

НЕВЫРАЖЕННОСТЬ ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ СЕРОГО ЖУРАВЛЯ *Grus grus* L.

© 2023 г. Е. А. Мудрик^{1, *}, Ю. М. Маркин², К. А. Постельных²,
К. Д. Кондракова^{1, 3}, Т. А. Кашенцева², А. В. Шатохина¹, П. А. Казимиров¹,
В. Ю. Ильяшенко³, Е. И. Ильяшенко^{1, 3}, Д. В. Политов¹

¹Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Москва, 119991 Россия

²Окский государственный природный биосферный заповедник, Рязанская обл., Брыкин Бор, 391072 Россия

³Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, Москва, 119011 Россия

*e-mail: mudrik@vigg.ru

Поступила в редакцию 10.07.2023 г.

После доработки 15.07.2023 г.

Принята к публикации 18.07.2023 г.

В статье представлен расширенный по сравнению с предыдущими исследованиями анализ популяционно-генетической структуры мигрирующего широкоареального вида с высокой численностью — серого журавля *Grus grus* L. С использованием семи высокополиморфных микросателлитных локусов получены высокие значения показателей генетического разнообразия, одинаковые в выборках западного (*G. g. grus*) и восточного (*G. g. lilfordi*) подвидов, и низкие коэффициенты генетической дифференциации между этими подвидами ($F_{ST} = 0.008$, $G_{ST} = 0.002$). По данным AMOVA, 99% генетической изменчивости сосредоточено внутри особей *G. grus*. С использованием алгоритма Байесовской кластеризации не выявлено четкой популяционно-генетической структуризации вида согласно STRUCTURE, однако визуализация пространственных паттернов генетической изменчивости в Geneland показала наличие кластера “чистых” подвидов *G. g. grus* и *G. g. lilfordi*, окружающего кластер особей из зоны интерградации этих подвидов. Такой результат на фоне очень низких значений F -статистики генетической дифференциации может указывать на едва уловимые генетические отличия журавлей из этой зоны, возможно, имеющие мутационный характер. Более низкое аллельное разнообразие и отсутствие уникальных аллелей у восточного подвида *G. g. lilfordi* позволяет выдвинуть предположение о его относительной эволюционной молодости и недавнем происхождении от восточных маргинальных популяций номинативного западного подвида.

Ключевые слова: Gruidae, генетическая изменчивость, генетическая дифференциация, микросателлитные локусы, Россия.

DOI: 10.31857/S0016675823120068, EDN: QDIEVG

Серый журавль (*Grus grus* Linnaeus, 1758) — один из самых широкораспространенных и многочисленных видов журавлей. Его мировая численность превышает 700 тыс. особей, при этом в европейской части ареала она в последние десятилетия увеличивается в связи с потеплением климата и обилием кормовых ресурсов [1], что в целом определяет состояние вида как вызывающее наименьшие опасения [2]. Серый журавль гнездится почти на всей территории Северной Евразии от тундры на севере до степей и гор на юге. Во внутривидовой структуре *G. grus* выделяют четыре подвида [3–5], два из которых — западный (*G. g. grus* Linnaeus, 1758) и восточный (*G. g. lilfordi* Sharpe, 1894) — населяют, соответственно, Европу и азиатскую часть России, равнинную часть Казахстана и север Монголии и Китая, и разделены естественной географической грани-

цей, проходящей по Уралу [5]. Морфологически эти два подвида различаются в основном размерами тела и яиц, окраской глаз, “короны” и третьестепенных маховых перьев [3]. Птиц, гнездящихся в России, можно условно отнести к трем группировкам: европейской, западносибирско-центральноазиатской и восточносибирской. У них разные пролетные пути, а места зимовок преимущественно приурочены к Северо-Восточной Африке, странам Ближнего Востока, Индии и Китаю [1]. Места обитания серого журавля в России занимают самую большую площадь гнездовой части ареала вида [6] (рис. 1,а), при этом численность птиц и плотность населения серых журавлей здесь гораздо более низкая, чем в странах Западной и Центральной Европы. Так, на 500 тыс. западноевропейских серых журавлей приходится около 80 тыс. особей в европейской части России

[7, 8] и 125 тыс. особей восточного подвида в азиатской части ареала (Россия, Казахстан, Монголия, Северный Китай) [9]. Протяженная территория, разрыв ареала в зоне Уральских гор, подразделенность на подвиды, использование разных пролетных путей, выраженная гнездовая филопатрия могут ограничивать поток генов и способствовать популяционно-генетической структуризации серого журавля в гнездовой части ареала.

В 2015 г. нами были получены пилотные данные о слабой генетической дифференциации серого журавля с использованием микросателлитных локусов из нескольких панелей, разработанных для других видов журавлей [10–12], и небольшого количества птиц природного происхождения, содержащихся в зоопарках и центрах разведения [13]. В период 2016–2022 гг. мы собрали в природе более репрезентативный биологический материал от большего количества птиц с более обширной территории, а также освоили более информативные маркеры и более чувствительные методы статистического анализа.

Цель работы – анализ генетической изменчивости и дифференциации серого журавля на значительной территории российской части ареала с акцентом на выявление потенциальных преград для потока генов между западным и восточным подвидами.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Биологический материал и выделение ДНК

В качестве биологического материала мы использовали индивидуальные образцы перьев и крови от 127 особей серого журавля из мест обитания западного (100 особей) и восточного (27) подвидов, собранные в пределах территории Российской Федерации (табл. 1, рис. 1, б). Большая часть образцов (98), преимущественно в европейской части России, собрана при мечении птиц на местах гнездования и осенних предмиграционных скоплений. Последующее дистанционное слежение по сигналам GPS-GSM-передатчиков свидетельствовало, что осенние скопления в основном были представлены местными птицами, за исключением скопления в Актанышском р-не Республики Татарстан, где были взяты образцы от 13 особей. С помощью передатчиков выявлены места гнездования четырех из них – двух в Пермском крае и двух в Республике Коми [14]. От остальных девяти журавлей данных о местах их гнездования не получено. Один журавль, помеченный осенью 2019 г. в долине р. Маныч в Ставропольском крае, в течение двух последующих после мечения лет гнезвился в Западном Казахстане [14]. Для большей географической репрезентативности, особенно в отношении восточного подвида, мы дополнили анализируемые выборки

