

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОЛИМОРФИЗМ ПЕНОЧКИ-ТЕНЬКОВКИ (*PHYLLOSCOPUS COLLYBITA*)
НА ТЕРРИТОРИИ РЕСПУБЛИКИ КОМИ ПО ДАННЫМ ISSR-АНАЛИЗА

Н.П. Селиванова, А.А. Естафьев, И.О. Вележанинов, Д.М. Шадрин, Я.И. Пылина
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН, Сыктывкар
E-mail: selivanova@ib.komisc.ru

Аннотация. В силу особенностей расположения территории Республики Коми на стыке Европы и Азии характер орнитофауны данного региона определяют европейские и сибирские виды птиц. Пограничный эффект отчетливо проявляется на подвидовом уровне. На территории между Тиманским краем и западным макросклоном Урала около 20 видов птиц представлены европейскими и сибирскими формами. Один из них – пеночка-теньковка (*Phylloscopus collybita*). Географическая неоднородность в распределении форм на территории региона была показана на основании данных акустического и морфологического анализа. Считается, что Республика Коми расположена в зоне перекрывания ареалов и возможной гибридизации восточно-европейской (*Ph. c. abietinus*) и сибирской (*Ph. c. tristis*) теньковок. Генетический полиморфизм теньковки на территории Республики Коми до настоящего времени остается практически не изученным. Авторами исследована внутривидовая изменчивость теньковки на основании результатов ISSR-анализа 17 образцов тканей птиц из разных частей Республики Коми. Проведенный анализ не выявил географических закономерностей дифференциации генетического разнообразия ни в широтном, ни в долготном отношении. Можно предположить, что генетически все теньковки региона являются представителями одной, предположительно сибирской формы.

Ключевые слова: пеночка-теньковка, генетический полиморфизм, ISSR-анализ, Республика Коми

Введение

Республика Коми занимает значительную часть таежной зоны европейского северо-востока России. В ландшафтном отношении территория региона делится на две неравные части. Ее восточная окраина представлена западными склонами Уральского хребта, имеющего и хорошо выраженную высотную поясность растительности, и расчлененность рельефа (отдельные горные вершины достигают абсолютных высот в 1600-1800 м над ур.м.). Остальную площадь занимает Восточно-Европейская равнина. Уральский хребет, вытянутый в меридиональном направлении на сотни километров, служит естественным рубежом, разъединяющим/соединяющим фауну Европы и Азии. Орнитофауна таежной зоны Республики Коми закономерно носит смешанный характер и представлена европейскими (23%) и сибирскими (22%) видами птиц. По Уралу и Приуралью проходит западная граница распространения ряда видов птиц сибирской орнитофауны: черногорлой завирушки (*Prunella atrogularis*), пеночка-зарнички (*Phylloscopus inornatus*), соловья-красношейки (*Luscinia calliope*), чернозобого (*Turdus atrogularis*) и пестрого (*Zoothera dauma*) дроздов. Из европейских видов восточный предел распространения в Приуралье находят клест-сосновик (*Loxia pytyopsittacus*) и лесная завирушка (*Prunella modularis*). В направлении с северо-запада на юго-восток через всю республику тянется Таманский край, представляющий собой полосу сглаженных возвышенностей высотой 200-250 м над ур.м. с отдельными обнажениями коренных пород, достигающими высот в 400-470 м над ур.м. Он служит водоразделом рек Мезени, Вычегды и Печоры. Между Уралом и Тиманом лежит Печорская низменность с пологим увалисто-холми-

стым рельефом. Здесь пограничный эффект Урала проявляется и на подвидовом уровне: встречаются европейские и сибирские формы рябчика (*Tetrastes bonasia bonasia* – *T. b. septentrionalis*), серого журавля (*Grus grus grus* – *Gr. gr. lilfordi*), большого кроншнепа (*Numenius arquata arquata* – *N. a. orientalis*), филина (*Bubo bubo ruthenus* – *B. b. sibiricus*), воробьиного сыча (*Glaucidium passerinum passerinum* – *Gl. p. orientale*), белоспинного дятла (*Dendrocopos leucotos leucotos* – *D. l. uralensis*), малого дятла (*Dendrocopos minor minor* – *D. m. kamtschatkensis*), трехпалого дятла (*Picoides tridactylus tridactylus* – *P. tr. crissoleucus*), полевого жаворонка (*Alauda arvensis arvensis* – *A. a. dulcivox*), обыкновенного скворца (*Sturnus vulgaris vulgaris* – *St. v. poltaratskyi*), белой трясогузки (*Motacilla alba alba* – *M. a. dukhunnensis*), кукушки (*Perisoreus infaustus infaustus* – *P. i. rogosowi*), сойки (*Garrulus glandarius glandarius* – *G. gl. brandtii*), кедровки (*Nucifraga caryocatactes caryocatactes* – *N. c. macrorhynchos*), пеночки-теньковки (*Phylloscopus collybita abietinus* – *Ph. c. tristis*), малой мухоловки (*Ficedula parva parva* – *F. p. albicilla*), зарянки (*Erithacus rubecula rubecula* – *Er. r. tataricus*), сероголовой гаички (*Parus cinctus cinctus* – *P. c. lapponicus*), обыкновенного поползня (*Sitta europaea europaea* – *S. e. asiatica*), обыкновенной пищухи (*Certhia familiaris familiaris* – *C. f. daurica*), тростниковой овсянки (*Emberiza schoeniclus schoeniclus* – *Em. sch. passerine*) (Естафьев, 1999). К юго-западу от Тимана расположены Северные увалы, в рельефе которых преобладают волнистые и увалистые междуречья с наибольшими абсолютными высотами около 230-250 м над ур.м. По широте Северных увалов (примерно по 58-60 параллели) на европейском северо-востоке России проходит гра-

