

УДК 575.17:596

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ФИЛОГЕОГРАФИЯ НЕКОТОРЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ ВОСТОЧНОЙ ПАЛЕАРКТИКИ

А.П. Крюков

(Биолого-почвенный институт ДВО РАН, г. Владивосток; e-mail: kryukov@ibss.dvo.ru)

Приведены результаты исследования генетической структуры широко распространенных видов позвоночных Палеарктики с использованием маркеров митохондриальной ДНК и методологии молекулярной филогеографии. Для многих случаев продемонстрирована глубокая генетическая дивергенция и повышенная изменчивость популяций из юго-восточных частей видовых ареалов, что свидетельствует об их длительной изоляции.

Ключевые слова: сравнительная филогеография, митохондриальная ДНК, видообразование.

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

Группа видов пресноводных рыб подкаменщиков комплекса *Cottus poecilopus* распространена по всей северной Палеарктике. Эндемик Южного Приморья подкаменщик Волка *Cottus volki* был выделен как самостоятельный вид на основании ряда морфологических отличий, однако считается принадлежащим к этому комплексу. На филогенетическом древе, построенном по полным последовательностям контрольного региона мтДНК, он образует отдельный от других членов комплекса кластер как сестринская группа, близкая к корню древа [1]. Его базальное положение на древе подтверждается присутствием у *Cottus volki* некоторых предковых признаков [2]. Предполагается, что он был изолирован от основного ствола группы в плиоцене или раннем плейстоцене [1].

Сибирский углозуб *Salamandrella keyserlingii* распространен на огромной территории северной Азии — от Урала до Чукотки и севера Хоккайдо. Вид монотипичен, хотя морфологи находили у углозуба из Приморья некоторые незначительные отличия, все же не позволившие им выделить даже подвид. Однако гаплотипы митохондриального гена цитохрома *b* (*cyt b*) углозубов из Приморья резко отличаются от таковых из всей остальной части ареала — от Урала до Сахалина. Уровень дивергенции достигает 10%, что сопоставимо с различиями между несомненными видами и даже родами в других группах амфибий. На основании этих генетических и некоторых морфологических отличий доказан видовой статус углозубов из Приморского и Хабаров-

ского краев — *Salamandrella schrenkii* [3]. Это открытие еще раз демонстрирует возможности применения современной молекулярной генетики для инвентаризации фауны.

Углозуб Шренка обладает высокой внутривидовой и внутривидовой изменчивостью. Кроме того, гаплотипы его митохондриальной ДНК имеют некоторые особенности, которые позволили предположить, что популяция Приморья прошла более короткий эволюционный путь от предков и явилась родоначальницей для всех остальных. Генетическую гомогенность сибирского углозуба на протяжении ареала можно объяснить достаточно быстрым расселением особей на запад и север. Обнаружено подразделение гаплотипов углозуба Шренка на “северную” и “южную” формы, отличающиеся на 3,2%. Уникальная замена изолейцина на валин в консервативном у семейства *Nynobiidae* кодоне 119 во всех гаплотипах “северного” кластера и только части гаплотипов “южного” кластера свидетельствует о происхождении “северной” формы углозуба Шренка на основе “южной”. Кроме того, только “северный” кластер проявляет признаки демографической экспансии [4].

Род *Onychodactylus* — когтистые тритоны — распространен не так широко, как углозубы, и оба вида рода являются эндемиками Восточной Азии. На филогенетическом древе, построенном по полным последовательностям гена *cyt b*, гаплотипы тритонов *Onychodactylus fischeri* из Приморья отличаются от остальных *Onychodactylus* на 14,9% (р-дистанция). Уровень дивергенции корейских и китайских тритонов от *Onychodactylus japonicus* составляет 10,3%, корейских от китайских — 8,4%, корейских между собой — 2,1%. Именно приморская популяция оказалась у основания всего древа рода, что предполагает ее отделение от ствола еще в раннем миоцене при разделении горных систем, сопутствующем образованию Японского моря [5]. Молекулярно-генетические данные предполагают наличие несколь-

ких криптических видов в пределах материкового *O. fischeri*.