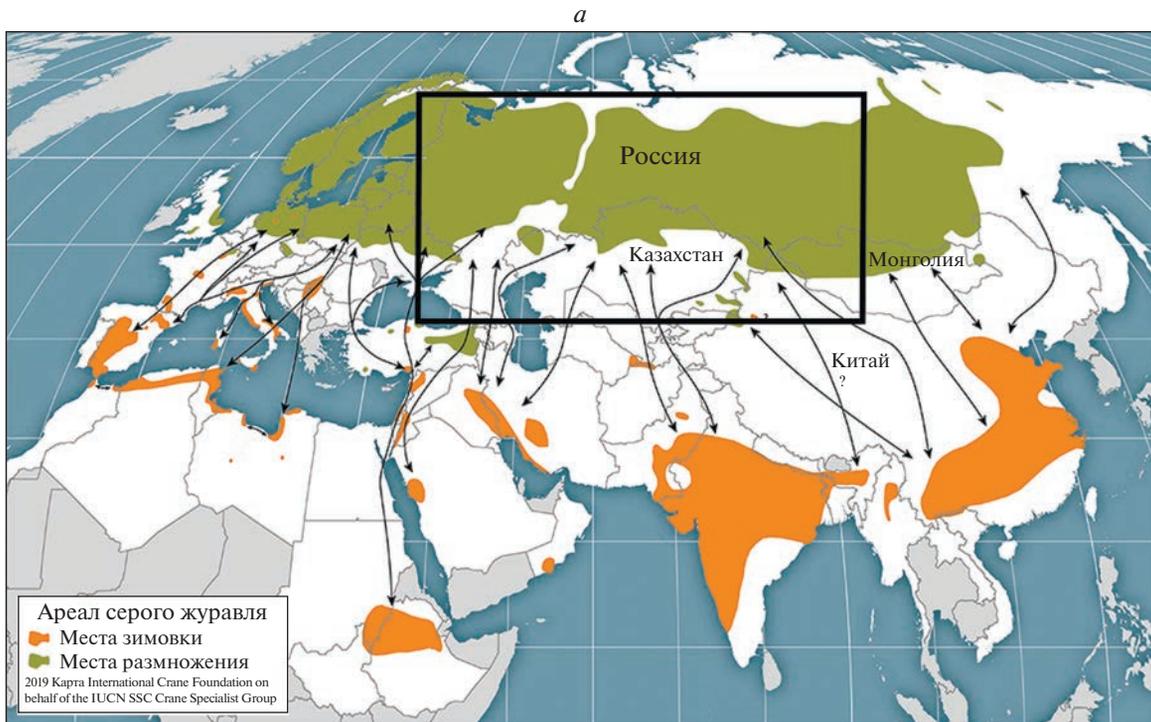
образцами от вольерных птиц с известным происхождением (табл. 1). Как правило это травмированные птицы, попавшие в региональные зоопарки в молодом возрасте, что с большой вероятностью указывает на их местное происхождение. Экстракцию ДНК осуществляли с применением наборов D1Atom™ DNAPrep100 Kit (ООО “Лаборатория Изоген”, Россия) и K-сорб (НПК “Синтол”, Россия) по протоколам производителей.

Микросателлитный анализ

В связи с отсутствием специфических микросателлитных локусов для серого журавля в данной работе мы впервые протестировали и применили гетерологичные локусы с 4–6-нуклеотидными повторами из панели *Lia* (табл. 2) [15], изолированные из генома одного из ближайших родственных серому журавлю [16] видов – японского журавля (*G. japonensis* Muller, 1776). Из 12 протестированных локусов нами было отобрано восемь полиморфных, однако локус *Lia31298* впоследствии был исключен из анализа из-за сильного отклонения от равновесия Харди–Вайнберга, обусловленного высоким процентом содержания нуль-аллелей (>10%). Остальные семь высокоизменяемых локусов (*Lia3745*, *Lia60455*, *Lia62171*, *Lia47103*, *Lia20751*, *Lia4342*, *Lia11091*) характеризовались равновесным состоянием генотипов и отсутствием нуль-аллелей. При проведении ПЦР мы использовали набор реагентов GenPak PCR Core (ООО “Лаборатория Изоген”, Россия) и амплификатор Dyad Peltier Thermal Cycler (“Bio-Rad”, США). Условия ПЦР взяты из первоисточника [15]. Для определения аллельного состава анализируемых локусов полученные фрагменты ДНК были подвергнуты электрофоретическому разделению в 6%-ном полиакриламидном геле в трис-ЭДТА-боратной буферной системе с использованием вертикальных камер модели VE-20 (ООО “Компания Хеликон”, Россия). Визуализацию ПЦР-продуктов осуществляли окрашиванием гелей бромистым этидием и обработкой УФ-светом в системе гель-регистрации Kodak Edas 290 (США). Размеры полученных фрагментов ДНК (аллелей микросателлитных локусов) определяли с помощью программы GelAnalyzer 19.1 [17].

Статистический анализ

Наличие и частоту нуль-аллелей для каждого микросателлитного локуса определяли в программе MICRO-CHECKER 2.2.3 [18]. Параметры генетического разнообразия, равновесие генотипов по Харди–Вайнбергу, *F*-статистики межпопуляционной дифференциации, поток генов (*N_m*) и молекулярную дисперсию (AMOVA) рассчитывали с помощью надстройки для электронной таблицы MSExcel – GenAlEx 6.503 [19]. Для



Mirande C.M., Harris J.T., editors. 2019. Crane Conservation Strategy. Baraboo, Wisconsin, USA: International Crane Foundation. С изменениями

Рис. 1. Ареал серого журавля по [6] с выделенной областью сбора биологических образцов (а) и карта происхождения образцов серого журавля на выделенной области (б). Круглые метки обозначают образцы западного подвида *G. g. grus*, треугольные – восточного *G. g. lilfordi*; квадратная метка – место гнездования птицы в Западной Казахстане, помеченной на осеннем скоплении в Ставропольском крае. Незакрашенный кружок обозначает место сбора образцов от серых журавлей на осеннем предмиграционном скоплении в Татарстане (места их гнездования не известны). Размеры меток коррелируют с количеством особей.

выявления популяционной структуры использовали алгоритм Байесовской кластеризации в программах STRUCTURE 2.3.4 [20] и Geneland 3.3.0 [21–28]. В обеих программах для определения ве-

роятного числа генетических кластеров K по методу Эванно [29] применяли одинаковые параметры: период разогрева (burn-in) – 100000 итераций; количество повторов MCMC (Markov chain

Таблица 1. Происхождение биологических образцов западного (*Grus grus grus*) и восточного (*G. g. lilfordi*) подвигов серого журавля

Регион	Количество особей		Место содержания
	из природы	вольерные	
<i>G. g. grus</i>			
Московская обл.	7	—	—
Владимирская обл.	3	—	—
Калужская обл.	—	1	Парк птиц “Воробьи”
Тверская обл.	—	1	Питомник редких видов журавлей
Рязанская обл.	60	—	—
Ростовская обл.	3	—	—
Краснодарский край	—	1	Ростовский-на-Дону зоопарк
Пензенская обл.	—	1	Пензенский зоопарк
Самарская обл.	—	1	Самарский зоопарк
Ульяновская обл.	5	—	—
Пермский край*	2	—	—
	—	2	Пермский зоопарк
Республика Коми*	2	—	—
Удмуртская Республика	—	1	Ижевский зоопарк
Республика Татарстан**	9	—	—
Западный Казахстан"	1	—	—
<i>Всего</i>	92	8	
<i>G. g. lilfordi</i>			
Ханты-Мансийский АО	—	1	Мини-зоопарк г. Сургут
Свердловская обл.	—	2	Екатеринбургский зоопарк
Омская обл.	—	3	Детский экоцентр г. Омск
	—	3	Большереченский зоопарк
Новосибирская обл.	6	—	—
	—	4	Новосибирский зоопарк
	—	1	Якутский зоопарк “Орто Дойду”
Томская обл.	—	2	Северский зоопарк
Красноярский край	—	1	Парк флоры и фауны “Роев Ручей”
	—	3	Абаканский зоопарк
Республика Якутия	—	1	Якутский зоопарк “Орто Дойду”
<i>Всего</i>	6	21	

Примечание. * — места гнездования выявлены с помощью дистанционного слежения серых журавлей, помеченных в Актанышском р-не Республики Татарстан. ** — место мечения и сбора образцов западного подвида на осеннем предмиграционном скоплении в Актанышском р-не Республики Татарстан (места гнездования не выявлены). " — место гнездования серого журавля, помеченного в долине р. Маныч в Ставропольском крае.

