

СИСТЕМАТИКА / SYSTEMATICS

ГИБРИДИЗАЦИЯ ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ И СИБИРСКОЙ
ТЕНЬКОВОК (*PHYLLOSCOPUS COLLYBITA ABIETINUS* — *PH. C.*
TRISTIS): КОМПЛЕКСНЫЙ АНАЛИЗ ЗОНЫ СИМПАТРИИ НА
ЮЖНОМ УРАЛЕ

И.М. Марова¹, Д.А. Шипилина¹, В.В. Фёдоров, В.Н. Алексеев²,
В.В. Иваницкий¹

¹ Кафедра зоологии позвоночных, Биологический факультет МГУ, Воробьёвы горы, Москва, 119991, Россия; e-mail: collybita@yandex.ru

² Южно-Уральский государственный природный заповедник, пос. Реветь, Белорецкий р-н, Республика Башкортостан; 453560, Россия; e-mail: vnalekseev@mail.ru

Ключевые слова: пеночка-теньковка, гибридизация, зона симпатрии

Key words: European and Siberian Chiffchaff, hybridization, sympatry area

Памяти В.В. Леоновича

Введение

Зоны вторичных контактов и гибридизации у птиц издавна привлекают к себе внимание орнитологов и эволюционистов (Barton, Hewitt, 1985; Крюков, 1989; Панов, 1989). Современный этап исследований в этой области отмечен синтезом разных подходов: морфологических, генетических и биоакустических. Применение методов биоакустики служит неперенным условием при изучении процессов гибридизации у певчих птиц с их сложной системой акустической сигнализации. Интересен вопрос о том, изменяется ли пение у видов в области их вторичного контакта по сравнению с аллопатричными популяциями? Нередко в зонах симпатрии происходит сближение характеристик вокализации двух форм (феномен «смешанного пения») (Thielke, 1986; Рубцов, 2007). Известно и обратное явление — усиление различий в песнях в зонах симпатрии (Eriksson, 1991). Но песня имеет двойственную природу и включает как врождённую основу, так и компоненты, приобретаемые за счёт обучения (Catchpole, Slater, 1995). Способность певчих птиц перенимать напевы у других видов затрудняет использование песни в качестве маркера гибридизации и обуславливает

необходимость параллельного изучения фенотипических и генотипических признаков.

Молекулярно-генетические методы открыли совершенно новые перспективы исследований и позволили изучать зоны вторичного контакта и гибридизации с привлечением морфологических, акустических и генетических признаков, взятых в совокупности. Мы использовали этот подход для изучения зоны вторичного контакта восточно-европейской и сибирской теньковок.

Огромный ареал пеночки-теньковки (*Phylloscopus collybita sensu lato*) простирается почти через всю Палеарктику и имеет сложную структуру. В прошлом, по всей видимости, это стимулировало процессы географической дифференциации, которые привели к обособлению множества форм. Некоторые из них ныне гибридизируют в зонах вторичного контакта (Salomon, 1987; Hansson et al., 2000; Helbig et al., 2001; Марова, 2002; Bensch et al., 2002).

Область распространения восточно-европейской теньковки охватывает большую часть Восточной Европы, сибирская теньковка распространена в основном к востоку от Уральского хребта (Степанян, 2003). Две

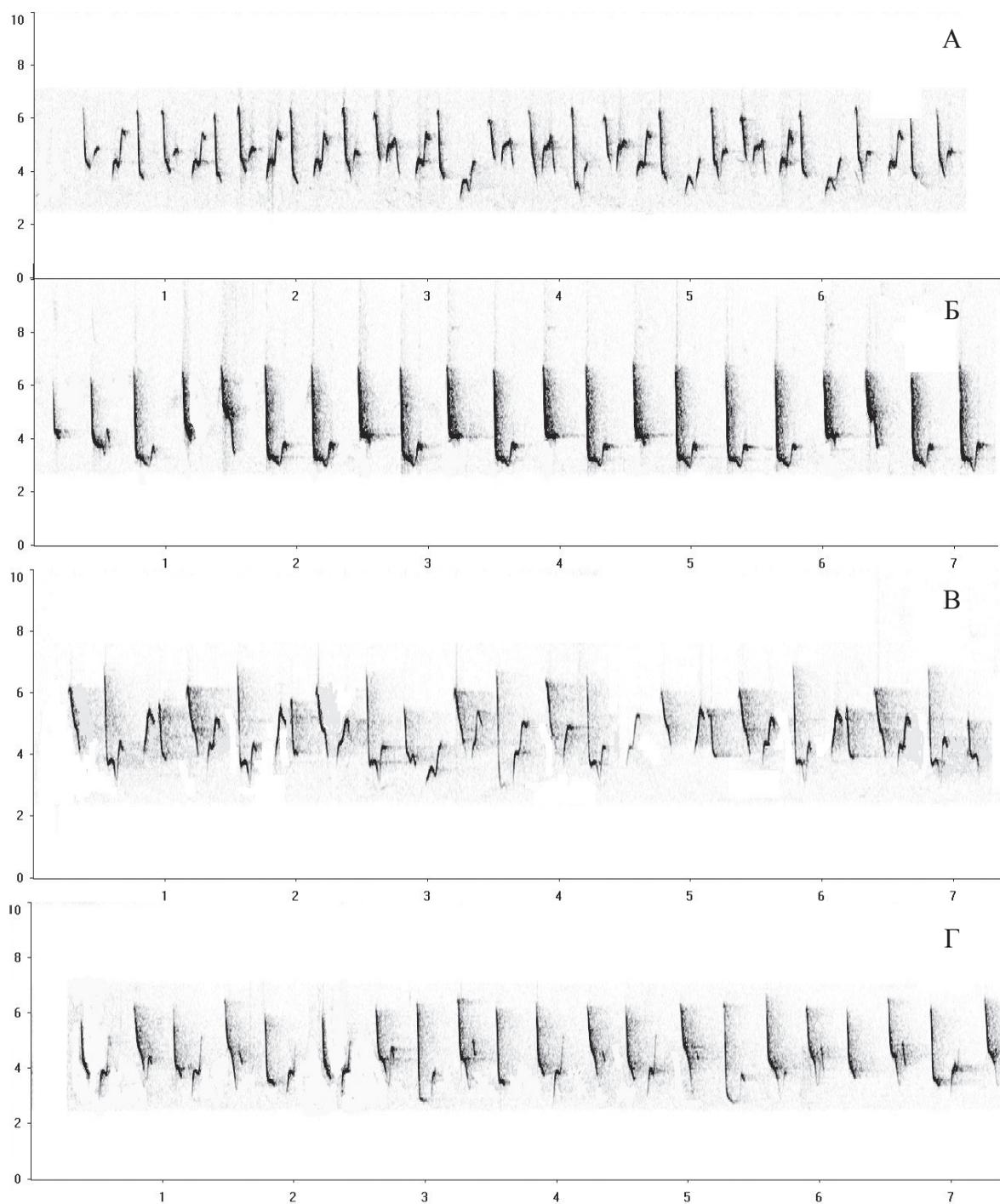


Рис. 1. Типы песен теньковок с Южного Урала. А — сибирская песня; Б — восточно-европейская песня; В и Г — смешанная песня. По вертикальной оси — частота в кГц; по горизонтальной оси — время в секундах.

Fig. 1. Territorial songs of Chiffchaffs from the Southern Ural Mountains.

A — Siberian song, Б — European song, В, Г — mixed songs. X-axis — frequency, kHz; y-axis — time, seconds.

формы различаются деталями окраски оперения и некоторыми размерными признаками (Ticehurst, 1938); молекулярную дивергенцию между ними оценивают в 1.7–2%, что в классе птиц в большей степени соответствует статусу подвидов, нежели видов (Helbig et al., 1996). Восточно-европейская теньковка

носится к группе «зелёных» форм, имеющих липохромовые пигменты в окраске оперения нижней стороны тела. Помимо *abietinus*, в эту группу входят *collybita*, *caucasicus*, *menzberi*, *ibericus*, *canariensis*, *exul*. Сибирская теньковка наряду с формами *lorenzii* и *sindianus* образует группу «коричневых» форм.

Традиционный интерес орнитологов к взаимоотношениям восточно-европейской и сибирской теньковок в немалой степени обусловлен значительными и легко уловимыми на слух различиями в звучании их рекламных песен, что впервые было подмечено ещё Генри Сибомом во время его путешествия на Печору в 1875 г. (Seebohm, 1890).

Песня восточно-европейской теньковки представляет собой ритмичное повторение однотипных нот (рис. 1Б). Песня сибирской теньковки более разнообразна, менее ритмична, исполняется в более быстром темпе, совершенно не похожа на пение других теньковок и напоминает пение москочки (рис. 1А) (Марова, Леонович, 1993). На спектрограммах наиболее заметное различие проявляется в том, что в песне *tristis* в обязательном порядке присутствуют ноты, начальная часть которых содержит отчётливо выраженную восходящую частотную модуляцию. В песнях теньковок, принадлежащих к «зелёным» расам, такие ноты отсутствуют: исполнение каждой ноты начинается с резкого падения частоты (Martens, Meincke, 1989; Марова, Леонович, 1993) (исключение составляет специфическая обособленная на Пиренеях форма *ibericus*). Особи со смешанной песней, многочисленные в зоне контакта двух форм, могут попеременно исполнять чистые «европейские» или «сибирские» строфы (особи «билингвы»), или же «амальгамированную» песню, которая напоминает пение сибирских теньковок, но исполняется более медленно, не ритмично, с «запинками» (рис. 1В, Г). Таких теньковок В.В. Леонович метко называл «испорченными».

