

УДК 575.17:598.241

МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ В ИЗУЧЕНИИ И СОХРАНЕНИИ ПОПУЛЯЦИОННЫХ ГЕНОФОНДОВ ЖУРАВЛЕЙ (Gruidae, Aves)

© 2022 г. Е. А. Мудрик¹, *, Д. В. Политов¹

¹Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, Москва, Россия

*e-mail: mudrik@vigg.ru

Поступила в редакцию 06.07.2022 г.

После доработки 16.07.2022 г.

Принята к публикации 18.07.2022 г.

Обзор посвящен направлениям и промежуточным итогам изучения популяционных генофондов журавлей с использованием молекулярно-генетических технологий. Приведены данные о таксономии и филогении семейства Gruidae, внутривидовой генетической структуре, популяционно-генетическом разнообразии и дифференциации разных видов журавлей – от наиболее многочисленных до находящихся под угрозой исчезновения. Показана эффективность применения ДНК-маркеров для анализа межвидовой гибридизации, адаптивной изменчивости, определения пола и мониторинга разведения и реинтродукции редких видов. Обсуждаются генетически обоснованные рекомендации и стратегии по сохранению популяционных генофондов журавлей в природе и искусственно созданных условиях.

Ключевые слова: *Anthropoides*, *Antigone*, *Grus*, *Balearica*, *Bugeranus*, *Leucogeranus*, филогеография, генетическая структура популяций, природоохранная генетика

DOI: 10.31857/S004213242205009X

ВВЕДЕНИЕ

Журавли – всем известные культовые птицы. Их удивительные танцы и песни, верность партнеру (моногамность), привязанность месту рождения и гнездования (филопатрия), большая продолжительность жизни, эффектная внешность, интеллект и интригующие миграции легли в основу многочисленных произведений культуры и искусства у разных народов мира. При всем внимании и любви человека к этим знакомым ему птицам, их биология во всем мире была практически не изученной до 1970-х гг., а антропогенное воздействие на среду обитания и неправомерная деятельность в отношении самих журавлей привели к тому, что большинство видов сейчас находится под охраной – в категориях от уязвимых до находящихся под угрозой полного исчезновения (Crane Conservation..., 2019). Разработка и развитие молекулярно-генетических методов внесли значительный вклад в изучение и сохранение журавлей. Получена новая информация о таксономическом положении этой группы птиц и филогенетических связях в семействе Журавлиные (Gruidae), внутривидовой и популяционно-генетической структуре, демографической истории, адаптивной изменчивости, межвидовой гибридизации, половой детерминации и особенно

стях репродуктивной сферы. Примеры индивидуальной генетической идентификации журавлей в природе и искусственных популяциях позволили выявить некоторые особенности социального поведения этих птиц. Использование молекулярно-генетических подходов в разведении и реинтродукции редких видов журавлей повышает эффективность программ по их сохранению и увеличению численности. Однако для разных видов журавлей перечисленные задачи решены неравномерно, а для некоторых – и вовсе не начаты.

Цель статьи – обзор областей применения молекулярно-генетических методов и достигнутых успехов в изучении и сохранении популяционных генофондов журавлей.

КАРИОТИП, РАЗМЕР ГЕНОМА, КОЛИЧЕСТВО ДНК У ЖУРАВЛЕЙ И ТИПЫ МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИХ МАРКЕРОВ В ИХ ИЗУЧЕНИИ

Кариотип журавлей, охарактеризованный на примере американского (*Grus americana*) и двух подвидов канадского журавлей – большого (*G. canadensis tabida*) и миссисипского (*G. c. pulla*), представлен формулой $2n = 78 + 2$ (78 аутосом и половые хромосомы ZZ и ZW) (Goodpasture et al., 1992;

Rasch, 2006). Количество ДНК в ядре клетки крови у самцов на 3–4% больше, чем у самок, и в среднем для всех 15 видов журавлей составляет около 1.5 пг (Rasch, 2006). Размер генома журавлей находится в пределах, установленных для других видов птиц (0.96–2.2 Гб) (Zhang et al., 2014): 1.33 Гб у черношейного (*G. nigricollis*) (Zhou et al., 2019), 1.146 Гб у японского (*G. japonensis*) (Lee et al., 2020) и 1.13 Гб у восточного венценосного (*Balearica regulorum*) (Zhang et al., 2014). Отметим, что геном птиц гораздо меньше, чем у остальных позвоночных животных, предположительно для более быстрой регуляции генов во время управляемого полета (Zhang et al., 2014).

Молекулярно-генетические маркеры, используемые для изучения разных аспектов биологии живых организмов, можно поделить на селективно нейтральные, изменчивость которых не подвержена действию отбора и не связана с адаптацией, и функционально значимые — находящиеся под действием естественного отбора и определяющие адаптацию и устойчивость организмов. К первой группе относятся прямые и опосредованные маркеры изменчивости ДНК (ядерные микросателлитные локусы, частично — одонуклеотидные полиморфизмы (SNP), селективно нейтральные аллозимные локусы, митохондриальная ДНК), ко второй — гены-кандидаты устойчивости к неблагоприятным воздействиям среды, преселектированные SNP, гены иммунного ответа, селективно нагруженные аллозимы. Кроме того, на раннем этапе развития молекулярных технологий использовались неспецифические (анонимные) мультилокусные маркеры (RAPD, ISSR), роль которых сводилась к “фингерпринтингу” и оценке уровней дивергенции без непосредственной возможности определять, в какой части генома локализованы полиморфизмы. Вышеупомянутые классы маркеров в той или иной степени разработаны для изучения разных видов журавлей. Наиболее современные исследования полных геномов (Zhou et al., 2019; Lee et al., 2020) и транскриптомов (Ye et al., 2021) журавлей пока единичны.

Первые данные о генетической структуре и филогении журавлей были получены с помощью ДНК–ДНК-гибридизации (Ingold et al., 1989; Krajewski, 1989), аллозимов (Dessauer et al., 1992), минисателлитного анализа (Love, Deininger, 1992) и ДНК-фингерпринтинга (Longmire et al., 1992; Tokarskaya et al., 1994, 1995, 1999). Сейчас эти маркеры не используются, но они стали основой для дальнейшего развития исследований с применением секвенирования мтДНК и анализа специфических маркеров ядерной ДНК, по которым получен основной массив данных по внутривидовой генетической структуре и межвидовых взаимоотношениях журавлей.

