

**ПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ БОЛЬШОЙ КОНЮГИ,
AETHIA CRISTATELLA (ALCIDAE, CHARADRIIFORMES)**

О. С. Пшеничникова¹, П. А. Сорокин¹, А. В. Клёнова²

¹ *Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33*

² *Биологический факультет МГУ им. М. В. Ломоносова
Россия, 119991, Москва, Воробьевы горы, 1, стр. 12
E-mail: pshenichnikovaolesya@gmail.com*

Поступила в редакцию 09.06.14 г.

Популяционная изменчивость большой конюги, *Aethia cristatella* (Alcidae, Charadriiformes). – Пшеничникова О. С., Сорокин П. А., Клёнова А. В. – Большая конюга (*Aethia cristatella* Pallas, 1769) – это небольшая морская планктоноядная птица из семейства чистиковых, гнездящаяся на удаленных островах и побережьях северной Пацифики. Целью настоящей работы стало изучение популяционной структуры большой конюги с помощью анализа морфометрической изменчивости и полиморфизма двух типов генетических маркеров на основе материала, собранного в пяти точках Берингова моря и в трех точках Охотского моря. Был проведен генетический анализ фрагмента контрольного региона митохондриальной ДНК (длиной 408 п.н.) и четырех микросателлитных локусов ядерной ДНК и морфометрический анализ по сравнению веса тела, длины крыла, длины и высоты клюва, длины хохла и аурикулярной косицы. Было показано, что различия между популяциями большой конюги как по морфометрическим, так и по генетическим параметрам выражены очень слабо. По-видимому, изоляции между колониями данного вида не существует.

Ключевые слова: морские птицы, чистиковые, большая конюга, популяционная дифференциация, популяционно-генетическая структура, микросателлиты, митохондриальная ДНК, морфометрическая изменчивость.

Population variability of the crested auklet, *Aethia cristatella* (Alcidae, Charadriiformes). – Pshenichnikova O. S., Sorokin P. A., and Klenova A. V. – The crested auklet (*Aethia cristatella* Pallas, 1769) is a small planktivorous seabird breeding at remote islands and along the coastline of the North Pacific. The aim of this study was to determine the population structure of crested auklets by using analysis of its morphometric and genetic variability (two types of genetic markers). Samples collected at five sites of the Bering Sea and at three sites of the Sea of Okhotsk were analyzed. Genetic analysis of a mitochondrial control region fragment (408 b.p.) and four microsatellite loci was performed. The weight, wing length, bill length and depth, crest length, and auricular plume length were used as morphometric variables. Only slight differences between different populations were found out, by either genetic or morphometric variables. Obviously there is no isolation between the colonies of crested auklets. As for adult auklets high level of nest fidelity well documented, we suppose that gene flow could be realized by movements of young birds.

Key words: seabirds, auks, crested auklet, population structure, microsatellite, mitochondrial DNA, morphometric differentiation, level of dispersion.

ВВЕДЕНИЕ

Большая конюга – *Aethia cristatella* Pallas, 1769 (Alcidae, Aethini) – это небольшая, планктоноядная морская птица из семейства чистиковых. Ее распространение, так же как и многих других представителей семейства, ограничено Охотским

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ БОЛЬШОЙ КОНЮГИ

и Беринговым морями, а также заливом Аляска. В период размножения большая конюга формирует огромные колонии численностью до 1 миллиона особей на островах и побережьях северной Пацифики, а зиму проводит в двух основных зимовочных скоплениях, формирующихся в районе островов Курильской и Алеутской гряды (Jones, 1993 *a*; Gaston, Jones, 1998). Конюги – моногамные птицы, оба родителя принимают участие в инкубации единственного яйца и выкармливании птенца (Jones, 1993 *a*; Gaston, Jones, 1998). Большой конюге свойствен очень высокий уровень гнездового консерватизма – из года в год пары стремятся гнездиться на одних и тех же гнездовых участках (Зубакин, 1990; Jones et al., 2004). По результатам мечения птиц было установлено, что очень малый процент конюгов встречается вне участка мечения, что подчеркивает их высокую привязанность к месту и низкий уровень постоянной эмиграции (Зубакин, Зубакина, 1993; Jones et al., 2004).

