ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2017, том 96, № 4, с. 429–438

УДК 591.4.068.5:598.842.3

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ И АКУСТИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ СЕВЕРНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ОПОЛОВНИКА *AEGITHALOS CAUDATUS* (PASSERIFORMES, AEGITHALIDAE)

© 2017 г. О. А. Лукьянчук[1], И. М. Марова[1], Я. А. Редькин[2]

[1]*Биологический факультет Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Москва 119991, Россия*

[2]*Научно исследовательский Зоологический музей Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Москва 125009, Россия*

e-mail: neun.welle@gmail.com; collybita@yandex.ru

e-mail: yardo@mail.ru

Поступила в редакцию 12.05.2016 г.

Изучена географическая изменчивость морфологических и биоакустических признаков ополовника, или длиннохвостой синицы (*Aegithalos caudatus*), и оценена правомерность выделения спорных подвидов *Ae. c. japonicus* Prazak 1897, *Ae. c. brachyurus* Portenko 1954 и *Ae. c. sibiricus* (Seebohm 1890), распространенных от Скандинавии и Восточной Европы до тихоокеанского побережья. На основании изучения 9 метрических признаков и 3 признаков окраски мы показали, что на пространстве ареала белоголовых ополовников от Восточной Европы и Скандинавии до Приморья и Сахалина большинство морфологических признаков незначительно флуктуируют или изменяются клинально. Впервые проанализирована вокализация номинативного подвида длиннохвостых синиц. При сравнении выборок из соседних регионов, как по морфологическим, так и по акустическим признакам достоверных различий выявлено не было, поэтому наименования *Ae. c. sibiricus* и *Ae. c. brachyurus* должны быть сведены в синонимы номинативного подвида *Ae. c. caudatus*. Лишь популяции длиннохвостых синиц южных Курильских о-вов и о-ва Хоккайдо могут быть выделены в качестве самостоятельного подвида *Ae. c. japonicus*.

Ключевые слова: ополовник, длиннохвостая синица, географическая изменчивость, географические расы, *Aegithalos caudatus*, морфологические признаки, вокальный репертуар

DOI: 10.7868/S0044513417040092

Географическая изменчивость представляет собой одну из важнейших особенностей животных, затрагивает практически все их признаки и потому служит предметом пристального внимания зоологов всех специальностей. Наибольшую важность изучение этого явления имеет для решения проблем систематики (Майр, 1947).

Географическая изменчивость окраски длиннохвостых синиц отчетливо выражена. Ее направления и возможные причины были проанализированы в работе Волчанецкого (1972). Было показано, что географическая изменчивость отдельных элементов наряда связана в коррелирующие ряды. Выделяют три или четыре группы подвидов ополовника (рис. 1), которые различаются в основном особенностями окраски оперения (Vaurie, 1959; Harrap, Quinn, 1996; Dickinson, Christidis, 2014): Группа “caudatus” включает все северные белоголовые популяции. Это птицы с полностью белой головой и черной спиной, с некоторым количеством розового цвета на боках живота и спины, широко распространенные в северной части Евразии от Скандинавии до Камчатки и тихоокеанского побережья. Подвиды группы “europaeus” отличаются наличием хорошо выраженных черных полос по бокам верхней стороны головы, черной окраской оперения большей части спины и интенсивным развитием винно-розового оттенка на боках живота и пояснице. Формы этой группы занимают Британские о-ва, западные, центральные и юго-восточные районы Европы, к югу до центральных районов Иберийского п-ова, Балеарских о-вов, Альп, Балканского п-ова, западного побережья Черного моря. Самый западный из подвидов этой группы — *Ae. c. tauricus* (Mezbier 1903) — населяет горно-лесную часть Крымского п-ова. Формы группы “alpinus” отличаются самыми мелкими размерами, преимущественно серой окраской спины, коричневой или коричнево-черной окраской полос на верхней стороне го-

