

На правах рукописи



Малых Ирина Михайловна

ПТИЦЫ МАТЕРИКОВЫХ И ОСТРОВНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ  
У ВОСТОЧНЫХ ПРЕДЕЛОВ ПАЛЕАРКТИКИ:  
СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ИЗМЕНЧИВОСТИ  
НА ПРИМЕРЕ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА СЛАВКОВЫХ SYLVIIDAE

Специальность 03.02.04 – зоология

АВТОРЕФЕРАТ  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Москва – 2014

Работа выполнена на кафедре зоологии позвоночных биологического факультета  
Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова

**Научный руководитель**

кандидат биологических наук  
**Марова Ирина Михайловна**

**Официальные оппоненты**

доктор биологических наук,  
профессор  
**Остапенко Владимир Алексеевич**  
Московская государственная академия  
ветеринарной медицины и  
биотехнологии им. К.И. Скрябина

кандидат биологических наук  
**Рубцов Александр Сергеевич**  
Государственный Дарвиновский музей

**Ведущая организация**

Биолого-почвенный институт  
Дальневосточного отделения  
Российской академии наук

Защита диссертации состоится «24» марта 2014 г. в «15» часов «30» минут на заседании диссертационного совета Д 501.001.20 при Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова по адресу: 119991, Москва, Ленинские горы, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, д.1, стр. 12, биологический факультет, ауд. М-1.

Факс: 8(495) 939-43-09; E-mail: [ira-soldatova@mail.ru](mailto:ira-soldatova@mail.ru)

С диссертацией можно ознакомиться в Фундаментальной библиотеке Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова

Автореферат разослан «21» февраля 2014 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
кандидат биологических наук



**И.Б. Солдатова**

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность исследования.** Начиная с основополагающих работ Чарльза Дарвина и Альфреда Уоллеса, исследования островных фаун рассматриваются как одно из ведущих направлений в зоогеографии и экологии. Эти исследования в значительной мере способствуют развитию представлений о механизмах расселения животных, процессах микроэволюции, принципах организации и функционирования многовидовых сообществ и экосистем. Отметим, что необходимость всестороннего изучения островных видов, фаун и экосистем диктуется их чрезвычайно высокой уязвимостью к антропогенным воздействиям, масштабы которых на протяжении последних столетий непрерывно увеличиваются.

Птицы составляют неотъемлемый компонент островных фаун и обычно доминируют по численности и видовому разнообразию среди всех наземных позвоночных животных, обитающих на островах. Изучению островных популяций птиц посвящена обширная литература (Лэк, 1949; Нечаев, 1991; Bourne, 1955; Clegg et al., 2002, Hille, 2003; Ryan et al., 2007; Moyle et al., 2008; Jønsson et al., 2012; Reddy et al., 2012 и др.).

Роль островных фаун Дальнего Востока России в формообразовании птиц неоднократно обсуждалась различными исследователями (Бианки, 1909; Гизенко, 1955; Нечаев, 1969; 1991; 2005; Степанян, 1994; Лобков, 1999; Редькин, 2006, Крюков и др., 2012; Спиридонова и др., 2013; и др.). Тем не менее, авифауна многих островов Дальнего Востока на сегодняшний день остается малоизученной. Таксономический статус островных популяций целого ряда видов птиц остается дискуссионным, требует проверки и уточнения.

**Цель и задачи исследования.** Цель работы состояла в выявлении степени дивергенции и таксономической обособленности материковых и островных популяций на примере некоторых видов славковых птиц, обитающих в восточной Палеарктике. В рамках поставленной цели были определены следующие задачи:

1. Сравнить морфометрические и окрасочные характеристики материковых и островных популяций представителей рода пеночек и камышевок.
2. Проанализировать частотно-временные параметры рекламной вокализации в островных и материковых популяциях модельных видов.
3. Исследовать генетическую изменчивость островных и материковых популяций модельных видов по данным анализа митохондриальной ДНК.
4. Уточнить таксономический статус островных популяций изученных видов славковых.
5. На основании комплексного анализа, проведенного по морфологическим, биоакустическим и молекулярно-генетическим признакам, предложить возможный сценарий заселения острова Сахалин изученными видами славковых.

**Научная новизна.** В работе впервые приведены и обобщены данные по географической изменчивости 9 видов славковых птиц дальневосточного региона. На основе проведенного в работе анализа изменчивости описано 3 новых таксона, уточнена внутривидовая систематика нескольких видов славковых. Впервые показаны отличия на молекулярно-генетическом уровне между *Phylloscopus borealoides* Portenko, 1950 и *Ph. tenellipes* Swinhoe, 1860, разделенных ранее по

характеру вокализации. Приводятся новые сведения об особенностях вокализации островных популяций обсуждаемых видов.

**Теоретическое и практическое значение работы.** Результаты работы вносят вклад в изучение островных авифаун и могут быть использованы для дальнейшего изучения островных популяций птиц. Также, результаты диссертации могут быть включены в лекционные курсы по зоогеографии, экологии и биоакустике, читаемые для студентов-биологов.

**Апробация работы.** Материалы исследования были представлены на XIII Международной орнитологической конференции Северной Евразии (Оренбург, 2010) и на V Всероссийской конференции по поведению животных (Москва, 2012), а также доложены на семинаре лаборатории молекулярных механизмов патологических процессов Института Цитологии и Генетики СО РАН (Новосибирск) и на заседании кафедры зоологии позвоночных биологического факультета МГУ им. М.В.Ломоносова.

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 9 работ, из них 3 статьи в журналах, рекомендованных ВАК, 4 статьи в других научных изданиях и 2 – материалы конференций.

**Структура и объем диссертации.** Диссертация изложена на 168 страницах машинописного текста; состоит из введения, 4 глав, выводов и списка литературы. Также имеется 2 приложения общим объемом 23 страницы. Работа иллюстрирована 56 рисунками и 27 таблицами. Список литературы включает 234 источника, из которых 143 на иностранных языках.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### Введение

Во введении обоснована актуальность темы, сформулированы цель и задачи работы.

### Глава 1. Обзор литературы

Раздел **1.1** посвящен обзору основных эколого-таксономических аспектов авифаун островов, в разделе **1.2** рассмотрена роль вокализации как эволюционного фактора, в разделе **1.3** обсуждается роль островов Дальнего Востока России как центров формообразования птиц, в разделе **1.4** приводятся данные о палеогеографической истории района исследований, в разделе **1.5** приведены краткие очерки распространения и систематики видов птиц, рассматриваемых в работе.

### Глава 2. Материалы и методы

В качестве модельных видов для данного исследования были выбраны следующие птицы семейства славковых Sylviidae – буряя пеночка *Phylloscopus fuscatus* (Blyth, 1842), толстоклювая пеночка *Phylloscopus schwarzi* (Radde, 1863), корольковая пеночка *Phylloscopus proregulus* (Pallas, 1811), обыкновенная таловка *Phylloscopus borealis* (J.H. Blasius, 1858), камчатская таловка *Phylloscopus examinandus* Stresemann, 1913, бледноногая *Phylloscopus tenellipes* Swinhoe, 1860 и

сахалинская *Phylloscopus borealoides* Portenko, 1950 пеночки, чернобровая камышевка *Acrocephalus bistrigiceps* Swinhoe, 1860, и распространенная в материковой части ареала и на Японских островах к северу до Хоккайдо восточная камышевка *Acrocephalus orientalis* (Temminck et Shlegel, 1847).

В основу исследования положены материалы, собранные автором в ходе экспедиций на остров Сахалин (2009 и 2010 гг.) и в Республику Алтай (2012 и 2013 гг.), а также материалы, хранящиеся в музейных орнитологических коллекциях и любезно предоставленные коллегами. Большая часть проанализированного материала происходит с острова Сахалин.

**2.1. Морфометрия и анализ окраски оперения.** В общей сложности были проанализированы окрасочные и размерные признаки 1189 экземпляров изучаемых видов птиц. Автором выполнены промеры 889 особей хранящихся в Зоологическом музее МГУ и ННПМ НАН Украины. Промеры экземпляров, хранящихся в ЗИН, БПИ, КГЗМ, ГДМ, ИМГиГ и частной коллекции С.В. Елсукова выполнены Я.А. Редькиным (в общей сложности около 300 экземпляров).

Со всех особей были сняты следующие промеры: длина крыла и его вершины, хвоста, цевки, клюва от ноздри и от края лба, ширина и высота клюва. У чернобровой и восточной камышевок дополнительно измеряли длину заднего (первого) пальца и когтя заднего (первого) пальца. Анализировали промеры только взрослых особей, самцов и самок сравнивали отдельно. Сравнение окраски оперения проводили визуально на серийном материале с использованием единой шкалы цветов (Smithe, 1975). Статистический анализ промеров производили в программе StatSoft Statistica 8.0. Применяли дискриминантный анализ и однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA) с поправкой Бонферрони против множественных сравнений.