В связи с тем, что большая конюга после окончания периода размножения покидает колонии и уходит в открытое море, где возможности исследователей крайне ограничены, она является одним из представителей морских птиц, о биологии которых вне периода размножения известно очень мало. На настоящий момент не ясно, каким образом происходит расселение молодых птиц по колониям, характерна ли для данного вида натальная филопатрия, происходит ли перемешивание птиц из различных колоний на зимовках (Gaston, Jones, 1998). Изучение популяционной структуры может помочь пролить свет на эти особенности биологии. Большая конюга считается монотипическим видом, хотя популяционная изменчивость вида до сих пор была практически не исследована (Jones, 1993 *a*; Gaston, Jones, 1998). На настоящий момент не было проведено никаких исследований генетической структуры данного вида. Размерные характеристики взрослых птиц были хорошо исследованы лишь для трех колоний Берингова моря (остров Булдырь, остров Св. Лаврентия и мыс Уляхпэн Чукотского полуострова) (Конюхов, 1993; Jones, 1993 *b*; Gaston, Jones, 1998) и для одной колонии Охотского моря (остров Талан) (Клёнова и др., 2012). Однако аккуратного сравнения фенотипических признаков взрослых особей большой конюги, происходящих с разных колоний, до сих пор выполнено не было.

Поэтому целью настоящей работы стало изучение популяционной структуры большой конюги с помощью анализа морфометрической изменчивости и полиморфизма двух типов генетических маркеров: фрагмента контрольного региона митохондриальной ДНК и четырех микросателлитных локусов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал был собран в период с 1988 по 2012 г. в ходе научных экспедиций на о-ве Талан (59.20° с.ш., 149.30° в.д.), о-ве Иона (56.24° с.ш., 143.22° в.д.), в районе Курильских островов (47.25° с.ш., 154.28° в.д.), на о-ве Медный (54.40° с.ш., 167.50° в.д.), в северо-восточной акватории Камчатки (далее Камчатка) (57.42° с.ш., 169.32° в.д.), на о-ве Булдырь (52.21° с.ш., 175.55° в.д.), о-ве Святого Лаврентия (63.30° с.ш., 170.30° з.д.) и на мысе Уляхпэн Чукотского п-ва, (64.23° с.ш., 173.54° з.д.) (рис. 1, табл. 1).

В районе Курильской гряды и в северо-восточной акватории Камчатки сбор материала производили в море от птиц, погибших в рыболовных сетях (см. рис. 1, табл. 1) (Артюхин и др., 2010). Места и время сбора материала, коллекторы и размеры выборок приведены в табл. 1.

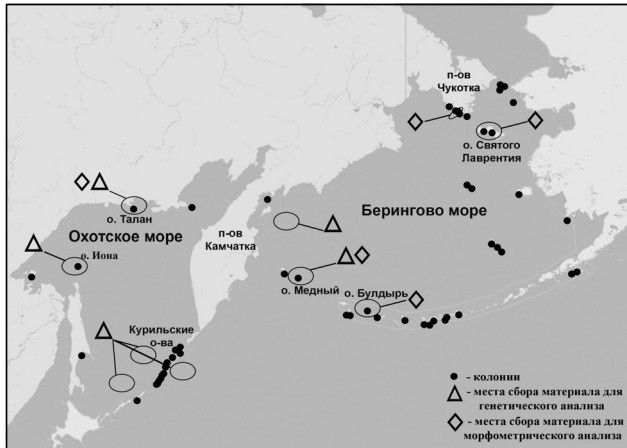


Рис. 1. Основные колонии большой конюги и места сбора материала для работы (картографические данные Яндекс©2014)

хищников (острова Медный и Иона) или в рыболовных сетях (в районе Курильских островов и в северо-восточных водах Камчатки) ($N = 49$). Практически все образцы для генетического анализа (за исключением образцов, собранных в северо-восточной акватории Камчатки) были собраны от размножающихся особей, так как они имели васкуляризированное наследное пятно или несли корм в подклюзичном мешке. Для генетического анализа мы использовали ДНК, полученную от 15 до 107 особей с каждого из пяти мест сбора материала, всего – 185 образцов (см. табл. 1).

Таблица 1

Описание мест сбора материала и объем выборок для всех типов анализа

Точка сбора	Год сбора	Коллектор	Генетический анализ (перья/ткани)	Анализ мтДНК	Анализ микро-сателлитов	Число промеренных птиц
Остров Талан	2008–2011	Клёнова А.В., Зубакин В.А., Зубакина Е.В.	101/6	73	20	73
Остров Иона	2009	Харитонов С.П.	21/1	7	22	–
Остров Медный	2011–2012	Клёнова А.В., Шиенок А.Н.	14/1	9	14	9
Остров Буддырь	2003	Зубакин В.А.	–	–	–	18
Остров Св. Лаврентия	2001–2004	Зубакин В.А.	–	–	–	25
Камчатка	1997–1998	Артюхин Ю.Б.	0/17	16	17	–
Курильские острова	1997	Артюхин Ю.Б.	0/24	23	24	–
Мыс Уляхпен	1988–1991	Конюхов Н.Б.	–	–	–	100

