска, США	2	Peters et al., 2005
				Калифорния, США	5	Peters et al., 2005; неопубл.
				Орегон, США	5	»
	Атлантическое побережье Северной Америки	ATL	4	Вашингтон, США	7	»
				Делавэр, США	1	Неопубл.
				Массачусетс, США	1	Peters et al., 2005
				Мэриленд, США	1	Неопубл.
Новая Шотландия, Канада	1	»				

в этих странах зимуют особи из западносибирской популяции, и две образца из Казахстана, собранные во время весенней миграции в районе одного из миграционных путей, характерных для западносибирской популяции (Павлов и др., 1997). (3) Дальневосточная популяция (*n* = 106) состояла из особей, собранных во время миграции в Приморском крае, и одного образца из Магадана. Птицы этой популяции зимуют главным образом в Корею, Китае и на севере Вьетнама, а гнездится на севере и северо-востоке Якутии (Павлов и др., 1997). (4) Популяция западной Берингии (*n* = 30) включила гнездящихся на Камчатке и в бассейне Анадыря птиц, которые зимуют на Курильских островах и в Японии. (5) В одну популяцию были объединены утки Алеутских островов и Аляски (*n* = 8). (6) Тихоокеанская (*n* = 17) и (7) атлантическая (*n* = 4) североамериканские популяции состояли из образцов, собранных на побережье Тихого и Атлантического океанов Северной Америки соответственно.

Тотальную ДНК выделяли из печени и мышц птиц с помощью ДНК DNeasy Tissue Kit (Qiagen, США). 5'-участок контрольного региона митохондриальной ДНК (78–774 п. н. митохондриального генома курицы) амплифицировали с помощью праймеров L78 и H774 (Sorenson, Fleischer, 1996). Амплификацию проводили на приборе UNOII Thermoblock (Biometra, Германия) в 25 мкл реак-

ционной смеси, содержащей геномную ДНК, 1.25 мкл каждого праймера (10 мМ), 2.5 мкл каждого dNTP (10 мМ), 2.5 мкл MgCl₂ (25 мМ), 2.5 мкл десятикратного буфера для PCR и 0.2 мкл Taq-ДНК-полимеразы. Амплификацию проводили при следующих температурных условиях: начальная денатурация – 7 мин при 94 °С; 45 циклов в режиме: денатурация – 20 с при 94 °С, отжиг – 20 с при 52 °С, элонгация – 1 мин при 72 °С; и завершающая элонгация – 7 мин при 72 °С. Качество продуктов амплификации определяли с помощью электрофореза. Обе цепи секвенировали с помощью BigDye Terminator Cycle Sequencing Kits в четырехкратном разведении. Последовательности нуклеотидов определяли на автоматическом секвенаторе ABI 3130 (Applied Biosystems, Foster City, Калифорния). ABI-хроматограммы совмещали и редактировали с помощью пакета программ Staden 1.53 (Staden et al., 2000). Все последовательности сданы в GenBank (идентификационные номера MN460239–MN460385).

Филогению реконструировали по методу присоединения соседей Neighbour-Joining (NJ) (Saitou, Nei, 1987) в программе MEGA 5.3 (Tamura et al., 2011). В качестве внешней группы использовали серую утку *Anas strepera* (DQ449148.1). Генетические дистанции вычисляли на основании двухпараметрической модели Кимуры (Kimura, 1980), выбранной с помощью программы Modeltest v. 3.06

(Posada, Crandall, 1998). Медианную сеть гаплотипов реконструировали с помощью программы Network 4.6.1 (Bandelt et al., 1999). Вставки/делеции учитывались как дополнительное пятое состояние признака. Нуклеотидное (π) и гаплотипическое (H) разнообразие, значения теста на селективную нейтральность (Fu's Fs) вычисляли для каждой популяции с помощью программы ARLEQUIN ver. 3.5 (Excoffier, Lischer, 2010). Значения параметров генетической подразделенности Φ_{ST} и анализ молекулярной изменчивости AMOVA также выполнили с помощью ARLEQUIN 3.5. Для оценки экспансии были построены гистограммы распределения попарных нуклеотидных различий в ARLEQUIN 3.5 (Harpending, 1994). Для вычисления максимально правдоподобных оценок параметра роста численности популяции (g) и его стандартного отклонения применяли программу Fluctuate 1.4 (Kuhner et al., 1995).