**2.2. Биоакустический анализ.** Запись голосов производили в весеннее и летнее время в утренние часы. Голоса записывали на портативный магнитофон Marantz PMD 222 с микрофоном Sennheizer ME66 и предусилительным модулем К6. Записи голосов птиц с острова Сахалин и Республики Алтай произведены автором. Остальные фонограммы, использованные в работе, получены из коллекции И.М. Маровой и В.В.Иваницкого и фонотеки голосов животных им. Б.Н. Вепринцева ИПЭЭ РАН. В общей сложности обработано 19,5 ч записей голоса 160 самцов.

Визуализация сонограмм и измерения вокальных характеристик производились в программе Syrix 2.5 (Burt, 2005). При анализе репертуаров сравнивали устойчивые элементы – ноты, или в случае их нераздельного употребления – слоги, образующие определенный тип трели. Репертуар каждого самца оценивали, используя метод создания индивидуального каталога. Сходство репертуаров оценивали с помощью коэффициента Жаккара. На сонограммах измеряли частотный диапазон, положение верхней и нижней границы частотного диапазона, длину песен. Для каждого самца рассчитывали медианы по проведенным измерениям и затем проводили сравнение при помощи непараметрических тестов Краскела-Уоллиса и U критерия Манна-Уитни.

**2.3. Молекулярно-генетический анализ.** В молекулярно-генетическом анализе были использованы образцы из коллекции Зоологического музея МГУ (в том числе собранные при участии автора), образцы, собранные автором и коллегами во время

экспедиции на Алтай, а также образцы из коллекции Burke Museum of Natural History and Culture, в общей сложности – 166 образцов. Еще 73 последовательности были взяты из базы GenBank. Выделение ДНК осуществляли по стандартной фенол-хлороформной методике (Sambrook et al., 1989). Анализировали участок гена ND2 (вторая субъединица NADH-дегидрогеназы). Для полимеразной цепной реакции использовали праймеры L5219Met и H6313Trp (Sorenson et al., 1999). Большую часть образцов (140) секвенировали в компании «Синтол». Остальные образцы (26) секвенировали в центре коллективного пользования ИХБФМ СО РАН. Для этих образцов реакцию Сэнгера ставили самостоятельно с набором реактивов BigDye Terminator 3.1. в соответствии с рекомендациями производителя.

Полученные последовательности выравнивались в программе Geneious 6.0.5 (Biomatters, 2012). Стандартные характеристики гаплотипической изменчивости, такие как количество уникальных гаплотипов (H), количество полиморфных позиций (S), индекс гаплотипического разнообразия (Hd), нуклеотидное разнообразие ( $\pi$ ), рассчитывали с помощью программы DnaSp 5.10 (Librado, Rozas, 2009). Гаплотипические сети были построены в программе Network 4.6.1 (Bandelt et al., 1999) по алгоритму median joining.

Степень дифференциации между островными и материковыми популяциями оценивали при помощи индекса фиксации Fst. В случае, если число обособленных групп превышало 2, также проводили анализ молекулярной дисперсии AMOVA. Подсчет Fst и анализ AMOVA проводили в программе Arlequin 3.5 (Excoffier, Lischer, 2010).

Филогенетические деревья строили по методу максимального правдоподобия (maximum likelihood, ML) с бутстреп-поддержкой (1000 репликаций) в программе MEGA 5.1 (Tamura et al., 2012). Эволюционные модели подбирали в этой же программе в соответствии с критерием Акаике (AIC) и Байесовским критерием (BIC). Генетические дистанции (D) рассчитывали также в программе MEGA 5.1.

Предположительное время дивергенции видов подсчитывали в программе BEAST 1.7.5 (Drummond et al., 2013). Для этого была использована скорость накопления мутаций для гена ND2 – 0,029 замен на сайт за поколение, рассчитанная для гавайских цветочниц (Lerner et al., 2011). Для байесовских построений использовали эволюционную модель, рассчитанную в программе MEGA 5.1. Количество байесовских итераций устанавливали равным 10 млн. (значение эффективного размера выборки (ESS) при таком количестве итераций было более 100). С целью проверки гипотезы глобальных молекулярных часов (strict molecular clock) было дополнительно построено филогенетическое древо по методу ML без учета молекулярных часов в программе MrBayes (Huelsenbeck, Ronquist, 2001; Ronquist, Huelsenbeck, 2003). Длину цепи Маркова устанавливали равной 1 млн. Затем проводили тест отношения правдоподобия (likelihood ratio test) (Huelsenbeck, Crandall, 1997). Визуализацию результата расчета времени дивергенции видов проводили в программе Tracer 1.5.0 (Rambaut, Drummond, 2009). Филогенетические деревья, полученные в результате расчетов программы BEAST, суммировали в программе TreeAnnotator (Rambaut et al., 2013) и затем визуализировали с помощью программы FigTree (Rambaut, 2013).

## Глава 3. Результаты

### 3.1. Буряя пеночка *Phylloscopus fuscatus*

**3.1.1. Результаты анализа внешней морфологии *Phylloscopus fuscatus*.** По внешним морфологическим признакам северные подвиды бурой пеночки (*Ph. f. fuscatus*, *Ph. f. altaicus*, *Ph. f. sachalinensis*, *Ph. f. homeyeri*) различаются главным образом доминирующими оттенками окраски оперения. В гнездовом перье *Ph. f. fuscatus sachalinensis* отличаются от остальных северных подвидов наиболее интенсивной, с преобладанием коричнево-бурых тонов окраской оперения. В свежем перье *Ph. f. fuscatus sachalinensis* – самая темная раса. Алтайские бурые пеночки *Ph. f. fuscatus altaicus* отличаются наиболее светлой окраской оперения с преобладанием оливково-серых тонов. Чукотские *Ph. f. fuscatus homeyeri* – темные, но по сравнению с сахалинскими бурыми пеночками бледнее, глубокие коричневые тона отсутствуют. Птицы номинативной расы *Ph. f. fuscatus fuscatus* относительно светлые, при этом в окраске преобладают бурые тона. Дискриминантный анализ свидетельствует о весьма слабом, хотя и достоверном разделении подвидов бурой пеночки по промерам (Лямбда Уилкса=0,491,  $p<0,001$ , рис. 1). Наилучшее разделение выборок

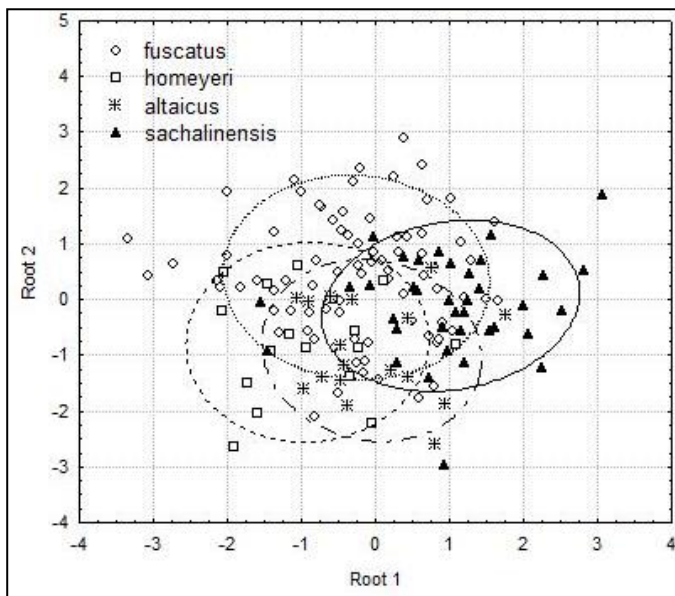


Рис. 1. Дискриминантный анализ промеров подвидов бурой пеночки.

согласно квадратам расстояний Махаланобиса наблюдается между бурыми пеночками подвидов *Ph. f. sachalinensis* и *Ph. f. homeyeri*.

При попарном сравнении выборок (самцы, однофакторный дисперсионный анализ с поправкой Бонферрони против множественных сравнений) были получены следующие результаты. Номинативные *fuscatus* имеют достоверно меньшую длину крыла при сравнении с *altaicus* ( $p<0,008$ ) и *sachalinensis* ( $p<0,006$ ). Длина крыла чукотских *homeyeri* достоверно меньше таковой у *altaicus* ( $p<0,047$ ). Длина крыла *sachalinensis* достоверно больше, чем у *fuscatus* ( $p<0,006$ ) и больше, чем у *homeyeri*, однако в последнем случае

уровень достоверности невысок ( $p<0,067$ ). Сахалинские бурые пеночки имеют достоверно большую длину хвоста ( $p<0,001$ ) при сравнении со всеми остальными географическими расами. Чукотские пеночки *homeyeri* имеют наименьший размер цевки (с достоверностью  $p<0,04$  и выше). Алтайские бурые пеночки имеют самый большой клюв (по длине ото лба) по сравнению с остальными географическими расами (с достоверностью  $p<0,002$  и выше). Номинативные *fuscatus* достоверно ( $p<0,001$ ) отличаются от других подвидов наименьшей длиной вершины крыла. Отличий по длине клюва от ноздри между исследуемыми географическими расами выявлено не было.

