


<https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2026-18-3-936-949>
<https://www.zoobank.org/References/437D6489-8C5F-4C81-8962-6EAB211264E3>

УДК 598.28./29:575.2

О таксономическом положении западносибирского ремеза *Remiz pendulinus jaxarticus* (Remizidae, Aves) на основе изучения митохондриальных генов

А. Н. Спиридонова¹✉, Я. А. Редькин²
¹ Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, пр-т 100-летия Владивостока, д. 159, 690022, г. Владивосток, Россия

² Научно-исследовательский зоологический музей МГУ, ул. Большая Никитская, д. 2, 125009, г. Москва, Россия

Сведения об авторах

Спиридонова Людмила Николаевна

E-mail: spiridonova@biosoil.ru

SPIN-код: 3226-0722

Scopus Author ID: 6602985720

ResearcherID: P-4090-2014

ORCID: 0000-0001-8712-9752

Редькин Ярослав Андреевич

E-mail: yardo@mail.ru

SPIN-код: 8093-6307

Scopus Author ID: 6602620458

ResearcherID: AAE-4218-2021

ORCID: 0000-0002-8566-6201

Права: © Авторы (2026). Опубликовано Российским государственным педагогическим университетом им. А. И. Герцена. Открытый доступ на условиях лицензии CC BY 4.0.

Аннотация. Впервые приводятся доказательства принадлежности западносибирской формы *jaxarticus* к одному из видов в составе сложного политипического комплекса палеарктических ремезов *Remiz pendulinus* sensu lato. Ранее положение этой формы по митохондриальным маркерам не было исследовано, при этом ее морфологические особенности и характер распространения не позволяли однозначно определить принадлежность к одному из двух политипических видов, выделяемых в составе данного комплекса. Нами окончательно установлена принадлежность западносибирского ремеза к *Remiz pendulinus* в качестве одного из подвидов.

Ключевые слова: *Remiz pendulinus jaxarticus*, филогения, митохондриальная ДНК, ND5, цитохром b

On the taxonomic position of the West Siberian penduline tit *Remiz pendulinus jaxarticus* (Remizidae, Aves) based on the study of mitochondrial genes

L. N. Spiridonova¹✉, Ya. A. Red'kin²
¹ Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity of the Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, 159 100-letiya Vladivostoka Ave., 690022, Vladivostok, Russia

² Zoological Museum of Moscow University, 2 Bolshaya Nikitskaya Str., 125009, Moscow, Russia

Authors

Lyudmila N. Spiridonova

E-mail: spiridonova@biosoil.ru

SPIN: 3226-0722

Scopus Author ID: 6602985720

ResearcherID: P-4090-2014

ORCID: 0000-0001-8712-9752

Yaroslav A. Red'kin

E-mail: yardo@mail.ru

SPIN: 8093-6307

Scopus Author ID: 6602620458

ResearcherID: AAE-4218-2021

ORCID: 0000-0002-8566-6201

Copyright: © The Authors (2026). Published by Herzen State Pedagogical University of Russia. Open access under CC BY License 4.0.

Abstract. This study presents the first evidence that the West Siberian form of *jaxarticus* belongs to one of the species within the complex polytypic assemblage of Palearctic penduline tits, *Remiz pendulinus* sensu lato. Previously, the position of this form based on mitochondrial markers had not been studied, while its morphological features and distribution patterns did not allow for a clear determination of its affiliation with one of the two polytypic species identified within this complex. We have definitively established that the West Siberian penduline tit belongs to *Remiz pendulinus* as a subspecies.

Keywords: *Remiz pendulinus jaxarticus*, phylogeny, mitochondrial DNA, ND5, cytochrome b

Введение

Молекулярно-генетические методы во многих случаях служат, по сути, единственным средством для адекватной оценки родственных связей в крупных и сложных политипических комплексах птиц (Редькин и др. 2015). Типичным примером таких комплексов форм является палеарктический род *Remiz*, объединяющий, по разным оценкам, от 11 до 14 форм. Согласно одной точке зрения, все они рассматриваются в качестве подвидов одного вида *Remiz pendulinus* (Linnaeus, 1758) (Портенко 1955; Dickinson 2003), согласно другим представлениям, должны рассматриваться в составе двух (Степанян 1990; 2003), трех (Гаврилов 1972; Dickinson, Christidis 2014) или четырех видов (Harrap 1996; del Hoyo, Collar 2016). В последнем случае в составе

рода признается реальность существования трех политипических и одного монотипического видов.