Результаты

В настоящей работе использованы 195 последовательностей 5'-конца контрольного региона мтДНК длиной 661 п. н., включая 80 уже опубликованных последовательностей (Peters et al., 2005, 2014; Куликова, Журавлев, 2010) (см. табл. 1). Из 661 гомологичной позиции 36 (5.4 %) были переменными и 19 (2.9 %) информативными с точки зрения максимальной экономии. Всего было идентифицировано 34 гаплотипа, 23 гаплотипа были уникальными, 7 встречались у 2–10 особей, гаплотип E-3 обнаружен у

13 особей, E-4 – у 16, E-6 – у 28 и самый распространенный гаплотип, E-2, – у 79 особей. Гаплотип E-6 обнаружен во всех выборках, E-2 и E-4 – в шести и пяти из семи выборок соответственно. Среднее число нуклеотидных различий (K) между гаплотипами было 1.87, гаплотипическое разнообразие (H) составило 0.802 ± 0.025 . Один гаплотип связи из западной Берингии значительно отличался от остальных (K = 21.76) и был идентичен таковым американской связи *Mareca americana* из базы данных GenBank/NCBI (AY881737, KJ824074).

Показатели нуклеотидного и гаплотипического разнообразия варьировали от 0.00101 до 0.00531 и от 0.6667 до 1.000 соответственно (табл. 2). Самое высокое значение π отмечено в европейской популяции и западной Берингии, самое низкое – в атлантической североамериканской выборке. Однако после удаления гаплотипа американской связи из выборки западной Берингии значение параметра нуклеотидного разнообразия снизилось почти в два раза (см. табл. 2). Впоследствии этот гаплотип был изъят из популяционно-генетического и демографического анализов, поскольку он попал в популяцию европейской связи в результате интрогрессии от американской связи (Куликова, Журавлев, 2010) и из-за большого числа нуклеотидных отличий искажал результаты анализа. Гаплотипическое разнообразие также оказалось самым высоким в европейской и самым низким в атлантической популяциях (см. табл. 2). Примерно половина значений Φ_{ST} были статистически достоверными (табл. 3).

Таблица 2. Генетическое разнообразие

Популяция	n	Nh	S	K	H	π
EUR	8	8	9	3.50	1.0000 ± 0.0625	0.005311 ± 0.003442
SIB	22	10	15	2.07	0.8658 ± 0.0519	0.003142 ± 0.002038
FE	106	19	16	1.38	0.7513 ± 0.0403	0.002095 ± 0.001440
WB	30	9	29	2.91	0.7655 ± 0.0728	0.004413 ± 0.002650
WB*	29	8	10	1.55	0.7488 ± 0.0728	0.002351 ± 0.001610
ALA	8	5	5	1.67	0.8571 ± 0.1083	0.002385 ± 0.001801
PAC	17	8	7	1.53	0.7794 ± 0.0985	0.002321 ± 0.001637
ATL	4	2	1	0.67	0.6667 ± 0.2041	0.001012 ± 0.001135

Примечание. n – размер выборки; Nh – число гаплотипов; S – число полиморфных сайтов; K – среднее число нуклеотидных различий; H – гаплотипическое разнообразие, π – нуклеотидное разнообразие. * Анализ был проведен без гаплотипа *M. americana*. Коды популяций приведены в табл. 1.

Таблица 3. Значения коэффициента генетической дифференциации Φ_{ST}

Популяция	EUR	SIB	FE	WB	ALA	PAC
EUR						
SIB	0.04863					
FE	0.22160	0.10870				
WB	0.19491	0.15413	0.00986			
ALA	0.09841	0.01606	-0.02456	0.02149		
PAC	0.17928	0.16701	0.02193	-0.01825	0.03381	
ATL	-0.01073	-0.06208	0.23085	0.29133	0.19691	0.32412

Примечание. Коды популяций приведены в табл. 1. Статистически достоверные значения выделены жирным шрифтом ($p < 0.05$).