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ БОЛЬШОЙ КОНЮГИ

Выделение ДНК проводилось с использованием набора Diatom DNA Prep 100 («Изоген», Москва) согласно протоколу изготовителя. Амплификацию фрагмента контрольного региона митохондриальной ДНК длиной в 408 п.н. проводили с праймерами CGL-001 и CGH-549, разработанными для чистиков (*Cepphus spp.*) (Kidd, Friesen, 1998), в амплификаторе BioRad Tetrad 2 (Biorad, США). Полимеразная цепная реакция (ПЦР) состояла из следующих этапов: 1) начальная денатурация при 94°C в течение 180 с; 2) денатурация при 94°C в течение 15 с; 3) отжиг праймеров при 58°C в течение 20 с; 4) синтез при 72°C в течение 45 с (40 циклов из этапов 2 – 4); 5) конечный синтез при 72°C в течение 10 мин. Контроль качества продуктов ПЦР проводили электрофорезом в 1.5% агарозном геле. ПЦР продукты очищали переосаждением в спирте. Секвенирование производили на автоматическом секвенаторе ABI 3130 (Applied Biosystems, США) с набором BigDye Terminator kit 3.1 (Applied Biosystems, США).

Амплификацию четырех микросателлитных локусов ядерной ДНК проводили с праймерами Apy03, Apy06, Apy07, Apy10, разработанными для малой конюги (*Aethia pygmaea*) согласно протоколу (Dawson et al., 2005). Прямые праймеры были помечены флуоресцентной краской (Apy03fam, Apy06fam, Apy07tamra, Apy10tamra). Праймеры Apy03, Apy07 и Apy10 амплифицировали в мультиплексе. Длины микросателлитов определяли на автоматическом секвенаторе ABI PRISM 3130 с использованием стандарта длины Liz 500 с помощью программы GeneMapper v. 4.0 (Applied Biosystems, США).

Выравнивание и редактирование последовательностей фрагмента контрольного региона мтДНК проводили вручную в программе BioEdit 7.05 (Hall, 1999). Для каждой исследованной географической группировки в пакете программы Arlequin 3.5.1.2. (Excoffier, Lischer, 2010) рассчитывали гаплотипическое (H) (Nei, 1987) и нуклеотидное (π) (Tajima, 1993) разнообразия для того, чтобы оценить уровень внутривидовой генетической изменчивости. Для оценки степени генетической дифференциации между популяциями (F_{ST}), использовали молекулярный дисперсионный анализ (analysis of molecular variance, AMOVA) с эволюционной моделью Тамура – Неи (Tamura – Nei model, TrN+G+I, I=0,7, G=0,7). Эта модель была выявлена как наиболее подходящая для наших данных по информационному критерию Акаике после анализа в программе Modeltest (Posada, Crandall, 1998). Реконструкцию филогенетических связей производили с помощью программы Network 4.6.1.1 (Bandelt et al., 1999).

Оценку полиморфизма исследуемых микросателлитных локусов проводили подсчетом числа аллелей для каждого локуса, ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготности, степени информативности полиморфизма (polymorphism information content, PIC) и проверку на соответствие данных равновесию Харди – Вайнберга в программе CERVUS 3.0.3 (Kalinowski et al., 2007). Индекс генетической дифференциации (R_{ST}) и его уровень значимости (P) между парами популяций рассчитывали с помощью молекулярного дисперсионного анализа в пакете программы Arlequin 3.5.1.2. Степень генетической дифференциации оценивали также с помощью Байесовского анализа кластеризации популяции (Bayesian population clustering analysis) в программе STRUCTURE 2.3.4. (Pritchard et al., 2000) с использованием

модели Admixture, которая предполагает перемешивание особей из разных популяций и модель коррелирующих частот аллелей (число записей за 1 цикл 100000, число циклов 1000000). Также мы использовали модель LOCPRIOR, которая позволяет работать с небольшим количеством локусов и выявляет слабые генетические различия между группировками.