ница между северными и южными подвидами белой куропатки (*Lagopus lagopus fabalis* – *L. l. rossicus*), глухаря (*Tetrao urogallus kureikensis* – *T. u. volgensis*), желтой трясогузки (*Motacilla flava thunbergi* – *M. fi. beema*), пеночки-веснички (*Phylloscopus trochilus yakutensis* – *Ph. tr. acredula*). На севере региона (примерно по 65-67 параллели) проводят границу между тундровыми и таежными подвидами гуменника (*Anser fabalis fabalis* – *A. f. rossicus*), кулика-сороки (*Haematopus ostralegus ostralegus* – *H. o. longipes* (Степанян, 2003). Изучение внутривидового разнообразия популяций полиморфных видов представляет значительный интерес с зоогеографической точки зрения, позволяет выявлять закономерности формирования и особенности функционирования фауны региона. Одним из таких полиморфных видов является пеночка-теньковка.

Теньковка имеет обширный ареал, населяя большую часть Палеарктики. В настоящее время ее рассматривают как надвидовой комплекс, состоящий не менее чем из 11 форм (Phylogeny and species..., 1996; Old World Flycatchers..., 2006). В пределах ареала выявлено несколько зон вторичного контакта этих форм, обусловленных историей расселения теньковок в плейстоцене из нескольких рефугиумов (Назаренко, 1982, 1985). Одна из таких зон – область совместного обитания восточно-европейской и сибирской теньковок, протянувшаяся от п-ова Канин до Южного Урала (Марова, 1991, 1993, 2006, 2007; рис. 1).

В этой зоне встречаются особи теньковки, характеризующиеся морфологическими признаками, промежуточными между восточно-европейской и сибирской формами и «смешанным» пением, что может служить косвенным доказательством гибридизации (Марова, 1993, 2007, 2008). В 2007-2009 гг. были проведены исследования в юго-восточном и северо-западном пределах зоны симпатрии *Ph. c. abietinus* и *Ph. c. tristis* – в Республике Башкортостан (Южно-Уральский заповедник) и Архангельской области (Пинежский заповедник). Применение молекулярно-генетических методов (рестриционный анализ гена цитохрома b мтДНК и полногеномное секвенирование) в совокупности с морфологическим и акустическим анализом позволило установить гибридное происхождение более трети особей в исследованной популяции на юго-востоке (Южно-Уральский заповедник) и более половины – на северо-западе (Пинежский заповедник) зоны симпатрии и трактовать так называемую форму «*fulvescens*», которая является носителем переходных признаков, не как самостоятельный «западно-сибирский» подвид, а как результат гибридизации между восточно-европейской и сибирской формами вида (Степанян, 2003; Генетическая и вокальная..., 2009; Acoustic and genetical..., 2010; Ко-марова, 2010; Шипилина, 2014).

В центральной части зоны симпатрии, на территории Республики Коми, по данным морфологического и акустического анализа также были обнаружены особи теньковки, обладающие тремя возможными морфологическими вариантами окраски: типичным для сибирской, европейской форм и птицы с переходными признаками. Такую же неоднородность прослеживали и в биоакустических данных. Было установлено, что на северо-востоке и востоке республики преобладают особи, характеризующиеся сибирским морфотипом (77%) и вокальным диалектом (80%). Влияние европейского диалекта и морфотипа проявляется в южной и юго-восточной части республики. Данные о генетической изменчивости теньковки в регионе крайне скудны и затрагивают лишь северо-восточную часть региона, где абсолютно преобладают сибирские теньковки (Внутривидовая изменчивость..., 2014).

Целью настоящей работы стало выявление генетического полиморфизма пеночки-теньковки на территории Республики Коми.

Материалы и методы

Материалом для исследования послужили 17 образцов тканей пеночки-теньковки из равнинной: северной (бассейн р. Усы); западной (р. Вашки); центральной (р. Вычегды) и южной (рек Лузы и Кобры); и горной: северо-восточной – Полярный Урал (р. Усы) и юго-восточной – Северный Урал (бассейн р. Уньи) частей Республики Коми, отобранные в гнездовые периоды 2008-2013 гг. Для сравнения использован один образец ткани близкородственного вида – пеночки-веснички (*Phylloscopus trochilus*) из бассейна р. Вашки. Данные по морфологии и акустике теньковок в бассейнах исследуемых рек приводятся по работе: Внутривидовая изменчивость..., 2014 (см. таблицу).

Генетическое разнообразие изучали с использованием ISSR-анализа (Inter Simple Sequence Repeats), применяемого в молекулярно-филоге-

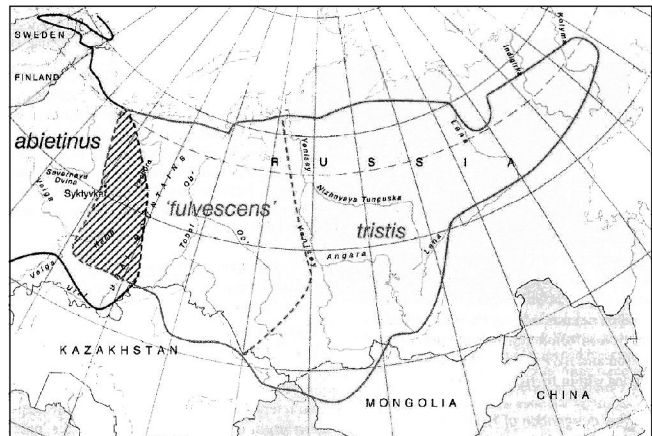


Рис. 1. Карта распространения *Phylloscopus collybita abietinus*, *Ph. c. fulvescens*, *Ph. c. tristis* и зона их предполагаемой гибридизации (по: Кривошапова, 2008).