ТАКСОНОМИЯ И ФИЛОГЕНИЯ СЕМЕЙСТВА ЖУРАВЛИНЫЕ (Gruidae)

Таксономия отряда Журавлеобразных (Gruiformes) неоднократно подвергалась ревизии. В настоящее время с помощью сочетания методов морфологической систематики и молекулярной филогении установлено, что отряд представлен пятью семействами: Пастушковые (Rallidae), Журавлиные (Gruidae), Арамовые (Aramidae), Трубочи (Psophiidae) и Лапчатогогие (Heliornithidae) (Fain et al., 2007).

К. Линней выделял шесть видов журавлей, которые были отнесены им к роду цапель (*Ardea*), что в настоящее время представляет чисто исторический интерес. Долгое время использовалась система, основанная на морфологии, в которой выделялись роды *Balearica* (венценосные журавли), *Bugeranus* (сережчатый журавль), *Anthropoides* (красавка и африканская красавка), а все остальные виды объединялись в род *Grus* (Peters, 1934). Близкая к современной классификация 15 видов журавлей была составлена Арчибальдом (Archibald, 1976) на основе сходства унисонального крика их представителей. Последующие филогенетические реконструкции с использованием морфологических и молекулярно-генетических маркеров, включая байесовскую кластеризацию полных митохондриальных геномов (Krajewski et al., 2010), внесли лишь некоторые уточнения в систему Арчибальда (Krajewski, 2019).

Согласно кластеризации митохондриальных геномов, семейство Журавлиные представлено двумя монофилетическими подсемействами — Венценосные журавли (Balearicinae) и Журавли (Gruinae), дивергировавшие 31–37 млн лет назад в позднем олигоцене с последующим разделением видов в неогене (Krajewski et al., 2010). Внутри Gruinae 12–14 млн лет назад произошло отделение стерха, что послужило основанием вывести этот вид из рода *Grus* в род *Leucogeranus*. Остальные виды подсемейства формируют четыре клады: 1) Канадский журавль (*Grus canadensis*); 2) Антигона — индийский (*G. antigone*), австралийский (*G. rubicunda*) и даурский (*G. vipio*) журавли; 3) сестринские таксоны *Bugeranus* (сережчатый журавль) + *Anthropoides* (красавка); и 4) Американская — японский (*Grus japonensis*), американский (*G. americana*), серый (*G. grus*), черношейный (*G. nigricollis*) и черный (*G. monacha*) журавли (табл. 1). Внутри клады Американская раньше всех дивергировал японский журавль (7.6–9.0 млн лет назад), а остальные четыре вида сформировались в течение последних 4 млн лет (Krajewski et al., 2010). И хотя авторы считают свой филогенетический анализ корректным, они не настаивают на его окончательности, поскольку в нем задействовано лишь по одному митохондриальному геному от каждого вида (15 видов = 15 особей = 15 геномов).

Таблица 1. Таксономия современных видов журавлей по митохондриальному геному (по: Krajewski et al., 2010; Krajewski, 2019)

Отряд Gruiformes (Bonaparte, 1854) – Журавлеобразные

Семейство Gruidae (Vigors, 1825) – Журавлиные

Подсемейство Balearicinae (Brasil, 1913) – Венценосные журавли

Род *Balearica* (Brisson, 1760):

B. pavonina (Linnaeus, 1758) – западный венценосный журавль

B. regulorum (Bennett, 1833) – восточный венценосный журавль

Подсемейство Gruinae (Vigors, 1825) – Журавли

Род *Leucogeranus* (Bonaparte, 1855):

L. leucogeranus (Pallas, 1773) – стерх

Род *Bugeranus* (Gloger, 1841):

B. carunculatus (Gmelin, 1789) – сережчатый журавль

Род *Anthropoides* (Vieillot, 1816):

A. paradisea (Lichtenstein, 1793) – африканская красавка

A. virgo (Linnaeus, 1758) – красавка

Род *Grus* (Pallas, 1766):

Группа Canadensis:

G. canadensis (Linnaeus, 1758) – канадский журавль

Группа Antigone:

G. antigone (Linnaeus, 1758) – индийский журавль

G. rubicunda (Perry, 1810) – австралийский журавль

G. vipio (Pallas, 1811) – даурский журавль

Группа Americana:

G. japonensis (Muller, 1776) – японский журавль

G. americana (Linnaeus, 1758) – американский журавль

G. grus (Linnaeus, 1758) – серый журавль

G. monacha (Temminck, 1835) – черный журавль

G. nigricollis (Przewalsky, 1876) – черношейный журавль

Не исключено, что филогенетическое дерево журавлей изменится при анализе митохондриальных геномов большего количества особей от каждого вида, а также при секвенировании полных ядерных геномов (Krajewski, 2019). Изменения тем более вероятны, что данная молекулярная филогения не совсем согласуется с филогенией по морфологии грудины, которая подтверждает раннюю дивергенцию стерха, однако указывает на близость к нему клады *Bugeranus* + *Anthropoides*, что не соответствует кластеризации по митохондриальному геному (Maug et al., 2020). Таким образом, комплексные таксономические исследования Журавлиных, включающие как морфологические, так и современные полногеномные данные, еще не завершены.

ВНУТРИВИДОВАЯ ТАКСОНОМИЯ И ФИЛОГЕОГРАФИЯ

Из 15 видов журавлей подвиды описаны только у пяти: двух венценосных, канадского, серого

и индийского. Молекулярные исследования показали, что выделение подвидов у журавлей по морфологическим признакам и/или географическому принципу не всегда поддерживается генетическими различиями.

У наиболее распространенного в мире канадского журавля (*Grus canadensis*) охарактеризовано шесть подвидов: три мигрирующих (малый *G. c. canadensis*, канадский *G. c. rowani* и большой *G. c. tabida*) с увеличивающейся численностью и три оседлых (миссисипский *G. c. pulla*, флоридский *G. c. pratensis* и кубинский *G. c. nesiotis*), являющихся редкими и уязвимыми. Особенностью канадского журавля является то, что разные мигрирующие подвиды гнездятся на общей территории и используют общие пролетные пути, поэтому во внутривидовой структуре *G. canadensis* выделяют шесть мигрирующих популяций, которые могут быть представлены одним, двумя или тремя подвидами (Crane Conservation..., 2019). Филогеографический анализ на основе контрольного регио-

на мтДНК выявил у канадского журавля наличие двух генетических линий, разошедшихся около 1.5 млн лет назад и не соответствующих современному представлению о подвидах и популяциях. Первая линия представлена *C. c. canadensis*, а вторая — остальными пятью подвидами — как оседлыми, так и мигрирующими (Rhymer et al., 2001). Поставлено под сомнение выделение подвида *G. c. rowani* в связи с его генетической неотличимостью от *G. c. tabida* (Rhymer et al. 2001; Glenn et al., 2002; Petersen et al., 2003). Генетическая подразделенность (F_{ST}) всех подвинов обеих генетических линий у канадского журавля оказалась значительной и в среднем составила 0.48 (Rhymer et al., 2001), чего нельзя сказать о сером журавле.