Свыше 100 лет прошло с тех пор, как П.П. Сушкин (1897) впервые указал на симпатрию сибирской и восточно-европейской теньковок на Южном Урале, в Уфимской губернии, и высказал предположение об их гибридизации. Позже в этом районе работал С.И. Снигиревский. Он также не исключал возможности интерградации двух форм (Snigirewski, 1931). Первоначально, благодаря работе С.И. Снигиревского и её многократному цитированию, считали, что зона симпатрии локализована только на Южном Урале, но постепенно стали накапливаться данные о том, что она значительно шире и простирается далеко на северо-запад. Так, ещё в 1927 г. сибирская теньковка была отмечена в Пермской области

(Ушков, 1927). Чуть позже Е.М. Воронцов (1949), исследуя фауну Камского Предуралья, не только отметил там на гнездовании обе формы, но и описал их взаимное географическое и биотопическое распространение. По его данным, *abietinus* обитает в области повсеместно. В северных районах она уступает по численности сибирской теньковке *tristis/fulvescens* (автор сводит в синонимы эти названия), но в ельниках с подростом липы она так же обычна, как и сибирская (Воронцов, 1949). Позднее в Пермской области теньковок как с сибирским, так и с европейским типом песни стали регистрировать регулярно (Плесский, 1955; Ерёмченко, 1990; Сотников, 1997, 2006). Исследователь птиц Кировской области А.И. Душин (1935) не без сомнения отнёс местных теньковок к подвиду *abietinus*, поскольку заметил отличие в песне некоторых «вятских» теньковок от типичных европейских, а именно: «своеобразное коленце». Согласно данным В.Н. Сотникова (2006), в Кировской области теньковки как с европейским, так и сибирским типом песни встречаются почти повсеместно, и на территории области находится зона контакта и интерградации двух форм. Добытые В.Н. Сотниковым экземпляры (коллекция Кировского естественно-исторического музея) представляют собой весь спектр переходов от «чистых» *abietinus* к «чистым» *tristis*, что позволяет предполагать наличие гибридизации (из 43 птиц только 10 мы смогли с уверенностью отнести к фенотипу *abietinus*, остальные несут признаки *tristis*) (Marova et al., 2013).

В 1981 г. В.В. Леоновичем теньковки со смешанным пением были впервые отмечены на п-ве Канин, а в 2007 г. они были впервые записаны в Пинежском заповеднике Архангельской области (Комарова, Шипилина, 2010). В 1988 г. песни *abietinus*, *tristis* и особей со смешанным пением были записаны в Корткеросском р-не Республики Коми, в 100 км к юго-востоку от Сыктывкара (Марова, 1991; Марова, Леонович, 1993). Позднее обе формы были отмечены там В.Т. Бутьевым и Е.А. Кобликом (1997). Более детально распространение теньковок в Республике Коми описано нами в другой работе (Селиванова и др., 2014). Обе формы теньковок (с резким преобладанием сибирской формы) обитают в Зауралье, в Ильменском заповеднике (Marova et al., 2013).



Рис. 2. Зона вторичного контакта и гибридизации восточно-европейской и сибирской пеночек-теньковок. Красными точками обозначены места сбора материала.

Fig. 2. Secondary contact and hybridization zone of the Common and Siberian Chiffchaffs. Red circles indicate locations where Chiffchaffs were captured or tape recorded.

Таким образом, к настоящему времени установлено, что область симпатрии восточно-европейской и сибирской теньковок охватывает расстояние свыше 1500 км. Широкой полосой она тянется от Южного Урала (Южно-Уральский и Ильменский заповедники и их окрестности) через Пермский край, северо-восточные районы Кировской области и Республику Коми до полуострова Канин и Беломоро-Кулойского плато в Архангельской области (рис. 2). На всём этом пространстве

совместно встречаются как типичные представители обеих форм, так и экземпляры со «смешанным» пением и промежуточными морфологическими признаками. Это послужило основой для предположений о гибридизации *tristis* и *abietinus* (Марова, 1991, 2007; Марова, Леонович, 1993). Соответственно, промежуточный фенотип «*fulvescens*», описанный Н.А. Северцовым (1873) и являющийся носителем переходных признаков, было предложено трактовать не как само-

стоятельный «уральско-сибирский» подвид (Степанян, 2003), а как результат гибридизации (Марова, Леонович, 1993; Коблик и др., 2006; Селиванова и др., 2014; Шипилина, 2014).

До самого последнего времени факт гибридизации часто ставился под сомнение (Martens, Meincke, 1989; van den Berg, 2009), поскольку ни на Южном Урале, ни в других районах зоны симпатрии *abietinus* и *tristis* исследований с применением генетических методов не проводилось. Действительно, наличие разнообразных промежуточных вариантов песни можно объяснить процессами взаимного копирования, а разнообразие окраски особей — её высоким полиморфизмом, а не генетической интрогрессией.

В настоящем сообщении мы рассмотрим проявления генетической, морфологической и биоакустической изменчивости, а также свидетельства гибридизации и структуру гибридной зоны на Южном Урале — в Южно-Уральском заповеднике и его окрестностях — наиболее полно изученной нами области симпатрии двух форм. Для сравнения мы приводим также данные, полученные в других участках зоны симпатрии: в Ильменском заповеднике, расположенном к востоку от Уральского хребта, в Республике Коми и в Архангельской области (Marova et al., 2013; Селиванова и др., 2014; Шипилина, 2014).

Материал и методы

Места и способы сбора полевого материала. Мы проводили исследования в Южно-Уральском заповеднике и в сопредельных районах в мае и июне 2005 и 2007–2008 гг. Обследована территория протяжённостью около 65 км вдоль трассы Уфа — Белорецк, пересекающей Южный Урал в направлении с северо-востока на юго-запад. В 2009 г. мы провели исследования в Зауралье (Ильменский заповедник) и в Архангельской области в районе Беломоро-Кулойского плато (Пинежский заповедник).

Пение каждого обнаруженного самца теньковки записывали на магнитофон в течение 3 мин., затем его отлавливали методом звуковой ловушки в паутинную сеть, производили морфологическое описание (длина крыла, длина хвоста, формула крыла, окраска оперения), делали серию стандартных фото-

графий, брали кровь для анализа ДНК, после чего птицу сразу же отпускали. Координаты точки пения самцов определяли при помощи GPS навигаторов. Звукозапись производили цифровыми магнитофонами Marantz PMD 660, PMD 222 и минидисковыми рекордерами Sony MZ-NF810CK с выносными конденсаторными микрофонами AKG C 1000 S, Sennheiser и Philips SBS ME 570 с параболой Sony PBR-330. Полученные фонограммы проанализированы в программе SYRINX 2.2.K. Как было показано ранее, фонограммы длительностью 3 мин. достаточны для полного описания репертуара теньковок (Шипилина, Марова, 2013).

Всего на Южном Урале (Южно-Уральский заповедник и окрестности) мы поймали 92 самца; для 74 из них получен полный набор данных, т.е. определены морфотип, митотип и вокальный диалект. Данные из аллопатрических популяций *abietinus* собраны в 2007–2008 гг. в Московской и Костромской областях (10 самцов). Материалы из аллопатрических популяций *tristis* получены в Красноярском крае в 2008–2009 гг. на стационаре ИПЭЭ РАН «Мирное» в среднем течении Енисея (Туруханский р-н), в заповеднике «Столбы» (окрестности г. Красноярска), в окрестностях г. Дивногорска и на северных отрогах Восточного Саяна (Кутурчинское Белогорье) (23 самца). Для анализа вокализации *tristis* использованы также наши записи из Тувы (1983 г.) и записи В.К. Рябицева с Алтая (2008 г.). Для генетического анализа также обработаны пробы тканей трёх особей с Алтая (Я.А. Редькин, коллекция Зоологического музея МГУ). Для разных типов анализа использовано разное число самцов, что оговорено в соответствующих разделах результатов.