Характеристики образцов, используемых в анализе

Номер пробы	Вид	Время сбора	Место сбора (бассейн реки)	Морфология	Акустика
1	<i>Phylloscopus collybita</i>	01.06.2012	Кобра		
2	"_"	13.06.2012	Кобра		
3	"_"	04.06.2013	Луза	-	-
4	"_"	05.06.2013	Луза		
5	"_"	05.06.2013	Луза		
6	"_"	27.06.2012	Унья		
7	"_"	30.06.2012	Унья		
8	"_"	09.07.2012	Унья		
9	"_"	09.07.2012	Унья		
10	"_"	10.07.2012	Унья		
11	"_"	27.06.2008	Уса		
12	"_"	01.07.2008	Уса		
13	"_"	28.06.2008	Уса		
14	"_"	06.07.2008	Уса		
15	"_"	27.06.2008	Уса		
16	"_"	10.06.2011	Вашка		
17	"_"	15.06.2013	Вычегда		
18	<i>Phylloscopus trochilus</i>	15.08.2010	Вашка	-	-

Примечание. Черный цвет – сибирский морфотип и диалект; белый – европейский морфотип и диалект; серый – промежуточные морфологические признаки и смешанный диалект.

нетических исследованиях для разделения на уровне от видов до индивидов (Банникова, 2004). Анализы выполнены на базе ЦКП «Молекулярная биология» Института биологии Коми НЦ УрО РАН. Тотальную ДНК выделяли с помощью набора «FastDNA Spin Kit» (QBioGene, Канада) по протоколу производителя. Концентрацию ДНК определяли с помощью набора реактивов «Quant-iT PicoGreen dsDNA Assay Kit» (Thermo Fisher Scientific, США) на анализаторе жидкости «Флюорат-02-Панорама» (ООО «Люмэкс», Россия).

Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) проводили с помощью готовой смеси ScreenMix («Евроген», Россия) на амплификаторе Swift MiniPro («ESCO», Сингапур) с использованием следующей программы: предварительная денатурация – 5 мин при 95 °С; 40 циклов: денатурация – 30 с при 94 °С, отжиг – 30 с при 48 или 55 °С (в зависимости от праймера), элонгация – 40 с при 72 °С и финальная элонгация – 2 мин при 72 °С. ISSR-анализ проводили с использованием девяти праймеров: СТСТСТСТСАСАСАСА, GGТАGГТАGГТАGГТА, ССТАССТАССТАССТА, САССАССАССАССАС, GGATGGATGGATGGAT (UBC878), VHV GTGTGTGTGTGTGTGT (UBC890), GTGAGAGAGA

GAGAGAYT, AGAGAGAGAGAGAGAGGT, GAAG AAGAAGAAGAAGAA (UBC868).

Разделение продуктов амплификации осуществляли с помощью капиллярного электрофореза в автоматической станции «Experion» (BIO-RAD, США).

В анализ были включены фрагменты размером от 100 до 10000 п.н. Наличие или отсутствие фрагментов кодировали как «1» или «0» соответственно. Для контроля воспроизводимости результатов было выполнено два повтора ПЦР. В анализе использовали только фрагменты, воспроизводимые в обоих повторностях.

Уровень генетических отличий между образцами оценивали с помощью расчетов бинарной генетической дистанции в надстройке GenAlEx для MS Excel (Peakall, 2012). С помощью той же надстройки выполняли тест Мантела для оценки корреляции между генетической и географической дистанциями (Mantel, 1967). Кластерный анализ выполняли в программной среде R (R Development Core Team, 2008).

Также в программной среде R с помощью утилиты AFLPdat (Ehrich, 2006) был подготовлен файл с исходными данными для расчета в про-

грамме STRUCTURE (версия 2.3 (Inference of Population..., 2000). Дискриминантный анализ главных компонент (DAPC) и иерархическую кластеризацию выполняли с помощью пакета adegenet (Jombart, 2011). Анализ DAPC проводили с двумя вариантами группировки особей. В первом случае особи были разделены по географическому происхождению на шесть групп *Phylloscopus collybita* по бассейнам рек, на территории которых они были отловлены, и одну внешнюю группу – *Ph. trochilus*. Второй вариант группировки особей был осуществлен с помощью алгоритма k-средних (k-means). Кластеризация выполнена на основе модели, описанной в работе M. Jakobsson (2007), последовательно с двумя наборами настроек. Первый – «Admixture model» с данными о географическом происхождении образцов; второй – «Admixture model» с данными о группировке образцов по алгоритму k-средних (k-means). В обоих случаях количество начальных «холостых» итераций (burn-in period) составляло 20 000; количество итераций – 100 000. Программу с первым набором настроек запускали по 30 раз для каждого априорного значения числа кластеров (k) в диапазоне от 1 до 7. Для второго набора настроек запускали 30 раз при k = 2. Остальные настройки были указаны в соответствии с рекомендациями авторов программы для анализа доминантных маркеров (Documentation for STRUCTURE..., 2010).