У серого журавля (*G. grus*), второго в мире по распространенности после канадского, выделяют четыре подвида: западный (*G. g. grus*), восточный, (*G. g. lilfordi*), закавказский (*G. g. archibaldi*) и тибетский (*G. g. korelovi*) (Ильяшенко, 2011). Первые два — многочисленные дальние мигранты, контактирующие между собой в Предуралье и между речье Волги и Урала, тогда как два другие подвида малочисленны и ранее считались изолированными. Ареал закавказского подвида в Армянском нагорье удален от южной границы распространения восточного серого журавля более чем на 1 тыс. км, а сам подвид рассматривается как оседлый или кочующий (Crane Conservation..., 2019). Представители тибетского подвида, гнездящегося в высокогорьях на границе Восточного и Центрального Тянь-Шаня, совершают короткие миграции в южном направлении на расстояние около 400 км (Ильяшенко и др., 2018). Анализ изменчивости контрольного региона мтДНК выявил очень короткую генетическую дистанцию (0.3–1.1%) между этими подвидами, вероятно, указывающую на недавнее формирование морфологических различий, не отразившихся на генетическом разнообразии серого журавля в разных частях ареала (Haase, Ilyashenko, 2012).

У индийского журавля (*G. antigone*) описаны три ныне живущих подвида: индийский (*G. a. antigone*), восточный (*G. a. sharpii*) и австралийский (*G. a. gillae*), а также вымерший филиппинский (*G. a. luzonica*) (Crane Conservation..., 2019). Представители вида являются оседлыми и кочующими птицами. Ранее приводились сведения о клинальной генетической изменчивости подвинов *G. antigone* (Jones et al., 2005a), однако, по более современному данным анализа микросателлитных локусов и контрольного региона мтДНК, австралийский подвид, отделившийся около 37.5 тыс. лет назад (Wood, Krajewski, 1996), существенно отличается от индийских журавлей в Южной и Юго-Восточной Азии (Nevard et al., 2020b). Согласно Джонсу с соавт. (Jones et al., 2005a), в среднем генетическая подразделенность подвинов *G. antigone* по микроса-

теллитам составляет $F_{ST} = 0.21$; по данным Неварда с соавт. (Nevard et al., 2020b) — от 0.086 до 0.280.

У восточного венценосного журавля (*Balearica regulorum*) выделяют восточноафриканский (*B. r. gibbericeps*) и южноафриканский (*B. r. regulorum*) подвины, у западного венценосного (*B. pavonina*) — суданский (*B. p. ceciliae*) и западноафриканский (*B. p. pavonina*), но исследование их генетической структуры с использованием молекулярно-генетических методов никогда не проводилось.

МЕЖВИДОВАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ

Межвидовая гибридизация журавлей в природе отмечается в местах совместного гнездования, на пролетах и зимовках и описана для нескольких видов. Молекулярно-генетические методы предоставляют единственную надежную возможность идентификации межвидовых гибридов в нескольких поколениях, в том числе при возвратных скрещиваниях.

В случае с серым (*Grus grus*) и черным (*G. monacha*) журавлями, образование смешанных пар вероятнее всего происходит в зоне контакта ареалов этих видов в Юго-Западной Якутии и Амурской области, где количественно преобладает черный журавль, а для серого журавля, находящегося на границе гнездовой части ареала, может быть недостаток партнеров своего вида. Однако это не исключает того, что формирование смешанных пар может происходить на общих местах зимовки или миграционных путях (Дегтярев, Антонов, 1990). В Южной Африке засвидетельствована встреча пары, образованной особями африканской красавки (*Anthropoides paradisea*) и сержчатого журавля (*Bugera- nus carunculatus*), с гибридными птенцами (Johnson, 1985). Однако эти явления не носят массового характера и пока не изучены с генетической точки зрения, в отличие от масштабной гибридизации австралийского подвида индийского журавля (*Grus antigone gillae*) с австралийским журавлем (*G. rubicunda*) в Австралии. Случайный сбор перьев в местах совместной кормежки этих журавлей позволили с помощью микросателлитного анализа выявить в 10 раз больше гибридных особей, в том числе бэкриссов, чем было определено визуально по промежуточным морфологическим признакам (Nevard et al., 2020a). Воспроизводство фертильного потомства и интрогрессивная гибридизация между многочисленным австралийским журавлем и сокращающимся численность австралийским подвидом индийского, которую невозможно контролировать в природе, грозит ассимиляцией генофонда последнего на территории Австралии и в перспективе полным исчезновением.

Искусственную межвидовую гибридизацию иногда практикуют в экспериментальных целях. В 1990 г. для проверки качества спермы стер-

хов (*Leucogeranus leucogeranus*) после криоконсервации и для установления возможности гибридизации этого вида с даурским журавлем (*G. vipio*) (Максудов, Панченко, 2002) с помощью искусственного осеменения самок *G. vipio* были получены жизнеспособные гибриды с морфологическими признаками обоих видов, но вопрос их фертильности не был изучен, поскольку из-за своей чрезмерной агрессивности эти птицы содержались по одиночке. Спустя 20 лет с использованием микросателлитного анализа были установлены родители двух оставшихся в живых гибридов, поскольку при рождении птенцы не были помечены (Мудрик и др., 2015а). Важным стал эксперимент по искусственному осеменению самки стерха спермой серого журавля (*G. grus*), в результате чего был получен птенец с промежуточными морфологическими признаками. Его фенотип был описан для идентификации таких гибридов в природе, поскольку гибридизация стерха и серого журавля возможна в местах гнездования и на пролете западной популяции стерха (Kashentseva, Postelnykh, 2013). Птенец оказался самцом, который в течение нескольких лет успешно скрещивается в неволе с самкой серого журавля, что является свидетельством фертильности таких гибридов (Кашенцева, 2020). Потомство гибридного самца, внешне почти не отличающееся от серых журавлей, предоставляет уникальный материал для изучения процессов интрогрессии генов стерха при подобном сценарии гибридизации.

