

## БИОЛОГИЯ ОТДЕЛЬНЫХ ВИДОВ / BIOLOGY OF SELECTED SPECIES

МЕСТООБИТАНИЯ, СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ И ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПЕСНИ КАВКАЗСКОЙ ПЕНОЧКИ *PHYLLOSCOPUS LORENZII* НА СЕВЕРНОМ КАВКАЗЕ

Д.А. Шипилина, И.М. Марова

Кафедра зоологии позвоночных, Биологический факультет МГУ, Воробьёвы горы, 119991, Москва, Россия; e-mail: daria.shipilina@gmail.com; collybita@yandex.ru

Кавказская пеночка входит в состав сложного надвидового комплекса теньковок, распространённого на большей части Палеарктики, к которому относят до 12 форм. Согласно одной из современных трактовок, кавказская теньковка является подвидом горной теньковки — *Phylloscopus sindianus lorenzii* (Helbig et al., 1996; del Hoyo et al., 2006). Другая точка зрения состоит в том, что она представляет собой самостоятельный вид — кавказскую пеночку, *Phylloscopus lorenzii* (Коблик и др., 2006). Очевидно, комплекс теньковок пережил длительную историю расселения из нескольких рефугиумов (Назаренко, 1982, 1985), и ряд форм встречается друг с другом в зонах вторичного контакта. Одна из таких зон расположена на Кавказе, где *Ph. lorenzii* (представитель группы «коричневых» центральноазиатских теньковок) симпатрична с кавказской формой европейской теньковки — *Ph. collybita caucasicus*, представителем группы европейских «зелёных» теньковок, отличающейся от восточно-европейской формы (*Ph. c. abietinus*) рядом особенностей окраски (Лоскот, 1991). Известно, что *lorenzii*, как и другие «коричневые» формы теньковок, используют в пении ноты как с нисходящей, так и с восходящей частотной модуляцией, в то время как в песнях «зелёных» форм, в том числе *caucasicus* и *abietinus*, ноты с восходя-

щей частотной модуляцией полностью отсутствуют (Helbig et al., 1996) (рис. 1).

Первоначально считалось, что *lorenzii* и *caucasicus* географически разобщены (Stegmann, 1934), но затем было показано, что в период размножения обе формы встречаются в одних и тех же районах, хотя в их распространении наблюдается вертикальный викарнат: *lorenzii* гнездится в субальпике, в то время как *caucasicus* населяет лишь нижний лесной пояс (Чунихин, 1962)<sup>1</sup>. Местообитания двух форм в гнездовой период могут перекрываться за счёт инверсии вертикальных зон (Аверин, Насимович, 1938). В целом ряде регионов на Северо-Западном и Центральном Кавказе были обнаружены смешанные поселения и редкая гибридизация (Марова, 1991), причём одно из смешанных поселений *caucasicus* и *lorenzii* было найдено всего в нескольких десятках километров от района проведения данной работы, на плато Абаго (Марова, 2002). Непосредственно в районе настоящих исследований, на г. Аишха, почти 100 лет тому назад князь А.Е. Кудашев (1916) встречал оба вида пеночек, поэтому одной из целей нашей работы было подробное обследование данного района для локализации возможных смешанных поселений *lorenzii* и *caucasicus*. Другая цель состояла в сборе данных по экологии и вокализации самой

<sup>1</sup> Отметим, что такой характер взаимного распределения близких форм славковых не представляет собой исключения в Палеарктической фауне. Примерами могут служить тусклая и северная зарнички (*Ph. humei* — *Ph. inornatus*), западная и восточная зелёные пеночки (*Ph. trochiloides viridanus* — *Ph. t. plumbeitarsus*) (Marova, 1998; Kovylov et al., 2010; Ковылов и др., 2012); гималайская и китайская пеночки (*Ph. affinis* — *Ph. subaffinis*) (Alström, Olsson, 1992).

## ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПЕСНИ КАВКАЗСКОЙ ПЕНОЧКИ

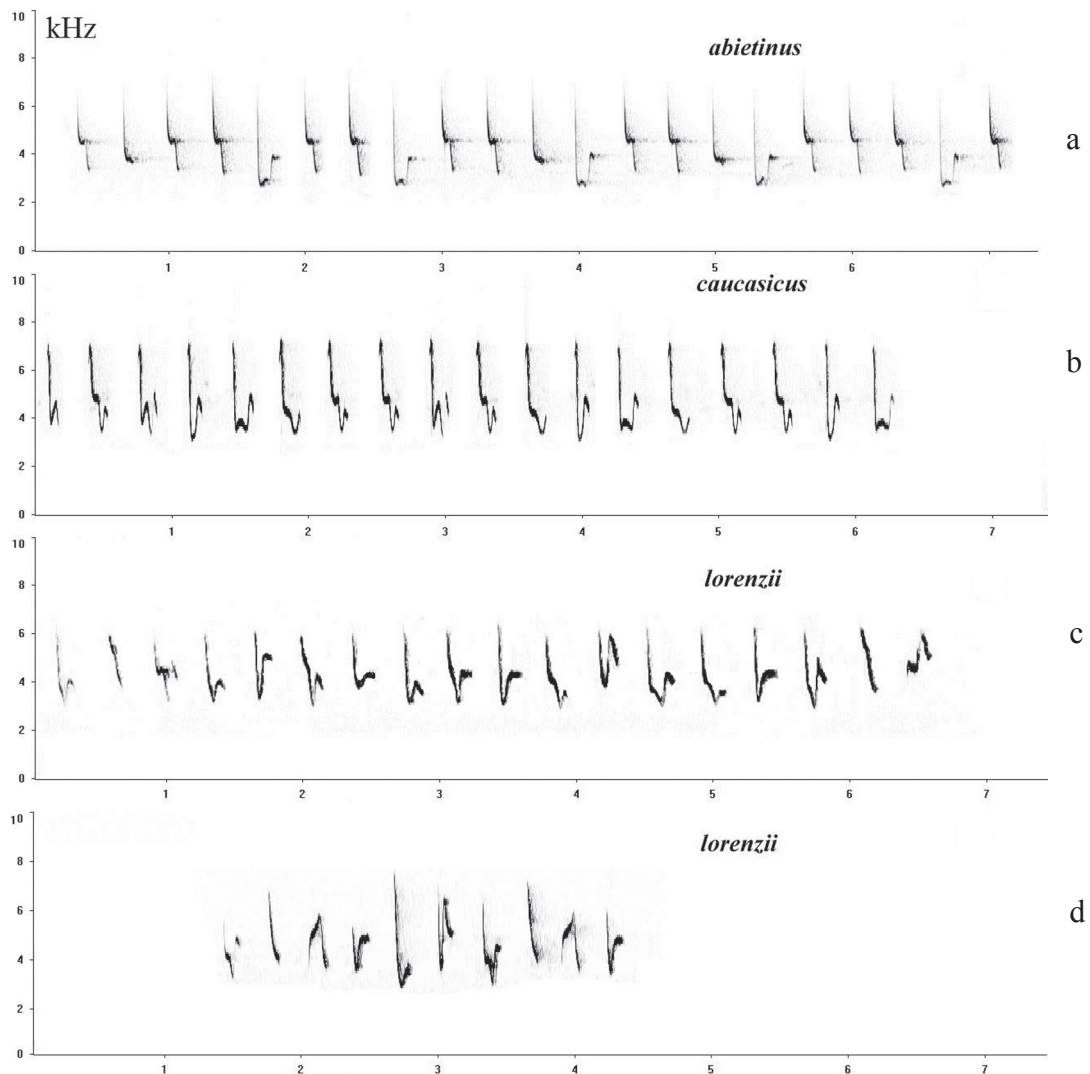


Рис. 1. Песни теньковок. «Зелёные» формы: а — *abietinus* (Московская обл., май 2004 г., запись И.М. Маровой), б — *caucasicus* (Северная Осетия, ущелье Суадаг, май 1991 г., запись И.М. Маровой); «коричневые» формы *lorenzii*: в — Кавказ, Кавказский заповедник, июнь 2007 г., запись Д.А. Шипиловой, и г — Тебердинский заповедник, май 1984 г., запись И.М. Маровой.

Fig. 1. Territorial songs of Chiffchaffs. "Green" forms: а — *abietinus* (Moscow Region, May, 2004, recorded by I.M. Marova), б — *caucasicus* (Northern Ossetia, Suadag, May 1991, recorded by I.M. Marova); "brown" form *lorenzii*: в — Caucasian Nature Reserve, June 2007, recorded by D.A. Shipilina, and г — Teberda Nature Reserve, May 1984, recorded by I.M. Marova.

*lorenzii*, поскольку этот вид до сих пор изучен лишь поверхностно. Таким образом, мы ставили перед собой следующие задачи:

— выяснить, не является ли популяция на г. Аишха смешанной, т.е. присутствуют ли в ней только особи *lorenzii*, или же встречаются также особи *caucasicus*.

— изучить структуру поселения *lorenzii*: высотное и биотопическое распределение и плотность.

— составить «вокальный портрет» популяции на основе характеристик индивидуальных репертуаров самцов *lorenzii* и проанализировать

степень их сходства в зависимости от расстояния между индивидуальными территориями.

### Материал и методы

**Картирование территорий и запись пения.** Мы обследовали поселение кавказской пеночки на южном и юго-западном склонах г. Аишха (рис. 2). Наблюдения и запись пения проводили во II декаде июня 2007 г. в Кавказском биосферном заповеднике вдоль дороги протяжённостью 5 км от кордона Пслух



Рис. 2. Местобитания *lorenzii* на юго-западном склоне горы Аишха, Кавказский заповедник, Северный Кавказ. Фото Д.А. Шипилиной.

Fig. 2. Habitats of *lorenzii* on the southwest slope of Aishcha Mt., Caucasian Nature Reserve, Northern Caucasus. Photo D.A. Shipilina.

(998 м над ур. м.) до перевала Аишха (2493 м над ур. моря). Пение теньковок в поселении записывали в течение 3–5 мин. на минидисковый рекордер Sony Walkman MZ-RH с выносным конденсаторным микрофоном Phillips SBC ME 570. Записаны песни 15 самцов. После записи пения наблюдали за перемещениями данного самца, регистрируя точки пения с помощью навигатора GPS (Garmin RINO 110). Таким способом закартированы 11 территорий. Нанесение точек на карту, подсчёт площади участков самцов и расстояний между ними выполнены в программе ArcView.

**Анализ фонограмм.** Для каждого элемента (ноты) песни измеряли максимальную и минимальную частоты (частотный диапазон) и длительность нот. Всего были измерены 270 нот. Для измерения длительности строф (песни) для каждого самца использованы фонограммы длительностью 1 мин. (8–10 песен). Измерены 130 строф от 15 самцов.