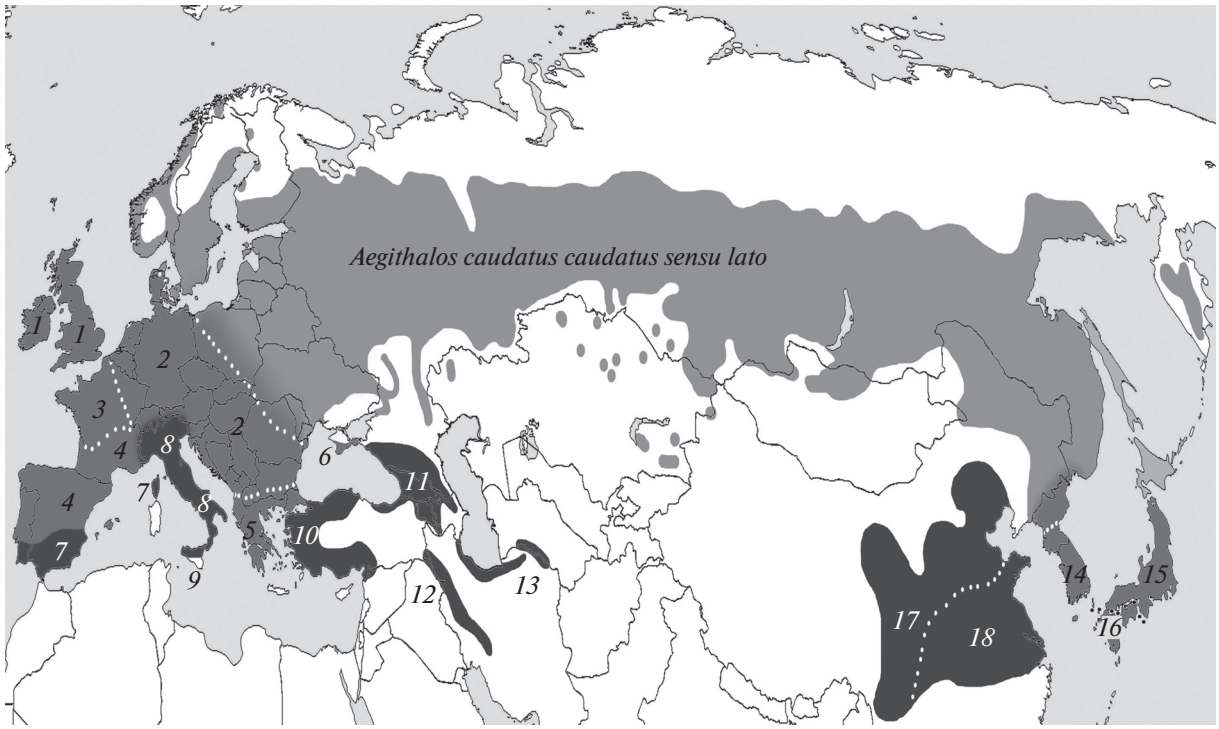


Рис. 1. Распространение подвидов длиннохвостой синицы (*Ae. caudatus*) (по: Dickinson, Christidis 2014). Области гнездований различных групп подвидов показаны разными оттенками серого цвета. Пунктиром оконтурены территории, занятые отдельными формами (*1–18*).
Группа "europaeus": *1 – Ae. c. rosaceus* Mathhews 1838, *2 – Ae. c. europaeus* (Hermann 1804), *3 – Ae. c. aremoricus* Whistler 1929, *4 – Ae. c. taiti* Ingram 1913, *5 – Ae. c. macedonicus* (Salvadori et Dresser 1892), *6 – Ae. c. tauricus* (Mezbier 1903).
Группа "alpinus": *7 – Ae. c. irbii* (Sharpe et Dresser 1871), *8 – Ae. c. italiae* Jourdain 1910, *9 – Ae. c. siculus* (Whitaker 1901), *10 – Ae. c. tephronotus* (Gunther 1865), *11 – Ae. c. major* (Radde 1884), *12 – Ae. c. passekii* (Zarudny 1904), *13 – Ae. c. alpinus* (Hablizl 1783).
Группа "trivirgatus": *14 – Ae. c. magnus* (Clark 1907), *15 – Ae. c. trivirgatus* (Temminck et Schlegel 1848), *16 – Ae. c. kiusiuensis* Kuroda Sr. 1923.
"*Ae*. (c.) *glaucogularis*": *17 – Ae. glaucogularis vinaceus* (Verreaux 1872), *18 – Ae. gl. glaucogularis* (Gould 1855).

ловы, заметно развитым рисунком из продольных пестрин на кроющих уха, а также наличием темного пятна в области горла, свойственного большинству представителей этой группы. Подвиды этой группы распространены в Средиземноморье – в южной Испании, Италии, на о-вах Корсика и Сицилия, а также в Малой Азии, на Кавказе, в горах Эльбурс, Загрос и Копетдаг. Группа "trivirgatus" объединяет подвиды, населяющие Японские о-ва к югу от Сангарского пролива и п-ов Корея. Морфологически эти формы очень близки подвидам группы "europaeus", от которых отличаются лишь более слабым развитием винно-розовой окраски оперения. Кроме того, к этому виду традиционно причислялись две резко дифференцированные китайские формы, в настоящее время (Dickinson, Christidis, 2014) выделенные в качестве подвидов самостоятельного вида *Ae. glaucogularis* (Gould, 1855).

В числе форм, принадлежащих политипическому *Ae. caudatus* sensu stricto, различные авторы признают самостоятельность от 17 до 19 и более подвидов (Vaurie, 1959; Harrap, Quinn, 1996; Dickinson, Christidis, 2014), однако консолидированного мнения о подвидовой систематике вида до сих пор нет. Наибольшая неопределенность сохраняется в отношении северных популяций вида, отличающихся сходной для всех популяций белой окраской головы.

Цель нашей работы состояла в изучении географической изменчивости морфологических и биоакустических признаков длиннохвостой синицы на всем протяжении северной части ее ареала, в проверке правомерности выделения спорных подвидов, а также в сравнении изменчивости материковых и островных популяций этого вида, обитающих на Дальнем Востоке России. Для достижения этой цели мы поставили перед собой следующие задачи:

1. По коллекционным материалам изучить изменчивость метрических признаков и особенностей окраски оперения белоголовых ополовников *Ae. c. caudatus* в пределах бореальной зоны Палеарктики.

2. Собрать материал по вокализации ополовников из разных точек ареала, составить описание вокального репертуара.

3. Оценить характер изменчивости морфологических и вокальных параметров на пространстве бореальной зоны Палеарктики, а также возможности выделения на этом пространстве ряда географических рас.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Морфологические признаки исследованы преимущественно на коллекционном материале Научно-исследовательского Зоологического музея МГУ им. М.В. Ломоносова (359 экз.), кроме того, дополнительно в анализе были использованы 235 экз. из коллекций Зоологического музея ЗИН РАН (Санкт-Петербург) и Национального научно-природоведческого музея НАН Украины (Киев). С каждого экземпляра были сняты восемь линейных промеров (длина крыла и его вершины, хвоста, цевки, клюва (от края рамфотеки и от переднего края ноздри), максимальная высота и ширина клюва, а также была проведена оценка положения вершины второго первостепенного махового пера относительно остальных первостепенных (формула крыла)). Измерения длины крыла выполнялись линейкой при максимальном выпрямлении его на плоскости. Прочие промеры выполнялись штангенциркулем. Длина хвоста измерялась от основания центральной пары до конца самых длинных рулевых (второй пары от центра); длина цевки — от интертарзального сустава до основания среднего пальца; длина клюва оценивалась от переднего края ноздри до конца клюва (длина клюва от ноздри), а также по коньку клюва от заднего края рамфотеки (длина клюва от края рамфотеки). Высота клюва оценивалась, как максимальный показатель толщины клюва перед ноздрями. Ширина клюва измерялась у основания рамфотеки возле углов рта. Длина вершины крыла оценивалась как расстояние от вершины 11-го (первого второстепенного) махового до самого длинного из первостепенных маховых (3-го или 4-го).

Помимо морфометрических признаков оценивалась степень распространения темной пигментации на третьестепенных маховых. Для оценки этого признака была выбрана эталонная серия из 5 тушек птиц, наиболее четко демонстрирующих различные варианты окраски третьестепенных маховых в порядке расширения пигментированной области этих перьев (от почти полного отсутствия пигмента до его максимального развития на внутренних и внешних опахалах). С этой серией впоследствии сравнивали все остальные экземпляры, каждому из которых присваивали определенный балл, от одного до пяти.

Рассматриваемая нами область распространения белоголовых длиннохвостых синиц была условно разделена на несколько регионов (1–8), из которых имелись репрезентативные выборки взрослых птиц (рис. 2).