Формы рода *Remiz* широко распространены в пределах Палеарктики и характеризуются сильно выраженной изменчивостью окраски, размеров, особенностей строения клюва. Вне зависимости от таксономического ранга отдельных таксонов этой группы исследователи почти единодушно принимают подразделение ремезов по указанным признакам на три группы форм: обыкновенные ремезы — группа *pendulinus*, тростниковые ремезы — группа *macronyx* и венценозные ремезы — группа *coronatus*. Четвертым видом этого рода признается монотипический китайский ремез *Remiz consobrinus* (Swinhoe, 1870). Гнездовые ареалы форм групп *pendulinus*, *coronatus*, а также *R. consobrinus* показаны на карте (рис. 1).

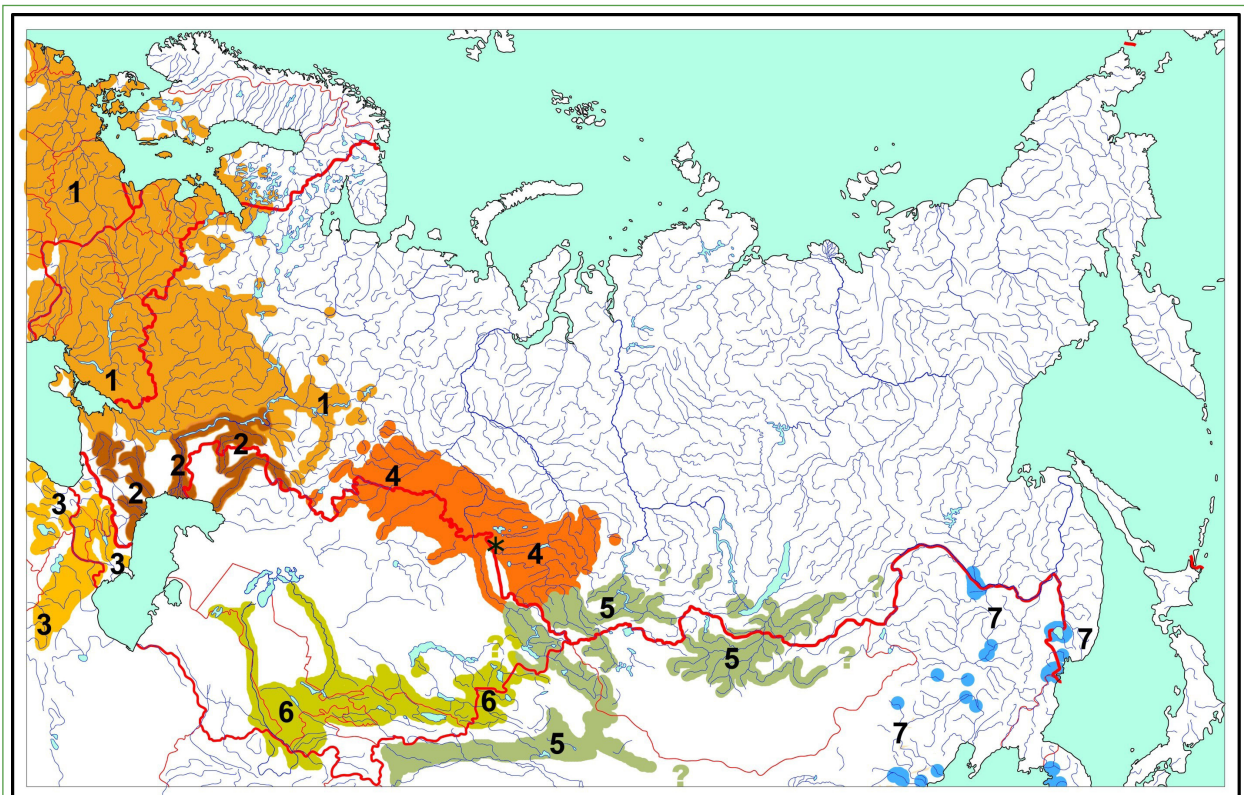


Рис. 1. Гнездовые ареалы 7 форм ремезов в России и сопредельных регионах (формы *R. macronyx* не показаны): 1 — *R. pendulinus pendulinus*; 2 — *R. p. caspius*; 3 — *R. p. menzbieri*; 4 — *R. (p. — ?) jaxarticus*; 5 — *R. coronatus stoliczkae*; 6 — *R. c. coronatus*; 7 — *R. consobrinus*. * — Место сбора образцов *R. (p. — ?) jaxarticus*

Fig. 1. Breeding ranges of seven penduline tit forms in Russia and adjacent regions (forms of *R. macronyx* are not shown): 1 — *R. pendulinus pendulinus*; 2 — *R. p. caspius*; 3 — *R. p. menzbieri*; 4 — *R. (p.-?) jaxarticus*; 5 — *R. coronatus stoliczkae*; 6 — *R. c. coronatus*; 7 — *R. consobrinus*. * — *R. (p.-?) jaxarticus* collecting locality

Необходимо отметить слабую изученность молекулярно-генетических характеристик представителей всего сем. *Remizidae*, включающего только три рода. В частности, род *Remiz* представлен в Генбанке всего 118 последовательностями и всего одним полным митохондриальным геномом *Remiz consobrinus* (KC463856). Ранее было проведено