Индивидуальный репертуар самцов изучали путём составления каталогов нот для

каждой особи. Для составления каталогов нот (словарей) для каждого самца использовали фонограммы максимальной длительности (3 мин.). Степень сходства индивидуальных репертуаров самцов подсчитывали при помощи модифицированного индекса Жаккара (индекс Жаккара-Нордхагена):  $c/(a+b+c)$ , где  $c$  — число общих нот (вокальных элементов) в репертуарах двух самцов,  $a$  и  $b$  — число уникальных нот для каждого из них.

Для выяснения зависимости сходства репертуаров самцов от удалённости их территорий в программе ArcView были вычислены координаты центров территорий и посчитаны расстояния между ними. Центром территории считали геометрический центр многоугольника, получившегося при соединении точек пения. Зависимость степени общности индивидуальных репертуаров самцов от расстояния между центрами их территорий оценивали путём вычисления коэффициента корреляции между соответствующими матрицами при помощи Mantel-теста. Обработку фонограмм производили в программе Syrinx, статистическую обработку данных — в программах STATISTICA 6.0 и PAST 2.13.

## Результаты

### Вертикальное и биотопическое распределение

В районе наших исследований с увеличением абсолютной высоты последовательно сменяют друг друга широколиственный лес из бука (*Fagus orientalis*) и ольхи (*Alnus* sp.), смешанный лес из бука и пихты (*Abies normanniana*), криволесье из берёз (*Betula litwinowi*, *B. raddeana*) и клёна ложноплатанового (*Acer pseudoplatanus*) и разнотравные луга альпийского пояса. Теньковки населяли только субальпийскую зону от высот 1800 м над ур. м., представленную берёзовым криволесьем, либо кленовым мелколесьем с примесью берёзы и рябины (*Sorbus aucuparia*) и густыми зарослями кавказского рододендрона (*Rhododendron caucasicum*). Большинство особей обитали на границе с альпийской зоной на высоте около 2000 м над ур. м. Ниже, ни в широколиственных, ни в хвойно-широколиственных лесах они не гнездились. Лишь один самец *lorenzii* был встречен в зоне широколиственного леса на высоте 1700 м над ур. м.

Таблица 1

Основные параметры нот в песне *lorenzii* в популяции на горе Аишха в Кавказском заповеднике ( $n = 270$ )

Table 1

Basic parameters of the notes in the songs of birds in *Aishcha lorenzii* population in the Caucasian Nature Reserve ( $n = 270$ )

Параметры песни Song characteristics	$M \pm m$	lim
Длительность элементов (нот) в песне, с Note length in the song, s	$0.115 \pm 0.003$	0.08–0.15
Диапазон частот, кГц Frequency range, kHz	$2.83 \pm 0.143$	1.3–4.1
Максимальная частота, кГц Maximum frequency, kHz	$6.49 \pm 0.07$	5.6–7.1
Минимальная частота, кГц Minimum frequency, kHz	$3.66 \pm 0.12$	2.6–4.8

### Состав и плотность популяции

Анализ полученных фонограмм свидетельствует о том, что в месте нашей работы в обследованном диапазоне высот обитают только *lorenzii*, форма *caucasicus* не отмечена.

На южном и юго-западном склонах г. Аишха (рис. 2) поселение кавказской пеночки характеризовалось высокой плотностью: на маршрут протяжённостью 1 км приходилось до 7 пар. В качестве песенных постов самцы выбирают несколько наиболее высоких деревьев. Территории часто вытянуты вдоль по склону в линию, т.к. особенно охотно *lorenzii* поселяются вдоль троп и ручьёв. Площади территорий самцов, по данным наших измерений, варьировали очень сильно (от 33 до 6131 м<sup>2</sup>), в ср.  $1289 \pm 1790$  м<sup>2</sup> ( $n = 11$ ).

На территориях 7 самцов были отмечены самки.

### Особенности вокализации *lorenzii*

Кавказские теньковки начинают активно петь в конце апреля или в начале мая, вскоре происходит образование пар (Чунихин, 1962). Репродуктивный период сильно растянут — в субальпике размножение начинается на 10–14 дней позже, чем в нижней части лесного пояса (Марова, 2002).

В период нашей работы самцы продолжали интенсивно рекламировать территории: они пели большую часть светового дня, замолкая лишь при сильном дожде или тумане. Время непрерывного пения на одном и том же песенном посту может достигать 17–18 мин.

В роли элементарной фонетической единицы рекламной вокализации кавказской пеночки выступают ноты (элементы) — монолитные и довольно короткие тональные импульсы, изображаемые на сонограмме в виде отдельных сплошных фигур (рис. 1). Ноты группируются в акустические кон-

струкции следующего уровня — строфы (в сущности, у теньковки каждая строфа представляет собой отдельную песню). Строфы имеют продолжительность  $2.8 \pm 0.7$  сек. ( $n = 130$ ), включают от 4 до 23 нот и разделены чётко обозначенными промежутками, которые обычно заполнены характерными вставочными элементами — тихими, монотонными звуками с очень равномерной эмиссией на частоте около 4.5 кГц. Основные частотно-временные параметры нот в песне *lorenzii* приведены в табл. 1.