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ДЕМОГРАФИЧЕСКАЯ ИСТОРИЯ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ЖУРАВЛЕЙ

По данным, полученным для большинства видов журавлей по ядерным микросателлитным локусам и мтДНК, прослеживается тенденция, указывающая на более низкое генетическое разнообразие и более выраженную генетическую дифференциацию у немигрирующих видов, подвидов и популяций по сравнению с мигрирующими. Так, уровень наблюдаемой гетерозиготности (H_o) по микросателлитным локусам у немигрирующих индийского (Jones et al., 2005а), сережчатого (Jones et al., 2006), восточного венценосного (Meares et al., 2008), австралийского (Miller et al., 2019), а также двух оседлых подвидов канадского (Jones et al., 2010) и немигрирующей островной популяции японского (Sugimoto et al., 2015) журавлей находится в пределах от 0.275 до 0.548. У дальних мигрантов, таких как стерх (Мудрик и др., 2014а), красавка (Mudrik et al., 2018), серый (Мудрик и др., 2015в) и даурский (Мудрик и др., 2022) журавли, а также мигрирующая континентальная популяция японского журавля (Zou et al. 2010; Sun et al., 2020), этот показатель находится в пределах от 0.638 до 0.739. Вероятно, более низкая генетическая изменчи-

вость оседлых популяций по сравнению с мигрирующими связана с их размером и плотностью, а также ограниченным потоком генов. Однако наиболее очевидными причинами обеднения генофондов у некоторых видов журавлей являются резкие сокращения численности в их эволюционной истории. К таким видам относится самый редкий в мире журавль — американский, мигрирующая популяция которого была практически истреблена в США к середине XX в. и восстановлена с помощью разведения в неволе с 15 до 505 особей (по состоянию на 2017 г.) (Арчибалд, 2021). Уровень наблюдаемой гетерозиготности по микросателлитным локусам у этого вида невысокий ($H_o = 0.455$) (Jones et al., 2010), а по данным мтДНК, в результате прохождения через “бутылочное горлышко” американский журавль утратил более 2/3 гаплотипов (Glenn et al., 1999). Похожая ситуация произошла и с немигрирующей популяцией японского журавля на о. Хоккайдо, которая также подверглась истреблению человеком в конце XIX в. и была восстановлена из 20 до 1500 особей, однако в настоящее время весь ее генофонд представлен всего лишь тремя гаплотипами контрольного региона мтДНК (Akiyama et al., 2017b).

Примеры, связанные с влиянием человека на численность журавлей, отражают недавнее и очевидное для нас прошлое. Современный биоинформатический анализ полных геномов позволяет заглянуть далеко вглубь эволюционной истории видов и отследить демографические события, происходившие в далеком прошлом в связи с изменениями климата на планете. Так, установлено, что 0.4 млн лет назад у восточного венценосного журавля, обитающего в Африке, наблюдался пик численности (Lee et al., 2020), а у азиатских видов — черношейного (Zhou et al., 2019) и японского (Lee et al., 2020) журавлей — произошел резкий спад численности, свидетельствующий о неблагоприятной окружающей среде для их существования в тот период. Для черношейного журавля также было установлено, что он повторно прошел через “бутылочное горлышко” 75 тыс. лет назад, в результате чего его численность еще больше сократилась (Zhou et al., 2019).

В отношении внутривидовой генетической дифференциации журавлей также просматривается тенденция, связанная с подвижностью особей. Чаще всего мигранты характеризуются более низкой генетической дифференциацией по сравнению с оседлыми представителями, что, вероятно, обусловлено потоком генов и возможностью изменения пролетных путей, мест зимовки и гнездований. Значения показателя межпопуляционной подразделенности F_{ST} по микросателлитным локусам у мигрирующих серого (Мудрик и др., 2015в; Naase et al., 2019), даурского (Мудрик и др., 2022), канадского (Jones et al., 2005b) журавлей и красав-

ки (Mudrik et al., 2018) находятся в пределах от 0.011 до 0.060. По контрольному региону мтДНК значение F_{ST} для мигрирующих черного (Zhang et al., 2012), канадского (Rhymer et al., 2001) и даурского (Мудрик и др., 2022) журавлей, стерха (Ponomarev et al., 2004) и красавки (Mudrik et al., 2022) составляет от -0.007 до 0.075 . У немигрирующих видов значение F_{ST} по микросателлитам может достигать 0.282 (индийский журавль, Nevard et al., 2020b), а по мтДНК — 0.450 (сережчатый журавль, Jones et al., 2006). Большие генетические различия ($F_{ST} = 0.480$) установлены между мигрирующими и немигрирующими подвидами канадского журавля (Rhymer et al., 2001), а между континентальной и островной популяциями японского журавля они слабые ($F_{ST} = 0.025$) (Zou et al., 2007), вероятно, из-за обеднения генофонда этого вида.

АДАПТИВНЫЕ ГЕНЫ

Данные о полиморфизме и функциях адаптивных генов у журавлей пока находятся в стадии накопления. Наиболее разработанная тема — это изучение изменчивости генов главного комплекса гистосовместимости (МНС — major histocompatibility complex), обеспечивающего иммунный ответ организма на болезни и действие патогенов. Строение этих генов у журавлей было охарактеризовано в 1990-е гг., тогда же были разработаны и методы их опосредованного анализа (Jarvi et al., 1995, 1999). Обнаружено, что разнообразие МНС у редкого флоридского подвида канадского журавля больше, чем у американского, что свидетельствует о меньшей приспособленности последнего (Jarvi et al., 2001). Позже были клонированы и секвенированы аллели МНС у 13 видов журавлей (Kohyama et al., 2015) и установлено, что островная популяция японского журавля характеризуется меньшим количеством аллелей и более низкой изменчивостью по МНС, чем континентальная (Akiyama et al., 2017a; Xu et al., 2022), и это в очередной раз подтвердило скудость ее генофонда. Анализ экспрессии генов МНС показал, что главным органом иммунного ответа у журавлей (на примере японского) является селезенка (Ye et al., 2021).

Современные методы секвенирования полных геномов позволяют устанавливать гены, непосредственно связанные с адаптацией к определенным факторам. Так, у черношейного журавля, обитающего в Гималаях, обнаружены адаптивные варианты генов приспособленности к гипоксии и устойчивости к ионизирующему излучению, необходимые для жизни в условиях высокогорья (Zhou et al., 2019). Анализ генома японского журавля позволил установить гены, отвечающие за большую продолжительность жизни у этой группы птиц (Lee et al., 2020).