Для получения данных для морфометрического анализа птиц отлавливали петлями на камнях на участках поверхности колонии или сетями, закрывающими отверстия гнездовых камер. Все отловленные птицы были окольцованы пронумерованными стальными кольцами и/или уникальной комбинацией трехцветных пластиковых колец. От конюг с островов Талан и Медный помимо промеров также брали перья для генетического анализа. Сразу после поимки птиц взвешивали (с точностью до 1 г), а также промеряли длину расправленного крыла, длину (от кончика клюва до края оперения в основании клюва) клюва и его высоту (от проксимальной части надклювья до угла подклювья), длину хохла (длина самого длинного пера хохла) и длину аурикулярной косицы. Все линейные промеры были выполнены с помощью штангенциркуля с точностью до 0.1 мм. Для анализа использовали только измерения от размножающихся птиц. На о-ве Св. Лаврентия параметры орнаментации не измеряли. Всего в анализе использовали измерения от 9 – 100 особи с каждого из пяти островов, всего от 225 птиц (см. табл. 1).

Анализ морфометрической изменчивости проводили в статистическом пакете STATISTICA 8.0 (StatSoft, Tulsa, OK, USA). Все проведенные тесты были двусторонними, все средние величины приведены как среднее \pm SD, а различия считались статистически значимыми в случае, когда уровень значимости были меньше 0.05 ($P < 0.05$). Поскольку распределение значений всех измерений для каждой колонии не отличалось от нормального ($P > 0.05$, критерий Колмогорова – Смирнова (Kolmogorov – Smirnov test)), мы могли проводить параметрические тесты. Для сравнения изменчивости шести морфометрических параметров между колониями мы использовали однофакторный дисперсионный анализ (one-way ANOVA). Для того чтобы оценить степень статистической значимости анализа при множественных сравнениях, мы применяли последовательную поправку Бонферрони (Rice, 1989).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В результате работы было получено 128 последовательностей фрагмента контрольного региона митохондриальной ДНК длиной в 408 п.н., из них 73 – с о-ва Талан, 7 – с о-ва Иона, 9 – с о-ва Медный, 16 – из северо-восточной акватории Камчатки, 23 – из района Курильских островов (NCBI № KJ409697-KJ409771 и KJ858524-KJ858576). Значения, характеризующие генетический полиморфизм фрагмента контрольного региона мтДНК каждой популяции: число гаплотипов, а также величины гаплотипического (H) и нуклеотидного (π) разнообразия, представлены в табл. 2. Статистически значимые различия гаплотипов были отмечены только для птиц с островов Медный и Талан ($F_{ST} = 0.09$, $P < 0.05$), однако на выявление данных различий мог оказать влияние маленький размер выборки с о-ва Медный ($N = 9$). При анализе результатов построения медианной сети (рис. 2)

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ БОЛЬШОЙ КОНЮГИ

также видно отсутствие каких-либо группировок, что свидетельствует о слабой генетической дифференциации по мтДНК.

Таблица 2

Характеристика генетического полиморфизма контрольного региона мтДНК различных точек ареала большой конюги

Параметры	О-в Талан	П-в Камчатка	Курильские острова	О-в Медный	О-в Иона
Число образцов	73	16	23	9	7
Число гаплотипов	71	16	23	9	6
π	0.014±0.008	0.013±0.008	0.013±0.008	0.012±0.008	0.019±0.012
H	1.000±0.002	1.000±0.022	1.000±0.013	1.000±0.052	0.952±0.096

Также были получены данные по полиморфизму 4 локусов микросателлитов для 183 образцов. Все четыре локуса были полиморфны, число аллелей составляло 11 – 18 для разных локусов. Значения PIC, характеризующие уровень информативности полиморфизма, составили 0.744 – 0.898, что свидетельствует об их высокой информативности для популяционных исследований. Все они незначительно отклонялись от состояния равновесия Харди – Вайнберга. Индекс генетической дифференциации R_{ST} показал отсутствие статистически значимых различий между популяциями ($P > 0.05$ для всех значений R_{ST}). В программе STRUCTURE для предполагаемого числа генетических кластеров $K = 1 - 10$ рассчитывалось значение лог-правдоподобия $\ln Pr(X|K)$. Минимальное значение этого параметра отмечалось при $K = 1$, что соответствует отсутствию генетической структуры. Использование модели LOCPRIOR к изменению результатов не привело.