Monte Carlo) после разогрева — 1000000; модель “admixture”; число кластеров K от 1 до 7, число повторов для каждого значения K — три для STRUCTURE и пять для Geneland. Визуализацию результатов STRUCTURE осуществляли с использованием веб-сервиса CLUMPAK [30], для интерпретации выбирали наиболее вероятное и несколько соседних значений K . Визуализацию пространственных паттернов популяционно-генетической структуры серого журавля по результатам расчетов в Geneland проводили с помощью встроенных в пакет функций, а также программы GeoDa 1.20.0.36 [31]. Карта происхождения образцов подготовлена с использованием пакета PBSMapping 2.73.2 [32] для среды R [33].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Характеристика микросателлитных локусов

В общей выборке (127 особей) серых журавлей по семи полиморфным локусам идентифицировано от 11 (*Lia47103*) до 22 (*Lia62171*) аллелей (табл. 2). В выборке западного подвида по каждому локусу и в целом выявлено больше аллелей, чем у восточного, что может объясняться разными размерами изучаемых выборок. Так, общее число аллелей в выборках *G. g. grus* и *G. g. lilfordi* составило, соответственно, 114 и 83. У восточного подвида не выявлено уникальных аллелей, то есть 83 аллеля, идентифицированные у *G. g. lilfordi*, являются общими для обоих подвигов, а аллельное разнообразие западного подвида выше на 31 аллель.

Таблица 2. Характеристика микросателлитных локусов, количество аллелей и частота наиболее распространенного аллеля в выборках западного (*G. g. grus*) и восточного (*G. g. lilfordi*) подвидов и в общей выборке изученных особей серого журавля *G. grus*

Локус	Мотив	Размер, пн	<i>G. g. grus</i> (n = 100)		<i>G. g. lilfordi</i> (n = 27)		<i>G. grus</i> (n = 127)	
			N_A	наиболее частый аллель	N_A	наиболее частый аллель	N_A	наиболее частый аллель
<i>Lia3745</i>	GGAA ₍₁₁₎	128–184	13	148 (0.230)*	10	148 (0.204)	13	148 (0.224)
<i>Lia60455</i>	CTTT ₍₁₃₎	104–160	15	108 (0.180)	10	132 (0.167)	15	108 (0.169)
<i>Lia62171</i>	CCTT ₍₁₂₎	88–188	22	136 (0.165)	13	132 (0.222)	22	136 (0.150)
<i>Lia47103</i>	AAAAC ₍₉₎	115–165	11	125 (0.310)	10	125 (0.259)	11	125 (0.299)
<i>Lia20751</i>	TATTC ₍₂₄₎	140–235	18	140 (0.165)	14	140 (0.204)	18	140 (0.173)
<i>Lia4342</i>	AAAAC ₍₁₁₎	135–240	20	190 (0.120)	14	205 (0.185)	20	190 (0.130)
<i>Lia11091</i>	CTTTTC ₍₈₎	106–196	15	210 (0.120) 148 (0.140)	12	148 (0.222)	15	148 (0.157)

Примечание. N_A – число аллелей на локус, * – в скобках указана частота аллеля.

Таблица 3. Показатели популяционно-генетической изменчивости серого журавля *G. grus*

Локус	<i>G. g. grus</i> (n = 100)			<i>G. g. lilfordi</i> (n = 27)			<i>G. grus</i> (n = 127)					
	H_O	H_E	F	H_O	H_E	F	H_O	H_E	F_{IS}	F_{ST}	G_{ST}	N_m
<i>Lia3745</i>	0.880	0.872	-0.009	0.852	0.863	0.013	0.874	0.873	0.002	0.006	0.000	44.946
<i>Lia60455</i>	0.860	0.890	0.034	0.889	0.876	-0.015	0.866	0.890	0.010	0.005	-0.001	54.232
<i>Lia62171</i>	0.860	0.908	0.052	0.852	0.876	0.027	0.858	0.911	0.040	0.017	0.011	14.305
<i>Lia47103</i>	0.870	0.833	-0.044	0.852	0.854	0.002	0.866	0.840	-0.021	0.004	-0.002	59.886
<i>Lia20751</i>	0.910	0.905	-0.005	0.963	0.889	-0.083	0.921	0.905	-0.044	0.006	0.000	40.640
<i>Lia4342</i>	0.920	0.924	0.004	0.926	0.890	-0.040	0.921	0.922	-0.018	0.009	0.003	27.802
<i>Lia11091</i>	0.900	0.904	0.004	0.963	0.874	-0.102	0.913	0.902	-0.048	0.008	0.003	29.385
В среднем	0.886 ± 0.009	0.891 ± 0.011	0.005 ± 0.012	0.899 ± 0.019	0.874 ± 0.005	-0.028 ± 0.019	0.893 ± 0.010	0.883 ± 0.006	-0.011 ± 0.012	0.008 ± 0.002	0.002 ± 0.002	38.742 ± 6.042

Примечание. H_O – наблюдаемая гетерозиготность, H_E – ожидаемая гетерозиготность, F – индекс фиксации Райта, F_{IS} – внутривидовой коэффициент инбридинга, F_{ST} – межпопуляционный коэффициент генетической дифференциации, G_{ST} – несмещенная оценка межпопуляционного коэффициента генетической дифференциации.

Наиболее частые аллели по локусам *Lia3745*, *Lia47103*, *Lia20751* и *Lia11091* были общими у обоих подвидов, а по локусам *Lia60455*, *Lia62171* и *Lia4342* совпадали с наиболее частыми аллелями у западного подвида. И хотя среднее число на локус в обеих выборках *G. g. grus* и *G. g. lilfordi* различалось (16.286 ± 1.475 и 11.857 ± 0.705 соответственно), эффективное число аллелей на локус в них было близким, хотя различия оставались достоверными (9.673 ± 0.867 и 8.040 ± 0.312). При этом уникальные для сравниваемых группировок аллели (“приватные” аллели) отсутствовали у восточного серого журавля, в то время как у типового подвида их было найдено 31, причем отмечены они были во всех семи анализируемых локусах.