На слух песня *lorenzii* отличается от песни *caucasicus* и от песни *abietinus* несколько более быстрым темпом (т.е. более короткими паузами между нотами) и более короткими строфами. Ещё С.П. Чунихин (1962) писал, что *lorenzii* «обрывает» песню чаще, чем европейские теньковки.

### Вокальный портрет популяции *lorenzii* и индивидуальные репертуары самцов

Примеры каталогов нот индивидуальных репертуаров двух самцов представлены на рис. 3. На основе индивидуальных каталогов 15 самцов был составлен совокупный каталог нот — «словарь» для всей популяции. Он включает 27 разных нот (табл. 2). В зависимости от характера начальной модуляции ноты можно разделить на две большие группы: нисходящие и восходящие. Нисходящие ноты (№№ 1–5 и 10–27) начинаются с кратковременного (около 5 мсек.) падения частоты, которое для разных нот может составлять от 1.72 до 4.06 кГц. Ноты №№ 3, 5, 13, 15–19 на этом участке имеют дополнительное «коленце». На втором участке нисходящих элементов (который присутствует почти во всех нотах) происходит увеличение частоты, более медленное (от 80 до 120 мсек.), чем её падение на предшествующем участке. По величине

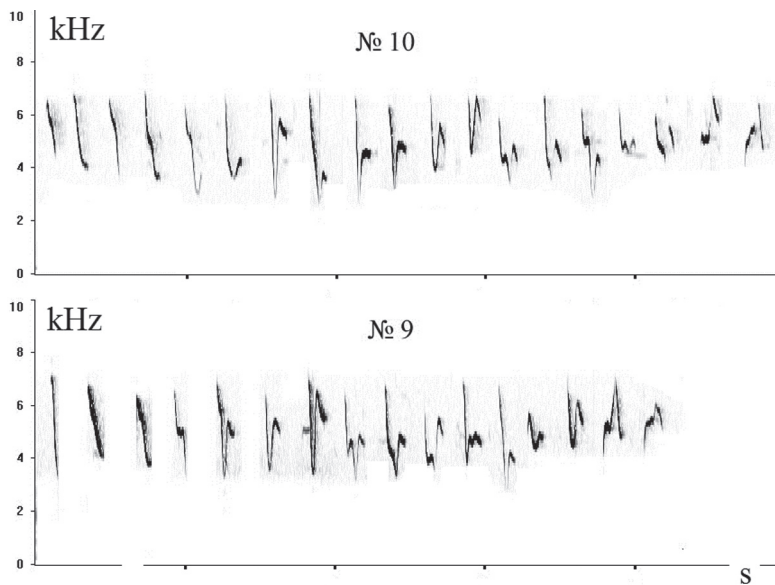


Рис. 3. Каталоги нот репертуаров двух самцов *lorenzii* (самцы №№ 9 и 10), популяция на горе Аишха (Кавказский заповедник, Северный Кавказ).

Fig. 3. Note repertoire of two *lorenzii* males (Nos. 9 and 10) from the Aishcha population, Caucasian Nature Reserve, Northern Caucasus.

не этого восходящего участка ноты делятся на 3 группы: увеличение составляет не более  $\frac{1}{4}$  от первоначального падения (например, ноты №№ 3, 11, 12, 13), увеличение приблизительно равно  $\frac{1}{2}$  первоначального падения (ноты №№ 16–18, 21, 22, 25), увеличение равно или почти равно первоначальному падению (ноты №№ 24, 26, 27). Последняя группа нот часто присутствует в песнях *lorenzii* и интересна тем, что среди других «коричневых» теньковок она специфична для *sindianus*, но отсутствует в репертуаре *tristis* (Ильина с соавт., в подготовке). Восходящие ноты (№№ 6–9) состоят из трёх участков: первоначально происходит увеличение частоты на 1.4–1.7 кГц, после чего частота незначительно падает ( $< 0.5$  кГц), далее следует переменный участок: может наблюдаться повторное увеличение и/или уменьшение частоты. Такие ноты в различных сочетаниях были отмечены у 12 из 15 самцов (не встречены в репертуарах самцов №№ 6, 13 и 14), именно они характерны для *lorenzii* и отличаются этот вид от всех европейских теньковок, в том числе и от формы *caucasicus*.

Для того, чтобы проверить, были ли при записи учтены все используемые данным самцом ноты песни, т.е. исчерпан ли его репертуар, мы построили накопительные графики, на которых показана динамика ввода новых типов нот по ходу вокальной сессии (рис. 4).

Для всех особей график имеет сходный вид: в нескольких первых строфах идёт быстрое увеличение разнообразия нот, после чего кривая выходит на плато, т.е. в последующих строфах новые ноты не добавляются, а создаются комбинации из уже использованных ранее. Число нот, присутствующих в песне кавказской теньковки, варьирует от 5 до 17, а для получения полного разнообразия нот, т.е. полного репертуара каждого самца, необходимо проанализировать не менее 9 строф песни (фонограммы длительностью не менее 1 мин.).

Разнообразие нот, используемых *lorenzii*, и их встречаемость в песнях разных самцов в изученной нами популяции отражено в таблице 2. Каждая нота может встретиться в песне 1–10 самцов. Наиболее редкими оказались ноты №№ 4, 9, 20, 24 (среди них присутствуют как нисходящие, так и восходящие). Чаще других встречались в репертуаре самцов изученной популяции ноты с нисходящей частотной модуляцией №№ 2, 14, 15, 18, 22.