Таким образом, нами не было обнаружено статистически значимых различий между колониями большой конюги ни по изученному фрагменту контрольного региона мтДНК, ни по микросателлитам. Сходные результаты по митохондриальной и ядерной ДНК позволяют

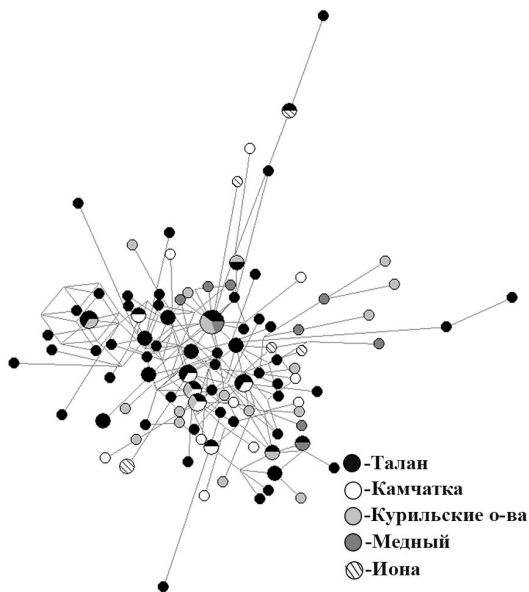


Рис. 2. Медианная сеть гаплотипов мтДНК большой конюги. Длина ветвей пропорциональна числу мутаций, разделяющих гаплотипы, диаметр кругов – количеству особей, у которых был отмечен данный гаплотип. Заливка круга показывает географическое происхождение гаплотипа

предположить, что такой изоляции не существует в настоящее время и не существовало ранее.

Известно, что для взрослых особей большой конюги характерен высокий уровень гнездового консерватизма (Зубакин, 1990; Jones et al., 2004; Klenova et al., 2012). В связи с этим мы можем предположить, что обмен генами между колониями осуществляется главным образом за счет перемещения молодых птиц. Среди других морских птиц встречаются примеры как наличия, так и отсутствия популяционной дифференциации. Так, например, у старика (*Synthliboramphus antiquus*), тихоокеанской тонкоклювой кайры (*Uria aalge*), белоголового (*Thalassarche cauta*) и сероголового альбатроса (*T. chrysostoma*) не было обнаружено различающихся популяций (Moum et al., 1991; Burg, Croxall, 2001; Pearce et al., 2002; Abbott, Double, 2003). И, напротив, для алеутского пыжика (*Ptychoramphus aleuticus*), тупиканосорога (*Cerorhinca monocerata*), белошапочного (*T. steadi*) и чернобрового альбатроса (*T. melanophris*) были отмечены генетически различные популяции (Burg, Croxall, 2001; Abbott, Double, 2003; Wojczulanis-Jakubas et al., 2010; Wallace, 2012; Abbott et al., 2014).

Однофакторный анализ ANOVA выявил слабые географические различия по параметрам размеров тела (табл. 3). Вес птицы, длина крыла, длина и высота клюва слегка варьируют от колонии к колонии. Конюги с о-ва Талан были достоверно тяжелее и имели более длинные крылья по сравнению с птицами с о-ва Булдырь и мыса Уляхпен ($P < 0.0083$, ANOVA) (см. табл. 3). Кроме того, для особей с о-ва Булдырь был характерен менее высокий клюв, чем для конюг, гнездящихся на островах Талан и Св. Лаврентия и на мысе Уляхпен ($P < 0.0083$, ANOVA). По параметрам орнаментации большие конюги, гнездящиеся в разных географических точках, не различались.

Таблица 3

Описательная статистика (Среднее \pm SD) и результаты однофакторного дисперсионного анализа ANOVA (F -значение) изменчивости морфометрических параметров большой конюги

Параметры	Среднее \pm SD					F
	О-в Талан	О-в Медный	О-в Булдырь	О-в Св. Лаврентия	Мыс Уляхпен	
N	73	9	18	25	100	
Вес, г	264 \pm 21 ^a	243 \pm 16 ^{a, б}	245 \pm 15 ^б	260 \pm 19 ^{a, б}	252 \pm 18 ^б	6.3*
Длина крыла, мм	144.9 \pm 3.3 ^a	144.8 \pm 4.0 ^{a, б}	140.9 \pm 3.5 ^б	143.0 \pm 3.9 ^{a, б}	143.5 \pm 4.6 ^{a, б}	4.0*
Длина клюва, мм	12.3 \pm 0.7 ^a	11.9 \pm 0.6 ^{a, б}	11.5 \pm 0.6 ^б	12.2 \pm 0.6 ^a	12.3 \pm 0.7 ^a	6.0*
Высота клюва, мм	11.6 \pm 1.1 ^{a, б}	11.5 \pm 0.8 ^{a, б}	10.8 \pm 0.6 ^a	11.7 \pm 0.9 ^{a, б}	12.0 \pm 1.1 ^б	6.5*
Длина хохла, мм	39.6 \pm 5.4 ^a	41.7 \pm 4.1 ^a	41.5 \pm 5.0 ^a	–	–	1.3
Длина косицы, мм	26.7 \pm 4.1 ^a	26.0 \pm 3.7 ^a	29.1 \pm 3.7 ^a	–	–	3.0

Примечание. Одинаковые надстрочные индексы обозначают отсутствие достоверных ($P > 0.0083$, после учета поправки Бонферрони) различий между популяциями при попарном сравнении с помощью пост-хок Туки тест (post-hoc Tukey HSD test).