молекулярно-генетическое исследование, посвященное представителям данной группы, основанное на анализе последовательностей неполного митохондриального гена цитохрома *b* (*cyt b*) длиной около 850 п. н. и десяти аутомсомных микросателлитных локусов (Barani-Beiranvand et al. 2017). Оно охватило все 4 ныне признаваемых вида с большинством известных подвидов. Анализ фрагмента гена *cyt b* выявил три филогенетические линии: монотипическую *R. consobrinus*, политипическую *R. coronatus* (Severtzov, 1873) с подвидами *R. c. coronatus* и *R. c. stoliczkae* (А. О. Нуме, 1874), общую филогруппу *R. pendulinus sensu stricto* и *R. macronyx* (Severtzov, 1873). К сожалению, в данной работе микросателлитный анализ проведен только для представителей двух последних группировок, имеющих одинаковый митохондриальный гаплотип, и между ними показаны незначительные отличия (Barani-Beiranvand et al. 2017). Вопрос о филогенетических взаимоотношениях обыкновенного *R. pendulinus* и тростникового *R. macronyx* ремезов заслуживает отдельного подробного исследования с привлечением других ядерных маркеров. Подвиды, принадлежащие этим двум группам, существенно отличаются по морфологии и экологии (Портенко 1955; Гаврилов 1972; Harrap 1996).

Вместе с тем в упомянутой работе (Barani-Beiranvand et al. 2017) были охвачены не все существующие подвиговые формы ремезов. Прежде всего это касается равнинной формы *R. p. jaxarticus* (Severtzov, 1873). Традиционно данная форма рассматривается как одна из географических рас обыкновенного ремеза. Этот перелетный подвид гнездится преимущественно в За-

падной Сибири и северном Казахстане (рис. 1), а зимует на пространстве от западной и южной Туркмении к востоку до долины р. Или, к северу до низовий Амударьи и Сырдарьи.