Записи акустических сигналов ополовников получены нами в Новгородской обл. (Государственный природный заповедник Рдейский), где с 3.09 по 10.09.2014 были записаны голоса птиц из 17 отдельных стаек. Две записи сделаны в Московской обл., в Одинцовском р-не на Нарских прудах 23.08.2014, одна запись – в Одинцовском р-не на Звенигородской биологической станции МГУ 28.12.2014, и одна запись – в Ступинском р-не в окрестностях пос. Образцово 9.03.2014. Для записи использовали цифровой диктофон OLYMPUS LS-5 с выносным конденсаторным микрофоном Philips SBC ME570 и параболическим рефлектором Sony PBR-330. Звуковые файлы записывали в формате wav, компрессию или очистку звука не производили. Кроме того, нами обработаны фонограммы, любезно предоставленные В.Ю. Архиповым, П.В. Квартальновым и О.Д. Вепринцевой (Фонотека голосов животных им. Б.Н. Вепринцева). Использованы также записи голосов стай из Франции, Швейцарии, Нидерландов, Финляндии, Швеции, Польши и Литвы, находящиеся в свободном доступе на сайте www.xeno-canto.org. В общей сложности в работе были проанализированы данные для 99 стай. Мы делали допущение, используя как записи птиц во время гнездового периода, так и вне его, так как в это время длиннохвостые синицы собираются в стайки, и их вокальный репертуар раскрывается наиболее полно.

Фонограммы были проанализированы в программе Syrinx version 2.6 h. Для каждого звука измеряли три параметра: общую длительность, минимальную и максимальную частоту. Каждое среднее значение для каждого типа сигнала по стае принимали за отдельное независимое наблюдение. Общий объем данных, участвующих в сравнении вокализации разных регионов, составил 253 звука (по пяти наиболее часто встречающимся типам звука). Для каждой стаи мы составляли вокальные репертуары, на основе которых были составлены репертуары длиннохвостых синиц по регионам и общий репертуар для белоголовых форм.

Статистическая обработка данных была проведена в программе Statistica 8.0. Для сравнения данных по промерам между самцами и самками в пределах каждого региона мы проводили тесты Wald-Wolfowitz и Mann-Whitney. Для сравнения выборок по регионам для каждого морфологического признака и для сравнения каждого типа сигнала между регионами мы использовали тест Kruskal-Wallis ANOVA. Так же для комплексного

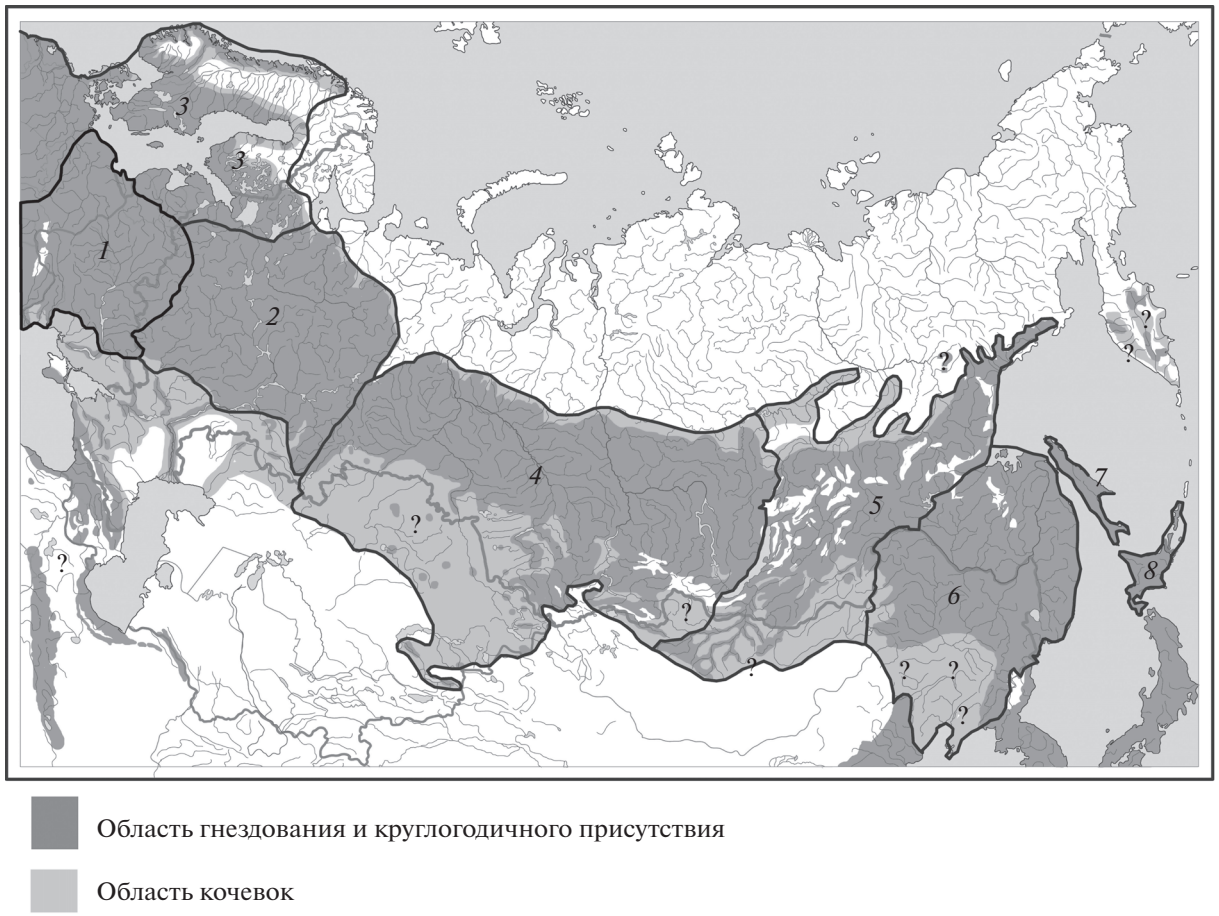


Рис. 2. Карта ареала длиннохвостой синицы (*Ae. caudatus*) и выделенные в работе регионы (*n* – объем выборки): *1* – Восточная Европа (*n* = 55); *2* – европейская часть России (*n* = 164); *3* – Северная Европа (*n* = 45); *4* – Западная и Средняя Сибирь, северный Казахстан (*n* = 118); *5* – Восточная Сибирь и Монголия (*n* = 51); *6* – материковая часть Дальнего Востока (*n* = 68); *7* – Сахалин (*n* = 32); *8* – Хоккайдо и Курильские о-ва (*n* = 26).

