

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

имени М. В. ЛОМОНОСОВА

БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

*На правах рукописи*

Ильина Ирина Юрьевна

**Популяционно-географическая дифференциация  
близкородственных видов птиц на примере пеночки-  
веснички (*Phylloscopus trochilus*) и пеночки-теньковки  
(*Phylloscopus collybita*)**

1.5.12 – Зоология

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Научный руководитель:  
доктор биологических наук  
И.М.Марова-Кляйнбуб

Москва – 2024

## ОГЛАВЛЕНИЕ

1. ВВЕДЕНИЕ .....	4
2. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ .....	14
2.1 Характеристика рода Пеночек <i>Phylloscopus</i> Boie, 1817 .....	14
2.2 «Сравнительная характеристика теньковки ( <i>Ph.collybita sensu lato</i> ) и веснички ( <i>Ph.trochilus</i> ): структура ареалов и внутривидовая систематика.....	16
2.3 Филогенетические отношения веснички и теньковки .....	26
2.4 Морфологические особенности .....	30
2.5 Вокализация .....	32
2.6 Зимовки и пути миграций .....	40
2.7 Экологическая специфика .....	42
3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ .....	49
3.1 Места сбора материала.....	49
3.2 Отлов птиц .....	51
3.3 Генетический анализ .....	52
3.4 Анализ морфологических признаков.....	59
3.5 Анализ акустических признаков .....	64
3.5.1 Анализ вокализации веснички .....	66
3.5.2 Анализ популяций теньковок северной ветви.....	66
3.5.3 Анализ популяций теньковок южной ветви.....	68
3.5.4 Анализ популяций «коричневых» теньковок.....	71
3.5.5 «Вставочные элементы» теньковок .....	72
3.5.6 Зона контакта в Предкавказье .....	75
4. РЕЗУЛЬТАТЫ .....	79
4.1 Молекулярно-генетический анализ.....	79
4.1.1 Разнообразие микросателлитных локусов веснички.....	79
4.1.2 Генетическое разнообразие и филогенетические отношения гаплотипов цитохрома <i>b</i> веснички .....	83
4.2 Морфология .....	92
4.2.1 Окраска оперения и размеры веснички .....	92
4.2.2 Окраска оперения и размеры теньковки .....	100
4.3 Акустический анализ .....	103
4.3.1 Весничка .....	103
4.3.2 Теньковки северной ветви ареала .....	106

4.3.3 Особенности вокализации теньковок в южной ветви распространения.....	117
4.3.4 «Коричневые» теньковки.....	123
4.3.5 «Вставочные элементы» песни теньковки.....	129
4.3.6 Зона контакта в Предкавказье.....	139
5. ОБСУЖДЕНИЕ.....	143
5.1 Морфология, биоакустика и филогеография веснички.....	143
5.2 Таксономический статус формы <i>eversmanni</i> .....	148
5.3 Особенности «южных» подвидов теньковки: <i>brevirostris</i> , <i>menzbieiri</i> и <i>lorenzii</i> .....	149
5.4 Новый гаплотип теньковки с территории Турции.....	151
5.5 Зона контакта в Предкавказье.....	152
5.6 Особенности вокализации некоторых подвидов теньковки.....	154
5.7 «Вставочные элементы» в песне теньковки.....	156
6. ВЫВОДЫ.....	161
7. ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	162
8. СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	164

## 1. ВВЕДЕНИЕ

### Актуальность исследования и степень разработанности проблемы

Проблемы географической изменчивости и видообразования живых организмов, будучи тесно взаимосвязаны, остаются в центре внимания эволюционистов, биогеографов и систематиков уже на протяжении многих десятилетий, однако, не утратили своей актуальности и к настоящему времени. В этой связи особый интерес представляют виды с обширными ареалами, в границах которых складывается значительное разнообразие условий обитания, стимулирующее процессы внутривидовой дифференциации и приводящее к появлению новых подвидов и новых видов. С этой точки зрения перспективным подходом может быть сравнение изменчивости близкородственных видов, отличающихся по структуре ареалов и степени таксономической дифференциации.

Ещё Дарвин обратил внимание на то, что разные группы признаков эволюционируют с разной скоростью (Дарвин, 1872). Например, поведенческие признаки (в частности, вокализация) могут изменяться быстрее, чем морфологические. Впоследствии это наблюдение Дарвина развил в своих работах Майр (1971, 1974). Им был предложен термин виды-двойники (в настоящее время их часто называют «криптические виды») для обозначения таксонов, достигших несомненного видового статуса, однако, практически неразличимых по морфологическим признакам. Среди птиц истинные виды-двойники встречаются достаточно редко, однако, известно немало случаев чрезвычайного внешнего сходства близкородственных видов, весьма существенно отличающихся, например, по структуре рекламной песни или генетическим признакам (Степанян, 1978).

В орнитофауне Палеарктики виды-двойники не представляют редкости среди мелких насекомоядных птиц, относящихся к семейству Пеночковых (*Phylloscopidae*), в том числе среди представителей центрального, весьма

многочисленного и широко распространённого рода этого семейства (*Phylloscopus*) (Alström et al., 2018).

Пеночка-теньковка (*Phylloscopus collybita*) и пеночка-весничка (*Ph. trochilus*) часто фигурируют в орнитологической литературе, как пример значительного морфологического сходства видов, контрастирующего с резкими отличиями в звучании их песен, которые можно легко наблюдать на большей части их огромных транспалеарктических ареалов. Эти биологические особенности сообщают весничке и теньковке свойства перспективного объекта для проведения сравнительного анализа популяционно-географической дифференциации вокализации с учётом особенностей морфологической и генетической изменчивости на всем пространстве их обширных ареалов, на большей части которых эти пеночки симпатричны и зачастую селятся бок о бок друг с другом.

В последние десятилетия с развитием молекулярно-генетических методов исследования в близкородственных видах проводятся на основе комплексного подхода, ныне часто называемого интегративным (integrative approach), подразумевающего изучение всей совокупности признаков: морфологических, генетических и биоакустических (Alström et al., 2018; Tietze et al., 2015). Последовательное применение комплексного подхода позволяет исследователям использовать принципиально более широкие возможности и, в частности, оказывается особенно продуктивным при изучении процессов внутрипопуляционной и межпопуляционной дифференциации (в том числе таксономической).

Степень таксономической дифференциации двух этих видов глубоко различна. У веснички выделяют 3 слабо дифференцированных подвида (Hartert, 1934; Salomonsen, 1928; Ticehurst, 1938; Портенко, 1939; Glutz von Blotzheim & Bauer, 1991; Степанян, 1990; Clements et al., 2022; Shirihai and Svensson, 2018; Gill et al., 2023). В противоположность этому у теньковки выделяют не менее 12 подвидов, большинство из которых характеризуются достаточно чётко обозначенными морфологическими отличиями,

устраняющими сомнения в их таксономической валидности (Ticehurst, 1938; Helbig et al., 1996; del Hoyo et al., 2016; Racovich et al., 2019). Более того, некоторые авторы рассматривают теньковок в качестве надвидового комплекса, состоящего из нескольких видов (Helbig et al., 1996; del Hoyo et al., 2016).

С точки зрения географического распространения весничка и теньковка отчасти похожи (Рис. 1-2). Ареалы обоих видов включают практически всю полосу бореальных и неморальных лесов Палеарктики, простираясь к северу до границ распространения древесно-кустарниковой растительности в тундре и к востоку до Колымы (теньковка) и Анадыря (весничка). Наиболее важное отличие состоит в том, что весничка отсутствует на гнездовье во всех горных странах южной Палеарктики, тогда как теньковка распространена здесь достаточно широко и притом образует целый ряд хорошо обособленных форм преимущественно с аллопатричным распространением (Пиренеи, Эльбурс, Кавказ, Копетдаг, Памир, Гималаи).

Попытки реконструировать историю расселения веснички и теньковки предпринимались неоднократно (Thielke, Linsenmair, 1963, Martens, 1980, Симкин, 1990). Были высказаны предположения, что ключ к разгадке тайны совершенно различной структуры дифференциации двух близких видов пеночек кроется именно в истории их расселения, которая неразрывно связана с эпохой оледенения (Серебровский, 1928; Thielke, Linsenmair, 1963; Richman, Price, 1992). Однако, сравнение масштабов дифференциации песни, а также морфологической и генетической дифференциации этих близких видов на всём пространстве их ареалов никогда не проводилось. Ключевой вопрос, как нам представляется, состоит в том, в какой мере указанные отличия в структуре ареалов теньковки и веснички отражаются на масштабах и формах внутривидовой морфологической, биоакустической и генетической дифференциации двух видов? Насколько сопряжены эти три вектора изменчивости на всём пространстве ареалов видов? Насколько выражены межвидовые отличия в рекламных песнях на разных участках ареалов? Какие

именно параметры вокализации подвержены быстрым изменениям, а какие остаются более консервативными?

**Цель нашей работы** состоит в сравнительном изучении популяционно-географической изменчивости морфологических, акустических и генетических признаков веснички и теньковки на пространстве их ареалов.

Для достижения данной цели мы поставили перед собой следующие **задачи:**

- На основе анализа музейных коллекций и полевого материала изучить морфологические параметры (окраска и размеры) веснички и теньковки
- Изучить внутривидовую и межпопуляционную изменчивость акустических признаков веснички и теньковки на пространстве ареалов
- На основе анализа митохондриальных и ядерных генов изучить внутривидовую генетическую структуру веснички и теньковки
- Выявить предполагаемые причины и закономерности формирования структуры ареалов изучаемых видов

#### **Объект исследования.**

Проблемы географической изменчивости и дифференциации в популяциях близких видов пеночек: пеночки- теньковки (*Phylloscopus collybita sensu lato*) и пеночки-веснички (*Phylloscopus trochilus*) семейства Пеночковые (*Aves: Passeriformes: Phylloscopidae*).

#### **Научная новизна работы.**

Впервые на основе музейных коллекций и полевого материала проведен анализ морфологических параметров по всему ареалу веснички, а также в малоизученных популяциях теньковки. Впервые дана характеристика межпопуляционной изменчивости вокализации веснички и теньковки на всем пространстве их ареалов. Впервые проведен филогенетический анализ митохондриальных и ядерных генов веснички и теньковки, уточнен статус

ряда форм теньковки, обнаружен новый гаплотип теньковки в южной Турции. Открыта новая зона вторичного контакта в ареале теньковки в Предкавказье. Впервые описано разнообразие и изменчивость вставочных элементов в песне теньковки. Предложена гипотеза формирования современных ареалов теньковки и веснички на основе совокупности полученных данных и анализа миграционных стратегий видов.

### **Теоретическое и практическое значение работы.**

Результаты исследования вносят вклад в изучение внутривидовой генетической дифференциации пеночек: веснички и теньковки на пространстве ареалов, что позволяет по-новому взглянуть на пути формирования данных видов, и на закономерности параллельной эволюции морфологических, акустических и генетических признаков птиц. Комплексный сравнительный анализ данных видов по ряду признаков вносит вклад в изучение фундаментальной проблемы формирования новых форм и видообразования, закономерностей изменения признаков в пространстве и во времени. Данные диссертации могут быть использованы при исследовании процессов видообразования и микроэволюции. Полученные данные могут быть полезны при преподавании курсов общей зоологии, зоологии позвоночных, экологии, биоакустики и теории эволюции в высших учебных заведениях.

### **Методология и методы исследования.**

Материал собран в 2011-2019 гг. в ходе полевых исследований автора на территории России, Таджикистана, Армении, Турции. В анализ морфологических признаков вошли особи преимущественно из коллекции Зоологического музея МГУ, а также отловленные в ходе полевых исследований. Отлов птиц производили паутинными сетями при помощи звуковых ловушек. Все манипуляции с птицами проводили прижизненно.

Биоакустический анализ включал запись звуков в полевых условиях, измерение звуков и их статистическую обработку. Запись пения осуществляли при помощи профессиональных цифровых рекордеров: магнитофон Marantz PMD 222, 690, 620, минидисковый рекордер Sony MZ-RH с выносными конденсаторными микрофонами: Philips SBS ME 570 (с параболой Sony PBR-330), либо Sennheiser ME 66, 67 с модулем-предусилителем K6. Статистическая обработка была проведена в программе R и STATISTICA 8.0.

Молекулярно-генетическая часть работы - выделение ДНК, проведение ПЦР, подготовка к секвенированию, а также обработка данных проводились на оборудовании кабинета молекулярных методов в зоологии кафедры зоологии позвоночных биологического факультета МГУ, а также лаборатории популяционной генетики Института общей генетики им. Н.И.Вавилова РАН. Секвенирование ДНК проводилось на базе лаборатории ЗАО «Евроген» (Москва). Данная работа выполнена на основе молекулярно-генетического анализа собранного материала и последующего филогенетического анализа с использованием набора современных программ и алгоритмов.

#### **Основные положения, выносимые на защиту:**

1. Внутривидовая генетическая дифференциация на пространстве ареала теньковки значительно выше, чем у веснички, что свидетельствует о разных сроках и путях формирования этих близкородственных видов.
2. Отсутствие внутривидовой генетической дифференциации и слабая акустическая дифференциация свидетельствуют о недавнем быстром увеличении численности популяции веснички, сопровождавшемся расселением на север и восток ареала из одного рефугиума в Западной Европе.
3. Хозяйственная деятельность человека в Предкавказье привела к быстрому встречному расселению подвидов теньковки *caucasicus* и *abietinus* и возникновению новой зоны вторичного контакта с возможностью гибридизации.

4. «Вставочные элементы» в песне теньковки специфичны для подвидов и одинаковы на всем протяжении их ареалов. В зоне контакта и гибридизации «вставочные элементы» обладают промежуточными акустическими характеристиками.

#### **Личный вклад автора.**

Соискатель лично принимал участие во всех этапах работы: в планировании исследования, сборе данных в полевых условиях, морфометрическом анализе, анализе звуков и молекулярно-генетическом анализе проб, статистической обработке данных, анализе и обобщении результатов, подготовке рукописей и публикации статей, написании докладов и представлении результатов работы на всероссийских и международных конференциях.

#### **Степень достоверности результатов.**

Достоверность результатов обоснована достаточным объемом данных, воспроизводимостью результатов, использованием современных методов как записи и анализа звуков, так и молекулярно-генетических методов, корректным применением статистических методов, критическим анализом результатов исследования и сопоставлением их с актуальными данными из литературы.

#### **Апробация диссертационной работы.**

По материалам кандидатской диссертации опубликовано 6 печатных работ, из них: 3 статьи в рецензируемых журналах, индексируемых в международных базах данных Scopus и Web of Science:

1. Marova I.M., Ilyina I.Y., Kvartalnov P.V., Grabovsky V.I., Belokon M.M., Solovyova E.N., Ivanitskii V.V. From the Bosporus to Kopet Dagh: morphological, genetic and bioacoustic variation in the Chiffchaff in Turkey, the Caucasus and western Turkmenistan // Ardea – 2021. – V. 109(2). – P. 1-

16. DOI:10.5253/arde.v109i3.a3. SJR 2022 0.27. Степень участия автора в публикации 0.9/0.8.
2. Ivanitskii V.V., Iina I.Y., Marova I.M. The sounds between the strophes: different chiffchaff taxa perform different tret calls in their song // Bioacoustics. – 2021. – V. 30 – P. 402-417. DOI:10.1080/09524622.2020.1796788. SJR 2022 0.62. Степень участия автора в публикации 0.9/0.8.
3. Ильина И.Ю., Марова И.М., Квартальнов П.В., Иваницкий В.В. О дивергенции песни в группе «коричневых» форм пеночки-теньковки (*Phylloscopus collybita sensu lato*) // Зоологический журнал (Москва). – 2020. – Т.99, №1. – С. 85-92. DOI:10.31857/S0044513419110072. SJR 2022 0.16. Степень участия автора в публикации 0.4/0.3.
4. Kwartalnov P.V., Abdulnazarov A.A., Samotskaya V.N., Poznyakova Y.A., Iyina I.Y., Bannikova A.A., Solovyeva E.N. Nesting of the Large-billed Reed-warbler: a preliminary report // Forktail. – 2013. – V. 29. – P. 37-42. Степень участия автора в публикации 0.3/0.2.
5. Квартальнов П.В., Ильина И.Ю., Абдулнazarов А.Г., Грабовский А.В. Гнездовая биология горной теньковки (*Phylloscopus sindianus*: Aves, Phylloscopidae) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 2015. – Т.120, №2. – С. 11-27. Степень участия автора в публикации 1/0.7.
6. Марова И.М., Ильина И.Ю., Иваницкий В.В. Неожиданная встреча в начале лета: гибрид сибирской *Phylloscopus tristis* и европейской *Ph. collybita* теньковок в Ростовской области // Русский орнитологический журнал. – 2018. – Т.27, Экспресс-выпуск № 1604. – С. 2093-2099. Степень участия автора в публикации 0.4/0.2

Материалы работы представлены на конференциях:

1. 2014 Comparative analysis of the song variation across the ranges of Chiffchaff (*Phylloscopus collybita*) and Willow Warbler (*Ph.trochilus*) (Постер) Авторы: Irina Ilina, Irina Marova, Vladimir Ivanitskii.  
XXVI International ornithological congress, Токио, Япония, 2014
2. 2015 Comparative analysis of the song variation across the ranges of Chiffchaff (*Phylloscopus collybita*) and Willow Warbler (*Ph.trochilus*) (Постер) Авторы: Ilina, I., Marova I.  
XXV International bioacoustic congress, Мурнау, Германия, 2015
3. 2016 Сравнительный анализ популяционно-географической дифференциации песни двух близкородственных видов пеночек — веснички и теньковки (Устный) Авторы: Ильина И.Ю., Марова И.М., Иваницкий В.В.  
IV Международная орнитологическая конференция Северной Евразии памяти М.А. Мензбира, Алма-Аты, Казахстан, 2016
4. 2018 Сельскохозяйственный ландшафты Предкавказья как арена встречного расселения и гибридизации близкородственных форм певчих птиц: биоакустические и генетические аспекты (Устный) Авторы: Марова И.М., Михайлова М.В., Кисляков И.В., Ильина И.Ю., Белоконь М.М., Иваницкий В.В.  
II Международная орнитологическая конференция "Птицы и сельское хозяйство: современное состояние, проблемы и перспективы изучения" Якорная щель, 17-19 сентября 2018 г.
5. 2018 Антропогенная трансформация ландшафтов как индуктор зон вторичных контактов, смешения диалектов и гибридизации у птиц (Устный) Авторы: Иваницкий В.В., Марова И.М., Ильина И.Ю., Михайлова М.В., Кисляков И.В., Белоконь М.М.  
Всероссийская конференция, посвященная 120-летию со дня рождения профессора Г.П. Дементьева, ЗБС МГУ 27 сентября – 1 октября 2018 г.
6. 2018 Хорасанская теньковка (*Phylloscopus collybita menzbieri*) в Армении (Устный) Авторы: Квартальнов П.В., Ильина И.Ю.

Всероссийская конференция, посвященная 120-летию со дня рождения профессора Г.П. Дементьева, ЗБС МГУ 27 сентября – 1 октября 2018 г.

7. 2018 От Босфора до Копетдага: биоакустическая дифференциация теньковок в Турции, на Кавказе и в Западном Копетдаге (Устный)  
Авторы: Марова И.М., Ильина И.Ю., Квартальнов П.В., Грабовский В.И., Иваницкий В.В.

Всероссийская конференция, посвященная 120-летию со дня рождения профессора Г.П. Дементьева, ЗБС МГУ 27 сентября – 1 октября 2018 г.

8. 2023 Морфология, биоакустика и филогеография пеночки-веснички (Устный) Авторы: И.Ю. Ильина, И.М. Марова, В.В. Иваницкий, М.М. Белоконь, Ю.С. Белоконь, Я.А. Редькин.

Второй Всероссийский орнитологический конгресс, Санкт-Петербург, Россия, 2023

Материалы диссертации были также доложены на заседании кафедры зоологии позвоночных животных биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова (2023), на совместном заседании лабораторий экологии наземных позвоночных и орнитологии той же кафедры (2022), а также на заседании лаборатории популяционной генетики Института общей генетики им. Н.И.Вавилова РАН (2022).

Во всех опубликованных работах вклад автора является определяющим. Автор принимал активное участие как в постановке научных задач, сборе материала и его обработке, так и в трактовке полученных результатов, подготовке текстов статей и представлении их в редакции журналов, а также в переписке с редакторами и рецензентами.

### **Структура и объем работы.**

Диссертационная работа изложена на 177 страницах, содержит 12 таблиц, 47 рисунков и состоит из следующих разделов: введение, обзор литературы, материалы и методы исследования, результаты (в трех главах),

обсуждение результатов, заключение, выводы, список литературы и приложение. Список литературы включает 197 источников, из которых 148 – на английском языке.

### **Благодарности.**

Выражаю особую благодарность своему научному руководителю – д.б.н., И.М.Маровой за вдохновение, всестороннюю помощь и советы в ходе выполнения работы. Благодарю д.б.н., профессора В.В.Иваницкого за научные консультации и поддержку, а также помощь в обработке материала и работе над текстом диссертации. Благодарю к.б.н., П.В.Квартальнова за обучение и неоднократную помощь в сборе материала. Благодарю М.М.Белоконь, Ю.С.Белоконь и Е.Н.Соловьеву за обучение, помощь в обработке материала и содержательное обсуждение результатов. Благодарю В.И.Грабовского за помощь в сборе материала. Благодарю д.б.н. Д.В.Политова за возможность работы в руководимой им лаборатории популяционной генетики ИОГЕН РАН. Выражаю глубокую признательность своей семье, друзьям и коллегам, кто прямо или косвенно помогал при написании этой работы и вдохновлял своим опытом!

Исследование поддержано грантами РФФИ (13-04-01771, 14-04-01259, 16-04-01721, 18-04-00770), РФФИ-Япония (ЯФ 12-04-92106), РНФ №14–50–00029.

## **2. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ**

### **2.1 Характеристика рода Пеночек *Phylloscopus* Voie, 1817**

Одним из семейств *Sylvioidea* является *Phylloscopidae*, которое признано в ранге семейства с 2006 г. (Alström et al., 2006). В данное семейство обычно включают два рода: *Phylloscopus* («настоящие пеночки») и *Seicercus* («очковые пеночки») (Watson et al., 1986; Sibley and Monroe et al., 1990; Dickinson, 2014; Bairlein et al., 2006). Пеночки - характерные и многочисленные представители многих экосистем; они распространены на большей части Старого Света,

преимущественно в Азии, например, в Западных Гималаях они составляют до 40% численности всех видов птиц (Alström et al., 2018; Price et al., 2003). Виды или популяции, гнездящиеся на севере, являются мигрирующими, в то время как виды или популяции, гнездящиеся на юге, являются оседлыми или высотными мигрантами (Bairlein et al., 2006). Пеночки - мелкие подвижные птицы, обладающие, как правило, неброской зеленовато-серой или буроватой окраской и внешне чрезвычайно сходны между собой (Рябицев, 2008), что значительно усложняет процесс разграничения таксонов по морфологическим признакам и порождает немалые трудности для систематики рода. Это было хорошо известно уже на ранних этапах изучения рода (Ticehurst, 1938; Vaurie, 1959). В то же время надежными маркерами служат акустические признаки, так как характерная вокализация присуща не только видам, но и большинству подвидов пеночек (Thielke, 1988; Alström et al., 1990; Ticehurst, 1938).

Было предпринято несколько ревизий таксономической структуры рода *Phylloscopus*. По морфологическим критериям К.Тайсхерст в 1938 году выделил 30 видов и 67 подвидов (Ticehurst, 1938). В 1980 году была сделана попытка классификации азиатских видов пеночек на основании их вокализации (Martens, 1980). Однако до начала эпохи внедрения молекулярно-генетических методов в систематику птиц разногласия относительно объёма и таксономической структуры рода *Phylloscopus* были очень велики (Schönfeld, 1980, Williamson, 1962).

В настоящее время к роду *Phylloscopus* относят 77-78 видов (Alström et al., 2018; del Hoyo et al., 2016, Gill et al., 2023).

Семейство *Phylloscopidae* претерпело значительные таксономические изменения за последние 30 лет благодаря исследованиям особенностей вокализации и ДНК (Alström et al., 2013). В этот период было описано не менее 4 новых видов рода *Phylloscopus*: *Ph.hainanus* (Olsson et al., 1993), *Ph.emeiensis* (Alström and Olsson, 1995), *Ph.occisinensis* (Martens et al., 2008) и *Ph.calciatilis* (Alström et al., 2010). Более того, пересмотрен таксономический статус некоторых форм теньковки (*Ph.collybita*), что привело к признанию новых

видов - *Ph.canariensis* и *Ph.ibericus*, ранее считавшихся подвидами *Ph.collybita*. В результате теньковок стали рассматривать в качестве надвидового комплекса (Helbig et al., 1996; Salomon et al., 1997; Helbig et al., 2001; Bensch et al., 2002).

## **2.2 «Сравнительная характеристика теньковки (*Ph.collybita sensu lato*) и веснички (*Ph.trochilus*): структура ареалов и внутривидовая систематика.**

Результаты последнего наиболее полного филогенетического анализа рода *Phylloscopus* убедительно подтверждают сестринские отношения между комплексом теньковки и весничкой, отмеченные ранее Тайсхерстом (Ticehurst, 1938; Alström et al., 2018). Морфологическое сходство и экологическая специфика двух видов весьма велики, а их вокализация отличается по целому ряду существенных признаков. Между тем, известны многочисленные случаи гибридизации двух видов (например, del Hoyo et al., 2016; Norman, 1994; Гагинская, Рычкова, 1999). Предполагают, что их общий гипотетический предок обладал песней, близкой к песне восточных форм теньковок, вокализация которых очень сильно отличается от вокализации всех европейских теньковок (Martens, 1980). С другой стороны, одна из форм теньковок, ныне выделяемая в самостоятельный вид – иберийская теньковка *Ph. ibericus* (= *Ph. collybita brehmii* ранее в составе вида *Ph. collybita*), обитающий в Пиренеях, обладает своеобразной песней, отличной от песни всех других теньковок и весьма сходной по звучанию с песней веснички (Alström et al., 2018; Salomon et al., 1992, 1987; Salomon, Marova, 2001). Впервые весничка была описана Карлом Линнеем в 1758 году в его книге *Systema Naturae*, причём отдельными видами из популяций Англии и Швеции: популяции из Англии под именем *Motacilla trochilus* и Швеции - *Motacilla acredula*, которые впоследствии были объединены в один вид (Птушенко, 1954, Степанян, 1990, 2003). Теньковка свое первое научное название (*Sylvia collybita*) получила в 1817 году, благодаря французскому орнитологу Луису

Виллоту (в книге *Nouvelle Dictionnaire d'Histoire Naturelle (Sylvia collybita Vieillot, Nouv. Dict. Hist. Nat. Nouv., ed xi, p. 235, 1817 –France – цит. по Ticehurst, 1938)*)).

### **Весничка**

Сплошной монолитный ареал веснички простирается от Британских островов и Скандинавского полуострова, Франции и западной окраины Альп к востоку вплоть до верховьев бассейна р. Анадыря (Ticehurst, 1938; Птушенко, 1954; Степанян, 1990; Sokolovskis, 2019), (Рис.1).

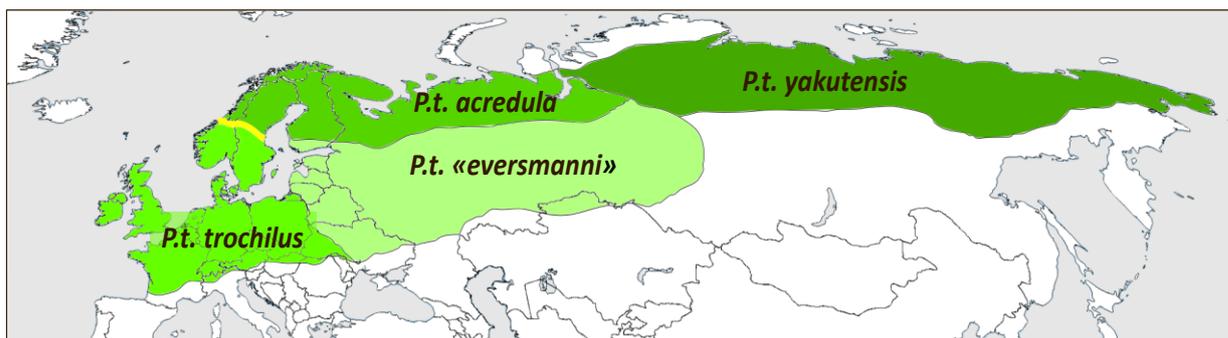


Рис.1. Ареал веснички (*Phylloscopus trochilus*). Разными цветами обозначены ареалы отдельных подвидов. Желтым цветом обозначена зона контакта между подвидами в Швеции (Bensch et al., 2009).

По современным представлениям на протяжении этого ареала на основании морфологических признаков обычно выделяют 3 подвида веснички: *trochilus*, *acredula* и *yakutensis*, (Степанян, 1990; Ticehurst, 1938; Vaurie, 1959; Williamson, 1962; Glutz von Blotzheim, 1991; del Hoyo et al., 2016; Коблик и др., 2006; Птушенко, 1954, Stresemann et al., 1971; Портенко, 1939; Рогачева, 1988, 2008; Бурский и др., 2003; Clements et al., 2021; Shirihai and Svensson, 2018; Gill et al., 2023):

Род *Phylloscopus* Boie 1826

Вид *Phylloscopus trochilus* (Linnaeus, 1758)

*Ph.t.trochilus* (Linnaeus, 1758)

*Ph.t.acredula* (Linnaeus, 1758)

*Ph.t.yakutensis* (Ticehurst, 1935)

Первые две формы были описаны ещё Линнеем (1758), а якутская весничка значительно позже – Тайхерстом (Ticehurst, 1938). Форма *trochilus* занимает Западную Европу от границы ареала вида Британских островов, на восток до юга Швеции, Польши и Карпат и на юг до Франции, Италии севера Румынии. Интересно, что изолированные поселения *trochilus* встречаются на Аппенинском полуострове, Сицилии и, возможно, в Пиренеях (Птушенко, 1954; Stresemann et al., 1971). Ареал *acredula* тянется от Скандинавии на юг до южных отрогов Карпат; на восток, охватывая центральную и южную пойму Енисея, а *yakutensis* распространена от северного Енисея до восточных пределов ареала веснички, т.е. до бассейна Анадыря (Птушенко, 1954; Ticehurst, 1938; Stresemann et al., 1971; del Hoyo et al., 2016; Портенко, 1939; Рогачева, 1988, 2008, Бурский и др., 2003).

Однако до сих пор в распространении подвидов веснички остаётся много неясного, и единой трактовки границ их распространения нет. Так, Степанян (1990, 2003) вслед за Хартером (1934) и Портенко (1939) был убеждён, что всю северную часть ареала вида – от Скандинавии до Анадыря занимает форма *yakutensis*. Не исключено, что северо-восточные районы европейской части ареала веснички действительно заселены не *acredula*, как полагает большинство исследователей, а *yakutensis*, которая плавно переходит в подвид *acredula* (Коблик и др., 2006; Hartert, 1934). Северо-восточные границы распространения подвида *acredula* также определены достаточно условно, хотя известно, что данная форма гнездится в пойме Среднего Енисея в районе стационара Мирное (Бурский и др., 2003).

Некоторые авторы выделяют ещё несколько подвидов, а именно: *fitis*, *evesmanni*, *expressus*. В 1928 году Саломонсен (Salomonsen, 1928) описывает на территории Западной Европы подвид *fitis*, настоящие же *trochilus*, по его мнению, обитают только на территории Англии. За подвидом *acredula* он оставляет только территории Скандинавского полуострова (исключая южную Швецию), Кольского полуострова и, возможно, севера Европейской части

России; распространенная же по всей Восточной Европе форма получает новое название - *eversmanni*.

При проведении следующей ревизии подвидов веснички Хартерт (1934) не находит отличий между британским и западноевропейскими подвидами, выделяемыми Саломонсеном, поэтому достоверно принимает только 3 подвида. Далее практически одновременно на территории Восточной Сибири Портенко (1935) и Тайсхерст (1938) описывают новый, самый восточный подвид веснички. Портенко сначала называет его *expressus*, но затем принимает более удачное, данное Тайсхерстом название - *yakutensis*. Так в своей таксономической сводке рода *Phylloscopus* 1938 года Тайсхерст впервые формирует современную таксономическую структуру веснички с 3 подвидами: *trochilus*, *acredula* и *yakutensis*, которая до сих пор является наиболее актуальной по мнению целого ряда авторов (Степанян, 1990; Ticehurst, 1938; Vaurie, 1959; Williamson, 1962; Glutz von Blotzheim, 1991; del Hooy et al., 2016; Коблик и др., 2006; Птушенко, 1954). Внутривидовая изменчивость веснички выражена очень слабо, цветовые признаки более-менее отчетливо улавливаются только в осеннем свежем перье, на весеннем же пролете практически все различия исчезают. Максимально четко выделяются три подвида *trochilus*, *acredula* и *yakutensis*. Что касается *fitis u evesmanni*, то в 80 случаях из 100 первые ничем не отличаются от *trochilus*, а вторые - от *acredula*, таким образом, являющиеся, по сути дела, лишь их индивидуальными отклонениями (Птушенко, 1954).

Известна только одна зона вторичного контакта и гибридизации между подвидами *trochilus* и *acredula*, сформировавшаяся в Скандинавии. Это узкая широтная полоса между 62 и 63 градусами северной широты, где отмечены особи обоих подвидов, отличающиеся по специфическим морфологическим, генетическим признакам и миграционному поведению (Bensch et al., 2009). Интересно, что вдоль восточной стороны Балтийского моря данные подвиды веснички, напротив, не имеют четко очерченной границы распространения и

не образуют зоны контакта, изменчивость признаков меняется постепенно, подвиды плавно переходят друг в друга (Bensch et al., 2009).

### Теньковка

По современным представлениям надвидовой комплекс пеночек-теньковок *Phylloscopus collybita sensu lato* включает в себя 12-13 форм, которых объединяют в 4 самостоятельных вида (Helbig et al., 1996; del Hoyo et al., 2016; Clements et al., 2021; Shirihai and Svensson, 2018; Gill et al., 2023, Racovich et al. 2019, Alström et al., 2018).

Ареал теньковок простирается практически через всю Палеарктику. В отличие от ареала веснички он разобщен и отчетливо распадается на две ветви: монолитную северную и раздробленную южную. В пределах ареала выявлено несколько зон вторичного контакта форм, возникших, как полагают, в процессе эволюции в результате расселения теньковок в плейстоцене из нескольких рефугиумов (Назаренко, 1982, 1990) (Рис.2).

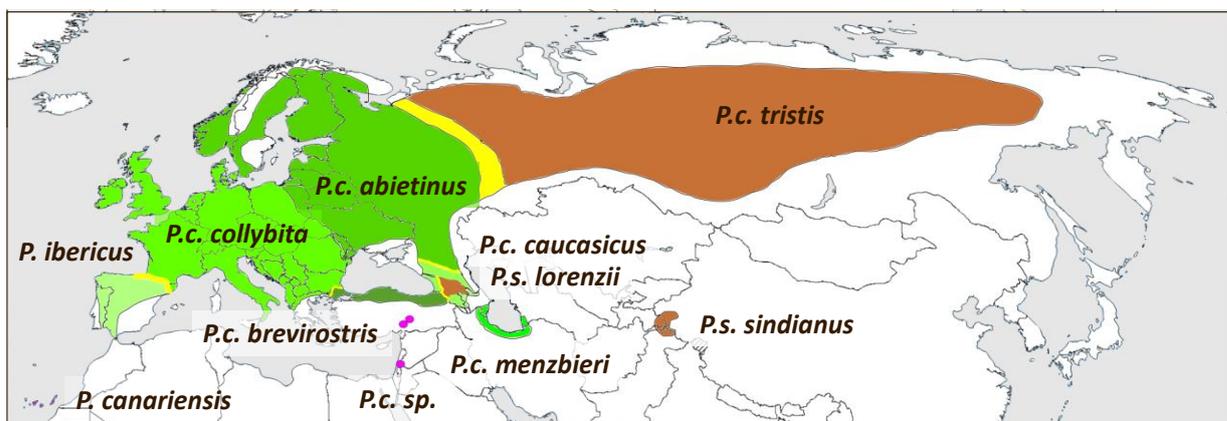


Рис. 2. Ареал комплекса теньковок (*Phylloscopus collybita sensu lato*). Разными цветами обозначены ареалы отдельных подвидов, желтым – зоны вторичного контакта и гибридизации.

Первая наиболее полная классификация теньковок представлена в работе Хельбига и др., она была построена на основе комплексного анализа популяционно-географической дифференциации на всем пространстве ареала комплекса теньковок с одновременным использованием молекулярно-генетических (анализ митохондриальной ДНК) и биоакустических методов (Helbig et al., 1996). Наиболее современная классификация на основе

митохондриальных и ядерных маркеров, охватывающая малоизученные ранее части ареала, представлена в работе Раковича и соавт. (Racovich et al. 2019):

Род *Phylloscopus* (Boie 1826)

Надвид *Phylloscopus* [*collybita*]

*Phylloscopus brehmii* (= *ibericus*) (Homeyer 1871)

*Phylloscopus canariensis* (Hartwig 1886)

*Phylloscopus canariensis canariensis* (Hartwig 1886)

*Phylloscopus canariensis exul* (Hartert 1907)

*Phylloscopus collybita* (Vieillot 1817)

*Phylloscopus collybita collybita* (Vieillot 1817)

*Phylloscopus collybita abietinus* (Nielsson 1819)

*Phylloscopus collybita brevirostris* (Strickland 1836)

*Phylloscopus collybita caucasicus* (Loskot 1991)

*Phylloscopus collybita menzbieri* (Schestoperov 1937)

*Phylloscopus collybita tristis* (Blyth 1843)

*Phylloscopus* (*ssp. ?*) (Racovich et al. 2019)

*Phylloscopus sindianus* (Brooks 1880)

*Phylloscopus sindianus sindianus* (Brooks 1880)

*Phylloscopus sindianus lorenzii* (Lorenz 1887)

К виду *Ph.collybita* Хельбиг относит 5 подвидов. Номинативная форма *Ph.collybita collybita* обитает в Центральной и Западной Европе, Восточную Европу заселяет подвид *Ph.abietinus*. Южная ветвь ареала представлена формами: *caucasicus* (Кавказ), *brevirostris* (северное побережье Турции) и *menzbieri* (северо-восточный Иран и Туркмения). Другой вид - иберийская теньковка *Ph.brehmii (ibericus)*, населяет Пиренейский полуостров и частично Северную Африку. Третий вид - канарская теньковка *Ph.canariensis* распространена на западных Канарских островах и включает подвид *exul*, с восточных островов архипелага (о. Лансароте), которые генетически и биоакустически сильно отличаются от остальных форм; И, наконец, четвертый вид, горная теньковка *Ph.sindianus* с подвидами: *lorenzii* (Кавказ) и *sindianus*

(Центральная Азия). На основе анализа митохондриальных ДНК (гены *cyt b*), в который были включены только 9 из вышеописанных форм пеночек (не вошли *menzbieri* и *exul*), в первую очередь выделяются два таксона: *Ph. brehmii* (= *ibericus*) и *Ph. canariensis*, что также подтверждается исследованиями вокализации (см. ниже). Филогенетическая реконструкция нуклеотидных последовательностей с учетом акустических и некоторых морфологических критериев выделяют *Ph. brehmii* как старейшую ветвь рода теньковок (Helbig et al., 1996).

Несмотря на большое число исследований теньковки (Ticehurst 1938; Watson 1962; Martens 1980, 1981; Martens & Meincke 1989; Loskot 1991; Marova & Leonovich 1997; Helbig et al. 1996; Clement & Helbig, 1998; Dean & Svensson, 2005; Marova et al., 2013, 2017), многие вопросы относительно таксономии и филогении комплекса теньковок до сих пор остаются без ответа.

В частности, статус сибирской теньковки (*Ph. tristis*), широкий ареал которой простирается на Урал, Западную и Восточную Сибирь, по результатам работы Хельбига с соавторами (Helbig et al., 1996) остается неопределенным. По мнению одних исследователей ее стоит объединить в один вид с горной (*Ph. sindianus*) и кавказской теньковкой (*Ph. lorenzii*) (Martens, 1981), другие же склонны относит ее к европейским теньковкам (*Ph. collybita*) (Коблик и др., 2006). Также некоторые авторы предлагают присвоить ей видовой ранг (del Noyo et al., 2016).

Очень интересная находка была сделана недавно на севере Израиля (горы Хермон), где была обнаружена теньковка с новым гаплотипом. Хотя о каких-либо конкретных морфологических признаках этой израильской теньковки не сообщалось, было обнаружено, что ее генетические характеристики четко отличаются от всех других форм (Racovich et al., 2019). Других сведений об этой форме пока нет, но мы обнаружили неожиданное генетическое сходство этой формы с теньковками с юга Турции (подробно этот вопрос мы рассматриваем в разделе «Результаты») (Marova, Plyina et al., 2021).

Распространение и взаимоотношения теньковок в Турции, на Кавказе, в Эльбрусе, Хорасане и на западе Туркменистана до сих пор были описаны поверхностно. В этом районе встречаются три морфологически сходных «зеленых» таксона: *brevirostris*, *caucasicus*, *menzbieri*, а также «коричневые» *lorenzii*. После описания Уотсоном (Watson, 1962) теньковок из Малой Азии появилось мало новой информации о подвидах теньковки, обитающих в этом регионе (Kirwan et al., 2008). Только недавно Ракович и соавт. опубликовали всестороннее генетическое исследование этих таксонов (но не включая *brevirostris*) (Rakovich et al., 2019).

Между тем, форма *brevirostris*, обнаруженная в Турции, оставалась одной из нерешенных проблем. При первом описании *brevirostris* Strickland (1836) отметил его значительное морфологическое сходство с европейскими *collybita* и *abietinus*. Штреземанн (1928) считал гнездящуюся птицу из центральной Турции (Эрегли) неотделимой от *collybita*, а Розелаар (Roselaar, 1995) утверждал, что «признание *brevirostris* временно сохраняется, но изучение большего числа гнездящихся особей может показать, что *brevirostris* не отделима от *collybita*». Однако год спустя в работе Хельбига и соавт. (1996), было показано, что *brevirostris* генетически отличается от *collybita* и *abietinus*, но почти неотличим от *caucasicus*. Позже, в соответствии с этим выводом, Kirwan et al. (2008) предложили считать *brevirostris* старшим синонимом *caucasicus*. В восточной Турции «зелёные» *brevirostris* встречается вместе с «коричневыми» *lorenzii* (Kumerloeve 1967 a, b; Roselaar, 1995; Marova, Plyina et al, 2021). Кроме того, *lorenzii* широко распространен на Кавказе и Закавказье. Почти повсеместно в последних двух районах *lorenzii* обитают в симпатрии с «зелеными» *caucasicus*. Обычно эти таксоны обитают на разных высотах (Чунихин, 1962, 2015), но иногда встречаются и в тесном соседстве (Jordanya, 1962; Моламусов, 1967; Martens, 1982; Марова, 2002).

Форма *menzbieri* представляет собой еще один малоизученный таксон зеленоватых теньковок. С тех пор, как он был впервые описан в 1937 г., было накоплено мало новых данных о его морфологии, экологии и вокализации

(Марова, Леонович, 1997; Loskot, 2002; Dean, 2017). Ареал *menzbieri* сосредоточен в горах Хоросана и простирается на восток до западного Копетдага. Северная и западная границы ареала изучены плохо, но недавно генетические маркеры *menzbieri* были обнаружены во всех южных районах Закавказья, и предполагается интрогрессия между *caucasicus* и *menzbieri* (Rakovic et al., 2019).

На протяжении гигантского транспалеарктического ареала теньковки формируется несколько зон вторичного контакта. В этих зонах встречаются особи с промежуточной окраской, размером и смешанной песней (Salomon 1987; Marova & Leonovich 1997; Hansson et al. 2000; Helbig et al. 2001; Bensch et al. 2002; Marova et al. и др., 2009, 2013, 2017; Shipilina et al., 2017).

Самая протяжённая зона гибридизации восточно-европейской (*abietinus*) и сибирской (*tristis*) теньковок протянулась от Архангельской области до Южного Урала почти на 1500 км. На всем протяжении для неё характерно наличие множества вариантов смешанного пения, промежуточных морфологических характеристик и уникальных митотипов (Марова, 1991а, 2007, Марова и др. 2009; Marova et al., 2013, 2017). Еще одна зона симпатрии образована европейской и испанской теньковками (*collybita* и *brehmii*), она располагается в Западных Пиренеях (граница Испании и Франции) имеет ширину примерно 20 км, где гибридные особи в популяции составляют около 10% (Helbig et al., 1996; Salomon and Nemin Y. 1992; Helbig et al. 2001). Другая гибридная зона обнаружена в Скандинавии между европейской и восточно-европейской теньковками (*collybita* и *abietinus*) (Hansson et al., 2000). Небольшие смешанные поселения и единичные встречи смешанных пар известны между кавказской теньковкой (*Ph.s.caucasicus*) и пеночкой Лоренца (*Ph.s.lorenzii*) (Марова, 1993). Обе формы вида населяют весь Большой и часть Малого Кавказа, на большей части зоны симпатрии между ними имеет место вертикальный викариат: *lorenzii* распространена в субальпийском поясе и верхних пределах хвойных и смешанных лесов, а *caucasicus* – в широколиственных горных и припойменных леса, в верхнем поясе редка

(Ticehurst, 1938, Chunihin, 1962, Martens, 1981). Тем не менее, в некоторых районах местообитания обеих форм перекрываются (Марова, 2002).

Некоторые гибридные зоны возникают вследствие антропогенных изменений природных ландшафтов, приводящих к интродукции одних видов в ареалы других. Сельскохозяйственная деятельность человека в степных районах создает новые возможности для распространения древесных видов птиц благодаря искусственному лесоразведению и обводнению степных засушливых участков. Одним из таких примеров являются равнины Северной Америки, где многие ранее полностью изолированные западные и восточные таксоны птиц образовали зоны контакта и гибридизации, расселяясь на встречу друг другу по новым, искусственно созданным биотопам. (Remington, 1968; Rising, 1983). На юге европейской части России на обширных территориях ранее безлесной степи Предкавказья выявлена аналогичная ситуация из-за массового лесоразведения и посадки лесополос. В настоящее время в регионах Предкавказья можно обнаружить достаточно много старовозрастных искусственно посаженных лесов. Кроме того, почти вся эта территория покрыта густой сетью лесополос разного возраста, ширины и состава растительности (Ivanitskii et al., в печати, Иваницкий В.В., 2018). Эта масштабная трансформация ландшафтов Предкавказья вызвала массовое перераспределение разнообразных таксонов птиц. Кавказские виды и подвиды двигались с юга на север, а европейские бореальные формы расселились им навстречу – с севера на юг. В результате современное Предкавказье стало ареной массового смешения северных и южных близкородственных форм, многие из которых вступают здесь в гибридизацию (Белик, 2009). Именно таким путём возникла ещё одна зона контакта двух форм теньковок. В этом регионе теньковка представлена кавказским (*Phylloscopus collybita caucasicus*) и восточноевропейским подвидами (*Ph. s. abietinus*). По данным Белика (2009), в 70-х годах прошлого века теньковка была редка почти во всех лесополосах Предкавказья. Она гнездилась в большом количестве только в пойме р.Кубани, которая в то время была по существу северной границей

распространения кавказского подвида (Лоскот, 1991). Восточно-европейская теньковка, двигаясь в южном направлении, достигла низовьев Дона только к середине 50-х гг. По результатам учетов, проведенных в начале 70-х гг., численность теньковки в этом районе оставалась низкая. Так, в начале 70-х годов прошлого века обширные пространства предкавказских степей между Кубанью и Доном не были заселены теньковками. В частности, теньковка не гнездилась в искусственных лесополосах, которые к этому времени были широко представлены в этом регионе (Белик, 2009, Ivanitskii et al., в печати). Спустя полвека ситуация резко изменилась. Как многочисленный гнездовой вид теньковка была обнаружена нами по всему Западному Предкавказью: от долины Кубани до центральных районов Ростовской области (Ivanitskii et al., в печати). В Восточном Предкавказье теньковка гнездилась от северных районов Ставропольского края на юге до Сальска на севере. В настоящее время теньковка гнездится повсеместно и в большом количестве не только в островных искусственных лесах, но и во всех лесополосах, являясь здесь одним из самых многочисленных видов птиц.

### **2.3 Филогенетические отношения веснички и теньковки**

Результаты последнего наиболее полного филогенетического анализа рода *Phylloscopus* убедительно подтверждают сестринские отношения между комплексом теньковки и весничкой, предложенные ранее Тайсхерстом (Ticehurst, 1938; Alström et al., 2018). Филогенетический анализ, проведённый Альстрёмом с соавторами (Alström et al., 2018) был построен на митохондриальном гене цитохрома *b* (*cyt b*) и трех ядерных генах: интрон 2 миоглобина (MYO), орнитиндекарбоксилазы (преимущественно) интроны 6–7 (ODC) и интрон 11 глицеральдегид-3-фосфогидрогеназы (GAPDH) (Приложение Рис.1, Alström et al., 2018). Время расхождения между сестринскими кладами теньковки и веснички датируется 5 млн. лет назад (Alstrom et al., 2018).

Остается неразрешенным вопрос в отношении между некоторыми таксонами комплекса теньковок: *Ph. ibericus* (= *Ph. collybita brehmi*) и весничкой. Монофилия между *Ph. ibericus* и *Ph. trochilus* подтверждается тремя из четырех проанализированных ядерных локусов, но не по мтДНК, что может быть связано с древней интрогрессией самцов (Bensch et al., 2006, Helbig et al., 1996). Zink & Barrowclough (2008) предположили, что конфликт между мтДНК и ядерной ДНК можно объяснить различиями в эффективном размере популяции.

Анализ дивергенции данных видов при подсчете попарных генетических расстояния между таксонами *Ph. collybita* и *Ph. trochilus* на основе 1041 нуклеотида митохондриального гена цитохрома *b*, показал что все таксоны надвидового комплекса теньковок четко дифференцируются с весничкой (процентные значения колеблются от 9.2 до 11.1%) (Helbig et al., 1996).

Весничка по целому ряду генетических маркеров (митохондриальная ДНК, ядерные гены, микросателлитные локусы, SNP-маркеры) демонстрирует низкую изменчивость генома между подвидами, настолько, что границы между ними стираются (Sokolovskis et al., 2019). Теньковка, напротив, демонстрирует 12 хорошо различимых форм, объединенных в 4 вида (Racovich et al., 2019, Helbig et al., 1996).

Рассмотрим теперь имеющиеся в литературе данные о внутривидовом генетическом разнообразии веснички и теньковки.

### **Весничка**

Митохондриальное разнообразие среди подвигов пеночки-веснички невелико. Весничка обнаруживает значительно меньшую географическую изменчивость по сравнению с теньковкой по дивергенции митохондриальной ДНК ( $\pi = 0.0021$  и  $\pi = 0.0102$  соответственно). Разнообразие последовательности трех ядерных генов (CHD-Z, AFLP-WW1 и MC1R) веснички напротив не соответствует митохондриальному и неожиданно

значительно велико ( $\pi$  values of 0.0172, 0.0141 и 0.0038), и в среднем выше, чем нуклеотидное разнообразие в этих генах у теньковки ( $\pi$  values of 0.0025, 0.0017 и 0.0139) (Bensch et al., 2006b).

Для веснички разнообразие мДНК, в отличие от ядерной ДНК, редуцировано относительно предсказанной величины, возможно благодаря неравномерному наследованию генов по материнской линии. Огромное разнообразие ядерной ДНК у веснички не соответствует параметрам нейтральной эволюции, описанным для популяций стабильного размера, существующих действительно долгое время. Предполагается, что контрастные паттерны генетического разнообразия у веснички могут отражать более сложную эволюционную историю, возможно включающую исторические демографические флуктуации или исторические интрогрессии сцепленных с мужской хромосомой генов из других популяций веснички (Bensch et al., 2006b).