Генотипирование. Кровь брали по стандартной методике из плечевой вены (*vena brachialis*); ДНК выделяли с бумажных фильтров стандартным фенол-хлороформным методом (Arctander, 1988). Выделенные пробы ДНК хранили при $t = -20^{\circ}\text{C}$. В качестве генетического маркера использован ген цитохрома *b* мтДНК. Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) проводили со следующими праймерами: (phylext 1) 5'– gattcttcgccctccacttc-3', (phylext 2): 5'– ca aactaggagg tgtag-3' с концентрацией праймеров 4 pml на пробу. Длина изучаемого фрагмента мтДНК составила 389 пн. Амплификацию проводили в термальном

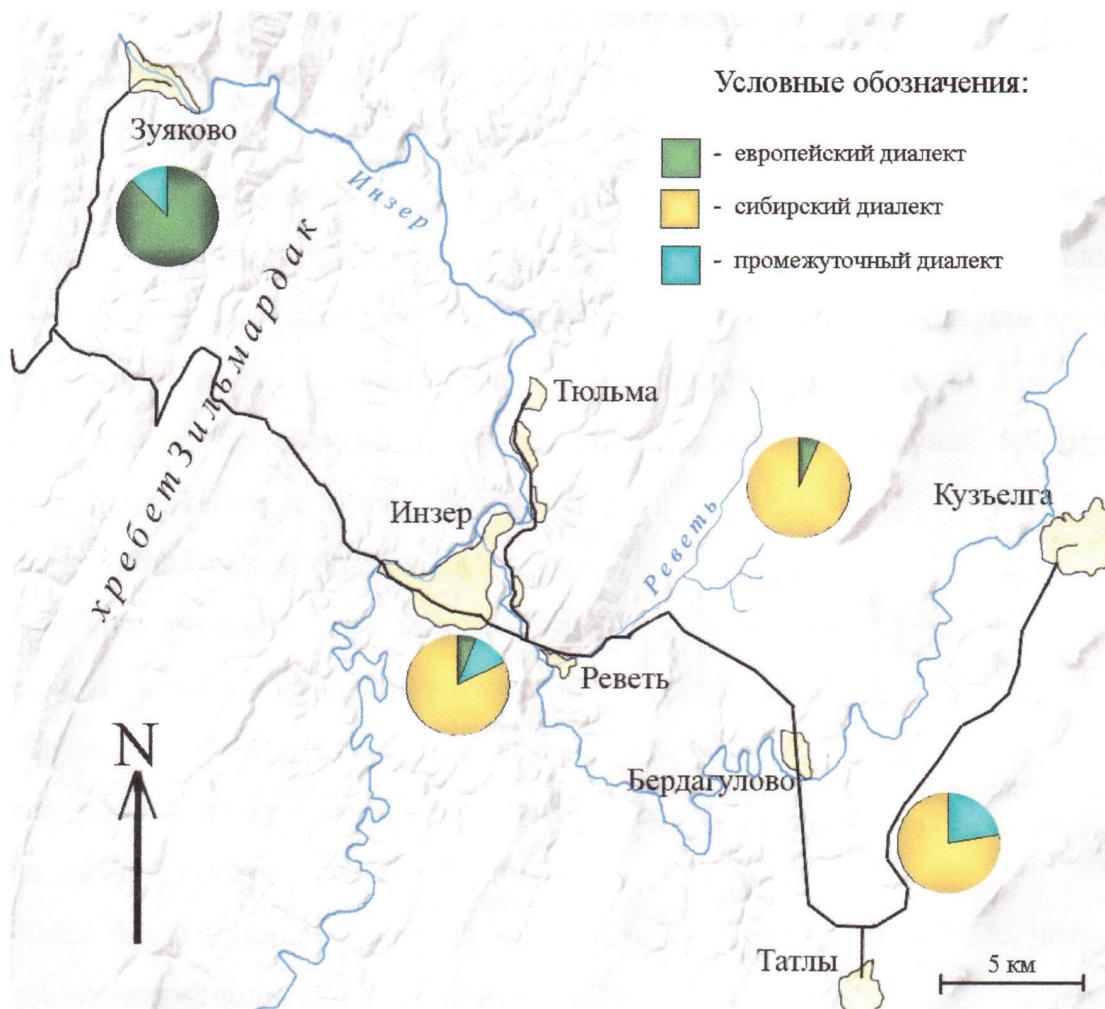


Рис. 3. Распределение самцов теньковок с различными вокальными диалектами в зоне гибридизации теньковок двух подвидов на Южном Урале к западу и востоку от хребта Зильмердак.
 Fig. 3. Dialects distribution in the Chiffchaffs hybridization area in the Southern Ural Mountains (to the west and east from Zilmerdak Ridge).

циклере MyCycler Bio-Rad. Контроль амплификации осуществляли с помощью электрофореза в 1% агарозном геле с добавлением бромистого этидия. Для рестрикционного анализа использовали рестрикционную эндонуклеазу Hinf I (GANTC). Рестриктию проводили при температуре 37°C в течение 9–12 ч. Контроль рестрикции осуществлялся с помощью полиакриламидного геля. Полученный гель фотографировали. На выбранном нами отрезке мтДНК находятся две видоспецифические замены (опубликованы в GenBank: Z73479.1, Z73482.1; Helbig et al., 1996), позволяющие различать митотипы *abietinus* и *tristis*: в положениях 474 и 495 (митотип «сибирский 1») или же только 474 (митотип «сибирский 2»).

Статистический анализ данных проводили при помощи пакета программ STATISTICA 8.0. Средние значения приведены со стандартным отклонением.

Результаты

Локализация зоны симпатрии на Южном Урале и биотопические предпочтения *abietinus* и *tristis*

В 2005–2007 гг., основываясь на материалах коллекции Зоологического музея МГУ и данных литературы (её обзор см. Марова, Леонович, 1993), мы предварительно обследовали зону возможного контакта восточно-европейской и сибирской теньковок вне Юж-

ного Урала — долину р. Суры, Жигулёвский заповедник, окрестности городов Самары, Тольятти, Юматово и Уфы. Во всех перечисленных пунктах мы обнаружили только восточно-европейских теньковок.

К моменту начала нашей работы наиболее полная характеристика распространения восточно-европейской и сибирской теньковок на Южном Урале была приведена в публикации О.А. Торгашова (2004). Исходя из его данных о том, что в Южно-Уральском заповеднике встречаются обе формы теньковок, и что узкая полоса перекрытия их областей распространения проходит примерно по 57°38' в.д., мы выбрали этот заповедник главным пунктом своих исследований.

Мы нашли область совместного обитания теньковок с европейским и сибирским типами песни и «смешанным» диалектом, а также с фенотипами, в разной степени переходными между сибирской и восточно-европейской формами, к востоку и западу от посёлков Реветь и Инзер вдоль автомобильной трассы «Урал», в долине рек Реветь и Куркуза, в урочище Тюльма, в Ямаштинском лесничестве, в окрестностях населённых пунктов Картали, Усмангали, Ассы, Зуяково и др. Обследованная территория включает зону перехода от чисто европейского (западная часть) к преимущественно сибирскому (восточная часть) вокальному диалекту теньковок с относительно узкой полосой их взаимопроникновения в районе населённых пунктов Усмангали, Инзер и Реветь (Марова, Алексеев, 2008) (рис. 3).

Биотопические различия восточно-европейской и сибирской теньковок в зоне симпатрии оказались не абсолютными. Обе формы не гнездятся в чисто лиственных, особенно широколиственных лесах, а также в насаждениях, лишённых среднего яруса и подроста. Основное различие состоит в том, что восточно-европейская теньковка избегает густых темнохвойных лесов. На Южном Урале она преимущественно гнездится вдоль дорог, по кромкам полей в смешанных лиственных лесах с просветами, в сосновых борах с подлеском, по окраинам болот и по склонам долин (фото 1 А, Б). Сибирская теньковка обычно населяет более густые, захламливаемые участки леса по склонам, приречные долины со значительной примесью ели и пихты (фото 2 А, Б). На стыке этих биотопов участки оби-

тания *abietinus* и *tristis* перекрываются (фото 3 А, Б). В частности, обе формы населяют, как и в Пермской области (Воронцов, 1949), ельники с подростом липы.

Морфологическая изменчивость теньковок в зоне симпатрии

В изученной нами южно-уральской популяции теньковки обнаружен высокий уровень морфологической изменчивости как по особенностям окраски оперения, так и по размерным показателям. Вариации окраски теньковок создаются за счёт трёх групп пигментов: эумеланинов (серые тона), феомеланина (коричневые) и липохрома (жёлтые). Все изученные нами 92 особи имели оперение со средней степенью изношенности, что позволило нам унифицировать критерии интенсивности окраски.

Первичную сортировку всех пойманных теньковок мы осуществляли по окраске оперения, относя их к одному из трёх морфотипов: европейскому, сибирскому или промежуточному (фото 4 А, Б, В, Г, Д).

К европейскому морфотипу (*abietinus*) мы относили теньковок с максимальным развитием липохромной пигментации на нижних частях тела — горле, груди и брюшке. Этих птиц отличают также светло-жёлтая бровь и оливковые и зеленоватые участки на спине и надхвостье. Окраска нижних кроющих крыла и подмышечных перьев сильно варьирует по интенсивности, но в большинстве случаев признак принимает максимальное проявление — ярко-жёлтую окраску. В общей сложности в нашей выборке оказалось 45 представителей европейского морфотипа.

К сибирскому морфотипу (*tristis*) мы относили птиц с полным отсутствием липохромов (т.е. жёлтых перьев) на горле, груди и брюшке, а также в окраске брови и окологлазничного кольца. Сибирские теньковки по сравнению с европейскими выглядят более тусклыми. Подмышечные перья и нижние кроющие крыла жёлтые, но, как правило, менее яркие, чем у *abietinus*. В окраске мантии у них преобладают буровато-серые и серовато-белые тона. Кроющие спины бурые, бровь оливковая или охристая. Жёлтые тона проявляются только в окраске нижних кроющих крыла и подошв. Всего 32 особи из зоны симпатрии были отнесены к сибирскому морфотипу.