Самки сахалинских бурых пеночек имеют достоверно большую ( $p < 0,03$ ) длину крыла и цевки, чем самки номинативной расы. Также самки *sachalinensis* имеют достоверно самую большую ( $p < 0,001$ ) длину хвоста при попарном сравнении со всеми остальными обсуждаемыми расами. Остальные отличия по промерам самок не достоверны.

По совокупности внешних морфологических признаков нами был описан новый подвид бурой пеночки с Сахалина – *Ph. f. sachalinensis* Redkin et Malykh ssp. novum, 2011 (Редькин, Малых, 2011), отличающийся от остальных подвидов темной окраской и крупными размерами.

**3.1.2. Результаты анализа рекламной вокализации *Phylloscopus fuscatus*.** Вокализация бурой пеночки раздельного типа, сравнительно короткие песни разделены четкими паузами (Ivanitskii et al., 2011). По объему репертуара (количество уникальных элементов за 55 исполненных песен) отличий между островными и материковыми бурыми пеночками нами выявлено не было (Kruskal-Wallis ANOVA,  $H=0,95$ ;  $p < 0,62$ ). Степень сходства репертуаров между самцами одного подвида достоверно выше ( $p < 0,001$ ), чем степень сходства репертуаров между самцами разных подвидов. Записями голоса *Ph. f. homeyeri* мы не располагали. Уникальных элементов, принадлежащих только самцам *Ph. f. sachalinensis*, выявить не удалось ввиду чрезвычайной индивидуальной изменчивости и богатства репертуара.

При сравнении выборок по частотно-временным характеристикам песни, выявлено, что сахалинские бурые пеночки достоверно отличаются от номинативных ( $p < 0,001$ ) и алтайских ( $p < 0,03$ ) более широким частотным диапазоном. По сравнению с *fuscatus* сахалинские бурые пеночки имеют достоверно более высокую ( $p < 0,02$ ) верхнюю границу частотного диапазона и достоверно более низкую ( $p < 0,002$ ) нижнюю границу диапазона. Сахалинские бурые пеночки также обладают достоверно большей продолжительностью песни, как при сравнении с *fuscatus* ( $p < 0,03$ ), так и при сравнении с *altaicus* ( $p < 0,05$ ). Длина пауз между песнями у *sachalinensis* меньше, чем у *altaicus*, однако эти отличия не достоверны. По числу исполняемых нот в песне географические расы между собой не различаются.

**3.1.3. Результаты анализа изменчивости мтДНК *Phylloscopus fuscatus*.** Анализ генетической изменчивости показал наличие очень слабой дифференциации между изучаемыми географическими расами. Среди 56 проанализированных образцов выявлено 22 уникальных гаплотипа, из них один является преобладающим. Звездообразная конфигурация медианной гаплотипической сети свидетельствует об отсутствии значительной гаплотипической структурированности внутри вида (рис. 2). Однако, некоторые гаплотипы с Алтая и с Сахалина имеют тенденцию к объединению в отдельные группы. Попарные значения  $F_{st}$  не высоки, однако указывают на наличие некоторой изоляции между популяциями. Так, особи *sachalinensis* имеют более высокое значение  $F_{st}$  при сравнении с *altaicus* ( $F_{st}=0,20$ ;  $p=0,001$ ), чем при сравнении с *fuscatus* ( $F_{st}=0,09$ ;  $p=0,01$ ). В тоже время анализ молекулярной дисперсии (AMOVA) не подтвердил правомерность деления наших образцов на группы, соответствующие четырем географическим расам *sachalinensis*, *fuscatus*, *altaicus* и *homeyeri* (процент дисперсии между группами 11.66, внутри групп – 88.34).





### 3.2.3. Результаты анализа изменчивости мтДНК *Phylloscopus schwarzi*.

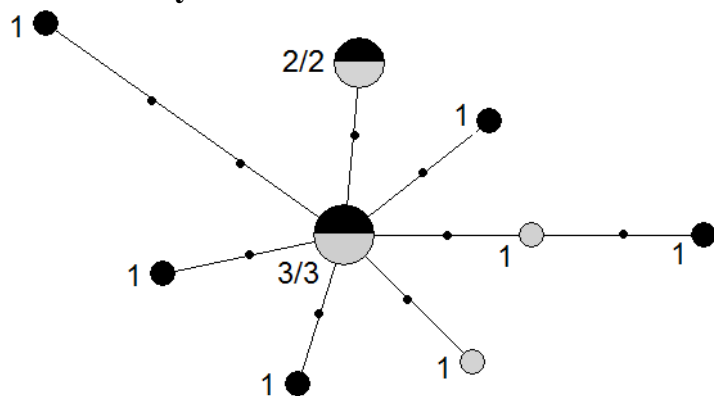


Рис. 3. Гаплотипическая сеть *Ph. schwarzi*.

Черным показаны образцы с Сахалина, серым – из материковой части ареала.

Анализ мтДНК не выявил какой-либо дивергенции между сахалинскими и материковыми образцами *Ph. schwarzi*. Среди 17 проанализированных образцов толстоклювой пеночки было выявлено 9 уникальных гаплотипов. Медианная гаплотипическая сеть имеет звездообразную структуру, что свидетельствует об отсутствии структурированности между анализируемыми образцами (рис. 3).

## 3.3. Корольковая пеночка *Phylloscopus proregulus*

**3.3.1 Результаты анализа внешних морфологических признаков *Phylloscopus proregulus*.** Достоверных отличий по морфометрическим признакам особей корольковых пеночек с территории острова Сахалин и материковой части ареала выявлено не было. Также между ними не обнаружено отличий и по окраске оперения.

**3.3.2. Результаты анализа рекламной вокализации *Phylloscopus proregulus*.** Рекламная вокализация корольковой пеночки характеризуется очень богатым репертуаром и сложной, строго упорядоченной синтаксической структурой (Иваницкий, Марова, 2012; наши данные).

Объем репертуара корольковых пеночек с острова Сахалин не отличается от такового из материковой части ареала. Значения коэффициента Жаккара между репертуарами самцов из островных и материковых популяций достоверно ниже ( $p < 0,001$ ), чем у самцов из одной популяции.

Корольковые пеночки с Сахалина имеют достоверно более широкий ( $p < 0,001$ ) частотный диапазон по сравнению с птицами из материковой части ареала. Расширение диапазона у островных птиц происходит за счет поднятия верхней границы частотного диапазона ( $p < 0,001$ ). Нижняя граница частотного диапазона пеночек с Сахалина выше таковой материковых особей, однако, эти отличия недостоверны. По длине фраз отличий между островными и материковыми корольковыми пеночками выявлено не было.

**3.3.3. Результаты анализа изменчивости мтДНК *Phylloscopus proregulus*.** Среди всех образцов корольковой пеночки (34) было выявлено 18 уникальных гаплотипов. Методом построения медианной гаплотипической сети не удалось выявить существенной структурированности в пределах исследованной выборки (рис. 4). В тоже время, гаплотип, преобладающий у особей с Сахалина встретился лишь у двух особей из материковой части ареала, что свидетельствует о наличии некоторой генетической обособленности образцов с острова. Индекс фиксации ( $F_{st}$ ) между образцами с острова и материковой части ареала составил 0,21 ( $p < 0,001$ ).

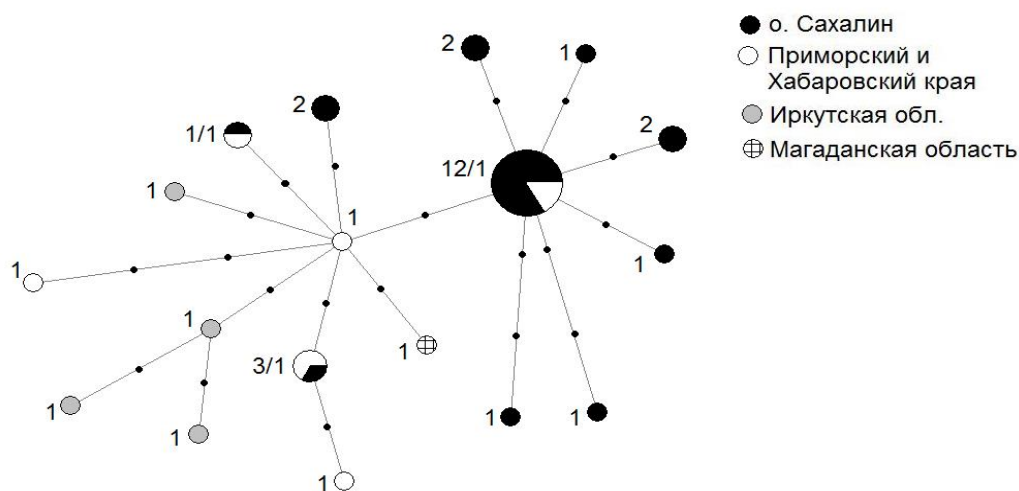


Рис. 4. Гаплотипическая сеть *Ph. proregulus*.