Популяционно-генетическая изменчивость и внутривидовая дифференциация

Полокусные и средние значения наблюдаемой (H_O) и ожидаемой (H_E) гетерозиготности в выборках западного и восточного серого журавля и в целом для вида были высокими – более 0.850. Так, для *G. g. grus* значения этих показателей составили в среднем: $H_O = 0.886 \pm 0.009$, $H_E = 0.891 \pm 0.011$, для *G. g. lilfordi*: $H_O = 0.899 \pm 0.019$, $H_E = 0.874 \pm 0.005$ (табл. 3). Несмещенные оценки ожидаемой гетерозиготности (H_E) у обоих подвидов были близкими и в среднем составили 0.893 ± 0.006 . Средние значения наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности для вида в целом равны $H_O = 0.893 \pm 0.010$, $H_E = 0.883 \pm 0.006$. Значения индекса

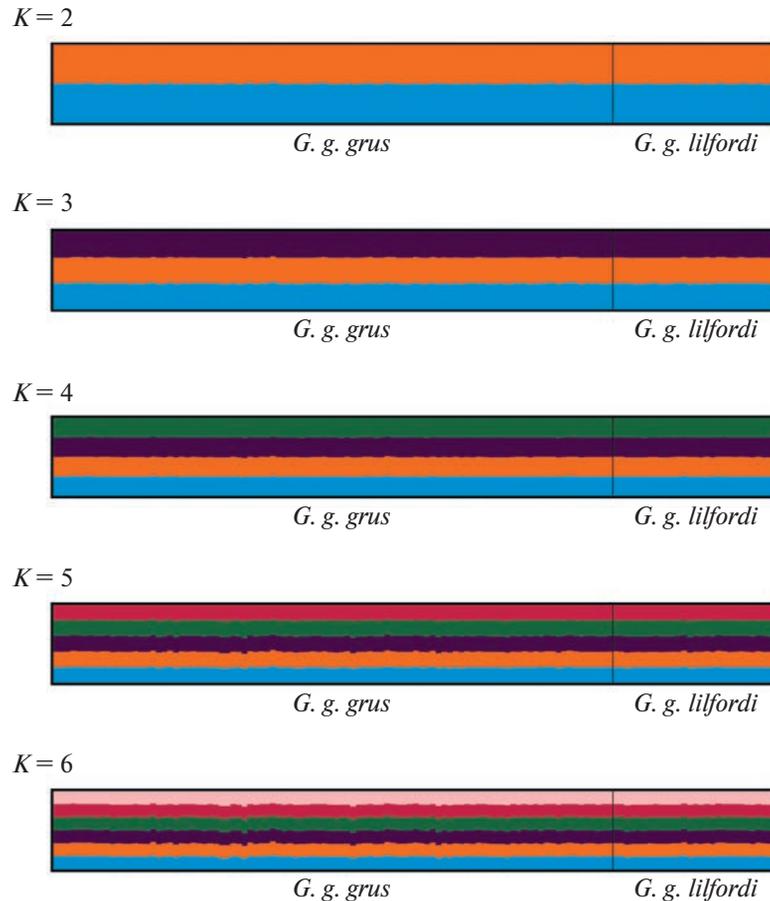


Рис. 2. Результаты кластеризации индивидуальных генотипов выборок западного *G. g. grus* и восточного *G. g. lilfordi* подвидов серого журавля по микросателлитным локусам в программе STRUCTURE для наиболее вероятных значений числа генетических кластеров $K = 4$.

фиксации варьировали по локусам незначительно и в среднем показали небольшой дефицит гетерозигот в выборке западного подвида, нивелирующийся ошибкой ($F = 0.005 \pm 0.012$), и небольшой эксцесс гетерозигот в выборке восточного подвида ($F = -0.028 \pm 0.019$) (табл. 3).

Внутрипопуляционный коэффициент инбридинга ($F_{IS} = -0.011 \pm 0.012$) свидетельствует о незначительном отклонении от нуля и в целом равновесном состоянии генотипов во всей изученной выборке серых журавлей. Значение показателей межпопуляционных коэффициентов генетической дифференциации были низкими: $F_{ST} = 0.008 \pm \pm 0.002$, $G_{ST} = 0.002 \pm 0.002$. По данным AMOVA 99% генетической изменчивости *G. grus* сосредоточено внутри особей и только 1% – между ними. Эти значения ниже полученных нами для серого журавля ранее ($F_{ST} = 0.011$, межпопуляционная дисперсия по AMOVA – 3%) [13]. Поток генов (Nm) между изучаемыми подвидами измеряется 38.742 \pm 6.042 мигрантами на поколение (табл. 3).

Пространственная структура

Оптимальное число генетических кластеров по методу Эванно [29] для программы STRUCTURE было установлено как $K = 4$, однако различий в популяционной структуре серого журавля в западной и восточной частях ареала не выявлено ни при этом значении K , ни при соседних (рис. 2). Для визуализации географических паттернов генетических различий в программе Geneland мы исключили из анализа особи из Татарстана, происхождение которых неизвестно. Наиболее вероятное число генетических кластеров по Эванно для Geneland равнялось $K = 1$ (рис. 3,а, б), что свидетельствует о гомогенности генофонда серого журавля на всей изучаемой территории. Однако при допущении, что изучаемые нами особи с 5%-ной вероятностью относятся к двум популяциям, Geneland выделяет два кластера, обсуждение которых не лишено смысла (рис. 3,в). Так, на карте вероятностей отнесения анализируемых особей к каждому из них видно, что западные и восточные серые журавли относятся к одному генетическому кластеру, а особи из “переходной”