Наиболее вероятное значение k определяли методом, предложенным в работе Detecting the number..., 2005 с помощью онлайн-сервиса CLUMPAK – Cluster Markov Package Across K (CLUMPAK..., 2015). Результаты независимых запусков STRUCTURE объединяли с использованием программы Clumpp, визуализировали результаты с помощью программы Distruct в онлайн-сервисе CLUMPAK.

Результаты и обсуждение

На основании полученных ранее данных о географической неоднородности популяции пеночки-теньковки по морфологическим и акустическим признакам (см. таблицу) мы предположили наличие зоны контакта между сибирской и восточно-европейской формами в южной и юго-восточной частях Республики Коми (бассейны рек Вычегды и верхней Печоры). В настоящей работе мы попытались найти доказательства разделения популяции на молекулярно-генетическом уровне. Для анализа генетической структуры теньковки мы использовали ISSR локусы особей с зоны предполагаемого контакта (бассейны рек Вычегды, Лузы, Кобры и Уньи) и мест, удаленных от нее к северу на расстояние от 100 до 300 км (реки Вашка, Уса).

Оценка уровня генетических отличий образцов на основе расчета бинарной генетической дистанции в надстройке GenAlEx для MS Excel

(Peakall, 2012) показала высокий уровень генетического полиморфизма исследуемой популяции. Генетическая дистанция составляет в среднем 38.8%, в максимуме достигает 56.5%. При этом среднее значение отличий между особями внутри условных географических групп совпадает со средним значением различий особей из разных условных географических групп (41.1%). Анализ генетических дистанций не выявил значительных отличий и между образцами *Phylloscopus collybita* и *Ph. trochilus* (42.5%). Об отсутствии корреляции между географическим расстоянием и генетическими дистанциями также свидетельствуют результаты теста Мантела ($R^2 = 0.008$ (Mantel, 1967)).

Мы попытались провести более глубокий тематический анализ данных, применив кластерный анализ, выполненный в программной среде R (R Development Core Team, 2008). Визуализация генетических отличий между образцами с помощью дендрограммы не выявила тенденции к дифференциации образцов по их географической принадлежности (рис. 2). Образцы теньковки из северной, северо-восточной и центральной частей республики (14, 15 и 17) объединяются в кластер с «южными» теньковками (2, 4, 5). Теньковки из северной части региона (11, 13) попали в кластер с «юго-восточными» (6-10), «южными» (1, 3) и «западными» (16) теньковками. Кроме того, не наблюдается четкого разделения выборки по генотипическим признакам и между двумя видами пеночек. Образец 18 – пеночка-весничка – не обособливается в отдельный кластер, а объединяется в одну группу с пеночкой-теньковкой из северо-восточной части республики (бассейн р. Усы).

Для оценки возможного разделения особей на генетически обособленные кластеры был применен также метод дискриминантного анализа главных компонент (DAPC (Jombart, 2011) в двух вариациях. В первом случае в исходные данные для анализа была введена информация о разделении всех образцов на семь условных географических групп (шесть групп пеночки-теньковки, по бассейнам рек, на территории которых были отловлены, и одну – пеночки-веснички). Анализ проводили с использованием четырех главных компонент. На итоговой диаграмме рассеяния выделяются три крупных группировки с перекрывающимися центроидами (образцы с бассейнов рек Усы, Уньи, Лузы и Кобры (рис. 3). При этом центроид, представленный теньковками с севера и северо-востока республики (бассейна р. Усы), имеет значительные области наложения на центроиды теньковок из южной и юго-восточной частей Республики Коми, которые в свою очередь пересекаются и между собой. Подобный характер распределения не позволяет говорить о разделении выборки *Phylloscopus collybita* на отдельные группы. Обособлено от общей смешанной совокупно-

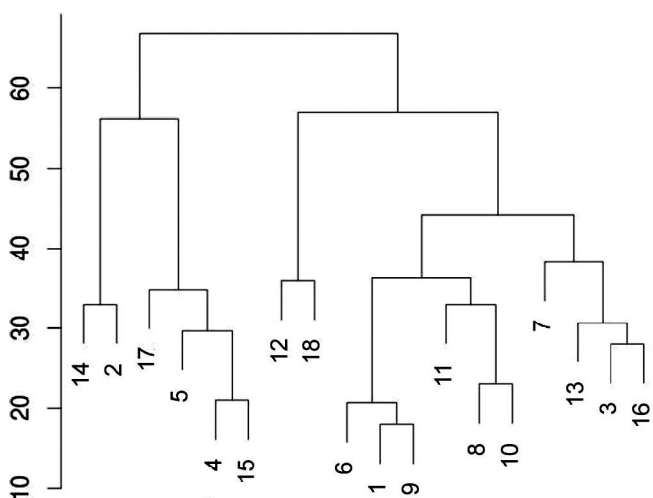


Рис. 2. Дендрограмма сходства ISSR локусов образцов *Phylloscopus* (R Development Core Team, 2008).

Условные обозначения. Образцы *Phylloscopus collybita* из равнинной: южной (1-5), северной (11, 13, 15), западной (16), центральной (17); и горной: юго-восточной (6-10), северо-восточной (12, 14) частей Республики Коми и *Ph. trochilus* (18).

сти отстоит представитель внешней группы – пеночка-весничка и теньковка с бассейна р. Вычегды.