### 3.4. Таловки *Phylloscopus borealis* и *Ph. examinandus*

**3.4.1. Результаты анализа внешних морфологических признаков *Phylloscopus borealis* и *Ph. examinandus*.** Таксономическая структура таловки на сегодняшний день остается дискуссионной. В ряде последних работ на основе молекулярно-генетических методов были показаны существенные отличия между таловками, распространенными на материковой части ареала (*Ph. borealis*), населяющими Сахалин, Камчатку и Курильские острова (*Ph. examinandus*), и японскими *Ph. xanthodryas*. На основе этих данных предполагается видовая самостоятельность этих форм (Saitoh et al., 2006, 2008; 2010; Reeves et al., 2008;

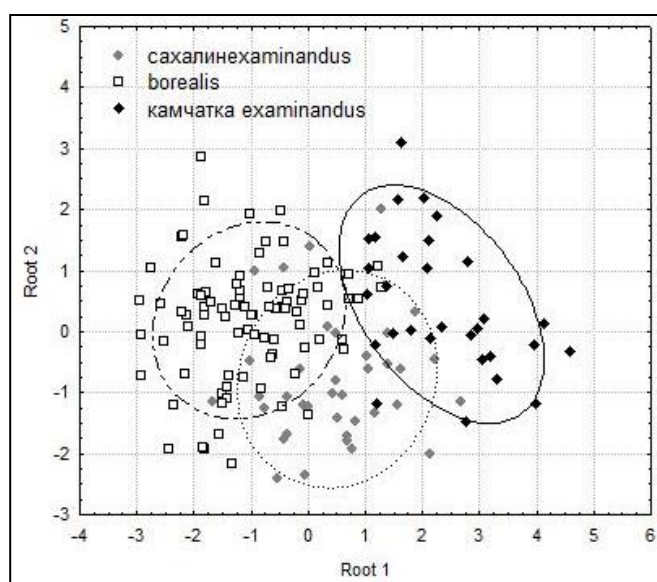


Рис. 5. Дискриминантный анализ промеров таловок.

Martens, 2010; Alström et al., 2011). Мы придерживаемся этой же точки зрения. Между экземплярами *Ph. borealis* из материковой части ареала (*Ph. b. borealis*, *Ph. b. talovka*, *Ph. b. transbaicalicus*) значимых размерных отличий выявлено не было. Определение этих форм как обособленных основывается на незначительных отличиях в окраске оперения (Портенко, 1939; Дементьев, Гладков, 1954; Vaurie, 1959; Martens, 2010). Валидность этих рас до сих пор остается спорной, мы в данной работе рассматриваем эти материковые формы как «группу *borealis*». По промерам исследованные нами экземпляры таловок с высоким уровнем значимости разделяются

на три группы (Лямбда Уилкса=0,299;  $p < 0,00001$ ), соответствующие таловкам группы «*borealis*», *Ph. examinandus* с Сахалина и *Ph. examinandus* с Камчатки (рис. 5). Последние отличаются наиболее крупными размерами и лучше дискриминируются от птиц группы «*borealis*», чем экземпляры с Сахалина, на что

указывают значения квадратов расстояний Махаланобиса. Таловки с Сахалина при попарном сравнении с таловками группы «*borealis*» (самцы, однофакторный дисперсионный анализ) обладают достоверно большей длиной крыла ( $p < 0,008$ ), длиной хвоста ( $p < 0,02$ ), длиной клюва от ноздри ( $p < 0,003$ ), длиной клюва ото лба ( $p < 0,0001$ ), высотой ( $p < 0,0001$ ) и шириной ( $p < 0,001$ ) клюва. С невысоким уровнем значимости ( $p < 0,08$ ) таловки с Сахалина отличаются большей длиной цевки при сравнении с птицами группы «*borealis*». Таловки с Камчатки с достоверностью  $p < 0,001$  больше материковых *borealis* по таким промерам как длина крыла, длина хвоста, длина цевки, длина клюва от ноздри и ото лба, высота и ширина клюва, длина вершины крыла. Экземпляры *Ph. examinandus* с Камчатки обладают большими показателями практически всех промеров и при сравнении с таловками *Ph. examinandus* с Сахалина – длины крыла ( $p < 0,001$ ), хвоста ( $p < 0,001$ ), цевки ( $p < 0,001$ ), клюва от ноздри ( $p < 0,003$ ) и вершины крыла ( $p < 0,001$ ).

Самки *Ph. examinandus* с Сахалина достоверно ( $p < 0,001$ ) больше самок таловок группы «*borealis*» по длине крыла, хвоста и цевки. Самки *Ph. examinandus* с Сахалина и с Камчатки достоверно ( $p < 0,01$ ) больше *borealis* по длине клюва ото лба. По вершине крыла таловки с Сахалина больше *borealis* с достоверностью  $p < 0,001$ , а самки таловок с Камчатки – с достоверностью –  $p < 0,05$ .

По окраске оперения камчатские *Ph. examinandus* отличаются преобладанием зеленоватых оттенков в окраске спины. Эти птицы окрашены наиболее ярко по сравнению с материковыми и сахалинскими таловками. В противоположность им, в окраске оперения материковых таловок группы «*borealis*» преобладают оливково-бурые тона. Сахалинские таловки занимают промежуточное положение в отношении наличия зеленых тонов в окраске оперения.

**3.4.2. Результаты анализа рекламной вокализации *Phylloscopus borealis* и *Ph. examinandus*.** Отличия рекламной вокализации таловок неоднократно обсуждались ранее (Martens, 2010; Alström et al. 2011). Особенности песни являются одним из наиболее значимых отличительных признаков криптических видов *Ph.*

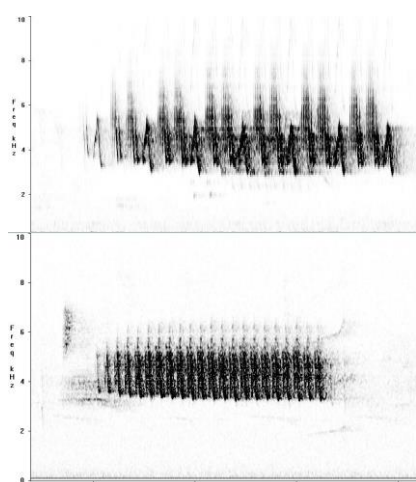


Рис. 6. Песни *Ph. examinandus* (вверху) и *Ph. borealis* (внизу).

*examinandus* и *Ph. borealis*. Песня *Ph. examinandus* более растянутая и медленная, песня же *Ph. borealis* более сжатая и быстрая (рис. 6). У населяющих Сахалин *Ph. examinandus* и материковых *Ph. borealis* нет общих элементов в репертуаре. Мы также получили достоверные данные по продолжительности песен ( $p < 0,001$ ) и паузам между песнями ( $p < 0,009$ ). Несмотря на большую продолжительность песни, у таловок с Сахалина в состав одной песни входит меньшее количество нот по сравнению с песнями материковой таловки ( $p < 0,001$ ). Таловки с Сахалина имеют достоверно более широкий частотный диапазон ( $p < 0,001$ ). Расширение диапазона достигается благодаря поднятию верхней границы диапазона, у таловок с острова она достоверно выше ( $p < 0,001$ ).

**3.4.3. Результаты анализа изменчивости мтДНК *Phylloscopus borealis* и *Ph. examinandus*.** Работы по изучению изменчивости мтДНК таловок проводились неоднократно до нашего исследования (Reeves et al., 2008; Saito et al., 2010, Alstöm et al., 2011). Сравнения велись по маркерам ND2 и Cytb. Мы отсековировали еще 8 экземпляров таловок с о. Сахалин, и провели анализ наших образцов вместе с уже

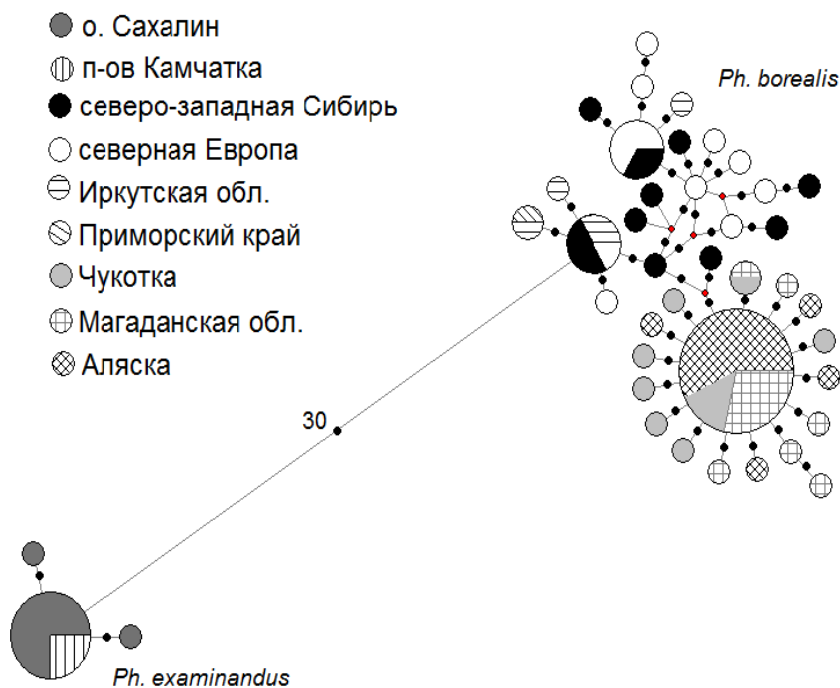


Рис. 7. Гаплотипическая сеть *Ph. borealis* и *Ph. examinandus*.