К промежуточному морфотипу мы относили теньковок со смешанными признаками — особей с небольшим или совершенно ничтожным количеством жёлтых перьев на горле, груди или животе. Существенно реже встречаются птицы с другим сочетанием признаков, например, с отсутствием липохромов на нижней стороне тела, но с выраженной жёлтой окраской брови или окологлазничного кольца. Таких особей мы также относили к промежуточному морфотипу. Промежуточный морфотип в нашей выборке был представлен 15 экземплярами.

Метрические показатели изученных нами экземпляров варьируют в широких пределах: длина крыла — от 57 до 67 мм (в среднем 62.3 ± 2.25 мм), длина хвоста — от 47 до 58 мм (в среднем 51.7 ± 2.25 мм). Коэффициент корреляции между ними равен 0.55 (тест Спирмена $p \leq 0.001$) (распределение обоих признаков отличается от нормального, в тесте Шапиро-Уилка для длины крыла $p = 0.136$, для длины хвоста $p = 0.155$). Мы проверили, различаются ли особи, причисленные по особенностям окраски оперения к одному из трёх морфотипов, по значению длин хвоста и крыла. Согласно непараметрическому критерию Крускал-Уоллиса, сибирские и европейские теньковки и по длине хвоста, и по длине крыла различаются с высокой достоверностью ($p \leq 0.001$). Оказалось, что экземпляры, отнесённые по окраске к промежуточному морфотипу, по размерам крыла и хвоста также занимают промежуточное положение, но ни от сибирских, ни от европейских тенько-

вок по этим признакам достоверно не отделяются (рис. 4).

Для морфологического описания мы использовали также формулу крыла — длину 2-го первостепенного махового в сравнении с 6-м, 7-м и 8-м. Известно (Ticehurst, 1938), что восточно-европейские теньковки имеют более острое крыло: 2-е первостепенное маховое перо длиннее или равно 7-у, тогда как у сибирской теньковки 2-е первостепенное маховое короче и по длине занимает промежуточное положение между 7-м и 8-м. В южно-уральской популяции можно отметить соответствие этому утверждению (таблица 1). Особи с европейским типом окраски оперения (европейским морфотипом) ($n = 32$) преимущественно имеют более длинное 2-е маховое перо по сравнению с особями с сибирским морфотипом ($n = 26$) (тест двух пропорций, $p = 0.0034$). Птицы с промежуточными признаками окраски ($n = 12$) имеют достоверно более тупое крыло по сравнению с представителями европейского морфотипа и не отличаются по этому признаку от сибирского морфотипа (тест двух пропорций: промежуточный/европейский морфотипы $p = 0.045$, промежуточный/сибирский $p = 0.725$).

В целом соответствие между типом окраски оперения и формулой крыла в популяции Южного Урала выражено достаточно чётко, однако носит вероятностный характер. Совокупная доля «правильных причислений» для экземпляров европейского и сибирского морфотипов составляет 64.0%, у прочих особей (9 сибирских и 8 европейских) формула кры-

Таблица 1.
Table 1.

Различия в относительной длине 2-го первостепенного махового пера у самцов пеночек-теньковок — представителей разных морфотипов на Южном Урале.

Differences in the relative length of the 2nd primaries in Chiffchaff males with different phenotypes in the Southern Ural.

	Относительная длина 2-го первостепенного махового	
	The relative length of the 2nd primaries	
	7<2<6 число особей number of individuals	8<2<7 число особей number of individuals
Морфотип <i>abietinus</i> <i>abietinus</i> morphotype	24	8
Промежуточный морфотип intermediate morphotype	5	7
Морфотип <i>tristis</i> <i>tristis</i> morphotype	9	17



Фото 1 А, Б. Местообитания восточно-европейских теньковок на Южном Урале.

Photo 1 А, Б. Habitats of Common Chiffchaffs (*Ph. collybita abietinus*) in the Southern Ural Mountains.



Фото 2 А, Б. Местообитания сибирских теньковок на Южном Урале.

Photo 2 А, Б. Habitats of Siberian Chiffchaffs (*Ph. collybita tristis*) in the Southern Ural Mountains.



Фото 3 А, Б. Типы местообитаний смешанной популяции теньковок (Южный Урал).

Photo 3 А, Б. Habitats of a mixed population of Siberian and Common Chiffchaffs in the Southern Ural Mountains.



Фото 4 А, Б, В, Г, Д. Морфотипы теньковок: А, Б — восточно-европейская теньковка (*abietinus*); В — сибирская теньковка (*tristis*); Г, Д — гибридная особь.

Photo 4 А, Б, В, Г, Д. Chiffchaff-males of different phenotypes: А, Б — the Common Chiffchaff (*Ph. collybita abietinus*), В — the Siberian Chiffchaff (*Ph. collybita tristis*), Г, Д — hybrid.

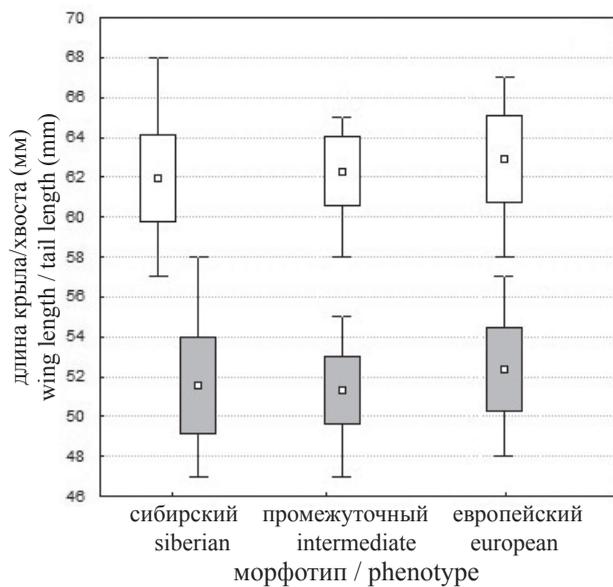


Рис. 4. Изменчивость длины крыла и хвоста у теньковок разных морфотипов (нижний ряд — хвосты; верхний ряд — крылья).

Fig. 4. Wing and tail lengths of Chiffchaffs of different phenotypes (top — wings, bottom — tails).

ла и морфотип друг другу не соответствуют. Примечательно, что экземпляры с промежуточным морфотипом по признаку формулы крыла разделяются на две примерно равные группы (таблица 1).

Вокализация теньковок в зоне симпатрии

Различия в вокализации между восточно-европейскими и сибирскими теньковками проявляются по ряду фонетических и синтаксических признаков (Марова, Леонович, 1993; Марова, Алексеев, 2008, Marova et al., 2013, Шипилина 2014). Во-первых, у сибирской теньковки песня лежит в более узком частотном диапазоне, чем у европейской. Во-вторых, скорость следования нот в песне сибирской теньковки значительно выше. Сибирские теньковки обладают более обширными вокальными репертуарами, и для их песни характерны многократно повторяющиеся подряд стереотипные композиции из нескольких (3–5) разных нот. Наконец, имеются устойчивые различия в структуре отдельных нот, из которых наиболее важным является наличие или отсутствие в репертуаре нот с ярко выраженным доминированием восходящей частотной модуляции. В песне европейских теньковок такие ноты отсутствуют, для сибирских теньковок они, напротив, являются обязательным элементом. На рисунке 1 приведены примеры пения европейских

теньковок, сибирских теньковок и особей со смешанным пением. У разных самцов со смешанным пением соотношение европейских и сибирских нот в песне различается. Кроме того, как уже было упомянуто выше, некоторые «двуязычные» самцы могут чередовать исполнение типично европейской и типично сибирской песни. Но таких самцов меньшинство: большинство особей с промежуточной песней перемешивают сибирские и европейские ноты.

В качестве акустического маркера мы применили вокальный индекс — долю нот с восходящей модуляцией от общего числа нот в песне (для 10 песен из репертуара каждого самца). Вокальный индекс служит наиболее простым способом оценки вклада сибирских и европейских нот в песню, исполняемую особью, т.е. диалекта (Марова и др., 2009). Поскольку для песни сибирских теньковок типичны ноты с начальной восходящей модуляцией (рис. 1А), которые у европейских теньковок отсутствуют, мы подсчитывали вокальный индекс как отношение числа нот с начальной восходящей частотной модуляцией к общему числу нот в песне.

Мы оценили вокальный индекс для самцов, включённых в генетический анализ ($n = 61$), для последующего сопоставления акустических и генетических данных. Для каждого из этих самцов был подсчитан средний вокальный индекс по 10 песням. В спектре значений вокального индекса, представленных на рис. 5, выделяются 3 группы. Во-первых, это группа нулевых индексов, соответствующих чисто европейскому диалекту (восходящих элементов не встречается). Затем имеется немногочисленная группа промежуточных индексов ($0 < \text{ИН} \leq 0.35$) и более обширная группа индексов, лежащих в диапазоне значений от 0.35 до 0.60 и соответствующих сибирскому диалекту.