Степень сходства репертуаров между особями в популяции, оцененная попарным сравнением нот при помощи индекса Жаккара-Нордхагена, представлена в таблице 3. В среднем одинаковые ноты в песнях разных самцов поселения составили 17%, с минимумом и максимумом 0 и 42.9%. Дистанции

Таблица 2

Совокупный репертуар нот в песнях *lorenzii* и их встречаемость у отдельных самцов популяции на горе Аишха в Кавказском заповеднике. Цифра «1» в выделенной ячейке обозначает присутствие данной ноты в репертуаре самца

Table 2

Cumulative repertoire of notes in *lorenzii* songs and their occurrence in individual males of the *Aishcha* population (Caucasian Nature Reserve). Figure "1" in the shaded cell: presence of the note in male's repertoire

Номера самцов / Male No.		Сонোগраммы и номера отдельных нот, их присутствие в индивидуальных репертуарах Sonograms and No. of selected notes and their occurrence in males' repertoires																													
Число нот в репертуаре самца Number of notes in male repertoire		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	26	27			
1	13	1					1			1			1			1			1			1			1			1			
2	14	1				1	1	1	1			1						1	1	1	1	1	1	1				1			
3	10	1						1				1						1	1	1		1			1				1		
4	9	1						1				1					1	1	1			1			1				1		
5	10							1				1					1	1	1			1			1				1		
6	6																1				1								1		
7	5									1											1								1		
8	13	1								1			1					1	1	1	1	1	1	1				1			
9	17	1								1			1					1	1	1	1	1	1	1	1				1		
10	8	1																1	1	1			1						1		
11	6	1								1													1							1	
12	5	1																					1							1	
13	7																	1	1	1			1						1		
14	12									1								1	1	1			1						1		
15	7																						1							1	
Total	3	10	5	2	4	5	5	4	5	2	5	3	3	7	8	8	7	6	8	4	2	9	10	5	1	5	5	5	6		

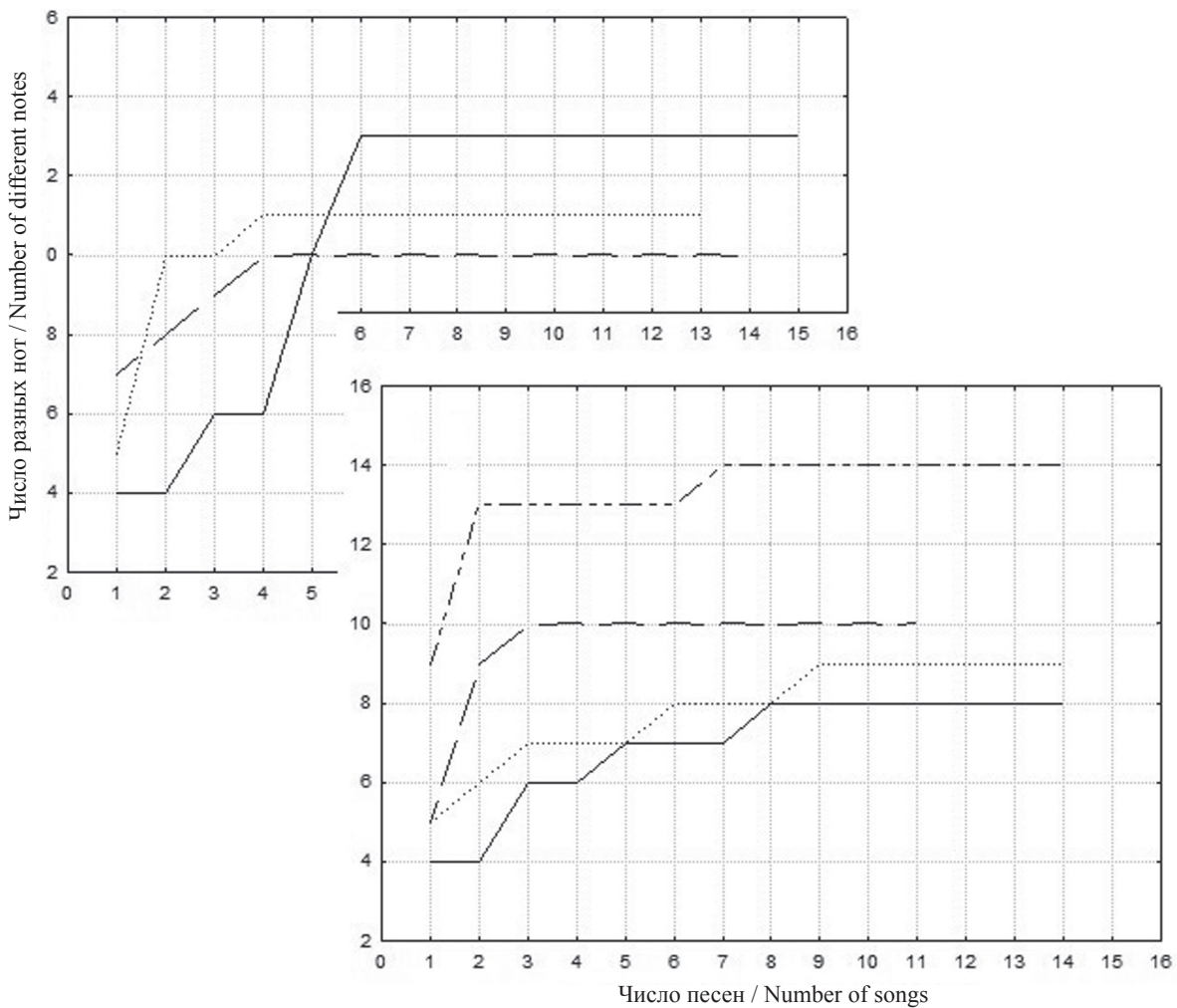


Рис. 4. Динамика накопления новых типов нот по ходу вокальной сессии для 7 разных самцов *lorenzii* из популяции на горе Аишха, Кавказский заповедник, Северный Кавказ;  $x$  — число исполненных песен,  $y$  — число новых нот; каждая линия на графике соответствует одному самцу.