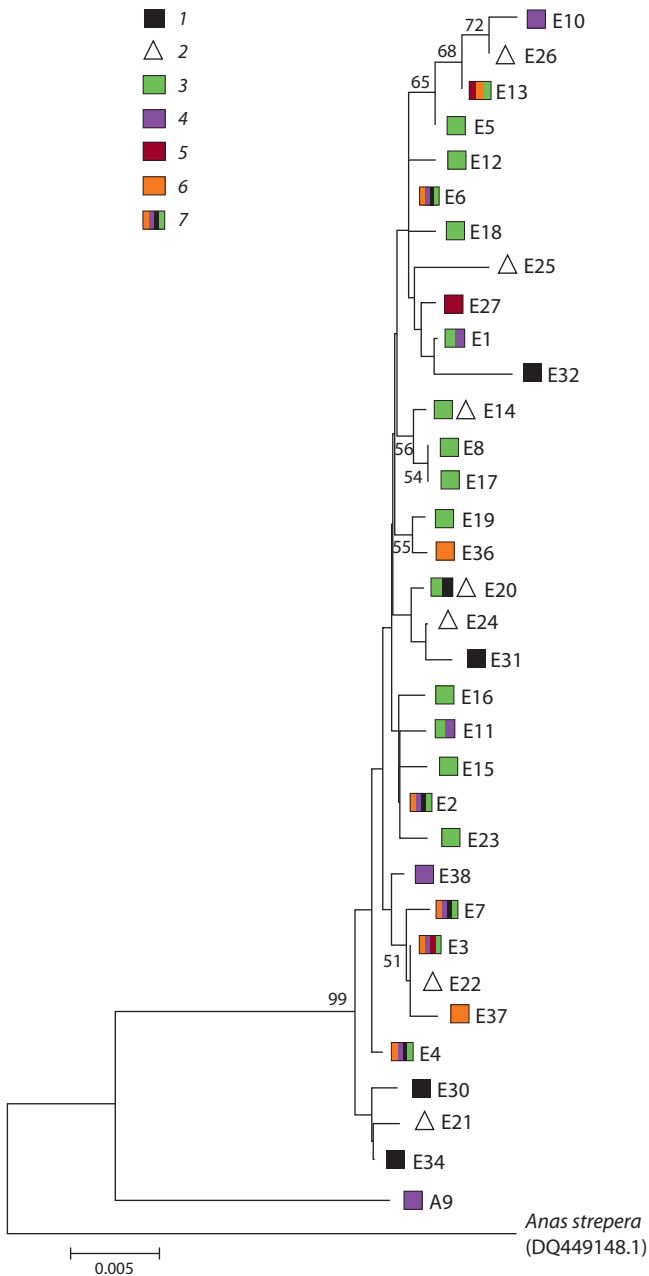


Рис. 1. NJ-дерево гаплотипов мтДНК *M. penelope*.
Значения индекса бутстрепа приведены, если они превышают 50 %.
1 – Европа; 2 – Сибирь; 3 – Дальний Восток; 4 – западная Берингия; 5 – Аляска/Алеутские острова; 6 – Тихоокеанское побережье Северной Америки; 7 – гаплотипы, обнаруженные в пяти и более выборках.

Самые высокие значения индекса генетической дифференциации были получены при сравнении выборки из Атлантического побережья Северной Америки с выборками из Тихоокеанского побережья Северной Америки (0.324), западной Берингии (0.291), Дальнего Востока (0.231). Значительные различия были также обнаружены между популяциями европейской и дальневосточной (0.322), европейской и западной Берингии (0.195), европейской и тихоокеанской Северной Америки (0.179), а также сибирской и тихоокеанской Северной Америки (0.167), сибирской и западной Берингии (0.154). Умеренно диффе-

ренцированными были дальневосточная и сибирская популяции (0.109).

Анализ молекулярной изменчивости (AMOVA) показал, что 91.85 % генетического разнообразия обусловлено внутривидовой изменчивостью, тогда как на изменчивость между популяциями приходится 8.15 %. Максимально снизить внутривидовую изменчивость и получить самое высокое значение межгрупповой изменчивости удалось с помощью группировки популяций по географической близости. При объединении популяций дальневосточной, тихоокеанской, западной Берингии и алеутской в одну группу, европейской, сибирской и атлантической – в другую доля межгрупповой изменчивости составила 13.89 %, внутривидовой – 84.73 %, а на межпопуляционную изменчивость внутри групп пришлось 1.38 %.

Консенсусное NJ-дерево объединило все гаплотипы *M. penelope* в один кластер с 99 % бутстрепподдержкой, исключив гаплотип А-9, обнаруженный у одной особи из Анадыря (рис. 1). Воспроизводимость ветвления внутри кластера была низкой, и лишь несколько узлов ветвления имели значения бутстрепа выше 50 %. Медианная сеть гаплотипов имела структуру, близкую к звездообразной (рис. 2). Центральные гаплотипы встречались с самой высокой частотой и были обнаружены во всех или почти во всех исследованных популяциях *M. penelope*. Гаплотипы отстояли друг от друга в большинстве случаев на одну и единично на две или три нуклеотидные замены, за исключением гаплотипа А-9 из Анадыря, отделенного от основной клады 19 заменами. Гаплотипы не формировали кластеров в соответствии с их географической принадлежностью.