имевшимися в базе GenBank последовательностями.

Все выявленные гаплотипы образовали две четкие группы (рис. 7), соответствующие *Ph. borealis* (группа «*borealis*» – образцы из материковой части ареала и *Ph. borealis kennicotti* – образцы с территории Аляски) и *Ph. examinandus* (о. Сахалин и п-ов Камчатка). Образцы *Ph. borealis kennicotti* с Аляски и группы «*borealis*» с Чукотки и из Магаданской области

несколько обособлены от европейских и сибирских образцов. Подробно эти различия обсуждены в статье Reeves et al., 2008. На нашей выборке не удалось выявить гаплотипической структурированности внутри *Ph. examinandus*. Образцы с Камчатки имели тот же гаплотип, что и образцы с Сахалина. Значения  $F_{st}$  между гаплогруппами *Ph. borealis* и гаплогруппой *Ph. examinandus* близки к единице (от 0,94 до 0,99), что свидетельствует об очень высокой степени генетической разобщенности между этими видами. Генетическая дистанция ( $D$ ) между *Ph. examinandus* и *Ph. borealis* составила 0,042 ( $SE=0,012$ ). Результат анализа времени дивергенции между *Ph. examinandus* и *Ph. borealis* показал, что эти два вида разошлись около 500 тыс. лет назад (медиана – 695, минимум 479 (95%), максимум 950 (95%) тыс. лет).

### 3.5. Бледноногая *Phylloscopus tenellipes* и сахалинская *Ph. borealoides* пеночки

**3.5.1. Сравнение внешних морфологических признаков *Phylloscopus tenellipes* и *Ph. borealoides*.** По окраске оперения сахалинская пеночка отличается от бледноногой более серыми и зеленоватыми верхом головы и зашейком, а также более зелеными спиной и надхвостьем. Дискриминантный анализ, проведенный по 6 морфометрическим признакам, показывает устойчивое разделение между выборками (самцы) *Ph. tenellipes*, *Ph. borealoides* с острова Сахалин и *Ph. borealoides* с острова

Кунашир (Лямбда Уилкса=0,189;  $p<0,001$ , рис. 8). При попарном сравнении выборок выявлено, что *Ph. borealoides* с о. Сахалин по сравнению с *Ph. tenellipes* имеют достоверно большие ( $p<0,001$ ) показатели промеров длин крыла и его вершины, хвоста, клюва ото лба, величины расстояния между 5 и 6 первостепенными маховыми. Экземпляры *Ph. borealoides* с острова Кунашир по сравнению с *Ph. tenellipes* достоверно крупнее ( $p<0,001$ ) по этим же промерам, за исключением длины клюва, в последнем случае отличия недостоверны. Из всех снятых промеров достоверных отличий между сравниваемыми выборками не было выявлено лишь по длине цевки. Значимых отличий по размерам между сахалинскими пеночками с о. Сахалин и о. Кунашир не выявлено.

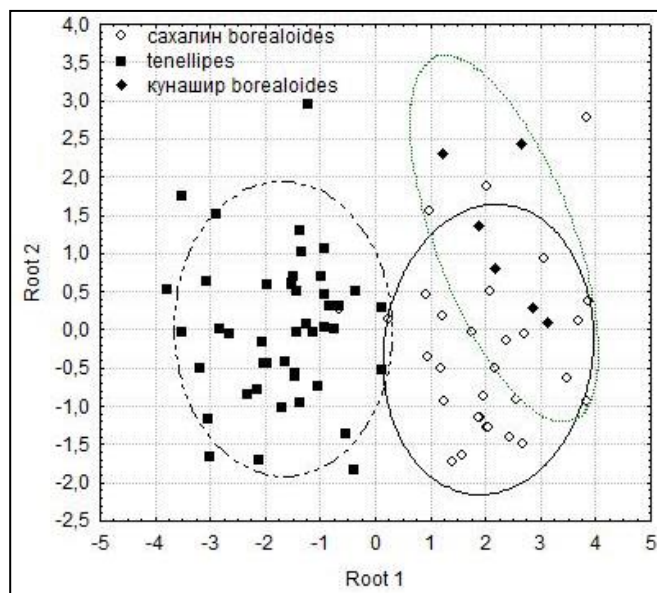


Рис. 8. Дискриминантный анализ промеров бледноногой и сахалинской пеночек.

Самки сахалинских пеночек как с о. Сахалин, так и с о. Кунашир достоверно крупнее ( $p<0,001$ ) самок бледноногих пеночек по длине крыла. По длине хвоста самки *Ph. borealoides* с о. Кунашир достоверно крупнее ( $p<0,003$ ) самок бледноногих пеночек. Достоверных отличий по длине цевки между самками этих видов выявлено не было. Самки *Ph. borealoides* с Сахалина имеют достоверно ( $p<0,001$ ) большую длину клюва ото лба по сравнению с самками *Ph. tenellipes*. Самки *Ph. borealoides* и с Сахалина, и с Кунашира имеют достоверно ( $p<0,001$ ) большее расстояние между 5 и 6 первостепенным маховым и большую длину вершины крыла, чем самки бледноногих пеночек.

**3.5.2. Сравнение характеристик рекламной вокализации *Phylloscopus tenellipes* и *Ph. borealoides*.** Отличия в вокализации бледноногих и сахалинских пеночек послужили главной причиной выделения *Ph. borealoides* в качестве самостоятельного вида (Назаренко, 1971; Вепринцев и др., 1976; Martens, 2010). Песня бледноногой пеночки состоит из продолжительных узкодиапазонных трелей, тогда как у сахалинской она представлена свистами, располагающимися в широком частотном диапазоне (рис. 9).

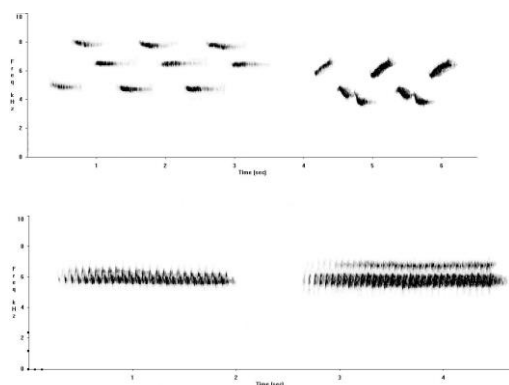


Рис. 9. Песни сахалинской (вверху) и бледноногой (внизу) пеночек.

Частотный диапазон песен сахалинской пеночки достоверно шире такового бледноногой ( $p<0,001$ ). Верхняя граница частотного диапазона достоверно выше у сахалинской пеночки ( $p<0,001$ ), нижняя граница диапазона сахалинской пеночки достоверно ниже ( $p<0,001$ ). При этом частотный диапазон отдельных нот у сахалинской пеночки достоверно уже ( $p<0,003$ ). Длина песен сахалинских пеночек достоверно больше ( $p<0,002$ ), чем у



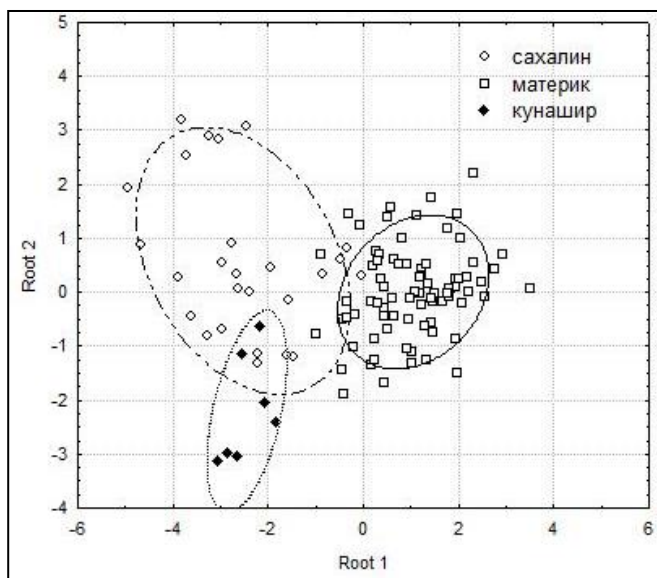


Рис. 11. Дискриминантный анализ промеров *A. bistrigiceps*.