Fig. 4. Dynamics of accumulation of new types of notes in vocal sessions of *lorenzii* males in Aishcha population, Caucasian Nature Reserve, Northern Caucasus;  $x$  — the number of songs,  $y$  — the number of new notes; each line corresponds to one male.

между центрами территорий самцов в поселении кавказской пеночки на г. Аишха показаны в таблице 4. Нам не удалось обнаружить достоверной корреляции между степенью сходства репертуаров самцов (процентом общих нот) и расстоянием между их территориями. Коэффициент корреляции соответствующих матриц равен  $-0.02$  при  $P = 0.56$  (Mantel-тест, 5000 повторных вычислений). Например, расстояние между центрами территорий самцов №№ 10 и 12 (не имеющих одинаковых нот в репертуаре) составило всего 122.6 м, в то время как расстояния между территориями самцов №№ 3 и 8 и №№ 7 и 12, имеющими примерно 30% общих нот, превышало 800 м. Другими словами, самцы-соседи не копируют песни друг друга.

## Заключение

Мы уже упоминали о том, что непосредственно на г. Аишха около 100 лет назад «...в зоне низкорослого лиственного леса, постепенно переходящего в кустарник» были отмечены обе формы теньковок — *lorenzii* и *caucasicus* (Кудашев, 1916). В сопредельных районах Главного Кавказского хребта ранее нами также были найдены области симпатрии двух форм. Так, в другой части Кавказского заповедника, на плато Абаго вдоль размытой границы берёзово-пихтового леса и берёзового криволесья, мы обнаружили плотное поселение теньковок на высоте около 1700 м над ур. м. Отловы показали, что гнездовые территории *lorenzii* и *caucasicus* здесь соприкаса-

Таблица 3

Степень сходства репертуаров самцов *lorenzii*, оцененная при помощи индекса Жаккара-Нордхагена (в %), в популяции на г. Аишха в Кавказском заповеднике

Table 3

Repertoire similarity (%) of different *lorenzii* males in the Aishcha population (Caucasian Nature Reserve) estimated by Jaccard-Nordhagen factor

Особь/male	№ 1	№ 2	№ 3	№ 4	№ 5	№ 6	№ 7	№ 8	№ 9	№ 10	№ 11	№ 12	№ 13	№ 14
№ 2	18.5													
№ 3	17.4	25.0												
№ 4	4.5	21.7	21.0											
№ 5	8.7	12.5	20.0	31.6										
№ 6	10.5	10.0	12.5	13.3	12.5									
№ 7	5.6	5.3	13.3	0	13.3	0								
№ 8	19.2	29.6	30.4	18.2	13.0	10.5	11.1							
№ 9	23.3	29.0	29.6	26.9	25.9	17.4	4.5	33.3						
№ 10	23.8	31.8	27.8	17.6	16.7	14.3	0	19.0	24.0					
№ 11	21.0	25.0	31.2	13.3	12.5	8.3	0	21.0	17.4	42.9				
№ 12	11.1	0	6.7	0	6.7	0	30.0	11.1	9.1	0	0			
№ 13	20.0	19.0	17.6	18.8	17.6	15.4	8.3	15.0	25.0	20.0	15.4	8.3		
№ 14	16.0	19.2	31.8	28.6	22.7	16.7	11.8	28.0	27.6	30.0	22.2	11.8	21.1	
№ 15	5.0	23.8	29.4	12.5	11.8	15.4	16.7	25.0	20.8	13.3	15.4	8.3	21.4	21.1

Таблица 4

Расстояния (в метрах) между центрами территорий самцов в поселении *lorenzii* на г. Аишха в Кавказском заповеднике

Table 4

Distances (in meters) between the centers of the territories of *lorenzii* males in the Aishcha population (Caucasian nature Reserve)

Особь / male	№ 3	№ 5	№ 6	№ 7	№ 8	№ 9	№ 10	№ 12	№ 13	№ 14
№ 5	71									
№ 6	172	103								
№ 7	225	287	389							
№ 8	805	833	851	883						
№ 9	930	966	997	973	178					
№ 10	726	773	823	737	265	253				
№ 12	841	885	929	859	230	144	122			
№ 13	196	267	368	87	795	887	654	776		
№ 14	123	173	273	120	882	991	770	889	140	
№ 15	965	996	1018	1027	167	93	331	234	940	1036

лись. Ниже по склону, в средней части лесного пояса, в зоне постепенного перехода букового леса в пихтовый с примесью клёнов и берёзы гнездились *caucasicus*, причём их численность составляла не менее 3–4 пар на 1 км маршрута (Марова, 1991, 2002). Хотя в 2007 г. в обследованном районе на г. Аишха *caucasicus* ни в одном из сходных биотопов не найдена, интересно отметить, что доля нот с восходящей

частотной модуляцией в словаре теньковок с г. Аишха исключительно низка — лишь 4 из 27 (табл. 2). В других популяциях *lorenzii*, например, в популяции из долины р. Теберды, такие ноты встречаются существенно чаще (см. рис. 1 а, б). Не исключено, что это свидетельство «шлейфа» симпатрии и/или гибридизации *lorenzii* с *caucasicus* в данном районе (подробнее Marova et al., в печати).