При постановке задачи разделить совокупность исследованных особей без учета информации о происхождении образцов на кластеры наиболее

подходящим оказался алгоритм k-means. Анализ вероятности принадлежности каждой особи к одному из двух полученных кластеров осуществляли с помощью DAPC с использованием одной главной компоненты (Jombart, 2011). Однако при сопоставлении географического происхождения с результатами полученного разделения зависимости выявлено не было. В первую группу попали образцы теньковок с бассейнов рек Кобры (2), Лузы (4,5), Усы (14) и Вычегды (17), во вторую – все остальные образцы, включая представителя внешней группы – *Phylloscopus trochilus* (18) (рис. 4). Также не было выявлено соответствия полученной кластеризации с имеющимися данными по морфологической и акустической неоднородности популяции (см. таблицу). Таким образом, вероятность отнесения изученных особей *Phylloscopus* к одной из двух групп не подтвердилась.

Далее мы проверили возможность кластеризации образцов выборки с помощью Байесовских методов статистики. Для поиска наиболее вероятного числа кластеров (групп) k, на которые могла бы поделиться выборка, были применены два подхода обработки бинарной матрицы ISSR локусов особей *Phylloscopus* в программе STRUCTURE: метод, предложенный разработчиками программы (Documentation for STRUCTURE..., 2010, и метод, предложенный G. Evanno с соавторами (Detecting the number..., 2005). В обоих случаях наиболее вероятное значение k оказалось равным 2. Однако результаты проверки гипотезы о разделении совокупности особей на два генетически обособленных кластера в программе STRUCTURE как при введении в расчет данных о географическом происхождении образцов (рис. 5А), так и при группировке в соответствии с результатами обработки с помощью алгоритма k-means свидетельствуют об отсутствии кластеризации (рис. 5Б). Таким образом, и в первом, и во втором случае изучаемая популяция представляет собой результат смешения генотипических признаков без разделения на внутривидовые группы. Сходная картина «разделения» характерна для популяций из северо-западной и юго-восточной частей зоны симпатрии, где популяции также не обособлены и представляют собой результат гибридизации между родительскими формами (Шипилина, 2014). Кроме того, не наблюдается явного разделения и между популяциями двух видов пеночек. Внешняя группа (образец *Phylloscopus trochilus*) занимает на гистограмме промежуточное положение между образцами *Ph. collybita* (рис. 5А).

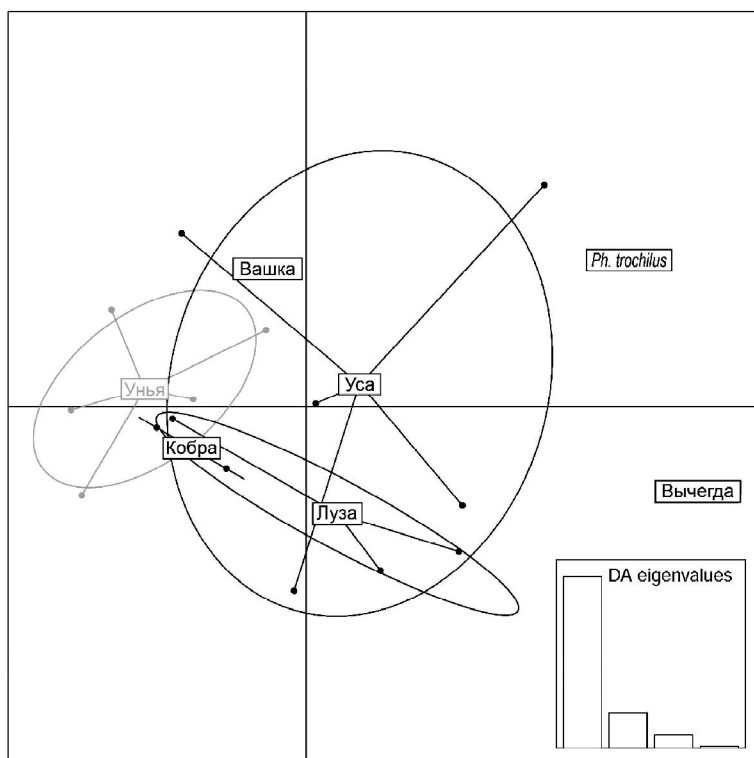


Рис. 3. Диаграмма рассеяния, построенная по результатам дискриминантного анализа главных компонент (Jombart, 2011) бинарной матрицы ISSR локусов шести групп *Phylloscopus collybita* и внешней группы – *Ph. trochilus*. Используются четыре главные компоненты. В правом нижнем углу диаграммы приведен график собственных величин дискриминантного анализа (discriminant analysis eigenvalues).