сравнения регионов по выбранным признакам провели дискриминантный анализ, а для морфологических признаков дополнительно рассчитали матрицу дистанций Махаланобиса, по которой выполнили многомерное шкалирование.

Белоголовые популяции этого вида, изолированные на п-ове Камчатка, Лобков (1999) выделяет в отдельный эндемичный подвид *Ae. c. kamtschaticus* Domaniewski 1933. Но в своей работе мы не включали его в анализ в связи с крайне малым числом экземпляров, имеющихся в изученных нами орнитологических собраниях, и полным отсутствием записей голосов этой формы.

РЕЗУЛЬТАТЫ

На пространстве ареала белоголовых ополовников от Восточной Европы и Скандинавии до Приморья и Сахалина большинство анализируемых морфологических признаков флуктуирует незначительно. Такие показатели как длина цевки; длина, высота и ширина клюва; длина хвоста; длина крыла и его вершины; степень пигментации маховых перьев; а также формула крыла, как правило, не показывают достоверных различий при сравнении выборок из соседних географических выделов.

Например, длина цевки (рис. 3*a*) достоверно отличается только при сравнении ополовников из самых западных географических выделов с восточносибирскими и дальневосточными птицами ($P < 0.05$); по длине клюва от края рамфотеки длиннохвостые синицы с севера Европы отличаются от сибирских ($P < 0.05$), но при этом обе выборки не имеют достоверных отличий от среднерусских ополовников (рис. 3*d*).

Длина клюва, измеренная от переднего края ноздри, плавно увеличивается с запада на восток, при этом достоверную разницу демонстрирует лишь сравнение европейских выборок ополовников с серией птиц с Сахалина, тогда как прочие азиатские популяции последовательно заполня-

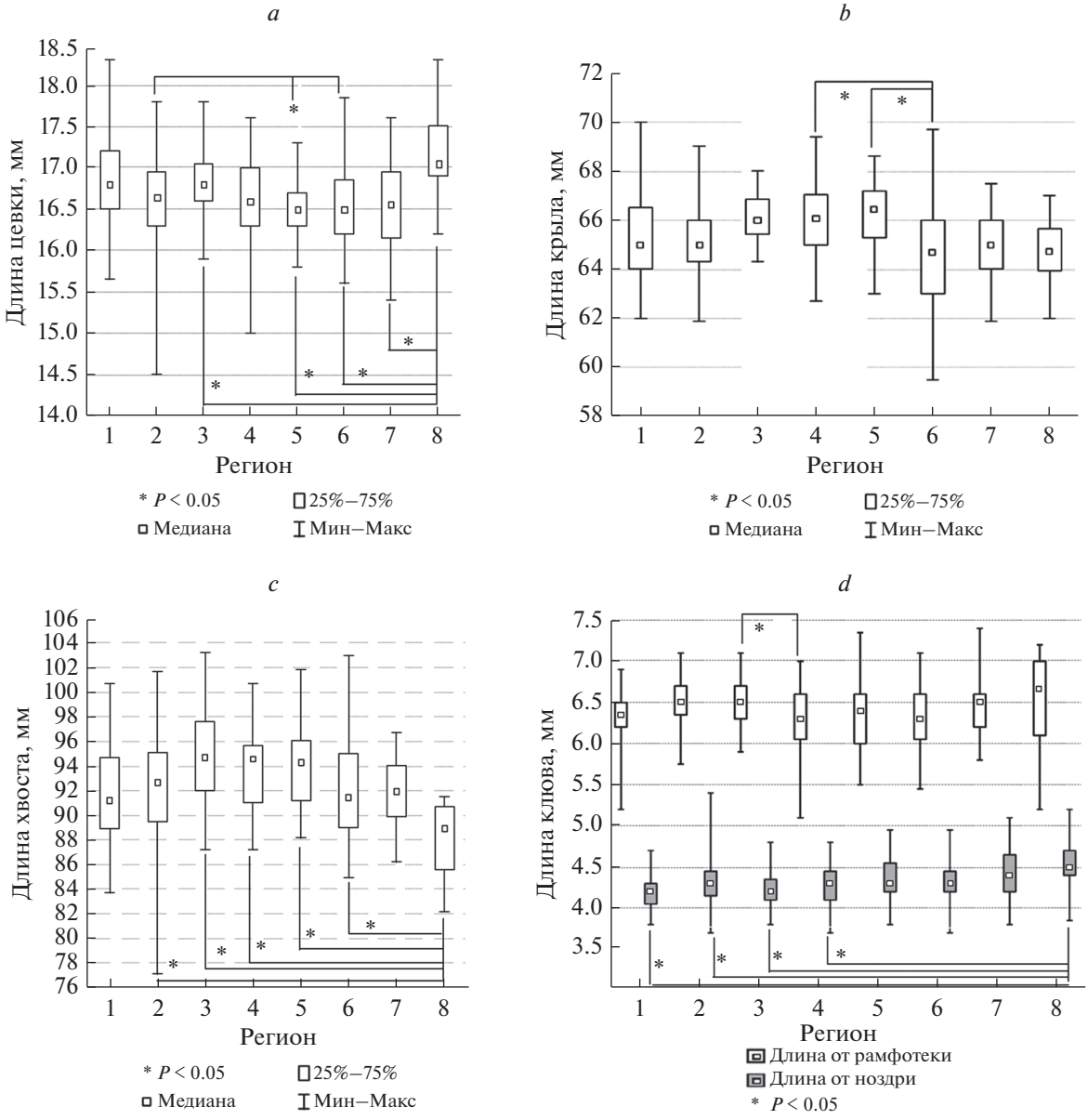


Рис. 3. Изменчивость морфологических признаков самцов по регионам (номера выборок соответствуют географическим выделам на рис. 1): *a* – изменчивость длины цевки, *b* – изменчивость длины крыла, *c* – изменчивость длины хвоста, *d* – изменчивость длины клюва от рамфотеки и от переднего края ноздри.