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПОЛА И СООТНОШЕНИЕ ПОЛОВ В ПРИРОДНЫХ И ИСКУССТВЕННЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ

Поскольку у журавлей отсутствует половой диморфизм, точное определение пола даже у взрослых особей нуждается в проверке с помощью ДНК-маркеров, а для эмбрионов, птенцов и неполовозрелых журавлей это единственная возможность диагностики полового статуса (Мудрик и др., 2013а). Определение пола актуально как для изучения журавлей в природе, так и для их искусственного разведения. У птиц гетерогаметным полом является самка (половые хромосомы ZW), а гомогаметным — самец (ZZ). Идентификация пола заключается в выявлении полиморфизма маркеров пола на женской половой хромосоме. В качестве наиболее распространенных маркеров пола у журавлей используют ген хромохеликазы *CHD* (Нестеренко, Кашенцева, 2015; Griffiths et al., 1996) и уникальную последовательность EE0.6 (Мудрик и др., 2013а,б, 2015б, 2018; Itoh et al., 2001; Bao et al., 2009).

Вопрос соотношения полов как важной биологической характеристики популяций у журавлей практически не изучен. В потомстве японских журавлей в Питомнике редких видов журавлей Окского заповедника соотношение полов смещено в сторону самок (Нестеренко, Кашенцева, 2015), а в потомстве стерхов это соотношение из года в год близко к равновесию (Мудрик и др., 2015б). В потомстве красавки в природе выявлена тенденция к преобладанию самок (Мудрик и др., 2018), а среди птенцов, ювенильных и взрослых серых журавлей на осенних скоплениях в Центральной России идентифицировано больше самцов (Маркин и др., 2019). Очевидно, что соотношение полов в потомстве разных видов журавлей зависит от факторов, нуждающихся в более глубоком изучении на репрезентативном биологическом материале.

РАЗВЕДЕНИЕ И РЕИНТРОДУКЦИЯ РЕДКИХ ВИДОВ ЖУРАВЛЕЙ

Молекулярно-генетические методы играют важную роль в искусственном разведении редких видов и подвидов журавлей, предназначенном для увеличения их численности в природе путем реинтродукции. С помощью мониторинга генетического разнообразия искусственных популяций и контроля скрещиваний генетически неродственных особей достигается поддержание резервного генофонда вида с минимизацией рисков получения инбредного потомства. Пионером и примером успешности такой программы по сохранению и восстановлению в природе стал американский журавль. Данные о генетическом разнообразии и родстве всех особей учитываются при разведении и внесены в Международную племенную книгу

этого вида (Jones et al., 2002), так же, как и редкого миссисипского подвида канадского журавля (Henkel et al., 2011).

Программа разведения и реинтродукции эндемика России стерха создана по аналогии и по методикам, разработанным для американского журавля. В частности, основным способом получения потомства стерхов является искусственное осеменение импринтированных на человека самок спермой разных самцов. Отцовство птенцов в этих случаях определяется с помощью анализа ДНК (Jones, Nicolich, 2001). С использованием микросателлитных локусов в искусственной популяции стерха установлено, что в группе производителей из первого и второго поколений сохраняется высокий уровень гетерозиготности, свойственный исходному генофонду птиц-основателей природного происхождения, однако происходит снижение аллельного разнообразия и увеличение степени родства, что вызывает необходимость пополнения данной популяции новыми особями, предпочтительнее всего из природы (Мудрик и др., 2014б). Анализ отцовства у птенцов стерха, полученных в результате множественного искусственного осеменения, показал, что сперматозоиды этого вида журавлей могут сохранять жизнеспособность в половых путях самки до момента оплодотворения почти 15 сут. (Мудрик и др., 2016). Оценка генетического разнообразия размножающихся журавлей с целью реинтродукции осуществляется также для восточного подвида индийского журавля в Тайланде (Sankhom et al., 2018).

ПРИРОДООХРАННАЯ ГЕНЕТИКА (ЗАКЛЮЧЕНИЕ)

Перечисленные направления в изучении журавлей с применением молекулярно-генетических маркеров, безусловно, способствуют выработке рекомендаций и стратегий по сохранению этих уязвимых видов птиц. Так, угроза ассимиляции генов австралийского подвида индийского журавля в результате его гибридизации с австралийским журавлем вызывает необходимость создания резервного “чистого” генофонда этого подвида в неволе (Nevard et al., 2020a). Отсутствие значимых генетических различий между западной и восточной популяциями стерха (Tokarskaya et al., 1994; Popomarev et al., 2004), а также между островной и континентальной популяциями японского журавля (Sugimoto et al., 2015; Akiyama et al., 2017b) обосновывают не только вынужденную необходимость, но и возможность восстановления практически утраченной западной популяции *L. leucogeranus* и крайне генетически обедненной островной популяции *G. japonensis* с помощью птиц из других, более благополучных и при этом не сильно дивергировавших популяций этих видов. В отношении