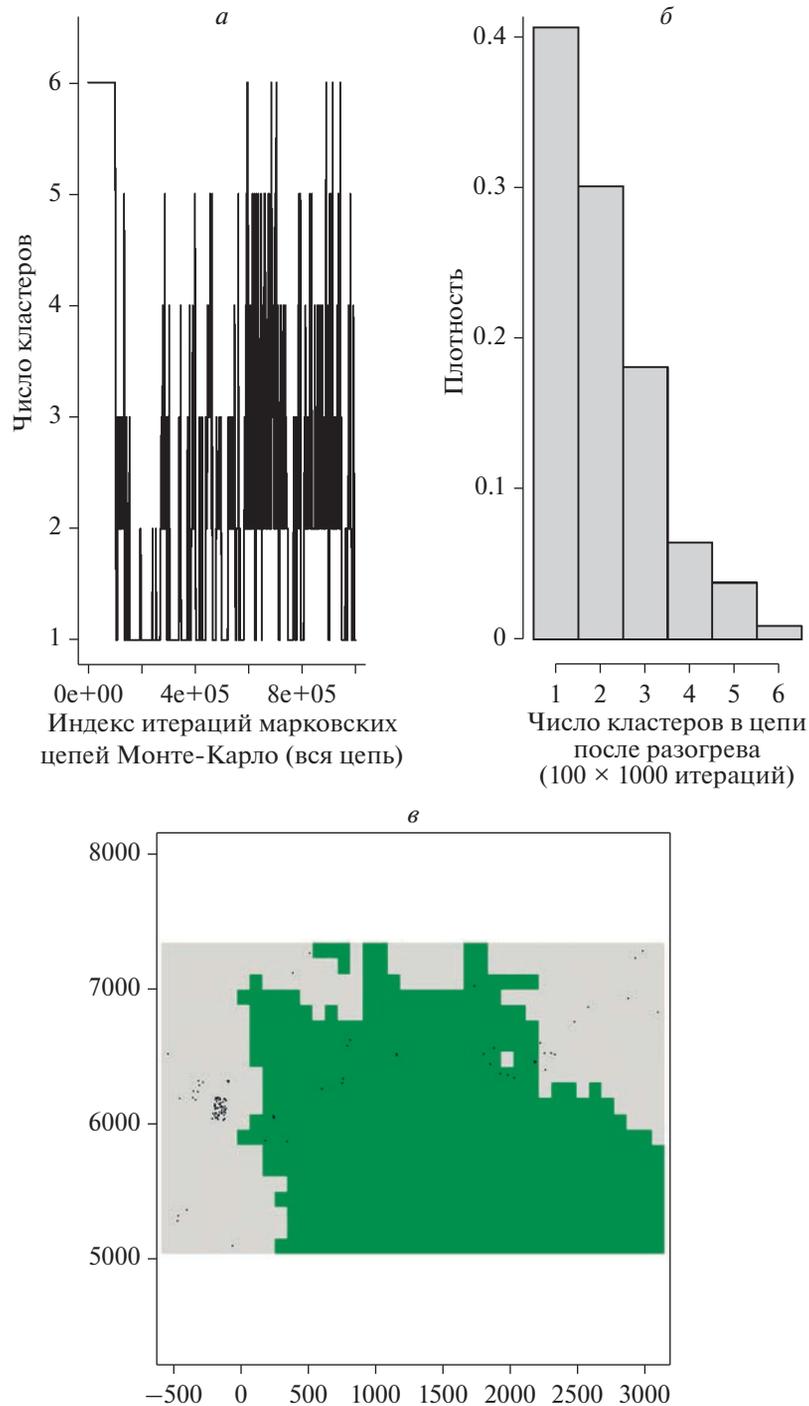


Рис. 3. Определение оптимального значения K для расчетов в Geneland (*a, б*) и карта наиболее вероятных географических кластеров при допущении $\pm 5\%$ того, что анализируемые птицы относятся к двум популяциям (*в*).

зоны, находящейся в Предуралье и Зауралье – к другому (рис. 4, 5).

ОБСУЖДЕНИЕ

Серые журавли – моногамные мигрирующие птицы, населяющие протяженную территорию и использующие несколько мест зимовки и разные

миграционные маршруты. Размножающиеся пары характеризуются сильно выраженной гнездовой филопатрией – как правило, из года в год они возвращаются на свой гнездовой участок для размножения и защищают его от конкурентов [34]. Молодые птицы до достижения половой зрелости (возраста трех лет и больше) и образования пар более свободны в своих перемещениях. На при-

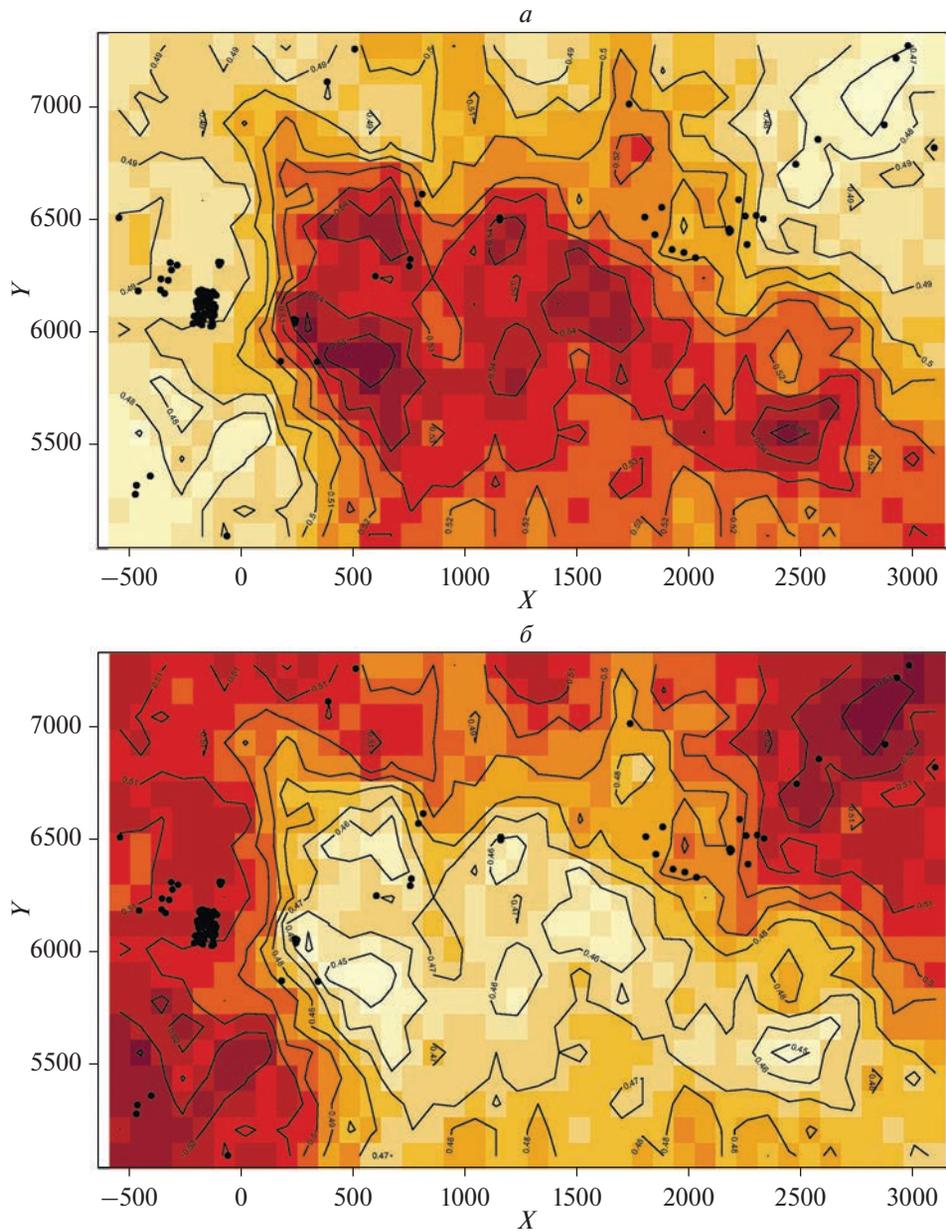


Рис. 4. Карта вероятностей отнесения изученных особей серого журавля к двум географическим кластерам (а, б).

мере меченых GPS-GSM-передатчиками птенцов серого журавля в центральной части России показано, что три самца в годовалом возрасте разлетались в радиусе от 1 до 956 км от гнездовой территории родителей, а возрасте двух, трех и четырех лет они находились в 1–20 км от нее [35]. Один самец каждый год прилетал на территорию, где был помечен птенцом на осеннем скоплении, и загнезвился там же в возрасте трех лет [36]. Данные о natalной филопатрии самок серого журавля отсутствуют. Возможно они более дисперсные, чем самцы, как это показано у канадского журавля (*G. canadensis* Linnaeus, 1758) [37, 38].