Анализ 12 полиморфных микросателлитных маркеров из 28 популяций Балтийского моря подтверждает отсутствие генетической структуры в нейтральных локусах (Bensch et al. 1999, 2009). Напротив, хорошо развитая генетическая структура маркеров AFLP-WW1 и AFLP-WW2 обнаружена у подвидов *trochilus* и *acredula*, обитающих в Скандинавии. Высокая частота южного аллеля AFLP-WW1, зафиксированного в южной Скандинавии, значительно снизилась на севере, а высокая частота северного аллеля AFLP-WW2, зафиксированного на севере, снизилась в южной Скандинавии (Bensch et al. 2002a, 2009). Остальные геномные различия между подвидами *trochilus* и *acredula* были обнаружены с помощью полногеномного секвенирования - два предполагаемых инверсионных сайта на хромосомах 1 и 5. Несколько образцов *yakutensis*, также включенных в этот анализ, были неотделимы от *acredula* (Ludenberg et al., 2017). Позже Соколовскис и соавт. (2019) проанализировали фрагменты 4 хромосом (Chrom 1, 3, 4, 5) для всех трех подвидов веснички и показали, что подвиды *trochilus* и *acredula* хорошо разделены, а подвиды *acredula* и *yakutensis* оказались генетически сходными,

что подтвердило предыдущее исследование. Все пять обнаруженных гаплотипа *Clock gene* (chromosome 4) были найдены во всех 3 подвидах. Уровень гетерозиготности во всех подвидах (0.30 у *trochilus*, 0.33 у *acredula* and 0.19 у *yakutensis*) не отличается, что соответствует правилу Харди-Вайнберга ( $P > 0.05$ ) (Sokolovskis et al., 2019).

### Теньковка

На основе филогенетического анализа цитохрома *b* митохондриальной ДНК (*cytochrome b*), в который были включены только 9 из вышеописанных форм теньковок (не вошли *menzbieri* и *exul*) выделяется 4 таксона теньковок (Helbig et al., 1996). Внутри монофилетического комплекса теньковки в первую очередь выделяются два вида: иберийская *Ph. ibericus* (= *brehmii*) и канарская теньковки (*Ph. canariensis*), два других таксона образованы номинативной формой теньковки с подвидами и горной теньковкой.

Попарные генетические расстояния между видами комплекса теньковки (*Ph. collybita*, *brehmi*, *canariensis*, *sindianus*) на основе 1041 нуклеотида митохондриального гена цитохрома *b* колеблются от 3,5 до 5,4 %, то есть все таксоны дифференцированы генетически (Helbig et al., 1996). Внутри таксона *Ph. collybita* (подвиды *collybita*, *abietinus*, *tristis*, *caucasicus*, *brevirostris*) значения попарной дивергенции последовательностей цитохрома *b* колеблются от 1,0 до 1,9 %, за исключением *brevirostris* и *caucasicus*, которые различаются всего на 0,2 % (Helbig et al., 1996). Подвиды горной теньковки *sindianus* и *lorenzii* различаются на 1.7% по результатам данного анализа (Helbig et al., 1996).

Следующий наиболее широкий анализ закономерностей внутривидовой географической изменчивости и отношений между четырьмя видами надвидового «комплекса» теньковки (*Ph. collybita*, *Ph. ibericus*, *Ph. canariensis* и *Ph. sindianus*) на основе митохондриального гена ND2 и интрона 9 Z-сцепленного гена аконитазы (ACO1I9) во всем ареале теньковок подтверждает предыдущую классификацию (Racovich et al., 2019). Внутри вида *Ph. collybita*

сибирский подвид *tristis* наиболее дифференцирован, и может представлять отдельный или зарождающийся вид. Другие подвиды *Ph. collybita* также были дифференцированы по мтДНК, однако линии соседних подвидов образовывали широкие зоны интрогрессии. Новая популяция горы Хермон (Израиль) имела смешанное генетическое происхождение, но содержала некоторые новые гаплотипы, которые не были отнесены к известным подвидам. Все линии обыкновенной теньковки разошлись в конце ионийского этапа плейстоцена. Филогенетическая реконструкция по аллелям гена *ACO119* не была такой полной, как у мтДНК. Виды теньковки были в основном различимы в *ACO119*, за исключением теньковки с Канарских островов (*Ph. canariensis*), которые имеют несколько общих аллелей. АМОВА идентифицировала географическую структуру вариации *ACO119 Ph. collybita*, которая в целом соответствует гену *ND2* мтДНК.

Генетические и другие данные предполагают, что теньковка представляет сложную группу эволюционно молодых таксонов, иллюстрирующих парадигму «видовая эволюция в действии», где отдельные подвиды продолжают скрещиваться, но постепенно идет процесс накопления уникальных признаков для каждого таксона (подвида), достаточный для достижения видового статуса.

## **2.4 Морфологические особенности**

Внешне весничка и теньковка (особенно её европейские подвиды) очень похожи, обе имеют неброскую зеленовато-серую или оливково-буроватую окраску сверху и буровато-белую, светлую, с желтизной – снизу, крылья без выраженных светлых или желтых полос (Птушенко, 1954; Shirihai and Svensson, 2018).

Теньковка в среднем мельче веснички (но степень различия зависит от подвида – Рябицев, 2008), имеет относительно короткие и округлые крылья, длинный хвост, длинные цевку и пальцы (Tiainen, 1982; Leisler, Winkler, 1991 – цит по Бурский и др., 2004). В поле весничку можно отличить от теньковки

в целом по более стройному и вытянутому силуэту, светлым ногам и более четкой желтой брови (del Noyo et al., 2016; Рябицев, 2008).

Морфологические различия теньковки и веснички выражены в формуле крыла: у веснички 1-е первостепенное маховое крыло длиннее кроющих кисти на 2-8 мм, у теньковки – на 5-9мм; 2-ое длиннее 6-го или равно ему или чуть короче, у теньковки 2-ое короче 6-го (обычно между 7-м и 8-м). У теньковки наружное опахало 6-го махового сужено на вершине, у веснички данная особенность отсутствует (Рис. 3) (Рябицев, 2008; Птушенко, 1956; Ticehurst, 1938; Svensson, 1992).

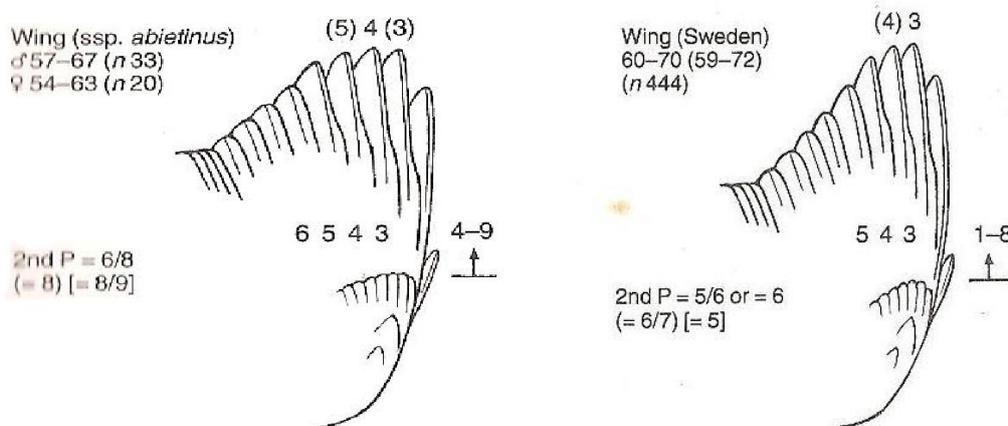


Рис. 3. Форма крыла теньковки (А) и веснички (Б) (из Svensson, 1992).

Подвиды веснички отличаются размерами и особенностями окраски оперения, изменчивость носит клинальный характер: самой мелкой и одновременно самой яркой считается номинативная западноевропейская форма *trochilus*, зелено-желтая окраска которой выражена наиболее четко. В среднем типичная *trochilus* немного более яркая оливково-коричневая или зеленоватая, имеет менее сероватый оттенок и чуть более желтые подкрылья и подхвостье, желтые горло, грудь и брови. Восточнее обитает более тусклая форма *acredula*, в оперении которой становится меньше зеленых и желтых оттенков, также она чуть крупнее. Подвид *acredula* более тусклый, сверху менее оливково-коричневый, с более сероватым оттенком, бровь бледно-желтая, грудь покрыта мелкими желтыми пестринами (хотя у некоторых особей отсутствуют почти все или почти все зеленые и желтые оттенки).

Якутская форма (*yakutensis*) - самая крупная, более темная, более серая, зеленые и желтые оттенки в окраске оперения практически отсутствуют, слабо заметны только на осеннем пролете в свежем перье, присутствуют не желтые, а сероватые крапинки или пестрины на груди, шея и кроющие ушей серо-коричневые, подхвостье белое (Степанян, 1990; Птушенко, 1954; del Hoyo et al., 2016; Ticehurst, 1938, Shirihai and Svensson 2018). Как мы видим, форма *acredula* по интенсивности окраски и размеру занимает промежуточное положение среди подвидов. При этом длина крыла является самым надежным признаком, отличающим все три подвида (Ticehurst 1938, Shirihai and Svensson 2018, Sokolovskis 2019). Таким образом, как мы уже упоминали, изменчивость окраски оперения носит клинальный характер: с запада на восток окраски становится менее яркой, более серо-коричневой, зелёный цвет менее выражен в оперении спины, а жёлтый – в оперении живота и груди. У якутских весничек жёлтый и зелёный цвет в окраске почти отсутствует.

По особенностям окраски, вокализации и области расселения теньковок делят на «зелёные» («европейские») и «коричневые» («азиатские») формы. Предполагают, что эти формы имеют разное происхождение (Martens, Hänel, 1981) «Зелёные» формы имеют зелёные оттенки в оперении спины, жёлтый цвет в оперении вентральной стороны тела, желтоватую бровь; для «коричневых» форм присутствие жёлтых и зеленых тонов в оперении выражено в значительно меньшей степени. Морфометрические отличия проявляются в общих размерах и формуле крыла (Ticehurst, 1938; Марова, 1993). Максимальный размер крыла имеют распространённые на севере и востоке *abietinus* и *tristis*, южные островные подвиды *canariensis* и *exul* имеют самое короткое крыло. Между этими группами находятся *ibericus*, *collybita*, *sindianus* и *lorenzii* (Schönfeld, 1980).

## 2.5 Вокализация

Исследования географической изменчивости птичьих песен долгое время играли заметную роль в развитии таксономии, поведенческой экологии

и эволюционной биологии (Krebs & Kroodsma 1981, Catchpole & Slater 1995). Особо важной задачей в этой области является изучение песенной изменчивости политипических видов с обширным ареалом.

Акустический репертуар певчих птиц включает два типа вокализации: песня и позывка. Песня служит прежде всего для привлечения партнера и защиты территории гнездования (Catchpole and Slater, 2008). У большинства видов песня имеет сложную структуру. Позывки, наоборот, обычно имеют простую структуру; многие позывки состоят из одной ноты. Часто репертуар вида содержит множество позывок с разными функциями. В частности, социальные и тревожные позывки являются наиболее разнообразными и важными вокализациями в репертуаре певчих птиц (Marler, 2004). Обычно песня и позывки исполняются в разных ситуациях, то есть отдельно друг от друга, но некоторые позывки могут исполняться как самостоятельно, так и в составе песни (Luttler and Lor, 2018).

В настоящее время при анализе пения певчих птиц принято использовать ряд терминов (Catchpole, Slater, 1995), которыми мы также оперируем в данной работе. Для певчих птиц песня – это структурная единица вокализации, отделенная от других подобных единиц хорошо заметным на слух или на сонограмме промежутками, превышающими паузы между основными ее элементами. Она может представлять собой целый комплекс нот, слогов или крупных блоков. Обычно песня имеет иерархическую структуру и включает несколько уровней организации.

Элементарной неделимой единицей песни является «нота». Так совокупность разных типов нот отдельного самца, популяции или вида формирует соответствующий объем репертуара. У большинства певчих птиц ноты сгруппированы в комплексы – их принято называть слогами или фразами. В простейшем случае фраза выглядит как многократное повторение ноты одного типа (гомотипическая трель). В более сложных случаях в состав входят ноты нескольких типов. Слог является дискретной единицей, то есть он не делится на части при исполнении. У некоторых птиц можно обнаружить

в составе песни более крупные структурные блоки, включающие слоги и отдельные ноты. Ярким примером является общепринятый способ подразделения песни зяблика (*Fringilla coelebs*) на несколько частей (Slater, Ince 1979). Таким образом, песня – это целый комплекс нот, слогов и крупных акустических блоков.

Пение некоторых видов птиц включает вокальные компоненты, резко отличающиеся от всех других по своим акустическим характеристикам. Часто эти компоненты исполняются непосредственно перед следующей песней и, таким образом, являются своеобразным вступлением. Как правило, это относительно тихие и короткие звуки с простой структурой. Многие из этих звуков по своим основным акустическим характеристикам скорее похожи на позывки, хотя исполняются исключительно в составе песни и никогда не исполняются автономно.

### **Весничка**

Песня веснички состоит из нескольких свистовых колен, похожа на песню зяблика, но без «росчерка», гораздо нежнее и медленнее (Рябицев, 2008, Симкин, 1990). Песня веснички – типично раздельная песня довольно сложной структуры: одинаковые ноты группируются во фразы. Каждая единичная песня включает несколько фраз и отдельных нот (Рис. 4).

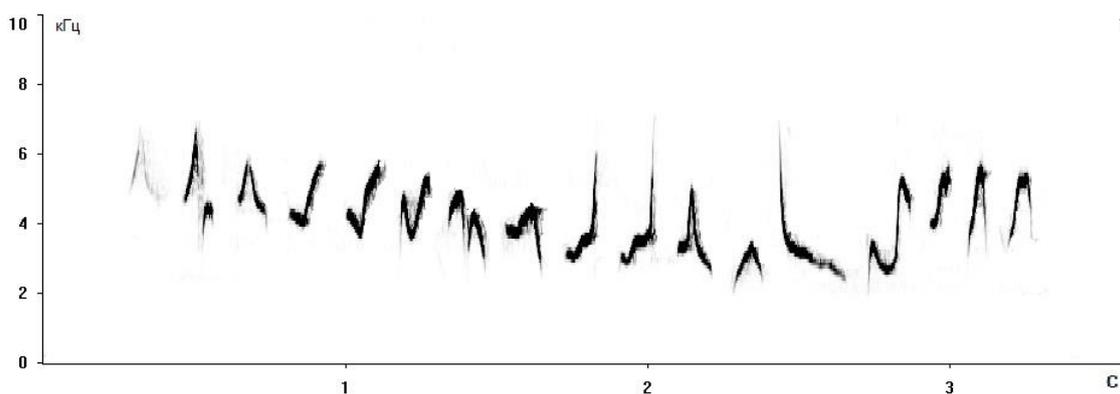


Рис. 4. Сонограмма песни веснички (*Ph. tr. acredula*) из собственных материалов.

Изучению структуры песни веснички, её индивидуальной, сезонной и суточной изменчивости посвящено немало работ (Schubert, 1967 – цит. по Горецкая, Корбут, 2008; Gil and Slater, 2000; Haftorn, 1992;

Thielke&Linsemair, 1963). Обнаружена возрастная изменчивость пения (Jaervi, 1983 цит. по Glutz von Blotzheim & Bauer, 1991).

В среднем песня веснички лежит в диапазоне от 2 до 8-10 кГц, начинается с высокочастотных элементов (от 4 до 8 кГц), центральные фразы – от 2,5 до 6 кГц, и последние фразы, как правило, из низкочастотных элементов (от 2 до 3,5 кГц). Но частотная модуляция средних и конечных элементов остается очень высокой (Gil and Slater, 2000; Горецкая, Корбут, 2008).

Репертуар самца включает в среднем от 40 до 200 элементов, но постоянно в песню включаются все новые и новые. Так объем репертуара положительно коррелирует с объемом записанных песен изучаемых самцов (Горецкая, Корбут, 2008). Количество элементов варьирует в зависимости от времени суток и особенно от стадии периода размножения. В самом начале объем репертуара минимален (в среднем 27,5 нот), к середине возрастает почти в 2 раза (57,5 нот в среднем), максимальной величины достигает под конец сезона – в среднем 70 нот. Ноты складываются во фразы, которых в песне может быть от 1-2 до 30 (чаще 9-12). Часто в первых высокочастотных фразах разнообразие элементов невелико, зато оно сильно возрастает в центральных фразах, к концу опять сокращается (Горецкая, Корбут, 2008). Считается, что в песне веснички географическая изменчивость выражена слабо (Schubert, 1968, - цит. по Schoenfeld, 1980; Glutz von Blotzheim & Bauer, 1991). Например, самцы двух удалённых друг от друга популяций веснички «понимают» друг друга: берлинские самцы агрессивно реагируют на территориальную песню шведских и польских особей (Schubert, 1971 - цит. по Glutz von Blotzheim & Bauer, 1991). В сводке по птицам Англии (Witherby et al., 1958) отмечено, что пение формы *acredula* не отличается от пения номинативной расы. Но Л.А.Портенко (1939) писал о своеобразии пения якутских весничек из Восточной Сибири.

Специальных работ, посвященных популяционно-географической изменчивости песни веснички на пространстве ареала вида, до сих пор выполнено не было.

Известны многочисленные случаи смешанного пения веснички и теньковки. Разгадке этого феномена было посвящено немало работ (Gwinner und Dorka, 1965; Schoenfeld, 1980; Haftorn, 1993; Glutz von Blotzheim & Bauer, 1991 и др.) Обычно пение таких особей начинается с исполнения строф теньковки, после чего следуют строфы веснички. Но порядок исполнения может меняться – строфы теньковки могут быть исполнены в конце или же в середине песни. Например, в пении одного самца со смешанным пением содержалось 15 нот теньковки, 72 «гибридных» строфы и 91 чистая строфа веснички (Wolf, 1986). Птицы со смешанным пением (преимущественно в Западной Европе) встречаются столь часто, что в начале XX века некоторые орнитологи стали относить их к самостоятельному виду - *Phylloscopus sylvestris* Meisner, промежуточному между весничкой и теньковкой (Schoenfeld, 1980). Он был описан Нойманном в 1905 г. (Naumann, 1905, цит. по Schoenfeld, 1980). Но большинство исследователей всё-таки считало таких птиц либо весничками, либо теньковками с отклоняющейся песней. Наконец, возникло предположение о возможной гибридной природе таких певцов (Ausobsky, 1960; Gwinner, Dorka, 1965). Это предположение подтвердилось молекулярно-генетическими данными: многие птицы со смешанной песней оказались гибридами весничка x теньковка (Bensch, Harlid, 2000). Однако, надо иметь в виду, что далеко не все птицы, исполняющие смешанную песню, были отловлены.

Кроме того, известно, что в неволе молодые веснички, изолированные от особей своего вида, выучивают песню теньковки-тьютера (Noering, 1962 - цит. по Glutz von Blotzheim U.N. & Bauer K.M., 1991). Таким образом, по-видимому, в природе имеет место как гибридизация двух форм, так и случаи заимствования (научения) песни. Наиболее часто это происходит в тех случаях, когда особи одного вида немногочисленны и живут в окружении

особей другого вида. Такую ситуацию можно наблюдать в южной Европе, где весничка часто немногочисленна, а теньковка распространена широко. Например, на юге Германии, в Шварцвальде, где весничка распространена спорадично, в 1997 г. была отмечена особь (по внешнему виду она была определена как весничка), исполнявшая смешанную песню. Участок этого самца находился в окружении и пределах акустического контакта 2-х-3-х самцов теньковок (И.М.Марова, личн. сообщ).

### Теньковка

В надвидовом комплексе теньковки песни разных подвидов достаточно сильно отличаются. Песня теньковки, обитающей в нашей полосе, напоминает звук равномерно падающих в воду капель, хорошо описывается как ритмическое «тень-тинь-тень-тянь-тинь-тюнь» и другие «тенькающие» звуки в разном чередовании (Рябицев, 2008). Песня теньковки состоит из отдельных нот, ноты группируются в устойчивые сочетания – мотивы, особенно ярко выраженные у сибирского подвида. Мотивы в свою очередь объединяются в строфы (фразы). Сонограммы песни европейской теньковки представлены на Рис.5.

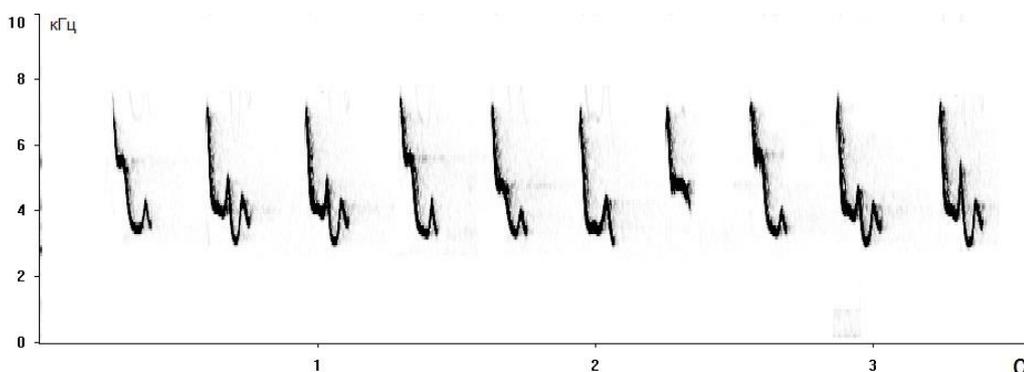


Рис. 5. Сонограмма песни восточноевропейской теньковки (*Ph. c. abietinus*) из собственных материалов.

Наиболее существенные различия в вокализации отмечены между группами «зелёных» и «коричневых» форм (Helbig et al., 1996; Thielke, Linsenmair, 1963; Martens, 1981; Марова, 1993 и др.). Самой простой структурой отличаются песни «зелёных» форм, их элементы имеют

одинаковую по форме и частоте нисходящую начальную часть. «Коричневые» формы характеризуются гораздо более богатым репертуаром и включают разнообразные элементы, начинающиеся с восходящей частоты. Отметим, что вокализация «коричневых» теньковок изучена намного менее полно, чем вокализация «зеленых». На основе присутствия или отсутствия 16 элементов и четырёх синтаксических характеристик в песнях девяти таксонов пеночки-теньковки построена фенограмма, которая отделяет в отдельные клады песни *canariensis* и *ibericus*, а оставшиеся таксоны объединяет в 2 группы: «зелёные» (*collybita*, *causicus*, *brevirostris*, *menzbieri*) и «коричневые» (*lorenzii*, *sindianus*, *tristis*) (Helbig et al., 1996). Для разных географических рас, составляющих надвидовой комплекс *Phylloscopus collybita*, известно несколько типов позывок. Для позывок восточно- и западноевропейских теньковок типично непродолжительное по времени возрастание частоты с 2-х до 5 кГц (Helbig et al., 1996).

Широкая вариативность вокализации привлекла большое внимание и неоднократно рассматривалась в литературе. Песня различных таксонов теньковки хорошо изучена (Thielke and Linsenmair 1963; Martens 1982; Martens and Meincke 1989; Salomon and Hemin 1992; Helbig et al. 1996; Marova and Leonovitch 1997; Hansson et al. 2000; Linhart et al., 2012; Марова и др., 2013, 2017; Шипилина и др., 2017; Ильина и др., 2019). Однако изменчивость песни во всем ареале теньковки изучена лишь в самых общих чертах и остается актуальной темой для изучения.

Известно, что рекламная песня теньковки имеет относительно простую структуру. Песенные фразы переменной длины состоят из отчетливых нот, четко разделенных паузами. Все ноты — тональные звуки с хорошо развитой частотной модуляцией. Давно известно, что песня теньковки, наряду со строфами, составленными из различных нот, содержит дополнительные акустические компоненты, называемые «вставочные элементы» (Cramp, 1992; Constantine 2006; Bergmann and Helb 1982).

«Вставочные элементы» между песнями у теньковки представляют собой короткие и тихие звуки, ритмично повторяющиеся в промежутках между строфами песни (Рис. 6). Пеночки-теньковки не используют такие вставочные элементы во время каждого пения. Пение, содержащее вставочные элементы, и пение, лишенное их, может быть зарегистрированы в один и тот же день.

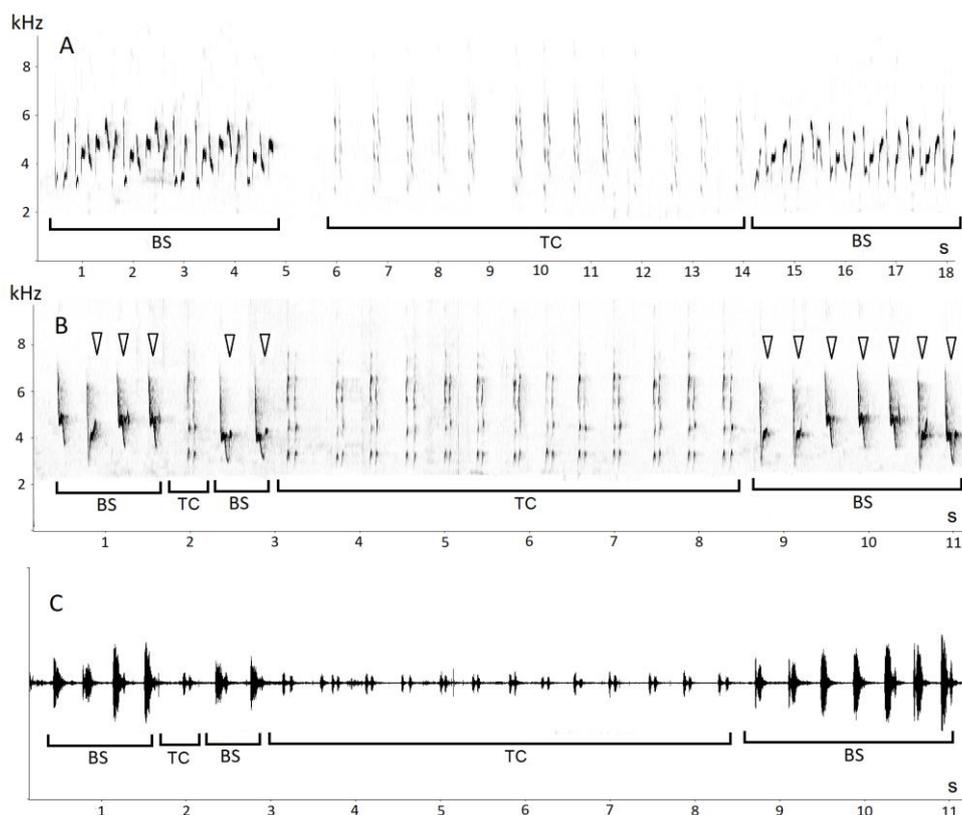


Рис. 6. Примеры «вставочных элементов» между песнями теньковки (из Ivanitskii, Iina, Marova, 2020).

Совершенно неожиданно выглядит то, что вставочные элементы, являясь весьма характерным компонентом песни этого вида, однако, привлекли относительно мало внимания и в цитированных выше публикациях упоминаются лишь вскользь или вообще не упоминаются. Изменение акустической структуры этих звуков количественно не определено. Индивидуальной, внутри- и межпопуляционной изменчивости, их связи с элементами основной песни или влиянию процессов гибридизации во вторичных контактных зонах разных таксонов почти не уделялось внимания. Мы рассматриваем этот вопрос в нашей работе

## 2.6 Зимовки и пути миграций

Оба вида (за исключением нескольких подвидов теньковки, которые оседлы или совершают лишь вертикальные перемещения) - дальние мигранты. Зимовки всех подвидов весничек и всех европейских форм теньковок сосредоточены в Африке, восточные же формы теньковок зимуют в Индии, Передней Азии и Аравии, что свидетельствует о гораздо более сильной и возможно ранней дифференциации комплекса теньковки (Симкин, 1990; Thielke, Linsenmair, 1963). Таким образом, теньковка зимует в умеренных и субтропических широтах Евразии и Северной Африки, весничка - в основном в трансэкваториальной тропической Африке; области зимовок у них мало перекрываются (Stamp, 1992).

Большая часть европейских теньковок летит на зимовки через Гибралтарский миграционный путь, то есть огибая Средиземное море с Запада (Рис. 7), во время миграций они перемещаются вдоль береговой линии континента на восток и возвращаются уже в большей степени через Израиль (Эйлатский миграционный путь) и Аравийский п-ов).

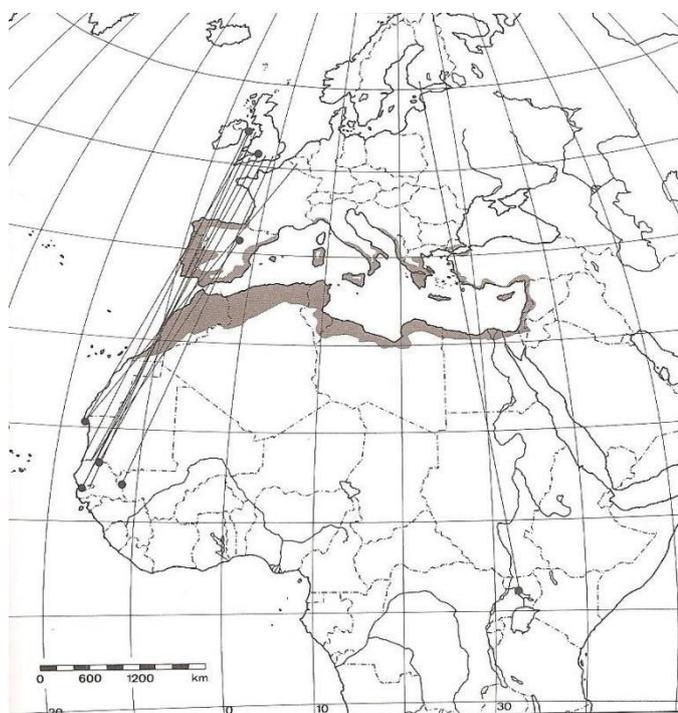


Рис.7. Карта миграционных путей европейских теньковок (из Glutz von Blotzheim & Bauer, 1991).

Места зимовок разных подвигов веснички в Африке разобщены: номинативный подвид *Ph.tr.trochilus*, населяющий Западную Европу от Британских островов до частично Польши и Румынии на востоке, мигрирует в Западную Африку, более восточная форма *Ph.tr.acredula*, распространенная на Скандинавском п-ве, Восточной Европе и до бассейна Енисея летит в Южную Африку (Рис. 8), периферийный восточный подвид *Ph.tr.yakutensis*, гнездящийся до берегов Берингова моря в бассейне Анадыря также отправляется на зимовки в Южную и Западную Африку, преодолевая гигантские расстояния на своем пути (Птушенко, 1954; del Hooy et al., 2016; Glutz von Blotzheim & Bauer, 1991, Bensch et al. 2006a, 2009, Sokolovskis et al., 2018, 2019). С помощью логеров GLS были отслежены миграционные пути 3х самцов весничек, которые показали сходство миграционных путей подвидов *acredula* и *yakutensis* (Рис. 8) (Sokolovskis et al., 2018).

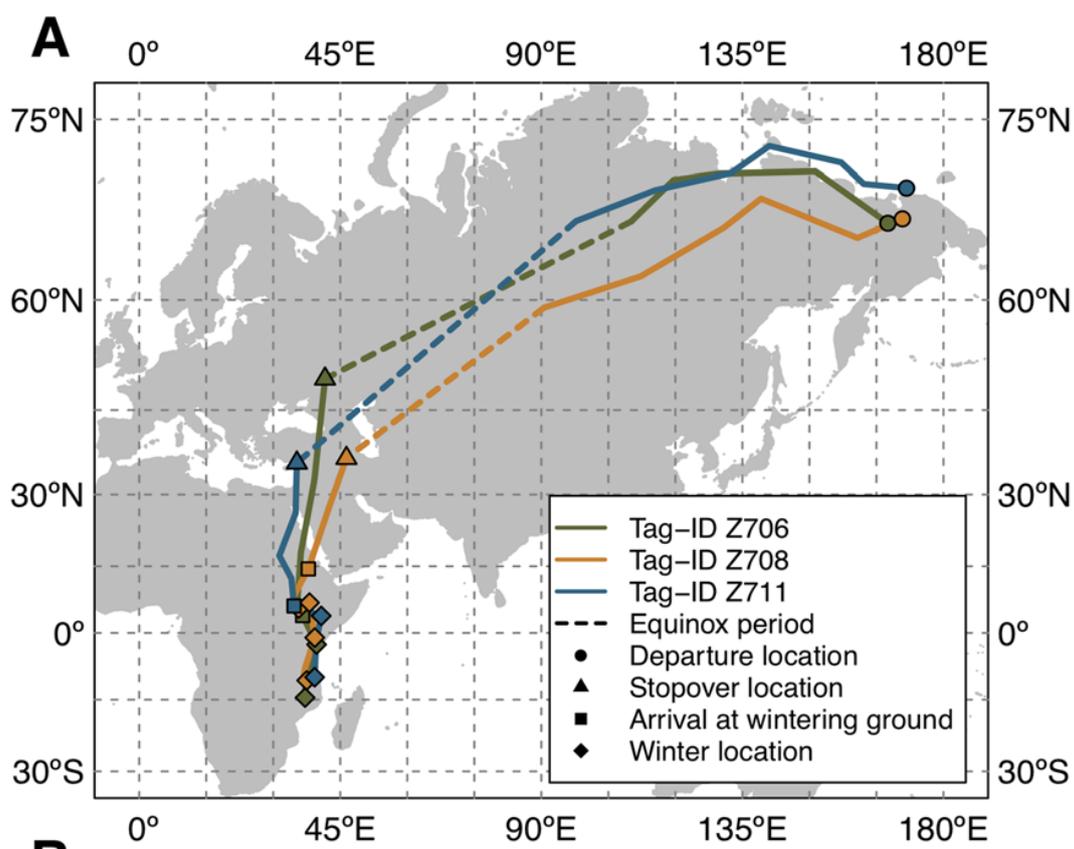


Рис. 8. Пути осенней миграции и места остановок трех самцов веснички (отмечены разными цветами), отслеженные логерами GLS с северо-востока России в Юго-Восточную Африку в 2016–2017 гг. Период осеннего

равноденствия (за 2 недели до и после 23 сентября) обозначено прерывистой линией. для каждого трека. Карта выполнена в проекции Меркатора с сеткой 15° (из Sokolovskis et al., 2018).

Позже были обнаружены два локуса с сильным влиянием на выбор миграционного пути. Так, у веснички значительная часть (74%) изменчивости направления миграции объяснялась комбинацией локусов MARB-a и InvP-Ch1 (оба с доминантным типом наследования) на хромосомах 1 и 5 (Sokolovskis et al., 2023). Следствием такого типа наследования является направление миграции большинства гибридов, которое напоминало либо путь аллопатрических *trochilus*, либо *acredula* (Sokolovskis et al., 2023). Таким образом, было показано, что по крайней мере у некоторых видов птиц направление миграции соответствует доминирующему типу наследования. Тот факт, что гибриды веснички с большей вероятностью будут следовать одному из двух родительских миграционных маршрутов, имеет важное значение для понимания экологических и эволюционных процессов, поддерживающих миграционные границы (Sokolovskis et al., 2023).

## 2.7 Экологическая специфика

Как весничка, так и теньковка – обычные, многочисленные и доминирующие виды в целом спектре местообитаний (например, Cramp, 1992; Птушенко, 1954). В ряде мест оба вида встречаются в одних и тех же биотопах, причем показано как взаимоисключение территорий, так и их частичное или полное перекрывание (Рябицев, 1993 и др; Tiainen, 1982).

Весничка обитает в различных типах леса – преимущественно на опушках и в разреженных лиственных и смешанных с подлеском насаждениях. Во всех частях ареала она распространена вплоть до пределов древесной растительности в тундре и в горах (например, Птушенко, 1954, Рогачева, 1988, 2008). В Англии весничка (форма *trochilus*) обитает в светлых лесах, кустарниках, в любых, даже самых скудных насаждениях, где есть высокая травянистая растительность, а также в кустарниках на холмах и

заболоченных равнинах (Witherby et al., 1958). В европейской части весничку (форма *acredula*) можно встретить в разреженной тайге, в старых смешанных и лиственных лесах, в мелколесье и по зарастающим вырубкам, по окраинам болот и ручьев (Птушенко, 1954; Сотников, 2006; Schoenfeld, 1984). В восточной и северо-восточной частях ареала весничка населяет в первую очередь светлые лиственные или смешанные леса с хорошо развитым травянистым покровом и кустарниками (del Нoyo et al., 2016). В подзоне южной и центральной тайги приурочена к незональным биотопам, имеющим более северный характер (опушка ельника на краю верхового болота, сосновый рям по переходному болоту и т.д.); в северной тайге повсеместно обычна и многочисленна на вырубках, переходных болотах и приречных лесах. В кустарниковых тундрах является одной из доминирующих видов птиц, где гнездится в куртинах карликовых берез, ивняках (Рогачева, 1988, 2008). В Якутии, в долинах рек Колымо-Индибирского междуречья весничка (*yakutensis*) с наибольшей плотностью населяет ивняки на высоких поймах. В бассейне Анадыря она селится не только на высоких приречных террасах, но и предгорных равнинах, покрытых зарослями кедрового стланика с примесью ольховника (Находкин и др., 2008). Интересно, что, хотя весничка во влажных и холодных лесотундрах Европы и Азии селится вплоть до границы лесной растительности, в субальпийской зоне гор она редко поднимается выше 1000 м н.у.м. (Schoenfeld 1984). Например, в Альпах весничка лишь в редких случаях гнездится выше 1500 м н.у.м., обычно – не выше 1000 м н.у.м. (Glutz von Blotzheim & Bauer, 1991). Другими словами, весничку нельзя отнести к «горным» птицам (Voos, 1962).

Пеночка-теньковка птица осветленных лесов, зарастающих гарей и вырубков, на севере ареала – кустарниковых зарослей у водоемов. В противоположность весничке более многочисленна в южных областях, предпочитает леса с примесью темнохвойных пород, а иногда и темнохвойную тайгу с полянами и подлеском (Рогачева, 1988). Европейская теньковка гнездится в лиственных и хвойных лесах, а также в криволесье и стланиках, в

более южных районах связана с древесной и кустарниковой растительностью речных долин и чаще, чем на севере, держится в сырых местах. В горах селится от предгорий в лесах, в кустарниках по склонам высот, по берегам рек, ручьев и до верхней полосы леса на границе с альпийскими лугами (Птушенко, 1954). В средней полосе населяет самые разнообразные леса, но предпочитает темнохвойные (ельники, пихтарники) или связанные с ними участки, в таких местах придерживается осветленных ветровальных участков, редин, берегов ручьев и т.д. Довольно обычна и в сосняках разного возраста, искусственных лесонасаждениях с примесью хвойных пород, а также в лесопарках, скверах и садах (Сотников, 2006). В Сибири наблюдается та же отчетливая приверженность к темнохвойным лесонасаждениям. В южной тайге теньковка самая многочисленная из пеночек, обычна в разнообразных биотопах от сомкнутых темнохвойных лесов до сосновых вырубок и кустарников по лугам; в средней тайге распространена неравномерно (максимальная гнездовая численность в пойменных ивняках); в северной тайге также тяготеет к припойменным местообитаниям (ивняки, ольшаники), приречным лесам и пихтовым рубкам. В лесотундре гнездится в кустарнике по опушкам леса и берегам водоемов, найдены изолированные очаги размножения и в подзоне типичных тундр (Рогачева, 1988, 2008). В Якутии теньковки обитают в островках светлохвойной тайги, чаще всего встречаются в пойменных лесах с примесью лиственниц (Воробьев, 1963; Находкин и др., 2008).

В отличие от веснички, некоторые формы теньковки (например, *Ph. sirdianus*) обитают в полупустынных горных районах на высоте до 4400м, где населяют преимущественно ивово-тополиные рощи, мозаичные леса и кустарниковые заросли по берегам рек и ручьев (Иванов, 1976; del Noyo et al., 2016; Baker, 1933; Ильина и др., 2020). В работе Хлебосолова и соавт. (2003) показано, что необходимым свойством биотопа, который занимает теньковка или весничка, является не специфический состав древостоя, а именно структура растительности в целом, по нашим данным особенно это относится к теньковке. Так в зависимости от условий оба вида пеночек могут

существовать в хвойных, лиственных и смешанных лесах. Весничка придерживается открытых мест: опушки, заросли кустарников, отдельно стоящие деревья, зарастающие болота, теньковка же, напротив, населяет леса, но обязательно с полянами, вывалами, покрытыми густым подростом-подлеском.

Характер местообитаний пеночек определяется распределением предпочитаемых кормовых субстратов. Наблюдения показывают, что теньковки и веснички предпочитают для сбора корма практически все участки крон деревьев и кустарников, но каждая выбирает растения с определенным типом ее архитектоники. Теньковка кормится в густом подросте или подлеске с хорошо выраженной ярусностью веток и листьев, весничка, напротив, предпочитает одиноко стоящие деревья без явно выраженной ярусности кроны. Иногда пеночки населяют на первый взгляд совершенно не свойственные им биотопы, это связано с тем что растительность с предпочитаемым ими типом архитектоники кроны встречается не только в типичных, но и в других биотопах (Хлебосолов и др., 2003). Если теньковки в целом моногамны, то самцы веснички в большинстве полигамны и обороняют первичную и вторичную территории (Schönfeld M, 1984; del Hoyo et al., 2016; Goretskaia, 2007). Теньковка прилетает на места гнездования раньше веснички (Птушенко, 1954; Cramp, 1992 и др.). Сроки размножения сильно растянуты на пространстве ареала, в основном, с мая по август. Средний размер кладки теньковки немного меньше, чем у веснички, но период гнездования дольше. теньковка нередко выкармливает два выводка за сезон, что для веснички не характерно, но отдельные случаи все же имеют место быть (Лапшин, 2000, 2001, 2008). По-видимому, различия в продуктивности компенсируют пониженную выживаемость теньковки, зимующей в относительно холодных районах (Лапшин, 2000).

В годовом цикле 2 линьки: последнегнездовая у молодых и послебрачная у взрослых в области гнездования и предбрачная у неполовозрелых и взрослых особей в период зимовки (Лапшин, 2008, Cramp,

1992, Рыжановский, 2012). Описаны различия в размере территорий, устройства гнезда, выкармливания и роста птенцов (Птушенко, 1954; Cramp, 1992, Хлебосолов и др, 2003 и др.).

Целый ряд наблюдений обнаруживают качественные различия в стереотипах кормодобывания теньковки и веснички (Бурский и др., 2004, Хлебосолов и др., 2003; Преображенская, 1998; Паевский, 1994).

Основную кормовую базу пеночек составляют мелкие беспозвоночные, реже используются в пищу растительные корма (фрукты, семена розоцветных). Для европейских подвидов теньковки показано, что она выбирает более мелкие и малоподвижные объекты, тогда как весничка ориентирована на сбор крупных и подвижных беспозвоночных (del Hoyo et al., 2016). Вообще же, способы охоты и спектр питания теньковок, вероятно, более разнообразен, поскольку условия обитания многочисленных подвидов и даже популяций сильно различаются. Имеются и индивидуальные различия. Например, в долине р. Теберды пеночки Лоренца (*Ph. lorenzii*) собирали корм и на высоких буках и грабах, и в низком ольшанике у болота, а некоторые особи охотились среди высокотравья и на земле у воды. У верхней границы леса пеночки охотятся в основании кустов кавказского рододендрона, почти у земли (Марова, 2014). Методом наложения шейных лигатур показано, что пеночки Лоренца на Северо-Западном Кавказе выкармливают птенцов очень разнообразным кормом; среди приносимых объектов около 30% составляют двукрылые (мухи-бекасницы, толкунчики и другие виды мух, комары, а также гусеницы совок и пядениц); существенную часть в питании птенцов составляют тли, личинки цикадок, щелкунов, пилильщиков и клопов, а также ручейники, пауки и наземные моллюски (Марова, 2014). Сходный спектр питания птенцов установлен в районе Эльбруса (Моламусов 1967).

Наблюдения за кормодобывающим поведением двух видов показывают, что теньковки и веснички собирают корм практически во всех участках кроны и коры, но каждая предпочитает в свою очередь растительность определенной архитектоники. По наблюдениям за европейскими формами теньковок и

весничек, последние чаще кормятся на отдельно стоящих деревьях или кустарниках, когда ветки и листья растут равномерно во все стороны, не образуя вертикальной или горизонтальной ярусности, тогда как теньковки - в густых зарослях подроста или подлеска (Хлебосолов и др., 2003).

По наблюдениям Преображенской (1998) в Костромской обл., напротив, весничка чаще теньковки кормится в густой растительности, реже использует хвойные породы деревьев, выбирает в среднем более тонкие присады.

Теньковка обследует разнообразные субстраты в непосредственной близости от себя: кору ветки-присады, пазухи листьев и их поверхности, перемещаясь при этом на ногах на небольшие расстояния. Среди приемов кормодобывания основное место занимают склеивание и короткие броски. Весничка ориентирована на сбор более крупных и подвижных беспозвоночных в местах их наибольшей концентрации в густых, хорошо освещенных внешних частях крон. Часто при обследовании субстрата и поимке добычи использует полет (Бурский и др., 2004). По результатам наблюдений в диких условиях отмечается, что весничка реже использует маневры с применением крыльев, предпочитая пастьбу и дотягивание (Конторщиков, 2001). Обнаруженные особенности кормовых стереотипов соответствуют различиям внешней морфологии пеночек (размеры тела, длина и заостренность крыльев). Относительно длинные и острые крылья веснички должны облегчать регулярное использование полета и при добывании подвижных насекомых. Длинные лапы и пальцы теньковки позволяют ей эффективно передвигаться по вертикальным и наклонным субстратам (Бурский и др., 2004).

Специализация на сборе мелких, малоподвижных и плохо заметных беспозвоночных указывает на приспособленность теньковки к обитанию в относительно бедных и мало предсказуемых условиях. Такая стратегия обеспечивает широкий выбор гнездовых биотопов, но и сказывается на структуре всего годового цикла. Она делает возможным ранний прилет и

поздний отлет, длительный период гнездования и легкое возобновление кладки, зимовку в ближайших бесснежных регионах.

Кормовое поведение веснички более избирательно. Она тяготеет к более продуктивным местообитаниям в течение всего годового цикла. В гнездовое время — это пойменные ивняки и лесотундра, где хорошо выражен сезонный пик продуктивности, на зимовках - тропические и субэкваториальные области. Сложная структура годового цикла, включающая долгие периоды дальних миграций, подчинена задаче своевременной смены районов пребывания в соответствии с сезонным изменением продуктивности (Бурский и др., 2004). Описанные закономерности совпадают с данными о том, что более крупные виды предпочитают более продуктивные местообитания (Forstmeier et al., 2001).

Таким образом, несмотря на большое сходство внешней морфологии двух видов пеночек и их экологической специфики, имеются и заметные различия, проявляющиеся в предпочитаемых местообитаниях, кормовом поведении и репродуктивных стратегиях.

### 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

#### 3.1 Места сбора материала

Полевые исследования проводились лично автором с 2011 по 2019 год в следующих районах (Рис. 9):

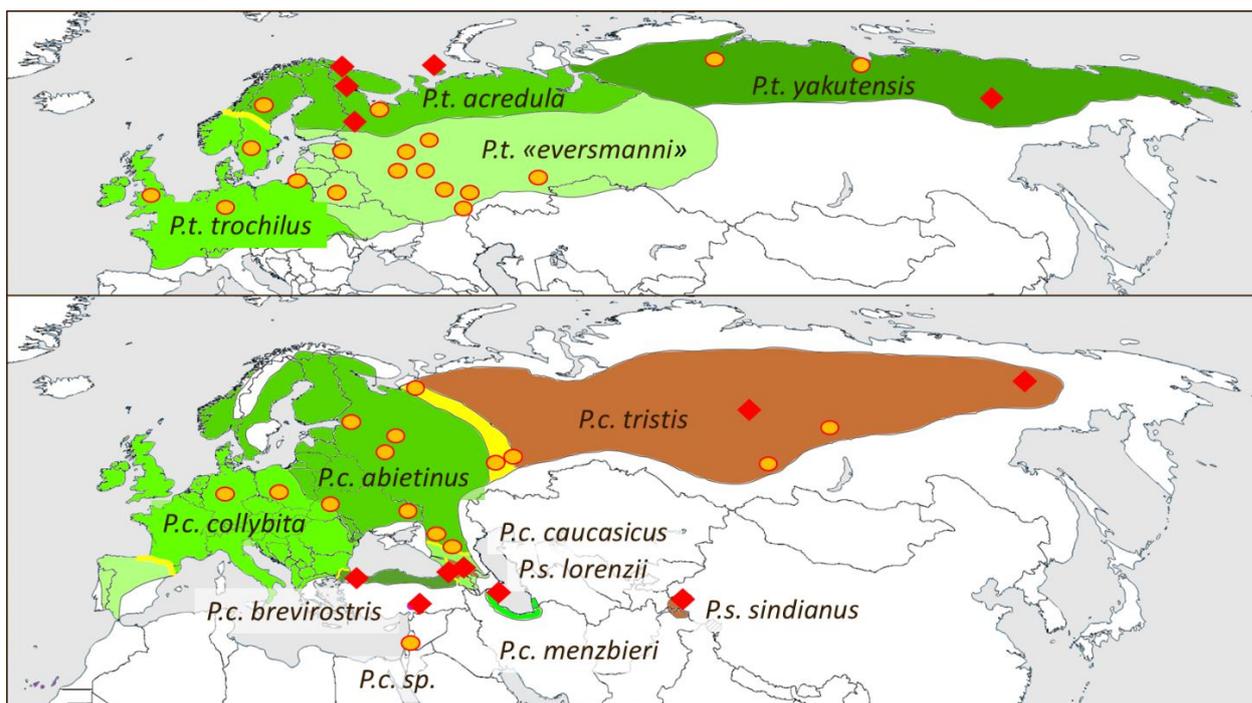
Лично автором:

1. Краснодарский край, ГПЗ Кавказский (май 2011);
2. Таджикистан, Западный Бадахшан, поймы рек Зумудг и Гунт (июнь 2011-2012);
3. Красноярский край, стационар Мирное (июнь 2012);
4. Якутия, Верхоянский р-н, Жиганский р-н (июнь 2014);
5. Турция, Северный, Восточный и Южные регионы (апрель-май, 2015);
6. Россия, Ленинградская обл, Ладожская орнитологическая станция СПбГУ (июнь 2015);
7. Карелия, ГПЗ «Кандалакшский» (июнь 2016);
8. Мурманская обл., ГПЗ «Пасвик» (июнь 2016);
9. Армения, окр. Мегри (май 2017);
10. Краснодарский край, окр. Новороссийска (июнь 2018);
11. Ростовская обл., окр. Миллерово (июнь 2018);
12. Ненецкий АО, о. Колгуев (июнь 2019).

Материалы, любезно предоставленные коллегами, собраны в следующих регионах в период с 1983 по 2019 год:

1. Западный Копетдаг (Туркменистан, Сянт-Хасардагский заповедник) (апрель – май 1985, 1989);
2. Шопфхайм, Западная Германия (май, 1994-1995);
3. Западные районы Украины (Закарпатье); Центральная Украина (Киев); Восточные районы Украины (Сумская и Харьковская области) (май-июнь 2013);
4. Краснодарский край, окр. г. Туапсе (лето 1998);

5. Абхазия, окр. Цебельда (июнь 1998);
6. Карачаево-Черкесская республика, ГПЗ «Тебердинский» (май-июнь, 1985-1987);
7. Северная Осетия, ГПЗ «Тебердинский» (май 2019);
8. Архангельская область, НП «Кенозерский» (июнь 2017); Беломор-Кулойское плато ГПЗ «Пинежский» (июнь 2018);
9. Московская область (май 2010);
10. Костромская область (май 2009);
11. Коми (окрестности Сыктывкара) (май 1986);
12. Челябинская область (май 1989)
13. Башкортостан, Южный Урал, ГПЗ Южно-Уральский (май-июнь 2007-2008);
14. Южный Урал, ГПЗ Ильменский (май 2009);
15. Восточных Саян в окрестностях Красноярска (ГПЗ «Столбы», Кутурчинское Белогорье, южная часть Енисейского кряжа) (июнь 2009);
16. Южная Тува (май-июнь 1983);
17. Курская область (май 2014);
18. Воронежская обл., п. Богучар (долина р. Дон) (май 2019);
19. Ростовская область, окр. п. Миллерово, п. Шахты (май 2019);
20. Западная Калмыкия, окр. г. Городовиковск (май 2018);
21. Краснодарский край, окр. ст. Новопокровская (май 2019).