Результаты теста Fu's Fs на селективную нейтральность свидетельствовали в поддержку гипотезы роста численности популяций в прошлом (табл. 4). Так, значения Fu's Fs были отрицательными, за исключением выборки из североамериканской Атлантики и достоверно отличались от нуля для дальневосточной, сибирской, европейской и тихоокеанской выборок. Отрицательные значения теста Fu's Fs могут трактоваться и как свидетельство действия направленного отбора. Однако распределение попарных нуклеотидных различий между парами гаплотипов во всех выборках было унимодальным и соответствовало ожидаемому, согласно модели увеличения численности популяции в прошлом (данные не приведены). Низкие и статистически недостоверные значения суммы квадратов отклонений SSD между наблюдаемым и ожидаемым распределениями подтвердили достоверность соответствия. По данным коалесцентного анализа, максимально правдоподобные значения параметра роста численности (g) исследуемых популяций имели положительные значения, варьируя от 725.8 до 6528.6 (см. табл. 4). Ввиду большого значения стандартного отклонения параметра g для атлантической североамериканской выборки положительная оценка роста численности оказалась недостоверной (99.9 % CI: -581.8 – 2715).

Обсуждение

Генетическое разнообразие оказалось высоким во всех исследованных выборках: средние значения нуклеотидного