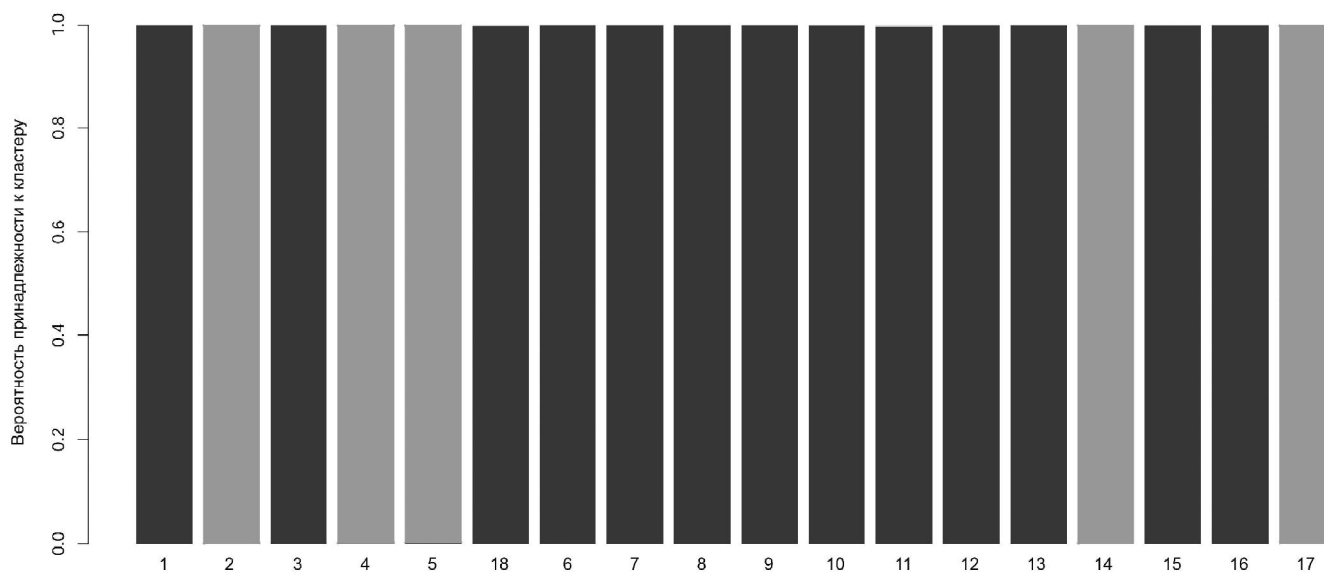


Рис. 4. Вероятность отнесения изученных особей *Phylloscopus* к одной из двух групп по результатам дискриминантного анализа главных компонент (Jombart, 2011) бинарной матрицы ISSR локусов двух групп *Phylloscopus collybita* (включая внешнюю группу – *Ph. trochilus*). Использована одна главная компонента. Отнесение особей к группам было определено по алгоритму k-средних. Цифрами обозначены номера образцов в соответствии с таблицей.

Математическая обработка данных и визуализация результатов ISSR-анализа различными методами свидетельствует об очень высоком уровне генетического полиморфизма популяции пеночки-теньковки на территории региона, при этом кластеризация по географическому принципу отсутствует. Следовательно, предположение о проведении границы между восточно-европейской и сибирской формами пеночки-теньковки в южной и юго-восточной частях республики не находит своего подтверждения. Отсутствие кластеризации в исследуемой выборке позволяет нам предположить, что все исследуемые особи теньковки являются представителями одной формы.

Ранее для образцов *Phylloscopus collybita* из бассейна р. Усы (образцы 11-15) была определена их принадлежность к сибирской форме (Внутривидовая изменчивость..., 2014). Генетическую идентификацию особей (принадлежность к митотипу *abietinus* или *tristis*) выполняли на основе рестрикционного анализа участка гена цитохрома b по протоколу, использованному для генотипирования особей из зоны симпатрии на Южном Урале (Генетическая и вокальная..., 2009). На основе этих данных можно предположить, что и все остальные образцы относятся к форме *tristis*. В пользу этой гипотезы могут свидетельствовать сведения о регистрируемом в настоящее время потоке сибирских генов на запад. Так, по данным Д. А. Шипилиной (2014), на юго-востоке зоны сим-

патрии преобладание сибирского генотипа прослеживается при анализе как митохондриальной (94.4%), так и яДНК (68.2%). В северо-западной части зоны признаки мтДНК также демонстрируют преобладание сибирского митотипа, по данным яДНК сибирские маркёры присутствуют у 59.4%, а также регистрации *Phylloscopus collybita tristis* и «*Ph. c. fulvescens*» в Европе в пролетный период, которые фиксируются начиная с середины XX в.

Следует отметить, что ISSR-анализ не позволил нам выявить и четких межвидовых отличий в исследуемой выборке. Образцы *Phylloscopus collybita* и *Ph. trochilus* в большинстве проведенных вариантов анализа, за исключением DAPC с использованием четырех главных компонент, находились в тесной связи друг с другом. Ранее

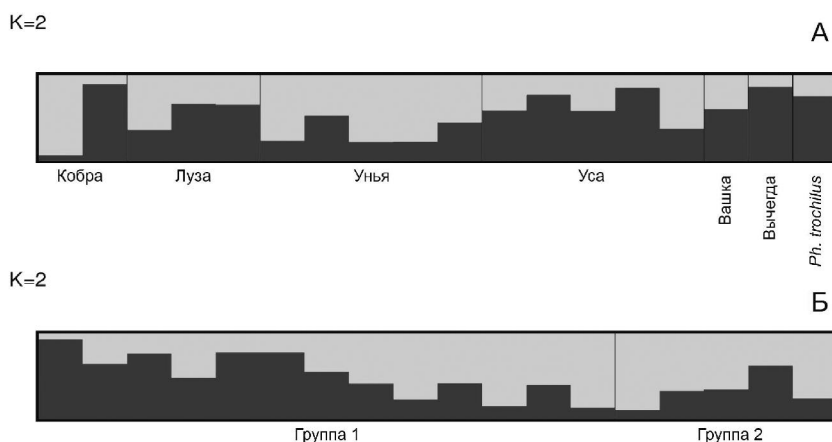


Рис. 5. Результаты байесовского анализа с помощью программы STRUCTURE (Documentation..., 2010) состава ISSR-локусов 17 образцов *Phylloscopus collybita* и одного образца *Ph. trochilus*: А – особи предварительно сгруппированы по географическому происхождению; Б – особи сгруппированы по алгоритму k-средних.