**Рис. 9.** Точки сбора материала теньковки и веснички. Красный – собрано лично автором, желтый – данные любезно предоставлены коллегами или взяты из открытых депозитариев

### 3.2 Отлов птиц

Отлов птиц производили паутиными сетями фирмы «Ecoton», при помощи звуковых ловушек. Все манипуляции с птицами проводили прижизненно. Порядок отлова был следующим: после обнаружения поющего самца на гнездовом участке, его пение записывали на магнитофон (не менее 5 мин. записи). Затем самца отлавливали в паутичную сеть, установленную по возможности в центре гнездового участка/ вокальной активности. Пойманных особей кольцевали, измеряли, фотографировали, брали пробу крови из плечевой вены (Arctander, 1988) для генетического анализа. Мы не собирали образцов ткани, каждая птица была немедленно выпущена после взятия крови. Координаты точки пения каждого самца определяли при помощи GPS навигаторов.

### 3.3 Генетический анализ

Генотипированию было подвержено 103 образца теньковки и 94 образца веснички; также в анализ были включены последовательности, доступные в Gene Bank. В качестве генетических маркёров для разделения форм исследуемых видов использовали митохондриальный ген цитохрома *b* (*cyt b*) и 8 ядерных микросателлитных локусов. Все полученные нуклеотидные последовательности цитохрома *b* опубликованы в Gene Bank. В анализе вошли гематологические образцы (кровь, высушенная на фильтровальной бумаге), полученные во время полевых исследований автора и коллег, а также образцы ткани (скелетные мышцы, печень), фиксированные в спирте из коллекции Зоологического музея МГУ.

#### Весничка

Мы проанализировали 24 образца крови (высушенные на бумажном фильтре), собранные во время наших полевых работ в разных регионах. Кроме того, мы включили в анализ 70 образцов тканей (кусочки мышц, законсервированные в этаноле) из коллекций Зоологического музея МГУ. Мы разделили все выборки на три подвида: *acredula*,  $n = 27$ ; *eversmanni*,  $n = 47$ ; *yakutensis*,  $n = 20$ . Подробная информация о географическом расположении, размерах выборки и подвидах показана в Таблице 1.

ДНК выделяли из образцов крови или мышц с помощью набора Diatom™ DNA Prep 100 (Isogen Lab.ltd., Россия) и хранили для последующего анализа при  $-20^{\circ}\text{C}$ . Мы исследовали цитохром *b* гена мтДНК (1041 п.н.) для 23 особей из 3 подвигов. ПЦР проводили при следующих условиях: начальная денатурация ДНК ( $94^{\circ}\text{C}$ , 2,5 мин), 35 циклов амплификации (30 с при  $93^{\circ}\text{C}$ , 30 с при  $54^{\circ}\text{C}$ , 180 с при  $72^{\circ}\text{C}$ ) и финальная элонгация ( $72^{\circ}\text{C}$ , 3 мин) с использованием набора GenPak® PCR Core (Isogen Lab.ltd., Россия). Ген *cyt b* амплифицировали с праймерами L-14995 и H-16065 (Helbig et al., 1995). Продукты ПЦР очищали с помощью набора для очистки Diatom™ DNA Clean-up (Isogen Lab.ltd., Россия). Последовательности цитохрома *b* сначала

выравнивали, а затем оптимизировали вручную с помощью редактора выравнивания последовательностей BioEdit 5.0.9 (Hall, 1999). Разнообразие гаплотипов и нуклеотидов, тест нейтральности Таджима (Tajima, 1989) и общая генетическая изменчивость GST (Nei, 1973) и значения FST были получены из DnaSP v. 6.11.01 (Librado and Rozas, 2009). Филогенетические отношения между гаплотипами были реконструированы с помощью сети Median Joining (Bandelt et al., 1999) с использованием PopART v. 1.7 (Leigh and Bryant, 2015). Филогенетическое дерево для последовательностей *cyt b* было построено с использованием алгоритма максимального правдоподобия (ML) в программе MEGA 6.0 (Tamura et al., 2013). Достоверность топологии дерева была проверена с помощью непараметрического бутстрап-анализа (Felsenstein 1985) с 1000 повторений. Также был проведен филогенетический анализ с помощью байесовского анализа с помощью MrBayes v. 3.2.7 (Huelsenbeck and Ronquist 2001; Ronquist and Huelsenbeck 2003). Дерево было построено после запуска цепи Маркова Монте-Карло на 500 000 поколений с выработкой 10 000 поколений. Модель эволюции для обоих филогенетических анализов была НКУ (Hasegawa et al. 1985) и предсказана в программе MEGA (Tamura et al., 2013). Кроме того, последовательности обыкновенной теньковки (*Phylloscopus collybita*) были взяты в качестве внешней группы также из GenBank (инвентарный номер всех проанализированных секвенирований см. в Таблице 1).

Таблица 1. Регион отбора проб и размер выборки для генетического анализа.

Подвид	Регион	Микросаттелиты N образцов	<i>cyt b</i> , N образцов	GenBank номер
<i>Ph. trochilus acredula</i>	Калининградская область, Россия	10		
	Швеция		15	JX869889.1 MH079361.1 MH079362.1

				DQ174582.1 DQ174585.1 DQ174587.1 DQ174596.1 DQ174598.1
	Заповедник Пасвик	7		
	(Мурманская область, Россия)	8	3	OM456496 OM456497 OM456498
	Кандалакшский заповедник (Мурманская область, Россия)	4	1	OM456503
	Ленинградская область, Россия	9	3	OM456493 OM456494 OM456495
	Национальный парк Кеносеро (Архангельская область, Россия)	3		
	Карелия, Россия		5	OM456511 OM456512 OM456513 OM456514 OM456515
	Ямало-Ненецкий АО, Россия	2		
<i>Ph. trochilus eversmanni</i>	Кировская область, Россия	9	1	OM456499
	Московская область, Россия	4	1	OM456500
	Новгородская область, Россия	1		

	Чувашская Республика, Россия	2		
	Тверская область, Россия	2		
	Екатеринбургская область, Россия	1		
	Вологодская область, Россия	7	3	OM456505 OM456506 OM456507
	Ярославская область, Россия	3	1	OM456504
	Тюменская область, Россия	2		
	Беларусь	1		
<i>Ph. trochilus</i> <i>yakutensis</i>	Эвенкия,	3		
	Красноярский край, Россия	2	2	OM456501 OM456502
	Якутия, Россия	14	3	OM456508 OM456509 OM456510
<i>Ph. trochilus</i> <i>trochilus</i>	Соединенное Королевство (Великобритания)		4	DQ673875.1 DQ174597.1 DQ174586.1 AJ004326.1
	Германия		2	Z73492.1 AY606191.1
	Южная Финляндия		1	L77124.1
	Швеция		1	MH079360.1
Внешняя группа <i>Ph. collybita</i>	Восточная Европа		1	Z73487.1

Микросателлитный анализ проведен для восьми локусов: Phtr1, Phtr2, Phtr3 (Fridolffson et al., 1997); POCC2, POCC5, POCC8 (инвентарный номер: U59114, U59116, U59119, Bensch et al., 1997); Ase18 (AJ276375, Richardson et al., 2000); Pca3 (AJ279805, Dawson et al., 2000). ПЦР проводили с использованием одного и того же набора GenPak® PCR Core (Isogen Lab.ltd., Россия) индивидуально для каждого локуса в следующих условиях: 1) для POCC2, POCC5, POCC8, Phtr1, Phtr2, Phtr3: 28 циклов амплификации (30 с при 94°C, 30 с при 55°C, 30 с при 72°C) и окончательная элонгация 10 мин при 72°C; (2) для Ase18 и Pca3: начальная денатурация ДНК (95°C, 3 мин), циклы амплификации (30 с при 94°C, 45 с при 60°C, 45 с при 72°C) и конечная элонгация 10 мин при 72°C. °C. Анализ длины амплифицированных фрагментов определяли с помощью вертикального электрофореза продуктов ПЦР в блоках 6% полиакриламидного геля (ПААГ) в ячейках для вертикального электрофореза. Мы определяли длину амплифицированных фрагментов с помощью Photo-Capt версии 12.4 для Windows (Vilber Lourmat, Франция). Статистический анализ аллельного разнообразия и межпопуляционной генетической дифференциации ( $N_a$  – среднее число аллелей на локус,  $H_o$  – наблюдаемая гетерозиготность,  $H_e$  – ожидаемая гетерозиготность,  $F_{is}$  – коэффициент инбридинга) проводили в программах GenAlEx версии 6.5 (Peakall, Smouse 2006, 2012) и STRUCTURE 2.3.4 (Pritchard et al., 2000).

Мы обнаружили наличие нулевого аллеля и рассчитали ожидаемые частоты аллелей, используя MicroChecker 2.2.3 (van Oosterhout et al., 2004). Индивидуальные генетические расстояния (GD) были рассчитаны GenAlEx для выполнения анализа основных координат (PCoA) для 94 образцов. Визуализацию результатов PCoA проводили с помощью программного обеспечения для анализа данных STATISTICA версии 8.0 (StatSoft, Inc., США, 2007 г.; www.statsoft.com). Наиболее вероятное количество кластеров генотипов (K) оценивали по методу Эванно (Evanno et al., 2005). Алгоритм байесовской кластеризации микросателлитов был изменен в STRUCTURE

(Pritchard et al., 2000); количество поколений цепей Монте-Карло Маркова составило 100000, с приработкой 10000 поколений (для каждого значения K (от 2 до 5). Последующая обработка и визуализация результатов для четырех значений K были рассчитаны в CLUMPAK (Kopelman et al., 2015).

### Теньковка

Генотипированию были подвержены 114 особей 2 видов и 6 подвидов теньковки. Для анализа разнообразия гаплотипов мы включили в наш набор данных 32 последовательности теньковки из GenBank из разных регионов. Информация обо всех проанализированных последовательностях собрана в Таблице 2.

Таблица 2. Регион отбора проб и размер выборки для генетического анализа.

Подвид	Регион	<i>cyt b</i> , N образцов	Номер GenBank
<i>Ph.c.brevirostris</i>	Северная Турция	9	MH675840-48
<i>Ph.s.lorenzii</i>	Восточная Турция	1	MH675849
<i>Ph.c.unclassified</i>	Южная Турция	1	MH675850
<i>Ph.c.brevirostris</i>	Восточная Турция	2	MH675851-52
<i>Ph.c.unclassified</i>	Южная Турция	1	MH675853
<i>Ph.c.menzbieri</i>	Армения	19	MH675854-72
<i>Ph.c.caucasicus</i>	Южный Кавказ	14	MH687280-93
<i>Ph.s.lorenzii</i>	Северная Осетия	6	MW774646-51
<i>Ph.c.tristis</i>	Якутия	1	
<i>Ph.c.abietinus</i>	Ленинградская обл.	2	
<i>Ph.c.tristis</i>	Калмыкия	1	
<i>Ph.c.abietinus</i>	Калмыкия	5	
<i>Ph.c.caucasicus</i>	Калмыкия	30	

<i>Ph.c.caucasicus</i>	Краснодаский край (Новопокровская)	6	
<i>Ph.c.abietinus</i>	Крым	4	
<i>Ph.c.abietinus</i>	Ростовская обл. (Миллерово)	8	
<i>Ph.c.abietinus</i>	Ростовская обл. (Шахты)	4	
<i>Ph.c.abietinus</i>	Восточная Европа	8	AJ004324, HQ608821, HQ121526, Z73479, DQ174604-608
<i>Ph.s.lorenzii</i>	Кавказ	1	Z73478
<i>Ph.c.collybita</i>	Западная Европа	5	KY378771, MH079260-62, Z73487
<i>Ph.c.brevirostris</i>	Гора Хермон	4	MK118891-92, MK118896-97
<i>Ph.c.unclassified</i>	Гора Хермон	3	MK118893, MK118895, MK118898
<i>Ph.c.collybita</i>	Гора Хермон	1	MK118894
<i>Ph.c.tristis</i>	Сибирь		HF562844-46, Z73482
<i>Ph.c.caucasicus</i>	Южный Кавказ	1	Z73481
<i>Ph.c.brevirostris</i>	Северная Турция	1	Z73480
<i>Ph.c.menzbieri</i>	Копетдаг	1	AF136374
<i>Ph.c.canariensis</i>	Канарские острова	1	Z73477
<i>Ph.c.brehmii</i>	Испания	1	Z73476
<i>Ph.trochilus</i>	Европа	1	DQ174597.1

ДНК экстрагировали из образцов крови с использованием стандартной фенол-хлороформной процедуры (Sambrook, Fritsch & Maniatis 1989). ПЦР проводили по следующим праймерам: L-14995 и H-16065 (Helbig et al. 1995) при помощи наборов GenPak® PCR Core (Isogen Lab.ltd., Россия). Программа амплификации: 160 сек на 94°C, 32 цикла (30 сек на 93°C, 30 сек на 54°C, 120 сек на 72°C), 10мин на 72°C, 4°C до переноса проб в холодильник. ПЦР продукт был очищен этанолом или специализированным набором Diatom™

DNA Clean-up (Isogen Lab.ltd., Россия). Выравнивание сиквенсов проводилось в программе BioEdit Sequence Alignment Editor 5.0.9 (Hall 1999). Некоторые последовательности были короче 1016 п.н., поэтому мы обрезали все образцы до 902 п.н. в длину. Разнообразие гаплотипов и нуклеотидов, тест нейтральности Таджима (Tajima, 1989) и общая генетическая изменчивость GST (Nei, 1973) и значения FST были получены из DnaSP v. 6.11.01 (Librado and Rozas, 2009). Филогенетические отношения между гаплотипами были реконструированы с помощью сети Median Joining (Bandelt et al., 1999) с использованием PopART v. 1.7 (Leigh and Bryant, 2015). Филогенетическое дерево для последовательностей *cyt b* было построено с использованием алгоритма максимального правдоподобия (ML) в программе MEGA 6.0 (Tamura et al., 2013). Достоверность топологии дерева была проверена с помощью непараметрического bootstrep-анализа (Felsenstein 1985) с 1000 повторений. Также был проведен филогенетический анализ с помощью байесовского анализа с помощью MrBayes v. 3.2.7 (Huelsenbeck and Ronquist 2001; Ronquist and Huelsenbeck 2003). Дерево было построено после запуска цепи Маркова Монте-Карло на 500 000 поколений с выработкой 10 000 поколений. Модель эволюции для обоих филогенетических анализов была НКУ (Hasegawa et al. 1985) и предсказана в программе MEGA (Tamura et al., 2013). Кроме того, последовательности веснички (*Phylloscopus trochilus*) были взяты в качестве внешней группы также из GenBank (см. в Таблице 2). Средние нескорректированные генетические дистанции (p-дистанции) между и внутри групп были определены с помощью MEGA 6.0 (Tamura et al. 2013).

### **3.4 Анализ морфологических признаков**

#### **Весничка**

Мы проанализировали образцы преимущественно из коллекций Научно-исследовательского Зоологического музея МГУ, с некоторыми дополнениями материалами Зоологического института РАН, Зоологического музея Киевского университета, Сибирского зоологического музея Института

систематики и экологии животных Сибирского отделения РАН. Информация о географическом расположении, размерах выборки и подвидах представлена в дополнительной Таблице 3. Объемы выборок для самцов: *trochilus*,  $n = 24$ ; *acredula*,  $n = 78$ ; *eversmanni*,  $n = 139$ ; *yakutensis*,  $n = 36$ ; для самок: *trochilus*,  $n = 9$ ; *acredula*,  $n = 35$ ; *eversmanni*,  $n = 44$ ; *yakutensis*,  $n = 13$ .

Таблица 3. Регион отбора проб и размер выборки для морфологического анализа.

Подвиды	Регион	№ самцов	№ самок
<i>Ph. trochilus</i> <i>trochilus</i>	Великобритания	10	6
	Австрия	1	
	Албания	1	1
	Франция	2	
	Германия	4	
	Греция	1	
	Испания	1	
	Польша	17	3
	Калининградская область, Россия		1
	Словакия	1	
	Западная Украина	13	2
<i>Ph. trochilus</i> <i>acredula</i>	Архангельская область, Россия	18	3
	Карелия, Россия	13	6
	Республика Коми, Россия	38	15
	Лапландия, Финляндия	1	
	Мурманская область, Россия	10	2

	Северная Норвегия	2	2
	Соловецкие острова, Россия	3	
	Ханты-Мансийский АО, Россия	1	1
	Швеция	3	2
	Ямало-Ненецкий АО, Россия	12	7
<i>Ph. trochilus eversmanni</i>	Республика Башкортостан, Россия	5	5
	Беларусь	5	
	Волгоградская область, Россия	1	1
	Вологодская область, Россия	4	2
	Воронежская область, Россия		1
	Ивановская область, Россия	12	
	Калужская область, Россия	1	
	Кировская область, Россия	5	
	Курская область, Россия	8	2
	Республика Мордовия, Россия	1	
	Московская область, Россия	52	14
	Новгородская область, Россия	1	1
	Оренбургская область, Россия	2	
	Пермский край, Россия	1	
	Псковская область, Россия		1
	Рязанская область, Россия	2	1
	Самарская область, Россия	4	1
	Саратовская область, Россия	1	
	Екатеринбургская область, Россия	6	5

	Смоленская область, Россия	2	3
	Тамбовская область, Россия	2	
	Тверская область, Россия	8	3
	Томская область, Россия	3	1
	Тульская область, Россия	1	
	Тюменская область, Россия	11	2
	Восточная Украина	19	5
	Ульяновская область, Россия	6	2
	Челябинская область, Россия	14	2
	Ярославская область, Россия	12	3
<i>Ph. trochilus</i> <i>yakutensis</i>	Новосибирские острова, Россия	1	
	Чукотский АО, Россия	17	12
	Якутия, Россия	27	3
	Красноярский край, Россия	23	5

Мы учитывали только особей, пойманных в период гнездования с мая по август. Измерения самцов и самок анализировали отдельно. Были проведены следующие морфологические измерения в мм: длина крыла, вершина крыла, длина хвоста, длина цевки, длина всего клюва ото лба, длина клюва от ноздри. Измерения производили одни и те же лица (И.И. и Я.Р.). Морфологические признаки определяли по Svensson (1992). Каждая функция анализировалась индивидуально с использованием непараметрических тестов Крускала-Уоллиса с помощью программного обеспечения STATISTICA версии 8.0 (StatSoft, Inc., США, 2007; [www.statsoft.com](http://www.statsoft.com)). Мы объединили все морфологические измерения в анализ главных компонент (PCA) с помощью STATISTICA.

Мы проанализировали окраску 744 экземпляров (*trochilus*, ad n = 24, sad n = 6; *acredula*, ad n = 167, sad n = 62; *eversmanni*, ad n = 295, sad n = 130; *yakutensis*, ad n = 50, sad n = 10). Отдельно сравнивалась окраска оперения взрослых экземпляров птиц (апрель - конец июля), а также молодых птиц (sad) в свежем осеннем перье (добытых в конце августа - октябре). Для сравнения и правильного наименования оттенков окраски использована шкала цветов (Smith, 1975). Номера оттенков по указанной шкале приводятся в скобках после соответствующих названий. Поскольку окраска оперения бледнеет и приобретает по мере хранения коричневый оттенок, мы использовали для описания окраски экземпляры, собранные в течение последних 50 лет. Такие экземпляры были использованы для иллюстрации различий окраски (Рис. 2-9).

### **Теньковка**

В анализ вошли данные, полученные при отловах во время полевых исследований. Окраску оперения оценивали визуально, при дневном освещении и делали цифровую фотографию. Промеры делали с помощью штангенциркуля и линейки. У каждой пойманной особи измеряли: длину хвоста (расстояние от клоакального выступа до конца хвоста), крыла, цевки (от интертарзального сустава до основания среднего пальца. Длина клюва оценивалась от переднего края ноздри до конца клюва (дл. клюва от ноздри), а также по коньку клюва от заднего края рамфотеки (дл. клюва от края рамфотеки) по методике, описанной Свенссоном (Svensson, 1992). В формуле крыла отмечали относительную длину второго первостепенного махового (в сравнении с 6-м, 7-м, 8-м) или измеряли его длину с помощью линейки с упором. Все исследованные самцы были отловлены в начале и середине сезона гнездования, их оперение характеризовалось средней степенью износа. Измерения проводились одними и теми же лицами (Ирина Михайловна Марова и Павел Валерьевич Квартальнов).

Всего отловлено, измерено и сфотографировано 56 теньковок (55 самцов и 1 самка) в популяциях, локализованных в зоне возможного контакта в Предкавказье, а также 10 особей в Турции и 20 особей в Армении. Кроме того, отловлено и обработано в аллопатрических популяциях Осетии (*caucasicus*) – 13 экз. и в Московской области (*abietinus*) - 22 экз.

### 3.5 Анализ акустических признаков

Запись пения осуществляли при помощи профессиональных цифровых рекордеров: магнитофон Marantz PMD 222, 690, 620, минидисковый рекордер Sony MZ-RH с выносными конденсаторными микрофонами: Philips SBS ME 570 (с параболой Sony PBR-330), либо Sennheiser ME 66, 67 с модулем-предусилителем К6. Для каждого самца было получено не менее 5 минут записи. Звуки были сэмплированы на частоте 22,05 кГц.

В общей сложности автором получены фонограммы 230 самцов теньковок из 29 локаций и 146 самцов весничек из 26 популяций, что составляет около 30 часов звукозаписи. Используются также фонограммы, любезно предоставленные коллегами, а также размещенные в российских (Фонотека голосов животных ИПЭЭ РАН им.Б.Н.Вепринцева) и международных депозитариях ([www.xeno-canto.org](http://www.xeno-canto.org)). Подробно места записей и количество самцов пеночек описаны ниже.

Визуализация звуков и измерения были выполнены с помощью программы Syrinx (J. Burt, Seattle, WA, USA) и программного обеспечения Avisoft SASLab Pro 4.1 со следующим набором параметров: 1024 FFT-length, Frame [%] = 25, Window = Hamming and Temporal. Перекрытие = 87,5%. Это дало полосу пропускания 244 Гц с частотой 42 Гц и временным разрешением 2,9 мс (Spect 2002). Пиковая частота была определена как частота при максимальной амплитуде с разрешением 0,336 Гц, а порог ширины полосы был установлен на 20 дБ (анализ вокализации теньковок южной ветви).

Из фонограммы каждого самца теньковок мы включили в анализ 3 фрагмента песни продолжительностью 3 с. Для каждого фрагмента измеряли следующие параметры: максимальная и минимальная частота (kHz), частотный диапазон (kHz), длина нот (сек), длина пауз между нотами (сек), общее число вокальных элементов (нот), скорость пения (нот/с), вокальный индекс (соотношение количества нот при восходящей и нисходящей частотной модуляции, для «коричневых» форм теньковки, песня которых отличается от остальных подвидов наличием восходящих нот) (Марова и др., 2009), пиковая частота (для анализа теньковок южной ветви и «коричневых» форм).

Помимо этого, для теньковок, для каждого самца был определен общий объем вокального репертуара как количество типов нот (элементарных песенных единиц). Хотя процесс составления каталогов нот в некоторой степени субъективен, этот способ используется исследователями (ссылка); мы создавали компактные каталоги в рамках изучения географической, а не индивидуальной изменчивости (Kroodsma, 1982). Ноты классифицировали визуально по форме, наличию и количеству «точек перегиба» (смены восходящей частоты на нисходящую или наоборот), а также по частотным значениям: начальным, конечным и в точках перегиба.

Для каждой популяции весничек были выбраны от 8 до 10 самцов (в зависимости от доступного материала). Для каждого самца отобрано по 10 песен в случайном порядке. Для каждой песни было сделано девять измерений: 1) максимальная частота, 2) минимальная частота, 3) частотный диапазон, 4) продолжительность песни, 5) общее количество элементов в песне, 6) скорость производства элемента (отношение общего количество элементов к продолжительности песни), 7) количество различных типов нот в песне, 8) количество нот из самой длинной серии нот в песне, 9) индекс разнообразия песни (среднее значение отношения различных элементов к общему количеству нот).

Для частотно-временного анализа для каждого самца по всем параметрам были вычислены медианы, которые могли быть использованы как независимые наблюдения (один самец – одна медиана для каждого параметра).

### 3.5.1 Анализ вокализации веснички

Биоакустический анализ проводили для следующих образцов: 1 – *trochilus* из Великобритании (10 самцов); 2 – *trochilus* из западной Германии (10 самцов); 3 – *acredula* из северной Норвегии (8 самцов); 4 – *acredula* из заповедника «Пасвик» (Мурманская обл.) (10 самцов); 5 – *acredula* из Кандалакшского заповедника (Мурманская обл.) (10 самцов); 6 – *acredula* из Ленинградской области (10 самцов); 7 – *acredula* из Архангельской области (10 самцов); 8 – *acredula* из Западной Польши (9 самцов), 9 – *eversmanni* из г. Москвы (10 самцов); 10 – *eversmanni* из Костромской области (10 самцов); 11 – *eversmanni* из Оренбургской области (10 самцов); 12 – *eversmanni* из Красноярского края (6 самцов); 13 – *yakutensis* из Якутии (10 самцов); 14 – *yakutensis* из Чукотского края (8 самцов).

Мы использовали непараметрический критерий Крускала-Уоллиса и метод главных компонент (РСА) для выявления различий между подвидами с использованием программного обеспечения для анализа данных STATISTICA версии 8.0 (StatSoft, Inc., USA, 2007; [www.statsoft.com](http://www.statsoft.com)).

### 3.5.2 Анализ популяций теньковок северной ветви

Для анализа северной ветки были выбраны следующие популяции: 1 – *collybita* из Южной Германии (Шопфхайм); 2 – *collybita* из Западных районов Украины (Закарпатье); 3 – *abietinus* из центральной Украины (Киев); 4 – *abietinus* из восточных районов Украины (Сумская и Харьковская области); 5 – *abietinus* из Московской области; 6 – *abietinus* из Костромской области; 7 – *abietinus/tristis* с Беломор-Кулойского плато в Архангельской области (Пинежский государственный природный заповедник); 8 – *abietinus/tristis* из Коми (окрестности Сыктывкара); 9 – *abietinus/tristis* из Башкортостана,

Южный Урал (Южно-Уральский государственный природный заповедник); 10 – *abietinus/tristis* из Челябинской области, Южный Урал (Ильменский государственный природный заповедник и г. Челябинск); 11 – *tristis* со среднего течения Енисея в Красноярском крае; 12 – *tristis* из Восточных Саян в окрестностях Красноярска (ГПЗ «Столбы», Кутурчинское Белогорье, южная часть Енисейского кряжа); 13 – *tristis* из южной Тувы; 14 – *tristis* из окрестностей Верхоянска (Якутия).

Подробно изучена территория Южно-Уральского заповедника и прилегающие территории, где локализована узкая гибридная зона между восточноевропейскими и сибирскими теньковками (Марова и др., 2009). В этом районе были выбраны следующих территории: 1 – *abietinus/tristis* долина р. Зуячка; 2 – *abietinus/tristis* в районе поселка Инзер и в долине реки Инзер; 3 – *abietinus/tristis* долина реки Реветь; 4 – *abietinus/tristis* в районе поселков Татлы и Бердагулово. Данный материал взят из диссертационной работы Д.Шипиловой (рукопись, 2014 год). Для каждой территории было выбрано от 7 до 10 самцов. Данные из Коми и Тувы используются только для обсуждения из-за недостаточного количества самцов (менее 10), учтенных на пленке в этих популяциях.

Статистический анализ проводился с помощью STATISTICA, версия 8.0 (StatSoft, Inc., Талса, Оклахома, США) и PAST, версия 2.13 (Hammer et al., 2001). Мы использовали тесты Колмогорова-Смирнова и Левена для контроля нормальности и равенства дисперсий. Преобразованию Фишера подверглись значения вокального индекса. Мы запускаем повторные измерения ANOVA из модуля GLM STATISTICA для контроля статистической значимости «локальности» как категориального предиктора. В качестве следующего шага мы применили апостериорные сравнения Ньюмена-Кеулса для оценки значимости попарных различий между разными локациями (популяциями). Все приведенные ниже средние значения даны  $\pm$  стандартное отклонение, и различия считались значимыми при  $p < 0,05$ .

Мы использовали критерий  $\chi^2$  для контроля статистической значимости между выборками, содержащими несколько нот, из-за большого количества повторений одинаковых значений. В других статистических тестах мы использовали медианы всех параметров, рассчитанные для трех выборок каждого самца (тесты Манна-Уитни и Крускала-Уоллиса, а также процедура дерева классификации).

Для кластеризации разных популяций мы использовали три независимых подхода: 1) Кластерный анализ по коэффициенту Жаккара, т.е. оценивали наличие/отсутствие конкретной ноты в репертуаре популяции. Объединение по парно-групповому среднему, 2) по индексу сходства Брея-Кертиса, т.е. по доле самцов в популяции, в репертуаре которых присутствует конкретная нота. Объединение по парно-групповому среднему, 3) Евклидово расстояние по матрице межгрупповых расстояний Махаланобиса, полученной в результатах дискриминантного анализа всех параметров песен. Объединение по парно-групповому среднему. Также мы проводили анализ по методу главных компонент по 9 частотно-временным параметрам песни.

### **3.5.3 Анализ популяций теньковок южной ветви**

Для анализа были создана следующая выборка: 1 – *collybita* из Южной Германии (10 самцов), 2 – *abietinus* из Московской области (10 самцов), 3 – *caucasicus* из окрестностей Туапсе (10 самцов), 4 – *caucasicus* из Абхазии (7 самцов), 5 – *lorenzii* из Кавказского заповедника (10 самцов), 6 – *lorenzii* из Тебердинского заповедника (10 самцов), 7 – *lorenzii* из восточной Турции (3 самца), 8 – *menzbieri* из западного Копетдага (8 самцов), 9 – *menzbieri* из южной Армении (10 самцов), 10 – *brevirostris* из западной и центральной Турции (10 самцов), 11 – три самца теньковки, отмеченные на юге Турции, которые заметно отличались от типичных *brevirostris* по окраске оперения, были выделены в отдельную группу (Рис. 10 и 11).

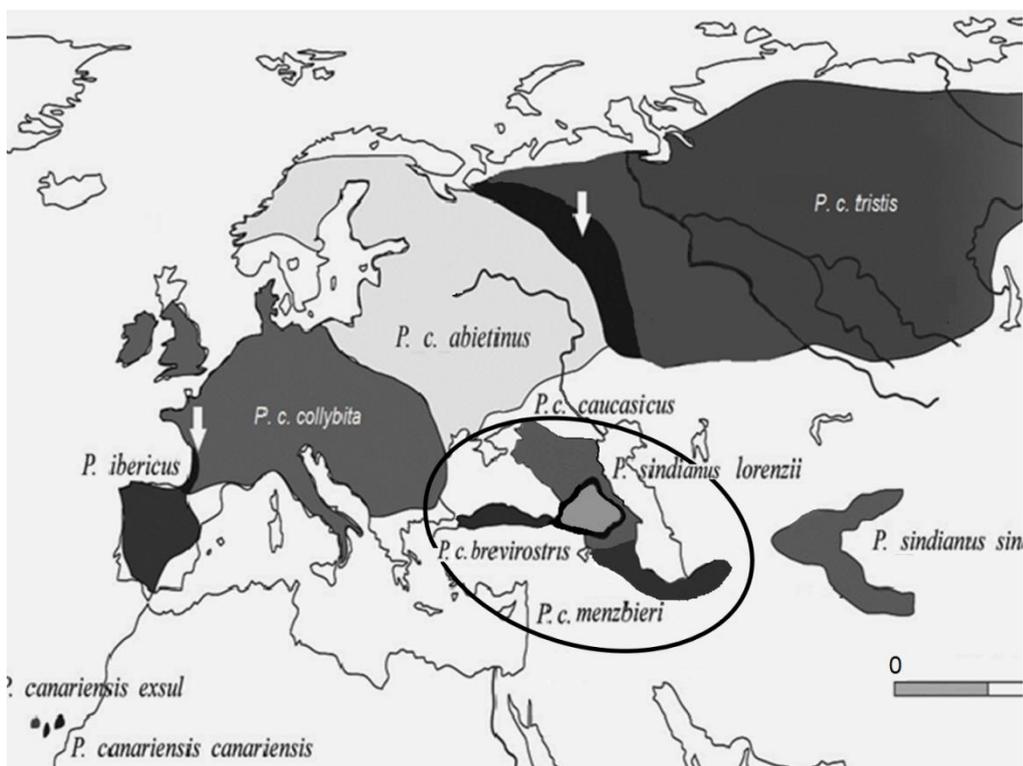


Рис. 10. Ареалы таксонов теньковки. Овалом очерчена рассматриваемая область. Белые стрелки показывают гибридные зоны (из Марова и др., 2021).



Рис. 11. Места сбора данных. Кружками обозначены места, где были собраны генетические образцы и сделаны записи песен. Звездочками отмечены места, где были сделаны только записи песен. 1 - Предкавказье; 2 - Кавказский государственный заповедник; 3 - Тебердинский государственный заповедник; 4 - Туапсе; 5 - Абхазия; 6 - 10 - северная Турция; 11 - 12 - южная Турция; 13 - 14 - восточная Турция; 15 - южная Армения (Мегри); 16 - западный Копетдаг; 17 - северная Осетия (из Марова и др., 2021).

Кроме индивидуального каталога нот для каждого самца, был создан общий (популяционный) каталог элементов для каждой из 11 выборок. Мы использовали наиболее полные индивидуальные каталоги, чтобы их вклад в общий каталог был максимально равным. Для каждого элемента было проведено семь измерений: 1) максимальная частота, 2) минимальная частота, 3) пиковая частота, 4) частотный диапазон, 5) длительность, 6) количество частотных пиков (пиков модуляции), 7) положение первой точки смены модуляции с нисходящей на восходящую (Рис. 12).

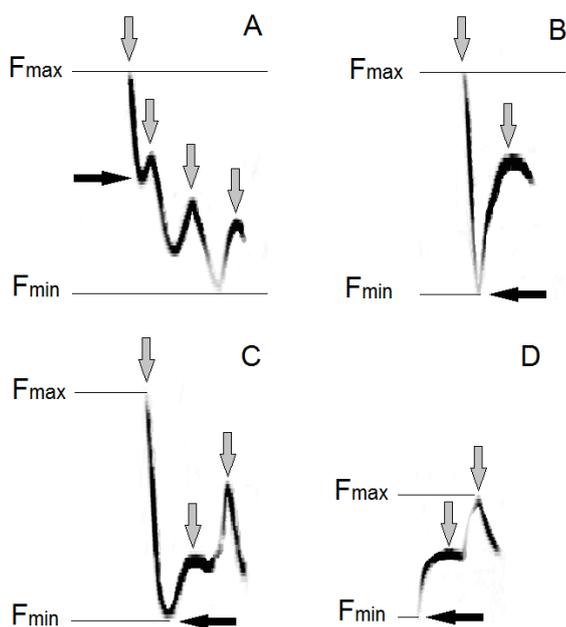


Рис. 12. Некоторые измеренные параметры наиболее типичных элементов песни.  $F_{max}$  - максимальная частота;  $F_{min}$  - минимальная частота; черные стрелки - частота первой смены модуляции с нисходящей на восходящую; серые стрелки - частотные пики. А - типичный элемент *brevirostris*; не входит в репертуар других таксонов; Б - типичный элемент *caucasicus*, *menzbieri* и *lorenzii*; не входящие в репертуар других таксонов; С - типичный элемент *menzbieri* и *caucasicus*; лишь изредка выполняется другими таксонами; D - типичный элемент с восходящей начальной модуляцией из репертуара *lorenzii*; никогда не исполняется «зелеными» теньковками, но обычен в пении *tristis* и *sindianus* (Helbig et al., 1996; из Марова и др., 2021).

Статистический анализ был проведен с помощью Statistica v.8 (Stat Soft, Inc., США) и PAST v.2.13 (Hammer et al. 2001). Данные измерений были подвергнуты дискриминантному анализу с использованием популяций в качестве группирующей переменной. Среди результатов получена матрица межгрупповых расстояний Махаланобиса. Затем по этой матрице был проведен кластерный анализ (евклидово расстояние – кластеризация выполнялась по алгоритму UPGMA).

#### 3.5.4 Анализ популяций «коричневых» теньковок

Для анализа была сформирована следующая выборка: 1 – *caucasicus* из двух поселений на Черноморском побережье Кавказа: из окрестностей г. Туапсе (Краснодарский край; 44°07' с.ш., 39°01' в.д.) и из окрестностей с. Цебельда (Цабал) (республика Абхазия; 43°02' с.ш., 41°17' в.д.) (по 5 самцов из каждой популяции, всего 10); 2 – *tristis* со среднего течения Енисея (поселок Мирное, Красноярский край; 62°29' с.ш., 81°01' в.д.) и из Якутии (62°04' с.ш., 129°75' в.д.) (по 5 самцов из каждой популяции, всего 10); 3 – *lorenzii* из Кавказского заповедника (Краснодарский край; 43° 07' с.ш. 40°26' в.д.) и Тебердинского заповедника (Карачаево-Черкесская республика; 43°42' с.ш., 41°74' в.д.) (по 5 самцов из каждой популяции, всего 10); 4 – *sindianus* из двух изолированных поселений в Западном Бадахшане: из долины р. Пяндж (кишлак Зумудг, Горно-Бадахшанская автономная область республики Таджикистан; 36°55' с.ш., 72°11' в.д.) и из долины р. Гунт (кишлак Дехмиёна, Горно-Бадахшанская автономная область республики Таджикистан; 37°42' с.ш., 071°54' в.д.) (по 5 самцов из каждого поселения, всего 10).

Для каждого исследуемого фрагмента песни определили следующие параметры: 1) максимальную частоту; 2) минимальную частоту; 3) пиковую частоту; 4) частотный диапазон; 5) скорость пения (число нот песни, исполненных за 1 с); 6) продолжительность нот; 7) вокальный индекс (доля нот с восходящей частотной модуляцией на начальном отрезке от общего числа нот) (Марова и др., 2009); 8) число типов нот (объем репертуара).

Поскольку для каждого самца имелось по 3 измерения, для дальнейших расчетов использовали их медианные значения (с целью избегания псевдорепликации данных). При оценке параметра б (продолжительность нот) каждый 3-секундный отрезок характеризовали медианой этого параметра, а потом считали медиану для данного самца.

Статистический анализ проводился с помощью STATISTICA 8.0 (StatSoft). Достоверность влияния фактора принадлежности к выборке оценивали с помощью теста Крускала-Уоллиса с последующим анализом парных различий. Для интегральной оценки сходства между выборками по всем измерениям использовали непараметрический метод построения деревьев классификации, реализованный в программном пакете Statistica 8.0. Как и дискриминантный анализ, метод деревьев классификации позволяет анализировать вклады отдельных переменных в процедуру классификации.

### 3.5.5 «Вставочные элементы» теньковок

Мы создали следующие выборки, каждая из которых включала записи 10 самцов, из которых для детального анализа случайным образом были отобраны 10 «вставочных элементов» и 10 нот основной песни: 1 – южная Германия, сайт xeno-canto.org (477598, автор Stephan Rish) 134287 и 485329 Ларса Лахманна - центр ареала *collybita*); 2 – Костромская область России (центр ареала *abietinus*); 3 – долина реки Дон на севере Ростовской области России (южная окраина *abietinus*); 4 – Пинежский заповедник в Архангельской области России (гибридная зона *abietinus* и *tristis*); 5 – Южный Урал, Южно-Уральский заповедник, записи 2008 г. (гибридная зона *abietinus* и *tristis*); 6 – Южный Урал, Южно-Уральский заповедник, записи 2015 г. (гибридная зона *abietinus* и *tristis*); 7 – середина долины р. Енисей, пос. Мирное (центр ареала *tristis*); 8 – юг Красноярского края, Западный Саян (южная окраина ареала *tristis*); 9 – Северо-Восточная Якутия (северо-восточная окраина ареала *tristis*); 10 – Предкавказье; центральная часть Краснодарского края (Центральный Кавказ); 11 – Северный Кавказ (ареал *lorenzii*); 12 – южная Армения (эта

популяция недавно была отнесена к *menzbieri* согласно генетическому исследованию Раковича и др. (2019); 13 – юго-восточный Таджикистан (ареал *sindianus*) (Рис. 13).

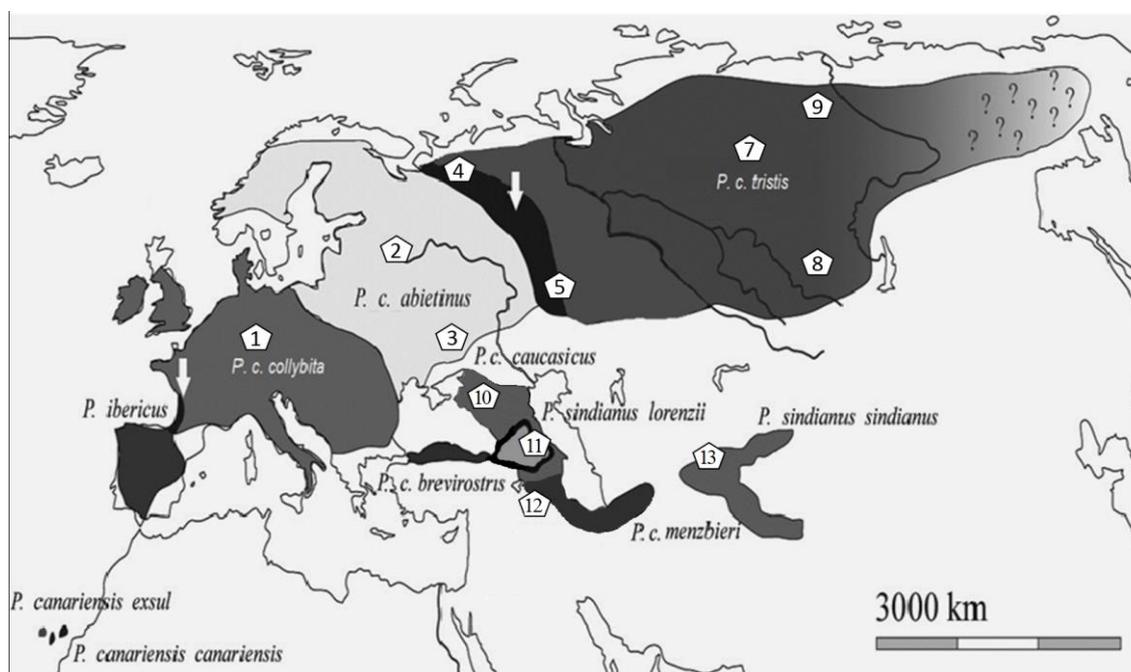


Рис. 13. Ареалы таксонов теньковки и места отбора проб: 1) Южная Германия; 2) Костромская область; 3) долина реки Дон на севере Ростовской области; 4) Пинежский заповедник в Архангельской области; 5) Южный Урал; 7) долина Енисея, поселок Мирное; 8) юг Красноярского края, Саянские горы; 9) Северо-Восточная Якутия; 10) Предкавказье; центральная часть Краснодарского края; 11) Северный Кавказ; 12) южная Армения; 13) юго-восточный Таджикистан. Белыми стрелками показаны две хорошо изученные зоны гибридизации (из Ivanitskii, Пина, Marova, 2020).

Таким образом, разнообразие доступных выборок позволяет анализировать географическую и временную изменчивость вставочных элементов песни у *abietinus* и *tristis*, а также в зонах гибридизации между ними.

Для каждого вставочного элемента и каждой ноты мы измеряли: 1) общую продолжительность; 2) продолжительность составных элементов (позывка); 3) продолжительность паузы между двумя составляющими элементами (позывка) или между двумя соседними нотами (основная песня);

4) максимальная частота; 5) минимальная частота; 6) пиковая частота; 7) частотный диапазон. Измерения 1, 4, 5, 6, 7 проводились для всей позывки, которая обычно состоит из двух коротких элементов, разделенных такой же короткой паузой (Рис. 14).

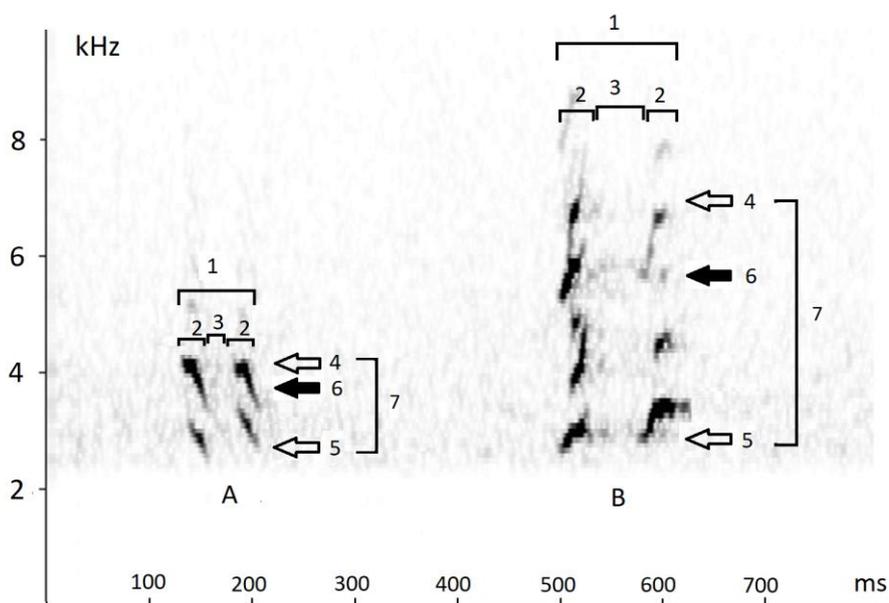


Рис. 14. Измеряемые параметры «вставочных элементов»: 1) общая продолжительность; 2) продолжительность учредительного элемента; 3) продолжительность паузы между двумя составными элементами; 4) максимальная частота; 5) минимальная частота; 6) пиковая частота; 7) частотный диапазон. А – *abietinus*; В – *caucasicus* (из Ivanitskii, Ilina, Marova, 2020).

Для измерений в AviSoft-SASLab Pro мы использовали FFT 512 и окно Блэкмана. Чтобы зафиксировать верхний и нижний пределы частотного диапазона, мы использовали порог по умолчанию -20 дБ (относительно пиковой амплитуды). Следовательно, максимальная и минимальная частоты могут быть идентифицированы как частота, на которой амплитуда опускается ниже порога.

Статистический анализ проводился с помощью STATISTICA 8.0 (StatSoft, Inc., Талса, Оклахома, США) и PAST, v.2.13 (Hammer et al. 2001). Для каждого параметра одного самца рассчитывали средние значения по

измерениям десяти вставочных элементов. Эти значения использовались как отдельные переменные в последующих статистических тестах. Мы использовали метод главных компонент для анализа различий между выборками по всей совокупности измеренных признаков. Общая взаимозависимость между частотными параметрами вставочных элементов песни и нотами в разных таксонах была проанализирована с помощью теста Мантеля с перестановками. Мы провели кластерный анализ (евклидово расстояние, кластеризация по парно-групповому среднему с перестановками), чтобы проиллюстрировать сходство между вставочными элементами между песнями и между нотами основной песни разных таксонов. Чтобы проверить различия между двумя выборками, мы использовали U-критерий Манна-Уитни, а для проверки различий между несколькими выборками мы использовали непараметрический тест Краскела-Уоллиса.

### **3.5.6 Зона контакта в Предкавказье**

Всего проанализированы записи 132 самцов из восьми популяций. Географическое положение последних соответствует переходу от чисто *abietinus* (на севере) к чисто *caucasicus* (на юге) (Рис. 15). Используются записи из двух чистых популяций *abietinus*, двух чистых популяций *caucasicus* и четырех популяций, расположенных в районе возможного контакта этих подвидов в Предкавказье и в Ростовской области. Данные о количестве самцов, зарегистрированных в каждой популяции, представлены в подписи к Рисунку 15.

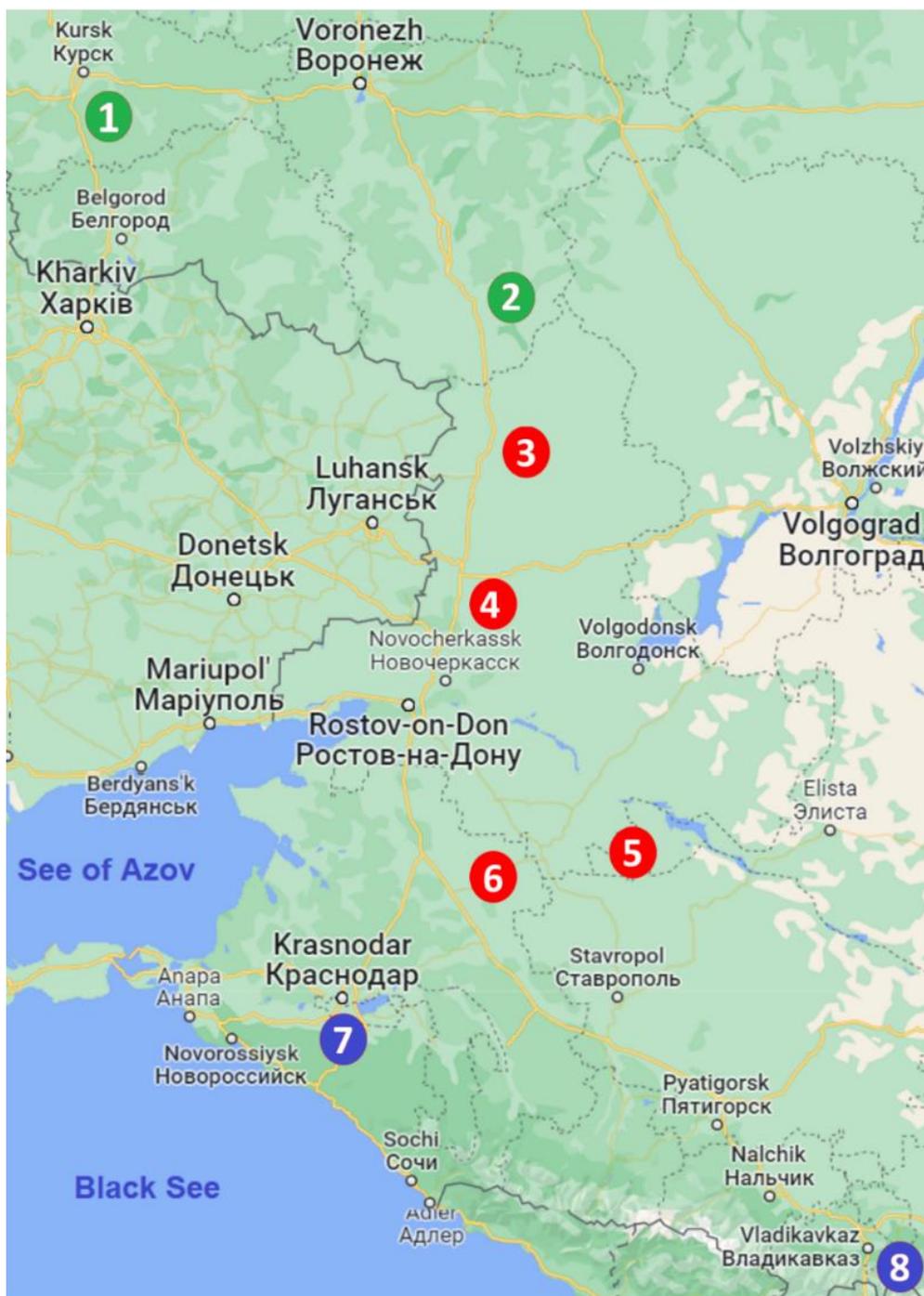


Рис. 15. Исследуемые популяции теньковки (количество учтенных в популяции самцов указано в квадратных скобках): 1 – Курская область [19]; 2 – Богучар (долина р. Дон) [13]; 3 – Миллерово [8]; 4 – Шахты [12]; 5 – Городовиковск (Западная Калмыкия) [20]; 6 – Новопокровская [20]; 7 – Краснодар [20]; 8 – Осетия [20]. Зеленый круг – *abietinus*; синий кружок – *caucasicus*; красный кружок – население из контактной зоны Предкавказья и Ростовской области (из Ivanitskii, Marova, Pina et al., в печати).