Высокая плотность поселения кавказских пеночек, обнаруженная нами на г. Аиш-ха, характерна для этого вида повсеместно. Например, по нашим данным, в 1986–1991 гг. плотность поселений *lorenzii* в Северной Осетии (Касарское, Цейское ущелья, урочище Шуби, пойма р. Ардон, 1200–1300 м над ур. м.) достигала 10 пар на 1 км, а в долине р. Теберды (1100–1200 м над ур. м.) — 15 пар на 1 км (Марова, 2002). Эта особенность популяционной структуры отличает кавказскую пеночку как от *abietinus* и *caucasicus*, так и от сибирской теньковки (*tristis*), поселения которых, за редкими исключениями, характеризуются более низкой плотностью и более крупными гнездовыми территориями (Schönfeld, 1980; Piotrowska, Weselowski, 1989; Weselowski, Tomialojc, 1995; Марова, 2006; Марова, Алексеев, 2008).

Для песни кавказской пеночки характерны восходящие ноты, присущие и другой «коричневой» центрально-азиатской форме — *sindianus*, а также сибирской теньковке *Ph. (s.)? tristis*. Отметим, что по сравнению с таковой у *tristis* песня *lorenzii* имеет более медленный темп и кажется менее слитной за счёт меньшего числа восходящих нот. Наибольшее сходство по синтаксису песни выявлено между *lorenzii* и *sindianus* (Martens, Hänel, 1981), причём сравнение было проведено только с *sindianus*, записанными в Гималаях (Ладак). Сравнение вокализации *lorenzii* с *sindianus*, записанными на Западном Памире — существенно более близкой к Кавказу части ареала — свидетельствует о несомненном глубоком сходстве частотно-временных и синтаксических характеристик песни этих двух форм и об их близком родстве. Этот вопрос будет рассмотрен нами в отдельной работе.

### Благодарности

Работа была выполнена во время полевой практики студентов Биологического факультета МГУ в Кавказском заповеднике в 2007 г. Мы глубоко признательны руководителю практики Н.А. Формозову. Мы благодарны А.И. Куртовой за помощь в сборе полевого материала, В.В. Фёдорову и И.В. Глушкову за помощь в работе с картографической программой ArcView, а также В.В. Иваницкому за консультации в процессе обработки материала. Мы благодарим И.А. Володина за

обстоятельное обсуждение рукописи и доброжелательные конструктивные замечания. Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 07-04-01363.

### Литература

- Аверин Ю.В., Насимович А.А. 1938. Птицы горной части Северо-Западного Кавказа. — Тр. Кавказского гос. заповедника, вып. 1. Майкоп, с. 5–56.
- Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю. 2006. Список птиц Российской Федерации. М: 281 с.
- Ковылов Н.С., Марова И.М., Иваницкий В.В. 2012. Изменчивость песни и окраски оперения западной (*Phylloscopus trochiloides viridanus*) и восточной (*Ph. t. plumbeitarsus*) форм зелёной пеночки на пространстве их ареалов и в зоне симпатрии: верна ли гипотеза кольцевого видообразования. — Зоол. журн., 91 (6): 702–713.
- Кудашев А.Е. 1916. Предварительный список птиц, наблюдавшихся мною в Сочинском округе Черноморской губернии. — Орнитологический вестник, 4: 229–239.
- Ильина И.Ю., Квартальнов П.В., Марова И.М. Особенности вокализации горной теньковки (*Phylloscopus sindianus*) и её родственные связи (рукопись).
- Лоскот В.М. 1991. Новый подвид пеночки-теньковки (*Aves, Sylviidae*) с Кавказа. — Вестник зоологии, 3: 76–77.
- Марова И.М. 1991. Новые данные об экологии и распределении восточноевропейской и кавказской теньковок. — Мат-лы 10 Всесоюз. орнитол. конф., ч. 2. Стеновые сообщения, кн. 2. Минск, с. 58–60.
- Марова И.М. 2002. Пространственные, экологические и репродуктивные отношения между зелёными и коричневыми формами теньковок в зонах вторичного контакта на Кавказе. — Птицы Южной России. Мат-лы Междунар. орнитол. конф. «Итоги и перспективы развития орнитологии на Северном Кавказе в XXI веке». Тр. Тебердинского гос. биосферного заповедника, вып. 31. Ростов-на-Дону, с. 139–142.
- Марова И.М. 2006. Распределение вокальных диалектов сибирской *Phylloscopus collybita tristis* и восточноевропейской *Ph. collybita abietinus* теньковок в зоне симпатрии на Южном Урале. — Орнитологические исследования в Северной Евразии. Мат-лы Междунар. орнитол. конф. Ставрополь, с. 240–242.
- Марова И.М., Алексеев В.Н. 2008. Структура населения и распределение вокальных диалектов пеночки-теньковки (*Phylloscopus collybita*) на Южном Урале. — Тр. Южно-Уральского природного гос. заповедника, вып. 1. Уфа, с. 306–318.
- Назаренко А.А. 1982. О фаунистических циклах (вымирание — расселение — вымирание ...) на примере дендрофильной орнитофауны Восточной Палеарктики. — Журнал общей биологии, 43 (6): 823–835.
- Назаренко А.А. 1985. Некоторые историко-биогеографические проблемы, связанные с Гималаями (на примере дендрофильной орнитофауны). — Журнал общей биологии, 46 (1): 41–54.
- Чунихин С.П. 1962. О систематике и экологии кавказской теньковки (*Phylloscopus collybita lorenzii*). — Зоол. журн., 41 (6): 954–956.