Для изучения степени обособленности разных вокальных диалектов теньковок мы провели их классификацию с использованием метода построения деревьев классификации — непараметрического аналога дискриминантного анализа. Песни отобранных для анализа самцов ($n = 20$) разделили на три группы: 1) европейские (фонограммы из Подмосковья и Костромской области); 2) уральские (фонограммы из Южно-Уральского заповедника и его окрестностей); 3) центрально-сибирские

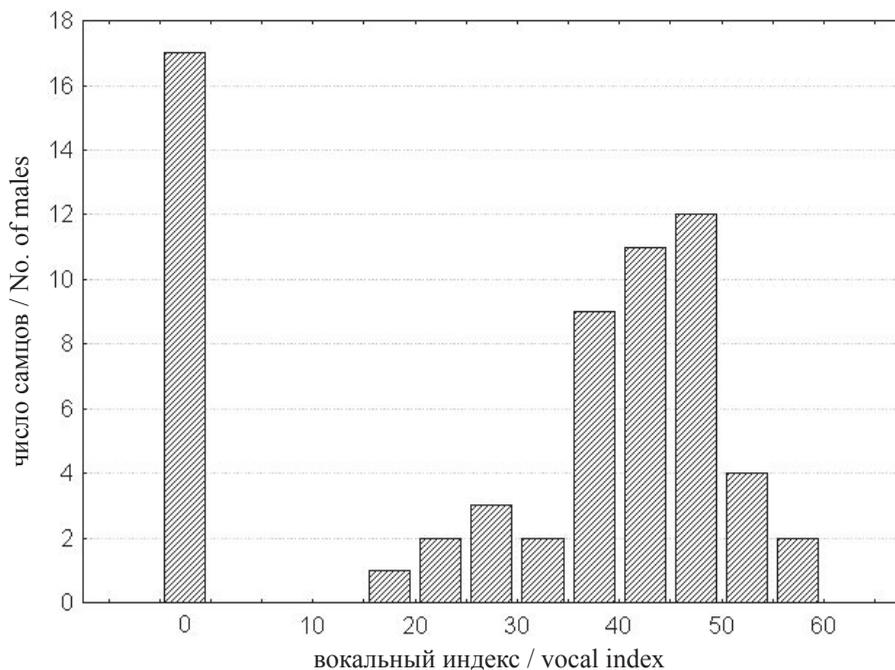


Рис. 5. Изменчивость вокальных индексов в популяции теньковок Южного Урала.
 Fig. 5. Vocal index variability in the Chiffchaff population from the Southern Ural Mountains.

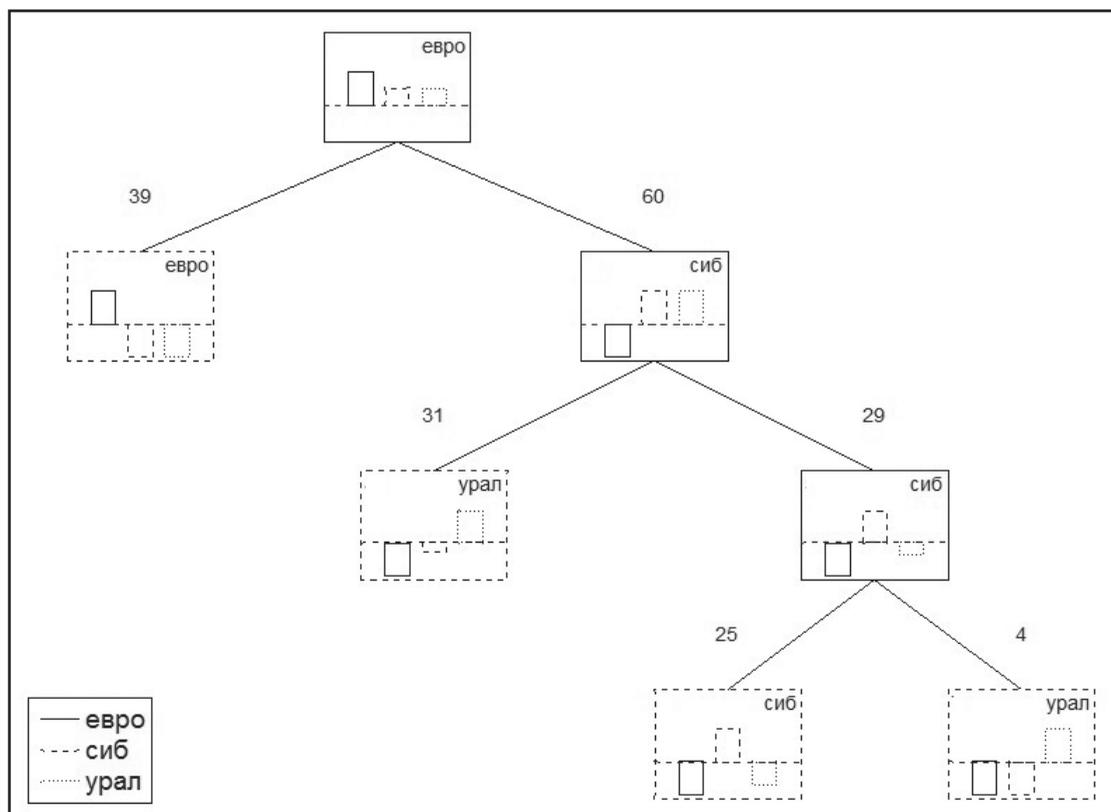


Рис. 6. Разделение вокальных диалектов трёх популяций теньковок по методу «деревьев классификации». Прямоугольники обозначают выборки; цифры — число песен, по совокупности признаков, отнесённых к данной выборке на данном шаге.
 Fig. 6. Dialects separation in the three Chiffchaff populations based on a “classification tree” method. Each box represents a sample. The numbers mean numbers of songs attributed to the sample in this step.

(фонограммы со среднего Енисея и Тувы). использованы как группирующие переменные. Из числа птиц, записанных на Урале,

мы включили в анализ только тех, чьи песни содержали ноты с восходящей модуляцией и, таким образом, заведомо не принадлежали к европейскому диалекту. Общий объём выборки составил 99 песен (по 3–6 песен от каждого самца). Каждая песня описана по 16 параметрам: 1 — верхняя граница частотного диапазона; 2 — ширина частотного диапазона; 3 — скорость пения (нот/сек); 4 — число типов нот; 5–16 — частота употребления разных типов нот (в % от общего числа нот в песне).

Результаты анализа приведены на рис. 6. Изображённое дерево классификации построено для уровня порога достоверности $p < 0.01$ и дискриминация проведена в три этапа. На первом этапе отделяются песни европейского диалекта (доля правильных причислений 100%). На двух последующих этапах разделяются центрально-сибирские и уральские песни; при этом только 3 центрально-сибирские (10.0% от общего числа) и 8 уральских (26.7%) песен были классифицированы неправильно. Таким образом, использованная нами процедура классификации демонстрирует вполне надёжную дискриминацию трёх групп диалектов. Песни европейского диалекта отделяются с абсолютной надёжностью. Уральский и центрально-сибирский диалекты более сходны, но и они в целом разделяются достаточно уверенно. Отсюда можно заключить, что диалект южно-уральских теньковок имеет достаточно специфические характеристики и отличается как от центрально-сибирского, так и от европейского диалектов.

Генетические признаки теньковок в зоне симпатрии

Результаты типирования по гену цитохрома *b* митохондриальной ДНК свидетельствуют о том, что в аллопатрических популяциях сибирских теньковок (Енисей, Алтай), а также восточно-европейских теньковок (Костромская и Московская области) присутствуют исключительно соответствующие («одноимённые») митотипы.

Генетическая структура южно-уральской популяции оказалась значительно более сложной. Мы выявили в ней как европейские, так и сибирские митотипы. В дополнение к этим двум митотипам, на Южном Урале обнаружен третий митотип, ранее не известный. Секвенирование участка гена цитохро-

ма *b* длиной 389 пн показало его отличие от сибирского митотипа всего на одну замену в положении 474 (Марова и др., 2009). Мы присвоили ему условное название «сибирский-2». Этот митотип встречается у 21% экземпляров из южно-уральской популяции, но не обнаружен нами в аллопатрических популяциях сибирских теньковок ни на Енисее, ни на Алтае. Таким образом, в смешанной популяции теньковок на Южном Урале распространены три митотипа: европейский (25% особей) и два сибирских: «сибирский-1» (54%) и близкий к нему «сибирский-2» (21%). Отсутствие этого последнего митотипа в изученных нами аллопатрических популяциях сибирской теньковки позволяет предполагать, что местом его происхождения мог быть именно Южный Урал, служивший, как известно, рефугиумом таёжной фауны в далёком прошлом (Воронцов, 1949).

Обсуждение

Асимметрия в сочетании признаков и доказательств гибридизации в зоне симпатрии

Проведённые исследования позволяют охарактеризовать каждого самца теньковки по трём категориям признаков: его внешнему облику (морфотип), вокализации (диалект) и генетической конституции (митотип). При анализе этих данных ключевым представляется вопрос о том, в какой мере эти три категории соответствуют друг другу? Например, все ли самцы с сибирским морфотипом исполняют сибирский тип песни и несут сибирский митотип?

Сведения по морфотипам, митотипам и диалектам всех изученных экземпляров обобщены в таблице 2. Отсутствие однозначного соответствия между разными категориями признаков очевидно. Например, из 29 особей, отнесённых к сибирскому морфотипу, две (6.9%) имели европейские митотипы. Из 28 представителей европейского морфотипа у 12 (42.8%) обнаружены сибирские митотипы. Таким образом, несоответствие морфотипа и митотипа в общей сложности имеет место у 14 из 57 (24.5%) особей с типичным обликом европейской или сибирской теньковки. Из 17 особей с промежуточным морфотипом 14 обладали митотипом «сибирский-1», 2 особи — «сибирский-2» и только одна особь имела европейский митотип.