Репертуар слогов был определен для каждого зарегистрированного самца. Затем для каждой популяционной выборки определяли количество самцов, в репертуаре которых присутствовали те или иные ноты (в %% от общего числа самцов в данной выборке).

Для анализа частотно-временных характеристик песни были созданы три выборки: чистокровные *abietinus* (Курск и Богучар), чистые *caucasicus* (Краснодар и Осетия) и теньковки из зоны контакта в Предкавказье (Новопокровская и Городовиковск). Каждая выборка включает записи 20 самцов: по 10 самцов из каждой из двух популяций. Мы случайным образом выбрали три 3-секундных образца из непрерывного пения каждого самца для детального анализа. Таким образом, в анализ было включено 180 проб от 60 самцов. Для каждого образца определяли: 1) максимальная частота (верхнюю границу частотного диапазона); 2) минимальная частота (нижняя граница частотного диапазона); 3) средняя длина нот песни; 4) средняя длина пауз между нотами песни. Кроме того, для каждого самца мы измерили длительность 10 отдельных песен, случайно выбранных из его записи. Во избежание псевдоповторяемости мы рассчитывали медианы всех параметров каждого самца для последующего статистического анализа.

Спектрограммы были созданы в Syrinx 2.5s (программное обеспечение, разработанное Джоном М. Бертом; Вашингтонский университет, факультет психологии, Сиэтл, Вашингтон, 98195, США) с настройками FFT = 512 и окном Блэкмана. Для измерения звука мы использовали AviSoft-SASLab Pro с 512 FFT и окном Блэкмана. Чтобы зафиксировать верхний и нижний пределы частотного диапазона, мы использовали порог по умолчанию -20 дБ (относительно пиковой амплитуды). Следовательно, максимальная и минимальная частоты могут быть идентифицированы как самая высокая и самая низкая частоты соответственно, при которых амплитуда составляет -20 дБ или более.

Для статистической обработки данных использовали пакеты программ STATISTICA V. 8.0 (StatSoft, Inc. USA) и PAST V. 2.13 (Hammer et al., 2001). Полученные результаты были подвергнуты кластерному анализу. Мы использовали матрицу, содержащую 8 строк (популяции) и 74 столбца (элементы). Каждая ячейка матрицы содержала количество самцов, выполняющих этот элемент в данной популяции (в процентах от общего числа анализируемых самцов). В качестве метода агломерации мы использовали индекс сходства Брея-Кертиса и невзвешенное парное групповое среднее. С помощью непараметрического критерия Краскела-Уоллиса оценивали статистическую значимость различий между тремя выборками песен по двум частотным (максимальная и минимальная частота) и двум временным (средняя длина нот песни и пауз между ними) характеристикам. Для оценки различий между выборками по всем характеристикам вместе применялся метод главных компонент.

## 4. РЕЗУЛЬТАТЫ

### 4.1 Молекулярно-генетический анализ

#### 4.1.1 Разнообразие микросателлитных локусов веснички

Мы генотипировали 94 образца по 8 микросателлитным локусам. Частоты аллелей всех локусов приведены в дополнительной таблице 3. Всего выявлен 131 аллель, наиболее полиморфным был локус *Pca3* (33 аллеля), наименее полиморфным - *POCC5* (6 аллелей). Частота уникальных аллелей не превышала 0,05. Значения генетического разнообразия по восьми микросателлитным локусам для каждой группы и суммарные значения по группам приведены в Табл. 4. Все микросателлитные локусы полиморфны,  $N_a$  колеблется от 10 до 14. Уровень ожидаемой гетерозиготности относительно высок (среднее  $H_e = 0,757$ ) и достоверно не отличались для трех групп. Среднее значение наблюдаемой гетерозиготности  $H_o$  составило 0,647. Средний индекс фиксации ( $F_{is} = 0,156$ ) свидетельствовал о дефиците гетерозиготности на незначительном уровне для изучаемых групп. Значительное отклонение между наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготностью выявлено для локусов *Phtr3* и *POCC5*, вероятно, из-за сцепления этих локусов с полом (доля самок в исследованных выборках составила 21,2 %). Другой случай отклонения равновесия Харди-Вайнберга был обнаружен для *POCC2* в группе *eversmanni* с предполагаемым наличием нулевого аллеля на частоте 0,145 (по методу Остерхаута) / 0,134 (по методу Брукфилда).

Таблица 4. Значение генетического разнообразия трех подвидов веснички.

Локус	$N_a$	$H_o$	$H_e$	$F_{is}$
<i>yakutensis</i> (n = 20)				
<i>Pca3</i>	19	0,900	0,915	0,016
<i>Phtr1</i>	6	0,700	0,706	0,009

<i>Phtr2</i>	11	0,750	0,820	0,085
<i>Phtr3</i>	10	0,450	0,859	0,476*
<i>POCC2</i>	11	0,700	0,754	0,071
<i>POCC5</i>	3	0,200	0,371	0,461*
<i>POCC8</i>	8	0,550	0,656	0,162
<i>Ase18</i>	16	0,900	0,908	0,008
<b>Mean ± SE</b>	10,500 ± 1,822	0,644 ± 0,084	0,749 ± 0,063	0,161 ± 0,069

*acredula* (n = 27)

<i>Pca3</i>	20	0,852	0,915	0,069
<i>Phtr1</i>	7	0,667	0,698	0,044
<i>Phtr2</i>	12	0,815	0,815	0,000
<i>Phtr3</i>	12	0,630	0,840	0,251
<i>POCC2</i>	11	0,704	0,867	0,188
<i>POCC5</i>	4	0,222	0,346	0,357
<i>POCC8</i>	9	0,519	0,536	0,033
<i>Ase18</i>	17	0,889	0,923	0,037
<b>Mean ± SE</b>	11,500 ± 1,822	0,662 ± 0,076	0,742 ± 0,072	0,122 ± 0,045

*eversmanni* (n = 47)

<i>Pca3</i>	28	0,681	0,950	0,283
<i>Phtr1</i>	7	0,766	0,701	-0,093
<i>Phtr2</i>	14	0,745	0,859	0,134
<i>Phtr3</i>	13	0,702	0,830	0,154
<i>POCC2</i>	13	0,596	0,843	0,294*

<i>POCC5</i>	5	0,128	0,315	0,594***
<i>POCC8</i>	10	0,596	0,644	0,075
<i>Ase18</i>	22	0,872	0,917	0,048
<b>Mean ± SE</b>	14,000 ± 2,699	0,636 ± 0,079	0,757 ± 0,073	0,186 ± 0,073

$N_a$  — среднее число аллелей на локус;  $H_o$  — наблюдаемая гетерозиготность;  $H_e$  - ожидаемая гетерозиготность;  $F_{is}$ , индекс фиксации; Отклонение  $F_{is}$  от нуля  
Критерий значимости Хи-квадрат: \* $p < 0,05$ , \*\*\* $p < 0,001$ ; Mean – среднее значение; SE - стандартная ошибка.

Попарное сравнение подвидов по критериям  $F_{st}$  и критерию генетических дистанций  $N_{ei}$  показателю низкий уровень межподвидовой изменчивости, наши группы высоко гомогенны по 8 микросателлитным локусам (Табл. 5).

Таблица 5. Средние значения генетической изменчивости среди трех подвидов пеночки-веснички по 8 микросателлитным локусам (над диагональю  $F_{st}$  - коэффициент инбридинга подвида по отношению к общей популяции, под диагональю  $N_{ei}$  - коэффициент генетической дистанции между подвидами).

Подвид	<i>yakutensis</i> (n = 20)	<i>acredula</i> (n = 27)	<i>eversmanni</i> (n = 47)
<i>yakutensis</i> (n = 20)	-	0,017	0,013
<i>acredula</i> (n = 27)	0,116	-	0,013
<i>eversmanni</i> (n = 47)	0,086	0,085	-

Результаты анализа главных координат (PCoA), выполненного на матрице значений генетических дистанций для 94 образцов из трех групп, представлены на рис. 16. Ординация в пространстве первых двух главных

координат не выявила кластеризации образцов по их географическому местоположению/подвиду.

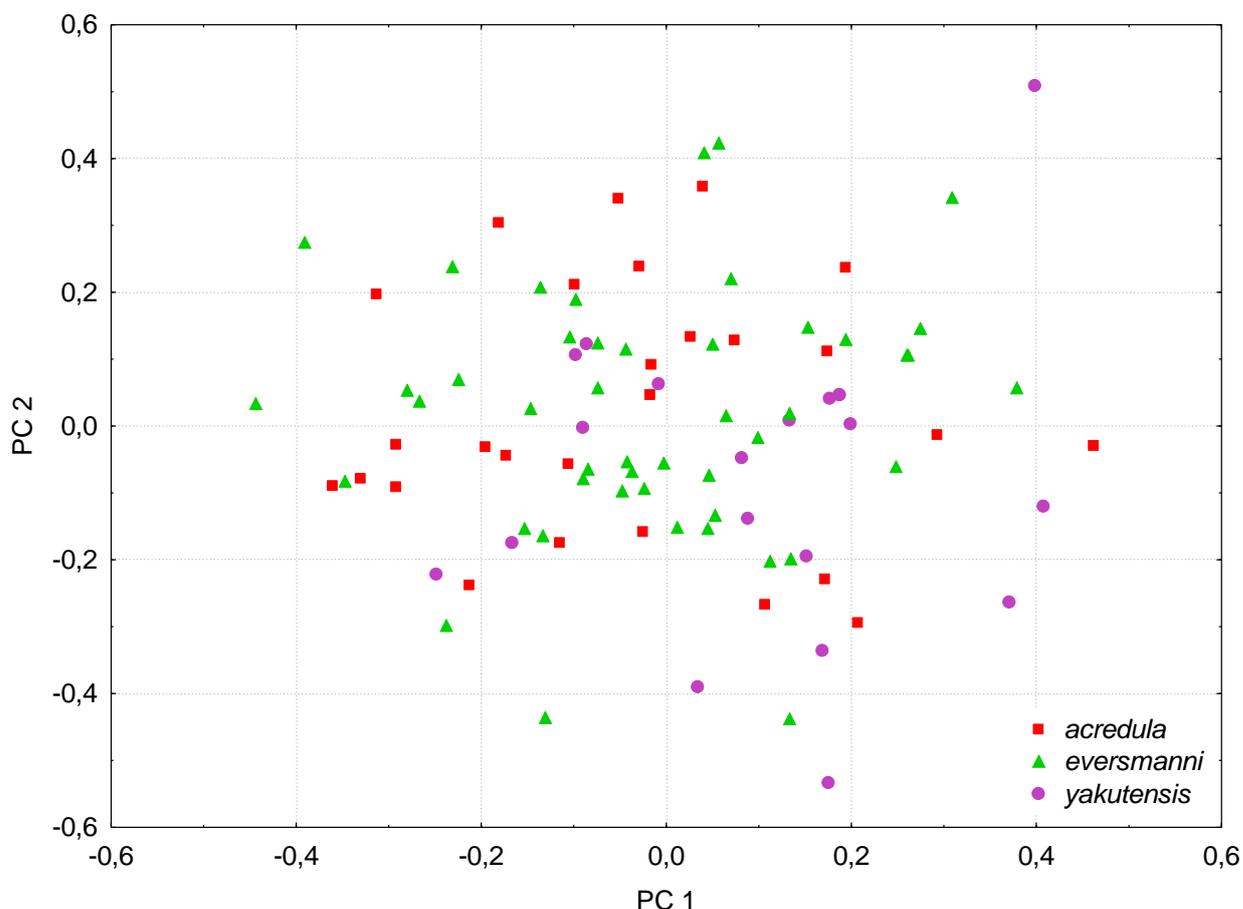


Рис. 16. Результаты анализа главных координат (PCoA), проведенного с использованием матрицы значений генетических дистанций 8 микросателлитных локусов веснички (из Pina et al., в печати).

Байесовский кластерный анализ аллелей микросателлитных локусов среди 94 генотипированных особей, выполненный с помощью STRUCTURE, не демонстрирует дифференциации образцов (рис. 17). Оптимальное исходное число генетических кластеров  $K = 3$ . Анализ индивидуальных образцов не подтверждает подразделение на подвидовые генетические кластеры, поэтому мы провели дополнительную кластеризацию с разными значениями  $K$  ( $K=2$ ,  $K=3$ ,  $K=4$ ,  $K=5$ ) (рис. 17).

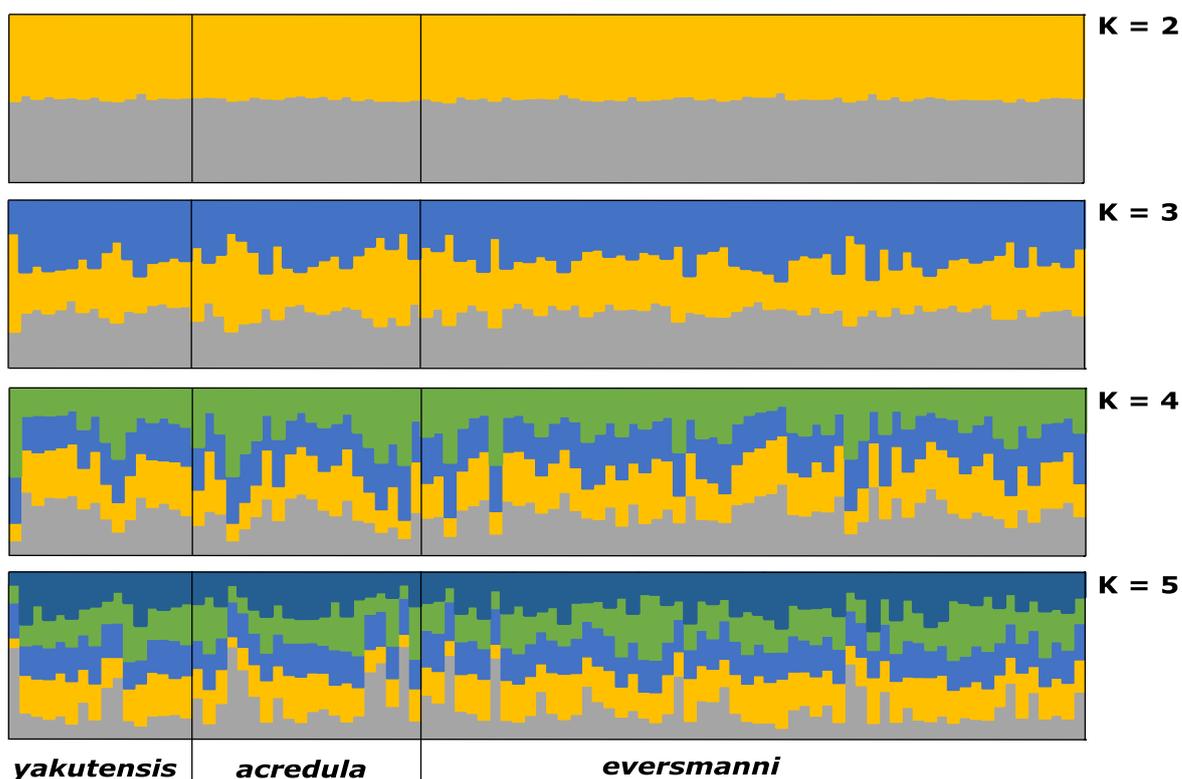


Рис. 17. Результаты байесовской кластеризации по микросателлитным локусам для 94 особей веснички при разном числе кластеров (K) (из Pina et al., в печати).

#### 4.1.2 Генетическое разнообразие и филогенетические отношения гаплотипов цитохрома *b* веснички

Мы идентифицировали 23 новых последовательности *cyt b* длиной 1016 п.н. из трех групп подвидов (*yakutensis*,  $n = 5$ , *acredula*,  $n = 12$ , *eversmanni*,  $n = 6$ ). Для анализа разнообразия гаплотипов мы включили в анализ 26 последовательностей из GenBank из разных регионов: Великобритании, Германии, Южной Финляндии (ЮФ) и Швеции (приложение, таблица 2). Некоторые последовательности GenBank были короче 1016 п.н., поэтому мы обрезали все сиквенсы до 773 п.н. в длину. Все 49 последовательностей мы разделили на шесть региональных групп: (1) Архангельск\_Кандалакша\_Санкт-Петербург ( $n = 7$ ), (2) Москва ( $n = 6$ ), (3) Якутия\_Чукотка ( $n = 5$ ), (4) Швеция ( $n = 18$ ), 5 – Англия\_Германия\_Южная Финляндия ( $n = 8$ ), 6 – о.Колгуев ( $n = 5$ ).

Мы обнаружили 10 гаплотипов. Наиболее распространенные гаплотипы H1, H2, H3 присутствуют во всех региональных группах, H4 выявлен в Московской области и Швеции. Три гаплотипа (H5, H9, H10) были обнаружены для группы Англия - Германия - Южная Финляндия (подвид *trochilus*) и еще три гаплотипа (H6, H7, H8) – только в Швеции (по-видимому, подвид *acredula*). Количество полиморфных сайтов - 9 (из них парсимониальных – 6, однонуклеотидных вариабельных сайтов – 3). Гаплотипическое разнообразие *Hd* для выборки из 49 последовательностей составило  $0,708 \pm 0,055$ ; нуклеотидное разнообразие низкое,  $\pi = 0,00157 \pm 0,00031$  (Табл. 6). Среднее количество нуклеотидных различий *Kt* составило 1,214. Тест Tajima на нейтральность  $D = -1,11939$  не значим ни для каждой группы, ни для всех 49 последовательностей. Общая генетическая дифференциация среди шести групп весничек была низкой ( $Fst = 0,05391$ ,  $Gst = -0,00916$ ).

Таблица 6. Генетическое разнообразие цитохрома *b*, тесты на нейтральность и генетическая дифференциация шести групп гаплотипов веснички по данным анализа DnaSP.

Группа	<i>N</i>	<i>Nh</i>	<i>Hd</i> ± SD	$\pi$	<i>k</i>	<i>D</i>
Архангельск_ Кандалакша_СПБ	7	3	0,667 ± 0,160	0,00099 ± 0,0003	0,762	-0,27492 <i>n.s.</i>
Москва	6	4	0,800 ± 0,172	0,00129 ± 0,00039	1,000	-1,23311 <i>n.s.</i>
Якутия_Чукотка	5	2	0,600 ± 0,175	0,00078 ± 0,00023	0,600	1,22474 <i>n.s.</i>
Швеция	18	7	0,739 ± 0,099	0,00135 ± 0,00030	1,046	-1,31869 <i>n.s.</i>
Англия_Германия_ Юж.Финляндия	8	6	0,929 ± 0,084	0,00360 ± 0,00095	2,786	0,15157 <i>n.s.</i>
о.Колгуев	5	2	0,400 ± 0,237	0,00039 ± 0,00031	0,400	-0,8165 <i>n.s.</i>
<b>Total</b>	49	10	0,708 ± 0,055	0,00157 ± 0,00031	1,214	-1,11939 <i>n.s.</i>

$N$  — размер выборки;  $Nh$  — число гаплотипов;  $Hd$  — разнообразие гаплотипов;  $\pi$  — нуклеотидное разнообразие;  $k$  — среднее количество нуклеотидных различий;  $D$  — Tajima тест на нейтральность; *n.s.* — недостоверно,  $0,10 > p > 0,05$ .

Сеть гаплотипов не показала четкого разделения между группами (Рис. 18).

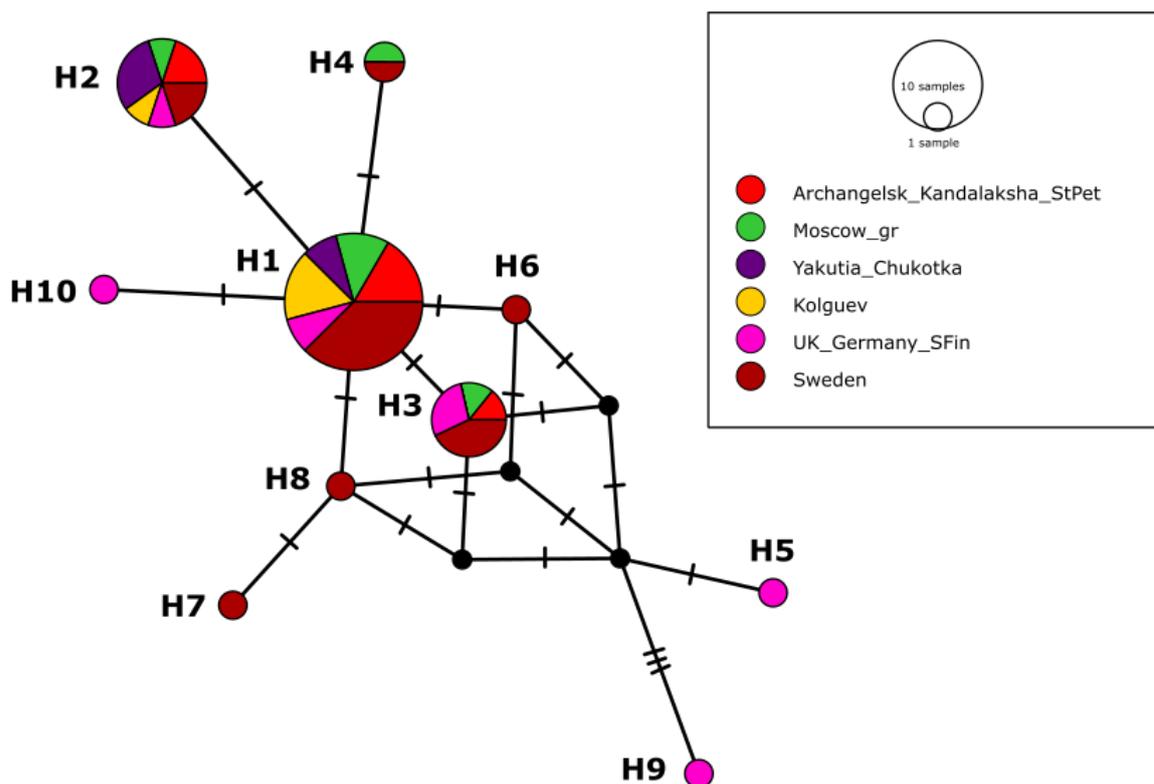


Рис. 18. Карта гаплотипов цитохрома *b* *Phylloscopus trochilus*. Размер круга пропорционален количеству особей; черточки указывают количество замен между гаплотипами по соответствующим соединительным линиям. Круговые диаграммы отображают наличие гаплотипов в региональной группе (из Пина et al., в печати).

Согласно филогенетическому анализу цитохрома *b* изученные последовательности не объединяются ни в большую региональную, ни в подвидовую группу. Анализируемые гаплотипы сформировали четыре клады с бутстрап-индексом поддержки узлов выше 50% (Рис. 19). Топология филогенетического дерева гаплотипов, построенных методами максимальной

парсимонии, в целом была сравнима со структурой медианной сети гаплотипов и филогенетическим анализом по байесовскому методу.

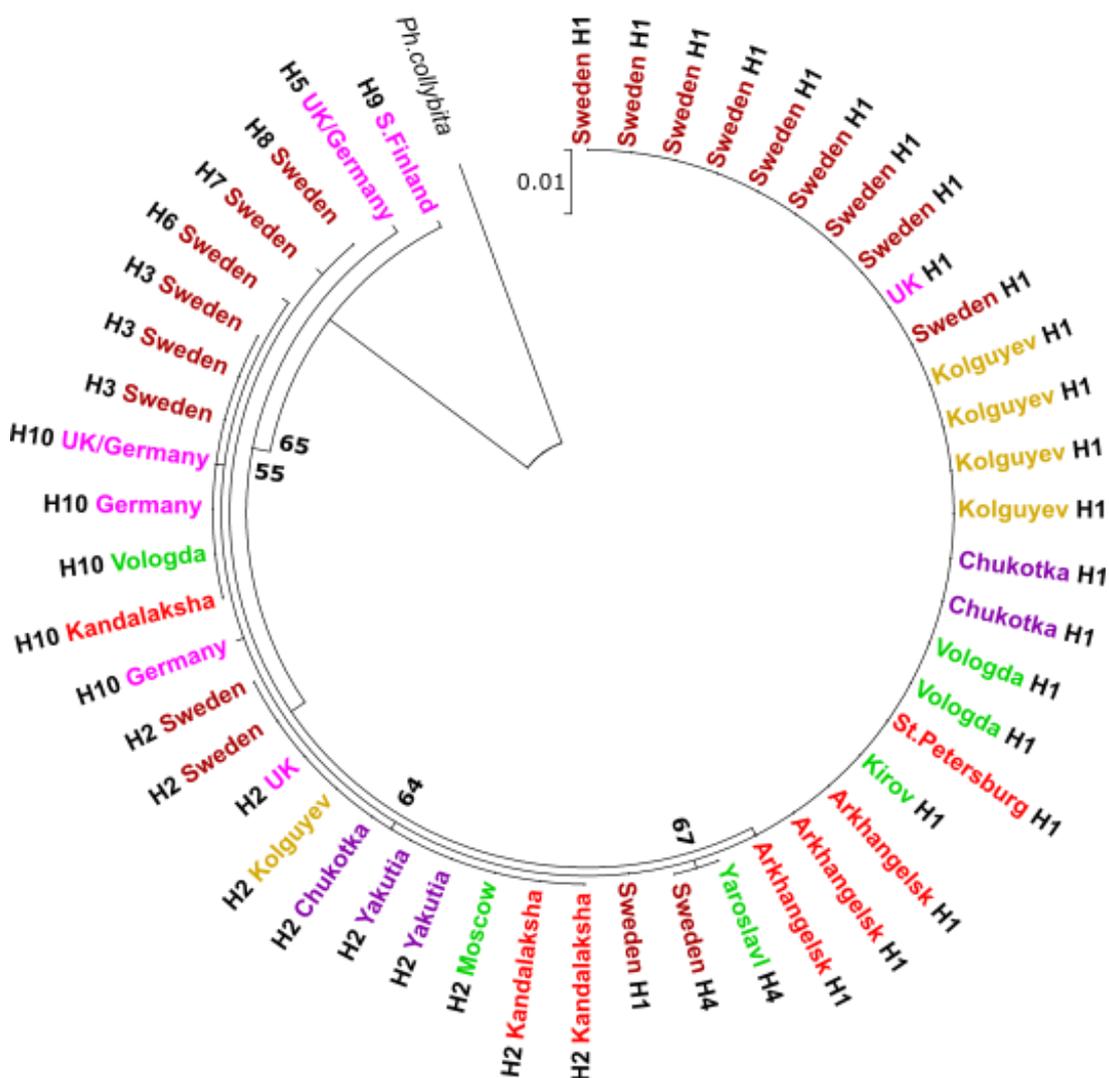


Рис. 19. Филогенетическое древо гаплотипов цитохрома *b* *Phylloscopus trochilus*, подтвержденное с помощью метода максимального правдоподобия (ML-анализа). Значения в нижней части кластера показывают его поддержку начальной загрузки в процентах от 1000 повторений (из Пина et al., в печати).

#### 4.1.3 Филогенетические отношения и генетическое разнообразие гаплотипов цитохрома *b* теньковки

Филогенетический анализ цитохрома *b* изученных последовательностей 145 особей теньковки представлен на Рис. 20.

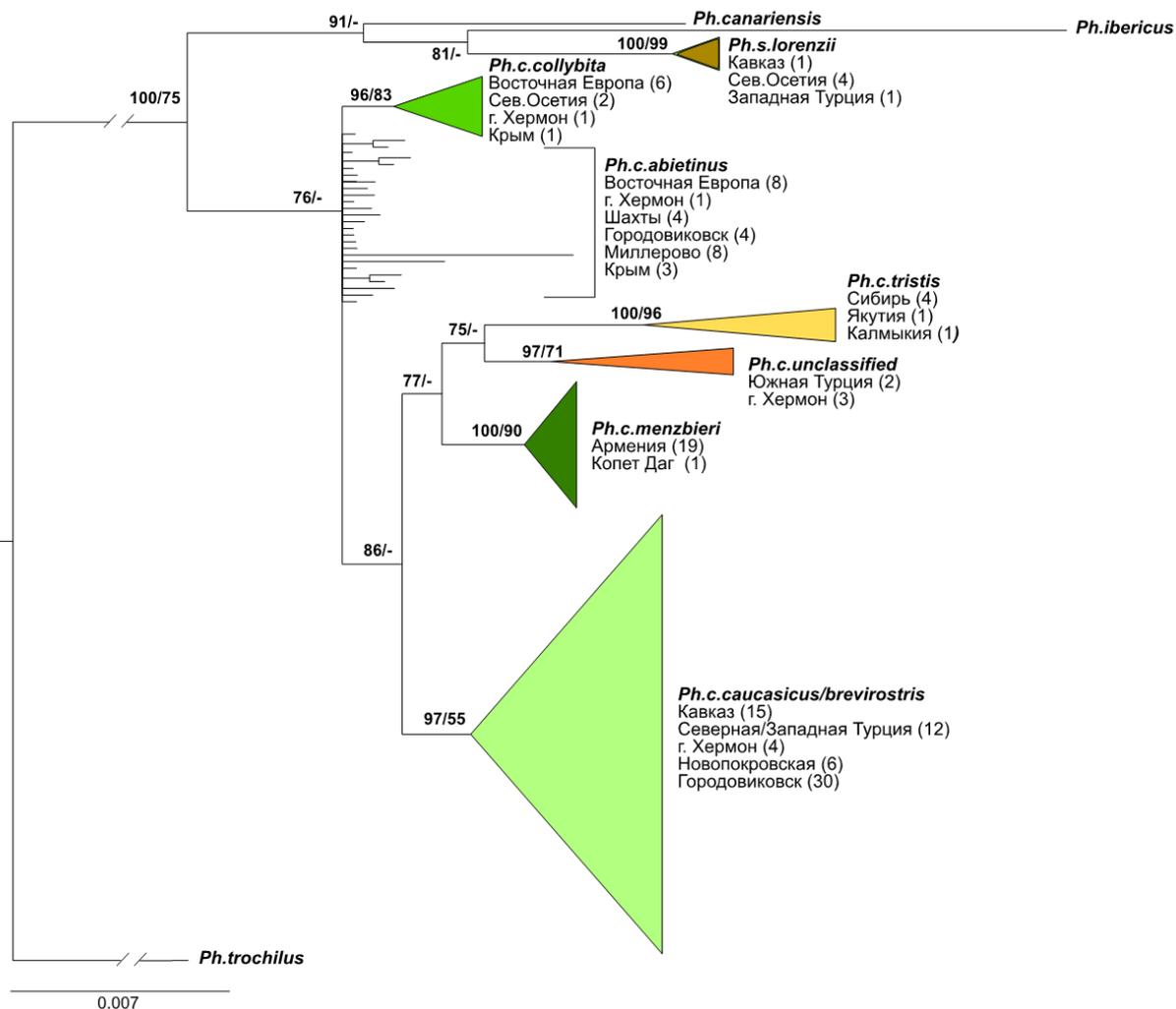


Рис. 20. Филогенетическое дерево гаплотипов цитохрома *b* *Phylloscopus collybita*, *Ph. sindianus*, *Ph. brehmii*, *Ph. canariensis*. Числа в скобках, справа от географических названий указывают количество изученных особей. Числа в нижней части кластера показывают его поддержку (байесовский анализ уровень бутстреп-поддержки / максимальное правдоподобие в процентах от 1000 повторений).

**Согласно** нашему анализу, все изученные подвиды теньковки делятся на 9 клад. Все основные клады соответствуют четырём хорошо разделённым видам, признанным в настоящее время. Первую кладу образует иберийская теньковка *Ph. brehmii*, вторую - теньковка канарская *Ph. canariensis*. Третья основная клада соответствует горной теньковке *Ph. sindianus*. В нашем случае этот вид представлен подвидом *lorenzii*, встречающимся на Кавказе и в

Восточной Турции. Эта клада объединяет последовательность этого подвида из GenBank, Северной Осетии (Кавказ) и один экземпляр из Восточной Турции в предгорьях Армянского нагорья. По окраске оперения эта птица явно принадлежала к отряду «коричневых» теньковок.

Четвертая клада сформирована номинативной формой теньковки *Ph. collybita* с 5 «зелеными» подвидами: *abietinus*, *caucasicus*, *brevirostris*, *menzbieri* и «коричневым» сибирским подвидом *tristis*. Далее эта клада делится на несколько ветвей:

1. Линия *caucasicus/brevirostris* объединяет два подвида теньковок Кавказа (окрестности Краснодара), Предкавказья и Калмыкии (Калмыкия, Новопокровская, Городовиковск), Турции и Израиля, а также включает две последовательности GenBank, принадлежащие *caucasicus* и *brevirostris*. Помимо типичных *caucasicus* к данной группе относятся теньковки из Предкавказья, расселяющиеся на север по лесополосам. Гаплотипы *caucasicus* преобладают в большинстве исследованных районов как западного (Новопокровская), так и восточного (Городовиковское) Предкавказья. Также в данную кладу попали все «зеленые» теньковки, пойманных нами в Западной и Северной Турции от Босфора до Армянского нагорья, а также две «коричневые» теньковки из горных районов Восточной Турции. Две последние особи при отлове были идентифицированы по окраске оперения как типичные *lorenzii*, но позже выяснилось, что они несут гаплотип *caucasicus/brevirostris*. В эту же группу входят четыре теньковки из Израиля: 3 из них были пойманы на горе Хермон во время гнездования и 1 зимой у Тиверианского озера. Внутригрупповая изменчивость низкая ( $p = 0,18\%$ ) (Табл. 7).

2. Линия *menzbieri* объединяет всех «зеленых» теньковок, отловленных нами в южной Армении (Мегринская область), с единственной особью *menzbieri* из Западного Копетдага, где известна только эта форма теньковки. Таким образом, наши данные подтверждают вывод Марко Раковича и

соавторов (2019) о распространении *menzbieri* в Южном Закавказье. Внутригрупповая изменчивость низкая ( $p = 0,09\%$ ).

3. Ливанская линия *Ph. c. unclassified* выглядит наиболее интересной. Он объединяет двух птиц, пойманных нами на юге Турции (точки 11 и 12, рис. 2), вместе с тремя птицами, пойманными ранее на горе Хермон на севере Израиля. Обе наши птицы имели довольно специфические черты в окраске оперения, но птицы из Израиля не отличались в этом отношении от известного морфотипа «*brevirostris/caucasicus*» (Raković et al., 2019). Согласно предположению Раковича и соавт. (2019) все три этих израильских теньковки относятся к новой форме, ранее не описанной. Внутригрупповая изменчивость составляет  $p = 0,49\%$ .

4. Линия *tristis* соответствует сибирским теньковкам, встречающимся от Архангельска и Уральских гор до озера Байкал и Чукотского полуострова, и относится к таксонам «бурого цвета». Интересно, что линия *tristis* тесно связана с предыдущей ветвью — *Ph. c. unclassified*. Также в данную кладу попала особь теньковки, отловленная в Красносулинском районе Ростовской области (Марова, Ильина, Иваницкий, 2018) в сезон гнездования и активно поющая - интересный пример возможного гнездования сибирского подвида за пределами ареала.

5. Линия *collybita* объединяет «зеленых» теньковок, относящихся к номинативному подвиду, обитающему в Западной Европе. В эту группу также входила одна птица из Израиля (гора Хермон, 15 августа), 1 птица из Крыма и еще 2 птицы, пойманные в Северной Осетии.

6. Линия *abietinus* объединяет «зеленых» теньковок - всех представителей формы *abietinus* из Восточной Европы (последовательности из GenBank) и птиц, обитающих на юге России в Калмыкии, в окрестностях поселков Миллерово и Шахты. Гаплотип *abietinus* доминирует севернее Ростова-на-Дону. Следует, однако, отметить, что в этом районе было проанализировано довольно небольшое количество гаплотипов, а

неизученный разрыв между изученными здесь крайне южной (Новопокровской) и крайне северной (Шахтинской) популяциями составляет около 200 км. Вполне вероятно, например, что обе формы сосуществуют в крупных городских парках Ростова-на-Дону, расположенных как раз посередине между Новопокровской и Шахтами. Также в данную кладу попали 3 птицы, отловленные в Крыму. Внутригрупповая изменчивость составляет  $p = 0,31\%$ .

Попарные генетические расстояния между видами комплекса теноковки (*Ph. collybita*, *brehmi*, *canariensis*, *sindianus*) на основе 902 нуклеотидов митохондриального гена цитохрома *b* колеблются от 3,19 до 5,58 %. Внутри таксона *Ph. collybita* (подвиды *collybita*, *abietinus*, *tristis*, *caucasicus/brevirostris*, *menzbieri*, а также гаплогруппа, состоящая из особей из Южной Турции и Израиля) значения попарной дивергенции последовательностей цитохрома *b* колеблются от 0,9 до 2,07 %. Внутригрупповая изменчивость для группы *caucasicus/brevirostris* составляет 0,18%, для групп из нескольких особей Южной Турции и Израиля, объединенных по результатам филогенетического анализа – 0,49%. Дивергенция исследованных последовательностей цитохрома *b* каждого таксона теньковки и веснички составляет 10,37 – 11,91%.

Таблица 7. Попарные генетические дистанции между гаплогруппами, выделенными в данном филогенетическом анализе на основе 902 нуклеотидов митохондриального гена цитохрома *b*. По диагонали – среднее число нуклеотидных различий внутри групп (в %%), под диагональю - между группами.

		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	<i>caucasicus/brevirostris</i>	<b>0,18</b>									
2	<i>abietinus</i>	0,90	<b>0,31</b>								
3	<i>collybita</i>	1,12	0,95	<b>0,15</b>							
4	<i>tristis</i>	2,03	1,85	2,07	<b>0,42</b>						
5	<i>lorenzii</i>	3,51	3,40	3,42	3,65	<b>0,04</b>					
6	<i>South Turkey/Israel</i>	1,65	1,60	1,64	1,86	3,77	<b>0,49</b>				
7	<i>menzbieri</i>	1,02	0,97	0,97	1,74	3,21	1,40	<b>0,09</b>			
8	<i>canariensis</i>	3,65	3,19	3,46	4,20	3,20	4,22	3,48	-		

9	<i>brehmii</i>	5,58	5,11	4,87	5,42	4,40	5,30	4,92	5,15	-	
10	<i>trochilus</i>	10,72	10,47	10,37	10,81	11,62	11,12	10,82	11,50	11,91	-

Медианная сеть гаплотипов 137 особей теньковки повторяет результаты филогенетического анализа (Рис.21).

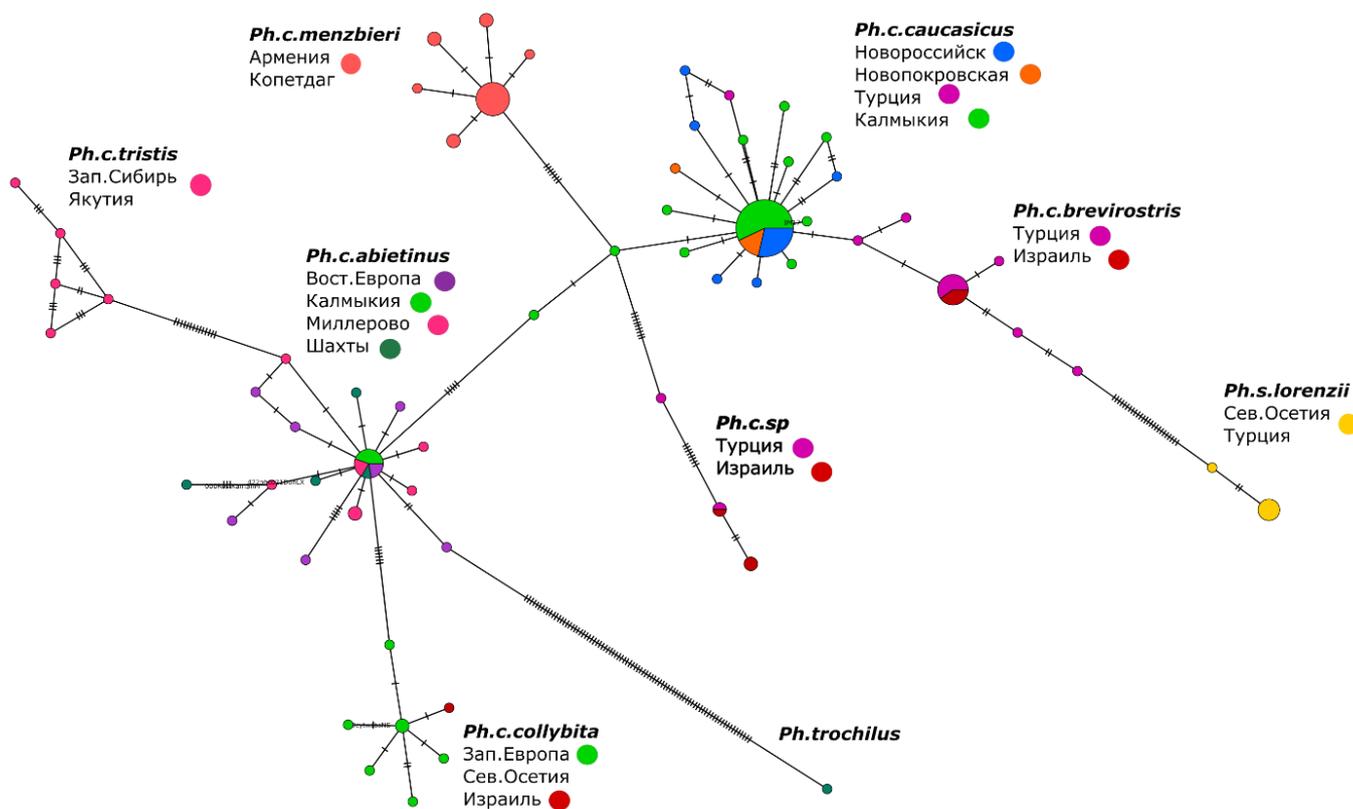


Рис. 21. Медианная сеть гаплотипов цитохрома *b* *Phylloscopus collybita* и *Ph. sindianus lorenzii*. Размер круга пропорционален количеству особей; черточки указывают количество замен между гаплотипами по соответствующим соединительным линиям. Круговые диаграммы отображают наличие гаплотипов в региональной группе.

Мы идентифицировали 103 новых последовательности сыв *b* длиной 902 п.н. из 7 подвидов надвидового комплекса теньковки (*Ph. c. collybita*,  $n = 3$ , *abietinus*,  $n = 19$ , *caucasicus/brevirostris*,  $n = 61$ , *menzbieri*  $n = 19$ , *tristis*,  $n = 2$ , *unclassified*,  $n = 2$ , *Ph. s. lorenzii*  $n = 5$ ).

Мы обнаружили 61 гаплотип. Из них 50 были уникальными и встречались в данной выборке всего один раз. Самым распространенным

является гаплотип H2 *caucasicus*, обнаруженный у 35 особей из 61 данного подвида, обитающих в Калмыкии, окрестностях Новопокровская и Краснодара. Среди 28 особей подвида *abietinus* самый часто встречающийся гаплотип H1 был обнаружен у 10 птиц и распространен в Калмыкии, Миллерово, Шахты и Восточной Европе (Рис. 15). Также 10 особей подвида *caucasicus*, несущие другой популярный гаплотип, были обнаружены в Турции и Израиле (г. Хермон). Гаплотипическое разнообразие подвида *menzbieri*, обитающих в Армении, невелико: 12 из 19 отловленных птиц несут общий гаплотип. Интересно, что общий гаплотип также были найдены у 5 особей формы *Ph. s. lorenzii*, обитающих в Восточной Турции и Северной Осетии.

Количество полиморфных сайтов составило 88 (из них парсимониальных – 61, однонуклеотидных вариабельных сайтов – 27). Гаплотипическое разнообразие  $Hd$  выборки из 137 последовательностей составило  $0,916 \pm 0,055$ ; нуклеотидное разнообразие низкое,  $\pi = 0,01030 \pm$  (табл. 3). Среднее количество нуклеотидных различий  $K_t$  составило  $9,267$ . Тест нейтральности *Tajima's D* =  $-1,38273$  не был значимым для всех 137 последовательностей, но значим для группы *abietinus*. Общая генетическая дифференциация среди 12 групп теньковки:  $F_{ST} = 0,68399$ ,  $G_{ST} = 0,21682$ ).

## 4.2 Морфология

### 4.2.1 Окраска оперения и размеры веснички

Мы проанализировали окраску 744 экземпляров (*trochilus*, ad n = 24, sad n = 6; *acredula*, ad n = 167, sad n = 62; *eversmanni*, ad n = 295, sad n = 130; *yakutensis*, ad n = 50, sad n = 10). Отдельно сравнивалась окраска оперения взрослых экземпляров птиц (апрель - конец июля), а также молодых птиц (sad) в свежем осеннем перье (добытых в конце августа - октябре). Необходимо отметить, что во всех популяциях присутствует сильно выраженная индивидуальная изменчивость развития желтого пигмента оперения. У некоторых особей это выражается в почти полном отсутствии желтых и зелёных оттенков. Поэтому, необходимо сравнивать многочисленные серии, дающие представление о характере проявления окрасочных признаков. Вместе с тем, именно по этим признакам подвиды веснички отличаются наиболее чётко. Ниже мы приводим описание окраски этих форм, а также изображения взрослых птиц и молодых (Рис.22-23).

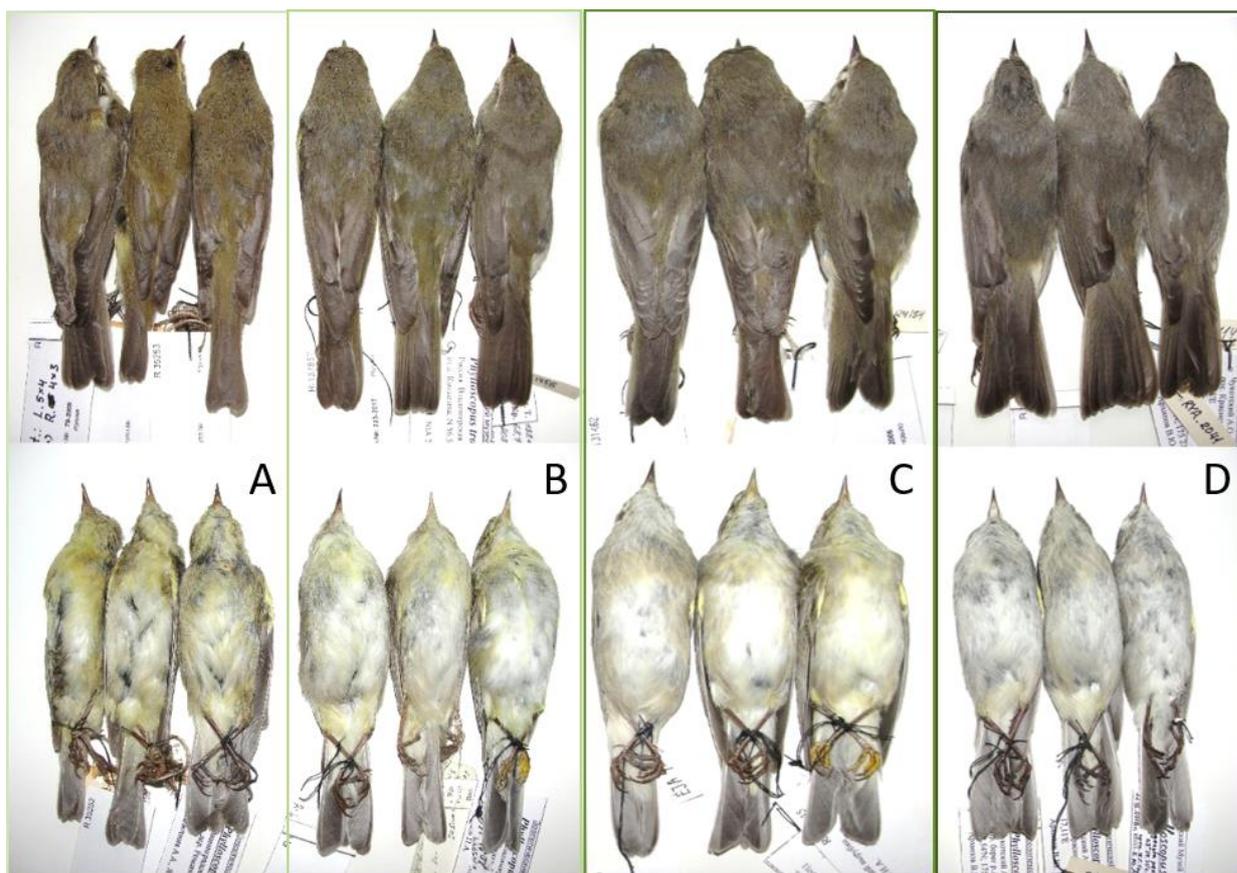


Рис. 22. Примеры окраски подвидов взрослых самцов веснички, фото Я.А.Редькина (А - *trochilus*, В – *eversmanni*, С – *acredula*, D - *yakutensis*) (из Пина et al., в печати).

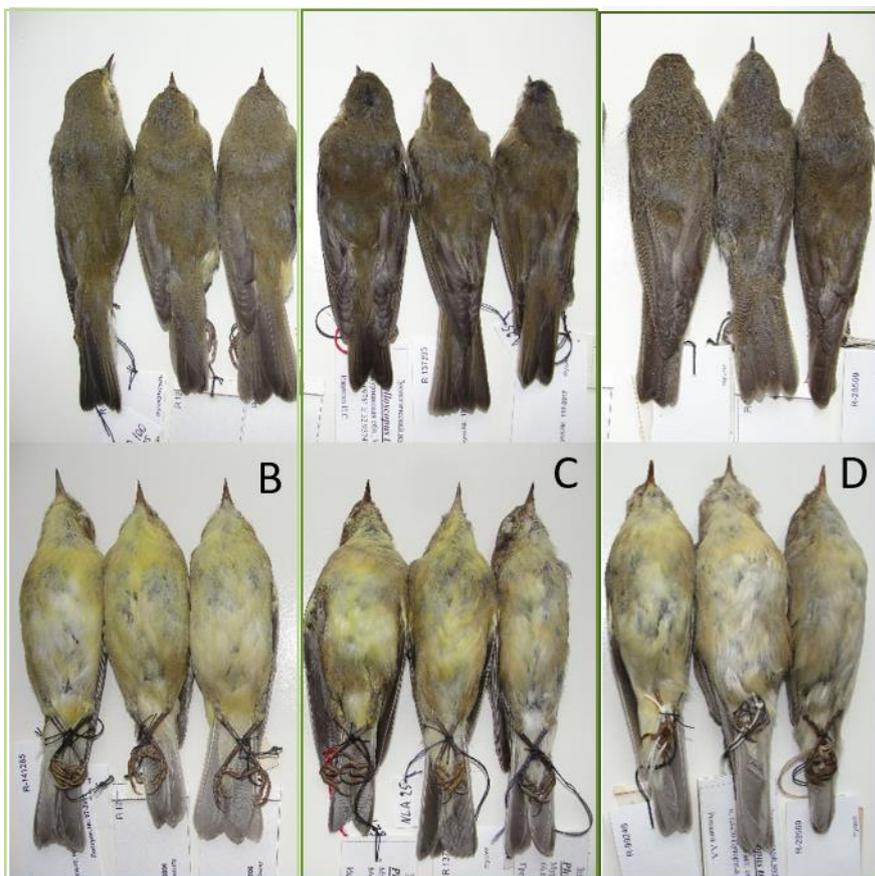


Рис. 23. Примеры окраски подвидов молодых самцов веснички, фото Я.А.Редькина (В – *eversmanni*, С – *acredula*, D - *yakutensis*) (из Пина et al., в печати).

*Ph.t. trochilus*. Взрослые птицы отличаются наиболее насыщенной зеленовато-оливковой (Olive-Green (C.48)) окраской верха, наибольшей интенсивностью и широким распространением желтого оттенка на нижней стороне тела (Рис. 22-23). На боках живота тёмный налёт почти отсутствует. Молодые птицы в свежем осеннем пере (sad.) наиболее яркие, с зеленовато-оливковым верхом и сильно выраженным желтым оттенком снизу. К востоку птицы с такой окраской преобладают до восточной Польши, Румынии и западной Украины. Кроме того, особи, обладающие признаками этой расы,

встречаются в западной Беларуси и Калининградской области. Мы не имели достаточно многочисленных современных коллекционных материалов с запада Европы, позволяющих судить об обособленности популяций номинативного подвида с Британских островов и материковых популяций, иногда выделяемых в качестве самостоятельного подвида «*Ph.t. fitis*». Старые экземпляры (собранные более 100 лет назад) из Великобритании действительно отличаются от материковых наибольшим распространением желтой окраски снизу и яркой окраской верха.