близкие филогенетические связи теньковки с восточной были показаны на мтДНК и яДНК (Amplified fragment..., 2002; Price, 2010).

Заключение

Резюмируя изложенное, можно предположить, что территория Республики Коми находится в области соприкосновения восточно-европейской и сибирской форм теньковки, о чем свидетельствуют данные по морфологической и акустической неоднородности популяции. Однако исследования популяции с помощью молекулярно-генетических методов (ISSR-анализ) не выявили пространственной дифференциации особей на территории региона ни в широтном, ни в долготном отношении, как и выраженной кластеризации, не зависимой от происхождения образцов. Теньковки являются представителями одной, возможно, сибирской формы. Для надежного анализа распространения форм пеночки-теньковки на территории Республики Коми необходимо проведение исследований с использованием других методов популяционной генетики с привлечением данных аллопатических популяций вида из Восточной Европы и Восточной Сибири.

Работа выполнена в рамках темы «Животный мир европейского северо-востока России в условиях хозяйственного освоения и изменения окружающей среды» № Гр 01201180857.

ЛИТЕРАТУРА

Внутривидовая изменчивость пеночки-теньковки (*Phylloscopus collybita*, Sylviidae, Aves) в зоне симпатрии сибирской и восточно-европейской форм на территории Республики Коми (по морфологическим, акустическим и генетическим данным) / Н. П. Селиванова, Д. А. Шипилина, А. А. Естафьев, И. М. Марова // Бюллетень МОИП. – 2014. – Т. 119, вып. 2. – С. 3–16.

Генетическая и вокальная дифференциация в гибридных зонах певчих птиц: сибирская и европейская теньковки (*Phylloscopus [collybita] tristis* и *Ph. [c.] abietinus*) на Южном Урале / И. М. Марова, В. В. Федоров, Д. А. Шипилина, В. Н. Алексеев // Доклады Академии наук. – 2009. – Т. 427, № 6. – С. 848–850.

Комарова, А. Ф. Гибридная популяция восточно-европейской и сибирской форм пеночки-теньковки (*Phylloscopus collybita abietinus*, *Ph. (c.) tristis*) в Пинежском заповеднике / А. Ф. Комарова, Д. А. Шипилина // Актуальные проблемы экологии и природопользования: сборник научных трудов / ред. Н. А. Черных. – Москва: Луч, 2010. – С. 239–243. – (Сборник трудов ежегодной Всероссийской научной конференции; вып. 12.)

Кривошапова, О. К. Подвидовой статус пеночки-теньковки (*Phylloscopus collybita*) в окрестностях Пинежского заповедника (на основании изучения структуры песни) [Электронный ресурс] / О. К. Кривошапова, В. А. Постникова // Вестник ВООП: Журнал биологического кружка Дарвиновского музея. – 2008. – Режим доступа: http://www.ecosystema.ru/voop/works/v12_06.htm.

Марова, И. М. Гибридизация сибирской и восточно-европейской теньковок в зоне вторичного контакта / И. М. Марова // X Всесоюзная орнитологическая конференция: материалы конференции: в 2 ч. – Ви-

тебск-Минск: Наука и техника, 1991. – Ч. 1. – С. 105–107.

Марова, И. М. О гибридизации сибирской и восточно-европейской теньковок в зоне их симпатрии / И. М. Марова, В. В. Леонович // Гибридизация и проблема вида у позвоночных: сборник трудов зоологического музея МГУ. – Москва: Изд-во МГУ, 1993. – Т. 30. – С. 147–163.

Марова, И. М. Распределение вокальных диалектов сибирской и восточно-европейской теньковок (*Phylloscopus collybita abietinus* и *Ph. c. tristis*) в зоне симпатрии на Южном Урале / И. М. Марова // Орнитологические исследования в северной Евразии: тезисы докладов XII Международной орнитологической конференции. – Ставрополь: Ставропольский государственный университет, 2006. – С. 329–330.

Марова, И. М. Распределение вокальных диалектов и возможная гибридизация сибирской *Phylloscopus (collybita) tristis* и восточно-европейской теньковок *Phylloscopus collybita abietinus* в зоне вторичного контакта / И. М. Марова // Современные проблемы биологической эволюции. К 100-летию Государственного Дарвиновского музея: материалы конференции. – Москва: ГДМ, 2007. – С. 115–117.

Марова, И. М. Структура населения и распределение вокальных диалектов пеночки-теньковки (*Phylloscopus collybita*) на Южном Урале / И. М. Марова, В. Н. Алексеев // Труды Южно-Уральского государственного природного заповедника. – Уфа: Принт Уфа, 2008. – Вып. 1. – С. 306–318.

Назаренко, А. А. Некоторые историко-биогеографические проблемы, связанные с Гималаями (на примере дендрофильной орнитофауны) / А. А. Назаренко // Журнал общей биологии. – 1985. – Т. 46, № 1. – С. 41–54.

Назаренко, А. А. О фаунистических циклах (вымирание – расселение – вымирание...) на примере дендрофильной орнитофауны Восточной Палеарктики / А. А. Назаренко // Журнал общей биологии. – 1982. – Т. 43, № 6. – С. 823–835.

Степанян, Л. С. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий / Л. С. Степанян; отв. ред. Д. С. Павлов. – Москва: Академкнига, 2003. – 808 с.