Таблица 2.
Table 2.

Соотношение между морфологическими, акустическими и генетическими признаками самцов пеночек-теньковок на Южном Урале.

Interrelations between phenotypes, vocal dialects and mitotypes of Chiffchaffs in the Southern Ural.

Контингенты особей Groups of individuals	Число особей из данного контингента в общей выборке Number of individuals from the given group in the total sample								
	морфотип <i>abietinus</i> <i>abietinus</i> morphotype (n = 28)			морфотип <i>tristis</i> <i>tristis</i> morphotype (n = 29)			промежуточный морфотип intermediate morphotype (n = 17)		
	митотип <i>abietinus</i> / <i>abietinus</i> mitotype	митотип <i>tristis</i> 1 / <i>tristis</i> 1 mitotype	митотип <i>tristis</i> 2 / <i>tristis</i> 2 mitotype	митотип <i>abietinus</i> / <i>abietinus</i> mitotype	митотип <i>tristis</i> 1 / <i>tristis</i> 1 mitotype	митотип <i>tristis</i> 2 / <i>tristis</i> 2 mitotype	митотип <i>abietinus</i> / <i>abietinus</i> mitotype	митотип <i>tristis</i> 1 / <i>tristis</i> 1 mitotype	митотип <i>tristis</i> 2 / <i>tristis</i> 2 mitotype
Особи с данным морфотипом и митотипом Individuals with given morphotype and mitotype	16	7	5	2	19	8	1	14	2
Из них особи с европейским диалектом Individuals with <i>abietinus</i> dialect from this group	13	0	2	0	0	0	1	0	0
Из них особи со смешанным диалектом Individuals with mixed dialect from this group	2	1	0	1	1	1	0	2	0
Из них особи с сибирским диалектом Individuals with <i>tristis</i> dialect from this group	0	5	2	1	15	4	0	9	1

Не вызывает сомнения, что главным источником несоответствия морфотипов и митотипов в изученной нами популяции теньковок служит гибридизация, масштабы которой весьма велики.

Обращает на себя внимание ярко выраженная асимметрия в сочетании морфологических и генетических признаков: как следует из таблицы 2, среди 28 теньковок с европейским обликом, т.е. окрашенных как типичные европейские теньковки, 42.8%, т.е. почти половина особей, имели сибирскую митохондриальную ДНК. Примечательно, что при таком существенном вкладе сибирских генов птицы сохраняют типичную окраску европейской теньковки! Другими словами, европейский тип окраски сохраняется в популяции вопреки интенсивной интрогрессии генов сибирской формы. Отметим, что это далеко не единственный пример устойчивости видоспецифичного фенотипа на фоне ин-

трогрессии чужеродной ДНК (Rohwer et al., 2001; Фёдоров и др., 2009; Irvin et al., 2009; Марова, Шипилина, 2015).

Соответствие между акустическими и генетическими признаками выглядит намного более чётким, хотя и не абсолютным. Так, из 55 самцов с сибирскими митотипами только 2 (3.6%) исполняли европейскую песню, 5 — смешанную, а остальные — сибирскую песню (таблица 2). Из 19 самцов с европейским митотипом лишь 4 (21.0%) включали в песню ноты с восходящей модуляцией. При этом трое из них, согласно значению вокального индекса, исполняли смешанную песню, и лишь один самец (4.2%) исполнял типичную сибирскую песню. Эти результаты свидетельствуют о том, что генетический компонент играет важную роль в формировании песни пеночки-теньковки даже на уровне митохондриальной ДНК, передающейся, как известно, только по материнской линии. Наши

результаты хорошо согласуются с данными, полученными в зоне гибридизации испанской и европейской теньковок (*Ph. ibericus* и *Ph. collybita collybita*) в Пиренеях, где число несоответствий между диалектом и митотипом составило всего 5.3 % (5 из 94 самцов), а большинство самцов со смешанным пением имели гибридное происхождение (Bensch et al., 2002).

Эксперименты с трансляцией песни показали отчётливо выраженную реакцию самцов теньковок на неконспецифический диалект в зоне симпатрии (Marova et al., 2013; Шипилина, 2014). При этом результаты предъявления песни сибирской теньковки европейской форме, а также европейской теньковке — сибирской в аллопатрических частях ареала свидетельствуют об отсутствии реакции на неконспецифический диалект (Martens, Meincke, 1989; Шипилина, 2014). Таким образом, в зоне симпатрии не только происходит сближение вокализации двух форм, но и самцы с различными диалектами реагируют на пение друг друга. По-видимому, и самки реагируют на оба диалекта, что способствует гибридизации. Преобладание сибирского митотипа у самцов с европейским типом окраски свидетельствует о том, что гибридные пары образуются преимущественно по схеме: сибирская самка и европейский самец. Это означает, что самки более тускло окрашенной и более мелкой формы (*tristis*) охотно образуют пары с более крупными и ярко окрашенными самцами (*abietinus*). Какую роль играет в этом выборе вокализация, мы пока не знаем.

Структура и границы зоны симпатрии на Южном Урале

Обследованная нами территория протяжённостью около 65 км вдоль трассы Уфа — Белорецк включает зону перехода от чисто европейского (западная часть) к преимущественно сибирскому (восточная часть) вокальному диалекту теньковок с полосой их взаимопроникновения, которая имеет сложную конфигурацию и различную ширину в разных участках зоны, но относительно узка (рис. 3). Граница, разделяющая вокальные диалекты, а также митотипы и морфотипы, достаточно отчётливо выражена и проходит по хребту Зильмердак. Наиболее интенсивная гибридизация происходит в полосе шириной

не более 20 км вдоль восточных предгорий этого хребта. Невысокий хребет Зильмердак (909 м над ур. м.) представляет собой передовой хребет Уральских гор, принимающий на себя основную часть осадков. Сам по себе он, конечно, не может служить препятствием для распространения теньковок. Но здесь проходит граница в распространении типов лесной растительности: преимущественно широколиственные леса, распространённые к западу от хребта, к востоку сменяются хвойно-широколиственными и сосново-мелколиственными (Аксёнов и др., 2003). В целом, на Южном Урале граница в распространении морфотипов, вокальных диалектов и митотипов и граница распространения двух типов древесной растительности совпадают. Описанная ситуация хорошо согласуется с представлениями о биотопических предпочтениях двух форм теньковок. Наиболее отчётливо выражена граница в распространении европейского и сибирского морфотипов: на западе от Зильмердака представители европейского морфотипа составляют абсолютное большинство (88%). Восточнее хребта преобладают сибирский и промежуточный морфотипы (69% всех морфотипов изученной популяции). Ширина области взаимного проникновения сибирского и восточно-европейского вокального диалектов теньковки на Южном Урале составляет 10–15 км. Географически эта область приурочена к хребту Зильмердак — к западу от него сибирский диалект не распространяется, к востоку — отчётливо преобладает (рис. 3).

Заключение

Итак, на примере Южного Урала нами впервые доказана гибридизация между сибирской и восточно-европейской теньковками, показаны её значительный размах и асимметричная природа. Гибридизация проявляется в наличии широкого спектра промежуточных вариантов окраски оперения, размерных и биоакустических признаков и характеризуется значительным уровнем генетической интрогрессии.

Исследования в других частях зоны вторичного контакта восточно-европейской и сибирской теньковок — в Архангельской области (Marova et al., 2013) и в Республике Коми (Селиванова и др., 2014) показали, что

и там происходит гибридизация этих двух форм. Таким образом, можно утверждать, что зона симпатрии восточно-европейской и сибирской теньковок является и зоной гибридизации и охватывает пространство протяжённостью не менее 1500 км — от Южного Урала до Беломоро-Кулойского плато (рис. 2).

Множество интересных вопросов взаимоотношений восточно-европейской и сибирской теньковок пока остаётся открытыми. Мы не знаем, как самки реагируют на «неконспецифичную» песню, имеет ли место ассортативное скрещивание и какова выживаемость потомков от смешанных пар и потомков от возвратного скрещивания. Например, в гибридной популяции иберийской (*Ph. ibericus*) и европейской (*Ph. c. collybita*) теньковок в Западных Пиренеях были получены свидетельства ограниченной интрогрессии мтДНК, связанной, по-видимому, с повышенной смертностью гибридных самок, что согласуется с правилом Холдейна о пониженной жизнеспособности гетерогаметного пола (Helbig et al., 2001). Наши данные свидетельствуют о более значительном уровне интрогрессии мтДНК и позволяют предполагать нормальную жизнеспособность гибридных самок.