японского журавля обогащение островной популяции за счет континентальной тем более не принципиально, поскольку с использованием генетического анализа был установлен факт естественного объединения птиц из этих популяций на о. Хоккайдо (Kawasaki et al., 2022). Мониторинг генетического разнообразия и контроль скрещиваний в искусственной популяции стерха позволяют поддерживать резервный генофонд этого российского эндемика и получать генетически здоровое потомство для реинтродукции (Мудрик и др., 2014а,б, 2015а). Практически истребленная мигрирующая популяция американского журавля была восстановлена в природе во многом благодаря разработке и внедрению молекулярно-генетических технологий (Glenn et al., 1999; Jones, Nicolich, 2001; Jones et al., 2002). Индивидуальная генетическая паспортизация редких видов журавлей в питомниках и центрах разведения позволяет выявлять факты незаконной торговли птицами из природы (Meares et al., 2008). Вместе с тем, генетические исследования не выносят вердиктов в отношении изменения подходов к сохранению редких подвидов журавлей (на примере канадского, серого) на основании их слабых генетических отличий от более многочисленных подвидов, поскольку любая уязвимая популяция должна рассматриваться как самостоятельная природоохранная единица (Rhymer et al., 2001; Naase, Plyashenko, 2012). Однако в завершение стоит подчеркнуть неравномерность молекулярно-генетических исследований разных видов журавлей. Так, некоторые виды (венценосные и черношейный журавль, африканская красавка) абсолютно не изучены в популяционно-генетическом отношении, тогда как для японского журавля разработано максимальное количество молекулярно-генетических маркеров и передовые технологии анализа полных геномов и транскриптомов. В России гнездятся семь видов журавлей из 15. Наши исследования на данный момент охватывают природные популяции красавки (Мудрик и др., 2018; Mudrik et al., 2018, 2022), серого (Мудрик и др., 2015в) и даурского (Мудрик и др., 2022) журавлей, а также искусственную популяцию стерха (Мудрик и др., 2014а, б, 2015а,б), однако мы были вынуждены ограничиться использованием традиционных маркеров (микросателлитные локусы, мтДНК). Хотелось бы пожелать российским ученым достигнуть перехода на новый геномный технологический уровень в изучении и сохранении этих знаковых и любимых человечеством птиц.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при финансовой поддержке государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ для Института общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН № 0112-2019-0001.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арчибальд Д. Статус журавлей мира в 2021 г. // Журавли Евразии (распространение, биология). 2021. Вып. 6. С. 31–54.
- Дегтярев В.Т., Антонов А.К. Факт гнездования смешанной пары серого и черного журавлей в Юго-Западной Якутии // Зоол. журн. 1990. Т. 69. № 8. С. 153–155.
- Ильяшенко В.Ю. О систематике серого журавля // Журавли Евразии (биология, распространение, миграция, управление). 2011. Вып. 4. С. 93–103.
- Ильяшенко Е.И., Белялов О.В., Ильяшенко В.Ю. и др. Результаты мечения журавлей на оз. Тузколь, Казахстан, в 2017 г. // Инф. бюл. Раб. группы по журавлям Евразии. 2018. № 14. С. 89–101.
- Кашенцева Т.А. Размножение гибрида серого журавля и стерха // Инф. бюл. Раб. группы по журавлям Евразии. 2020. № 15. С. 99–102.
- Максудов Г.Ю., Панченко В.Г. Получение межвидового гибрида журавлей методом искусственного осеменения замороженно-оттаянной спермой // Изв. РАН. Сер. биол. 2002. № 2. С. 243–247.
- Маркин Ю.М., Постельных К.А., Кондракова К.Д. и др. Результаты мечения серых журавлей *Grus grus* GPS-GSM-передатчиками в 2016–2018 гг. // Тр. Окского гос. природного биосферного заповедника. Вып. 38. Рязань: ГУП РО “Рязанская областная типография”, 2019. С. 52–57.
- Мудрик Е.А., Горошко О.А., Сурмач С.Г. и др. Однородность генофонда западной и восточной популяций даурского журавля *Antigone virio* на разных пролетных путях // Генетика. 2022. Т. 58. № 5. С. 570–580.
- Мудрик Е.А., Ильяшенко Е.И., Джамирзоев Г.С. и др. Соотношение полов у птенцов красавок (*Anthropoides virgo* Linnaeus, 1758) прикаспийской гнездовой группировки // Генетика. 2018. Т. 54. Приложение. S54–S57.
- Мудрик Е.А., Кашенцева Т.А., Гамбург Е.А. и др. Неинвазивный метод идентификации пола птенцов журавлей по ДНК из капиллярных сосудов аллантоиса // Онтогенез. 2013а. Т. 44. № 5. С. 372–376.
- Мудрик Е.А., Кашенцева Т.А., Гамбург Е.А., Политов Д.В. Определение пола у десяти видов журавлей с помощью ДНК-маркера EE0.6 // Генетика. 2013б. Т. 49. № 12. С. 1254–1257.
- Мудрик Е.А., Кашенцева Т.А., Гамбург Е.А., Политов Д.В. Генетическая паспортизация и идентификация стерхов (*Grus leucogeranus* Pallas) в искусственно созданных условиях // Изв. РАН. Сер. биол. 2014а. Т. 41. № 3. С. 219–227.
- Мудрик Е.А., Кашенцева Т.А., Постельных К.А. и др. Генетическое разнообразие и родство в разных поколениях искусственной популяции стерха (*Grus leucogeranus* Pallas) // Генетика. 2014б. Т. 50. № 11. С. 1345–1353.
- Мудрик Е.А., Кашенцева Т.А., Политов Д.В. Интеграция молекулярно-генетических подходов в программу создания резервного генофонда редкого вида журавлей стерха (*Grus leucogeranus* Pallas) // Успехи соврем. биол. 2015а. Т. 135. № 2. С. 139–147.
- Мудрик Е.А., Кашенцева Т.А., Постельных К.А. и др. Соотношение полов в потомстве искусственной популяции стерха (*Grus leucogeranus* Pallas) // Генетика. 2015б. Т. 51. № 12. С. 1439–1443.
- Мудрик Е.А., Кашенцева 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. биол. 2015в. Т. 49. № 2. С. 297–304.
- Мудрик Е.А., Кашенцева Т.А., Политов Д.В. Длительное сохранение сперматозоидов у стерха (*Grus leucogeranus* Pallas): анализ отцовства и родства при искусственном осеменении // Онтогенез. 2016. Т. 47. № 3. С. 131–137.
- Нестеренко О.Н., Кашенцева Т.А. Преобладание самок в потомстве японских журавлей и его возможный адаптивный механизм // Роль заповедников России в сохранении и изучении природы / Мат. юбил. науч.-практ. конф., посвященной 80-летию Окского гос. природного биосферного заповедника, пос. Брыкин Бор, 07–10 сентября 2015 г. Рязань: НП “Голос губернии”, 2015. С. 250–254.
- Akiyama T., Kohyama T., Nishida C. et al. Genetic variation of major histocompatibility complex genes in the endangered red-crowned crane // Immunogenetics. 2017а. V. 69. № 7. P. 451–462.
- Akiyama T., Momose K., Onuma M. et al. Low genetic variation of red-crowned cranes on Hokkaido island, Japan, over the hundred years // Zool. Sci. 2017b. V. 34. № 3. P. 211–216.
- Archibald G.W. Crane taxonomy as revealed by the unison call // Crane research around the world / Eds J.C. Lewis, H. Masatomi. Baraboo, Wisconsin: Int. Crane Foundation, 1976. P. 225–251.
- Bao W.B., Wu S.L., Zhang H.X. Sex identification of seven species of cranes in China by PCR // J. Anim. Vet. Adv. 2009. V. 8. № 6. P. 1137–1140.
- Crane Conservation Strategy / Eds C.M. Mirande, J.T. Harris. Baraboo, Wisconsin, USA: Int. Crane Foundation, 2019. 454 p.
- Dessauer H.C., Gee G.F., Rogers J.S. Allozyme evidence for crane systematics and polymorphisms within populations of Sandhill, Sarus, Siberian, and whooping cranes // Mol. Phyl. Evol. 1992. V. 1. P. 279–288.
- Fain M.G., Krajewski C., Houde P. Phylogeny of “core Gruiformes” (Aves: Grues) and resolution of the Limpkin–Sungrebe problem // Mol. Phyl. Evol. 2007. V. 43. № 2. P. 515–529.
- Glenn T.C., Thompson J.E., Ballard B.M. et al. Mitochondrial DNA variation among wintering midcontinent Gulf Coast sandhill cranes // J. Wildl. Manag. 2002. V. 66. № 2. P. 339–348.
- Glenn T.C., Wolfgang S., Braun M.J. Effects of a population bottleneck on Whooping Crane mitochondrial DNA variation // Conserv. Biol. 1999. V. 13. № 5. P. 1097–1107.