ют размерный хиатус между ними. По высоте клюва сибирские и забайкальские ополовники достоверно отличаются от птиц западных популяций ($P < 0.05$), однако восточнее – в Приамурье, Приморье и на Сахалине – средние показатели высоты клюва снова возрастают, уже не обнаруживая достоверных отличий от европейских выборок. Показатель ширины клюва флуктуирует на пространстве ареала белоголовых ополовников, в большинстве случаев не обнаруживая достоверных различий. Лишь выборки обоих полов из Восточной Сибири обнаруживают в среднем меньшие показатели этого промера по сравнению с соседними регионами, однако не имеют от них достоверных отличий.

Длина крыла у самцов ополовников из материковой части Дальнего Востока оказывается достоверно меньше, чем у самцов из Сибири и Забайкалья ($P < 0.05$). В целом же для длины крыла прослеживается флуктуация на всем пространстве ареала (рис. 3*b*), при этом в среднем более длиннокрылые особи характерны для европейской части России, Сибири и Забайкалья. Длина вершины крыла плавно изменяется по ареалу, лишь у самцов североевропейских ополовников она в среднем немного больше, чем у дальнево-

Параметры исследуемых типов сигнала

Параметр	Тип сигнала				
	1	2	3	4	5
Длительность, с	0.11–0.42 (0.14 ± 0.08)	0.11–0.43 (0.2 ± 0.13)	0.114–0.117 (0.115 ± 0.00078)	0.10–0.65 (0.43 ± 0.09)	0.10–0.68 (0.21 ± 0.19)
Минимальная частота, кГц	3.75–7.85 (5.75 ± 5.90)	4.68–7.78 (6.34 ± 0.53)	0.32–2.56 (1.21 ± 0.36)	0.17–106.00 (2.25 ± 9.99)	0.17–4.29 (1.27 ± 0.57)
Максимальная частота, кГц	6.99–9.45 (8.22 ± 0.42)	7.08–9.77 (8.52 ± 0.49)	2.94–7.32 (4.87 ± 0.79)	7.57–11.93 (9.36 ± 0.80)	7.57–11.93 (9.36 ± 0.80)
Число стай (регионов)	48 (7)	47 (6)	52 (6)	28 (6)	50 (7)

сточных птиц, однако при сравнении выборок по самкам из этих регионов достоверных различий выявить не удается. Различия в положении вершины 2-го махового относительно вершин других первостепенных маховых между материковыми птицами минимальны. Обособленное положение занимают лишь птицы Восточной Европы, имеющие в среднем более округлую вершину крыла. Средний показатель длины хвоста материковых популяций слегка возрастает с юга на север и с запада на восток (рис. 3*c*). Тем не менее, достоверных различий между большинством регионов, включая о-в Сахалин, не удается установить. Различия в пигментации третьестепенных маховых перьев среди материковых ополовников также весьма слабы. Достоверно различаются лишь показатели в выборках самцов из Восточной Сибири и Европейской части России ($P < 0.05$), а также в выборках самок между сибирскими и восточноевропейскими птицами.

Результаты дискриминантного анализа свидетельствуют о том, что выборки, соответствующие отдельным регионам, разделятся достоверно, хотя полнота разделения для большинства групп в целом невелика ($P < 0.001$; лямбда Уилкса 0.598). Для иллюстрации результатов мы провели шкалирование матрицы расстояний Махаланобиса, полученной в ходе дискриминантного анализа (рис. 4). По размещению точек, соответствующих отдельным выборкам, можно сделать вывод о том, что по всей совокупности морфологических признаков наиболее устойчивые отличия имеют птицы южных Курильских о-вов и о-ва Хоккайдо, описанные в качестве самостоятельного подвида *Ae. c. japonicus* (рис. 4). От длиннохвостых синиц всех соседних популяций (включая о-в Сахалин) курильские птицы достоверно ($P < 0.001$) отличаются большей длиной цевки. Длина хвоста у курильских птиц обоих полов в среднем меньше, чем у птиц из выборок по всем соседним регионам. Кроме того, для японских длиннохвостых синиц характерны в среднем наибольшая длина клюва, более округлое крыло и наиболее темная окраска третьестепенных маховых. Согласно результатам дискриминантного анализа, наибольший вклад в разделение выборок внесли следующие параметры: длина цевки ($P = 0.00007$), длина крыла ($P = 0.046$) и длина клюва от переднего края ноздри ($P = 0.00015$).

Что касается формы *Ae. c. brachyurus*, то, судя по полученным результатам, птицы обоих полов лишь в среднем немного менее длиннохвостые по сравнению с ополовниками, распространенными восточнее и севернее. При этом для самцов различия оказались статистически недостоверны, самки же достоверно отличаются лишь от североевропейских птиц, но оказываются практически идентичны длиннохвостым синицам из европейской части России. Небольшие отличия от соседних регионов – чуть большая высота, но меньшая ширина клюва западных птиц; достоверно более интенсивная пигментированность третьестепенных маховых, а также более округлая вершина крыла.

Репертуар длиннохвостых синиц не очень богат, в нем мы выделили несколько категорий сигналов (позывок) (рис. 5):

1. Короткие одиночные свистовые элементы. На сонограммах имеют два или несколько пиков (рис. 5*a*). Многие из них имеют гармоники.

2. Щелчки – очень краткие, резкие, но довольно тихие звуки, звучащие как “пт”, “чк”. На сонограмме выглядят как вертикальные штрихи или узкие галочки (рис. 5*b*).

3. Трели – череда звуков, звучащая как журчание. Сонограмма этих звуков имеет нисходящую частотную модуляцию (рис. 5*c*). Могут иметь гармоники.

4. Триады – тонкие звонкие короткие сигналы, обычно издаются по три, каждый отдельный элемент представляет собой одну продолжительную тоновую ноту, практически лишенную модуляций (рис. 5*d*).

5. Короткие резкие трели и звук “чирр” – короткая резкая трель с очень широкой частотной модуляцией (рис. 5*e*). Часто сочетается со звуками типа щелчки.