С использованием других маркеров на расширенных выборках мы получили очередные свидетельства того, что несмотря на принадлежность к разным пролетным путям серый журавль в западной и восточной частях ареала характеризуется гомогенным генофондом. Генетическая дифференциация серого журавля на территории протяженностью около 9 тыс. км еще более низкая, чем было показано нами ранее [13]. Подобный результат также был получен в результате микросателлитного анализа *G. grus* в странах Западной Европы ($F_{ST} = 0.012$) для птиц, использующих два

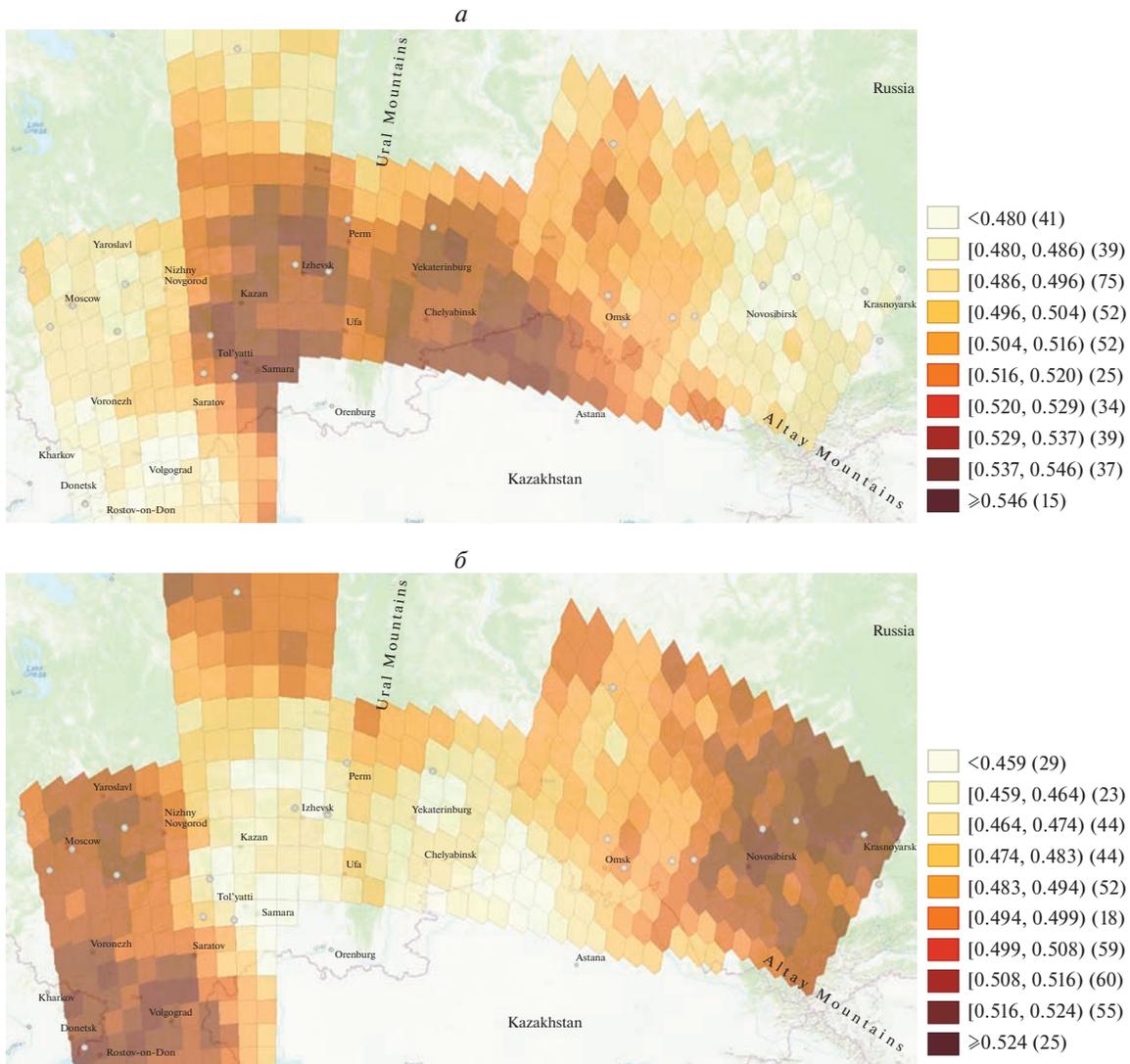


Рис. 5. Результаты пространственной кластеризации изученных особей, полученные при расчетах в Geneland, перенесенные на топографическую карту (*a*, *b*).

пролетных пути [39], но гораздо более плотно населяющих территорию, чем в данном исследовании.

Вместе с тем, несмотря на однородность генофонда и очень низкую внутривидовую дифференциацию, статистическое допущение величиной $\pm 5\%$ о принадлежности анализируемых птиц к двум генетическим популяциям дало интересный результат, согласно которому выборки не разделились по Уралу, а сформировали кластер “чистых” подвидов, куда вошли и *G. g. grus* и *G. g. lifordi*, и кластер птиц из “переходной” зоны с обеих сторон от Уральских гор. Возможно едва уловимые генетические отличия птиц в этой зоне могут формироваться за счет мутационных событий в зоне интрградации двух подвидов серого журавля.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наше исследование пространственной популяционно-генетической структуры серого журавля, на настоящий момент самое широкое по охвату ареала, показало невыраженную пространственную дифференциацию у этого вида, взрослые особи которого характеризуются гнездовым консерватизмом (филопатрией). Возможно на российской части ареала перемешивающий эффект потока генов обеспечивается натальной миграцией молодых особей и отсутствием естественных преград как между выделяемыми на основании морфологических признаков подвидами, так и в целом между гнездовыми группировками. Таким образом, на фоне высокой внутривидовой изменчивости

ности, что характерно не только для серого журавля в России [13], но и для популяций данного вида в Европе [39] и других мигрирующих видов журавлей [40–42], пространственная структура оказалась не выраженной. Подобная картина характерна для многих видов птиц [43], в том числе с практически непрерывным ареалом. Она наблюдается в случаях активного потока генов и в отсутствии трофической (эврифагия в пределах характерного спектра кормов на всем ареале) и других видов экологической специализации. Таксономическая значимость наблюдаемых различий в морфологических признаках западных и восточных журавлей очевидно, не имеет глубокой генетической основы и не выявляется с помощью анализа микросателлитных локусов, так же, как и анализа контрольного региона мтДНК [44]. Более низкое аллельное разнообразие и отсутствие уникальных аллелей у *G. g. lilfordi* позволяет выдвинуть предположение об относительной эволюционной молодости и недавнем происхождении восточного подвида серого журавля от типового западного подвида — вероятно, от одной из его восточных маргинальных популяций. Обеднение аллельного разнообразия в этом случае обусловлено генетическим дрейфом по механизму “эффекта основателя”. Потеря части аллелей вследствие прохождения стадии резкого падения численности также может рассматриваться в данном контексте, но в этом случае отсутствие приватных аллелей объяснить сложнее. Анализ генетической дифференциации на ареале серого журавля необходимо продолжать на расширенных по численности и охвату территории выборках (что в настоящее время осложняется проблемой неинвазивного получения образцов от большого числа особей) с помощью различных классов генетических маркеров и современных геномных подходов.