*Ph.t. evermanni*. Общая окраска взрослых птиц бледнее, чем у *trochilus* (Рис. 22). Верхняя сторона тела буровато-оливковая (Brownish Olive (C.29)) с большей или меньшей примесью зеленоватого оттенка. Желтый оттенок на нижней стороне тела бледнее, чем у *trochilus* и занимает меньшее пространство. Тёмный налёт на боках развит слабо, как и у *trochilus*. У осенних молодых птиц (sad.) верхняя сторона тела светлого зеленовато-оливкового (Olive-Green (C.48)) оттенка, светлее чем у других подвидов (Рис. 22-23) и менее насыщенной окраски, чем у *trochilus*. Желтая окраска на нижней стороне тела широко распространена у большинства экземпляров. Птицы с данным типом окраски распространены от юго-восточного побережья Балтийского моря, Беларуси, восточного склона Карпат к востоку до среднего течения Ангары, долины Нижней Тунгуски. К северу в Европе *evermanni* распространены примерно до 61 градуса северной широты. На пространстве от европейской части России до Енисея какой-либо клинальной изменчивости окраски не прослеживается.

*Ph.t. acredula*. Окраска взрослых птиц темнее, чем у других подвидов (Рис. 22). Верхняя сторона тела тёмная оливково-бурая (Dark Brownish Olive (C. 129)) с большей или меньшей примесью зеленоватого тона. Желтая окраска на нижней стороне тела развита в среднем меньше, чем у *evermanni*. На боках и в области груди заметен буровато-серый (Smoke Gray (C.45)) налёт, почти не выраженный у *trochilus* и *evermanni*. На груди тёмный налёт часто имеет

форму размытых продольных пестрин. У осенних молодых птиц (*sad.*) верхняя сторона тела темнее, чем у других подвидов (Рис. 23), преимущественно тёмно-бурая (*Hair Brown* (C.119A)). Нижняя сторона у большинства экземпляров с сильно развитым желтым оттенком, а также с коричневатым (*Clay Color* (C.26) налётом на боках и в области груди. Область распространения таких птиц охватывает север Скандинавии, Кольский полуостров, северную и центральную Карелию, зону тундр и северную тайгу на пространстве от Белого моря до нижнего течения р. Енисей.

*Ph.t. yakutensis*. Окраска взрослых птиц бледнее, чем у других подвидов (Рис. 22). Желтый и зеленоватый оттенки окраски выражены минимально. Верхняя сторона тела преимущественно буровато-оливковая (*Brownish Olive* (C. 29)), несколько темнее, чем у *eversmanni*. Нижняя сторона беловатая, почти без примеси желтой окраски. Бока нижней стороны с сероватым оттенком. На груди у многих экземпляров заметны размытые сероватые продольные пестрины. У осенних молодых птиц (*sad.*) на нижней стороне тела желтая окраска занимает меньшее пространство (Рис. 23), чем у других подвидов. Верхняя сторона оливково-бурая (*Olive-Brown* (C. 28)), светлее, чем у *acredula*, но несколько темнее, чем у *eversmanni*. На боках нижней стороны тела, как и у *acredula* выражен серовато-коричневый (*Light Drab* (C.119C)) налёт. Распространены в южных тундрах, лесотундре и северной тайге от долины Енисея до побережья Берингова моря, преимущественно к северу от 65 градуса северной широты.

Результаты межгруппового сравнения морфологических показателей с помощью непараметрического критерия Крускала-Уоллиса для 4 подвидов самцов веснички (*trochilus*, n = 24; *acredula*, n = 78; *eversmanni*, n = 139; *yakutensis*, n = 36) представлены на Рис. 24; анализ самок (*trochilus*, n = 9; *acredula*, n = 35; *eversmanni*, n = 44; *yakutensis*, n = 13) представлен на Рис. 25. Мы исследовали 6 параметров, отражающих размер особи, но на рисунках представлены только статистически значимо различимые параметры между

подвидами. По 4 из 6 исследуемых признаков номинативный подвид *trochilus* самый маленький, достоверно отличается от других подвидов. Напротив, самой крупной формой является восточный подвид *yakutensis*. *Acredula* и *eversmanni* по размеру занимают промежуточное положение между западным и восточным подвидами. Между собой формы *acredula* и *eversmanni* отличаются только длиной вершины крыла (критерий Крускала-Уоллиса,  $p = 0,028$ ). Все подвиды сходны по длине цевки и клюва (от ноздри). При анализе промеров самок получены следующие результаты: *yakutensis* имеет самые длинные крылья и клюв среди других подвидов; длина хвоста существенно отличается только между подвидами *trochilus* и *yakutensis*. Нами установлено, что и самки, и самцы восточного подвида *yakutensis* крупнее европейских форм, наиболее достоверным параметром является длина крыла.

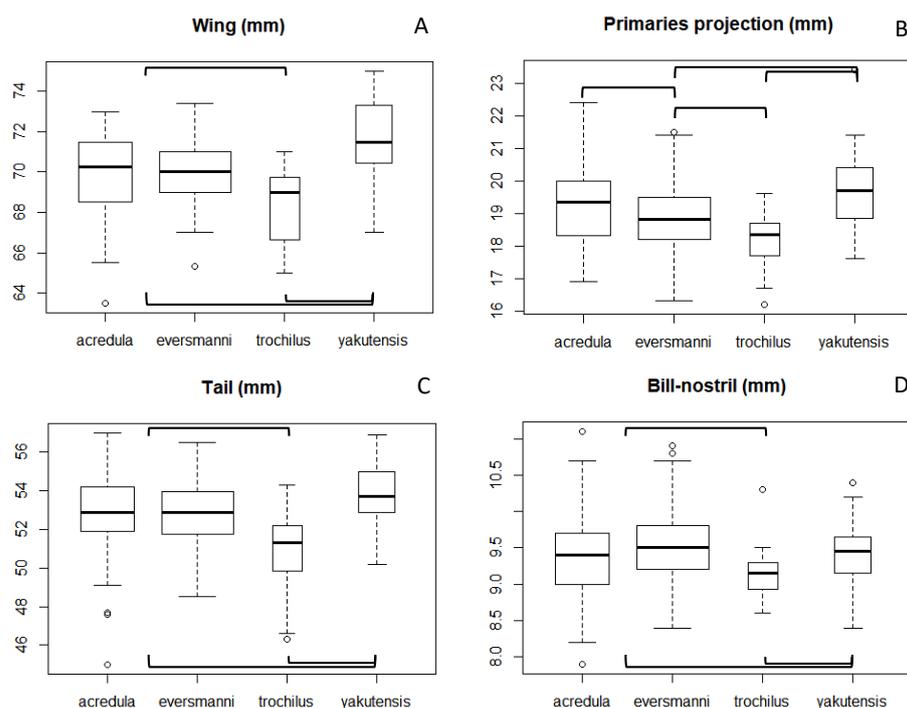


Рис. 24. Подвидовая/географическая изменчивость размеров самцов веснички: А – длина крыла, В – вершина крыла, С – длина хвоста, D – длина клюва от ноздри. Жирная линия — медиана, прямоугольники — диапазон 25–75 %, выбросы — не закрашенные кружки. Все переменные, демонстрирующие

статистически достоверные различия (критерий Крускала-Уоллиса,  $p < 0,05$ ), отмечены скобками (из Pina et al., в печати).

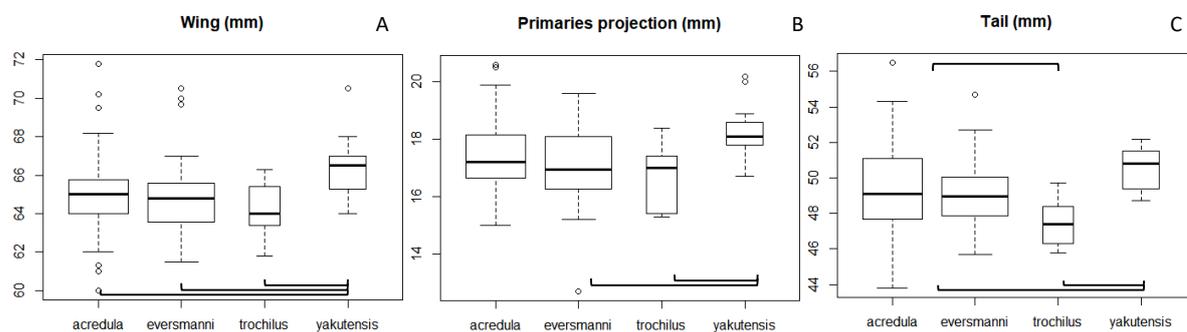


Рис. 25. Подвидовая/географическая изменчивость размеров самок веснички мм: А - длина крыла, В - вершина крыла, С - длина хвоста. Жирная линия — медиана, прямоугольники — диапазон 25–75 %, выбросы — не закрашенные кружки. Все переменные, демонстрирующие статистически достоверные различия (критерий Крускала-Уоллиса,  $p < 0,05$ ), отмечены скобками (из Pina et al., в печати).

Затем мы обобщили различия в размерах подвидов с помощью метода главных компонент. Этот анализ был использован для суммирования шести морфологических переменных для самцов и самок соответственно (Рис. 26).

Ординация в пространстве первых двух главных компонент выявила кластеризацию выборок по подвидам *trochilus* и *yakutensis*. При анализе самцов первая главная компонента (PC1) выбирает 36,2% дисперсии и демонстрирует значительную подвидовую изменчивость (критерий Крускала-Уоллиса:  $H_3 = 44,11$ ,  $p < 0,01$ ), *trochilus* и *yakutensis* значительно отличаются от всех других форм, тогда как *acredula* и *eversmanni* схожи. PC2 описывает меньшее количество вариаций (22,3%) и отделяет только *yakutensis* (критерий Крускала-Уоллиса:  $H_3 = 15,52$ ,  $p < 0,01$ ) (Рис. 27).

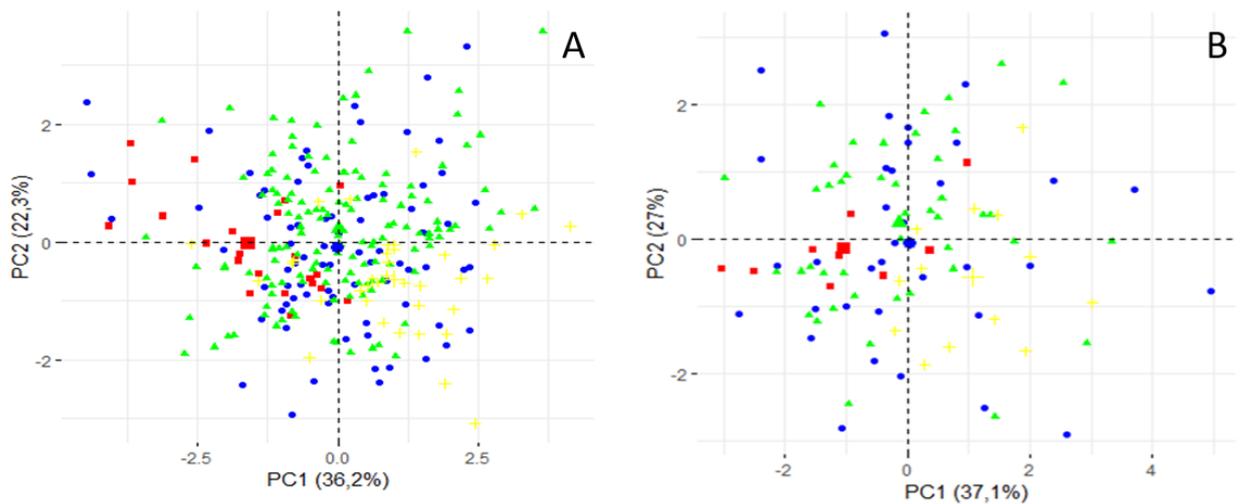


Рис. 26. Результаты анализа главных компонент (6 признаков) морфологии самцов (А) и самок (В) подвидов веснички (красный – *trochilus*, синий – *acredula*, зеленый – *evermanni*, желтый – *yakutensis*) (из Пина et al., в печати).

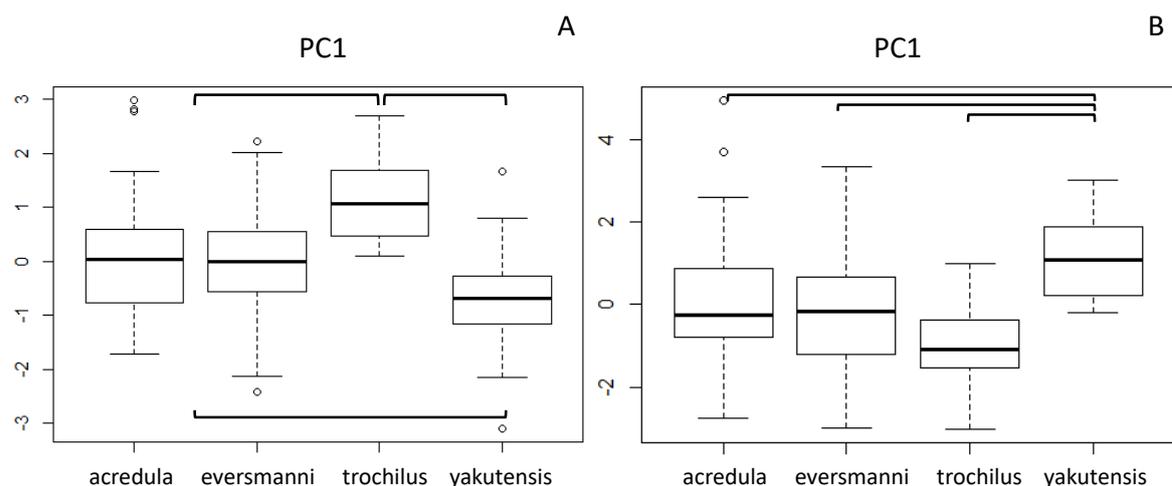


Рис. 27. Географическая изменчивость PC1 анализа главных компонент морфологии самцов (А) и самок (Б) веснички (6 признаков). Жирная линия — медиана, прямоугольники — диапазон 25–75 %, выбросы — незакрашенные кружки. По вертикальной оси – значения первой главной компоненты. Все переменные, демонстрирующие статистически достоверные различия (критерий Крускала-Уоллиса,  $p < 0,05$ ), отмечены скобками (из Пина et al., в печати).

В анализе самок первая главная компонента (PC1) выбирает 37,1% дисперсии. PC1 показывает, что только *yakutensis* значительно отличается от

всех других подвидов (критерий Крускала-Уоллиса:  $H_3 = 13,54, p < 0,01$ ). PC2 объединяет 27% вариаций и не несет значительных вариаций (критерий Крускала-Уоллиса:  $H_3 = 5,03, p > 0,05$ ) (Рис. 27).

#### 4.2.2 Окраска оперения и размеры теньковки

Морфометрические различия в окраске и размерах большинства подвидов теньковки неоднократно и подробно изучены ранее (Tiainen, 1982; Leisler, Winkler, 1991 – цит по Бурский и др., 2004; Ticehurst, 1938; Svensson, 1992; Рябицев, 2008; Птушенко, 1956). В данной работе мы приводим только сравнительные характеристики отдельных малоизученных подвидов: *brevirostris*, *menzbieri* и *caucasicus*, данные по которым были получены в ходе полевых исследований автора и коллег, а также анализ окраски и размеров теньковок Предкавказья, где возможно располагается новая зона контакта подвидов *caucasicus* и *abietinus*.

Непараметрический критерий Крускала-Уоллиса определяет, что подвидовые различия в длине крыльев и хвоста (Табл. 8) являются статистически значимыми ( $p < 0,001$ ). По данным попарных сравнений, *brevirostris* достоверно отличается по длине крыла от каждого из трех других подвидов ( $p < 0,05$ ), в то время как между последними достоверных различий обнаружено не было. По длине хвоста значимые различия возникают в парах: *menzbieri/abietinus* ( $p < 0,05$ ), *brevirostris/caucasicus* ( $p < 0,01$ ) и *brevirostris/abietinus* ( $p < 0,001$ ). Таким образом, *brevirostris* является самым мелким среди всех четырех подвидов зеленоватых теньковок (из Marova, Pina et al., 2021).

Таблица 8. Длина крыльев и хвоста у четырех «зеленых» таксонов теньковки (включая только самцов) (из Marova, Pina et al., 2021).

Подвид	Параметр	mean $\pm$ SD	min	max	Кол-во
<i>brevirostris</i>	крыло	58.4 $\pm$ 3.1	54.0	62.5	8
	хвост	48.9 $\pm$ 2.3	45	51	8

<i>caucasicus</i>	крыло	63.3 ± 1.5	61.0	65.5	13
	хвост	52.9 ± 1.3	51.0	55.0	13
<i>menzbieri</i>	крыло	63.4 ± 1.8	61.0	67.0	20
	хвост	51.9 ± 1.4	50.0	55.0	20
<i>abietinus</i>	крыло	64.5 ± 1.3	62.0	67.0	22
	хвост	53.1 ± 2.1	46.0	57.0	22

Форма крыльев *caucasicus* и *menzbieri* оказалась идентичной (проекция 2-го махового между 7-м и 8-м). Вершина крыла у *abietinus* наиболее заостренная (проекция 2-х маховых между 6 и 7), а у *brevirostris* наиболее округлое крыло (проекция 2-х маховых между 8-9 и 10-11); *menzbieri* и *caucasicus* занимают промежуточное положение и не отличаются друг от друга (проекция 2-го основного цвета между 7 и 8 у обоих таксонов).

Две теньковки, пойманные на юге Турции, носители нового гаплотипа цитохрома *b*, имели необычную окраску оперения. Обе особи визуально выглядят несколько ярче типичных *brevirostris* и имеют четкие желтоватые пестры на горле, груди, брюшке и даже на голове (Рис. 28).



Рис. 28. Внешний вид теньковки - носителя нового гаплотипа с юга Турции (А) и типичного *brevirostris* (В) (из Marova, Ilina et al., 2021).

Исследованные таксоны: *caucasicus* и *abietinus* имеют сходную окраску оперения. Однако есть и определенные различия. У *caucasicus* более выражены тускло-сероватые и коричневатые цвета, тогда как у *abietinus* более яркая окраска с большим участием зеленоватой и желтоватой окраски. Окраска оперения теньковок, отловленных в Предкавказье, оказалась гораздо более изменчивой по сравнению с аллопатрическими популяциями. Почти во всех изученных популяциях Предкавказья попадались особи с относительно яркой окраской, характерной для *abietinus*, наряду с особями с гораздо более тусклой окраской, характерной для *caucasicus*, а также особи с разнообразной промежуточной окраской. Отмечено также несоответствие окраски оперения гаплотипу: всего была проанализирована окраска 56 особей, из них 11 экземпляров, несущих гаплотип *caucasicus*, по окраске больше походили на *abietinus*, а 3 экземпляра, несущие гаплотип *abietinus* – на *caucasicus*.

Мы не обнаружили существенных различий в длине хвоста и крыльев между самцами *abietinus* и *caucasicus* (Ivanitskii et al., в печати). Однако формула крыла является признаком, надежно отделяющим особей, взятых из аллопатрических популяций. Крыло *abietinus* более острое: 2-е маховое перо обычно находится между 6-м и 7-м маховыми перьями. Крыло *caucasicus* более округлое: 2-е маховое перо короче и находится между 7-м и 8-м, 8-м и 9-м маховыми перьями или даже между 9-м и 10-м, чего никогда не встречается у *abietinus*. В Предкавказье ситуация выглядит гораздо менее определенной. У большинства пойманных здесь теньковок, несущих гаплотип *abietinus*, было округлое крыло, и только 3 особи имели типичную для аллопатрических популяций форму крыла. Две теньковки, несущие гаплотип *caucasicus*, по формуле крыла не отличались от типичных *abietinus* (Табл. 9).

Таблица 9. Гаплотип и формула крыла теньковки в Предкавказье и в аллопатрических популяциях

Формула крыла	Популяции в Предкавказье			Аллопатрические популяции		
	всего	митотип <i>abietinus</i>	митотип <i>caucasicus</i>	всего	митотип <i>abietinus</i>	митотип <i>caucasicus</i>
7<2<6	5	3	2	13	13	0
8<2<7	24	9	15	16	0	16
9<2<8	23	4	19	10	0	10
10<2<9	4	0	4	0	0	0
Всего	56	16	40	39	13	26

### 4.3 Акустический анализ

#### 4.3.1 Весничка

Результаты анализа с помощью теста Краскела-Уоллиса для каждого из 7 изучаемых параметров представлены на Рис. 29. *Yakutensis* имеет достоверно меньшую максимальную частоту по сравнению с *trochilus* и *acredula*. По другим частотным признакам (минимальная частота и диапазон частотный) различий между группами обнаружено не было. Подвиды *trochilus* и *yakutensis* имеют значительно меньшую длину песни и общее количество нот песни. Количество различных нотных серий (типов нот) в песне значительно меньше только у *yakutensis*, остальные подвиды сходны по этому признаку. По скорости песни, темпу, индексу разнообразия песни (среднее значение отношения различных элементов к общему количеству нот) и количеству нот из самого длинного нотной серии в песне только *trochilus* достоверно отличается от других подвидов. Известно, что количество различных типов нот в песнях веснички является весьма изменчивым параметром и зависит от многих факторов (Goretskaia, 2007; Gil, Slater, 2000).

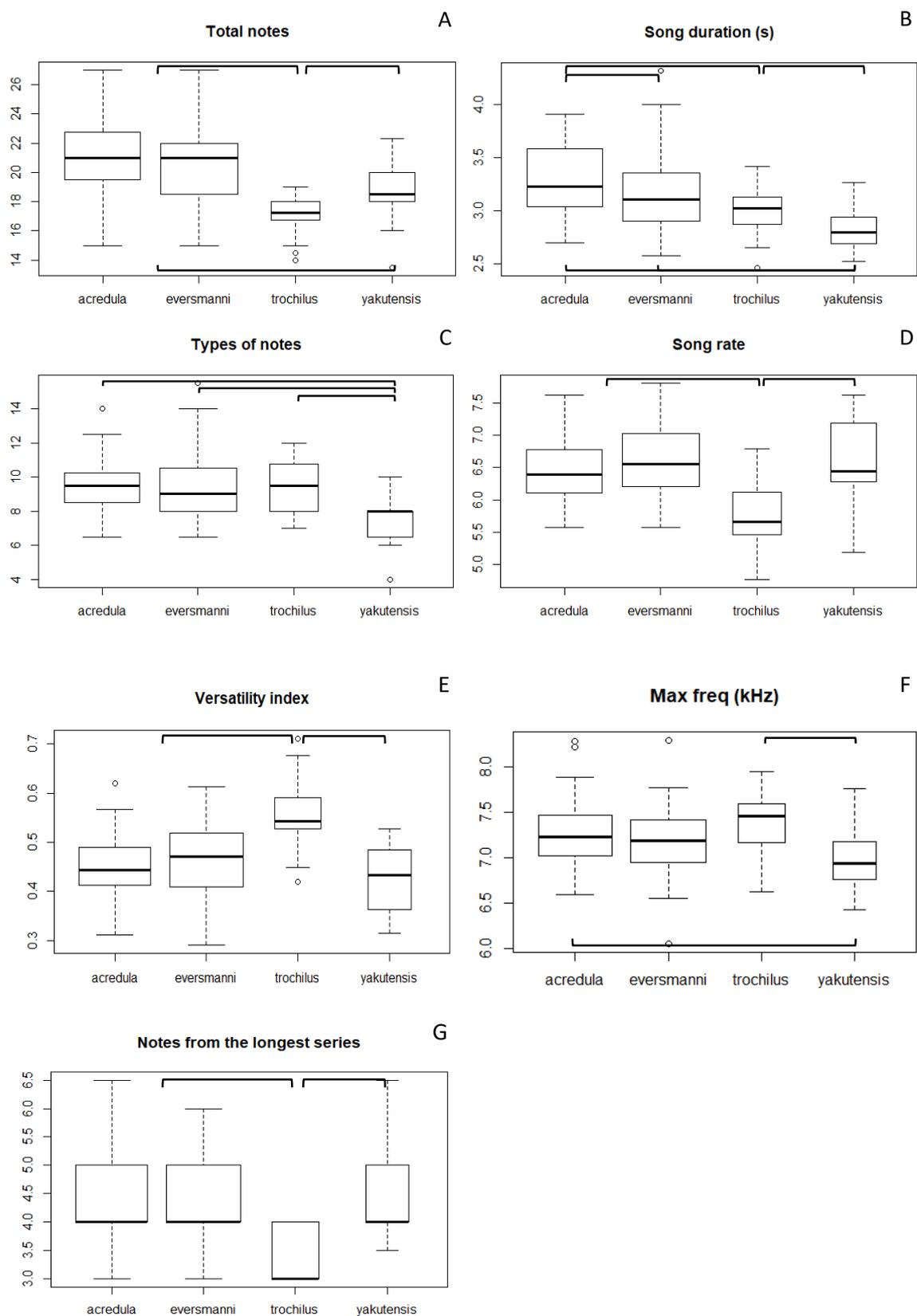


Рис. 29. Подвидовая/географическая изменчивость по 9 параметрам песни веснички-веснички: А – общее число нот в песне, В – длина песни, С – количество разных типов нот в песне, D – скорость песни, Е – индекс

разнообразия песни,  $F$  – максимальная частота,  $G$  – количество нот самой длинной нотной серии в песне. Достоверные различия между выборками (критерий Крускала-Уоллиса,  $p < 0,05$ ), отмечены скобками (из Pina et al., в печати).

Затем мы использовали метод главных компонент для сравнения подвидов объединив девять исследуемых параметров песни (Рис. 30). Ординация в пространстве первых двух главных координат выявила кластеризацию выборок по подвидам *trochilus* и *yakutensis*. Первая главная компонента (PC1) отражает 29,8 % дисперсии, демонстрирует значительную подвидовую изменчивость для подвидов *trochilus* (критерий Крускала-Уоллиса:  $H_3 = 36,08$ ,  $p = 0,015$ ) (Рис. 31). PC2 объединяет небольшое количество вариаций (24,3%) и отделяет *yakutensis* (критерий Крускала-Уоллиса:  $H_3 = 23,98$ ,  $p = 0,0013$ ).

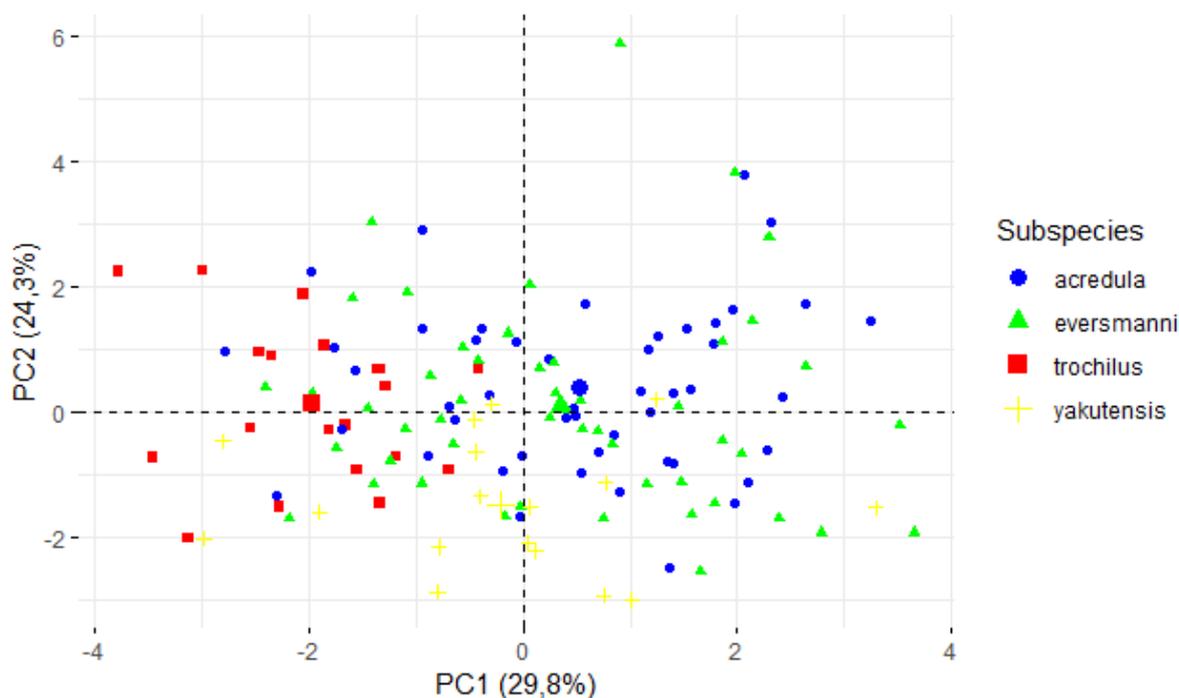


Рис. 30. Результаты анализа методом главных компонент 9 параметров песни веснички (из Pina et al., в печати).

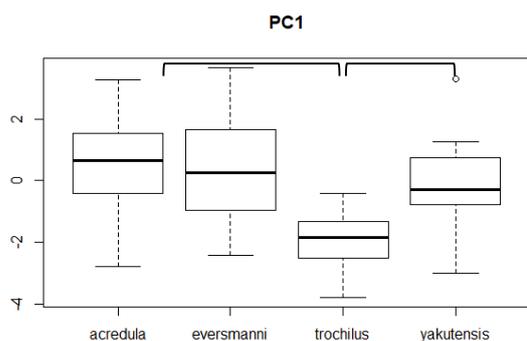


Рис. 31. Результаты сравнения первой главной компоненты для 4-х подвигов веснички (из Pina et al., в печати).

### 4.3.2 Теньковки северной ветви ареала

#### Географические вариации разнообразия нот, ритмической структуры и спектральных характеристик песни.

Результаты анализа песен 15 популяций теньковки по 8 параметрам представлены на Рис. 32 (А - З). Частотные характеристики песни демонстрируют значительную географическую изменчивость. Как максимальная, так и минимальная частота заметно падают в восточном направлении (Рис. 32 А, Б). По максимальной частоте чётко разделяются европейские, включая гибридную популяцию «Зуячка» (Южно-Уральский заповедник), и азиатские популяции (долина реки Инзер; долина реки Реветь; окрестности поселков Татлы и Бердагулово, Южно-Уральский заповедник). Минимальное значение частоты (самое высокое) особенно резко выделяет киевскую популяцию, по этому параметру она существенно отличается от всех других популяций. Западноевропейские популяции *collybita* и восточно-украинская популяция также выделяются повышенной минимальной частотой по сравнению с остальными формами. Восточные популяции *tristis*, напротив, однородны по максимальной и минимальной частоте, только якутская популяция характеризуется низкой минимальной частотой. Дифференциация по частотному диапазону соответствует разделению по максимальной частоте: европейские и азиатские, гибридные формы.

Было обнаружено, что скорость песни удивительно постоянна у всех популяций *collybita* и *abietinus*. В каждой из 6 популяций все самцы издают 8-10 нот в течение 3 секунд. Такой выдержанный ритм подачи песни поддерживается на огромной территории от Южной Германии до Урала, т.е. практически во всем ареале подвида *collybita* и *abietinus*. По скорости песни теньковки гибридной зоны и чистого сибирского диалекта с Енисея, Саян и Якутии существенно отличаются от пения европейских популяций; сходна с ними по этому признаку только Южно-Уральская популяция из долины Зуячки.

Периодическое серийное повторение одинаковых нот — еще одна характерная черта пения *abietinus* (Martens, 1982). По нашим данным, самец обычно последовательно повторяет 2—3 ноты, но в некоторых случаях число повторений достигает 8—10. Напротив, в песнях сибирской теньковки таких повторов не обнаружено. В смешанных песнях из Южно-Уральской и Архангельской зон гибридизации серийные повторы встречаются только для нот, характерных для репертуара *abietinus*, тогда как ноты, принадлежащие к сибирскому диалекту, не повторяются.

Вокальный индекс, как доля восходящих элементов в песне к общему числу элементов (Марова и др., 2009), рассчитан только для гибридных и сибирских популяций. Мы не обнаружили существенных различий между популяциями *tristis*, у гибридов данный показатель предсказуемо ниже, самый низкий показатель - в Южно-Уральской популяции из долины Зуячки.

Репертуар самцов *tristis* в целом заметно богаче, чем у *abietinus* и *collybita*. Максимальное разнообразие нот свойственно самой восточной популяции из Якутии. Объем репертуара падает в ряду: *tristis*, гибридные популяции, *collybita*, *abietinus* и популяция «Зуячка».

Оба параметра - длина нот и пауз между нотами также резко различаются в европейских и азиатских популяциях. Длина ноты и паузы восточных и гибридных подвигов достоверно ниже. Южно-уральская

популяция из долины Зуячки по данным параметрам также близка к европейским формам.

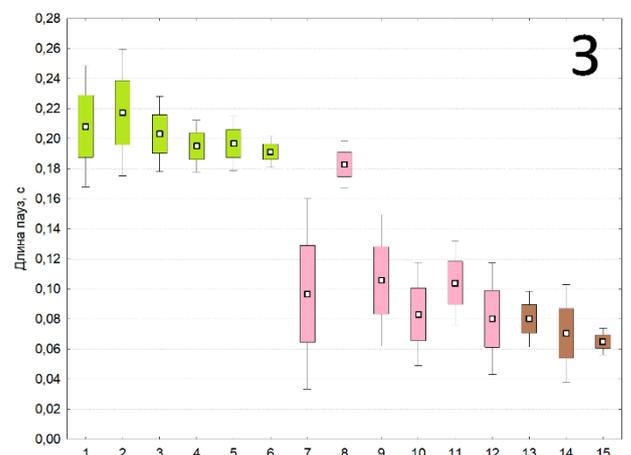
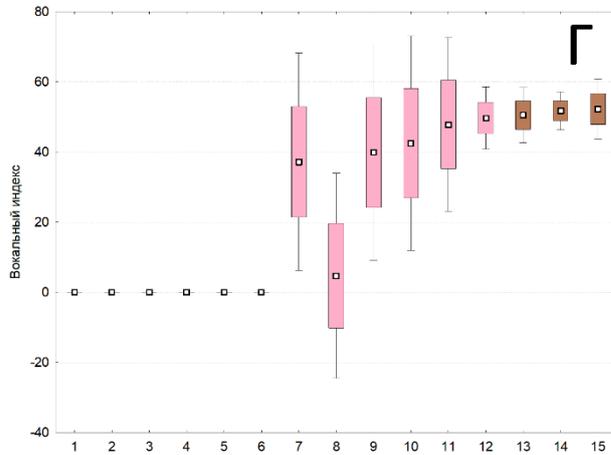
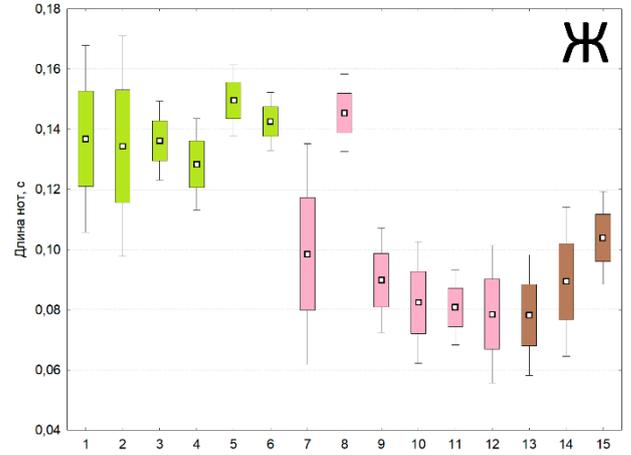
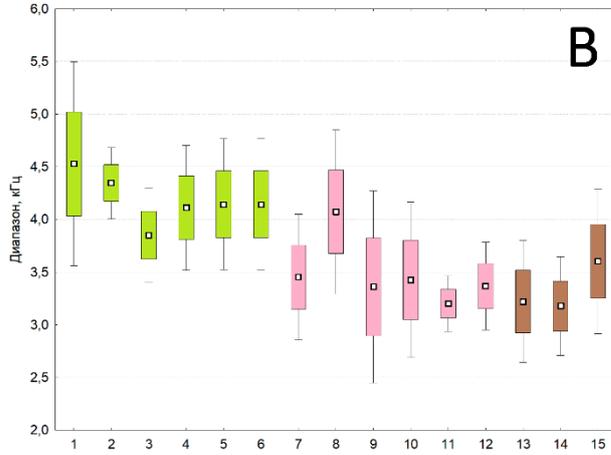
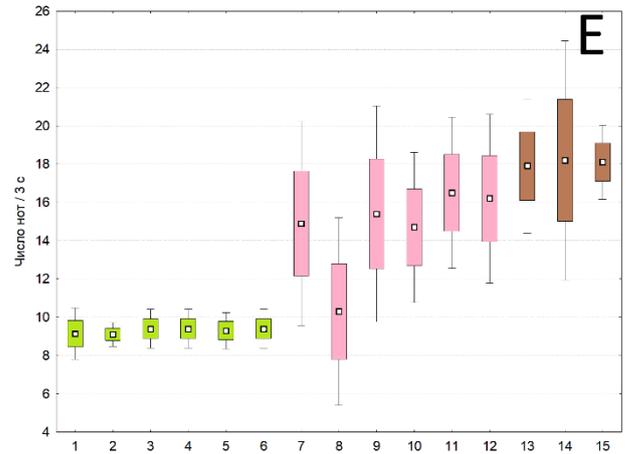
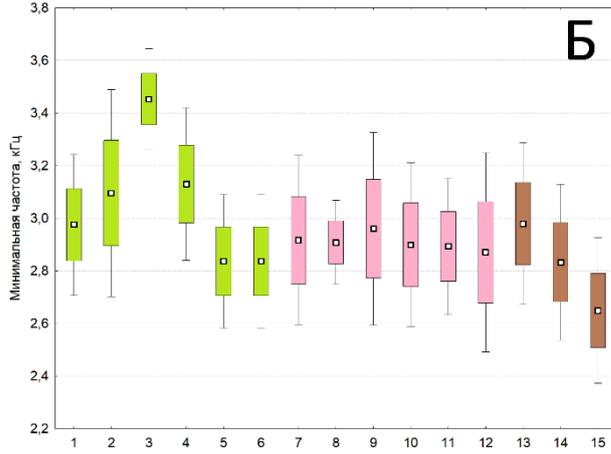
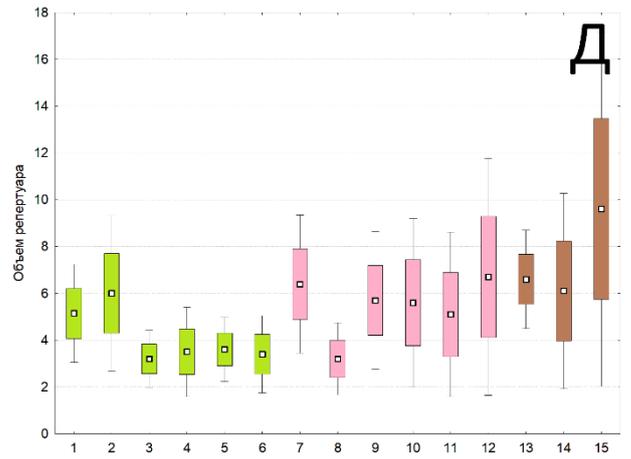
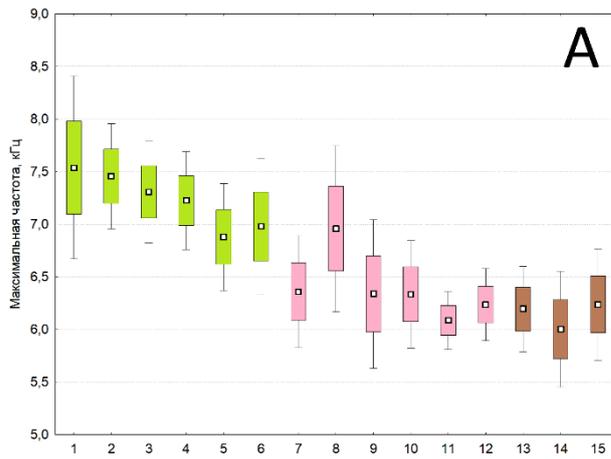


Рис. 32. Географические вариации размера репертуара и характеристики песен. Показаны средние значения, стандартное отклонение и пределы. Зеленым цветом обозначены европейские популяции «зеленых» теньковок, розовым – теньковки из зон гибридизации в Архангельской области и Южно-Уральском заповеднике, коричневым – азиатские популяции «коричневых» теньковок). А – максимальная частота; Б – минимальная частота; В – диапазон; Г – вокальный индекс; Д – Объем репертуара; Е – количество нот, предъявляемых в течение 3 секунд; Ж – длина нот песни; З – длина пауз между нотами песни. 1-15 – изученные популяции (1 – Германия, 2 - Карпаты, 3 - Киев, 4 – Восточная Украина, 5 – Москва, 6 – Костромская область, 7 – Пинежский заповедник, 8 - Зуячка, Южно-Уральский заповедник 9 – Инзер, Южно-Уральский заповедник, 10 – Реветь, Южно-Уральский заповедник, 11 – Татлы, Южно-Уральский заповедник, 12 – Ильменский заповедник, 13 – Саяны, 14 – Мирное, 15 - Якутия.

Для кластеризации разных популяций мы использовали 3 независимых подхода. В первом случае (А) мы рассчитывали расстояния по данным коэффициента Жаккара, фиксируя присутствие каждой конкретной ноты в репертуаре популяции. Объединение в кластеры произведено по парно-групповому среднему. В другом случае (кластер Б) мы считаем расстояние по коэффициенту Брей-Куртис, который оперирует долями самцов в популяции, в репертуаре которых имеется данная нота. Объединение по парно-групповому среднему. В третьем кластере В - эвклидово расстояние. Кластер создан по матрице межгрупповых расстояний Махаланобиса, полученной в результатах дискриминантного анализа всех параметров песен. Объединение также произведено по парно-групповому среднему.

На рис. 33 показан результат кластерного анализа данных, представленных в Табл. 9. Общий набор популяций чётко разделен на две группы с абсолютной поддержкой бутстрепа. В одну группу входят 2

популяции *collybita* и все аллопатрические популяции *abietinus*. В другую большую группу входят все гибридные популяции, а также ильменская и три сибирские популяции. Во-первых, по результатам трех кластерных анализов на разных наборах данных объединяются популяции из Германии и Закарпатье. Что свидетельствует в пользу того, что в Закарпатье преобладает диалект *collybita*, а не *abietinus*. Во-вторых, надежно отделяется якутская популяция по типам нот и объему репертуара, несколько менее надежно – по частотным характеристикам песен (минимальная частота и диапазон), что было ожидаемо. В-третьих, на всех кластерах чётко выделяются гибридные популяции Южного Урала и Архангельской области. Зильмардак – это самая западная южно-уральская популяция, где обитает *abietinus*.

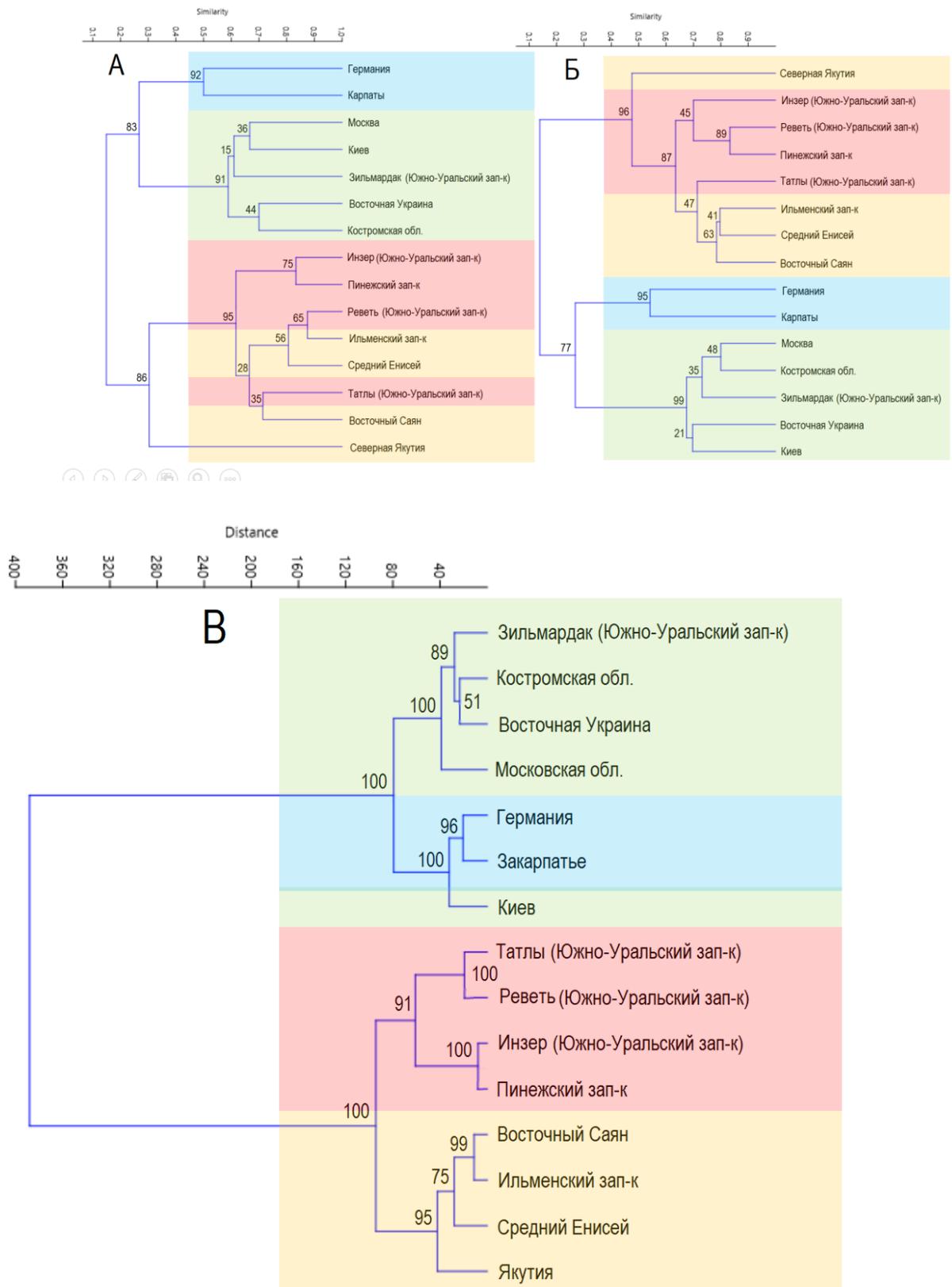


Рис. 33. Результаты кластеризации 15 популяций теньковки по числовым характеристикам их песен. Цветом обозначены разные подвиды (синий – *collybita*, зеленый – *abietinus*, желтый – *tristis*) и гибридные зоны (розовым). А

– Кластерный анализ по коэффициенту Жаккара, т.е. оценивается наличие/отсутствие конкретной ноты в репертуаре популяции. Объединение по парно-групповому среднему. Б - по индексу сходства Брея-Кертиса, т.е. по доле самцов в популяции, в репертуаре которых присутствует конкретная нота. Объединение по парно-групповому среднему. В – Евклидово расстояние по матрице межгрупповых расстояний Махаланобиса, полученной в результатах дискриминантного анализа всех параметров песен. Объединение по парно-групповому среднему.

Анализ исследуемых 15 популяций методом главных компонент не противоречит результатам кластерного анализа, приведенного выше (Рис. 34). Первая главная компонента делит все популяции на две группы: 1) европейские подвиды *collybita* и *abietinus*, 2) гибридные популяции с сибирскими *tristris*.

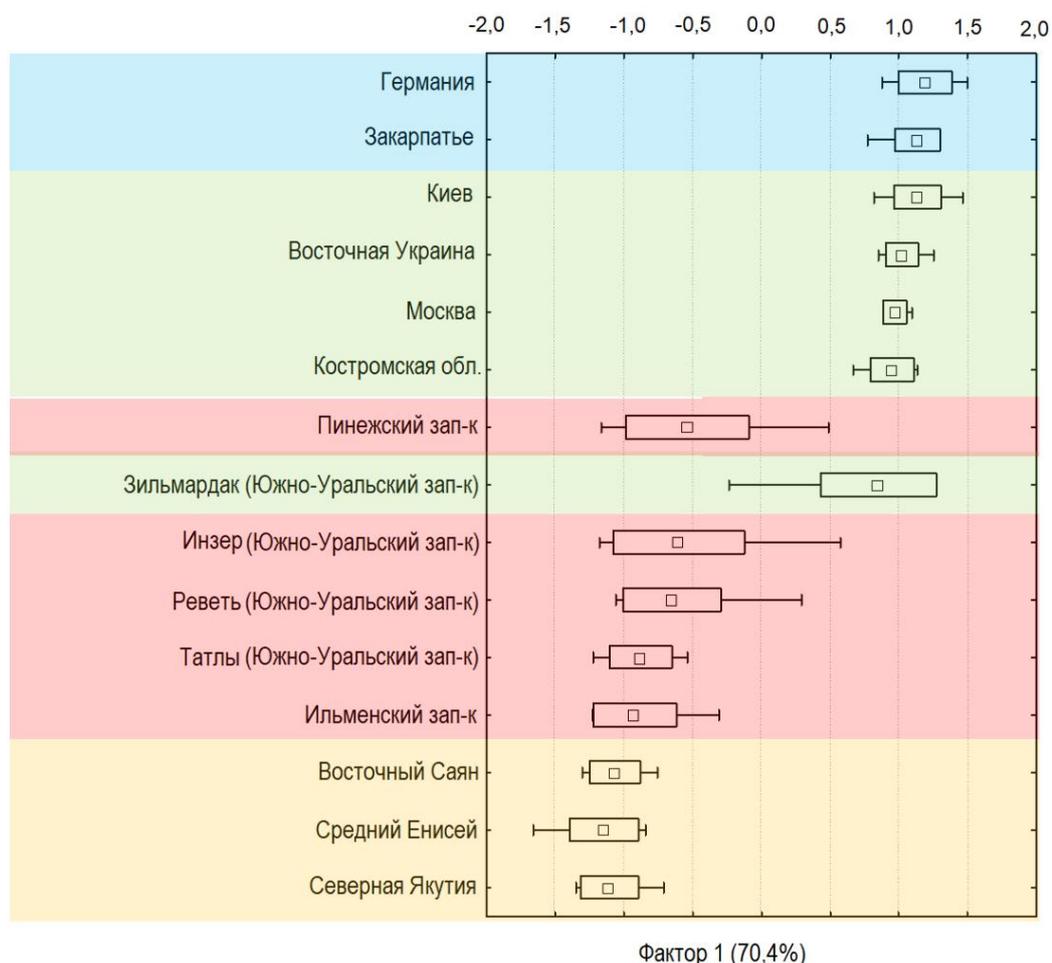


Рис. 34. Результаты анализа методом главных компонент числовым характеристикам песен 15 популяций теньковки. Цветом обозначены разные подвиды (синий – *collybita*, зеленый – *abietinus*, желтый - *tristis*) и гибридные зоны (розовым).

### Разнообразие и географическое распространение нот

Географическое распределение нот и частота их исполнения в разных популяциях показаны в Таблице 10 и на Рис. 35.