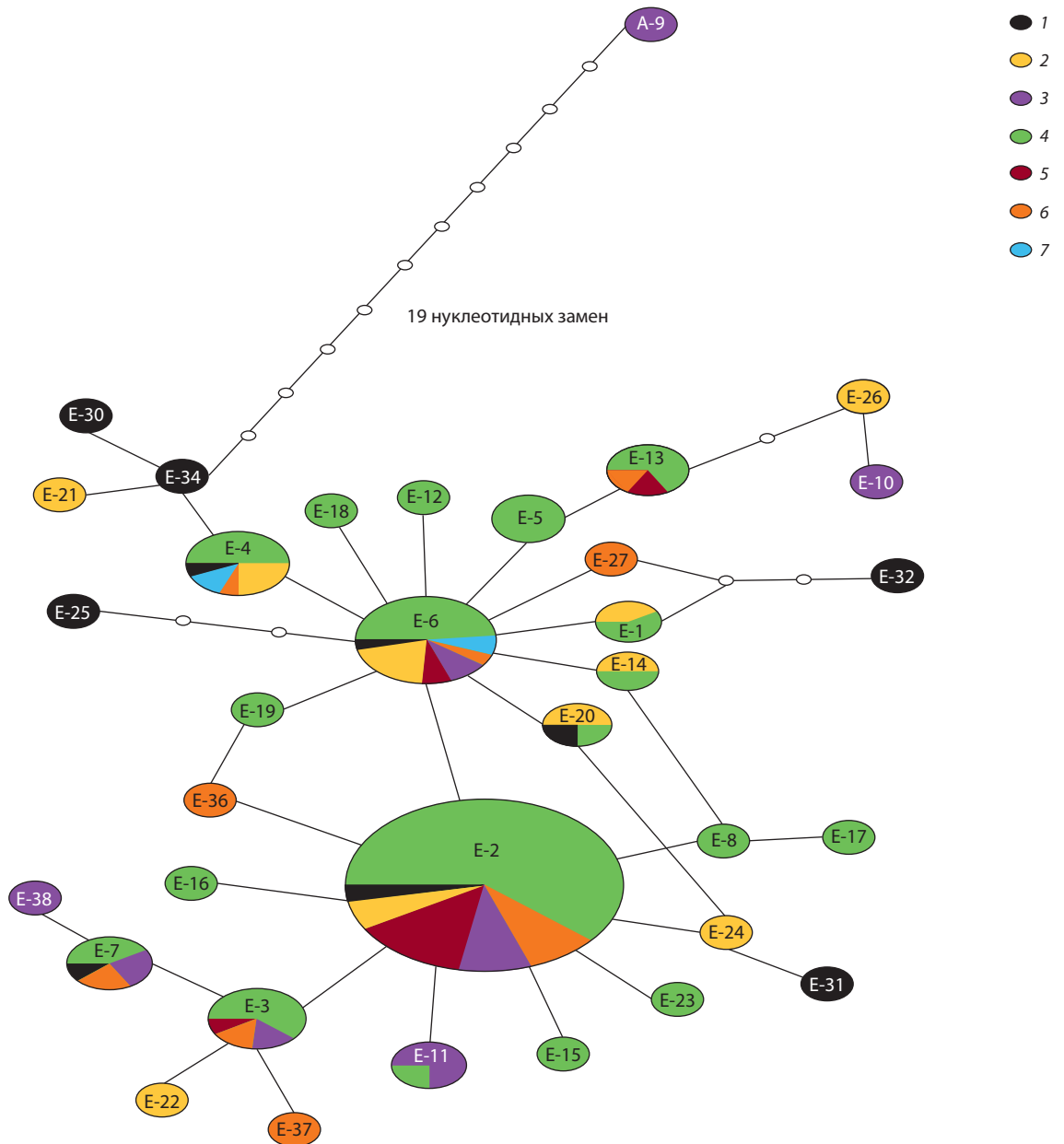


Рис. 2. Филогенетическая сеть гаплотипов мтДНК *M. penelope*.

Размер круга пропорционален числу особей, имеющих данный гаплотип. Маленькие окружности представляют промежуточные гаплотипы, не обнаруженные в выборках.

1 – Европа; 2 – Сибирь; 3 – западная Берингия; 4 – Дальний Восток; 5 – Аляска/Алеутские острова; 6 – Тихоокеанское побережье Северной Америки; 7 – Атлантическое побережье Северной Америки.

Таблица 4. Демографические параметры

Популяция	SSD	p-value	Fu's Fs	p-value	G	SD (G)
EUR	0.0242	0.57	-5.063	0.004	2180.42	173.352
SIB	0.0109	0.22	-4.0281	0.01	2369.77	321.473
FE	0.0076	0.21	-13.14	0	1863.11	83.2869
WB	0.0033	0.56	-2.26	0.078	725.802	241.624
ALA	0.0101	0.67	-1.69	0.071	6528.63	518.407
PAC	0.005	0.64	-3.6915	0.003	3576.6	467.931
ATL	0.0898	0.41	0.34	0.473	1066.66	1648.45

Примечание. Коды популяций приведены в табл. 1.

и гаплотипического разнообразия составили 0.00295 ± 0.00200 и 0.8123 ± 0.0912 соответственно, что укладывается в пределы изменчивости других видов утиных птиц ($\pi = 0.0020-0.0130$; $H = 0.68-0.987$; (McCracken et al., 2001; Kulikova et al., 2004, 2005; Kraus et al., 2011). Доля внутривидовой генетической изменчивости составила 91.85 %, тогда как межпопуляционная компонента изменчивости оказалась равной 8.15 %. Филогенетические реконструкции продемонстрировали отсутствие кластеризации по географическому признаку (см. рис. 1 и 2). Аналогичные результаты были получены в исследованиях других видов утиных (Cronin et al., 1996; McCracken et al., 2001; Kulikova et al., 2005; Peters, Omland, 2007; Flint et al., 2009; Kraus et al., 2011; Peters et al., 2014). Значительная натальная дисперсия, симпатрия на зимовке или в местах гнездования, смена мест гнездования и сезонные миграции способствуют перераспределению особей в пределах ареала (Павлов и др., 1997; Flint et al., 2009), что и объясняет высокое внутривидовое генетическое разнообразие и низкую межпопуляционную дифференциацию.

Тем не менее анализ молекулярной изменчивости AMOVA позволил выявить некоторую генетическую структурированность наших данных. Самые высокие показатели генетической подразделенности были получены после объединения популяций в две группы, европейско-сибирскую и восточноазиатскую. В первую вошли выборки из Европы, Сибири и североамериканской Атлантики, во вторую – выборки из Дальнего Востока, западной Берингии, Аляски, Алеутских островов и Тихоокеанского побережья Северной Америки. Учитывая, что на изменчивость между группами приходится 13.9 % генетического разнообразия, можно предположить, что популяции внутри одной группы чаще обмениваются мигрантами, чем с популяциями из другой группы. Известно, что формирование пар у утиных птиц часто происходит во время зимовки (Rohwer, Anderson, 1988). Ареалы зимовок сибирской и европейской популяций связи накладываются друг на друга на значительной территории, которая, начинаясь от севера Испании, простирается в северо-восточном направлении через Францию, Германию и дальше на восток до Урала (Monval, Pirot, 1989). Общими местами зимовок для связей из западной Берингии и Дальнего Востока являются юг Корейского полуострова и Япония (Sonobe, Usui, 1993; Павлов и др., 1997).