Восточный подвид черной вороны *Corvus corone orientalis* распространен от Енисея до Камчатки и Японии. Картина филогеографии по гену *cyt b* неожиданно выявила подразделение на две группы гаплотипов. Одна относится к популяциям Приморья, Японии и южного Сахалина, другая — ко всему остальному протяженному ареалу [6]. Средняя 2-параметрическая дистанция Кимуры между ними достигает 2,5%. Использование другого, более быстро эволюционирующего участка мтДНК — контрольного участка — подтвердило и детализировало этот результат [7]. Помимо Приморья, южной части Хабаровского края и Японии гаплотипы юго-восточного кластера обнаружены в определенной доле в популяциях северного Сахалина и Камчатки. Только западный кластер соответствует модели популяционной экспансии. Такая картина заставляет предполагать наличие в прошлом генетической изоляции юго-восточной популяции, в условиях которой сложился особый генотип.

Аналогичная картина внутривидовой дифференциации обнаружена нами для обыкновенной сороки *Pica pica*. На ее протяженном транспалеарктическом ареале выделяются популяции юго-восточной части, относящиеся к двум подвидам — *P. p. japonkowskii* и *P. p. sericea*. Их митохондриальные гаплотипы образуют отдельные кластеры на филогенетических деревьях, а *p*-дистанции составляют 6,6% по контрольному региону и 5,1% по гену *cyt b* [8].

Большой пестрый дятел *Dendrocopos major* распространен по всей Палеарктике. Обнаружены две внутривидовые группы, различающиеся на 3% по неполным последовательностям трех генов — ND2, ND3 и *cyt b*, суммарно 1365 пн. Одна из них соответствует популяциям Приморья, Сахалина и Хоккайдо. Объединяющему их подвиду *D. m. japonicus*, первоначально описанному в качестве отдельного вида, предлагается восстановить видовой статус [9]. Между исследованными выборками на протяжении остального ареала — от Хабаровска до Финляндии — изменчивость практически отсутствует, что предполагает быстрое расселение после таяния ледников.

Восточноазиатская мышь *Apodemus peninsulae* широко распространена в Палеарктике. Исследование митохондриального гена *cyt b* показало, что в популяции Приморья гаплотипическое разнообразие выше, чем в популяциях Сахалина, Кореи и Сибири. Именно из приморских гаплотипов могут быть выведены все остальные. Здесь предполагалось существование плейстоценового рефугиума, из которого популяция распространилась в Сибирь, на север Азии и Хоккайдо [10]. Позже на том же гене, но более обширном материале с помощью метода медианных сетей было подтверждено, что исход-

ные гаплотипы локализуются в популяциях Приморья, Хабаровского края и Сахалина. Производными от них служат гаплотипы Сибири, Японии и Кореи. Аналогичная картина получена для близкородственного вида — полевой мыши *Apodemus agrarius*. [11].

Азиатский бурундук *Tamias sibiricus*, распространенный в Восточной Азии, также обнаружил глубокую дифференциацию на две группы митохондриальных гаплотипов, соответствующие географической группировке популяций. Одна гаплогруппа соответствует популяциям Кореи, другая — Приморья, Магаданской обл., Забайкалья и северо-восточного Китая. Дистанция между ними достигает 11,3%, что превышает средний межвидовой уровень различий, тогда как внутри групп — 1,9 и 1% соответственно. В обеихкладах путем применения тестов *F_s* и попарного распределения показан популяционный рост. Использование молекулярных часов предполагает наличие двух независимых рефугиумов — одного в Корее, другого на юго-востоке России, — изолированных в ледниковый период. Учитывая высокую подвижность бурундука, интересно отметить, что в пределах Кореи выделяется три группы гаплотипов, дивергировавшие в той же степени, что и гаплотипы северо-восточного Китая, Магаданской обл. и Забайкалья [12].