Стоит отметить, что выявленные различия были очень невелики ($F = 4.0 - 6.5$ для разных параметров). Мы предположили, что такие незначительные различия

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ БОЛЬШОЙ КОНЮГИ

морфометрических параметров могут отражать экологические особенности колоний, в частности, вариабельность кормовых условий и демографическую структуру размножающейся популяции. К примеру, вес большой конюги может зависеть от расстояния между колонией гнездования и местом кормления, а также от концентрации планктона (Н. Б. Конюхов, личное наблюдение). На длину крыла может оказывать влияние характер поверхности колонии, в зависимости от этого перья крыла могут в разной степени стираться. Кроме того, было показано, что степень выраженности орнаментации и размер риктальных пластин может увеличиваться с возрастом (Jones et al., 2000). Таким образом, морфометрические различия, выявленные в нашем исследовании, могут отражать различия между популяциями, связанные с возрастным составом популяции и экологическими факторами (а не с генетическими отличиями).

Среди других видов чистиковых существуют примеры как наличия, так и отсутствия морфометрической популяционной изменчивости. Так, популяции малой конюги, близкого большой конюге вида, очень сильно различаются по морфометрическим параметрам (Feinstein, 1959; Klenova et al., 2013). При этом различия оказались настолько велики, что перекрытие между популяциями по некоторым параметрам (весу, длине цевки) полностью отсутствует (Klenova et al., 2013). Сильные различия по морфометрическим параметрам отмечали также для двух подвидов алеутского пыжика (Wallace, 2012). Атлантический тупик (*Fratercula arctica*) также демонстрирует географическую морфометрическую изменчивость (Gaston, Jones, 1998; Moen, 1991). У белобрюшки (*Cyclorhynchus psittacula*), конюги-крошки (*Aethia pusilla*), тупика-носорога, ипатки (*Fratercula corniculata*) и топорка (*F. cirrhata*), напротив, морфометрической изменчивости не отмечали (Gaston, Jones, 1998).

Таким образом, результаты нашего исследования позволяют предположить отсутствие изоляции между колониями большой конюги. Птицы, появившиеся на свет на разных островах, возможно, зимуют в смешанных группах. Наши данные согласуются с результатами недавнего исследования по изучению перемещений взрослых больших конюг вне периода гнездования с помощью геолокаторов. Несмотря на маленький размер выборки, данная работа впервые показала, что вне периода размножения большие конюги могут свободно перемещаться по всему ареалу при отсутствии явных миграционных путей (Robinson, Jones, 2013). Мы предполагаем, что молодые птицы могут присоединяться к стаям взрослых конюг и перемещаться вместе с ними как в пределах Берингова и Охотского морей, так и на территории ближайших вод Северной Пацифики. Весной молодые большие конюги, вероятно, могут оказаться далеко от их родной колонии. Возможно, они выбирают колонию для гнездования в возрасте 2 – 3 лет. После этого взрослые особи уже способны запоминать места гнездования и пути к выбранной колонии и возвращаться на нее из года в год. Последнее было показано для взрослых больших конюг, гнездящихся на разных островах (Зубакин, 1990; Jones et al., 2004).

В ряде работ было показано, что на формирование популяционной структуры могут оказывать влияние особенности поведения при дисперсии и питании, а также распределение птиц вне периода размножения (Burg, Croxall, 2001; Abbott,

Double, 2003; Friesen, 2007; Abbott et al., 2014). Так, например, виды альбатросов представляют собой примеры как генетически однородных панмиктических популяций (сероголовый и белошапочный альбатросы), так и четко дифференцируемых популяций (черноголовый и белоголовый альбатросы) (Burg, Croxall, 2001; Abbott, Double, 2003). Авторы исследования объясняют это различиями в поведении при кормлении и дисперсии: первые являются пелагическими видами, питающимися далеко от колоний гнездования, в то время как вторые являются неретическими видами и добывают корм в прибрежной полосе (Burg, Croxall, 2001). Ряд колоний гнездования большой конюги расположен в замерзающих водах (Gaston, Jones, 1998). Более того, в течение периода размножения большая конюга может совершать перелеты за кормом до 100 км. Они предпочитают кормиться в зонах стратификации вод, где поддерживается постоянная высокая концентрация зоопланктона (Gaston, Jones, 1998). Следовательно, большие конюги, особенно особи, гнездящиеся на северных колониях, с большой вероятностью будут активно перемещаться в течение всего года. Таким образом, отсутствие различающихся популяций у большой конюги может объясняться их поведением при расселении: это пелагический вид, который кормится вдоль фронтальных систем, поэтому молодые птицы склонны улетать далеко от родных колоний в течение первого года жизни.