С середины XX в. евразийская связь стала часто встречаться во время зимовки на восточном и западном побережьях Северной Америки (Edgell, 1984; Johnsgard, 2010; Bogiatto et al., 2015). В последние годы отмечены находки связей и в летнее время, причем это были не одиночные самцы, а птицы парами. Предполагают, что связь даже гнездится в небольших количествах на Аляске и в северо-западной части Канады (Fournier, Hines, 1996; Johnsgard, 2010). В то же время появились сведения о находках представителей этого вида и в Южной Америке (Williams, Beadle, 2003; Johnson, 2018). Согласно полученным в нашей работе результатам, выборка связи западного побережья Северной Америки генетически не дифференцирована от популяции западной Берингии и слабо дифференцирована от дальневосточной популяции (см. табл. 3). Птицы из

выборки восточного побережья США и Канады относятся к выделенной по данным AMOVA европейско-сибирской группе. Таким образом, на восточном побережье Северной Америки зимуют птицы из Европы и Сибири, а на западном – из Северо-Восточной Азии.

Факт обнаружения гаплотипа американской связи в выборке из Анадыря (Чукотка) у особи, фенотипически не отличимой от евразийской связи, уже описан в нашей предыдущей работе (Куликова, Журавлев, 2010). Это удивительно, учитывая встречи фенотипических гибридов *americana* × *penelope* на Чукотке (Кречмар, Кондратьев, 2006). Известно, что американские связи гнездятся в бассейне р. Анадырь и что оба вида контактируют в Евразии и Северной Америке во время зимовки (Peterson et al., 1983; Edgell, 1984). Зимовка и гнездование на одной территории, тесное родство американской и евразийской связей (Peters et al., 2005, 2014) могут способствовать межвидовой гибридизации.

Заключение

Таким образом, филогеографическая структура евразийской связи *M. penelope* оказалась невыраженной. Однако на основании данных полиморфизма контрольного региона мтДНК нам удалось выделить две группы популяций, восточноазиатскую и европейско-сибирскую, что подтверждают и сведения о кольцевании. Но наши результаты базируются на изменчивости мтДНК, которая отражает только матриархальную сторону изменчивости. Для получения полной картины филогеографической структуры вида необходимо продолжить исследования с применением аутосомных и сцепленных с Z-хромосомой маркеров.

Список литературы / References

- Дементьев Г.П., Гладков Н.А. (Ред.) Птицы Советского Союза. М.: Сов. наука, 1952; Т. 4.
[Dement'ev G.P., Gladkov N.A. (Eds.) Birds of the USSR. Moscow: Sovetskaya Nauka Publ., 1952; V. 4. (in Russian)]
- Кречмар А.В., Кондратьев А.В. Пластинчатоклювые птицы Северо-Востока Азии. Магадан, 2006.
[Krechmar A.V., Kondratyev A.V. Waterfowl Birds of northeastern Asia. Magadan, 2006. (in Russian)]
- Куликова И.В., Журавлев Ю.Н. Генетическая структура дальневосточной популяции связи *Anas penelope* по данным секвенирования контрольного региона мтДНК. Генетика. 2010;46(8): 1095-1101.
[Kulikova I.V., Zhuravlev Y.N. Genetic structure of the Far Eastern population of Eurasian wigeon *Anas penelope* inferred from sequencing of mitochondrial DNA control region. Rus. J. Genetics. 2010;46(8):976-981. DOI 10.1134/S1022795410080090.]
- Павлов Д.С., Бианки В.В., Добрынина И.Н. Миграции птиц Восточной Европы и Северной Азии: Пластинчатоклювые. Речные утки. М.: Наука, 1997.
[Pavlov D.C., Bianki V.V., Dobrynina I.N. Migrations of Birds of Eastern Europe and Northern Asia: Anseriformes. Dabbling Ducks. Moscow: Nauka Publ., 1997. (in Russian)]
- Bandelt H.J., Forster P., Röhl A. Median joining net works for inferring intraspecific phylogenies. Mol. Biol. Evol. 1999;16:37-48. DOI 10.1093/oxfordjournals.molbev.a026036.
- Bogiatto R.J., Ashe J.B., Cockrell L.E., Foster S.R., Mattson M.L., Ruckle J.T. Temporal pattern of wetland use by Eurasian and American wigeon in the Northern Sacramento Valley, California. North-