Классификация репертуара ополовников была дана ранее в работах Гастона с соавторами (Gas-

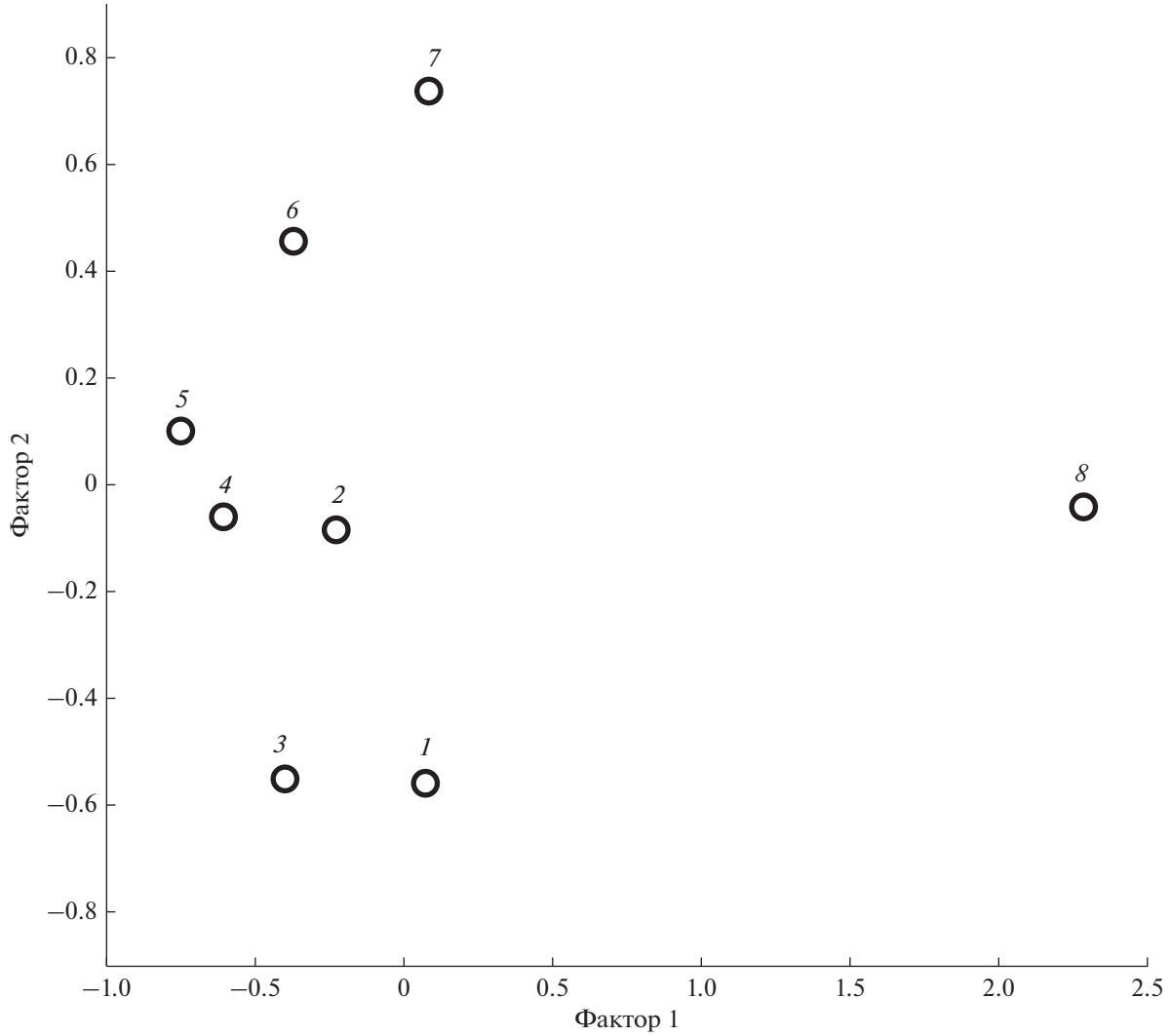


Рис. 4. Многомерное шкалирование на основе дистанций Махаланобиса по средним значениям для каждой выборки параметров длины крыла, хвоста, цевки и длины клюва от края рамфотеки и переднего края ноздри. *1* – Восточная Европа; *2* – европейская часть России; *3* – Северная Европа; *4* – Западная и Средняя Сибирь, северный Казахстан; *5* – Восточная Сибирь и Монголия; *6* – материковая часть Дальнего Востока; *7* – Сахалин; *8* – Хоккайдо и Курильские о-ва.

ton et al., 1996) но эти авторы выделяли только три категории позывок. Мы же, придерживаясь их классификации, выделили дополнительно свистовые элементы и трели. В каждой из перечисленных выше категорий мы выделили несколько типов схожих сигналов, по наличию которых в репертуаре и сравнивали выделенные нами географические регионы. Типы сигналов (обозначены цифрами) на сонограмме выделяли на основании их конфигурации и частотно-временных параметров (частотный диапазон и длительность) (таблица). Отметим, что хотя данные о частотно-временных характеристиках позывок европейского подвида ополовника (*Ae. c. europaeus*) содержатся в работе Бергмана и Хельба (Bergmann, Helb, 1982), для номинативного подвида такие данные получены впервые. Из-за небольших объемов выборок по многим типам звуков, для изучения географической изменчивости вокального репертуара мы выбрали наиболее часто встречающиеся в регионах типы сигналов (рис. 6): *1*, *2*, *3*, *4* и *5* (объем данных, вовлеченных в анализ, 253 звука по пяти типам из 7 регионов). Наиболее изученными из них были *4* и *5* типы звука, которые считаются семейно-специфическими у длиннохвостых синиц (Sharp et al., 2005; Sharp, Hatchwell, 2006).