Таким образом, мы не выявили межпопуляционной изменчивости у большой конюги по выбранным генетическим маркерам. Так как для взрослых особей большой конюги характерен высокий уровень гнездового консерватизма, вероятно, обмен генами между географическими популяциями происходит главным образом за счет перемещения молодых птиц, еще не выбравших места для гнездования.

Авторы выражают благодарность В. А. Зубакину, Е. В. Зубакиной, Ю. Б. Артюхину, С. П. Харитонову, Н. Б. Конюхову и А. Н. Шиенку за предоставленный материал. Также мы очень признательны В. Н. Бурканову, М. Е. Гольцману, Е. Г. Мамаеву, А. В. Кузнецовой, А. В. Андрееву и Е. Ю. Голубевой за оказание помощи при организации экспедиций на острова Медный и Талан. Кроме того, мы выражаем благодарность сотрудникам Кабинета методов молекулярной диагностики, в частности М. В. Холодовой, за помощь в освоении лабораторных методов исследования и анализе результатов.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта Президента РФ (проект № МК-1781-2012.4) и Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 14-04-01138а, 12-04-00414а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Артюхин Ю. Б., Бурканов В. Н., Никулин В. С. Прилов морских птиц и млекопитающих на дрейфтерном промысле лососей в северо-западной части Тихого океана. М. : Скорость Света, 2010. 264 с.

Зубакин В. А. Некоторые аспекты гнездовой биологии и социального поведения большой конюги (*Aethia cristatella*) // Изучение морских колониальных птиц в СССР (информационные материалы) / под ред. А. Я. Кондратьева / Ин-т биологических проблем Севера ДВО АН СССР. Магадан, 1990. С. 9 – 13.

Зубакин В. А., Зубакина Е. В. Наблюдения за меченными чистиковыми птицами на острове Талан, Охотское море // Морские птицы Берингии. 1993. Т. 1. С. 48 – 49.

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ БОЛЬШОЙ КОНЮГИ

Клёнова А. В., Зубакин В. А., Зубакина Е. В., Колесникова Ю. А. Проявление признаков индивидуальности и пола в криках саморекламиривания родственных видов конюг (Charadriiformes, Alcidae) : большой конюги (*Aethia cristatella*) и белобрюшки (*Cyclorhynchus psittacula*) // Зоол. журн. 2012. Т. 91, № 7. С. 869 – 880.

Конюхов Н. Б. Сравнительная биология некоторых видов закрытогнездящихся чистиковых : дис. ... канд. биол. наук. М., 1993. 190 с.

Abbott C. L., Double M. C. Phylogeography of shy and white-capped albatrosses inferred from mitochondrial DNA sequences : implications for population history and taxonomy // Molecular Ecology. 2003. Vol. 12. P. 2747 – 2758.

Abbott C. L., Millikin R. L., Hipsner M. J., Hatch S., Ito M., Watanuki Y., Burg T. M. Genetic structure of rhinoceros auklets, *Cerorhinca monocerata*, breeding in British Columbia, Alaska and Japan // Marine Biology. 2014. Vol. 161. P. 275 – 283.

Bandelt H. J., Forster P., Rohlf A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Molecular Biology and Evolution. 1999. Vol. 16, № 1. P. 37 – 48.

Burg T. M., Croxall J. P. Global relationships amongst black-browed and grey-headed albatrosses : analysis of population structure using mitochondrial DNA and microsatellites // Molecular Ecology. 2001. Vol. 10. P. 2647 – 2660.

Dawson D. A., Hunter F. M., Pandhal J., Buckland R., Parham A., Jones I. L., Bradshaw M., Jehle R., Burke T. Assessment of 17 new whiskered auklet (*Aethia pygmaea*) microsatellite loci in 42 seabirds identifies 5 – 15 polymorphic markers for each of nine Alcinae species // Molecular Ecology Notes. 2005. Vol. 5. P. 289 – 297.

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 // Molecular Ecology Resources. 2010. Vol. 1. P. 564 – 567.

Feinstein B. Geographic variation in the Whiskered Auklet // The Auk. 1959. Vol. 76, № 1. P. 60 – 67.