Другой интересный вопрос: где зимуют особи гибридного происхождения? В каком направлении мигрируют особи из гибридных популяций, обладающие генетической информацией, полученной от родительских форм? Вопрос о зимовках гибридов сейчас активно обсуждается в литературе в связи с открытием «генов-кандидатов», предположительно ответственных за миграционное поведение птиц (Lundberg et al., 2013; Delmore, Irwin, 2014). Миграционные пути и места зимовок двух форм теньковок совершенно различны. Восточно-европейские теньковки зимуют на юге Европы и в восточной и северо-восточной Африке, в то время как зимовки сибирских теньковок сосредоточены в основном в Индии, Пакистане и Бангладеш (Tigehurst, 1938; Zink, 1973; Inskipp et al., 1985; Степанян, 2003). Данные кольцевания о зимовках особей гибридного происхождения отсутствуют.

Хотя осенние и зимние инвазии сибирских теньковок и теньковок с переходными признаками известны в Европе с начала XX

века (Hartert et al., 1912; Vallon, 1914; Dean, Svensson; 2005; Ebels, 2009; Dean et al., 2010 и др.), их статус до сих пор не ясен. Уже давно было выдвинуто предположение о том, что они могут происходить из зоны интерградации сибирской и восточно-европейской форм (Williamson, 1954). Недавно у некоторых теньковок с окраской типичных *abietinus*, отловленных на осеннем пролёте в Нидерландах, были выявлены митотипы *tristis* (de Knijff et al., 2012). Авторы названной работы всех подобных птиц отнесли к подвиду *tristis*, игнорируя их морфологические признаки. Согласно нашим данным, экземпляры с чужеродными митотипами (в частности, с обликом *abietinus* и митотипом *tristis*) встречаются на гнездовании исключительно в области симпатрии двух форм и не обнаружены ни в одной из аллопатрических популяций. Поэтому напрашивается вывод о том, что такие особи как раз прибывают из зоны гибридизации сибирской и восточно-европейской теньковок и имеют гибридное происхождение. Не исключено, что гибридные особи (по крайней мере, из северо-западной части зоны гибридизации) проложили новый миграционный путь и летят на зимовки в Центральную Европу (Марова, Шипилина, 2015).

Благодарности

Мы выражаем глубокую благодарность директору Южно-Уральского заповедника Ф.Х. Алибаеву и его заместителю по научной работе Ю.П. Горичеву за доброжелательное отношение к нашей работе и всестороннюю помощь в организации полевых исследований на Южном Урале.

Мы благодарны за помощь к.б.н., с.н.с. Ильменского государственного заповедника В.Д. Захарову и к.б.н., с.н.с. Пинежского государственного природного заповедника С.Ю. Рыковой, а также заместителю директора по культурно-просветительской работе Жигулёвского заповедника Г.П. Лебедевой. Большую помощь в организации и проведении работ в Красноярском крае нам оказали администрация и сотрудники заповедника «Столбы», прежде всего директор А.В. Кнорре и его заместитель по научной работе Б.К. Кельбешев, заведующий отделом Министерства охраны природных ресурсов Красноярского края Г.В. Кельберг, заведую-

ший кафедрой зоологии Красноярского педагогического университета имени Астафьева д.б.н. А.А. Баранов и заведующий кафедрой охотничьего ресурсоведения и заповедного дела Сибирского Федерального университета д.б.н. А.П. Савченко. Мы благодарны н.с. Института биологии Коми НЦ УрО РАН Н.П. Селивановой за предоставление данных о распространении теньковок в Республике Коми и сотрудничество.

Мы признательны д.б.н., в.н.с. ИПЭЭ РАН О.В. Бурскому за большую помощь в сборе материала на стационаре «Мирное» на среднем Енисее.

Мы признательны всем, кто щедро поделился с нами ценными сведениями о распространении теньковок на Южном Урале: О.А. Торгашову, В.А. Валуеву, З.Т. Багаутдиновой, М.В. Бакаловой, С.В. Корневу, В.А. Коровину, М.Н. Косареву.

Мы сердечно благодарим д.б.н., в.н.с. Института экологии растений и животных УрО РАН В.К. Рябичева за предоставление некоторых фонограмм теньковок и к.б.н., в.н.с. кафедры зоологии позвоночных Биологического факультета МГУ А.А. Банникову за постоянные консультации по молекулярно-генетической части работы.

Наши исследования были поддержаны грантами Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ), проекты №№ 07-0401363, 080410088, 100400483, 14-0401259, 13-04-01771, 14-0401259, 15-29-02771, и грантом Российского научного фонда (РНФ), проект № 14-50-00029.

Литература

Аксёнов Д.Е., Ершов В.Д., Исаев А.С., Потапов П.В., Турубанова С.А., Ярошенко А.Ю. 2003. Атлас малонарушенных лесных территорий России. М., 185 с.

Бутьев В.Т., Коблик Е.А. 1997. Заметки по авифауне юга Республики Коми. — Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург, с. 34–37.

Воронцов Е.М. 1949. Птицы Камского Приуралья (Молотовской области). Горький, 112 с.

Душин А.И. 1935. Птицы и промысловые млекопитающие Кайского района Кировского края. — Учёные записки Горьковского университета, 4: 19–58.

Ерёмченко М.Н. 1990. Птицы Прикамья. — Каталог коллекций Пермского и Коми-Пермяцкого краеведческого музеев. Пермь, 82 с.

Крюков А.П. 1989. Гибридные зоны животных: классификация и методы изучения. — Современные подходы к изучению изменчивости. А.П. Крюков, Г.Н.

Челомина и М.В. Павленко (ред.). Владивосток, с. 25–31.

Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю. 2006. Список птиц Российской Федерации. М., 281 с.

Комарова А.Ф., Шипилина Д.А. 2010. Гибридная популяция восточно-европейской и сибирской форм пеночки-теньковки (*Phylloscopus collybita abietinus*, *Ph. (c.) tristis*) в Пинежском заповеднике. — Сборник научных трудов «Актуальные проблемы экологии и природопользования», вып. 12. М., с. 233–237.

Марова И.М. 1991. Гибридикация сибирской и восточно-европейской теньковок в зоне вторичного контакта. — Материалы 10-й Всесоюзной орнитологической конференции. Ч. 1. Минск, с. 105–107.

Марова И.М. 2002. Пространственные, экологические и репродуктивные отношения между зелеными и коричневыми формами теньковок в зонах вторичного контакта на Кавказе. — Труды Тебердинского государственного природного биосферного заповедника, вып. 31. Теберда, с. 139–142.

Марова И.М. 2007. Распределение вокальных диалектов и возможная гибридикация сибирской *Phylloscopus (collybita) tristis* и восточноевропейской теньковок *Phylloscopus collybita abietinus* в зоне вторичного контакта. — Материалы конференции «Современные проблемы биологической эволюции», М., с. 115–117.

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

Марова И.М., Леонович В.В. 1993. О гибридикации сибирской (*Phylloscopus collybita tristis*) и восточно-европейской (*Ph. c. abietinus*) теньковок в зоне их симпатрии — Гибридикация и проблема вида у позвоночных. Сборник трудов Зоологического музея МГУ, т. 30. М., с. 147–163.

Марова И.М., Фёдоров В.В., Шипилина Д.А., Алексеев В.Н. 2009. Генетическая и вокальная дифференциация в гибридных зонах певчих птиц: сибирская и европейская теньковки (*Phylloscopus collybita tristis* — *Ph. c. abietinus*) на Южном Урале. — Доклады АН, 427 (6): 848–850.

Марова И.М., Шипилина Д.А. 2015. Зоны вторичных контактов у птиц и пути миграций гибридных особей. — Труды Международной конференции «Энергетика и годовые циклы птиц» (памяти В.Р. Дольника), 24–29 сентября 2015 г., Звенигородская биологическая станция им. С.Н. Скадовского. М., с. 190–194.

Марова И.М., Шипилина Д.А. 2015. Гибридные зоны у птиц: морфологические, биоакустические и генетические аспекты. — XIV Международная орнитологическая конференция Северной Евразии» (Алматы, 18–24 августа 2015 г.). II. Доклады. Алматы, с. 373–395.

Панов Е.Н. 1989. Гибридикация и этологическая изоляция у птиц. М., 512 с.

Плесский П.В. 1955. Материалы для орнитофауны Кировской области. — Учёные записки Кировского гос. педагогического института, 9: 67–97.