- western Naturalist. 2015;96(3):234-239. DOI 10.1898/1051-1733-96.3.234.
- Cronin M.A., Grand J.B., Esler D., Derksen D.V., Scribner K.T. Breeding populations of northern pintails have similar mitochondrial DNA. *Can. J. Zool.* 1996;74:992-999. DOI 10.1139/z96-112.
- Edgell M.C.R. Trans-hemispheric movements of Holarctic Anatidae: the Eurasian wigeon (*Anas penelope* L.) in North America. *J. Biogeogr.* 1984;11:27-39. DOI 10.2307/2844773.
- Excoffier L., Lischer H.E.L. Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Mol. Ecol. Res.* 2010;10:564-567. DOI 10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x.
- Flint P.L., Ozaki K., Pearce J.M., Guzzetti B., Higuchi H., Fleskes J.P., Shimada T., Derksen D.V. Breeding-season sympatry facilitates genetic exchange among allopatric wintering populations of northern pintails in Japan and California. *Condor.* 2009;111:591-598. DOI 10.1525/cond.2009.090100.
- Fournier M.A., Hines J.E. Second record and possible breeding of the Eurasian Wigeon, *Anas penelope* in the District of Mackenzie, Northwest Territories. *Can. Field-Natur.* 1996;110(2):336-337.
- Greig J.C. Duck hybridization: a threat to species integrity. *Bokmakierie.* 1980;32:88-89.
- Harpending H.C. Signature of ancient population growth in a low-resolution mitochondrial DNA mismatch distribution. *Hum. Biol.* 1994;66:591-600.
- Johnsgard P.A. Hybridization in the Anatidae and its taxonomic implications. *Condor.* 1960;62:25-33. DOI 10.2307/1365656.
- Johnsgard P.A. Waterfowl of North America. Revised Edition (2010). Available at <http://digitalcommons.unl.edu/biosciwaterfowlna/1/>
- Johnson T.A. Eurasian Wigeon *Mareca penelope* in Trinidad and Tobago: first documented record for South America. *Cotinga.* 2018;40:79-80.
- Kimura M. A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *J. Mol. Evol.* 1980;16:111-120. DOI 10.1093/oxfordjournals.molbev.a040454.
- Kraus R.H.S., Zeddeman A., van Hooff P., Sartakov D., Soloviev S.A., Ydenberg R.C., Prins H.H.T. Evolution and connectivity in the world-wide migration system of the mallard: Inferences from mitochondrial DNA. *BMC Genetics.* 2011;12:99. DOI 10.1186/1471-2156-12-99.
- Kuhner M.K., Yamato J., Felsenstein J. Estimating effective population size and neutral mutation rate from sequence data using Metropolis-Hastings sampling. *Genetics.* 1995;140:1421-1430.
- Kulikova I.V., Drovetski S.V., Gibson D.D., Harrigan R.J., Rohwer S., Sorenson M.D., Winker K., Zhuravlev Y.N., McCracken K.G. Phylogeography of the Mallard (*Anas platyrhynchos*): hybridization, dispersal and lineage sorting contribute to complex geographic structure. *Auk.* 2005;122(3):949-965. DOI 10.1642/0004-8038(2005)122[1309:POTMAP]2.0.CO;2.
- Kulikova I.V., Zhuravlev Yu.N., McCracken K.G. Asymmetric hybridization and sex-biased gene flow between Eastern Spot-billed Ducks (*Anas zonorhyncha*) and Mallards (*A. platyrhynchos*) in the Russian Far East. *Auk.* 2004;121(3):930-949. DOI 10.1642/0004-8038(2004)121[0930:AHASGF]2.0.CO;2.
- Lavretsky P., Hernández-Baños B.E., Peters J.L. Rapid radiation and hybridization contribute to weak differentiation and hinder phylogenetic inferences in the New World Mallard complex (*Anas* spp.). *Auk.* 2014;131(4):524-538. DOI 10.1642/AUK-13-164.1.
- McCracken K.G., Johnson W.P., Sheldon F.H. Molecular population genetics, phylogeography, and conservation biology of the mottled duck (*Anas fulvigula*). *Conserv. Genet.* 2001;2:87-102. DOI 10.1023/A:1011858312115.