как при сравнении с материковыми птицами ( $p < 0,001$ ), так и при сравнении с сахалинскими особями ( $p < 0,03$ ). Сахалинские экземпляры имеют достоверно большую ( $p < 0,001$ ) длину крыла по сравнению с особями из материковой части ареала. По длине хвоста и цевки особи с о. Сахалин и о. Кунашир не отличаются, однако они имеют достоверно большие ( $p < 0,001$ ) длины хвоста и цевки по сравнению с материковыми птицами. Камышевки с Кунашира имеют достоверно большую ( $p < 0,003$ ) длину клюва от ноздри по сравнению с птицами из материковой части ареала. Сахалинские и материковые особи по этому промеру не

отличаются. По длине клюва ото лба птицы с Сахалина и Кунашира не отличаются между собой, однако этот промер у них достоверно больше ( $p < 0,001$ ), чем у птиц из материковой части ареала. Птицы с Кунашира крупнее сахалинских по вершине крыла, однако эти отличия не достоверны ( $p < 0,06$ ). Как сахалинские, так и кунаширские чернобровые камышевки имеют большую вершину крыла по сравнению с материковыми с высоким уровнем значимости ( $p < 0,0001$ ). По длине заднего (первого) пальца выборки не отличаются. По длине когтя заднего (первого) пальца сахалинские и кунаширские чернобровые камышевки достоверно больше ( $p < 0,0001$ ) материковых, однако между собой островные птицы по этому промеру не отличаются. Особи из материковой части ареала имеют достоверно менее ( $p < 0,001$ ) широкий клюв как при сравнении с птицами с о. Кунашир, так и при сравнении с экземплярами с о. Сахалин. Чернобровые камышевки с о. Кунашир обладают достоверно большей ( $p < 0,001$ ) высотой клюва по сравнению с особями с материка и о. Сахалин.

Самки чернобровых камышевок с Сахалина имеют больший размер цевки ( $p < 0,03$ ), большую длину вершины крыла ( $p < 0,02$ ) по сравнению с материковыми. По длине заднего (первого) пальца самки чернобровых камышевок с Сахалина крупнее материковых с достоверностью  $p < 0,001$ , самки с Кунашира также больше материковых по длине заднего пальца, но с меньшей достоверностью ( $p < 0,006$ ). Самки камышевок, как с Сахалина, так и Кунашира имеют достоверно большую ( $p < 0,0001$ ) длину когтя заднего пальца при сравнении с материковыми самками.

На основании внешних морфологических признаков нами были описаны два новых подвида чернобровой камышевки – *A. b. sachalinensis* ssp. novum Malykh et Redkin 2012, населяющий о. Сахалин, и *A. b. voronovi* ssp. novum Malykh et Redkin 2012, распространенный на Курильских островах (Малых, Редькин, 2012).

**3.6.2. Анализ свойств рекламной вокализации *Acrocephalus bistrigiceps*.** Чернобровая камышевка обладает богатым, крайне изменчивым вокальным репертуаром (Иваницкий, 2008; наши данные). По объему репертуара отличий



между чернобровыми камышевками с Сахалина и из материковой части ареала выявлено не было. Частотно-временные характеристики вокализации чернобровых камышевок оценивались по промерам нот. Сахалинские чернобровые камышевки обладают достоверно более высокой ( $p < 0,05$ ) верхней и нижней границами диапазона, чем особи материковых популяций. Самцы с Сахалина имеют также более широкий частотный диапазон, однако уровень значимости в данном случае невысок ( $p < 0,3$ ). Достоверных отличий по длине нот выявлено не было.

**3.6.3. Результаты анализа изменчивости мтДНК *Acrocephalus bistrigiceps*.** Среди 22 отсеквенированных образцов было выявлено 6 уникальных гаплотипов (рис. 12). Все образцы сахалинских чернобровых камышевок имеют один гаплотип.

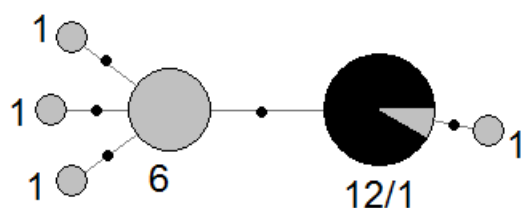


Рис. 12. Гаплотипическая сеть *A. bistrigiceps*. Черным показаны образцы с Сахалина, серым – из материковой части ареала.

Этот гаплотип встретился лишь у одного образца чернобровых камышевок из Приморья, еще один гаплотип приморской камышевки оказался близким к сахалинскому гаплотипу. Большинство гаплотипов камышевок из материковой части ареала образовали самостоятельную гаплогруппу. Средняя генетическая дистанция ( $D$ ) между группами составила  $0,002 (\pm 0,001)$ . Средняя генетическая дистанция внутри материковых *A. bistrigiceps* ниже и составляет  $0,001$ .

Значение индекса фиксации ( $F_{st}$ ) при сравнении сахалинских и материковых чернобровых камышевок равно  $0,527 (P < 0,001)$ , что говорит о значительной степени генетической разобщенности исследуемых групп.

### 3.7. Восточная камышевка *Acrocephalus orientalis*

Мы провели сравнение размерных признаков 10 экземпляров камышевок, происходящих из Японии и Сахалина, с 98 особями из материковой части ареала этого вида. Островные особи в целом крупнее материковых. Длина крыла островных особей достоверно больше ( $p < 0,001$ ). Также островные птицы отличаются от материковых достоверно большей вершиной крыла ( $p < 0,001$ ), большей длиной цевки ( $p < 0,004$ ), большей длиной когтя заднего пальца ( $p < 0,001$ ), более длинным клювом при измерении от ноздри ( $p < 0,02$ ), большей высотой клюва ( $p < 0,005$ ).

В нашем распоряжении имелся всего один образец ткани восточной камышевки с Сахалина. Этот образец наряду с двумя другими из Приморья был отсеквенирован и включен в анализ вместе с одной последовательностью, принадлежащей камышевке *A. arundinaceus* (база GenBank). В результате, образец с Сахалина отличался от образца *A. arundinaceus* на 8,5 % (генетическая дистанция  $D$ ), а от материковых *A. orientalis* всего на 0,6%. Таким образом, различия оказались несколько больше, чем при сравнении сахалинских и материковых чернобровых камышевок (в том случае генетическая дистанция составляла 0,2%). Очевидно, что в силу крайней ограниченности выборки говорить о какой-либо достоверности полученных данных не приходится.

На основе всех выше перечисленных различий можно заключить, что островные и материковые восточные камышевки представляют собой две географические расы.

Поскольку старшее название «*orientalis*» принадлежит именно японским популяциям, они должны рассматриваться в качестве номинативного подвида. Для материковых восточных камышевок удачно подходит имя «*magnirostris*» данное Р. Свайно (Swinhoe, 1860) птицам из Амоя (ныне Сямынь, провинция Фуцзянь, Китай). В описании этой формы в частности указывается, что верхняя сторона тела птицы «сиенового или желтовато-коричневого цвета», а низ тела «сиеново-желтый». Распространена эта форма согласно автору описания на участке от Амоя до Шанхая. Описание окраски, деталей распространения (в данном случае речь идет о пролетных и зимующих особях), а также явно мелкие размеры, приводимые Р. Свайно, свидетельствуют о принадлежности описанной им птицы к материковой расе.

Таким образом, прежде монотипический вид *A. orientalis* должен быть разделен на два подвида: *A. o. orientalis* (Temminck et Schlegel, 1874) населяющий Японские острова и *A. o. magnirostris* Swinhoe, 1860 распространенный на материке. Обе расы представлены в фауне России. От Забайкалья до долины Амура и побережья Японского моря гнездится *magnirostris*. Номинативный подвид многократно отмечался на Сахалине, хотя его гнездование на острове до сих пор не доказано (Нечаев, 1991; Нечаев, Гамова, 2009, Малых, Редькин, 2011).

#### Глава 4. Обсуждение результатов

Использование комплекса методов позволило нам оценить степень дивергенции островных и материковых форм изучаемых видов по разным признакам.

Виды, у которых обнаружены морфометрические различия между островными и материковыми популяциями (бурая, бледноногая и сахалинская пеночки, обыкновенная и камчатская таловки, чернобровая камышевка, восточная камышевка), отличаются более крупными размерами островных форм.

Этот факт согласуется с обширными литературными данными о том, что на островах у мелких птиц и млекопитающих имеет место тенденция к увеличению размеров тела (Degnan, 1993; Degnan et al., 1998, Clegg et al., 2002; Clegg, Owens, 2002; Robinson, Owens, 2003; Lomolino, 2005; Raia, Meiri, 2006; Frentiu, et al. 2007; Boyer, Jetz, 2010). В тоже время, несмотря на массу примеров увеличения размеров тела на островах, известны и обратные случаи. Степень выраженности тенденции к увеличению размера на островах по сравнению с материком зависит от сложного комплекса факторов, в частности таких, как размер и возраст острова, время его заселения, фаунистическое разнообразие, а также и от размеров самих птиц (Alatalo et al., 1986; Lomolino, 2005; Boyer, Jetz, 2010). Нами показано, что закономерность в увеличении размеров тела (для мелких птиц) соблюдается даже на столь незначительно удаленных от материка и молодых островах, как Сахалин.

Вопрос о влиянии островной изоляции на рекламную вокализацию певчих птиц обычно рассматривается в связи с изменениями разнообразия репертуаров. В целом ряде исследований было показано, что разнообразие типов песен или составляющих их элементов (нот, фраз и т.д.) на островах меньше, чем на материке (Marler, Boatman 1951, Thielcke, 1969; Baker, Moeed, 1987; Baker, 1996; Parker et al. 2012).