Авторы благодарят: И.П. Арюлину, О.С. Гринченко, М.В. Корепова, Т.В. Свиридову, Т.В. Селезневу, Г.В. Носаченко, сотрудников Федерального природного заказника “Кирзинский” (Новосибирская обл.) за помощь в сборе биологического материала. Также выражают большую благодарность: Институту биологии им. Ал. Зильбермана Еврейского университета (Иерусалим, Израиль), Институту поведения животных М. Планка (Германия), Исследовательскому центру по экологии и окружающей среде Китайской Академии наук, Университету Китайской Академии наук (Китай) за обеспечение передатчиками GPS-GSM, благодаря которым выявлены места гнездования меченых серых журавлей.

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

Отлов птиц осуществлялся по разрешениям региональных органов Росприроднадзора.

Исследование одобрено Локальным комитетом по биоэтике при Институте общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН (протокол № 1 от 18.05.2023 г.).

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 23-24-00613, <https://rscf.ru/project/23-24-00613/>.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Prange H., Pyashenko E.I. Eurasian crane // Crane Conservation Strategy. Baraboo, Wisconsin, USA: Int. Crane Foundation, 2019. P. 397–423.
2. Bird Life International. 2016. *Grus grus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T2-2692146A86219168.en>
3. Ильяшенко В.Ю. О систематике серого журавля // Журавли Евразии (биология, распространение, миграция, управление). 2011. Вып. 4. С. 93–103.
4. Ильяшенко В.Ю., Белялов О.В. Новый подвид серого журавля *Grus grus korelovi* ssp. n. (Aves: Gruidae) из Центрального и Восточного Тянь-Шаня // Русс. орнитол. журн. 2011. Т. 20. № 687. С. 1803–1811.
5. Ильяшенко В.Ю., Касабян М.Г., Маркин Ю.М. Морфологическая изменчивость серого журавля — *Grus grus* (Linnaeus, 1758) (Aves: Gruidae) // Журавли Евразии (биология, распространение, миграции). 2008. Вып. 3. С. 50–82.
6. Crane conservation strategy / Eds Mirande C.M., Harris J.T. Baraboo, Wisconsin, USA: Int. Crane Foundation, 2019. 454 p.
7. Pyashenko E., Markin Y. Changing of the Eurasian crane staging areas distribution in the European part of Russia from 1982 to 2007 // Proc. of the Cranes, Agriculture, and Climate Change Workshop (Muraviovka Park, Russia, 28 May–3 June, 2010). 2012. P. 88–99.
8. Пранге Х. Распространение и миграции серого журавля на западноевропейском пролетном пути // Журавли Евразии (биология, распространение, разведение). М.—Н. Пасучей: Изд-во “Белый ветер”. 2015. Вып. 5. С. 287–312.
9. Ильяшенко Е.И. Оценка численности журавлей (Gruiformes, Gruidae) Северной Евразии в начале 21 века // Зоол. журнал. 2016. Т. 95. № 8. P. 976–980. <https://doi.org/10.7868/S0044513416080043>
10. Hasegawa O., Ishibashi Y., Abe S. Isolation and characterization of microsatellite loci in the red-crowned crane *Grus japonensis* // Mol. Ecol. 2000. V. 9. № 10. P. 1677–1678.
11. Jones K.L., Henkel J.R., Howard J.J. et al. Isolation and characterization of 14 polymorphic microsatellite DNA loci for the endangered whooping crane (*Grus americana*) and their applicability to other crane species // Conserv. Gen. Res. 2010. V. 2. № 1. P. 251–254. <https://doi.org/10.1007/s12686-010-9196-3>
12. Meares K., Dawson D., Horsburgh G. et al. Characterisation of 14 blue crane *Grus paradisea* (Gruidae, AVES) microsatellite loci for use in detecting illegal trade // Conserv. Genet. 2008. V. 9. P. 1363–1367. <https://doi.org/10.1007/s10592-007-9490-0>