Соседствующий с формой *jaxarticus* венценосный ремез *R. coronatus* отличается от широко распространенного *R. pendulinus* заметно меньшими размерами, в частности наименьшими размерами ног и когтей, мелким узким клювом. Для номинативного подвида венценосного ремеза характерна довольно уникальная окраска оперения: черная окраска лба и боков головы распространена шире и охватывает весь затылок; на темени, как правило, сохраняется замкнутое белое пятно, размеры которого варьируют индивидуально; оперение задней стороны и боков шеи, а также горла — белое. Для второго подвида *R. c. stoliczkae* свойствен характер окраски, типичный для большинства подвигов *R. pendulinus*: темя, затылок, задняя сторона и бока шеи белые с сероватым налетом, наиболее выраженным в свежем перье; горло и нижняя часть шеи белые; лоб черный, переходящий в черную окраску на боках головы, формирующую четко выраженную маску; черное оперение лба обычно окаймлено сверху узкой коричневой полосой. По размерам подвида *R. pendulinus* крупнее венценосных ремезов, обладают более крупными размерами ног и длиной клюва. Вместе с тем, исходя из морфологических признаков, таксономическое положение форм *jaxarticus* и *stoliczkae* не представляется очевидным. При том, что *stoliczkae* несколько крупнее, чем *R. coronatus coronatus*, а *jaxarticus* заметно мельче *R. p. pendulinus*, эти формы обладают очень сходной общей окраской. На морфологическую близость этих двух форм прямо указывают Л. С. Степанян (Степанян 2003) и Л. А. Портенко (Портенко 1955). А. Ф. Ковшарь (Ковшарь 2019) относит форму *stoliczkae* в качестве подвида *R. pendulinus* (вместе с *jaxarticus*), признавая *R. coronatus* монотипическим видом. Действительно, размерные показатели

jaharticus и *stoliczkae* в значительной степени перекрываются, а окраска оперения практически сходна (Портенко 1955). Экологически эти формы также очень близки, единственное отличие в области пространственного контакта заключается в том, что *jaharticus* представляет собой сугубо равнинную форму, тогда как *stoliczkae* обитает преимущественно в условиях горной обстановки Алтае-Саянской горной системы.

Целью данного исследования стало уточнение таксономической принадлежности западносибирских ремезов формы *jaharticus* в составе сложного политипического комплекса палеарктических ремезов *R. pendulinus sensu lato* на основании сравнительного анализа генетических и морфологических особенностей.

Материалы и методы

Источником образцов для проведения молекулярно-генетического анализа послужило собрание образцов тканей Зоологического музея МГУ (ЗМ МГУ). Были использованы образцы мышечной ткани, зафиксированные в 96%-ном этаноле, от 10 экземпляров, собранных в Карасукском районе Новосибирской области 3 июня 2011 г. у пос. Александровский близ оз. Чебачье (53°42' с. ш., 78°13' в. д.) и 4 июня 2011 г. в пойме р. Карасук у оз. Мелкое (53°47' с. ш., 78°17' в. д.) (рис. 1, табл. 1).

Тотальную ДНК выделяли с помощью Isolate II Genomic DNA Kit (Bioline, Inc.). Амплификацию перекрывающихся фрагментов гена *NADH* — дегидрогеназы единицы 5 (*ND5*) митохондриальной ДНК (мтДНК) и гена цитохрома *b* (*cyt b*) проводили с праймерами собственного дизайна: для *ND5* — Rmz_Fw-12852 5'-CAT-GCCTTCTTCAAAGCCATACT-3' и Rmz_Rv-13909 5'-AGGTTTTCGGATGAGT-CAGCC-3'; для гена *cyt b* — Rmz_Fw-13930 5'-GGCTGACTCATCCGAAACCT-3' и Rv-14870 5'-TCTTTGGCTTACAAGAC-CAATG-3'. Реакцию выполняли в 20 мкл объема, содержащего 20 нг матрицы ДНК, 3 пмоль каждого праймера, 1× готовой

смеси для ПЦР с Taq М ДНК-полимеразой (Компания Алкор Био, Россия) в амплификаторе T100™ Thermal Cycler (фирма BioRad). Цикл амплификации для обоих фрагментов включал предденатурацию 10 мин/95°C, затем 35 циклов: денатурация 30 сек/95°C, отжиг праймера 20 сек/55–58°C, элонгация фрагмента 50 сек — 1 мин/72°C, и финальная элонгация 72 °C в течение 5 мин.

Продукты амплификации были использованы для циклического секвенирования с набором реагентов NimaGen®BrilliantDye™ Terminator v. 3.1. Реакцию присоединения метки проводили с теми же праймерами. Секвенирование проводили на автоматическом лазерном секвенаторе ABI PRISM 3500 (“Applied Biosystems”, USA / “Hitachi” Japan) на базе ЦКП ФНЦ биоразнообразия ДВО РАН. Выравнивание осуществляли в программе ClustalW, предложенной в MEGA v. 7.0.21 (Kumar et al. 2016).