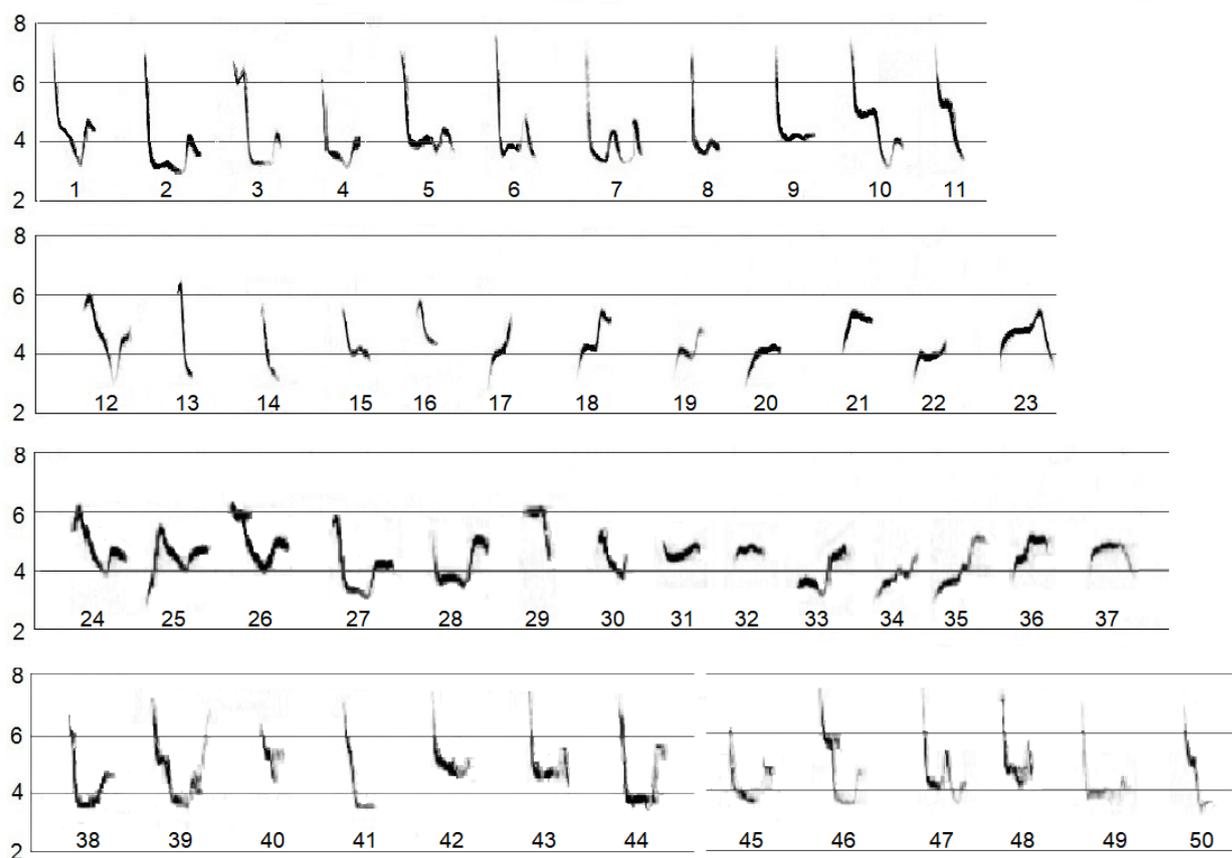


Рис. 35. Общий каталог нот для 15 популяций теньковки.

Таблица 10. Географическое распространение 50 типов нот в песнях теньковки из 15 различных популяций. Число в ячейки соответствует количеству самцов, исполняющих в песне определенную ноту.

№ ноты	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
	Локация																								
германия	4	1	0	2	4	1	0	0	2	3	7	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	3
карпаты	2	1	0	0	4	2	0	1	2	3	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
киев	6	6	0	2	0	0	0	4	4	4	0	4	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
вост_укр	8	3	2	3	0	3	1	0	4	4	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
москва	9	0	0	4	0	0	3	4	4	5	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
костррома	9	0	1	6	0	2	0	5	3	5	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
зильмардак	8	0	0	5	1	1	1	3	1	7	0	2	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
инзер	7	0	3	5	2	0	0	0	0	1	5	1	3	9	0	2	1	4	7	2	0	1	4	0	0
реветь	3	0	5	0	1	0	0	1	0	0	5	0	4	9	2	1	2	8	3	7	2	1	2	0	0
татлы	0	0	3	0	0	0	0	0	0	1	9	1	7	8	0	2	0	6	4	3	3	1	3	0	0
пинеж	5	0	5	2	1	0	0	2	2	1	5	1	5	10	0	1	0	8	4	7	0	3	2	0	0
ильмен	2	0	1	0	0	0	0	1	0	0	10	0	5	10	3	5	0	7	5	5	1	6	6	0	0
саяны	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	8	6	0	4	1	9	7	2	5	7	7	0	0
енисей	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	7	0	5	6	1	9	0	6	9	3	1	7	5	0	0
якутия	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	8	6	0	9	3	8	8	6	8	2	7	0	0

Локация	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50
германия	1	2	4	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
карпаты	8	5	0	5	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	4	1	1	4	5
киев	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
вост_укр	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
москва	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
кострома	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
зильмардак	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
инзер	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
реветь	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
татлы	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
пинеж	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ильмен	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
саяны	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
енисей	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
якутия	0	0	0	0	0	7	1	2	4	1	2	1	1	1	1	1	1	4	4	0	0	0	0	0	0

Географическое распределение различных нот выглядит достаточно определенным. Ноты с 1 по 15 характерны для европейских подвидов и гибридных популяций и изредка встречаются восточнее. Ноты с 16 по 23, напротив, встречаются в гибридных популяциях и в песне сибирского подвида *tristis*. В репертуаре каждого подвида есть ряд свойственных только ему нот. Рекордсменов по количеству уникальных нот является якутская популяция *tristis* - 14 нот (31-43 нота). Также 5 (26-30) характерных нот присутствует в песне номинативного подвида *collybita*, дополнительно ноты 24 и 25 уникальны для популяции из Германии, а 6 нот с 45 по 50 - для популяции из Карпат. Большинство нот показывают широкое географическое распространение в ареалах подвида. В частности, 15 нот (57,7 % от их общего числа) присутствовали в репертуаре более половины всего населения всех популяций.

#### **4.3.3 Особенности вокализации теньковок в южной ветви распространения**

Как уже отмечалась ранее, южная ветвь распространения теньковок включает в себя таксоны: *Ph. c. caucasicus*, *Ph. c. menzbieri*, *Ph. c. brevirostris* и *Ph.s. lorenzii*, также в данный анализ для сравнения были включены европейские подвиды: *Ph. c. collybita* и *Ph. c. abietinus*. Характерные для разных таксонов элемент песни представлены на Рис.36. Частотные параметры песни и форма модуляции элементов подвержены значительной изменчивости, однако можно выявить устойчивые различия между таксонами (Рис. 37).

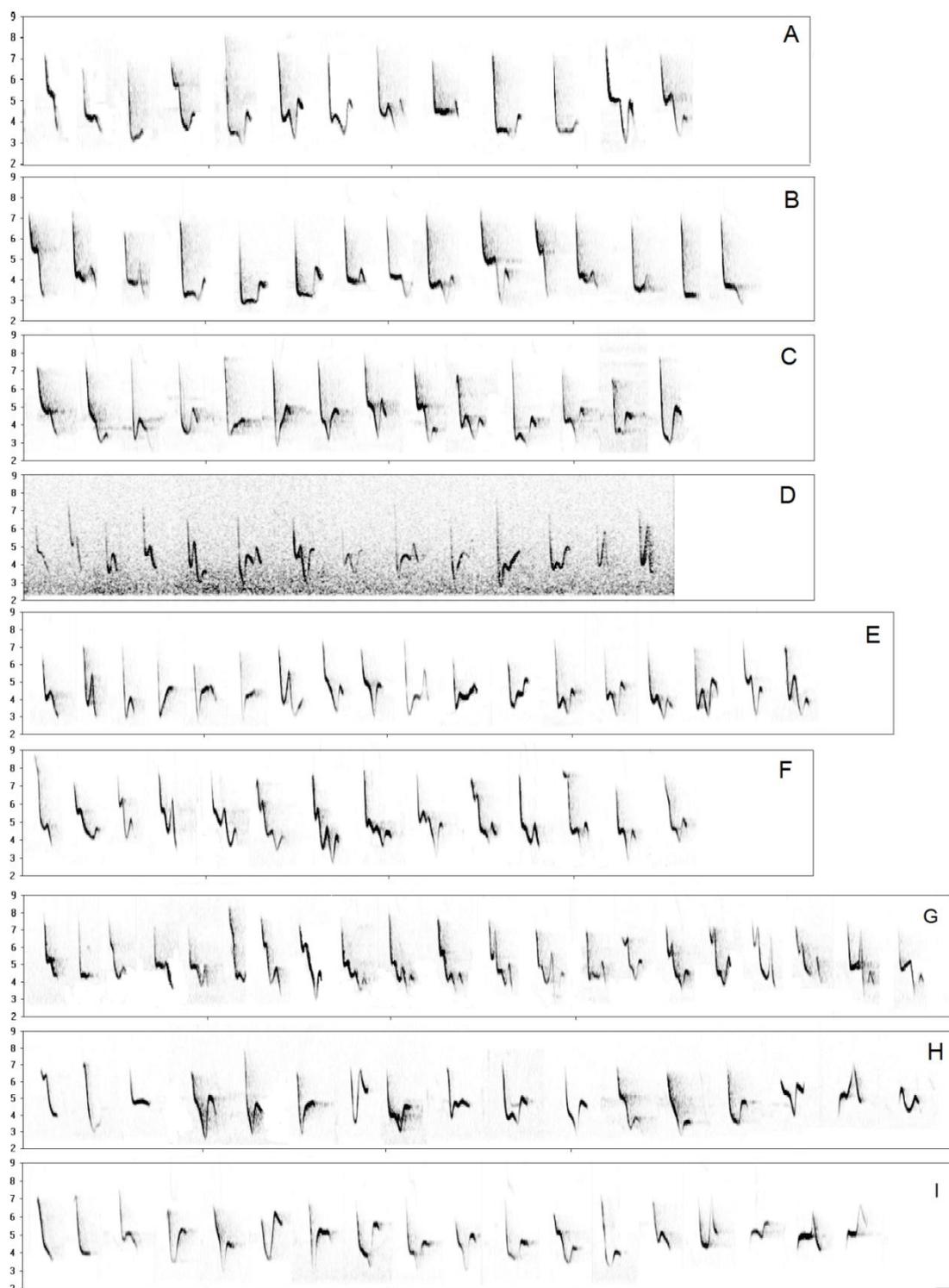


Рис. 36. Примеры сонограмм элементов песни (нот) всех исследованных таксонов из южной ветви распространения теньковок (формы *collybita* и *abietinus* добавлены для сравнения): А – *collybita*; Б – *abietinus*; С – *caucasicus*; D – *menzbieri* (Копетдаг); Е – *menzbieri* (Армения); F – *brevirostris* (западная и центральная Турция); G – два самца с необычной окраской оперения из южной

Турции; Н – *lorenzii* (Северный Кавказ); I - *lorenzii* (восточная Турция) (из Marova, Pina et al., 2021).

Основные результаты следующие: 1) среди всех «зелёных» теньковок песня *brevirostris* значительно выше по всем трем частотным параметрам (Рис. 6). Остальные подвиды не отличаются друг от друга по частотным параметрам песни. (2) «коричневые» *lorenzii* исполняют более высокочастотную песню, чем все «зеленые» формы теньковок, кроме *brevirostris*. Частотный диапазон песни у *lorenzii* значительно уже по сравнению со всеми другими подвидами. 3) песни всех кавказских теньковок - *caucasicus*, *menzbieri* и *lorenzii* содержат резко выраженные элементы с острой V-образной или V-образной первой модуляцией, тогда как в песнях *collybita* и *abietinus* преобладает плавная L-образная модуляция. 4) песня *brevirostris* чётко отличается по количеству частотных пиков в одном элементе. Многие элементы содержат три и даже четыре вершины. 5) песня *brevirostris* отличается положением первого (от начала элемента) минимума частоты. 6) элементы с восходящей модуляцией (на начальном участке) встречаются только в репертуаре «коричневых» *lorenzii* и полностью отсутствуют у всех «зеленых» форм. Следует, однако, отметить, что доля элементов с восходящей модуляцией у *lorenzii* довольно мала (в среднем 10,2%), а некоторые сонограммы вообще лишены таких элементов. Для сравнения, в песне *tristis* восходящих элементов - около 50%. (7) в отличие от всех «коричневых» теньковок (включая *lorenzii*), все «зелёные» теньковки имеют тенденцию повторять одни и те же ноты во время пения. Эта привычка особенно выражена у *brevirostris*, *caucasicus* и *menzbieri*, в песнях которых встречается до 10—12 повторений одной и той же ноты. Такое пение звучит намного монотоннее, чем обычное пение теньковки с упорядоченным чередованием нот: не как «чиф-чаф-чиф-чаф-чиф-чаф», а как «чиф-чиф-чиф-чиф-чиф-чиф-чиф».

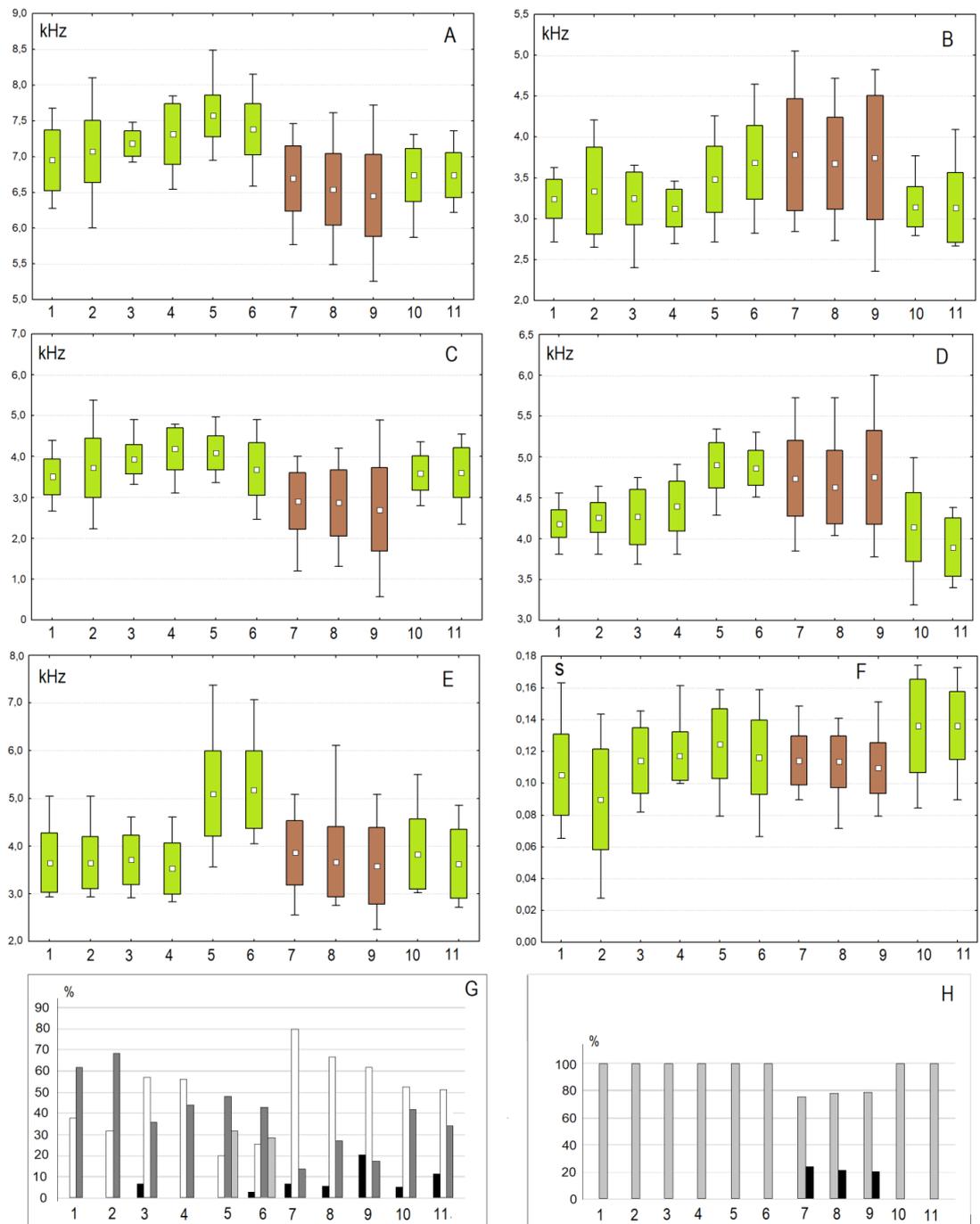


Рис. 37. Вариации характеристик элементов песни (нот): А - максимальная частота; В - минимальная частота; С- частотный диапазон; D - пиковая частота; Е - положение первой точки смены модуляции с нисходящей на восходящую; F - продолжительность; G - количество частотных пиков (пиков модуляции); H - соотношение элементов песни (нот) с восходящей и нисходящей частотной модуляцией. Цифрами по оси абсцисс обозначены таксоны и местонахождения: 1 – *menzbieri*, Копетдаг; 2 – *menzbieri*, Армения;

3 – Кавказ, Абхазия; 4 – Кавказ, Туапсе; 5 – *brevirostris*, западная и центральная Турция; 6 - неклассифицированные самцы, юг Турции; 7 – *lorenzii*, восточная Турция; 8 – *lorenzii*, Кавказский заповедник; 9 – *lorenzii*, Тебердинский заповедник; 10 – *collybita*, Германия; 11 - *abietinus*, Москва. На рисунках А–F для каждого образца показаны среднее значение, стандартное отклонение и пределы. Цвет коробочки идентифицирует «зеленых» и «коричневых» теньковок. На рисунках G и H соотношение различных элементов показано в процентах от общего количества элементов песни. На табличке G черные столбцы – 1; белые столбцы – 2; темно-серые столбцы – 3; светло-серые столбцы – 4 частотных пика на один элемент. На табличке H серые столбцы – элементы с нисходящей модуляцией; черные столбцы – с восходящей модуляцией (из Marova, Pina et al., 2021).

В среднем 48,5% (от 14,3% у *abietinus* до 96,7% у *brevirostris*) элементов песни были правильно классифицированы с помощью дискриминантного анализа (лямбда Уилкса = 0,14,  $F = 10,4$ ,  $p < 0,001$ ). Все переменные, кроме минимальной частоты, вносят существенный вклад в разделение выборок. Для визуализации результатов мы провели кластерный анализ матрицы межгрупповых расстояний Махаланобиса, полученной в ходе дискриминации (Рис. 38). Пеночки из западной, северной и южной Турции сгруппированы в один кластер, четко отделённый от всех остальных. Обе турецкие выборки надежно сгруппированы вместе, хотя различия между ними (расстояние Махаланобиса 0,49) больше, чем, например, между двумя кавказскими выборками *lorenzii* (0,21), между двумя выборками *causicus* (0,18) и между европейскими *collybita* и *abietinus* (0,13). Две выборки *causicus* и две выборки *menzbieri* сгруппированы в один кластер, однако все три образца с Кавказа, включая армянский *menzbieri*, образуют хорошо поддерживаемый отдельный кластер и, по-видимому, отделены от копетдагской *menzbieri*. Образец из восточной Турции связан с двумя кавказскими образцами *lorenzii* с хорошей поддержкой.

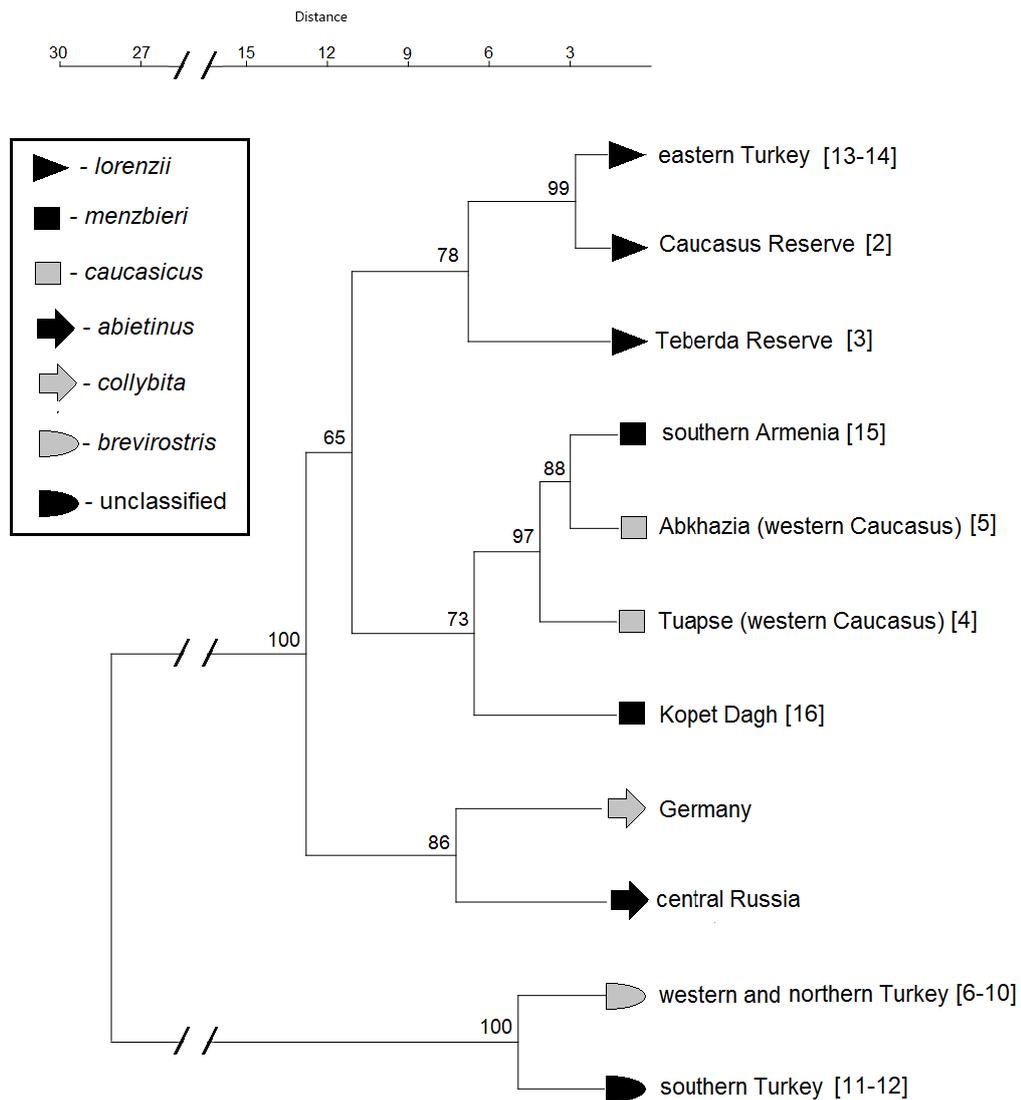


Рис. 38. Соотношение изученных географических выборок теньковки на основе анализа их популяционных песенных репертуаров. Числа в квадратных скобках соответствуют номерам точек расположения на Рис. 11. Числа показывают бутстреп-поддержку данного кластера (из Marova, Pina et al., 2021).

Элементы песен на фонограммах двух теньковок, записанных В.И.Грабовским в марте 2017 г. на севере Израиля (район Голанских высот), содержали от трех до четырех пиков частотной модуляции и, скорее всего, относятся к *breviostris* диалекту. К сожалению, эти записи очень короткие, поэтому не включены в анализ.

#### 4.3.4 «Коричневые» теньковки

По особенностям окраски, вокализации и области расселения теньковок делят на «зелёные» («европейские») и «коричневые» («азиатские») формы. Для «коричневых» форм характерно практически полное отсутствие жёлтых и зеленых тонов в окраске оперения, а песня «коричневых» форм имеет более широкий репертуар и включают элементы, начинающиеся с восходящей частоты, не встречающиеся в песне «зеленых» форм. Отметим, что вокализация «коричневых» теньковок изучена намного менее полно, чем вокализация «зеленых» форм (Helbig et al., 1996; Thielke, Linsenmair, 1963; Martens, 1981; Марова, 1993 и др.).

Образцы песен изученных форм теньковки и их количественные параметры приведены на рис. 39 и 40.

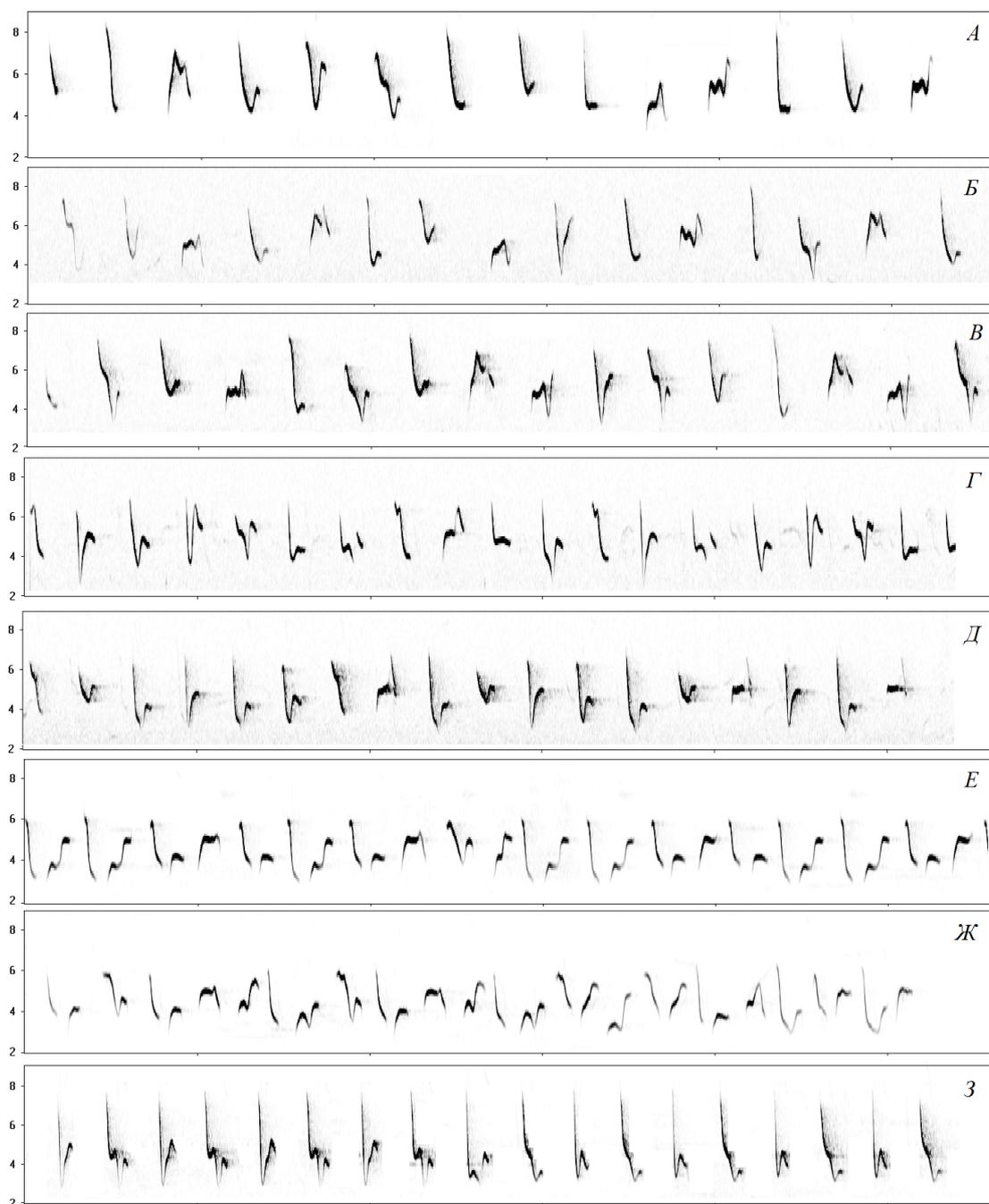


Рис. 39. Образцы песни теньковок: А, Б, В – *sindianus*; Г, Д – *lorenzii*; Е, Ж – *tristis*; З – *caucasicus* (на каждой сонограмме представлен фрагмент песни одного самца. По вертикальной оси – частота, кГц; по горизонтальной оси – время, с) (из П'ина et al., 2019).

Обращают на себя внимание весьма значительная степень дивергенции песни у всех "коричневых" теньковок. Прежде всего это касается частотных характеристик. Форму *sindianus* выделяет высокочастотная и широкополосная песня (Рис. 40). Верхняя и нижняя границы частотного диапазона достоверно

выше, чем у других "коричневых" теньковок (тест Крускала-Уоллиса,  $p < 0.01$ ), однако, по величине пиковой частоты достоверных отличий от *lorenzii* не найдено. Самой низкочастотной песней и самым узким диапазоном обладает *tristis*. Вместе с тем, по значению пиковой частоты она не отличается от *caucasicus*.

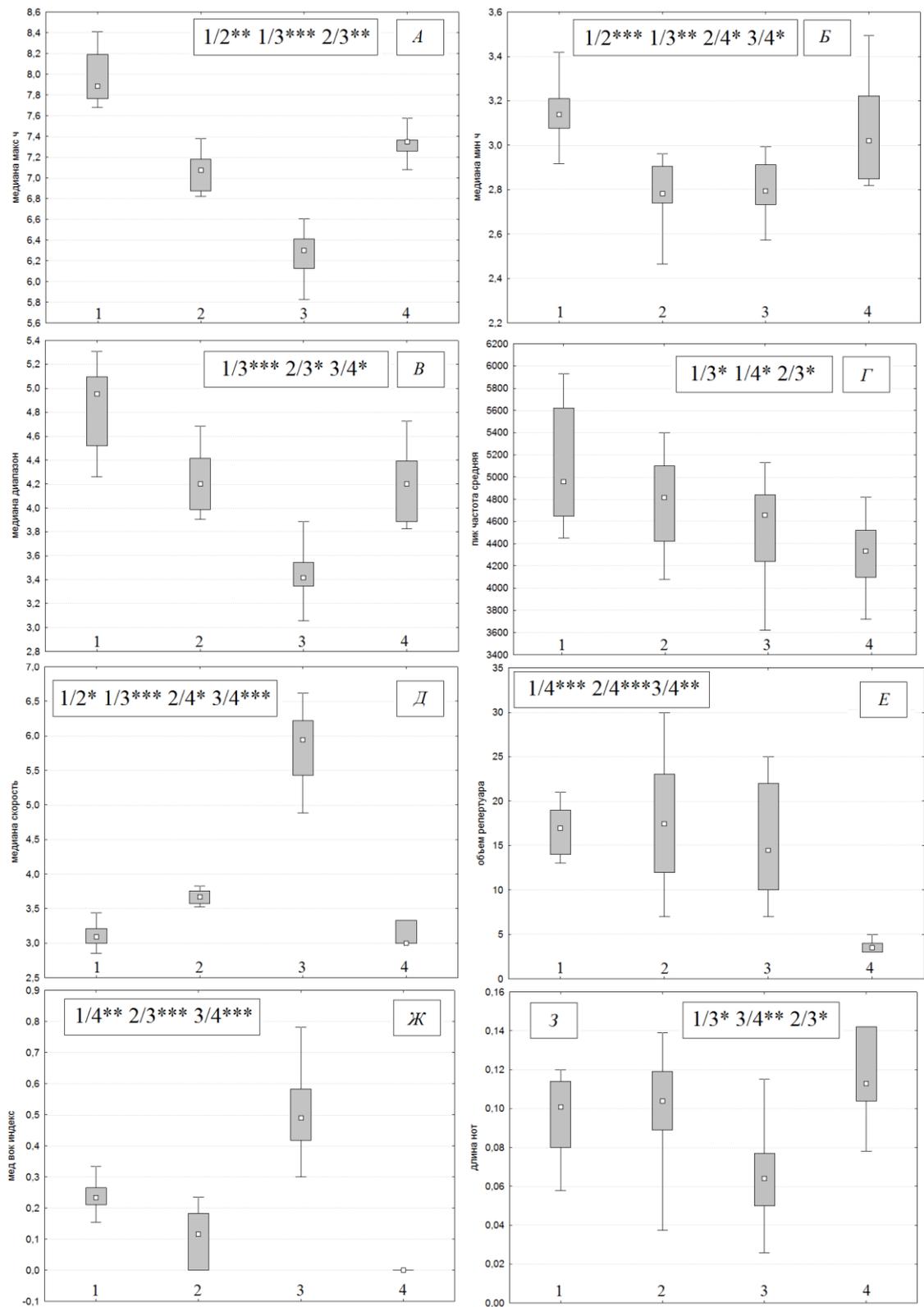


Рис. 40. Параметры песни теньковок: 1 – *sindianus*, 2 – *lorenzii*, 3 – *tristis*, 4 – *caucasicus*. А – максимальная частота, Б – минимальная частота, В – частотный диапазон, Г – пиковая частота, Д – скорость пения, Е – объем репертуара, Ж –

вокальный индекс,  $3$  – продолжительность отдельных нот. Достоверность парных различий: \* –  $p < 0.05$ ; \*\* –  $p < 0.01$ ; \*\*\* –  $p < 0.001$  (из П'ина et al., 2019).

По скорости исполнения песни (плотность "упаковки" нот) с большим отрывом лидирует *tristis* (до 6 - 7 нот/с), отчего ее пение резко отличается на слух от других форм теньковок и воспринимается как практически слитное. Отметим также значительный размах изменчивости по этому параметру именно у формы *tristis*, что заметно выделяет её среди прочих форм, в ряду которых относительно быстрой песней выделяется *lorenzii* (3 - 4 нот в секунду). Самцы *sindianus* и «зелёной» *caucasicus* чаще всего исполняют 3 ноты за 1 с. Такой ритм типичен также и для других "зеленых" теньковок (*collybita*, *abietinus*) (наши данные).

Ноты с восходящей модуляцией частоты на начальном отрезке в целом присущи всем "коричневым" теньковкам. Более того, репертуары всех трех форм, обитающих вдалеке друг от друга на Кавказе, на Памире и в Сибири, содержат по крайней мере один общий и притом достаточно своеобразный тип нот с восходящей модуляцией (Рис. 39). Максимальной величиной вокального индекса характеризуется пение *tristis*, которая по этому параметру достоверно отличается как от *lorenzii*, так и от *sindianus* (тест Крускала-Уоллиса;  $p < 0.05$ ). Минимальные значения вокального индекса среди "коричневых" форм присущи *lorenzii*, однако, отличия от *sindianus* не достигают порога статистической достоверности. Отметим, что некоторые самцы *lorenzii* вообще исполняют ноты с восходящей модуляцией очень редко (Рис. 39 Г). В песне *caucasicus* такие ноты всегда отсутствуют. Эта особенность типична для всех "зеленых" теньковок. Вокальный индекс в этом случае равен нулю (Рис. 40 Ж).

По объему репертуара разные формы "коричневых" теньковок между собой не различаются. Репертуар *caucasicus* (которая в ряде районов Кавказа симпатрична с *lorenzii* - Марова, 2002) намного беднее, и в этом отношении

она отчетливо сближается с прочими "зелеными" формами. Еще одна характерная особенность пения, свойственная всем "зеленым" теньковкам, о котором мы уже упоминали - это регулярное повторение одинаковых нот по ходу исполнения песни (до 5 - 6 нот подряд). В пении "коричневых" теньковок такие повторения отсутствуют, каждая следующая нота всегда отлична от предыдущего. В то же время для *tristis* типичны так называемые "мотивы" - многократные серийные повторения стереотипных последовательностей, состоящих из 3 - 5 нот.

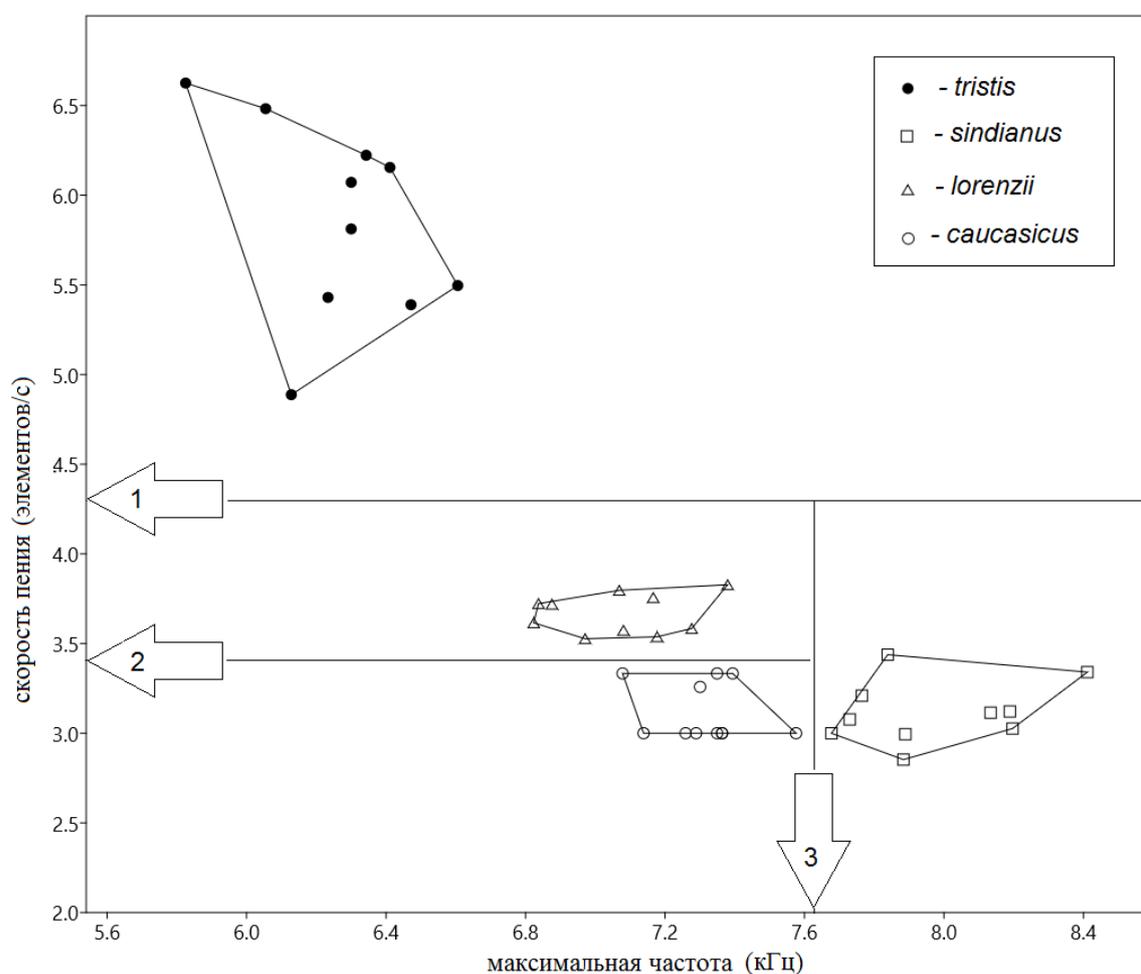


Рис. 41. Взаимное расположение самцов теньковки в пространстве двух координатных осей, соответствующих особенностям их песни. Стрелки показывают пороговое значение разделяющего параметра, вычисленное на основе алгоритма "дерева классификации" (из П'ина et al., 2019).

Таким образом, вокализация изученных форм различается по целому ряду фонетических и синтаксических параметров. Это подтверждают результаты разделения выборок с помощью построения дерева классификации, в схематической форме показанные на Рис. 41. На первом шаге разделяющим признаком служит скорость пения с пороговым значением 4.3 нот/с. По этому признаку отделяются все 10 самцов *tristis*. На следующем шаге на первое место выходит максимальная частота песни, отделяющая *sindianus* от *lorenzii* и *caucasicus*. Две последние формы полностью разделяются на третьем шаге - снова по значению скорости пения, но на этот раз с порогом 3.4 нот/с. Таким образом, полная "дискриминация" всех 4-х изученных нами форм может быть произведена всего по двум признакам песни: ее максимальной частоте и скорости исполнения (рис. 40).

#### **4.3.5 «Вставочные элементы» песни теньковки**

Вставочные элементы (ноты) – своеобразные тихие звуки, состоящие из одного-двух, реже трёх слогов, напоминающие кряхтение «кр-кр-кр...», которые теньковки могут издавать в промежутке между строфами песни.

Пеночки-теньковки не используют вставочные элементы во время каждого пения. Пение, содержащее вставочные элементы, и пение, лишенное их, могло быть зарегистрированы в один и тот же день во всех исследованных нами популяциях, за исключением *brevirostris*, обнаруженной в Северной Турции. Там мы зарегистрировали более 40 самцов от Босфора на восток до Армянского нагорья, но только один самец издал несколько очень тихих криков, тонкая структура которых не может быть восстановлена в надлежащих деталях. Все остальные подвиды теньковки регулярно издавали вставочные элементы, но их общее количество и число элементов в единицу времени сильно различались. В одном случае это могли быть только три-четыре звука, непосредственно предшествующие следующей строфе песни, а в другом случае вставочные элементы почти полностью заполняли промежутки между строфами (Рис. 42).

При интенсивном пении самцы *abietinus* исполняли «вставочные ноты» с интервалом  $0,42 \pm 0,13$  (0,23–0,86;  $n = 98$ ) с, самцы *tristis* – с интервалом  $0,49 \pm 0,13$  (0,29–0,92,  $n = 120$ ) с. По нашим данным, паузы между песенными элементами (нотами) в строфах *abietinus* составляли  $0,19 \pm 0,02$  (0,13–0,26;  $n = 113$ ) с, а у *tristis* —  $0,07 \pm 0,03$  (0,03–0,18;  $n = 162$ ). с. Таким образом, темп исполнения элементов в строфах песен различался почти в три раза. Напротив, частота вставочных элементов у этих двух таксонов была почти одинаковой (U-критерий Манна-Уитни,  $p = 0,11$ ). Аналогичные паузы между вставочными элементами обнаружены и у других таксонов: *caucasicus* –  $0,31 \pm 0,08$  с; *menzbieri* –  $0,36 \pm 0,11$  с; *lorenzii* –  $0,40 \pm 0,11$  с; *sindianus* –  $0,34 \pm 0,07$  с (дисперсионный анализ Крускала-Уоллиса,  $p = 0,08$ ).

Тест Мантеля не выявил статистически значимой корреляции между частотными параметрами вставочных элементов и элементов песни у всех исследованных таксонов (Табл. 11 и 12). Например, частотный диапазон элементов песни у *abietinus* был явно шире, чем у *tristis*, а диапазон вставочных элементов у *abietinus*, наоборот, значительно уже, чем у *tristis*. Частотный диапазон вставочных элементов у *caucasicus* и *lorenzii* был почти одинаковым, тогда как диапазон основной песни у последних был значительно уже.

Таблица 11. Частотно-временные характеристики основных нот песни разных таксонов теньковки (из Ivanitskii, Pina, Marova, 2020).

Подвид	Параметры основных элементов песни (нот)					
	Макс. частота, kHz	Мин. частота, kHz	Диапазон, kHz	Пиковая частота, kHz	Длина, сек	Длина пауз между нотами, сек
<i>collybita</i>	$6,84 \pm 0,37$	$3,14 \pm 0,24$	$3,59 \pm 0,42$	$3,88 \pm 0,82$	$0,141 \pm 0,03$	$0,208 \pm 0,021$
<i>abietinus</i>	$6,74 \pm 0,31$	$3,13 \pm 0,43$	$3,69 \pm 0,61$	$3,92 \pm 0,66$	$0,136 \pm 0,02$	$0,196 \pm 0,010$
<i>tristis</i>	$6,35 \pm 0,21$	$2,77 \pm 0,28$	$3,45 \pm 0,31$	$4,37 \pm 0,74$	$0,069 \pm 0,01$	$0,070 \pm 0,014$
<i>abietinus</i> x <i>tristis</i>	$6,63 \pm 0,28$	$2,99 \pm 0,39$	$3,68 \pm 0,52$	$4,33 \pm 0,51$	$0,115 \pm 0,02$	$0,088 \pm 0,017$

<i>caucasicus</i>	7,25 ± 0,17	3,18 ± 0,32	4,06 ± 0,55	4,46 ± 0,71	0,115 ± 0,02	0,232 ± 0,011
<i>menzbieri</i>	6,99 ± 0,29	2,40 ± 0,16	4,00 ± 0,39	4,21 ± 0,37	0,098 ± 0,03	0,203 ± 0,026
<i>lorenzii</i>	6,49 ± 0,33	3,71 ± 0,26	2,78 ± 0,58	4,73 ± 0,90	0,111 ± 0,04	0,183 ± 0,022
<i>sindianus</i>	7,97 ± 0,41	3,14 ± 0,31	4,83 ± 0,66	5,13 ± 0,79	0,094 ± 0,02	0,237 ± 0,025

Таблица 12. Частотно-временные характеристики «вставочных элементов» песни у разных таксонов теньковки (из Ivanitskii, Pina, Marova, 2020).

Подвид	Параметры «вставочных элементов»						
	Макс. частота, kHz	Мин. частота, kHz	Диапазон, kHz	Пиковая частота, kHz	Длина песни, сек	Длина нот, сек	Длина пауз между нотами, сек
<i>collybita</i>	4,59 ± 0,05	2,62 ± 0,16	1,99 ± 0,14	3,95 ± 0,52	0,07 ± 0,02	0,024 ± 0,002	0,029 ± 0,005
<i>abietinus</i>	4,58 ± 0,09	2,38 ± 0,06	2,20 ± 0,08	3,87 ± 0,21	0,08 ± 0,01	0,022 ± 0,001	0,028 ± 0,001
<i>tristis</i>	6,54 ± 0,40	2,45 ± 0,18	4,09 ± 0,11	3,89 ± 0,69	0,14 ± 0,02	0,051 ± 0,004	0,035 ± 0,005
<i>abietinus x tristis</i>	6,37 ± 0,59	2,50 ± 0,16	3,86 ± 0,12	3,72 ± 0,52	0,11 ± 0,01	0,038 ± 0,006	0,033 ± 0,005
<i>caucasicus</i>	6,89 ± 0,48	2,69 ± 0,11	4,20 ± 0,15	4,87 ± 0,55	0,09 ± 0,01	0,026 ± 0,004	0,038 ± 0,005
<i>menzbieri</i>	7,41 ± 0,52	2,59 ± 0,16	4,81 ± 0,17	3,18 ± 0,44	0,09 ± 0,02	0,022 ± 0,002	0,047 ± 0,010
<i>lorenzii</i>	7,109 ± 0,34	2,96 ± 0,17	4,14 ± 0,14	5,04 ± 0,24	0,10 ± 0,01	0,026 ± 0,003	0,049 ± 0,006
<i>sindianus</i>	7,793 ± 0,56	3,10 ± 0,19	4,69 ± 0,18	4,45 ± 0,43	0,12 ± 0,01	0,034 ± 0,005	0,053 ± 0,008

Примеры сонограмм вставочных элементов различных таксонов теньковки представлены на рисунках 42 и 43.

Фонетически вставочные элементы заметно отличаются от элементов (нот) основной песни. Последние состоят исключительно из тоновых звуков у всех таксонов теньковки; дополнительные частотные составляющие (обертоны, гармоники и т.п.) отсутствуют. Напротив, вставочные элементы всегда содержат несколько частотных составляющих, часто резко различающихся контуром частотной модуляции (повышение или понижение частоты) из-за явления двухголосия, при котором гармонически несвязанные звуки воспроизводятся одновременно двумя сторонами сиринкса. Это явление особенно ярко выражено у *tristis* (Рис. 42), но в той или иной степени присутствует у всех таксонов, реже всего у *collybita* и *abietinus*.

Типичный вставочный элемент состоит из двух коротких звуков, разделенных одинаково короткой паузой. Такая двух-звуковая структура строго преобладает у *collybita* и *abietinus*, однако теньковки других таксонов часто издают односложные вставочные элементы. Последние регулярно встречаются у *tristis*, но особенно характерны для *caucasicus*, *lorenzii* и *sindianus* (Рис. 42 и 43). Вставочные элементы, состоящие из трех звуков, лишь изредка издаются всеми теньковками, и значительное их количество обнаружено только в гибридной популяции *abietinus* и *tristis* на Южном Урале. Обычно вставочные элементы исполняются намного тише, чем строфы основной песни (Рис. 42-43).

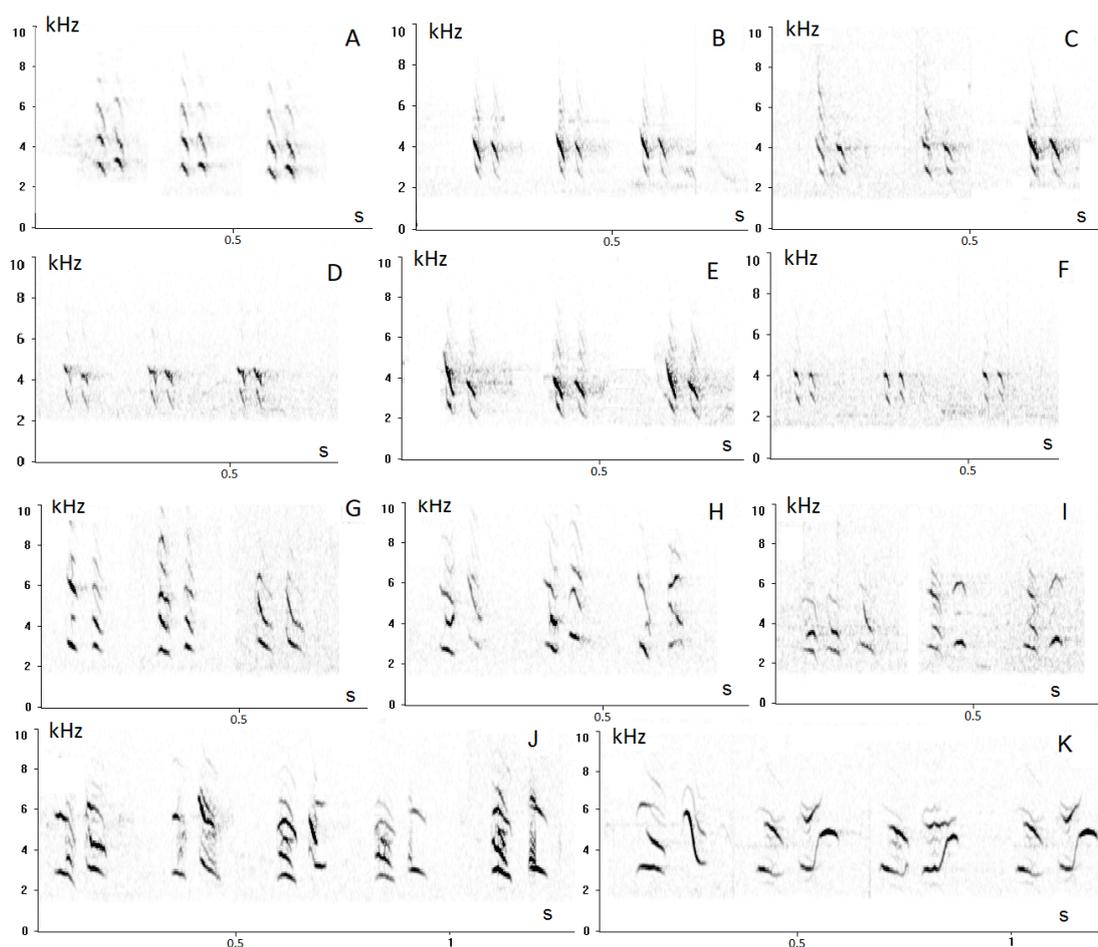


Рис. 42. Примеры сонограмм «вставочных элементов» различных популяций теньковки: (A) – *collybita* (юг Германии); (B) – зона контакта *collybita* x *abietinus* (западная Украина); (C) – *abietinus* (Костромская область); (D) – *abietinus* (Московская область); (E) – *abietinus* (Курская область); (F) – *abietinus* (долина р. Дон на севере Ростовской области); (G) – зона контакта *abietinus* x *tristis* в Архангельской области; (H) – зона контакта *abietinus* x *tristis* в Южный Урал (2008 г.); (I) – зона контакта *abietinus* x *tristis* на Южном Урале (2015 г.); (J) – *tristis* (Саянская горы); (K) – *tristis* (Северо-Восточная Якутия) (из Ivanitskii, Pina, Marova, 2020).