Изменения частотно-временных характеристик песен островных птиц изучены в гораздо меньшей степени (Baker et al., 2006).

Отличий по объему репертуара между островными и материковыми популяциями изученных нами видов птиц выявлено не было. В то же время, у всех проанализированных видов имеются некоторые особенности репертуара, проявляющиеся в более высоких коэффициентах сходства Жаккара внутри популяций, чем между ними. Однако, элементов (типов трелей или нот), присущих только островным особям и не встречающихся у птиц на материке, нами выявлено не было.

У всех проанализированных видов на острове частотный диапазон песен расширяется, верхняя граница диапазона имеет достоверно более высокое положение. У самцов сахалинской пеночки, камчатской таловки, а также самцов из островных популяций бурой и толстоклювой пеночек, наблюдается смещение нижней границы диапазона вниз. У большинства изученных видов трели более продолжительны, песня в целом более растянута. Эти тенденции могут быть обусловлены комплексом причин.

Фактором, приводящим к использованию птицами в вокализации более высоких частот, может служить более высокая относительная влажность воздуха на острове по сравнению с таковой на материке. Известно, что с увеличением влажности воздуха уменьшается поглощаемость звуков (Kinsler, Frey, 1950; Nottebohm, 1975; Kinsler et al., 2000). Ввиду этого факта птицы в более увлажненных местообитаниях могут использовать в своих вокальных сессиях более высокие частоты по сравнению с птицами, обитающими в более засушливом климате (Nottebohm, 1975). Вместе с тем, более высокие показатели влажности воздуха на острове, по всей видимости не могут быть единственным определяющим фактором. В нашем распоряжении находились записи чернобровых камышевок, бледноногой и бурой пеночек, произведенные на территории Приморья и Амурской области, где относительная влажность воздуха не отличается от таковой на Сахалине. При этом птицы из этих мест имели достоверно более узкий частотный диапазон и более низкую верхнюю границу частотного диапазона, чем птицы с острова.

Вероятно, расширение частотного диапазона и использование более высоких частот птицами из островных популяций определяется совокупностью экологических факторов.

Данное явление также может быть связано с относительной бедностью островной авифауны по сравнению с таковой на материке. На сегодняшний день для Сахалина приводится 201 вид гнездящихся птиц, из них 88 видов отряда Воробьинообразные Passeriformes (Нечаев, 1991; Нечаев, 2005). В Нижнем Приамурье отмечено гнездование для 261 вида птиц, из них 114 – из отряда Воробьинообразных (Бабенко, 2000). Для Алтай-Саянского региона, откуда происходит большая часть записей голосов материковых птиц, использованных в нашей работе, приводится гнездование 164 видов воробьиных птиц (Баранов, 2012). Можно предположить, что в условиях большего видового разнообразия птиц в материковой части ареала, особям приходится сужать свой репертуар из-за конкуренции за канал в эфире. На острове самцы испытывают меньшее давление

конкуренции со стороны самцов других видов и могут использовать элементы более широкого частотного диапазона в своей рекламной вокализации.

Не стоит исключать и возможность влияния на вокализацию биотопических особенностей на острове, проявляющихся в распространении крупнотравных растений. Густая растительность в нижнем ярусе леса и на опушках может в значительной мере поглощать звуковые сигналы птиц, что вынуждает их использовать звуки более широкого частотного диапазона. Известны случаи использования птицами более высоких частот и трелей большей продолжительности в местообитаниях с густой растительностью (Nottebohm, 1969; Nottebohm, 1975).

Изменения, связанные с вокализацией в островных популяциях, происходят быстрее, чем какие-либо изменения, связанные с внешними признаками (размерами тела, окраской оперения). Наши данные о скорости возникновения биоакустических отличий в изолированных популяциях согласуются с данными, полученными для других видов птиц (Helbig et al., 1996; Päckert et al., 2003; Päckert et al., 2004; Alström et al., 2007; Robin et al., 2011).

Полученные результаты свидетельствуют о том, что островные популяции (географические расы, или виды в случае с сахалинской пеночкой и камчатской таловкой) изученных видов славковых находятся на разных этапах дивергенции от птиц, населяющих материковую часть ареала. Если расположить изученные виды в ряд от тех, между островными и материковыми популяциями которых нет значимых отличий, к тем, у которых наблюдается максимум отличий (по вокализации, внешним признакам и изменчивости участка гена ND2), то эта последовательность будет выглядеть следующим образом: 1) толстоклювая пеночка, 2) корольковая пеночка, 3) бурая пеночка, 4) чернобровая камышевка, 5) обыкновенная и камчатская таловки, 6) сахалинская и бледноногая пеночки. Положение восточной камышевки в данном ряду остается под вопросом, поскольку мы не располагали достаточным объемом материала по этому виду. Степень отличий островной восточной камышевки от материковой, по всей видимости, близка к таковой у чернобровой камышевки.

Сопоставление современной фауны лесных птиц Дальнего Востока с предполагаемыми климатическими особенностями этой территории в период последнего ледникового максимума (23-16 тыс. лет назад) свидетельствует о том, что такая фауна не могла существовать в то время на большей части данного региона. Ее становление, вероятно, происходило, на протяжении позднего плейстоцена-голоцена на фоне неоднократных изменений очертаний островов в периоды регрессий-трансгрессий уровня моря, похолоданий и потеплений климата и смен растительности, причем процессы расселения протекали односторонне: с юга на север из прилегающих территорий (Назаренко, 1979; Назаренко, 1982; Назаренко, 1990; Нечаев, 1991).

Исходя из степени отличий островных популяций от материковых и анализа сведений по палеогеографии обсуждаемого региона, мы предполагаем, что изученные нами виды заселяли остров Сахалин разными путями.

Полученные данные о невысокой степени отличий по комплексу проанализированных признаков островных популяций бурой, толстоклювой и корольковой пеночек подтверждают предположения, высказанные ранее (Назаренко,

1979; Нечаев, 1991) о том, что, эти виды заселили остров Сахалин со стороны материка не ранее 15-13 тыс. лет назад. Поскольку островные популяции обсуждаемых видов имеют разную степень дивергенции от материковых популяций, то вероятно, что заселение острова Сахалин этими пеночками происходило не одновременно. Исходя из степени отличий по маркеру ND2, можно предположить, что первыми из этих трех видов проникли на Сахалин корольковая и бурая пеночки, толстоклювая пеночка распространилась на острове несколько позднее.

Формирование и расселение островных *Ph. examinandus* и *Ph. borealoides* вероятно происходило значительно сложнее. Эти виды могли заселить остров Сахалин не ранее 15-13 тыс. лет назад. Этого времени было едва ли достаточно для накопления столь значительного уровня различий между ними по мтДНК. Скорее всего, к моменту вселения на Сахалин и Курильские острова (а в случае с *Ph. examinandus* и на Камчатку) сахалинская пеночка и камчатская таловка уже сформировались как отдельные виды.

Исходя из литературных данных (Saitoh et al., 2010; Alström et al., 2011) дивергенция камчатских и обыкновенных таловок произошла на границе плиоцена и плейстоцена, а японские таловки обособились еще раньше. Согласно нашему анализу дивергенция обыкновенных и камчатских таловок произошла несколько позднее – в начале среднего плейстоцена. Данные о времени дивергенции, полученные в результате анализа одного гена, носят предположительный характер, но в любом случае, мы можем утверждать, что дивергенция камчатских и обыкновенных таловок, скорее всего, произошла не позднее среднего плейстоцена. По всей видимости, обособление видов таловок происходило в условиях островной изоляции до начала плейстоценовых похолоданий. Вполне вероятно, что в то время популяция таловок, представляющая теперь современную *Ph. examinandus*, населяла п-ов Камчатка, где и происходила ее дивергенция от населяющей материковую часть ареала *Ph. borealis* и распространенной на островах Охотского моря к югу до южных Японских островов *Ph. xanthodryas*. Затем, в период позднеплейстоценового похолодания, обыкновенная таловка сместила свой ареал на юг Китая, где и оставалась до начала голоценового потепления. В связи с похолоданием камчатская таловка была оттеснена на юг Японии, где встретилась с японской таловкой. Вероятно, камчатская и японская таловки вместе «пережидали» ледниковый максимум на юге Японии. С началом голоценового потепления *Ph. examinandus* проникла на Хоккайдо, а оттуда двумя параллельными путями реколонизировала Сахалин и Камчатку (через Курильские острова).

История расселения сахалинской пеночки сходна с историей таловок. Однако, ни нами, ни другими исследователями не был проведен анализ ДНК сахалинских пеночек, обитающих в Японии, по этой причине мы можем лишь предполагать возможные пути формирования и расселения этого вида в изучаемом регионе. Со значительной долей уверенности мы можем говорить лишь о том, что этот вид, как и таловка, к моменту заселения Сахалина в период начала голоцена, уже обособился от материковой бледноногой пеночки. Также мы можем заключить, что сахалинская пеночка проникла на Сахалин со стороны Хоккайдо, а не с материка. Однако без образцов из Японии проследить этапы расселения и формирования этого вида крайне сложно.