В сравнительном анализе использовались последовательности гена *cyt b* близкородственных таксонов, хранящиеся в Генбанке NCBI (табл. 1). В качестве внешней группы взяты два других рода ремезов — африканский капский *Anthoscopus minutus* (Shaw, 1812) и американский *Auriparus flaviceps* (Sundevall, 1850), а также большая синица *Parus major* Linnaeus, 1758 и сорока *Pica pica* (Linnaeus, 1758).

Изменчивость гаплотипического (*H*) и нуклеотидного (*π*) разнообразия форм анализировали в программе DnaSP v. 6.12.03 (Rozas et al. 2017). Дивергенцию между гаплотипами (*p*-дистанция) определяли с использованием модели замен HKY+G (Hasegawa et al. 1985) в MEGA v. 7.0.21. Выбор филогенетической модели проводился с помощью modeltest (Goldman 1993) в той же программе. Филогенетические реконструкции гаплотипов осуществлялись методом максимального правдоподобия (ML) и байесовским подходом (BI). Построение филогенетических деревьев ML проводили в программе MEGA, а BI был выполнен в программе MrBayes 3.1.2 (Huelsenbeck, Ronquist 2001).

Материал, исследованный в работе

Таблица 1

Table 1

Material studied

№ п/п	Вид / подвида	Страна, регион	Номер доступа Генбанка
1	<i>R. p. jaxarticus</i> 1300	РФ, Новосибирская обл.	PZ437078
2	<i>R. p. jaxarticus</i> 1301	—	PZ437079
3	<i>R. p. jaxarticus</i> 1302	—	PZ437080
4	<i>R. p. jaxarticus</i> 1303	—	PZ437081
5	<i>R. p. jaxarticus</i> 1304	—	PZ437082
6	<i>R. p. jaxarticus</i> 1305	—	PZ437083
7	<i>R. p. jaxarticus</i> 1306	—	PZ437084
8	<i>R. p. jaxarticus</i> 1307	—	PZ437085
9	<i>R. p. jaxarticus</i> 1308	—	PZ437086
10	<i>R. p. jaxarticus</i> 1312	—	PZ437087
11	<i>R. pendulinus</i>	Греция	AF347968
12	<i>R. p. caspius</i>	Казахстан, Юго-Восточный Урал	KY694037
13	<i>R. p. pendulinus</i>	Венгрия, Фехерто	KY694036
14	<i>R. p. pendulinus</i>	—	KY694035
15	<i>R. p. pendulinus</i>	—	KY694034
16	<i>R. p. pendulinus</i>	—	KY694033
17	<i>R. p. menzbieri</i>	Иран, Курдистан	KY694032
18	<i>R. p. menzbieri</i>	—	KY694031
19	<i>R. p. menzbieri</i>	—	KY694030
20	<i>R. p. menzbieri</i>	—	KY694029
21	<i>R. p. menzbieri</i>	—	KY694028
22	<i>R. p. menzbieri</i>	—	KY694027
23	<i>R. p. menzbieri</i>	—	KY694026
24	<i>R. c. coronatus</i>	Казахстан, Топар	KY693981
25	<i>R. c. coronatus</i>	—	KY693982
26	<i>R. c. stoliczkae</i>	Китай, Синьцзян	KY693983
27	<i>R. c. stoliczkae</i>	—	KY693984
28	<i>R. consobrinus</i>	Китай, Шанхай	KY693980
29	<i>R. consobrinus</i>	—	KY693979
30	<i>R. consobrinus</i>	Китай, Ляонин	HM185375
31	<i>R. consobrinus</i>	—	HM185374
32	<i>R. consobrinus</i>	Фрагмент из полного генома	KC463856
33	<i>A. minutus</i>		AF347970
34	<i>A. flaviceps</i>		AF347969
35	<i>P. major</i>		AY495412
36	<i>P. pica</i>		JQ393938

Для оценки достоверности ветвлений филогенетического дерева, построенного по методу ML, проводилось 500 репликаций (Felsenstein 1985). При BI анализе создавали три миллиона генераций цепей Маркова, отбирая пробы каждые 100 генераций, т. е. 30 000 проб. Первые

25 % проб исключались из анализа. В программе Tracer 1.7.1 визуально оценивали сближение марковских цепей Монте-Карло (МСМС) к стационарному распределению (Rambaut et al. 2018). Все значения эффективного размера выборок (ESS) были больше 200.