Полученные нами данные не выявляют четко выраженной клинальной изменчивости: все три параметра сигналов изменяются по ареалу крайне мозаично. При сравнении сигналов популяций, относящихся к заведомо хорошо морфологически различимым подвидам – *Ae. c. caudatus* и *Ae. c. europaeus* (чернобровых ополовников из Западной Европы) – было выявлено, что *Ae. c. europaeus* статистически достоверно отличаются только по мак-

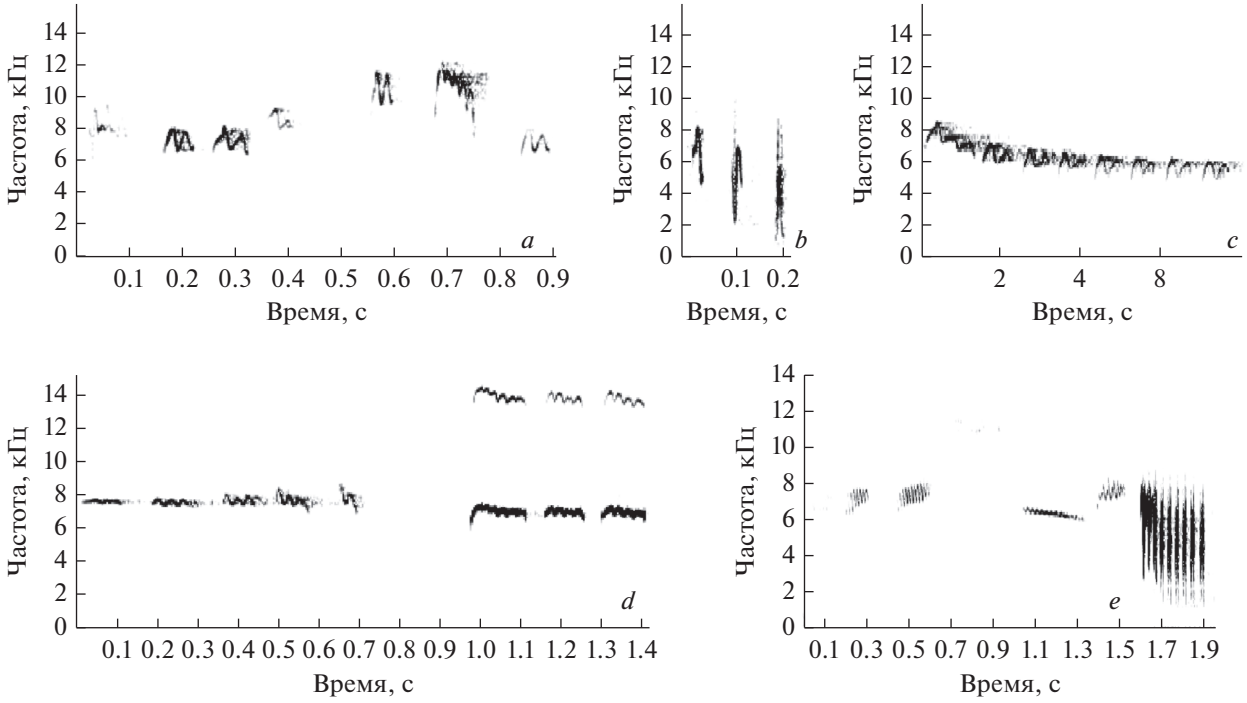


Рис. 5. Выделенные в репертуаре категории позывок длиннохвостых синиц: *a* – одиночные свистовые сигналы, *b* – щелчки, *c* – трели, *d* – триады, *e* – короткие трели и “чирр” (крайний справа).

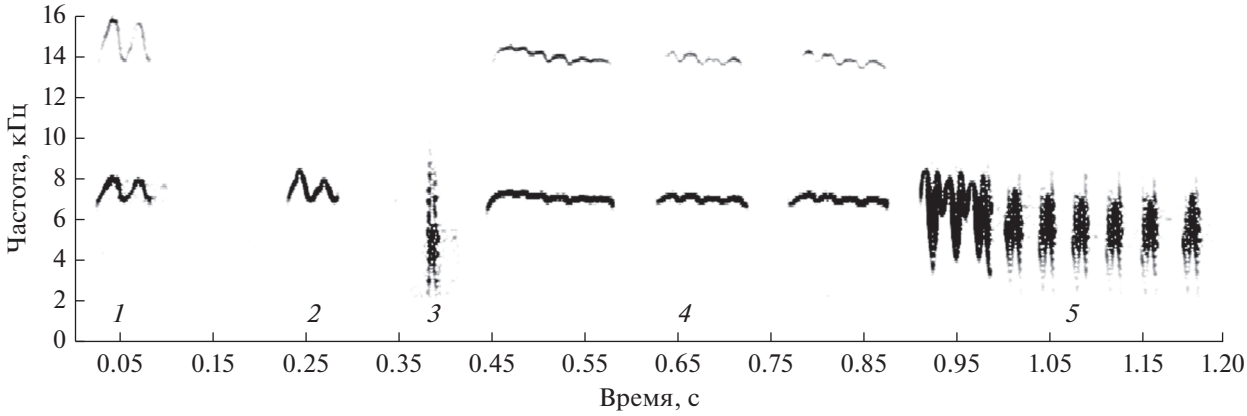


Рис. 6. Типы звуков, взятых для анализа географической изменчивости вокального репертуара длиннохвостой синицы в северной части ареала.

симуму частоты сигнала “5” от белоголовых ополовников европейской части России ($P = 0.01$) и материковой части Дальнего Востока России ($P < 0.05$). Кроме того, выявлены достоверные отличия по длительности этого сигнала от Северной Европы ($P < 0.05$). Результаты дискриминантного анализа и попарного сравнения свидетельствуют о небольших различиях между популяциями Восточной Европы, Северной Европы и европейской части России (на рис. 2 регионы *1*, *3* отличаются от *2* региона) по минимальной частоте сигнала “2” ($P < 0.05$). По сигналам *1*, *3* и *4* никаких статистически значимых отличий черно-бровой от белоголовой форм, а также различий между популяциями белоголовых ополовников не выявлено.

ОБСУЖДЕНИЕ

Итак, среди всех изученных нами популяций длиннохвостых синиц лишь популяции южных Курильских о-вов и о-ва Хоккайдо могут быть выделены в качестве самостоятельного подвида *Ae. c. japonicus*. Отличия рассматриваемого подвида от всех остальных популяций обусловлены, скорее всего, тем, что вследствие ограниченной

или полной изоляции островных популяций генетический обмен с другими популяциями весьма затруднен или отсутствует.