- Alström P., Olsson U. 1992. On the taxonomic status of *Phylloscopus affinis* and *Phylloscopus subaffinis*. — Bull. B.O.C. 112 (2): 111–125.
- del Hoyo J., Elliott A., Christie D.A. (eds.). 2006. Handbook of the birds of the World. Vol. 11. Old World Flycatchers to Old World Warblers. Barcelona. 798 p.
- Helbig A.J., Martens J., Seibold I., Henning F. 1996. Phylogeny and species limits of the Palearctic Chiffchaff *Phylloscopus collybita* complex: mitochondrial genetic differentiation and bioacoustic evidence. — Ibis, 138: 650–666.
- Kovylov N., Marova I., Ivanitskii V., N. Alekseev V. 2010. New data on the interrelations between western (*Phylloscopus trochiloides viridanus*) and eastern (*Ph. tr. plumbeitarsus*) greenish warbler in the south of Siberia. — Abstracts of 25th International Ornithol. Congress, Campos do Jordao, Brazil, 22–28 August 2010. Campos do Jordao, p. 802.
- Marova I.M. 1998. Zones of secondary contact and the earlier stages of speciation in Palearctic Warblers (*Phylloscopus*; Sylviidae). — Abstracts of 22 International Ornithol. Congress, Durban, 18–23 August 1998. Durban, p. 405.
- Marova I.M., Shipilina D.A., Kvartalnov P.V., Ivanitskii V.V. Geographical variation of chiffchaff's song over the range of Common (*Phylloscopus collybita abietinus*), Siberian (*Ph. c. tristis*) and Caucasian (*Ph. c. caucasicus*) subspecies. (in prep.)
- Martens J., Hänel S. 1981. Gesangsformen und Verwandtschaft der asiatischen Zilpzalpe (*Phylloscopus collybita abietinus* und *Ph. c. sirdianus*). — J. für Ornithologie, 122 (4): 403–427.
- Piotrowska M., Weselowski T. 1989. The breeding ecology and behaviour of the chiffchaff *Phylloscopus collybita* in primeval and managed stands of Bialowieza Forest (Poland). — Acta Ornithologica, 25 (1): 25–76.
- Schönfeld M., 1980. Der Weidenlaubsänger *Phylloscopus collybita*. Die Neue Brehm-Buescherei. Wittenberg Lutherstadt. 136 S.
- Stegmann B.K. 1934. Über die systematische Stellung von *Phylloscopus lorenzii* (Lorenz). — Ornithol. Monatsberichte, 42 (3): 76–77.
- Weselowski T., Tomialojc L. 1995. Ornithologische Untersuchungen im Urwald von Bialowiezja — eine Übersicht. — Der Ornithologische Beobachter, 92: 111–146.

## Habitats, population structure and individual song variability in the Caucasian Chiffchaff (*Phylloscopus lorenzii*) at the Northern Caucasus, Russia

D.A. Shipilina, I.M. Marova

Department of Vertebrate Zoology, Biological Faculty, Moscow State University, Vorobyovy Gory, Moscow, 119991; e-mail: [daria.shipilina@gmail.com](mailto:daria.shipilina@gmail.com); [collybita@yandex.ru](mailto:collybita@yandex.ru)

### Summary

Altitudinal distribution, population density, habitat preferences and individual song variability of *Phylloscopus lorenzii* was studied in the Caucasus Nature Reserve, the Northern Caucasus, Krasnodarsky kray, in June 2007. *Phylloscopus lorenzii* inhabit only the upper forest and subalpine belts, but do not breed below 2000 m a. s. l. neither in a broad-leaved forest, nor in a mixed coniferous-broadleaved one. The highest density was found at altitudes of 2000–2490 m a. s. l. at the border of the subalpine and alpine belts in low birch and maple forests. Individual song repertoires of 15 males in one of the bird settlements consisted of 5–17 notes with 27 different notes in total recognized in the settlement. The degree of similarity between individual song repertoires of these males estimated by a pairwise comparison of same notes with help of the Jaccard-Nordhagen index varied from 0 to 42.9% (mean 17%). There was no a significant correlation between the repertoire similarity and distance between male territories (Spearman,  $R = -0.03$ ,  $n = 55$ ). In spite of existence of sympatric settlements of *Ph. lorenzii* and *Ph. caucasicus* in this and adjacent areas of the Northern Caucasus (Kudashev, 1916; Marova, 2002), presence of *Ph. caucasicus* was not revealed in the study area in 2007. However, presence of only few notes with ascending frequency modulation in songs of *Ph. lorenzii* may indicate sympatry of this species and/or hybridization with *Ph. caucasicus* in the past.