Friesen V. L. New roles for molecular genetics in understanding seabird evolution, ecology and conservation // Marine Ornithology. 2007. Vol. 35. P. 89 – 96.

Gaston A. J., Jones I. L. The Auks. Alcidae // Birds families of the world. Oxford : Oxford University Press, 1998. P. 242 – 252.

Hall T. A. BioEdit : a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // Nucleic Acids Symposium Series. 1999. Vol. 41. P. 95 – 98.

Jones I. L. Crested Auklet // The Birds of North America. 1993 a. № 70. 16 p.

Jones I. L. Sexual differences in bill shape and external measurements of Crested Auklets // The Wilson Bulletin. 1993 b. Vol. 105, № 3. P. 525 – 529.

Jones I. L., Hunter F. M., Fraser G. Patterns in variation of ornaments of Crested Auklets *Aethia cristatella* // J. of Avian Biology. 2000. Vol. 31. P. 119 – 127.

Jones I. L., Hunter F. M., Robertson G. J., Fraser G. Natural variation in the sexually selected feather ornaments of crested auklets (*Aethia cristatella*) does not predict future survival // Behavioral Ecology. 2004. Vol. 15, № 2. P. 332 – 337.

Kalinowski S. T., Taper M. L., Marshall T. C. Revising how the computer program CERVUS accommodates genotyping error increases success in paternity assignment // Molecular Ecology. 2007. Vol. 16. P. 1099 – 1006.

Kidd M. G., Friesen V. L. Sequence variation in the Guillemot (Alcidae : *Cephus*) Mitochondrial control region and its nuclear homolog // Molecular Biology and Evolution. 1998. Vol. 15, № 1. P. 61 – 70.

Klenova A. V., Zubaikin V. A., Zubakina E. V. Inter- and intra-season stability of vocal individual signatures in a social seabird, the crested auklet // Acta Ethologica. 2012. Vol. 15, iss. 1. P. 141 – 152.

Klenova A. V., Konyukhov N. B., Andreev A. V., Kharitonov S. P., Zubakin V. A., Shienok A. N. Between-population variability in body size and acoustic communication of Whiskered auklet (*A. pygmaea*) // Pacific Seabird Group 40th Annual Meeting : Abstracts. Portland, 2013. P. 37.

Moen S. M. Morphological and genetic variation among breeding colonies of the Atlantic puffin (*Fratercula arctica*) // The Auk. 1991. Vol. 108, № 4. P. 755 – 763.

Moum T., Erikstad K. E., Bjorklid E. Restriction fragment analysis of mitochondrial DNA in Common Murres, *Uria aalge*, from four Norwegian seabird colonies // Canadian J. of Zoology. 1991. Vol. 69. P. 1577 – 1584.

Nei M. Molecular Evolutionary Genetics. New York : Columbia University Press, 1987. 512 p.

Pearce R. L., Wood J. J., Artukhin Y., Birt T. P. Mitochondrial DNA suggests high gene flow in ancient murrelets // The Condor. 2002. Vol. 104. P. 84 – 91.

Posada D., Crandall K. A. MODELTEST : testing the model of DNA substitution // Bioinformatics. 1998. Vol. 14, № 9. P. 817 – 818.

Pritchard J. K., Stephens M., Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data // Genetics. 2000. Vol. 155. P. 945 – 959.

Rice W. R. Analyzing tables of statistical tests // Evolution. 1989. Vol. 43. P. 223 – 225.

Robinson J. L., Jones I. L. Year-round spatial and temporal distribution of a small, diving seabird, the Crested Auklet (*Aethia cristatella*), originating from a breeding site at Buldir Island, Aleutian Islands // Pacific Seabird Group 40th Annual Meeting : Abstracts. Portland, 2013. P. 61.

Tajima F. Measurement of DNA polymorphism // Mechanisms of molecular evolution. Introduction to molecular paleopopulation biology / eds. N. Takahata, A.G. Clark. Tokyo : Japan Scientific Societies Press, 1993. P. 37 – 59.

Wallace S. J. Testing the role of Baja California generating biodiversity : a test case characterizing the population genetic structure of Cassin's auklet (*Ptychoramphus aleuticus*) : M.S. thesis. Kingston, Canada. 2012. 77 p.

Wojczulanis-Jakubas K., Jakubas D., Welcker J., Harding A. M. A., Karnovsky N. J., Kidawa D., Steen H., Stempniewicz L., Camphuysen C. J. Body size variation of a high-Arctic seabird : the dovekie (*Alle alle*) // Polar Biology. 2010. Vol. 34, № 6. P. 847 – 854.