- Goodpasture C., Seluja G., Gee G. Karyotype and identification of sex in two endangered crane species // North Am. Crane Workshop Proc. 1992. P. 2019–2224.
- Griffiths R., Daan S., Dijkstra C. Sex identification in birds using two *CHD* genes // Proc. Royal Soc. B Biol. Sci. 1996. V. 263. № 1374. P. 1251–1256.
- 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.
- Haase M., Hölte 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. Ornith. 2019. V. 160. P. 965–972.
- Henkel J.R., Jones K.L., Hereford S.G. et al. Integrating microsatellite and pedigree analyses to facilitate the captive management of the endangered Mississippi sandhill crane (*Grus canadensis pulla*) // Zoo Biol. 2011. № 30. 1–14.
- Ingold J.L., Vaughn J.C., Guttman S.I., Maxson L.R. Phylogeny of the cranes (Aves: Gruidae) as deduced from DNA-DNA hybridization and albumin micro-complement fixation analyses // Auk. 1989. V. 106. № 4. P. 595–602.
- Itoh Y., Suzuki M., Ogawa A. et al. Identification of the sex of a wide range of Carinatae birds by PCR using primer sets selected from chicken EE0.6 and its related sequences // J. Hered. 2001. V. 92. № 4. P. 315–321.
- Jarvi S.I., Gee G.F., Miller M.M., Briles W.E. A complex alloantigen system in Florida sandhill cranes, *Grus canadensis pratensis* – evidence for the major histocompatibility (B) system // J. Hered. 1995. V. 86. № 5. P. 348–353.
- Jarvi S.I., Goto R.M., Gee G.F. et al. Identification, inheritance, and linkage of B-G-like and MHC class I genes in cranes // J. Hered. 1999. V. 90. № 1. P. 152–159.
- Jarvi S.I., Miller M.M., Goto R.M. et al. Evaluation of the Major histocompatibility complex (MHC) in cranes: applications to conservation efforts // Proc. of the Eight North American Crane Workshop, 11–14 January 2000, Albuquerque, New Mexico, USA. 2001. P. 223.
- Johnson D. Hybridisation between Wattled and Blue cranes // Bokmakierie. 1985. № 37. P. 126.
- Jones K.L., Nicolich J.M. Artificial insemination in captive whooping cranes: results from genetic analyses // Zoo Biol. 2001. V. 20. P. 331–342.
- Jones K.L., Barzen J.A., Ashley M.V. Geographical partitioning of microsatellite variation in the Sarus crane // Anim. Conserv. 2005a. V. 8. № 1. P. 1–8.
- Jones K.L., Glenn T.C., Lacy R.C. et al. Refining the Whooping Crane Studbook by incorporating microsatellite DNA and leg-banding analyses // Conserv. Biol. 2002. V. 16. № 3. P. 789–799.
- 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. Genet. Res. 2010. V. 2. № 1. P. 251–254.
- Jones K.L., Krapu G., Brandt D., Ashley M.V. Population genetic structure in migratory sandhill cranes and the role of Pleistocene glaciations // Mol. Ecol. 2005b. V. 14. P. 2645–2657.
- Jones K.L., Rodwell L., McCann K.I. et al. Genetic conservation of South African wattled cranes // Biol. Conserv. 2006. V. 127. № 1. P. 98–106.
- Kashentseva T., Postelnykh K. The morphology of hybrid of Eurasian and Siberian cranes // Proc. VIIth European Crane Conference “Breeding, Resting, Migration, and Biology”, Stralsund, Germany, October 14–17. 2013. P. 109–113.
- Kawasaki E., Hasebe M., Hwang J.-H. et al. Origin of a pair of red-crowned cranes (*Grus japonensis*) found in Sarobetsu Wetland, northwestern Hokkaido, Japan: a possible crossbreeding between the island and the mainland population // J. Vet. Med. Sci. 2022. V. 84. 2. P. 233–237.
- Kohyama T., Akiyama T., Nishida C. et al. Isolation and characterization of major histocompatibility complex class II B genes in cranes // Immunogenetics. 2015. V. 67. P. 705–710.
- Krajewski C. Phylogenetic relationships among cranes (Gruiformes: Gruidae) based on DNA hybridization // Auk. 1989. V. 106. P. 603–618.
- Krajewski C. Phylogenetic taxonomy of cranes and the evolutionary origin of the Whooping crane // Whooping cranes: biology and conservation: biodiversity of the world: conservation from genes to landscapes / Eds J.B. French, S.J. Converse, J.E. Austin. Cambridge: Academic Press, 2019. P. 17–24.
- 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.
- Lee H., Kim J., Weber J.A. et al. Whole genome analysis of the red-crowned crane provides insight into avian longevity // Mol. Cells. 2020. V. 43. № 1. P. 86–95.
- Longmire J.L., Gee G.F., Hardekopf C.L., Mark G.A. Establishing paternity in Whooping cranes (*Grus americana*) by DNA analysis // Auk. 1992. V. 109. № 3. P. 522–529.
- Love J., Deininger P. Characterization and phylogenetic significance of a repetitive DNA sequence from Whooping cranes (*Grus americana*) // Auk. 1992. V. 109. № 1. P. 73–79.
- Mayr G., Lechner T., Böhme M. A skull of a very large crane from the late Miocene of Southern Germany, with notes on the phylogenetic interrelationships of extant Gruinae // J. Ornith. 2020. V. 161. P. 923–933.
- 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.
- Miller A.D., Veltheim I., Nevard T. et al. Microsatellite loci and the complete mitochondrial DNA sequence characterised through next-generation sequencing and *de novo* genome assembly, and a preliminary assessment of population genetic structure for the Australian crane, *Antigone rubicunda* // Avian Biol. Res. 2019. V. 12. № 2. P. 49–58.
- Mudrik E.A., Ilyashenko E.I., Goroshko O.A. et al. The Demoiselle crane (*Anthropoides virgo*) population genetic structure in Russia // Vavilov J. Genet. Breed. 2018. V. 22. № 5. P. 586–592.
- Mudrik E.A., Ilyashenko E.I., Ilyashenko V.Y. et al. Genetic diversity and differentiation of the widespread migratory Demoiselle Crane, *Grus virgo*, on the northern