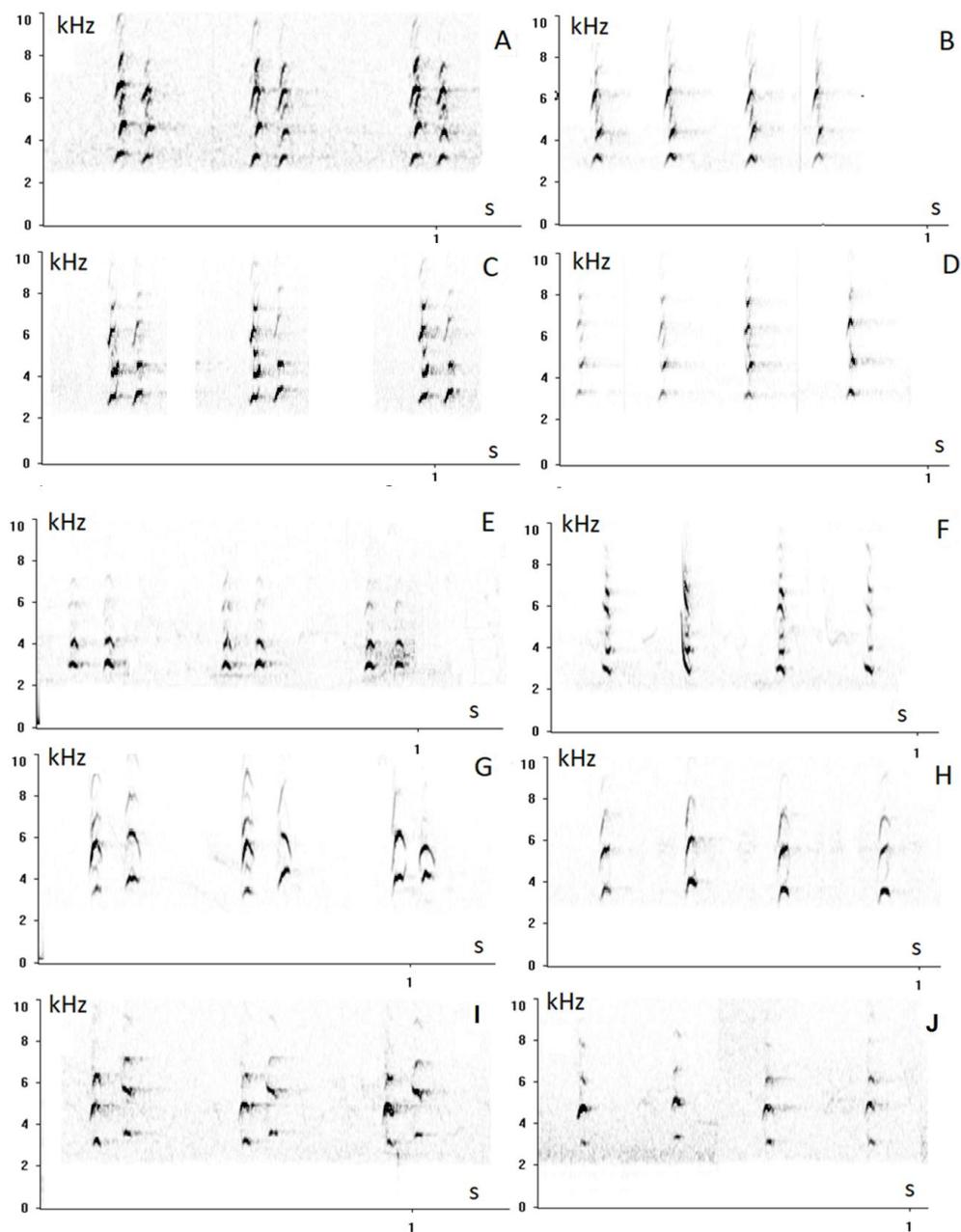


Рис. 43. Примеры сонограмм «вставочных элементов» различных популяций теньковки: (А, В) – *caucasicus* (Предкавказье, центральная часть Краснодарского края); (С, D) – *caucasicus* (Северный Кавказ); (Е, F) – *menzbieri* (южная Армения); (G, H) – *sindianus* (Таджикистан); (I, J) – *lorenzii* (Северный Кавказ). Левый столбец иллюстрирует двухсложные «вставочные элементы»; правый столбец – односложные (из Ivanitskii, Ilina, Marova, 2020).

Структура вставочных элементов относительно однородна у всех самцов, принадлежащих к одному таксону, но разнообразие этих звуков между таксонами относительно высокое. Различия между разными популяциями

одних и тех же таксонов гораздо меньше, чем между разными таксонами. По нашим данным (Ivanitskii, Pina, Marova, 2020) вставочные элементы особенно однородны у «зеленых» *collybita* и *abietinus*. Они очень сходны по всему совокупному ареалу этих близкородственных таксонов от юга Германии до Южного Урала (около 3300 км) и от Костромской области южнее, по крайней мере, до реки Дон (около 1000 км) (Рис. 42). Как правило, это короткие сигналы длительностью 70–80 мс, включающие два одинаковых импульса (примерно по 20–25 мс каждый) с четко выраженной нисходящей частотной модуляцией. Основная энергия сигнала сосредоточена в диапазоне 2,2–4,5 кГц.

Вставочные элементы «коричневой» *tristis* также часто состоят из двух парных импульсов, которые, однако, заметно отличаются по структуре, занимают более широкий диапазон (2,5–6,5 кГц) и всегда наряду с гармониками содержат частотные составляющие, не совпадающие с контур модуляции (Рис. 42). В отличие от весьма стереотипных криков *abietinus* вставочные элементы *tristis* гораздо более вариабельны, и, в частности, вставочные элементы теньковки из Северо-Восточной Якутии очень разнообразны по контурам частотной модуляции (Рис. 42).

Вставочные элементы в аллопатрических популяциях *abietinus* и *tristis* четко отличаются по всем измеренным параметрам. Напротив, в местах контакта и гибридизации этих таксонов на Южном Урале и в Архангельской области обычны промежуточные варианты вставочных элементов (Рис. 42, Табл. 11). Точки, соответствующие величине первой главной компоненты южноуральского и архангельского вставочных элементов, как правило, локализованы между точками *abietinus* и *tristis*, которые, в свою очередь, полностью разделены (Рис. 44).

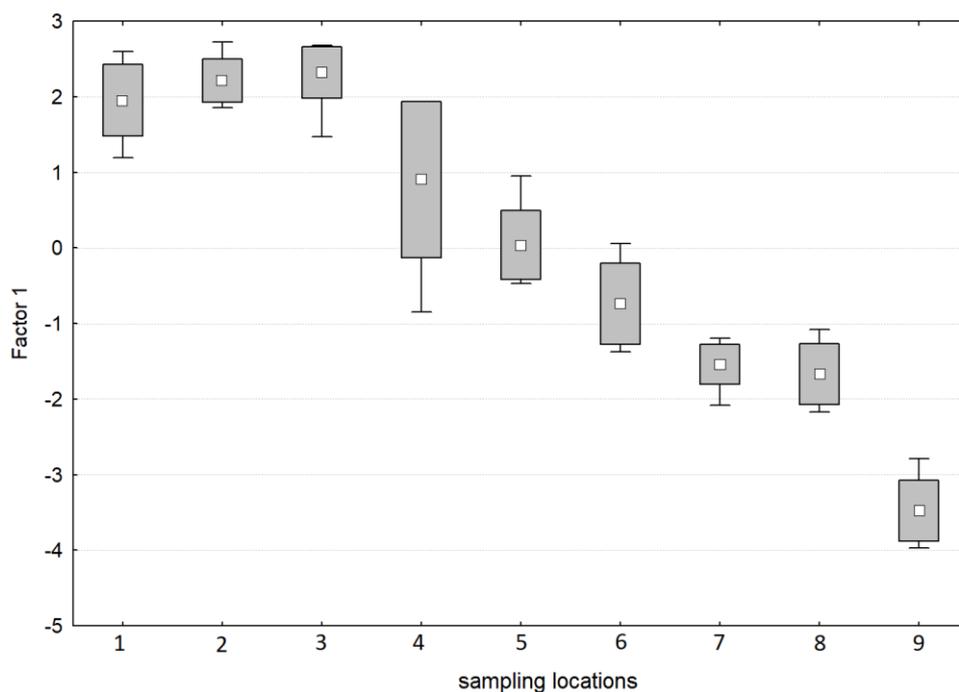


Рис. 44. Значения первой главной компоненты (с покрытием дисперсии 55%), полученное при измерении параметров «вставочных элементов» популяций теньковки, населяющих северные части ареала (среднее значение, стандартное отклонение, максимальное и минимальное значения представлены для каждого образца). 1 – *collybita* (юг Германии); 2 – *abietinus* (Костромская область); 3 – *abietinus* (Курская область); 4 – Южный Урал, 2008 г.; 5 – Южный Урал, 2015 г.; 6 – Архангельская область; 7 – *tristis* (центральная часть долины Енисея); 8 – *tristis* (Саянские горы); 9 – *tristis* (Северо-Восточная Якутия) (из Ivanitskii, Пина, Marova, 2020).

Подвиды *abietinus* и *caucasicus* принадлежат к группе «зелёных» теньковок. Они лишь едва различимы по внешним признакам (Лоскот, 1991; наши данные). Их песни также очень похожи и с трудом поддаются достоверному распознаванию на слух или даже по сонограмме (хотя количественные различия между ними вполне четкие; табл. 10). Однако их вставочные элементы явно отличаются как по частотному диапазону (шире у *caucasicus*), так и по частоте. В контуре частотной модуляции (всегда нисходящий у *abietinus*, восходящий или  $\Lambda$ -образный у *caucasicus* (Рис. 42-43).

Другое отличие состоит в том, что *causicus* склонны исполнять вставочные элементы в виде одиночных, а не двойных импульсов.

На Кавказе и в Закавказье «зеленая» *causicus* почти повсеместно соседствует с «коричневой» *lorenzii*. В целом их местообитания отличаются по высоте, однако их можно было найти размножающимися бок о бок в ряде областей. Предполагается гибридизация между ними в связи с находками смешанных пар и экземпляров со смешанной окраской оперения (Жордания, 1962; Моламусов, 1967; Марова, 2002). Песня *lorenzii* имеет более высокую частоту и более узкий частотный диапазон (Табл. 10), содержит элементы с восходящей модуляцией. Однако в песне этих двух таксонов есть и сходные элементы (Martens, 1982; П'ина et al., 2019). Временные и частотные характеристики вставочных элементов этих таксонов не различаются, что контрастирует с явными различиями сходных характеристик песенных строф. Тем не менее четкое различие вставочных элементов проявляется во взаимном расположении максимумов самых низких частот (измеряется положением их верхних границ) первого и второго звуков. У *causicus* оба максимума всегда располагаются примерно на одной частоте (разница всего  $122 \pm 73$  Гц). У *lorenzii* второй звук в паре всегда заметно сдвинут вверх относительно первого на  $495 \pm 146$  (276–847) Гц. Это различие является статистически значимым (критерий Манна-Уитни U;  $p < 0,001$ ) и хорошо видно на сонограмме (Рис. 42–43). У *sindianus*, тесно связанного с *lorenzii*, этот сдвиг еще больше и составляет  $711 \pm 122$  (397–1000) Гц. Разница между *sindianus* и *lorenzii* также статистически значима (U-критерий Манна-Уитни;  $p < 0,001$ ).

Таким образом, различия между таксонами теньковки в их вставочных элементах, а также в их основной песенной структуре включают широкий спектр временных и частотных параметров. На рис. 45 показаны взаимоотношения между разными таксонами теньковки по акустическим характеристикам их вставочных элементов и основным песням (показаны в Табл. 10 и 11). В обоих анализах сигналы *collybita* и *abietinus*, а также *tristis* и

*tristis* x *abietinus* (последние регистрируются в гибридных зонах) оказались наиболее сходными при хорошей бутстреп-поддержке. Вставочные элементы *caucasicus* и *lorenzii* также оказались сходными по набору признаков, использованных в этом анализе. Напротив, их песни не обнаруживают этого сходства прежде всего из-за явных различий в частотных диапазонах и частотной модуляции составляющих нот (Martens, 1982; П'ина et al., 2019).

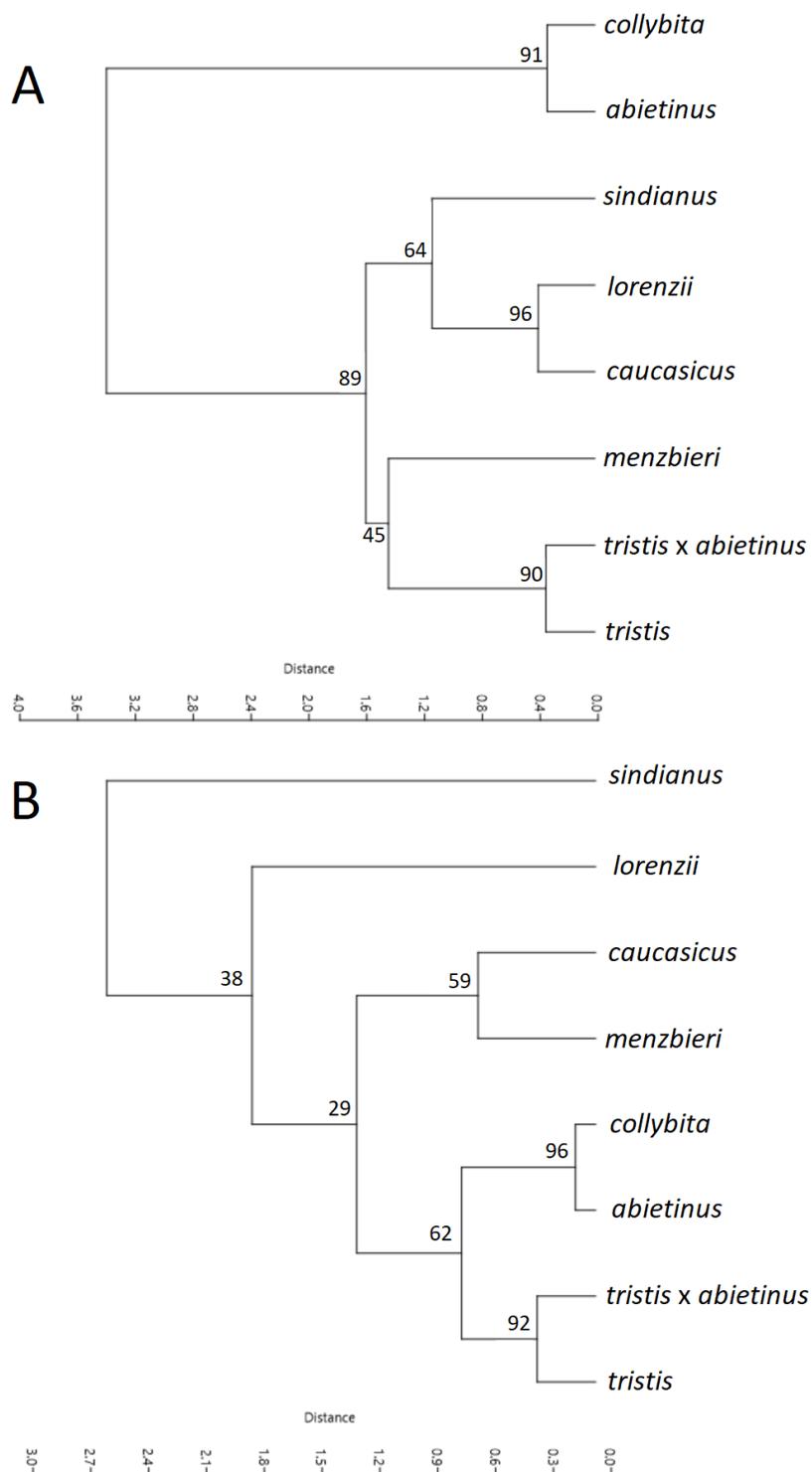


Рис. 45. Сходство между «вставочными элементами» (А) и нотами основной песни (В) различных таксонов теньковки. Число в каждом узле показывает значение поддержки начальной загрузки (из Ivanitskii, Pina, Marova, 2020).

#### 4.3.6 Зона контакта в Предкавказье

Как мы уже упоминали (стр. 69), в Предкавказье в настоящее время формируется новая зона контакта и вероятной гибридизации подвидов теньковки *caucasicus* - *abietinus* за счёт встречного распространения этих двух форм по лесополосам и островным лесам (Ivanitskii et al., в печати). Всего проанализированы записи 132 самцов из восьми популяций, которые соответствует переходу от чистой *abietinus* (на севере) к чистой *caucasicus* (на юге) (Рис. 15).

Всего в наших записях идентифицировано 74 типа нот. Ноты с характерной V-образной частотной модуляцией типичны для песни *caucasicus* и отсутствуют в песне *abietinus* (Рис. 46 D). Специфических нот у *abietinus* обнаружено не было: самцы *caucasicus* также предъявляли все ноты, исполняемые самцами последнего. Дифференциация нот между изучаемыми популяциями была довольно слабой (Рис. 46 A). Один кластер объединяет три популяции: типичный *caucasicus* из Краснодара и две популяции из потенциальной переходной зоны между *caucasicus* и *abietinus*: из Западной Калмыкии (Городовиковск) и из Новопокровской. К этому же кластеру примыкает популяция из Шахт, расположенных в 200 км к северу от Новопокровской, но с гораздо меньшей бутстреп поддержкой. Второй кластер объединяет две популяции чистых *abietinus* (богучарскую и курскую) и популяцию из Миллерово, локализованную в 130 км к северу от Шахт. Наконец, популяция Осетии занимает обособленное положение по отношению ко всем остальным. Данные о «вставочных элементах» в песне показывают несколько иную картину. Парадоксально, но характерные для Кавказа «вставочные элементы» встречаются в песне теньковок, несущих гаплотип *abietinus* и не имеющих в песне характерных для Кавказа нот (Шахты и Миллерово) (Рис. 46 C).

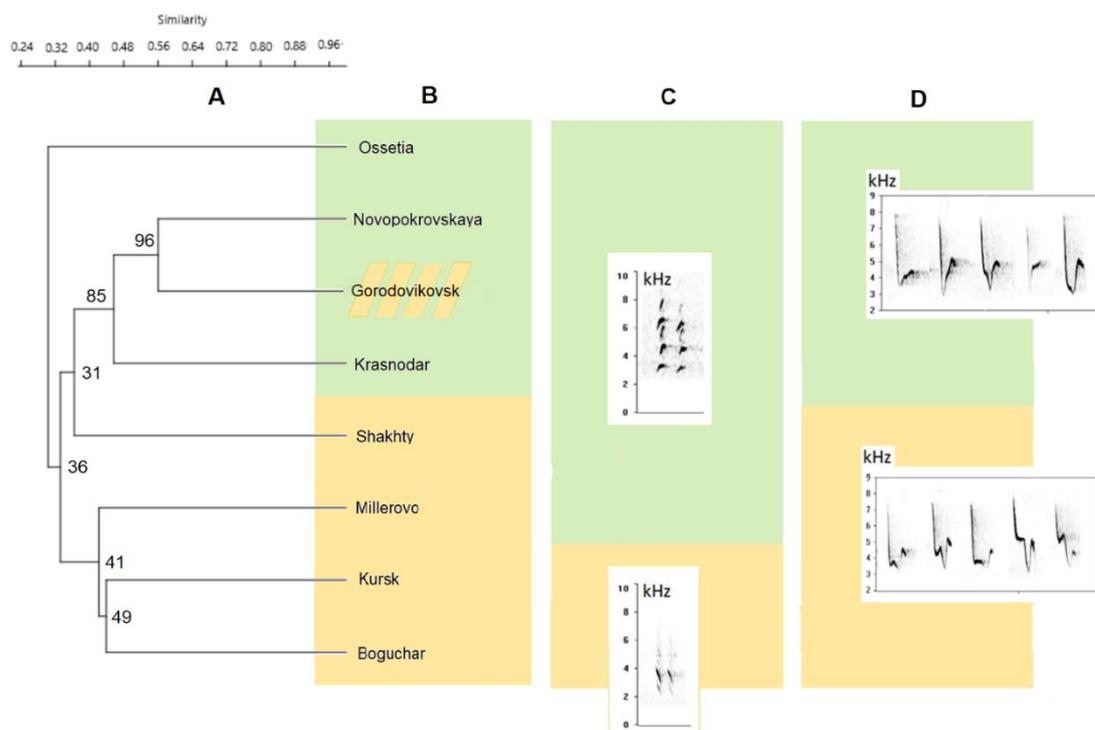


Рис. 46. Распределение признаков песни (A), гаплотипов (B), «вставочных элементов» (C) и наиболее характерных нот песни (D) в изученных популяциях. Зеленый цвет – *caucasicus*; желтый цвет – *abietinus*. Число в основании узла показывает поддержку начальной загрузки для кластера (из Ivanitskii et al., в печати).

Исследуемые подвиды достоверно различаются по всем анализируемым частотно-временным параметрам их песни. Песня теньковки из Предкавказья занимает промежуточное положение между песнями *abietinus* и *caucasicus* также по всем параметрам (Рис. 47).

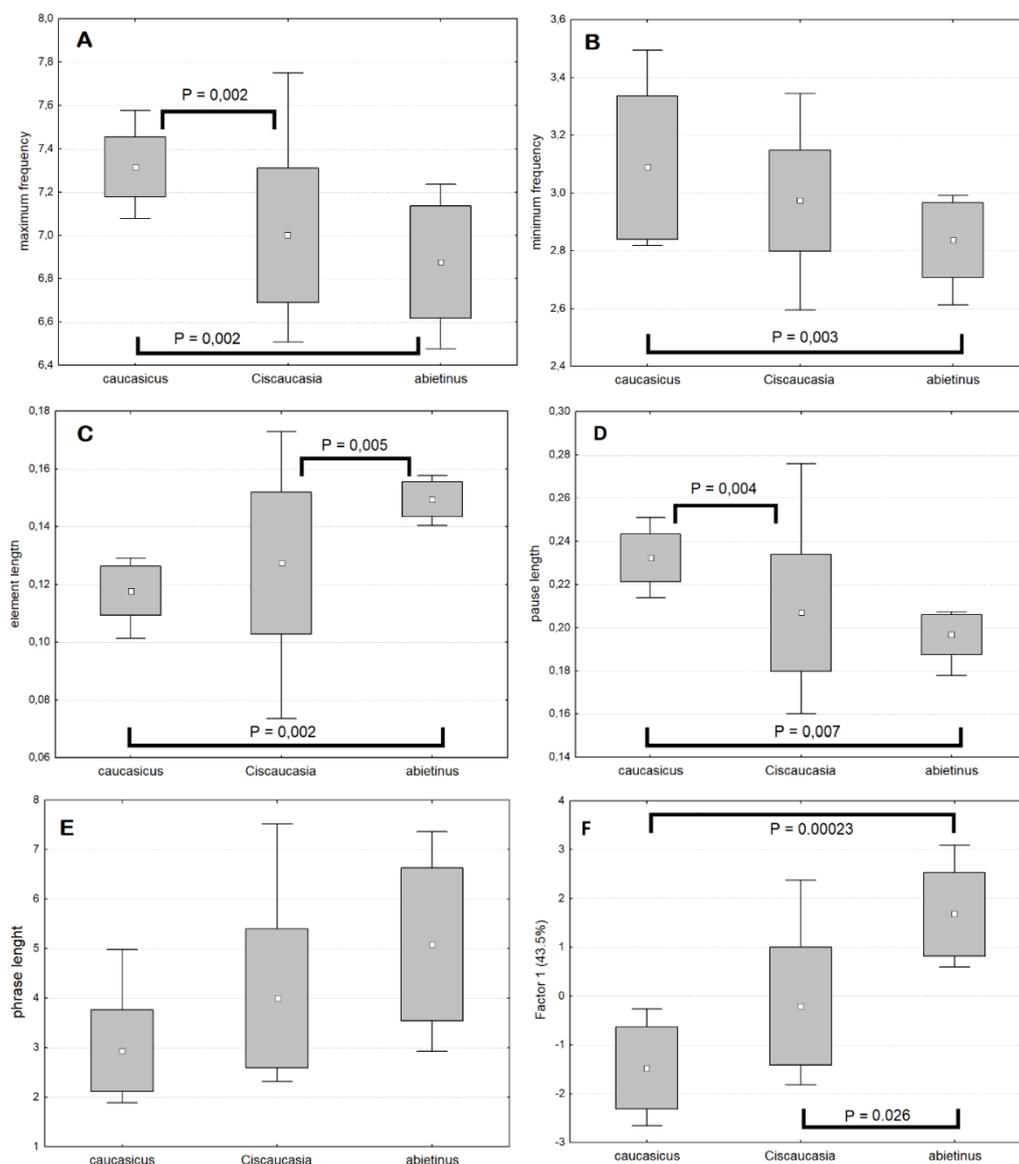


Рис. 47. Вариации параметров песни в аллопатричных популяциях *caucasicus* (Краснодар и Осетия), *abietinus* (Богучар и Курск) и в Предкавказье. А – максимальная частота (кГц), В – минимальная частота (кГц), С – длина ноты (с), D – длина межнотной паузы (с), E – длина песни (с), F – значения первой главной компоненты. Показаны достоверные различия индивидуальных характеристик (критерий Краскела-Уоллиса; двустороннее множественное сравнение). Показаны средние значения, стандартные отклонения и пределы (из Ivanitskii et al., в печати).

## 5. ОБСУЖДЕНИЕ

### 5.1 Морфология, биоакустика и филогеография веснички

Самым крупным среди подвидов веснички является самый восточный *yakutensis*, а самым мелким - западноевропейский *trochilus* (Bensch 1999, 2006b, Sokolovskis 2019). Подвиды, населяющие Скандинавию, Кольский полуостров и европейскую часть России (*acredula* и *eversmanni*), не отличаются друг от друга ни по одному из 6 параметров и занимают промежуточное положение по размерам между западным и восточным подвидами. Статистически достоверно подвиды: *trochilus*, *acredula*, *yakutensis* отличаются по размерам крыла и хвоста, наши результаты подтверждают правило, согласно которому длина крыла и хвоста зависит от длины миграционного пути (Seebohm, 1901). Такие параметры как длина клюва и цевки не отличались у данных таксонов. Таким образом, различия в размерах у подвидов веснички вызваны различным миграционным поведением.

По окраске оперения подвиды веснички разделяются на две группы: с тёмной окраской на боках нижней стороны тела и наличием размытых тёмных продольных пестрин на груди - *acredula* и *yakutensis* и практически не имеющие темной окраски на нижней стороне тела - *trochilus* и *eversmanni*. Данные структурные элементы окраски, связанные с распространением меланинового фона, и имеют, как полагают, анцестральный характер (Коблик, Мосалов, 2006).

Вокальное поведение веснички - как частотно-временные характеристики, так и структура песни, были подробно изучены только в европейской части ареала (Gill, Slater, 2000, Goretskaia, 2007), но комплексный анализ песенных параметров всех подвидов до сих пор не проводился. Изменчивость вокализации у подвидов веснички носит мозаичный характер. Подвид *trochilus* имеет наименьшее общее количество нот в песне и самый медленный темп песни при среднем уровне продолжительности песни. Индекс разнообразия (отношение различных элементов к общему количеству

элементов в песне) песни *trochilus* имеет самый высокий уровень среди подвидов, вероятно, из-за малого количества общих нот в песнях. В целом, мы можем охарактеризовать песню *trochilus* как относительно медленную с высоким уровнем разнообразия нот. Песня *acredula* и *eversmanni* не отличались, обе имеют наибольшую продолжительность песни и наибольшее количество элементов в песне, но занимают промежуточное положение по уровню нотного разнообразия между восточного и западного подвидов. Подвид *yakutensis* отличается от других подвидов самым низким уровнем максимальной частоты нот, что является единственным частотным отличием среди подвидов. Также песня *yakutensis* имеет самую короткую продолжительность песни и самый маленький репертуар нот. Наш биоакустический анализ подтверждает гипотезу о том, что частотные параметры песни более консервативны, чем временные и структурные (Mahler and Gil, 2009). Мы наблюдали некоторую тенденцию к увеличению общего количества нот в песне и уменьшению уровня разнообразия нот песни с запада на восток. Данная тенденция подтверждает результат обширного изучения песни веснички (Tietze et al., 2015), согласно которому широтное (и долготное) расширение ареалов размножения коррелирует с большинством характеристик песни, особенно с продолжительностью песни (длиннее к полюсу и западу) и сложностью (более низкая к полюсу). Особенности экологической ниши подвида или история расселения могут объяснить эти корреляции (Tietze et al., 2015).

Вокализация певчих птиц имеет огромное значение в формировании изолирующих механизмов в сезон размножения и влияет на половой отбор и структуру популяции, так как играют важную роль в защите своей территории и выборе партнера (Catchpole, Slater 2008, Price 2008). Весничка относится к семейству Пеночковые отряда Воробьинообразные Старого Света с ограниченной морфологической дифференциацией, поэтому акустическое поведение становится ещё более важным для разделения видов и подвидов (Martens 2010, Tietze et al 2015). Хотя стоит отметить, что акустические

дивергенции не всегда подтверждаются молекулярно-генетическими маркерами, возможно из-за разной скорости накопления мутаций в митохондриальном и ядерном геномах (Bensch, 2006b, Zink, Barrowclough 2008).

Результаты нашего анализа генетического разнообразия и дифференциации с использованием митохондриального секвенирования (цитохром *b*) и ядерных микросателлитных локусов подтвердили отсутствие филогеографической структуры и генетической дифференциации среди подвидов веснички *acredula*, *eversmanni* и *yakutensis* (Sokolovskis, 2019, Bensch, 2009). Низкое нуклеотидное разнообразие и разнообразие гаплотипов, а также неструктурированное дерево гаплотипов обычно указывают на высокий уровень потока генов между популяциями и свидетельствуют о недавнем быстром и взрывном демографическом росте численности внутри этого вида (Avice, 2000). Мы обнаружили несколько наиболее распространенных гаплотипов, которые широко представлены во всех исследуемых географических локациях, независимо от распределения подвидов, этот факт обычно интерпретируется как признак недавнего расширения ареала из единственной исходной популяции (Zink et al., 2008). Отсутствие географических барьеров для распространения форм и, следовательно, потока генов, не способствует дивергенции видов и подвидов (Avice, 2000). Миграционное поведение на большие расстояния также тесно связано с историей расселения и дивергенцией популяции (Bell, 2000), обнаруживается тенденция, что поток генов среди дальних мигрантов выше, чем у оседлых форм (Parau and Wink 2021). Под влиянием этих факторов генетическая дифференциация между северным и восточным подвидами, по-видимому, еще не сформировалась, но уже существует слабая дифференциация по нескольким локусам между номинативным *trochilus* и другими подвидами, о чём сообщалось в предыдущих исследованиях (Bensch 2006b, 2009, Sokolovskis et al., 2019). Эта закономерность, по-видимому,

характерна для северных широко распространенных и мигрирующих видов, недавно и быстро заселивших дегляцированные районы (Zink et al., 2008).

Формирование современной подвидовой структуры веснички происходило в Палеарктике в плейстоценовый период, включавший не менее четырех ледниковых периодов с несколькими межледниковыми циклами. Климатические колебания в Палеарктике были неодинаковыми, Европа была покрыта льдом, но большая часть азиатской части Палеарктики не была покрыта льдом в ледниковые периоды (Price, 2010, Beheregaray 2008). Этот факт позволяет ожидать филогеографических различий между восточными и западными районами Палеарктики.

Во время плейстоценовых оледенений многие виды были изолированы в нескольких горных рефугиумах в Европе и Азии, с последующей реколонизацией в межстадиальные периоды (Hewitt, 2000, 2004). Различия в генотипах и фенотипических признаках у *trochilus* и *acredula* позволили описать узкую и четко очерченную зону контакта в центральной Скандинавии и гораздо более широкий диффузный клин, где подвиды плавно переходят друг в друга, к востоку от Балтийского моря (Bensch et al. 2009). Наших данных недостаточно, чтобы описать четкие границы распространения подвидов *acredula* и *yakutensis*, мы предполагаем, что подвиды в зонах контакта также диффузно переходят один в другой, формируя широкие зоны интерградации, как на восточном побережье Балтийского моря, что еще раз подтверждает гипотезу недавней и быстрой экспансии веснички на север и восток.

Существует несколько гипотез истории формирования и расселения веснички. Бенч и коллеги (Bensch et al., 2006b) предполагают, что подвиды веснички распространились из одного ледникового рефугиума, современные фенотипы *trochilus* и *acredula* сформировались постепенно при колонизации Скандинавии с двух сторон. Мы же предполагаем, что изоляция веснички в ледниковый период происходила в разных самостоятельных рефугиумах юго-западной Палеарктики: в Иберийском, Итальянском или Балканском рефугиумах. Экспансия западного подвида *trochilus* могла происходить из

западных иберийских рефугиумов, а северных *acredula* из более восточных рефугиумов, таких как Балканы. Это предположение может объяснить различия в миграционном поведении подвидов. Поскольку европейские популяции веснички, по-видимому пережили несколько циклов оледенения, изоляция различных популяций от соседних рефугиумов была неполной, что привело к существованию крупных суперрефугиальных популяций (Drovetskii et al., 2018). Весничка обладает высоким уровнем экологической пластичности и размножается в различных редколесных местообитаниях от умеренной зоны до кустарников в арктических тундрах. Г.Н. Симкин предположил, что широта экологической ниши позволяла быстро следовать за отступающим ледником и осуществлять экспансию на север и северо-восток Палеарктики (Симкин, 1990). Данные выводы подтверждают гипотезу о том, что виды с высокой экологической пластичностью и дальние мигранты имеют более низкий уровень генетической дифференциации популяций и скорость видообразования, чем узкоспециализированные и оседлые виды (Hung, 2017, Wink, 2021).

Основываясь на специфике окраски современных форм можно предположить и другую гипотезу истории расселения веснички: изоляция предковых форм в ледниковый период происходила в двух самостоятельных рефугиумах: на юге Европы и, на удалении – в области центральных районов Азии, наиболее вероятно - в области Алтае-Саянской горной системы. Экспансия из пределов европейского рефугиума дала начало группе форм (*trochilus* – *eversmanni*), постепенно распространявшейся на восток по различным типам лесов. Восточная группа, представленная предковой формой, давшей начало современным *acredula* и *yakutensis*, сформировалась высокогорьях Алтае-Саянской горной системы, вероятно в ландшафтах близких к верхней границе лесного пояса – кустарниковых высокогорных тундрах и редколесьях. По мере отступления ледника и, возможно, аридизации климата Алтае-Саянского региона, данная предковая форма начала расселяться к северу примерно в направлении современной долины Енисея, а

затем вдоль северной окраины лесной зоны и южных тундр к западу и востоку. В конечном счёте, на западе область распространения этих птиц достигла севера Скандинавии, а на востоке побережья Берингова моря. Одновременно с расселением птиц тундровой группы на запад, в лесном поясе происходило расселение в восточном направлении птиц европейской группировки. В результате контакта этих двух групп по всей северной части лесного пояса на огромном пространстве от Финского залива до долины Енисея сформировалась зона интерградации двух форм. Таким образом, сформировались современные морфологические особенности подвидов *eversmanni* и *acredula*. Но принимая данную гипотезу, остаётся открытым вопрос, как сформировалось современное миграционное поведение подвидов, особенно восточного *yakutensis*. Но строго говоря, мы не можем настаивать на данной гипотезе, так как изучение филогенетических взаимоотношений и наследования окраски между подвидами требует отдельных дополнительных исследований, так как проявление темных или желтых оттенков в оперении - полигенный признак, специальное геномное изучение которого в данной работе не проводилось.

## 5.2 Таксономический статус формы *eversmanni*

Некоторые авторы выделяли у веснички ещё подвид *evesmanni*. В 1928 году Саломонсен (Salomonsen, 1928) за подвидом *acredula* оставляет только территории Скандинавского полуострова (исключая южную Швецию), Кольского полуострова и, возможно, севера Европейской части России; распространенная же по всей Восточной Европе форма получает новое название - *eversmanni*. При проведении следующей ревизии подвидов веснички Хартерт (1934) не находит отличий между подвидами, выделяемыми Саломонсеном, но поэтому достоверно принимает только 3 подвида: *trochilus*, *acredula* и *yakutensis*, которые максимально четко выделяются по морфологическим признакам. Территория Восточной и центральной Европы, как часть ареала, где распространена форма *eversmanni*, изучена слабо,

поэтому при проведении сравнительного анализа популяций веснички с применением молекулярно-генетических и акустических методов мы решили выделить форму *evesmanni* в отдельную группу, так как особенности данной формы до сих пор остаются под вопросом. По результатам наших исследований мы не обнаружили ни генетических, ни акустических, ни размерных особенностей данной формы, которые отличали бы ее от подвида *acredula*. От *acredula* особей отличают только особенности окраски, такие как наличие темного налета на нижней стороне тела, встречающегося также у номинативного подвида *trochilus*. То есть по нашим результатам недостаточно данных для выделения данной формы, поэтому придания особям данной группы статуса подвида мы считаем избыточным и необоснованным.

### **5.3 Особенности «южных» подвидов теньковки: *brevirostris*, *menzbieiri* и *lorenzii***

Западные и северные районы Турции традиционно входят в ареал подвида *brevirostris* (Kumerloeve, 1967a; Roselaar, 1995; Kirwan et al., 2008). По морфологическим, генетическим и биоакустическим признакам все наши экземпляры из этого района (в том числе пойманные на западном и восточном побережье Босфора) были сходны между собой и, несомненно, принадлежали к этому подвиду. Три теньковки из горных районов восточной Турции были типичными представителями «коричневой» группы и их песня не отличалась существенно от кавказских *lorenzii*. Таким образом, по совокупности фенотипических признаков (окраска, размер и песня) всех этих теньковок следует отнести к форме *lorenzii*, что полностью соответствует выводу Roselaar (1995). Удивительно, но только один образец из трех был генетически идентичен кавказскому образцу *lorenzii* из GeneBank, в то время как другие образцы несли митохондриальную ДНК, идентичную «зеленым» *brevirostris/caucasicus*. Это свидетельствует о гибридизации подвидов *lorenzii* и *brevirostris* в горных районах северо-восточной Турции.

Среди всех исследованных форм теньковки *causicus* и *menzbieri* оказались очень сходными по своим морфологическим признакам (окраска оперения, длина крыльев и хвоста, форма крыльев). Песни этих двух форм также очень похожи и существенно отличаются от песни *brevirostris* по «морфологии» отдельных элементов и частотно-временным характеристикам. В частности, песня *brevirostris* имеет наибольшую частоту, что хорошо соответствует ее малым размерам тела. Любопытно, что распределение генетических признаков, по-видимому, формирует противоположную картину. Наши данные убедительно подтверждают выводы Хельбига (Helbig et al., 1996) и Раковича (Racovich et al., 2019), о том, что *causicus* и *brevirostris* генетически очень близки, тогда как *menzbieri*, напротив, значительно отличается.

Наше исследование показало, что *brevirostris* наиболее отличается среди всех трех «зеленых» таксонов из-за его небольшого размера, формы крыла и особого вокального диалекта. По всем этим характеристикам *Brevirostris* явно отличается от *causicus* и *menzbieri*, а *causicus* и *menzbieri*, в свою очередь, более похожи друг на друга. Как это ни парадоксально, митохондриальная ДНК *brevirostris* оказалась почти идентичной *causicus*, тогда как *menzbieri* в этом отношении сильно отличается от них обоих (Helbig et al., 1996).

Этот парадокс можно объяснить, если предположить, что *causicus* возник в результате древней гибридизации *brevirostris* и *menzbieri*. Результатом такой гибридизации может быть полная замена митохондриальной ДНК в популяции одного из двух видов, затронутых процессом гибридизации (Tegelström 1987; Irwin et al. 2009). Историю можно представить следующим образом. *Brevirostris* возник в горах северной Турции, которые когда-то были покрыты широколиственными лесами. Отсюда он двинулся на восток в Закавказье, вдоль побережья Черного моря и по долинам рек Армянского нагорья. Когда *brevirostris* добрался до Закавказья, он встретил здесь *menzbieri*, которые двинулись на запад от своей родины в широколиственных лесах Эльбурса и западного Копетдага. В результате

последующей гибридизации *caucasicus* возникла как гибридная форма, быстро заселившая Закавказье, Кавказ и сейчас быстро расселяющаяся на север в предкавказских степях (наши данные). Фенотипически и генетически чистые популяции *menzbieri* сохранились в Южном Закавказье, Эльбурсе и Копетдаге. На северном пределе распространения *menzbieri*, в Закавказье, его гибридизация с *caucasicus* представляется весьма вероятной (Racovich et al., 2019), учитывая сходство их местообитаний, внешнего вида и, в частности, их песни.

#### 5.4 Новый гаплотип теньковки с территории Турции

Две теньковки, пойманные на юге Турции, имели необычную окраску оперения. Обе особи выглядели несколько ярче типичных *brevirostris* и были покрыты четкими желтоватыми отметинами на горле, груди, животе и даже на голове. Песня этих двух теньковок явно соответствовала диалекту *brevirostris*, хотя и имела некоторую особенность. По результатам филогенетического анализа митохондриальной ДНК оба эти гаплотипа образовали общую кладу с тремя последовательностями из Израиля (Racovich et al., 2019) с высокой бутстреп-поддержкой. Неожиданно, что данная ветвь тесно ассоциируется с сибирской теньковкой (*tristis*), также с довольно хорошей поддержкой. Мы предполагаем, что два экземпляра из южной Турции принадлежат к реликтовой популяции, описанной Раковичем и др. (2019) в Израиле. Можно также предположить, что эта популяция тесно связана с *tristis*, которую некоторые исследователи считают древнейшей формой теньковки, близкой к общему гипотетическому предку «зеленой» и «коричневой» форм (Martens, 1982). Примечательно, что обе пойманные нами на юге Турции теньковки обитали в небольших разрозненных остатках реликтового леса (ливанские кедры), сохранившихся на юге Турции и на прилегающих территориях. Мы предполагаем, что это реликтовая форма может населять не только Израиль, но и Ливан, Сирию и Турцию.

## 5.5 Зона контакта в Предкавказье

Территории современного Предкавказья были коренным образом преобразованы аграрной деятельностью человека, что повлекло за собой формирование новой орнитофауны, ранее не свойственной данному региону и формированию новых зон контакта между видами и подвидами. Не менее 10 пар подвидов, распространяющихся навстречу друг другу с севера и с юга, образовывали контактные зоны в Предкавказье (Белик, 2009). Мы впервые зафиксировали существование новой зоны контакта и вероятной гибридизации между двумя подвидами теньковки. Об этом свидетельствуют следующие результаты:

1. Окраска оперения теньковок в Предкавказье варьирует в более широких пределах по сравнению с аллопатричными популяциями. У многих экземпляров, несущих гаплотип *abietinus*, в Предкавказье формула крыла идентична типичной для *caucasicus* и отличается от типичной для *abietinus* в аллопатричных популяциях.

2. Вставочные звуки, типичные для *caucasicus*, входят в состав песни теньковок, которые обладают митотипом *abietinus* и не имеют в акустическом репертуаре их песни нот, характерных для *caucasicus*.

3. По продолжительности отдельных песен и их частотно-временным характеристика теньковки из Предкавказья занимают промежуточное положение между *abietinus* и *caucasicus*.

4. В восточном Предкавказье найдена популяция, в которой одновременно присутствуют гаплотипы *abietinus* и *caucasicus*. Здесь была поймана смешанная пара теньковок (самец *caucasicus* - самка *abietinus*).

5. Хотя эксперименты по воспроизведению (playback) нами не проводились, интересно отметить, что во время отловов самцы *caucasicus* охотно реагировали на трансляцию песни *abietinus* и наоборот, что мы также наблюдали ранее (Марова и др., 2021).

Таким образом, полученные нами результаты позволяют предположить гибридизацию *abietinus* и *caucasicus* в Предкавказье. Весомым аргументом в пользу этого предположения является несовпадение гаплотипов и фенотипических признаков (Helbig et al., 2001; Fedorov et al., 2009; Marova et al., 2017). Например, теньковки из Шахт и Миллерово несут гаплотипы *abietinus*, а их песни не содержат слогов, характерных для *caucasicus*. Однако в их песнях присутствуют характерные для *caucasicus* «вставочные элементы», а не для *abietinus*. Как отмечалось ранее, «вставочные элементы» в песнях теньковки всех подвидов, в том числе и *caucasicus*, в самых отдаленных популяциях подвида исполняются без изменений (Ivanitskii, Пина, Marova, 2020). Это говорит о предполагаемой врожденной природе этих слогов, несовпадение которых с гаплотипом можно рассматривать как доказательство гибридизации.

Несоответствие между гаплотипом и формулой крыла кажется особенно интригующим. Только три из 16 экземпляров, генетически идентифицированных как *abietinus*, имели формулу крыла, идентичную таковой в аллопатрических популяциях. Крыло остальных 13 экземпляров крыло было закругленным, как у *caucasicus*. Большинство из этих 13 экз. отловлено в популяциях Западного Предкавказья (Шахты и Миллерово), где гаплотип *caucasicus* не обнаружен. Таким образом, различия в морфологии между популяциями *abietinus* в северной (аллопатрической) и южной (симпатрической) частях ареала могли возникнуть из-за различий в протяженности миграционных путей. Разница между популяциями Предкавказья и аллопатрической популяцией Московской области, где проводились измерения, составляет около 1000 км. Вполне возможно, что межпопуляционные различия в морфологии крыла объясняются именно этим обстоятельством. Хорошо известно, что острота крыльев перелетных птиц увеличивается по мере увеличения длины их миграционных путей (Bowlin and Wikelski 2008, Seebolm 1901). Однако изменение формы крыла может быть и следствием древней гибридизации. Это последнее предположение также

подтверждается распределением «вставочных элементов» по исследуемой территории.

Среди всех трех зон контакта между подвидами теньковки, описанных ранее, ситуация в Швеции (Hansson et al., 2000) имеет наибольшее сходство с ситуацией в Предкавказье. В обоих случаях самые первые этапы формирования зоны контакта происходят в настоящий момент. Несмотря на то, что ареалы *collybita* и *abietinus* в Швеции разделены территорией около 500 км, незаселенной теньковками, 7 из 60 особей несли митохондриальный гаплотип, не соответствующий популяции, в которой они были отловлены. В западном Предкавказье разрыв между ареалами фенотипически чистых *abietinus* и *caucasicus* составляет около 200 км, и на востоке региона 4 из 40 особей несли гаплотип, чуждый популяции, в которой они были пойманы. Важным различием между ситуациями в Швеции и Предкавказье является степень различий в среде обитания между контактирующими подвидами. На юге Швеции *collybita* обитает в богатых лиственных лесах, в то время как в северном регионе *abietinus* встречается в старых хвойных лесах. Авторы предполагают, что такие различия предотвращают гибридизацию после образования географической зоны контакта. Напротив, предпочтения в выборе среды обитания между *abietinus* и *caucasicus* отсутствуют. На юге России (включая Кавказ) оба подвида обитают в широколиственных лесах, что, несомненно, должно способствовать гибридизации между ними.

## 5.6 Особенности вокализации некоторых подвидов теньковки

Ареал *caucasicus* полностью отделен от близкого *abietinus*, но широко перекрывается с ареалом другого подвида горной теньковки *Ph. sindianus lorenzii* (Рис. 2). На Кавказе *caucasicus* встречается преимущественно в лесах предгорий, тогда как *lorenzii* в основном занимает самые высокие части лесного пояса и наиболее многочислен на верхних границах лесной растительности. Однако в ряде местообитаний *caucasicus* и *lorenzii* гнездятся в непосредственной близости и даже в смешанных парах (Моламусов, 1967,

Марова, 2002). При этом не исключалась возможность их гибридизации, а также взаимного копирования элементов песни. Например, кавказский вокальный репертуар содержит специальные ноты, которые не встречаются у других форм. Данные ноты заметно отличаются от всех остальных нот восточно-европейской и сибирской теньковки по форме их частотной модуляции. По нашим записям, сделанным на Кавказе (не опубликованным), эти записи существенно не отличаются от некоторых нот *lorenzii*, для которых они типичны, и представлены в ряде структурно сходных вариантов. Это создает основание для предположения, что некоторые ноты возникают в репертуаре *causicus* как подражания песне *lorenzii*.

Интересно также обсудить особенности песни теньковок киевской популяции. Они существенно отличаются по своей минимальной частоте от всех остальных популяций, в том числе и от очень близкой географически популяции Восточной Украины. Кроме того, песни теньковок киевской популяции существенно отличаются от всех других популяций по максимальной частоте и только различия с восточно-украинской популяцией не достигают уровня значимости.

Таким образом, песни теньковок, записанных в городских парках г.Киева, удивительно высокочастотны. По этому признаку песни теньковок киевской популяции больше похожи на вокализации западноевропейского подвида *collybita*, чем на вокализации какой-либо другой популяции восточноевропейской теньковки, включая даже ближайшую популяцию Восточной Украины. По данным Thielke (1963) в аллопатрических популяциях *collybita* из Средней Европы частотный диапазон песни оценивается от  $3,5 \pm 0,1$  до  $7,4 \pm 0,16$  кГц, что близко соответствует нашим данным для киевской популяции. На северной границе распространения *collybita* в южной Швеции её песня лежит в диапазоне частот от  $3,51 \pm 0,23$  до  $6,96 \pm 0,19$  кГц. Не исключено, что заметное понижение верхней границы ареала в этой популяции возникает как следствие («шлейф») гибридизации с *abietinus*, встречающимся севернее (Hannsson et al., 2000). В южной Швеции ареалы

*collybita* и *abietinus* разделены расстоянием около 500 км, что не исключает ограниченной гибридизации между ними.

По аналогии с результатами из южной Швеции можно ожидать, что особенности песни у киевских теньковок индуцируются притоком генов и (или) вокальных элементов от *collybita*. Эта гипотеза, несомненно, нуждается в генетической проверке и будущих исследованиях акустической дифференциации. Восточные пределы распространения западноевропейского подвида теньковки вообще изучены слабо. По Птушенко (1954), пределы отнесены к Карпатам, где оба подвида обычны. Таким образом, ближайшее место гнездования западной теньковки находится примерно в 400 км от Киева. Это расстояние ещё меньше, чем расстояние, разделяющее ареалы *collybita* и *abietinus* на юге Швеции.

Еще одна гипотеза, объясняющая относительную высокочастотность песен киевских теньковок, состоит в хорошо известном повышении минимальной частоты песен городских птиц в ответ на постоянное воздействие низкочастотного транспортного шума (Slabbekoorn, Peet, 2003; Иваницкий и др., 2014).

### **5.7 «Вставочные элементы» в песне теньковки**

Мы описали неожиданно большое разнообразие «вставочных элементов» у разных таксонов теньковки. Эти вариации позволяют использовать «вставочные элементы» в качестве надежного акустического признака в исследованиях таксономии и филогении надвидов *Phylloscopus collybita* — предмета, который до сих пор привлекает большое внимание исследователей (Helbig et al., 1996; Clement and Helbig, 1998; Din and Svensson, 2005; Martens, 2010; Marova et al., 2013; Racovich et al., 2019). Явные различия в «вставочных элементах» также могут оказать важную помощь в анализе пространственного распределения этих таксонов теньковки, которые в остальном очень похожи по другим отличительным признакам, включая их основные песни. Например, интересную ситуацию мы обнаружили в степях Предкавказья, где форма *caucasicus* в настоящее время расширяет свой ареал

на север в сторону южной границы ареала *abietinus* за счет искусственных лесов и широких лесополос вокруг сельскохозяйственных угодий (Белик, 2009; наши наблюдения 2017–2019 гг.). В настоящее время теньковки, исполняющие характерные для Кавказа «вставочные элементы», населяют все Предкавказье. В частности, мы обнаружили их севернее г. Ростова-на-Дону и в 450 км к северу от долины реки Кубань, которая ранее считалась северной границей их распространения (Лоскот, 1991), и примерно в 100 км к югу от реки Дон, в долине, где нами зарегистрированы теньковки, издававшие типичные для *abietinus* «вставочные элементы». Таким образом, было обнаружено, что «вставочные элементы» являются очень полезными акустическими маркерами, которые надежно помогают различать разные таксоны теньковки, даже те, у которых очень похожая основная песня, такие как *abietinus* и *caucasicus*.