Рубцов А.С. 2007. Изменчивость песни обыкновенной (*Emberiza citrinella*) и белошапочной (*E. leucocephala*) овсянок как показатель структуры по-

- пуляций и эволюционной истории видов. — Зоол. журн., 86 (7): 863–876.
- Северцов Н.А. 1873. Вертикальное и горизонтальное распространение туркестанских животных. — Известия общества любителей естествознания, антропологии и этнографии, 8 (2): 1–157.
- Селиванова Н.П., Шипилина Д.А., Естафьев А.А., Марова И.М. 2014. Внутривидовая изменчивость пеночки-теньковки (*Phylloscopus collybita*, Sylviidae, Aves) в зоне симпатрии сибирской и восточно-европейской форм на территории республики Коми (по морфологическим, акустическим и генетическим данным). — Бюлл. МОИП. Отд. биол., 119 (1): 3–16.
- Сотников В.Н. 1997. Птицы северо-востока Кировской области. — Материалы к распространению птиц на Урале в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург, с. 132–139.
- Сотников, В.Н. 2006. Птицы Кировской области и сопредельных территорий. Т. 2. Часть 1. Воробьинообразные. Киров, 446 с.
- Степанян Л.С. 2003. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области). М., 808 с.
- Сушкин П. П. 1897. Птицы Уфимской губернии. — Материалы к познанию фауны и флоры Российской Империи. Отд. зоол., т. IV. СПб., 331 с.
- Торгашов О.А. 2004. К распространению восточно-европейского и сибирского подвидов теньковки в горно-лесной зоне Южного Урала. — Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург, с. 182–183.
- Ушков С.Л. 1927. Список птиц Пермского округа Уральской области. — Бюлл. МОИП. Отд. биол., 37 (1–2): 68–107.
- Фёдоров В.В., Сурин В.Л., Вальчук О.П., Капитонова Л.В., Керимов А.Б., Формозов Н.А. 2009. Сохранение морфологической специфики и генетическая интрогрессия в популяциях большой (*Parus major*) и восточной (*P. minor*) синиц в Среднем Приамурье. — Генетика, 45 (7): 881–892.
- Шипилина Д.А., Марова И.М. 2013. Местообитания, структура популяции и индивидуальная изменчивость песни кавказской пеночки (*Phylloscopus lorenzii*) на Северном Кавказе. — Орнитология, 38: 54–63.
- Шипилина Д.А. 2014. Взаимоотношения восточно-европейской и сибирской теньковок (*Phylloscopus collybita abietinus*, *Ph.(c.) tristis*) в зоне симпатрии: морфологические, биоакустические и генетические аспекты. — Автореф. дисс... канд. биол. наук. М., 26 с..
- Arctander P. 1988. Comparative studies of avian DNA by restriction fragment length polymorphism analysis: convenient procedures based on blood samples from live birds. — J. für Ornithologie, 129: 205–216.
- Barton N.H., Hewitt G.M. 1985. Analysis of hybrid zones. — Annual review of Ecology and Systematics: 113–148.
- Bensch S., Helbig A.J., Salomon M., Seibold I. 2002. Amplified fragment length polymorphism analysis identifies hybrids between two subspecies of warblers. — Molecular Ecology, 11 (3): 473–481.
- Catchpole C.K., Slater P.J.B. 2008. Bird song: biological themes and variations (2nd edition). Cambridge, 335 p.
- de Knijff P., van der Spek V., Fisher J. 2012. Genetic identity of grey chiffchaffs trapped in the Netherlands in autumns of 2009–2011. — Dutch Birding, 34: 386–392.
- Dean A. R., Svensson L. 2005. «Siberian Chiffchaff» revisited. — British Birds, 98: 396–410.
- Dean A.R., Bradshaw C., Martin J., Stoddart A., Walbridge G. 2010. The status in Britain of ‘Siberian Chiffchaff’. — British Birds, 103: 320–338.
- Delmore K.E., Irwin D.E. 2014. Hybrid songbirds employ intermediate routes in a migratory divide. — Ecology Letters, 17: 1211–1218.
- Ebels E.B. 2009. Siberische Tjiftjaffen in Nederland: voorkomen en determinatie. — Dutch Birding, 31: 86–100.
- Eriksson D. 1991. The significance of song for species recognition and mate choice in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. — Acta Universitatis Upsaliensis, 311: 23–35.
- Hansson M.C., Bensch S., Brannstrom O. 2000. Range expansion and the possibility of an emerging contact zone between two subspecies of Chiffchaff *Phylloscopus collybita* ssp. — Journal of Avian Biology, 31 (4): 548–558.
- Hartert E., Jourdain F.C.R., Ticehurst N.F. 1912. A hand-list of British birds with an account of the distribution of each species in the British isles and abroad. London, 235 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.
- Helbig A.J., Salomon M., Bensch S., Seibold I. 2001. Male-biased gene flow across an avian hybrid zone: evidence from mitochondrial and microsatellite DNA. — Journal of Evolutionary Biology, 14: 277–287.
- Inskipp C., Inskipp T., Byers C. 1985. A guide to the birds of Nepal. London, 405 p.
- Irwin D.E., Rubtsov A.S., Panov E.N. 2009. Mitochondrial introgression and replacement between yellowhammers (*Emberiza citrinella*) and pine buntings (*Emberiza leucocephalos*) (Aves: Passeriformes). — Biological Journal of the Linnean Society, 98 (2): 422–438.
- Lundberg M., Boss J., Canböck B., Liedvogel M., Larson K., Grahm M., Åkesson S., Bensch S., Wright A. 2013. Characterisation of a transcriptome to find sequence differences between two differentially migrating subspecies of the Willow Warbler *Phylloscopus trochilus*. — Genomics, 14: 330.
- Marova I. M., Shipilina D.A., Fedorov V.V., Ivanitskii V.V. 2013. Siberian and Eastern European Chiffchaffs: geographical distribution, morphological features, vocalization, phenomenon of mixed singing and evidences of hybridization in sympatry zone. — El Mosquitero ibérico. Grupo Ibérico de Anillamiento (coord. Rodriguez N., Garcia J., Copete J.L.). Leyn: p. 119–139.
- Martens J., Meincke C. 1989. The Siberian Chiffchaff *Phylloscopus collybita tristis*: song and reaction of a central European population in field tests. — J. für Ornithologie, 130: 455–473.
- Rohwer S., Bermingham E., Wood D.E.C. 2001. Plumage and mitochondrial DNA haplotype variation across a moving hybrid zone. — Evolution, 55 (2): 405–422.
- Salomon M. 1987. Analyse d'une zone de contact entre deux formes parapatriques: le cas des Pouillots velose *Phylloscopus c. collybita* and *P.c. brehmii* in the western Pyrenees. — Revue d'Ecologie (Terre et Vie), 42: 377–420.

- Seebohm H. 1890. Siberia in Europe. A visit to the valley of the Pechora in Northeast Russia. — London, 312 p.
- Snigirewski S. 1931. Zur Verbreitung der Vögel im Südlichen Ural-Gebirge und neue Unterarten aus dieser Gegend. — J. für Ornithologie: 79 (1): 57–66.
- Thielke G. 1986. Constant proportions of mixed singers in tree creeper populations (*Certhia familiaris*). — Ethology, 72: 154–164.
- Ticehurst C.B. 1938. A systematic review of the Genus *Phylloscopus*. London, 192 p.
- Vallon G. 1914. Il «Lum siberiano» (*Phylloscopus tristis* Blyth) nel Friuli. — Riv. ital. Ornithol., (3): 121–125.
- van den Berg A. 2009. Calls, identification and taxonomy of Siberian Chiffchaff: an analysis. — Dutch Birding, 31: 79–85.
- Williamson K. 1954. Northern Chiffchaffs and their area of origin. — British Birds, 47: 49–58.
- Zink G. 1973. Der Zug europäischer Singvogel. — Ein Atlas der Wiederfunde beringter Vögel. Stuttgart, 413 S.

HYBRIDIZATION BETWEEN EUROPEAN AND SIBERIAN CHIFFCHAFFS (*PHYLLOSCOPUS COLLYBITA ABIETINUS* — *PH. (C.) TRISTIS*): COMPLEX STUDY OF A SYMPATRY AREA IN THE SOUTHERN URAL MOUNTAINS

I.M. Marova¹, D.A. Shipilina¹, V.V. Fedorov, V.N. Alekseev², V.V. Ivanitskii¹

¹Department. of Vertebrate Zoology, Biology Faculty, Lomonosov Moscow State University, Vorob'evy Gory, Moscow, 119991, Russia; e-mail: collybita@yandex.ru

²Southern Ural Nature Reserve, Revet' Village, Beloretsky District, Bashkortostan, 453560, Russia; e-mail: vnalekseev@mail.ru

Summary

Sympatry area between the Common (*abietinus*) and Siberian (*tristis*) Chiffchaffs extends for over 1500 km from the Southern Ural mountains to Archangelsk Region, Russia. Two Chiffchaff forms have some morphological differences and their songs are clearly different. In the sympatry area many birds with intermediate morphological characters and mixed songs present. Existence of gene flow between Siberian and Common chiffchaffs has been debated for over decades, but has not been proven until now.

In 2005 and 2007-2008 we studied the distribution of dialects, phenotypes and haplotypes in a Chiffchaff population in the Southern Ural Mountains (in the Southern Ural Nature Reserve and adjacent areas stretching for about 65 kilometers along the Ufa — Beloretsk route) where both forms occur. Also data were collected from allopatric populations of *abietinus* and *tristis* in Moscow, Kostroma and Krasnoyarsk Regions and Tyva Republic.

Singing males were tape-recorded and then caught with help of lured playback. All captured males ($n = 74$) were measured, ringed, blood sampled and released.

Based on comparative analysis we proved presence of hybridization between *tristis* and *abietinus* in the Southern Ural Mountains. Mismatches between phenotypes and haplotypes in the population were detected in 14 out of 57 (24.5%) individuals with the typical appearance of Common or Siberian Chiffchaff. An asymmetry is clearly expressed in the combination of morphological and genetic characters. Siberian haplotype clearly dominates in the hybrid population. Out of 28 individuals classified as *abietinus* by colouration only 42.8% had haplotypes of Siberian Chiffchaff. In other words, the European type of colouration persists in the population despite introgression of the foreign mtDNA. Much less mismatches were found between the acoustical and genetic characters that indicates importance of the genetic component in the song formation in the Chiffchaff.

Поступила в редакцию 12 декабря 2015 г.