- edge of the species' distribution // *J. Ornith.* 2022. V. 163. P. 291–299.
- Nevard T., Haase M., Archibald G. et al. The sarolga: conservation implications of genetic and visual evidence for hybridization between the brolga *Antigone rubicunda* and the Australian sarus crane *Antigone antigone gillae* // *Oryx*. 2020a. V. 54. № 1. P. 40–51.
- Nevard T., Haase M., Archibald G. et al. Subspecies in the Sarus Crane *Antigone antigone* revisited; with particular reference to the Australian population // *PLoS One*. 2020b. V. 15. № 4. P. e0230150.
- Peters J.L. Check-list of birds of the World. Cambridge, MA: Harvard Univ. Press., 1934. V. 2. 401 p.
- Petersen J.L., Bischof R., Krapu G.L., Szalanski A.L. Genetic variation in the midcontinental population of Sandhill cranes, *Grus canadensis* // *Biochem. Genet.* 2003. V. 41 № 1/2. P. 1–12.
- Ponomarev A., Tatarinova T., Bubyakina V. et al. Variation of mitochondrial DNA D-loop sequences in the endangered Siberian crane *Grus leucogeranus* Pallas // *Conserv. Genet.* 2004 V. 5. P. 847–851.
- Rasch E. Genome sizes of cranes (Aves: Gruiformes) // *J. Morphol.* 2006. V. 267. P. 1429–1432.
- Rhymer J.M., Fain M.G., Austin J.E. et al. Mitochondrial phylogeography, subspecific taxonomy, and conservation genetics of sandhill cranes (*Grus canadensis*; Aves: Gruidae) // *Conserv. Genet.* 2001. V. 2. P. 203–218.
- Sankhom R., Warrit N., Wiwgeweaw A. Screening and application of microsatellite markers for genetic diversity analysis of captive eastern sarus crane *Grus antigone sharpii* Blanford, 1895 in Thailand // *Zoo Biol.* 2018. V. 37. № 5. P. 310–319.
- Sugimoto T., Hasegawa O., Azuma N. et al. Genetic structure of the endangered red-crowned cranes in Hokkaido, Japan and conservation implications // *Conserv. Genet.* 2015. V. 16. P. 1395–1401.
- Sun C.-H., Liu H.-Y., Xu P., Lu C.-H. Genetic diversity of wild wintering red-crowned crane (*Grus japonensis*) by microsatellite markers and mitochondrial *cyt b* gene sequence in the Yancheng reserve // *Anim. Biotechnol.* 2020. P. 1–6.
- Tokarskaya O.N., Kalnin V.V., Panchenko V.G., Ryskov A.P. Genetic differentiation in a captive population of the endangered Siberian crane (*Grus leucogeranus* Pall.) // *Mol. Gen. Genet.* 1994. V. 245. № 5. P. 658–660.
- Tokarskaya O.N., Petrosyan V.G., Kashentseva T.A. et al. DNA fingerprinting in captive population of the endangered Siberian crane (*Grus leucogeranus*) // *Electrophoresis*. 1995. V. 16. № 9. P. 1766–1770.
- Tokarskaya O.N., Petrosyan V.G., Kashentseva T.A. et al. Analysis of relatedness and genetic diversity in Siberian Cranes *Grus leucogeranus* by DNA fingerprinting // *Vogelwelt*. 1999. V. 120. № P. 383–389.
- Wood T.C., Krajewski C. Mitochondrial DNA sequence variation among the subspecies of sarus crane (*Grus antigone*) // *Auk*. 1996. V. 113. № 3. P. 655–663.
- Xu N., Ye W., Sun C. et al. Genetic diversity and differentiation of MHC class I genes in red-crowned crane populations // *Front. Ecol. Evol.* 2022. V. 10. Art. 898581.
- Ye W., Xu W., Xu N. et al. Comprehensive transcriptome characterization of *Grus japonensis* using PacBio SMRT and Illumina sequencing // *Sci. Rep.* 2021. V. 11. № 1. P. 1–10.
- Zhang G., Li C., Li Q. et al. Comparative genomics reveals insights into avian genome evolution and adaptation // *Science*. 2014. V. 346. № 6215. P. 1311–1320.
- Zhang L., Zhou L., Dai Y. Genetic structure of wintering Hooded Cranes (*Grus monacha*) based on mitochondrial DNA D-loop sequences // *Chinese Birds*. 2012. V. 3. № 2. P. 71–81.
- Zhou C., Yu H., Geng Y. et al. A high-quality draft genome assembly of the Black-necked Crane (*Grus nigricollis*) based on nanopore sequencing // *Gen. Biol. Evol.* 2019. V. 11. № 12. P. 3332–3340.
- Zou H.F., Dong H.Y., Kong W.Y. et al. Characterization of 18 polymorphic microsatellite loci in the red-crowned crane (*Grus japonensis*), an endangered bird // *Anim. Sci. J.* 2010. V. 81. № 4. P. 519–522.
- Zou H., Dong H., Zheng D. Genetic variation level among three populations of the Red-crowned Crane in Zhalong National Nature Reserve // *J. Northeast For. Univer.* 2007. V. 35. P. 57.

Molecular Genetic Approaches in the Study and Conservation of Population Gene Pools of Cranes (Gruidae, Aves)

E. A. Mudrik^{a,*} and D. V. Politov^a

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

*e-mail: mudrik@vigg.ru

The aim of this paper is to review research areas and intermediate results of the study of cranes' population gene pools using molecular genetic techniques. Data on taxonomy and phylogeny of the Gruidae family, intraspecific genetic structure, population genetic diversity and differentiation of crane species from the most numerous to critically endangered are presented. The effectiveness of the use of DNA markers for the analysis of interspecific hybridization, adaptive variability, sex determination and monitoring of breeding and reintroduction of rare species is shown. Genetically based recommendations and strategies for the conservation of crane's population gene pools in nature and captivity are discussed.

Keywords: *Anthropoides, Antigone, Grus, Balearica, Bugeranus, Leucogeranus*, phylogeography, population genetic structure, conservation genetics