Чернобровая камышевка также заселила Сахалин со стороны Хоккайдо. Об этом свидетельствуют большие отличия между островной и материковой популяциями этого вида по мтДНК в сравнении с таковыми у бурой, корольковой и толстоклювой пеночек, а также тот факт, что накопить такой уровень изменчивости с момента вселения на Сахалин (не ранее 10-15 тыс. лет назад) эти птицы не могли, если бы они заселяли его со стороны материка. К моменту вселения на остров Сахалин чернобровые камышевки уже должны были отличаться по мтДНК от своих материковых предков. Таким образом, эти птицы должны были какое-то время находиться в изоляции от материковых форм, по всей видимости, на территории Японии, причем южнее Хоккайдо (так как растительность Хоккайдо претерпевала сходные изменения с растительностью Сахалина в период последнего ледникового максимума). Наши данные совпадают с предположениями, выдвинутыми ранее (Нечаев, 1991). Но пока мы не можем точно восстановить этапы расселения чернобровых камышевок ввиду отсутствия материалов для анализа ДНК этого вида из Японии и с Курильских островов.

Выдвинутый нами сценарий заселения острова Сахалин изученными видами носит предположительный характер. Для формулирования окончательного заключения необходимо проведение более детального исследования с привлечением большего количества молекулярно-генетических маркеров и установление более точных датировок дивергенции островных популяций от материковых предков.

## Выводы

1) Достоверные метрические различия выявлены для 5 из 7 сравнений материковых и островных популяций пеночек и камышевок. Во всех случаях, в которых различия были обнаружены, особи из островных популяций были крупнее особей из материковых популяций, что согласуется с известной гипотезой увеличения размеров тела птиц на островах.

2) Вокализация всех изученных островных форм отличается от материковых более широким частотным диапазоном, главным образом за счет более высокой верхней границы частотного диапазона.

3) По данным анализа мтДНК (по маркеру ND2) выявлена различная степень генетической дифференциации между островными и материковыми формами – от полного отсутствия различий у *Ph. schwarzi* до отличий видового уровня у *Ph. examinandus* и *Ph. borealoides*.

4) Сахалинские бурые пеночки выделены в самостоятельную географическую расу *Phylloscopus fuscatus sachalinensis* ssp. novum Redkin et Malykh, 2011, хорошо отличающуюся от всех материковых подвидов окраской оперения и размерами.

5) Степень различий мтДНК по маркеру ND2 подтверждает видовую самостоятельность сахалинской *Ph. borealoides* и бледноногой *Ph. tenellipes* пеночек, разделенных ранее по биоакустическим признакам.

6) Для чернобровой камышевки, считавшейся монотипическим видом, установлены отличия птиц материковых популяций, Сахалина и южных Курильских островов (Кунашир, Шикотан). По совокупности метрических и окрасочных

признаков описаны два новых островных подвида: *A. bistrigiceps sachalinensis* ssp. novum Malykh et Redkin, 2012, обитающий на Сахалине и *A. bistrigiceps voronovi* ssp. novum Malykh et Redkin, 2012, населяющий Курильские острова.

7) Восточные камышевки, гнездящиеся на Японских островах к северу до Хоккайдо, отличаются от материковых птиц крупными размерами, прежде всего длинными крылом и клювом. В связи с этим материковые птицы должны рассматриваться в качестве самостоятельной расы *A. o. magnirostris* Swinhoe, 1860.

8) По всей видимости, заселение Сахалина изученными видами происходило разными путями. *Ph. fuscatus*, *Ph. schwarzi* и *Ph. proregulus* проникли на остров с материка, в то время как *Ph. examinandus*, *Ph. borealoides* и *A. bistrigiceps* – с территории Японских островов.

### Благодарности

Я выражаю искреннюю благодарность научному руководителю И.М. Маровой за всестороннюю помощь в работе, а также В.В. Иваницкому за многочисленные консультации в процессе обработки материала. Особую благодарность я выражаю Я.А. Редькину, без неоценимой помощи которого эта работа не могла бы состояться. Я также признательна ему за любезно предоставленные промеры экземпляров, хранящихся в ЗИН РАН, БПИ РАН, ДВФУ, КГМ и в частной коллекции С.В. Елсукова. Благодарю Г.А. Семенова за помощь в проведении молекулярно-генетического анализа и за помощь в сборе материала во время экспедиций в Республику Алтай. За ценные замечания и помощь по молекулярно-генетической части работы также выражаю благодарность А.В. Катохину и Е.П. Симонову. Благодарю за обучение молекулярно-генетическим методам А.А. Банникову и В.В. Федорова. Материал по вокализации птиц на Сахалине был собран мною в составе экспедиции Амуро-Уссурийского центра биоразнообразия птиц (руководитель центра – старший научный сотрудник БПИ ДВО РАН С.Г. Сурмач, начальник экспедиции – старший научный сотрудник БПИ ДВО РАН О.П. Вальчук). Выражаю им свою глубокую признательность за большую помощь в работе. Также признательна моим коллегам по сахалинским экспедициям – Г.Н. Бачурину, В.Н. Сотникову, В.М. Матюшину, М.В. Погибе и Л.В. Капитоновой. Отдельную благодарность выражаю Ш.М. Беркс, хранителю орнитологической коллекции Бурк музея, и С.В. Дровецкому за переданные образцы тканей пеночек и рекомендации по молекулярно-генетической части работы. Благодарю Е.А. Коблика за рецензирование черновой версии работы. Также очень признательна руководителю Фонотеки голосов животных им. Б.Н. Вепринцева ИПЭЭ РАН – О.Д. Вепринцевой за предоставление целого ряда фонограмм пеночек и камышевок из фондов фонотеки. Я очень благодарна моей семье – родителям Т.Л. Малых и М.Ю. Малых, брату С.М. Малых и супругу Д.Р. Хайдарову за терпение, поддержку и помощь во время подготовки работы.

**Публикации по теме диссертации**  
**Работы, опубликованные в изданиях, рекомендованных ВАК**

1. Иваницкий В.В. Контрасты синтаксиса в рекламном пении близких видов пеночек (*Phylloscopus*, *Sylviidae*) / В.В. Иваницкий, И.М. Марова, **И.М. Малых** // Доклады Академии Наук. – 2011. – Т. 438. – Вып. 4. – С. 570-573.
2. Ivanitskii V.V. Between order and chaos: contrasting syntax in the advertising song of Dusky (*Phylloscopus fuscatus*) and Radde's (*Ph. shwarzi*) Warblers / V.V. Ivanitskii, I.M. Marova, **I.M. Malykh** // J. Ornithol. – 2011. – 153. – 2. – P. 337-346.
3. **Малых И.М.** Фаунистические находки и воспитание приемников / **И.М. Малых** // Природа. – 2011. – Вып. 10. – С. 66-67.

**Статьи в других научных изданиях**

4. Редькин Я.А. Обзор северных подвидов бурой пеночки *Phylloscopus fuscatus*, с описанием новой формы с острова Сахалин / Я.А. Редькин, **И.М. Малых** // Русский орнитологический журнал. – 2011. – Т. 20. – Вып. 624. – С. 59-80.
5. Редькин Я.А. Новые данные по географической изменчивости некоторых славковых птиц Охотского региона / Я.А. Редькин, **И.М. Малых** // Русский орнитологический журнал. – 2011. – Т. 20. – Вып. 630. – С. 254-255.
6. **Малых И.М.** Новые данные по географической изменчивости и систематике чернобровой (*Acrocephalus bistrigiceps*) и восточной дроздовидной (*A. orientalis*) камышевок / **И.М. Малых**, Я.А. Редькин // Труды Мензбирова Орнитологического Общества, том 1: Материалы XIII международной орнитологической конференции Северной Евразии. – Махачкала, изд. АЛЕФ. – 2011. – С. 195 – 203.
7. **Малых И.М.** Географическая изменчивость чернобровой камышевки *Acrocephalus bistrigiceps* Swinhoe, 1860 на Дальнем Востоке России / **И.М. Малых**, Я.А. Редькин // Русский орнитологический журнал. – 2012. – Т. 21. – Вып. 832 – С. 3321-3335.

**Тезисы конференций**

8. Редькин Я.А., 2010. Новые данные по географической изменчивости некоторых славковых птиц Охотского региона / Я.А. Редькин, **И.М. Малых** // Орнитология в Северной Евразии. Материалы XIII Международной орнитологической конференции Северной Евразии. – Изд. ОГПУ Оренбург. – 2010. – С. 261-261.
9. Марова И.М. Модусы изменчивости и сохранности песни птиц в локальных популяциях, на пространстве ареалов и в гибридных зонах / И.М. Марова, Д.А. Шипилина, Н.С. Ковылов, **И.М. Малых** // Сборник тезисов V Всероссийской конференции по поведению животных, Москва. – 20-23 ноября. – 2012. – С. 118.