Шипилина, Д. А. Взаимоотношения восточно-европейской и сибирской теньковок (*Phylloscopus collybita abietinus*, *Ph. (c.) tristis*) в зоне симпатрии: морфологические, биоакустические и генетические аспекты: автореферат диссертации кандидата биологических наук: защищена 13.10.2014 / Д. А. Шипилина. – Москва: ФАН, 2014. – 27 с.

Acoustic and genetical differentiation in a wide zone of hybridization between siberian and east-european chiffchaffs (*Phylloscopus [collybita] tristis*, *Ph. c. abietinus*) / I. M. Marova, V. V. Fedorov, D. A. Shipilina, V. N. Alekseev // 25-th International ornithological congress: abstracts. – Brazil: Campos do Jordao, 2010. – P. 125.

Amplified fragment length polymorphism analysis identifies hybrids between two subspecies of warblers / S. Bench, A. Helbig, M. Salomon, I. Seibold // Molecular Ecology, 2002. – N 11. – P. 473–381.

CLUMPAK: a program for identifying clustering modes and packaging population structure inferences across K [Электронный ресурс] / N. M. Kopelman, J. Mayzel, M. Jakobsson, N. A. Rosenberg, I. Mayrose // Molecular Ecology Resources, 2015. – Режим доступа: <http://clumpak.tau.ac.il/>.

Detecting the number of clusters of individuals using the software structure: a simulation study / G. Evanno, S. Regnaut, J. Goudet // Molecular Ecology, 2005. – Vol. 14, N 8. – P. 2611–2620.

Documentation for STRUCTURE software : version 2.3. [Электронный ресурс] / J. K. Pritchard, W. Wen, D. Falush. – Режим доступа : http://pritchardlab.stanford.edu/structure_software/release_versions/v2.3.4.

Ehrich, D. AFLPdat : a collection of R functions for convenient handling of AFLP data / D. Ehrich // Molecular Ecology Notes. – 2006. – Vol. 6, N 3. – P. 603–604.

Inference of Population Structure Using Multilocus Genotype Data / J. K. Pritchard, M. Stephens, P. Donnelly // Genetics. – 2000. – Vol. 155, N 2. – P. 945–959.

Jakobsson, M. CLUMPP : a cluster matching and permutation program for dealing with label switching and multimodality in analysis of population structure / M. Jakobsson, N. A. Rosenberg // Bioinformatics. – 2007. – Vol. 23, N 14. – P. 1801–1806.

Jombart, T. ADEGENET 1.3-1 : new tools for the analysis of genome-wide SNP data / T. Jombart, I. Ahmed // Bioinformatics. – 2011. – Vol. 27, N 21. – P. 3070–3071.

Mantel, N. The Detection of Disease Clustering and a Generalized Regression Approach / N. Mantel // Cancer Research. – 1967. – Vol. 27, N 2. – P. 209–220.

Old World Flycatchers to Old World Warblers / F. Bairlein, P. Alstrom, R. Aymi, P. Clement, A. Dyrce, G. Gargallo, F. Hawkins, S. Madge, D. Pearson, L. Svensson // Handbook of the birds of the World ; edit. : J. del Hoyo, A. Elliott, D. Christie. – Lynx Edition, 2006. – Vol. 11. – 798 p.

Peakall, R. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research – an update / R. Peakall, P. E. Smouse // Bioinformatics. – 2012. – Vol. 28. – P. 2537–2539.

Phylogeny and species limits in the Palearctic Chiffchaff *Phylloscopus collybita* complex: mitochondrial genetic differentiation and bioacoustic evidence / A. J. Helbig, J. Martens, I. Seibold, F. Henning, B. Schottler, M. Wink // Ibis. – 1996. – Vol. 138, N 4. – P. 650–666.

Price, T. D. The roles of time and ecology in the continental radiation of the Old World leaf warblers (*Phylloscopus* and *Seicercus*) / T. D. Price // Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences. – 2010. – Vol. 365. – P. 1749–1762.

R Development Core Team R : a language and environment for Statistical Computing [Электронный ресурс] / R Development Core Team // Vienna : The R Foundation for Statistical Computing, 2008. – Режим доступа : <http://www.gnu.org/licenses/old-licenses/gpl-2.0.html>.

GENETIC POLYMORPHISM OF CHIFFCHAFF (*PHYLLOSCOPUS COLLYBITA*) IN THE KOMI REPUBLIC ACCORDING ISSR-ANALYSIS

N.P. Selivanova, A.A. Estafjev, I.O. Velegzhaninov, D.M. Shadrin, Y.I. Pylina

Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar

Summary. About 20 bird species are represented by European and Siberian forms in the Komi Republic. One of them is Chiffchaff (*Phylloscopus collybita*). The Komi Republic is located in the zone of overlapping ranges and possible hybridization of *Ph. c. abietinus* and *Ph. c. tristis*. Geographic heterogeneity in the distribution of these forms has been identified according to the acoustic and morphological analysis. Genetic polymorphism of Chiffchaff in the Komi Republic is still little studied. Genetic variability of Chiffchaff was studied on nuclear DNA (ISSR-analysis) of 17 tissue samples of birds from different parts of the Komi Republic. The analysis did not reveal any geographic patterns of the genetic diversity. We expect that genetically all the Chiffchaffs in the Komi Republic represent one form, possibly *tristis*.

Key words: Chiffchaff, genetic polymorphism, ISSR, Komi Republic