Но разнообразие «вставочных элементов» не всегда соответствует разнообразию признанных в настоящее время таксонов. Например, *collybita* и *abietinus*, признанные генетически близкородственными (Helbig et al., 1996), имеют очень похожие «вставочные элементы» на всем обширном пространстве их ареалов от Германии до Урала (Рис. 42-43). Противоположный пример дают три разные популяции *tristis*: теньковки, встречающиеся в среднем течении Енисея и в Саянских горах на расстоянии 900 км друг от друга, издают сходные «вставочные элементы», а вот теньковки из северо-восточной Якутии, также приписанные к *tristis*, издают «вставочные элементы», сильно отличающиеся как от енисейских, так и от саянских. Это может свидетельствовать об определенной неоднородности огромного ареала сибирской теньковки, простирающегося на восток от Уральских гор до реки Колымы. Таксономически такая неоднородность ранее закреплялась принятием двух разных подвидов: *fulvescens*, встречающегося между Уралом и Енисеем, и *tristis*, распространенного к востоку от последнего. Обоснованность *fulvescens* обсуждалась в течение многих лет, и эта дискуссия все еще продолжается в современной литературе (обзор проблемы *fulvescens*

см. в Marova et al., 2013). Форма *fulvescens* представляется морфологически неустойчивой и, скорее всего, не может быть выделена в отдельный подвид. Мы считаем, что название *fulvescens*, скорее всего, использовалось для описания птиц гибридного происхождения. Однако, на наш взгляд, для ответа на вопрос о реальности формы *fulvescens* необходимы дополнительные исследования (в том числе генетические).

Хотя «вставочные элементы» не всегда присутствуют в песне теньковок, они никогда не исполняются отдельно от рекламной песни, и, несомненно, представляют собой ее неотъемлемую часть. В связи с этим выглядит неожиданным, что закономерности географической изменчивости «вставочных элементов» не соответствуют изменчивости тональных нот, составляющих основную часть песни. В то время как продолжительность и ширина песенных нот отчетливо уменьшаются в восточном направлении, продолжительность и частотный диапазон «вставочных элементов» явно увеличиваются в этом направлении. В целом географические вариации параметров «вставочных элементов», по-видимому, хорошо согласуются с различиями в размерах тела у *abietinus* и *tristis*. «Вставочные элементы» заметно более крупной европейской теньковки (длина крыла  $62,9 \pm 2,1$  мм) лежат в нижней части спектра, по сравнению с «вставочными элементами» более мелкой сибирской теньковки (длина крыла  $61,3 \pm 2,5$  мм).

Установлено, что частотно-временные характеристики «вставочных элементов» *abietinus* и *tristis* занимают промежуточное положение в зонах гибридизации между ними как в Архангельской области, так и на Южном Урале (Рис. 44). Таким образом, наши результаты иллюстрируют конвергенцию признаков песенных паттернов двух таксонов теньковки, а не дивергентное смещение признаков между ними, что, по-видимому, является обычной ситуацией в зонах контакта птиц (Thielke 1986; Salomon and Hemin 1992; Vabishchevich and Formozov 2010; Kovylov et al. 2012; Vokurková et al. 2013; Shipilina et al. 2017). По значениям первой главной компоненты все

архангельские «вставочные элементы» более близки к *tristis*. Выборка с Южного Урала оказалась неоднородной: одни «вставочные элементы» больше похожи на *abietinus*, другие - на *tristis*. Оба этих распределения хорошо согласуются с различиями основной песни теньковок из Архангельска и Южного Урала. В изученной нами архангельской популяции типичный (чистый) диалект *abietinus* отсутствовал. Все местные самцы исполняли песню на смешанном диалекте, включающую элементы восходящей модуляции (повышения частоты) – ключевой акустический маркер *tristis*. Напротив, диалекты и *abietinus*, и *tristis*, присутствуют в чистом виде в Южно-Уральской популяции. В переходной зоне между ними шириной около 60 км преобладает смешанный диалект, однако изредка встречаются самцы, исполняющие «чистую» песню *abietinus* или *tristis* (Марова и др., 2013, 2017).

Тем не менее функциональное значение «вставочных элементов» в песне теньковки остается неизвестным. В связи с этим важно подчеркнуть гибкость использования «вставочных элементов» во время пения. Существенные акустические различия между чистыми тональными элементами песни и спектрально сложными «вставочными элементами» также выглядят интригующе. Возможно, что песни с «вставочными элементами» и песни без них выполняют разные коммуникативные функции, например, они могут быть связаны преимущественно с половым (привлечение партнера) или территориальным поведением.

Например, очень разнообразная (более 60 типов песен на отдельный репертуар) рекламная песня бурых пеночек (*Phylloscopus fuscatus*) содержит особые сигналы, состоящие из двух-трех импульсов низкой амплитуды, которые подаются в промежутках между отдельными строфами. Длительность этих сигналов составляет 70–80 мс, частотный диапазон 3,5 – 9,0 кГц. В одном интервале между двумя строфами обычно производится от двух до четырех сигналов. Было показано, что у бурых пеночек эти сигналы являются специфическим маркером разнообразных песен, направленных на

привлечение самок (ухаживание) и построенных из большого разнообразия различных типов песен. Альтернативная территориальная песня самцов не содержит таких сигналов и состоит только из одного, двух или трех типов песен (Forstmeier 2001; Ivanitskii et al. 2012).

В целом, в литературе очень мало информации о компонентах песни, похожих на «вставочные элементы» теньковки. Некоторый интерес в этом отношении могла бы представлять песня корольковой пеночки (*Phylloscopus proregulus*). В отличие от подавляющего большинства пеночек, пение этого вида практически непрерывно из-за отсутствия относительно продолжительных пауз, разделяющих песенные фразы (Ivanitskii and Marova 2012). В то же время пение корольковой пеночки отчетливо разделено на сегменты специфическими вокальными компонентами, которые были названы «разделителями». «Разделители» корольковой пеночки и «вставочные элементы» теньковки имеют много общего. Во-первых, фонетически они резко отличаются от элементов основной песни. Ноты основной песни у обоих видов образованы исключительно чистыми тональными звуками, тогда как «разделители» и «вставочные элементы» содержат дополнительные частотные составляющие. Во-вторых, и «разделители», и «вставочные элементы» могут исполняться как вступление к следующей песне или следующему сегменту, а иногда и полностью заполнять паузы между ними. В-третьих, оба типа элементов очень однородны: структура «разделителей» почти одинакова на всем обширном ареале обитания корольковой пеночки, простирающемся от долины реки Енисей и Саянских гор до острова Сахалин. Это тем более удивительно, что репертуар вида чрезвычайно разнообразен и имеет впечатляющую структурную (синтаксическую) сложность. Необычайно широкое географическое распространение строго стереотипных акустических компонентов, таких как «разделители» корольковой пеночки или «вставочные элементы» теньковки, может свидетельствовать об их преимущественно или даже исключительно врожденном характере.

## 6. ВЫВОДЫ

1. Сроки и пути формирования двух близкородственных видов - теньковки и веснички существенно отличались, что привело к разному уровню генетической дифференциации на пространстве ареалов этих видов.
2. Отсутствие внутривидовой генетической дифференциации и слабая акустическая дифференциация свидетельствуют о недавнем и быстром увеличении численности популяции веснички. Учитывая также разное миграционное поведение подвидов веснички можно предположить, что в плейстоцене произошло быстрое расселение на север и восток из одного рефугиума в южной и западной Европе.
3. Выделение подвида веснички *eversmanni* мы считаем необоснованным.
4. Высокая степень внутривидовой генетической, акустической и морфологической дифференциации теньковки свидетельствует о её расселении из нескольких отдалённых друг от друга европейских и азиатских горных рефугиумов, что привело к возникновению целого ряда обособленных форм, населяющих в том числе высокогорные регионы.
5. Подвиды теньковки *caucasicus* и *brevirostris* имеют близкие гаплотипы, но достоверно различаются по параметрам песни и морфологическим признакам, что подтверждает обоснованность разделения подвидов.
6. Обнаружена новая гаплогруппа цитохрома *b* теньковки, объединяющая особей из Турции и Израиля. Оба турецких экземпляра отличаются по окраске от доминирующего в этом регионе подвида *brevirostris* и, по видимому, представляют собой новую, ещё не описанную форму теньковки, имеющую реликтовое распространение.
7. Найдена новая зона вторичного контакта и возможной гибридизации между подвидами пеночки-теньковки сформировавшаяся в результате встречного расселения кавказского и восточноевропейского подвидов

(*caucasicus* и *abietinus*) по антропогенно трансформированным ландшафтам Предкавказья.

8. Вставочные элементы в песне пеночки-теньковки специфичны для подвидов и одинаковы на всем протяжении их ареалов. В зоне контакта и гибридизации сибирского и восточноевропейского подвидов (*tristis* и *abietinus*) вставочные элементы обладают промежуточными акустическими характеристиками. В зоне контакта кавказского и восточноевропейского (*caucasicus* и *abietinus*) подвидов теньковки распространение вставочных элементов не совпадает с распространением гаплотипов и базовых элементов песни.

## 7. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Среди всех представителей рода *Phylloscopus* пеночка-весничка и пеночка-теньковка являются наиболее близко родственными видами, что подтверждается последними молекулярно-генетическими данными (Alström et al., 2018). Они имеют значительное морфологическое и экологическое сходство; огромные транспалеарктические ареалы этих пеночек имеют сходную конфигурацию, и на значительной их части весничка и теньковка симпатричны.

Полученные нами данные свидетельствуют о значительно более масштабной биоакустической дифференциации подвидов и географических популяций теньковки по сравнению с весничкой. Эти различия в полной мере проявляются даже при анализе подвидов, имеющих относительно сплошное распространение в границах субарктической, бореальной и неморальной зон Палеарктики. По данным дискриминантного анализа частотно-временных характеристик песни качество разделения подвидов теньковки выше, чем у веснички. К этому можно добавить, что сверх того разные подвиды теньковок устойчиво различаются и по морфологии нот. Например, характерной особенностью пения сибирских теньковок является присутствие нот с восходящей частотной модуляцией, отсутствующих в репертуарах восточноевропейских и западноевропейских подвидов.

Возможно ключ к формированию столь разнообразных структур дифференциации видов теньковки и веснички кроется в истории происхождения видов и формировании их ареалов. По мнению Г.Н. Симкина монолитный ареал веснички свидетельствует о ее происхождении в Западной Европе и стремительном расселении на восток. Принципиально иная ситуация сложилась у теньковки, имеющей не менее гигантский транспалеарктический ареал, который явно разобщен на две ветви: северную и южную. Южные обособленные популяции возможно являются очагами древнего, еще доледникового расселения вида, тогда как Западная Европа становится вторичным, а не первичным, как у веснички, очагом распространения (Симкин, 1990).

## 9. СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Белик В.П., Птицы искусственных лесов степного Предкавказья: Состав и формирование орнитофауны в засушливых условиях // Кривой Рог: Минерал – 2009. – С. 216
2. Бурский О. В., Пагенкопф К., Ворстмайер В. Птицы Среднего Енисея: аннотированный список видов. // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург, изд-во Уральского ун-та. – 2003. – С. 48–71
3. Бурский О.В. и др., Стереотипы кормового поведения пеночек: веснички (*Phylloscopus trochilus*) и теньковки (*Ph. collybita*). // Зоологический журнал (Москва) – 2004. – Т.83, №7. – С. 839-850
4. Воробьев К.А., Птицы Якутии. Академия Наук СССР, Сибирское отделение, Якутский филиал. // М: Изд-во Академии Наук СССР. – 1963. – С. 221-223
5. Гагинская А.Р., Рычкова А.Л., Случай поимки необычной пеночки, предположительно гибрида *Phylloscopus collybita* – *Ph.trochilus*. // Русский орнитологический журнал. – 1999. – Экспресс-выпуск № 63. – С. 21-22.
6. Горецкая М.Я., Корбут В.В., Изменчивость структуры песни у трёх видов пеночек рода *Phylloscopus*: пеночки-веснички (*Phylloscopus trochilus acredula*), пеночки-трещотки (*Ph. sibilatrix*) и зелёной пеночки (*Ph. trochiloides viridanus*). // Орнитология. – 2008. – Т. 35. – С. 60-73
7. Дарвин Ч., Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь (Перевод с 6-го издания, Лондон, 1872). // С.-Петербургское отделение: «Наука». – 1872. – С. 770
8. Жордания Р.Г. Орнитофауна Малого Кавказа (в границах Грузинской ССР). // Издательство Академии наук Грузинской ССР (Тбилиси) – 1962. – С. 288
9. Иваницкий В. В. Антипов В. А., Марова И. М., Восточный соловей (*luscinia luscinia*) в Москве и Подмосковье: городской шум влияет на частотные параметры песни // Зоологический журнал. – 2014. – Т. 93, № 9. – С. 1123–1130.
10. Иванов А.И., Каталог птиц СССР. // Ленинград: Наука. – 1976. – С. 189
11. Ильина И.Ю., Марова И.М., Квартальнов П.В., Иваницкий В.В. О дивергенции песни в группе «коричневых» форм пеночки-теньковки (*Phylloscopus collybita sensu lato*) // Зоологический журнал (Москва). – 2020. – Т.99, №1. – С. 85-92
12. Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю., Список птиц Российской федерации. // М.: КМК. – 2006. – С. 281

13. Конторщиков В.В., Взаимосвязь кормового поведения, морфологии и выбора местообитаний у пеночек - теньковки, веснички и трещотки Орнитол. // М.: Изд-во МГУ, Логос. – 2001. – Т. 29. – С. 112-124.
14. Лапшин Н.В., Биология теньковки *Phylloscopus collybita* в Карелии. Русский орнитологический журнал. – 2000. – Экспресс- выпуск. № 90. – С. 3-27.
15. Лапшин Н.В., Изучение годовых циклов дальних трансконтинентальных мигрантов Палеарктики // Достижения и проблемы орнитологии Северной Евразии на рубеже веков. Труды Междунар. конф. "Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии". Казань: Магариф. – 2001. – С. 394-412.
16. Лапшин Н.В., Материалы по размножению четырёх видов пеночек *Phylloscopus* на севере Ленинградской области и в южной Карелии // Русский орнитологический журнал. – 2008. – Т. 17, Экспресс-выпуск 398. – С. 156-157.
17. Лоскот В.М., Новый подвид пеночки-теньковки (*Aves, Sylviidae*) с Кавказа // Вестник зоологии. – 1991. – № 3. – С. 76–77.
18. Майр Э., Принципы зоологической систематики. // М: «Мир». – 1971. – С.454.
19. Майр Э., Популяции, виды и эволюция. // М: «Мир». – 1974. – С. 465.
20. Марова И.М. и др., Генетическая и вокальная дифференциация в гибридных зонах певчих птиц: сибирская и европейская теньковки (*Phylloscopus [collybita] tristis* и *Phylloscopus [c.] abietinus*) на Южном Урале. // Доклады Академии Наук, Общая биология. – 2009. – Т. 427(6). – С. 848-850.
21. Марова И.М., Гибридизация сибирской и восточно-европейской теньковок в зоне вторичного контакта // Мат-лы 10-й Всесоюзн. орнитол. конф. Витебск. Минск, ч. 1.– 1991. – С. 105-107.
22. Марова И.М., Взаимоотношения таксономически близких форм и начальные этапы видообразования у палеарктических пеночек // Автореферат канд. биол. наук., на правах рукописи. – 1993. – С. 25
23. Марова И.М., Пространственные, экологические и репродуктивные отношения между зелёными и коричневыми формами теньковок в зонах вторичного контакта на Кавказе // «Птицы Южной России». Материалы Международной орнитологической конференции «Итоги и перспективы развития орнитологии на Северном Кавказе в XXI веке». Труды Тебердинского гос. биосф. Заповедника. – 2002. – Вып. 31. – С. 139-142.
24. Марова И.М., Распределение вокальных диалектов и возможная гибридизация сибирской *Phylloscopus (collybita) tristis* и восточно-европейской теньковок

- Phylloscopus collybita abietinus* в зоне вторичного контакта // Матер. конф. «Современные проблемы биологической эволюции», Москва. – 2007. – С. 115-117.
25. Марова И.М., Материалы к экологии кавказской пеночки-теньковки *Phylloscopus lorenzii* на Северо-Западном Кавказе // Русский орнитологический журнал. – 2014. – Экспресс-выпуск. Т. XXIII. № 961. – С. 259-262.
26. Марова И.М., Новые данные об экологии и распределении восточноевропейской *Phylloscopus collybita abietinus* и кавказской *Ph. sindianus lorenzii* теньковок. // Русский орнитологический журнал. – 2021. – Т. 30, Экспресс-выпуск № 2108. – С. 4106-4108.
27. Моламусов Х. Птицы центральной части Северного Кавказа. // Нальчик: Каб.-Балк. кн. изд-во. – 1967. – С. 121.
28. Назаренко А.А., О фаунистических циклах (вымирание – расселение – вымирание ...) на примере дендрофильной орнитофауны Восточной Палеарктики // Журнал общей биологии. – 1982. – Т. 43. Вып.6. – С. 823-835.
29. Назаренко А.А., Орнитофаунистический обмен между южной и северной Азией на восточной периферии континента: последний ледниково-межледниковый цикл. // Жур. общей биологии – 1990. – Т. 51. №1. – С. 89-106.
30. Находкин Н.А., Гермогенов Н.И., Сидоров Б.И., Птицы Якутии. // Якутск, Октаэдр. – 2008. – С. 377.
31. Паевский В.А., Сравнительно-экологический анализ трех симпатрических видов пеночек – веснички (*Phylloscopus trochilus*), теньковки (*Ph. collybita*) и трещотки (*Ph. sibilatrix*) // Современная орнитология, М.: Наука. – 1994. – С. 187-197.
32. Портенко Л.А., Новая форма пеночки-веснички из северо-восточной Сибири: *Phylloscopus trochilus expressus* subsp. N. // Доклады Академии Наук СССР. – 1935. – Т. 3 (8), №6 (66). – С. 281-284.
33. Портенко Л.А., Фауна Анадырского края. Птицы Часть 1. Труды научно-исследовательского института полярного земледелия, животноводства, промыслового хозяйства. // Ленинград. Изд-во ГЛАВСЕВМОРПУТИ. – 1939. – С. 105-107
34. Преображенская Е.С., Экология воробьиных птиц Приветлужья. // М.: КМК Scientific Press Ltd. – 1998. – С. 200.
35. Птушенко Е.С., Семейство славковые Sylviidae // Птицы СССР. Т.4, М.: Советская наука. – 1954. – С. 142-398.
36. Рогачева Э.В., Птицы Средней Сибири. Распространение, численность, зоогеография. // М.: Наука, – 1988. – С. 309.

37. Рогачева Э.В., Сыроечковский Е.Е., Черников О.Л., Птицы Эвенкии и сопредельных территорий. // М: КМК. – 2008. – С. 754.
38. Рыжановский В.В., О различиях в линьке у подвидов пеночки-теньковки *Phylloscopus collybita*. // Русский орнитологический журнал. – 2012. – Т. 21, экспресс-выпуск 814. – С. 2797-2806.
39. Рябицев В.К., Территориальные отношения и динамика сообществ птиц в Субарктике. // Екатеринбург: Наука. – 1993. – С. 296.
40. Рябицев В.К., Птицы Урала, Приуралья и Западной Сибири. // Екатеринбург: Изд-во Урал.ун-та. – 2008. – С.469-473.
41. Серебровский П.В., Этюды по истории птиц Палеарктики. // Изд. Акад. Наук СССР. Отд. Матем и естеств. Наук. – 1937. – Сер. Биол. №4 – С. 1185-1210.
42. Симкин Г.Н., Певчие птицы. // М: «Лесная Промышленность». – 1990. – С. 222-232.
43. Сотников В.Н., Птицы Кировской области и сопредельных территорий // Том 2. Воробьинообразные. Часть 1. Киров. – 2006. – С. 446.
44. Степанян Л.С., Состав и распределение птиц фауны СССР. Воробьинообразные Passeriformes. // М.: Наука. – 1978. – С.155.
45. Степанян Л.С., Конспект орнитологической фауны СССР. // М.: Наука. – 1990. – С.473-474.
46. Степанян Л.С., Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий. // М.: ИКЦ «Академкнига». – 2003. – С. 808.
47. Хлебосолов Е.И., Барановский А.В., Марочкина Е.А., Ананьева Е.И., Лобов И.В., Чельцов Н.В., Механизмы сегрегации трех совместно обитающих видов пеночек: веснички (*Phylloscopus trochilus*), теньковки (*Ph. collybita*) и трещотки (*Ph. sibilatrix*) // Русский орнитологический журнал. – 2003. – Экспресс-выпуск 215. – С. 251-267.
48. Чунихин С.П., О систематике и экологии кавказской теньковки *Phylloscopus collybita lorenzii* // Русский орнитологический журнал. – 2015. – Т. 24, Экспресс-выпуск 1162. – С. 2513-2516.
49. Alström P, Rheindt FE, Zhang R, Zhao M, Wang J, Zhu X, Gwee CY, Hao Y, Ohlson J, Jia C, et al. Complete species-level phylogeny of the leaf warbler (Aves: Phylloscopidae) radiation. // Mol Phylogenet Evol. – 2018. – V. 126. – P. 141–152.
50. Alström P., Olsson U., Colston P., A new species of *Phylloscopus* warbler from central China // Ibis – 1990. – V.134. – P.329-334.
51. Alström, P., Davidson, P., Duckworth, J.W., Eames, J.C., Le, T.T., Nguyen, C., Olsson, U., Robson, C., Timmins, R.J. Description of a new species of *Phylloscopus* warbler from Vietnam and Laos. // Ibis – 2010. – V.152 – P. 145–168.

52. Alström, P., Ericson, P.G.P., Olsson, U., Sundberg, P., Phylogeny and classification of the avian superfamily Sylvioidea. // *Molecular Phylogenetics and Evolution* – 2006. – V. 38 – P. 381– 397.
53. Alström, P., Olsson, U., A new species of *Phylloscopus* warbler from Sichuan Province, China. // *Ibis* – 1995. – V. 137 – P. 459–468.
54. Alström, P., Olsson, U., Lei, F., A review of the recent advances in the systematics of the avian superfamily Sylvioidea. // *Chinese Birds* – 2013b. – V. 4 – P. 99–131.
55. Arctander, P. Comparative studies of avian DNA by restriction fragment length polymorphism analysis: convenient procedures based on blood samples from live birds. // *Journal of Ornithology* – 1988. – V. 129 – P. 205–216.
56. Ausobsky A., Ein weiterer Fitis-Zilpzalp-Mischsaenger. // *Aves: Passeriformes. Biol J Linnean Soc* – 1960. – V. 98 – P. 422–438.
57. Avise J.C. *Phylogeography: The History and Formation of Species* Harvard University // Press. Massachusetts, Cambridge. – 2000. – P. 464.
58. Bairlein, F., Alström, P., Aymí, R., Clement, P., Dyrce, A., Gargallo, G., Hawkins, F., Madge, S., Pearson, D., Svensson, L. Family Sylviidae (Warblers). In *Handbook of the Birds of the World. Volume 12*. Edited by del Hoyo, J., Elliott, A., Christie, D.A. // Lynx Edicions, Barcelona. – 2006. – P. 492–709.
59. Baker K., *Warblers of Europe, Asia and North Africa*. // London, A & C Black. – 1933. – P. 400.
60. Bandelt, H.J., Forster, P., and Rohl, A., Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // *Mol. Biol. Evol.* – 1999. – V. 16, № 1 – P. 37–48.
61. Beheregaray L.B., Twenty years of phylogeography: the state of the field and the challenges for the Southern Hemisphere. // *Molecular Ecology* – 2008. – V. 17 – P. 3754–3774.
62. Bell C. P., Process in the evolution of bird migration and pattern in avian ecogeography. // *Journal of Avian Biology* – 2000. – V. 31 – P. 258–265.
63. Bensch S, Åkesson S, Irwin D., The use of AFLP to find an informative SNP genetic difference across a migratory divide in willow warbler. // *Mol Ecol* – 2002. – V.11 –P. 2359–2366.
64. Bensch S, Bengtsson G, Åkesson S., Patterns of stable isotope signatures in willow warbler (*Phylloscopus trochilus*) feathers collected in Africa. // *J Avian Biol* – 2006a. – V. 37 –P. 323–330.
65. Bensch S, Grahn M, Muller N, Gay L, Åkesson S., Genetic, morphological, and feather isotope variation of migratory willow warblers show gradual divergence in a ring. // *Mol Ecol* – 2009. – V. 18 –P. 3087–3096

66. Bensch S, Irwin DE, Irwin JH, Kvist L, Åkesson S., Conflicting patterns of mitochondrial and nuclear DNA diversity in *Phylloscopus* warblers. // *Mol Ecol* – 2006b. – V. 15 – P. 161–171.
67. Bensch S., Harlid A., Mitochondrial Genomic Rearrangements in Songbirds // *Mol.Biol. Evol.* – 2000. – V. 17(1) – P. 107–113.
68. Bensch S., Price T., Kohn J. Isolation and characterization of microsatellite loci in a *Phylloscopus* warbler // *Molecular Ecology*. – 1997. – V. 6 – P. 91-92.
69. Bensch, S., Anderson, T. & Akesson, S., Morphological and molecular variation across a migratory divide in willow warblers, *Phylloscopus trochilus*. // *Evolution* – 1999. – V. 53 – P. 1925–1935.
70. Bergmann HH, Helb HW., *Stimmen der Vögel Europas*. // München: BLV Verlagsgesellschaft – 1982. – P. 124.
71. Bowlin, M. S. & Wikelski M., Pointed wings, low wingloading and calm air reduce migratory flight costs in songbirds. // *PLoS One*. – 2008. – V. 3 – P. 2154.
72. Catchpole CK, Slater PJB *Bird song biological themes and variations*, 2nd edn. // Cambridge: Cambridge University Press – 2008. – P. 335.
73. Catchpole, C. K. Slater, P.J.B., *Bird song: biological themes and variations*. // Cambridge: Cambridge University Press – 1995. – P. 349.
74. Chunihin S.P., On the taxonomy and ecology of the Caucasian chiffchaff *Phylloscopus collybitus lorenzii* (Lor). // *Zool Zh* – 1962. – V. 41 – P. 954–956.
75. Clement P., Helbig A.J. & Small B., Taxonomy and identification of chiffchaffs in the Western Palearctic. *British Birds* // 1998. – V. 91 – P. 361–376.
76. Clements, J. F., P. C. Rasmussen, T. S. Schulenberg, M. J. Iliff, T. A. Fredericks, J. A. Gerbracht, D. Lepage, A. Spencer, S. M. Billerman, B. L. Sullivan, and C. L. Wood., *The eBird/Clements checklist of Birds of the World: v2022*. – 2022. – <https://www.birds.cornell.edu/clementschecklist/download/>
77. Constantine M., *The sound approach to birding: a guide to understanding bird sound*. // Dorset: The Sound Approach. – 2006. – P. 191.
78. Cramp S., *The Birds of the Western Palearctic*. V. 6. // Oxford: Oxford University Press. – 1992. – P. 728.
79. Dawson D.A., Hanotte O., Greig C., Stewart I.R.K., Burke T. Polymorphic microsatellites in the blue tit *Parus caeruleus* and their cross-species utility in 20 songbird families // *Molecular Ecology*. – 2000. – V. 9 – P. 1941-1944.
80. Dean A.R. & Svensson L., «Siberian chiffchaff» revisited. // *British Birds*. – 2005. – V. 98 – P. 396.

81. Dean A. R., Southern forms of Chiffchaff *Phylloscopus collybita*: observations from Iran and Armenia. – 2017 (updates to 2023). – <http://deanar.org.uk/general/articles/IranChiffchaffs.htm>
82. del Hoyo, J., and Collar, N. J., Handbook of the birds of the world and BirdLife International Checklist of the Birds of the World, Volume 2. // Lynx Editions, Barcelona – 2016. – P. 1013.
83. Dickinson, E.C., Christidis, L., The Howard & Moore complete checklist of the birds of the world. 4th edition. Vol. 2. // Aves Press, Eastbourne, U. K. – 2014. – P. 752.
84. Drovetski, S. V., Fadeev, I. V., Raković, M., Lopes, R. J., Boano, G., Pavia, M., Koblik, E. A., Lohman, Y. V., Red'kin, Y. A., Aghayan, S. A., Reis, S., Drovetskaya, S. S., & Voelker, G. A test of the European Pleistocene refugial paradigm, using a Western Palaearctic endemic bird species. // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences – 2018. – V. 285(1889) – P. 1-8.
85. Evanno G., Regnaut S. and Goudet J., Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study // Mol. Ecol. – 2005. – V. 14 – P. 2611–2620.
86. Fedorov V.V., Surin V.L., Valchuk O.P., Kapitonova L.V., Kerimov A.B. & Formozov N.A. Maintaining Morphological Specificity and Genetic Introgression in Populations of the Great Tit *Parus major* and the Japanese Tit *P. minor* in the Middle Amur Region // General Genetics – 2009. – V.45 – P. 771–780.
87. Felsenstein J., Phylogenies and the comparative method. // Amer Nat – 1985. – V. 125 – P. 1–15.
88. Forstmeier W., Bourski O.V., Leisler B., Habitat choice in *Phylloscopus* warblers: the role of morphology, phylogeny and competition // Oecologia. – 2001. – V. 128. – P. 566-576.
89. Fridolffson A.-K., Gyllensten U.B., Jakobsson S., Microsatellite markers for paternity testing in the Willow warbler *Phylloscopus trochilus*: high frequency of extra-pair young in an island population // Hereditas – 1997. – V. 126. – P. 127-132.
90. Gill D., Slater P.J.B., Song organisation and singing patterns of The willow warbler (*Phylloscopus trochilus*) // Behaviour – 2000. – V. 137. – P.759-782.
91. Gill F, D Donsker & P Rasmussen (Eds.), IOC World Bird List (v13.1). – 2023 — <https://www.worldbirdnames.org/new/ioc-lists>
92. Glutz von Blotzheim U.N. & Bauer K.M., Handbuch der Voegel Mitteleuropas. Bd. 12//II. Passeriformes (3. Neil). // AULA-Verlag Wiesbaden – 1991. – P. 634 – 1460.
93. Goretskaia M.I., Polygyny in Willow Warblers *Phylloscopus trochilus* (Sylviidae, Passeriformes) in Middle European Russia; Differences in songs of polygynous and

- monogynous males. // Moscow University Biological Science Bull. – 2007. – V. 62 (4). – P. 180-185.
94. Gwinner E., Dorka V., Beobachtungen an Zilpzalp-Fitis-Mischsaenger. // Vogelwelt – 1965. – V. 86 – P. 146-151.
95. Haftorn S., In Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* imitating the song of the Chiffchaff *Ph. collybita*. // Bull. B.O.C. – 1993. – V. 113 (4) – P. 216-224.
96. Hall T.A., BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. // Nucl. Acids. Symp. Ser. – 1999. V. 41 – P. 95-98.
97. Hammer O, Harper DAT, Ryan PD., PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. // Paleontol Electron. – 2001. – V. 4 – P. 1–9.
98. Hansson M.C., Bensch S. & Brannstrom O., Range expansion and the possibility of an emerging contact zone between two subspecies of chiffchaff *Phylloscopus collybita* ssp. // J Avian Biol – 2000. – V. 31 – P. 548–558.
99. Hartert E., Die Vögel der paläarktischen Fauna systematische Übersicht der in Europa, Nord-Asien und der Mittelmeerregion vorkommenden Vögel // Berlin, R. Friedlaender & Sohn – 1934. – P. 602.
100. Hasegawa M., Kishino H., Yano T. Dating of the Human-Ape Splitting by a molecular Clock of Mitochondrial DNA. // Journal of Molecular Evolution. – 1985. – V. 22 – P.160-174.
101. Helbig A., Seibold I., Martens J. & Wink M., Genetic differentiation and phylogenetic relationships of Bonelli's Warbler *Phylloscopus bonelli* and Green Warbler *P. nitidus*. // J. Avian Biol – 1995. – V. 26 – P. 139–153.
102. Helbig A.J., Martens J., Seibold I., Henning F., Phylogeny and species limits of the Palearctic chiffchaff *Phylloscopus collybita* complex: mitochondrial genetic differentiation and bioacoustic evidence // Ibis – 1996. – V. 138 – P. 650-666.
103. Helbig, A. J., Salomon, M., Bensch, S., Male-biased gene flow across an avian hybrid zone: evidence from mitochondrial and microsatellite DNA. // Journal of Evolutionary Biology – 2001. – V. 14 – P. 277–287.
104. Hewitt, G.M., The genetic legacy of the Quaternary ice ages. // Nature – 2000. – V. 405 – P. 907–913.
105. Hewitt, G.M., Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. // Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences – 2004. – V. 359 – P. 183–195.
106. Huelsenbeck JP, Ronquist F MRBAYES: Bayesian inference of phylogeny. // Bioinformatics – 2001 – V. 17 – P. 754–755.

107. Hung, C. M., Drovetski, S. V., & Zink, R. M., The roles of ecology, behaviour and effective population size in the evolution of a community. // *Molecular Ecology* – 2017. – V. 26(14) – P. 3775–3784.
108. Il'ina I, Marova IM, Kvartalnov PV, Ivanitskii VV. On the song divergence in the group of “brownish” chiffchaff (*Phylloscopus collybita sensu lato*). // *Zool Zh.* – 2019. – V. 98 – P. 65–77. [In Russian with English summary].
109. Irwin D.E., Rubtsov A.S. & Panov E.N., Mitochondrial introgression and replacement between Yellowhammers *Emberiza citronella* and Pine Buntings *Emberiza leucocephalos* (Aves: Passeriformes) // *Biological Journal of the Linnean Society* – 2009. – V. 98(2) – P. 422–438.
110. Ivanitskii VV, Marova IM, Malykh IM., Between order and chaos: contrasting syntax in the advertising song in the dusky (*Phylloscopus fuscatus*) and Radde's (*Ph. schwarzi*) warblers. // *J Ornithol.* – 2012. – V. 153 – P. 337–346.
111. Ivanitskii VV, Marova IM., Huge memory in a tiny brain: unique organization in the advertising song of Pallas's warbler *Phylloscopus proregulus*. // *Bioacoustics.* – 2012. – V. 21 – P. 87–105.
112. Ivanitskii V.V., Ilina I.Y., Marova I.M., The sounds between the strophes: different chiffchaff taxa perform different trill calls in their song // *Bioacoustics.* – 2021. – V. 30 – P. 402-417.
113. Kirwan G.M., Boyle K.A., Castell P., Demirc B., Ozen M., Welch H. & Marlow T., *The Birds of Turkey: A Study in the Distribution, Taxonomy and Breeding of Turkish Birds.* // London, Christopher Helm – 2008. – P. 512.
114. Kopelman, NM, Mayzel J, Jakobsson M, Rosenberg, NA, Mayrose I., CLUMPAK: a program for identifying clustering modes and packaging population structure inferences across K. // *Molecular Ecology Resources* – 2015. – V. 15(5) – P. 1179-1191.
115. Kovylov NS, Marova IM, Ivanitskii VV. Variations of song and plumage of the western (*Phylloscopus trochiloides viridanus*) and eastern (*Ph.t.plumbeitarsus*) forms of the greenish warbler in sympatry zone: whether the hypothesis of ring speciation is true? // *Zool Zh.* – 2012. – V. 91 – P. 702–713.
116. Krebs, J. R., Kroodsma, D. E. Repertoires and geographical variation in bird song. // *Adv. Study Behav.* – 1981. – V. 11 – P. 143-77.
117. Kroodsma, R.L., Edge effect on breeding forest birds along a power-line corridor. // *Journal of Applied Ecology* – 1982. – V. 19 – P. 361–370.
118. Kumerloeve H. Neue Beiträge zur Kenntnis der Avifauna Nordost- und Ost-Kleinasiens. *Istambul Univ.* // *Fen. Fak. Mecm.* – 1967a. – V. 32 – P. 79–213.

- 119.Kumerloeve H., Zum Vorkommen von Laubsängern *Phylloscopus*. im östlichen und südlichen Kleinasien. // Vogelwarte – 1967b. – V. 24 – P. 143–145.
- 120.Leigh JW, Bryant D, PopART: full-feature software for haplotype network construction. // Methods Ecol Evol – 2015– V. 6 – P. 1110–1116.
- 121.Librado P, Rozas J DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. // Bioinformatics – 2009. – V. 25 – P. 1451–1453.
- 122.Linhart P, Slabbekoorn H, Fuchs R., The communicative significance of song frequency and song length in territorial chiffchaffs. // Behav Ecol. – 2012. – V. 23(6) – P. 1338–1347.
- 123.Loskot V.M., On the type specimens of *Sylvia curruca caucasica* Ognev & Bankowski and *Phylloscopus collybita menzbieri* Shestoporov (Aves: Sylviidae) // Zoosystematica Rossica – 2002. V. 10(2) – P. 553-560.
- 124.Lundberg M, Liedvogel M, Larson K, Sigeman H, Grahn M, Wright A, Akesson S, Bensch S., Genetic differences between willow warbler migratory phenotypes are few and cluster in large haplotype blocks. // Evol Lett – 2017. – V. 1 – P. 1–14.
- 125.Luttrell SA, Lohr B., Geographic variation in call structure, likelihood, and call-song associations across subspecies boundaries, migratory patterns, and habitat types in the marsh wren (*Cistothorus palustris*). // Auk. – 2018. – V. 135(1) – P. 127–151.
- 126.Mahler, B. & Gil, D., The evolution of song in the *Phylloscopus* leaf warblers (aves: Sylviidae): a tale of sexual selection, habitat adaptation, and morphological constraints. // Adv. Stud. Behav. – 2009. – V. 40 – P. 35–66.
- 127.Marler P., Bird calls: a cornucopia for communication. In: Marler P, Slabbekoorn H, editors. Nature's Music – the Science of Birdsong. // London, Elsevier Academic Press – 2004. – P. 132–176.
- 128.Marova I, Shipilina D., Fedorov V., Alekseev V. & Ivanitskii V., Interaction between Common and Siberian chiffchaff in a contact zone. // Ornis Fennica. – 2017. – V. 94 – P. 66–81.
- 129.Marova I.M. & Leonovich V.V., Mysterious chiffchaff from the Kopet Dag: ecology, vocalization and relations of *Phylloscopus collybita menzbieri*. // Zool J – 1997. – V. 76 – P. 735–742.
- 130.Marova I.M., Shipilina D.A., Fedorov V.V. & Ivanitskii V.V., Siberian and East–European chiffchaffs: geographical distribution, morphological features, vocalization, phenomenon of mixed singing, and evidences of hybridization in a contact zone. In: Rodríguez N, García J and Copete JL (Coord.). // El Mosquitero ibérico. León, Grupo Ibérico de Anillamiento. – 2013. – P. 119– 139.

131. Marova IM, Ilyina IY, Kvartalnov PV, Grabovsky VI, Belokon MM, Solovyova EN, Ivanitskii VV. From the Bosphorus to Kopet Dagh: morphological, genetic and bioacoustic variation of the chiffchaff in Turkey, the Caucasus and western Turkmenistan. // *Ardea* 2021. – V. 109(2) – P. 1-16.
132. Marova IM, Leonovich VV., Mysterious chiffchaff from the Kopet Dagh: ecology, vocalization and relations of *Phylloscopus collybita menzbieri*. // *Zoologicheskii Zh.* – 1997. – V. 76 – P. 735–742.
133. Martens J., Ringförmige Arealüberschneidung und Artbildung beim Zilpzalp, *Phylloscopus collybita*. // *Zool Syst Evolut-forsch* – 1982. – V. 20 – P. 82–100.
134. Martens J., Systematic notes on Asian birds: 72. A preliminary review of the leaf warbler genera *Phylloscopus* and *Seicercus*. // *Br Ornithol Club Occ Publ.* – 2010. – V. 5 – P. 41–116.
135. Martens J., Lautäusserungen, verwandtschaftliche Beziehungen und Verbreitungsgeschichte asiatischer Laubsänger (*Phylloscopus*). // Verlag Paul Parey. Berlin und Hamburg. – 1980. – P. 71.
136. Martens J., Hänel S., Gesangsformen und Verwandtschaft der asiatischen Zilpzalpe (*Phylloscopus collybita abietinus* und *Ph.c.sindianus*). // *J.für Ornithologie* – 1981. – V. 122 (4) – P. 403-427.
137. Martens J., Meincke C., Der sibirische Zilpzalp (*Phylloscopus collybita tristis*): Gesang und Reaktion einer mitteleuropäischen Population im Freilandversuch // *Journal of Ornithology* – 1989. – V. 130(4) – P. 455-473.
138. Martens J., Sun, Y.-H., Päckert, M., Intraspecific differentiation of Sino-Himalayan bush-dwelling *Phylloscopus* leaf warblers, with description of two new taxa. // *Vert. Zool.* – 2008. – V. 58 – P. 233–265.
139. Nei M., Analysis of gene diversity in subdivided populations. // *PNAS* – 1973. – V. 70 – P. 3321–3323.
140. Norman S.C., Short Note Wing formula of a probable Willow Warbler/Chiffchaff hybrid. // *Ringling & Migration* – 1994. – V. 15. – P. 56-57.
141. Olsson, U., Alström, P., Colston, P.R., A new species of *Phylloscopus* warbler from Hainan Island, China. // *Ibis* – 1993. – V. 135 – P. 2–7.
142. Pârâu LG, Wink M., Common patterns in the molecular phylogeography of western Palearctic birds: A comprehensive review // *Journal of Ornithol.* – 2021. – V. 162 – P. 937–959.

143. Peakall, R. and Smouse, P.E., GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research—an update // *Bioinformatics* – 2012 – V. 28(19) – P. 2537–2539.
144. Peakall, R. and Smouse, P.E., GenAlEx 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. // *Mol. Ecol. Notes* – 2006. – V. 6(1) – P. 288—295.
145. Price T., Speciation in birds. // Colorado, Roberts and Co. – 2008. – P. 480.
146. Price T. D., The roles of time and ecology in the continental radiation of the Old World leaf warblers (*Phylloscopus* and *Seicercus*). // *Philosophical Transactions of the Royal Society B* – 2010. – V. 365 – P. 1749–1762.
147. Price, T., Zee, J., Jamdar, K., Jamdar, N., Bird species diversity along the Himalaya: a comparison of Himachal Pradesh with Kashmir. // *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* – 2003. – V. 100 – P. 394-409.
148. Pritchard, J.K., Stephens, M., and Donnelly, P., Inference of population structure using multilocus genotype data // *Genetics* – 2000. – V. 155 – P. 945–959.
149. Raković M., Neto J.M., Lopes R.J., Koblik E.A., Fadeev I.V., Lohman Y.V., Aghayan S.A., Boano G., Pavia M., Perlman Y., Kiat Y., Ben Dov A., Collinson J.M., Voelker G. & Drovetski S.V., Geographic patterns of mtDNA and Z-linked sequence variation in the Common chiffchaff and the 'chiffchaff complex'. // *PLoS ONE* – 2019. – P. 1-20.
150. Remington CL, Suture-zones of hybrid interaction between recently joined biotas. // *Evolutionary Biology* – 1968. – V. 2 – P. 321–428.
151. Richardson D.S., Jury D.A., Dawson D.A., Salgueiro P., Komdeur J., Burke T. Fifty, Seychelles warbler (*Acrocephalus sechellensis*) microsatellite loci polymorphic in Sylviidae species and their cross-species amplification in other passerine birds // *Molecular Ecology*. – 2000. – V. 9 – P. 2225-2230.
152. Richman A.D., Price T., Evolution of ecological differences in the Old World leaf warblers // *Nature*. – 1992. – V. 355 – P. 817-821.
153. Rising, J. D., The Great Plains hybrid zones. // *Current Ornithology* – 1983. – V.1 – P. 131-157.
154. Ronquist F. & Huelsenbeck J.P., MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. // *Bioinformatics* – 2003. – V. 19 – P. 1572–1574.
155. Roselaar C.S., Songbirds of Turkey: an atlas of biodiversity of Turkish passerine birds. // London, Pica Press. – 1995. – P. 240.
156. Salomon M, Bried J, Helbig AJ, Riofrio J Morphometric differentiation between male common chiffchaffs, *Phylloscopus [c.] collybita* Vieillot, 1817, and Iberian chiffchaffs, *P.*

- [c.] *brehmii* Homeyer, 1871, in a secondary contact zone (Aves: Sylviidae). // Zoologischer Anzeiger – 1997. – V. 236 – P. 25–36.
157. Salomon M., Analyse d'une zone de contact entre deux formes parapatriques: le cas des pouillots véloce *Phylloscopus c. collybita* and *P.c.brehmii* in the western Pyrenees. // Revue d'Écologie Terre et Vie. – 1987. – V. 42 – P. 377–420.
158. Salomon M., Hemim Y., Song variation in the chiffchaffs (*Phylloscopus collybita*) of the western Pyrenees – the contact zone between the *collybita* and the *brehmii* forms. // Ethology – 1992. – V. 92. – P. 265-272.
159. Salomonsen F., Die geographische variation des *Phylloscopus trochilus* (L.). // J für Ornithol – 1928. – V. 3 – P.451–461.
160. Sambrook J., Fritsch E. F. & Maniatis T., Molecular Cloning: A Laboratory Manual. // Cold Spring Harbour Press, New York. – 1989. – P. 34.
161. Schoenfeld M., Der Fitislaubsäender. Die neue Brehm-Bücherei. // Wittenberg Lutherstadt. – 1984. – P. 184.
162. Schönfeld M., Die Neue Brehm Bücherei. // A.Ziemsen Verlag. – 1980. – P.136.
163. Seebohm H., Birds of Siberia. // J. Murray, London – 1901. – P.512.
164. Shipilina D., Serbyn M., Ivanitskii V., Marova I. & Backström N., Patterns of genetic, phenotypic, and acoustic variation across a chiffchaff *Phylloscopus collybita abietinus/tristis* hybrid zone. // Ecology and Evolution – 2017. – V. 7 – P. 2169–2180.
165. Shirihai H., Svensson L., Handbook of Western Palearctic Birds. // Helm, London – 2018. – P. 656.
166. Sibley, C.G., Monroe, B.L., Jr., Distribution and Taxonomy of Birds of the World. // Yale University Press, New Haven. – 1990. – P. 1111.
167. Slabbekoorn, H. & Peet, M., Ecology: birds sing at a higher pitch in urban noise. // Nature – 2003. – V. 424 – P. 267.
168. Slater P.J.B., Ince S.A., Cultural evolution in chaffinch song. // Behaviour. – 1979. – V. 71. – P. 146-166.
169. Smithe B.F., Naturalist's Color Guide // Amer Museum of Natural History, New York – 1975. – P. 225.
170. Sokolovskis K, Bianco G, Willemoes M, Solovyeva D, Bensch S, Åkesson S Ten grams and 13, 000 km on the wing—route choice in willow warblers *Phylloscopus trochilus yakutensis* migrating from Far East Russia to East Africa. // Mov Ecol – 2018. – V. 6 –P. 1–10.
171. Sokolovskis K., Lundberg M., Liedvogel M., Solovyeva D., Åkesson S., Willemoes M., Stafan Bensch S., Phenotypic and genetic characterization of the East Siberian Willow

- Warbler (*Phylloscopus trochilus yakutensis* Ticehurst, 1935) in relation to the European subspecies // *Journal of Ornithology* – 2019. – V. 160 – P. 721–731.
- 172.Sokolovskis K, Lundberg M, Åkesson S, Willemoes M, Zhao T, Caballero-Lopez V, et al., Migration direction in a songbird explained by two loci. // *Nat Commun.* – 2023 – V. 14(1) – P. 165.
- 173.Stresemann E., Portenko L.A., Mauersberger G., Atlas der Verbreitung palaearktischer Lieferung 3 (German Edition) // De Gruyter, Berlin. – 1971. – P. 96.
- 174.Svensson L., Identification Geide to European Passerines. 4th Edition. // British Trust for Ornithology, Stokholm. – 1992. – P. 368.
- 175.Salomon M., Marova I., Phylloscopus genus as a model for studying the different stages of microevolution. The avian calendar: exploring biological hurdles in the annual cycle. // Third EOU Conference. Haren/Croningen, the Netherlands. – 2001 – P. 95.
- 176.Tajima F., Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. // *Genetics* – 1989. – V. 123 – P. 585–595.
- 177.Tamura, K., Stecher, G., Peterson, D., et al., MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0. // *Mol. Biol. Evol.* – 2013 – V. 30 – P. 2725–2729.
- 178.Tegelström H. Transfer of mitochondrial DNA from the northern Red-backed Vole *Clethrionomys rutilus* to the Bank Vole *C. glareolus*. // *J Mol Evol* – 1987. – V. 24 – P. 218–227.
- 179.Thielke G., Constant proportions of mixed singers in tree creeper populations (*Certhia familiaris*) // *Ethology* – 1986. – V. 72(2) – P. 154-164.
- 180.Thielke G., An examination of tree creeper *Certhia familiaris* song for character displacement and vocal convergence on areas sympatric and allopatric with short-toed tree creeper *Certhia brachdactyla* // *Acta Orn.* – 1988. – V. 24(1) – P. 75-83.
- 181.Thielke G., Linsenmair K.E., Zur geografischen Variation des Gesanges des Zilpzalps, *Phylloscopus collybita* in Mittel- und Südwesteuropa mit einem Vergleich des Gesanges des Fitis, *Phylloscopus trochilus* // *J.Orn.* – 1963. – V. 104 – P. 372-402.
- 182.Tiainen J., Ecological significance of morphological variation in three sympatric *Phylloscopus* warblers // *Ann. Zool. Fennici.* – 1982. – V. 19. – P. 285-295.
- 183.Ticehurst C. B., A systematic review of the Genus *Phylloscopus* // London. Oxford University Press. – 1938. – P. 192.
- 184.Tietze, D.T., Martens, J., Fischer, B.S., Sun, Y.-H., Klussmann-Kolb, A. & Peackert, M., Evolution of leaf warbler songs (Aves: Phylloscopidae). // *Ecol. Evol.* – 2015. – V. 5 – P. 781–798.

185. Vabishchevich AP, Formozov NA., Song variability in pied flycatchers *Ficedula hypoleuca*: impact of the sympatry with collared flycatchers *F.albicollis*. // *Acta Ornithol.* – 2010. – V. 45 – P. 189–202.
186. Van Oosterhout, C., Hutchinson, W.F., Wills, D.P.M. & Shipley, P., Micro-Checker: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. // *Mol. Ecol.* 2004. – V. 4 – P. 535–538.
187. Vaurie Ch., The birds of the Palearctic fauna. Order Passeriformes. // London. H.F.&G. Witherby Limited. – 1959. – P. 762.
188. Vokurková J, Petrusková T, Reifová R, Kozman A, Morkovský L, Kipper S, Weiss M, Reif J, Dolata PT, Petrusek A., The causes and evolutionary consequences of mixed singing in two hybridizing songbird species (*Luscinia* spp.). // *PLoS One.* – 2013. – V. 8(4) – P. 60–172.
189. Voos K.H., Die Vogelwelt Europas und ihre Verbreitung. // YFmburg u. Berlin – 1962. – P. 284
190. Watson G.E., A re-evaluation and redescription of a difficult Asia Minor *Phylloscopus*. // *Ibis* – 1962. – V. 104 – P. 347 – 352.
191. Watson G.E., Traylor M.A., Jr, Mayr E., In: Mayr E., Cottrell G.W., eds. Check-list of Birds of the World. Vol. 11. // Cambridge, Harvard University Press – 1986. – P. 638
192. Williamson K., Identification for ringers: the Genus *Phylloscopus*. // *British Trast for ornithology. Tring.* – 1962. – P. 132.
193. Wink, M. DNA Analyses Have Revolutionized Studies on the Taxonomy and Evolution in Birds. In *Birds—Challenges and Opportunities for Business, Conservation and Research*; Mikkola, H., Ed. // *IntechOpen: London, UK,* – 2021. – P. 168
194. Witherby H.F., Jourdain F.C., Tigehurst N., Tucker B.W., The handbook of British birds. V. II // H.F. & Witherby LTD. London. – 1958. – P. 368.
195. Wolf M., Fitis-Zilpzalp-Mischsaenger bei Echartsau. // *Egretta* – 1986. – V. 29. – P. 31-36.
196. Zink RM, Barrowclough G., Mitochondrial DNA under siege in avian phylogeography. *Molecular Ecology* – 2008. – V. 17 – P. 2107–2121.
197. Zink RM, Pavlova A, Drovetski S, Rohwer S Mitochondrial phylogeographies of five widespread Eurasian bird species. // *Journal of Ornithology* – 2008 – V. 149 – P. 399–412