Важно подчеркнуть, что ополовники с Сахалина по многим признакам (длина хвоста, цевки, формула крыла, степень пигментации третьестепенных маховых) обнаруживают большее сходство с птицами материковых популяций Дальнего Востока, чем с *Ae. c. japonicus,* вследствие чего не могут быть отнесены к этой расе. Выделение сибирских популяций в самостоятельный подвид *Ae. c. sibiricus* на основании проведенного анализа не подтверждается. Статистические тесты не подтвердили правомерность выделения и восточноевропейских популяций длиннохвостых синиц, описанных в качестве самостоятельной расы *Ae. c. brachyurus* – "короткохвостый ополовник" (Портенко, 1954, 1955), по основному диагностическому признаку данной формы – длине хвоста. В целом, пределы изменчивости всех перечисленных признаков восточноевропейских ополовников соответствуют таковым у соседних белоголовых популяций и не могут быть признаны достаточными для придания им подвидового статуса. Несомненно, что перечисленные морфологические особенности восточноевропейских популяций белоголовых ополовников "*brachyurus*" сформировались вследствие их пространственного контакта с более мелкой и короткохвостой чернобровой формой из Западной Европы *Ae. c. europaeus*. Для восточных популяций этой формы также была описана раса "*Ae. c. longicaudatus* (Brehm 1831)", сближающаяся по ряду признаков, напротив, с номинативным подвидом.

По вокализации мы не обнаружили достоверных различий между популяциями из выделенных регионов, что также указывает на относительную однородность вокального репертуара птиц, а следовательно, не подтверждает правомерности выделения отдельных подвидов на территории северной Палеарктики. Впрочем, отсутствие различий по акустическим признакам между стаями из разных регионов можно, конечно, связать с недостаточным количеством материала из некоторых точек (например, с Дальнего Востока России, Курильских о-вов).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую признательность за предоставленную возможность работы с коллекционными материалами своих учреждений В.М. Лоскоту (Отделение орнитологии Зоологического института РАН, Санкт-Петербург), А.М. Пекло и С.Ю. Тайковой (Отдел зоологии ННПМ НАН Украины, Киев); О.Д. Вепринцевой за возможность использования фондов Фонотеки им. Б.Н. Вепринцева. Мы признательны директору Государственного природного заповедника "Рдейский" В.В. Кроликову за предоставленную возможность проживания и записи акустических сигналов ополовников на территории заповедника, а также всем сотрудникам заповедника за содействие нашим полевым работам. Мы выражаем искреннюю благодарность В.Ю. Архипову за гостеприимство, помощь в поиске ополовников и предоставленные записи голосов. Также мы выражаем благодарность директору Государственного природного заповедника "Хинганский" В.В. Копылову и сотрудникам заповедника, в особенности М.П. Парилову и Н.Н. Балану. Мы искренне благодарим В.В. Иваницкого за помощь в статистической обработке данных и ценные консультации, П.В. Квартальнова за помощь в подборе литературы и предоставленные записи голосов из Хинганского заповедника, а также А.А. Мосалова за помощь в техническом оформлении карты распространения длиннохвостой синицы на территории России и сопредельных регионов.

Работа выполнена при финансовой поддержке РНФ (14-50-00029).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Волчанецкий И.Б., 1972. К изучению географической изменчивости рисунка и окраски оперения птиц // Проблемы эволюции. Т. II. Новосибирск: Наука, СО. С. 198–214.

Лобков Е.Г., 1999. Камчатка как локальный центр формообразования у птиц // Биология и охрана птиц Камчатки. Вып. 1. С. 5–23.

Майр Э., 1947. Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога. М.: Гос. Изд-во иностр. лит. 504 с.

Портенко Л.А., 1954. Птицы СССР. Ч. 3. М.–Л.: Изд-во АН СССР. 256 с.

Портенко Л.А., 1955. Новые подвиды воробьиных птиц (Aves, Passeriformes) // Труды ЗИН АН СССР. Т. 18. Л. С. 493–507.

Bergmann H.H., Helb H.W., 1982. Stimmen der Vögel Europas. München, Wien, Zürich: BLV Verlagsgesellschaft. 415 p.

Dickinson EC., Christidis L., 2014. The Howard and Moore complete checklist of the birds of the World. 4th edition. 2, Passerines. Aves Press, Eastbourne. 752 p.

Gaston A.J., 1976. Factors affecting the evolution of group territories in Babblers (*Turdoides*) and Long-tailed tits: PhD thesis. Oxford: Oriel College. 454 p.

Harrap S., Quinn D., 1996. Tits, Nuthatches and Treecreepers. London: A & C Black. 464 p.

Sharp S.P., Hatchwell B.J., 2006. Development of family specific contact calls in the Long-tailed Tit *Aegithalos caudatus* // Ibis. V. 148. P. 649–656.

Sharp StP., McGowan A., Wood M. J., Hatchwell B.J., 2005. Learned kin recognition cues in a social bird // Nature. V. 434. P. 1127–1130.

Vaurie Ch., 1959. The birds of the Palearctic fauna. Order Passeriformes. London: Witherby. 762 p.

GEOGRAPHIC VARIATION IN MORPHOLOGICAL AND ACOUSTIC FEATURES OF THE NORTHERN POPULATIONS OF LONG-TAILED TITS (*AEGITHALOS CAUDATUS,* PASSERIFORMES, AEGITHALIDAE)

O. A. Lukyanchuk[a], I. M. Marova[a], and Ya. A. Red'kin[b]

[a]*Biological Faculty, Lomonosov Moscow State University, Moscow 119899, Russia*
e-mail: neun.welle@gmail.com, collybita@yandex.ru
[b]*Zoological Museum, Lomonosov Moscow State University, Moscow 125009, Russia*
e-mail: yardo@mail.ru

The geographical variability of morphological and bioacoustic features of long-tailed tits (*Aegithalos caudatus*) was considered in populations ranging from Scandinavia and Eastern Europe to the Pacific coast, with the validity of the questioned subspecies *Ae. c. japonicus*, *Ae. c. brachyurus* and *Ae. c. sibiricus* tested. Based on a study of 9 morphometric features and 3 characters of coloration across the distribution area of white-headed long-tailed tits, from Eastern Europe and Scandinavia to Primorye and Sakhalin, variations in these features are shown to be either slightly fluctuating or clinal. Vocalizations in the nominate subspecies were analyzed for the first time. When comparing both morphological and acoustic features of the samples from adjacent regions, no significant differences were found; hence the names *Ae. c. sibiricus* and *Ae. c. brachyurus* must be considered as synonymous with the nominate subspecies *Ae. c. caudatus*. Only the populations of long-tailed tits from the southern Kuril Islands and Hokkaido can be regarded as a separate subspecies, *Ae. c. japonicus*.

Keywords: long-tailed tit, geographic variation, geographical races, *Aegithalos caudatus*, morphological characteristics, vocal repertoire, new synonymy