- Monval J.-Y., Piro J.-Y. Results of the IWRB International Waterfowl Census 1967-1989. Slimbridge, IWRB, 1989.
- Peters J.L., McCracken K.G., Zhuravlev Y.N., Lu Y., Wilson R.E., Johnson K.P., Omland K.E. Phylogenetics of wigeons and allies (Anatidae: *Anas*): The importance of sampling multiple loci and multiple individuals. *Mol. Phylogenet. Evol.* 2005;35:209-224. DOI 10.1016/j.ympev.2004.12.017.
- Peters J.L., Omland K.E. Population structure and mitochondrial phylogeny in North American Gadwalls (*Anas strepera*). *Auk.* 2007;124(2):444-462. DOI 10.1642/0004-8038(2007)124[444:PSAMPI]2.0.CO;2.
- Peters J.L., Winker K., Millam K.C., Lavretsky P., Kulikova I., Wilson R.E., Zhuravlev Y.N., McCracken K.G. Mito-nuclear discord in six congeneric lineages of Holarctic ducks (genus *Anas*). *Mol. Ecol.* 2014;23:2961-2974. DOI 10.1111/mec.12799.
- Peters J.L., Zhuravlev Y., Fefelov I., Logie A., Omland K.E. Nuclear loci and coalescent methods support ancient hybridization as cause of mitochondrial paraphyly between gadwalls and falcated duck (*Anas* spp.). *Evolution.* 2007;61(8):1992-2006. DOI 10.1111/j.1558-5646.2007.00149.x.
- Peterson R.T., Mountfort G.A., Hollom P.A.D. A Field Guide to the Birds of Britain and Europe. Glasgow: Wm Collins Sons, 1983.
- Posada D., Crandall K.A. MODELTEST: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics.* 1998;14:817-818. DOI 10.1093/bioinformatics/14.9.817.
- Ramirez V., Savoie P., Morais R. Molecular characterization and evolution of a duck mitochondrial genome. *J. Mol. Evol.* 1993;37:296-310. DOI 10.1007/BF00175506.
- Rohwer F.C., Anderson M.G. Female-biased philopatry, monogamy, and the timing of pair formation in migratory waterfowl. *Curr. Ornithol.* 1988;5:187-221. DOI 10.1007/978-1-4615-6787-5_4.
- Ruokonen M., Kvist L. Structure and evolution of the avian mitochondrial control region. *Mol. Phylogenet. Evol.* 2002;23:422-432. DOI 10.1016/S1055-7903(02)00021-0.
- Saitou N., Nei M. The neighbor-joining method – a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Mol. Biol. Evol.* 1987;4:406-425. DOI 10.1093/oxfordjournals.molbev.a040454.
- Sonobe K., Usui S. (Eds.) A Field Guide to the Waterbirds of Asia. Tokyo: Wild Bird Society of Japan, 1993.
- Sorenson M.D., Fleischer R.C. Multiple independent transpositions of mitochondrial DNA control region sequences to the nucleus. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 1996;93:15239-15243. DOI 10.1073/pnas.93.26.15239.
- Staden R., Beal K.F., Bonfield J.K. The Staden Package, 1998. *Methods Mol. Biol.* 2000;132:115-130.
- Taanman J.W. The mitochondrial genome: structure, ranscription, translation and replication. *Biochem. Biophys. Acta.* 1999;1410:103-123. DOI 10.1016/S0005-2728(98)00161-3.
- Tamura K., Peterson D., Peterson N., Stecher G., Nei M., Kumar S. MEGA5: molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. *Mol. Biol. Evol.* 2011;28:2731-2739. DOI 10.1093/molbev/msr121.
- Williams R.S.R., Beadle D.D. Eurasian Wigeon *Anas penelope* in Venezuela: a new bird for South America. *Cotinga.* 2003;19:71.

ORCID ID

I.V. Kulikova orcid.org/0000-0003-4847-2560

Благодарности. Работа выполнена при финансовой поддержке Американского фонда гражданских исследований и развития (U.S. Civilian Research & Development Foundation (грант RUB1-7094-VL-13)), ДВО РАН (грант CRDF-14-004) и ТГУ (грант 8.1.19.2018).

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 19.12.2018. После доработки 04.02.2019. Принята к публикации 04.02.2019.