13. Мудрик Е.А., Каиенцева Т.А., Редчук П.С., Политов Д.В. Данные по микросателлитной изменчивости подтверждают низкую генетическую дифференциацию западного и восточного подвидов серого журавля (*Grus grus* L.) // Мол. биология. 2015. Т. 49. № 2. С. 297–304.
<https://doi.org/10.7868/S002689841502010X>
14. Ильяшенко Е.И., Ильяшенко В.Ю., Викельски М., Цао Л. Предварительные результаты слежения за серыми журавлями, помеченными в европейской части России и Западной Сибири в 2019–2021 гг. // Инф. бюлл. РГЖЕ. 2022. № 16. С. 157–169.
15. Zhang L., Zhang Z., Shen F. et al. Identification and characterization of polymorphic microsatellite loci in the red-crowned crane // Genet. Mol. Res. 2015. V. 14. № 4. P. 15169–15176.
<https://doi.org/10.4238/2015.November.25.5>
16. Krajewski C., Sipiorski J.T., Anderson F.E. Complete mitochondrial genome sequences and the phylogeny of cranes (Gruiformes: Gruidae) // Auk. 2010. V. 127. № 2. P. 440–452.
<https://doi.org/10.1525/auk.2009.09045>
17. Lazar I., Jr., Lazar I., Sr. GelAnalyzer 19.1. www.gelanalyzer.com
18. Van Oosterhout C., Hutchinson W.F., Wills D.P., Shipley P. MICRO-CHECKER: Software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data // Mol. Ecol. Notes. 2004. V. 4. № 3. P. 535–538.
<https://doi.org/10.1111/J.1471-8286.2004.00684.X>
19. Peakall R., Smouse P.E. GenA1Ex 6.5: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research – an update // Bioinformatics. 2012. № 28. P. 2537–2539.
<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts460>
20. Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data // Genetics. 2000. V. 155. № 2. P. 945–959.
<https://doi.org/10.3410/f.1015548.197423>
21. Guillot G., Estoup A., Mortier F., Cosson J.F. A spatial statistical model for landscape genetics // Genetics. 2005. V. 170. № 3. P. 1261–1280.
<http://doi.org/doi:10.1534/genetics.104.033803>
22. Guillot G., Mortier F., Estoup A. Geneland: A program for landscape genetics // Mol. Ecol. Notes. 2005. V. 5. № 3. P. 712–715.
<http://doi.org/doi:10.1111/j.1471-8286.2005.01031.x>
23. Guillot G. Inference of structure in subdivided populations at low levels of genetic differentiation. The correlated allele frequencies model revisited // Bioinformatics. 2008. V. 24. P. 2222–2228.
<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btn419>
24. Guillot G., Renaud S., Ledevin R. et al. Unifying model for the analysis of phenotypic, genetic and geographic data // System. Biol. 2012. V. 61. № 6. P. 897–911.
<https://doi.org/10.1093/sysbio/sys038>
25. Guillot G., Santos F. A computer program to simulate multilocus genotype data with spatially auto-correlated allele frequencies // Mol. Ecol. Res. 2009. V. 9. № 4. P. 1112–1120.
26. Guillot G., Santos F. Using AFLP markers and the Geneland program for the inference of population genetic structure // Mol. Ecol. Res. 2010. V. 10. № 6. P. 1082–1084.
<https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02864.x>
27. Guillot G., Santos F., Estoup A. Analysing georeferenced population genetics data with Geneland: A new algorithm to deal with null alleles and a friendly graphical user interface // Bioinformatics. 2008. V. 24. № 11. P. 1406–1414.
<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btn136>
28. Guillot G., Santos F., Estoup A. Population genetics analysis using R and the Geneland program. Lyngby, Denmark: Technical University of Denmark, 2011.
29. Evanno G., Regnaut S., Goudet J. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: A simulation study // Mol. Ecol. 2005. V. 14. № 8. P. 2611–2620.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x>
30. Kopelman N.M., Mayzel J., Jakobsson M. et al. Clumpak: A program for identifying clustering modes and packaging population structure inferences across K // Mol. Ecol. Res. 2015. V. 15. № 5. P. 1179–1191.
<https://doi.org/10.1111/1755-0998.12387>
31. Anselin L., Syabri I., Kho Y. GeoDa: An introduction to spatial data analysis // Handbook of Applied Spatial Analysis: Software Tools, Methods and Applications. Berlin, Heidelberg: Springer, 2010. P. 73–89.
https://doi.org/10.1007/978-3-642-03647-7_5
32. Schnute J.T., Boers N., Haigh R. et al. PBS mapping: Mapping Fisheries Data and Spatial Analysis Tools // Fisheries and Oceans Canada. 2022.
<https://github.com/pbs-software/pbs-mapping>
33. R CoreTeam. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria: 2021. <https://www.R-project.org>
34. Мевес В. Постоянство использования гнездовых участков журавлями в округе Мекленбург-Западная Померания (Северо-Восточная Германия) // Журавли Евразии: биология, охрана, управление. М., Цасучей: Изд-во “Белый ветер”, 2015. Вып. 5. С. 68–76.
35. Кондракова К.Д., Маркин Ю.М., Постельных К.А. и др. Перемещения неполовозрелых серых журавлей в центре европейской части России // Орнитология. 2021. Т. 45. С. 75–80.
36. Sviridova T.V., Grinchenko O.S., Wikelski M., Ilyashenko E.I. Geographical connectivity, migration routes, and wintering grounds of the common crane in the Northern Moscow Region // Arid Ecosystems. 2023. V. 13. № 2. P. 196–207.
<https://doi.org/10.1134/S2079096123020142>
37. Hayes M.A. Dispersal and Population Genetic Structure in Two Flyways of Sandhill Cranes (*Grus canadensis*). Madison, Wisconsin (US): The University of Wisconsin-Madison. 2015. 277 p.
38. Nesbitt S.A., Schwikert S.T., Folk M.J. Natal dispersal in Florida sandhill cranes // J. Wildl. Manage. 2002. P. 349–352.
39. Haase M., Höltje H., Blahy B. et al. Shallow genetic population structure in an expanding migratory bird with high breeding site fidelity, the western eurasian crane *Grus grus grus* // J. Ornithol. 2019. V. 160. P. 965–972.
<https://doi.org/10.1007/s10336-019-01688-1>

40. Mudrik E.A., Ilyashenko E.I., Goroshko O.A. et al. The demoiselle crane (*Anthropoides virgo*) population genetic structure in Russia // Vavilov J. Genetics and Breeding. 2018. V. 22. № 5. P. 586–592. <https://doi.org/10.18699/VJ18.398>
41. Мудрик Е.А., Горошко О.А., Сурмач С.Г. и др. Однородность генофонда западной и восточной популяций даурского журавля *Antigone vipio* на разных пролетных путях // Генетика. 2022. Т. 58. № 5. С. 570–580. <https://doi.org/10.31857/S001667582205006X>
42. Мудрик Е.А., Политов Д.В. Молекулярно-генетические подходы в изучении и сохранении популяционных генофондов журавлей (Gruidea, Aves) // Усп. соврем. биологии. 2022. Т. 142. № 5. P. 477–486. <https://doi.org/10.31857/S004213242205009X>
43. Parau L.G., Wink M. Common patterns in the molecular phylogeography of western palearctic birds: A comprehensive review // J. Ornithol. 2021. V. 162. P. 937–959. <https://doi.org/10.1007/s10336-021-01893-x>
44. Haase M., Ilyashenko V. A glimpse on mitochondrial differentiation among four currently recognized subspecies of the common crane *Grus grus* // Ardeola. 2012. V. 59. № 1. P. 131–136. <https://doi.org/10.13157/arla.59.1.2012.131>

Weak Population Genetic Structure of the Eurasian Crane *Grus grus* L.

E. A. Mudrik^{a, *}, Yu. M. Markin^b, K. A. Postelnykh^b, K. D. Kondrakova^{a, c}, T. A. Kashentseva^b, A. V. Shatokhina^a, P. A. Kazimirov^a, V. Yu. Ilyashenko^c, E. I. Ilyashenko^{a, c}, and D. V. Politov^a

^aVavilov Institute of General Genetics Russian Academy of Sciences, Moscow, 119991 Russia

^bOka State Nature Biosphere Reserve, Brykin Bor, 391072 Russia

^cSevertsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119011 Russia

*e-mail: mudrik@vigg.ru

The article presents an extended (as compared with our previous studies) analysis of the population genetic structure of a migratory wide-range bird species with a high abundance, the Eurasian Crane *Grus grus* L. Using seven highly polymorphic microsatellite loci, high and very similar values of genetic diversity parameters were obtained in the samples of both the western (*G. g. grus*) and eastern (*G. g. lilfordi*) subspecies. Coefficients of genetic differentiation between these subspecies ($F_{ST} = 0.008$, $G_{ST} = 0.002$) were also found to be low. According to AMOVA, 99% of genetic variation of *G. grus* is attributed to individual levels. Using the Bayesian clustering algorithm implemented in STRUCTURE software, no clear population-genetic structuring of the species was revealed. However, visualization of spatial patterns of genetic variability in Geneland showed the presence of a cluster of “pure” subspecies *G. g. grus* and *G. g. lilfordi* surrounding a cluster of individuals from the zone of intergradation of these subspecies. This result, along with the observed very low F_{ST} values, may indicate subtle genetic differences between cranes from the studied area, possibly having a mutational nature. The lower allelic richness and lack of private alleles in the eastern subspecies suggest that *G. g. lilfordi* is relatively evolutionary young and suggest its recent origin from some eastern marginal populations of the nominative western subspecies.

Keywords: Gruidae, genetic variability, genetic differentiation, microsatellite loci, Russia.