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Yokoyama R., Sideleva V.G., Shedko S.V., Goto A. Broad-scale phylogeography of the Palearctic freshwater fish *Cottus poecilopus* complex (Pisces: Cottidae) // Mol. Phylogenet. Evol. 2008. Vol. 48. P. 1244–1251.
2. Шедько С.В., Мирошниченко И.Л. Филогенетические связи подкаменщика Волка *Cottus volki* Taranetz, 1993 (Scorpaeniformes, Cottidae) согласно результатам анализа контрольного участка митохондриальной ДНК // Вopr. ихтиол. 2007. Т. 47. № 1. С. 26–30.
3. Берман Д.И., Деренко М.В., Малярчук Б.А., Гржибовский Т., Крюков А.П., Мишчицка-Шливка Д. Генетический полиморфизм сибирского углозуба (*Salamendrella keyserlingii*, Amphibia, Caudata) и криптический вид углозуба *S. schrenckii* из Приморья // Докл. РАН. 2005. Т. 403. № 3. С. 427–429.
4. Малярчук Б.А., Деренко М.В., Берман Д.И., Гржибовский Т., Булахова Н.А., Крюков А.П., Лейрих А.Н. Генетическая структура популяций углозуба Шренка (*Salamandrella schrenckii*) по данным об изменчивости гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК // Молекулярная биология. 2009. Т. 43. № 1. С. 53–61.
5. Yoshikawa N., Matsui M., Nishikawa K., Kim J.-B., Kryukov A. Phylogenetic relationships and biogeography of the Japanese clawed salamander, *Onychodactylus japonicus* (Amphibia: Caudata: Hynobiidae), and its congener inferred from the mitochondrial cytochrome *b* gene // Mol. Phylogenet. Evol. 2008. Vol. 49. P. 249–259.
6. Крюков А.П., Сузуки Х. Филогеография черной, серой и большеклювой ворон (Aves, Corvidae) по данным частичного секвенирования гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК // Генетика. 2000. Т. 36. № 8. С. 1111–1118.
7. Haring E., Gamauf A., Kryukov A. Phylogeographic patterns in widespread corvid birds // Mol. Phylogenet. Evol. 2007. Vol. 45. P. 840–862.
8. Kryukov A., Iwasa M.A., Kakizawa R., Suzuki H., Pinski W., Haring E. Synchronic east-west divergence in azure-winged magpies (*Cyanopica cyanus*) and magpies (*Pica pica*) // J. Zool. Syst. Evol. Research. 2004. Vol. 42. P. 342–351.
9. Zink R., Drovetski S.V., Rohwer S. Phylogenetic patterns in the great spotted woodpecker *Dendrocopos major* across Eurasia // J. Avian Biol. 2002. Vol. 33. P. 175–178.
10. Serizawa K., Suzuki H., Iwasa M. et al. A spatial aspect of mitochondrial DNA genealogy in *Apodemus peninsulae* from East Asia // Biochem. Genet. 2000. Vol. 40. N 5/6. P. 149–161.
11. Sakka H., Quirre J.P., Kartavtseva I. et al. Comparative phylogeography of four *Apodemus* species (Mammalia, Rodentia) in the Far East of Asia: evidence of the Quaternary on their genetic structure // Biol. J. Linnean Soc. In press.
12. Lee M.-Y., Lisovsky A., Park S.-K. et al. Mitochondrial cytochrome *b* sequence variations and population structure of Siberian Chipmunk (*Tamias sibiricus*) in northeastern Asia and population substructure in South Korea // Molecules and Cells. 2008. Vol. 26. N 6. P. 566–575.

Поступила в редакцию
15.04.2010

COMPARATIVE PHYLOGEOGRAPHIC PATTERNS OF SOME VERTEBRATES IN EAST PALEARCTIC

A.P. Kryukov

Overview of own and literary molecular phylogenetic studies on intraspecies variability in widely distributed Asian fishes, amphibians, birds and mammals is presented. In many cases the populations from South-Eastern parts of the species ranges demonstrate distinct sets of haplotypes and increased variability. This means such populations might have experienced isolation in refugia, and East Asia might have served as a hotspot in the speciation process for many Asian animals.

Key words: comparative phylogeography, mitochondrial DNA, speciation.

Сведения об авторе

Крюков Алексей Петрович — докт. биол. наук, зав. лабораторией эволюционной зоологии и генетики Биолого-почвенного института ДВО РАН. Тел. 4232-311392; e-mail: kryukov@ibss.dvo.ru