Сеть гаплотипов и поиск деревьев максимальной экономии (MP) анализировали методом усредненного объединения Median Joining (MJ) в программе Network 10.2.0.0 (Bandelt et al. 1999). Первичные последовательности фрагмента *ND5-cyt b* депонированы в Генбанк под номерами доступа PZ437078-PZ437087 (табл. 1).

Для сравнительно-морфологического анализа были использованы 125 коллекционных экземпляров из собрания ЗМ МГУ, собранных преимущественно в гнездовой период и относящихся к 5 формам *R. pendulinus* и обоим подвидам *R. coronatus*.

Визуальное исследование окраски осуществляли при дневном освещении с учетом состояния оперения и сезона сбора экземпляров. Для большинства экземпляров измерены длина крыла, длина хвоста, вершина крыла (расстояние от вершины 11-го махового до самого длинного из первостепенных маховых), длина цевки (от интертарзального сустава до основания среднего пальца), длина клюва от переднего края ноздри, длина клюва от края рамфотеки (по коньку клюва от заднего края рамфотеки) и длина головы (измеренная штангенциркулем от затылка до конца клюва).

Для проведения канонического дискриминантного анализа размерных признаков использована программа Statistica 10.0.

Результаты и обсуждение

В результате секвенирования получены последовательности для 10 образцов

R. p. jaxarticus, включающие часть гена *ND5* и полный ген *cyt b*. Общая длина фрагмента *ND5-cyt b* составила 1963 п. н. Для всех особей обнаружено 6 гаплотипов, отличающихся семью единичными заменами, две из которых были парсимониально-информативными. Внутригрупповые генетические дистанции (*p-dist*) *R. p. jaxarticus*, наряду с гаплотипическим (*H*) и нуклеотидным (π) разнообразием, имели низкие значения (табл. 2), что дополнительно подтверждает слабую генетическую изменчивость митохондриального генома для рода в целом, описанную ранее (Barani-Beiravand et al. 2017). Максимальное нуклеотидное разнообразие обнаружено у *menzbieri*, в то время как у *jaxarticus* оно было в три раза меньше. Особи *R. p. pendulinus* и *R. coronatus* имели по одному гаплотипу, т. е. с нулевым нуклеотидным разнообразием. Тесты Таджимы и Фу и Ли на популяционную стабильность во всех случаях были отрицательными, но недостоверными ($P > 0.10$).

Межподвидовая генетическая подразделенность у обыкновенного и венценосного ремеза по митохондриальным маркерам не выражена, в то время как межвидовая дифференциация существенная и возрастает в ряду *R. Pendulinus* → *R. Coronatus* → *R. consobrinus* (табл. 3). Причем генетическая дивергенция *R. consobrinus* с двумя другими видами максимальна и примерно одинакова (0.0411–0.0437). Отличия между

Таблица 2

Внутригрупповые *p*-дистанции, гаплотипическое (*H*) и нуклеотидное (π) разнообразие, значения тестов на популяционную стабильность в роде *Remiz*

Table 2

Intragroup *p*-distances, haplotype (*H*) and nucleotide (π) diversity, and population stability test values in the genus *Remiz*

Вид / подвид	<i>N</i>	<i>S</i>	<i>p-dist</i>	<i>H</i>	π	Tajima's <i>D</i>	Fu and Li's <i>F</i>
<i>R. p. jaxarticus</i>	10	7	0.001	0,844	0,00102	–1,00226	–1,0066
<i>R. p. pendulinus</i>	5	0	0.000	0	0	—	—
<i>R. p. menzbieri</i>	7	8	0.004	0,857	0,00341	–1,3189	–0,8074
<i>R. coronatus</i>	4	0	0.000	0	0	—	—
<i>R. consobrinus</i>	4	4	0.003	0,833	0,00258	–0,065	–0,1086

Примечание: *N* — количество образцов, *S* — число полиморфных сайтов, $P > 0.10$.

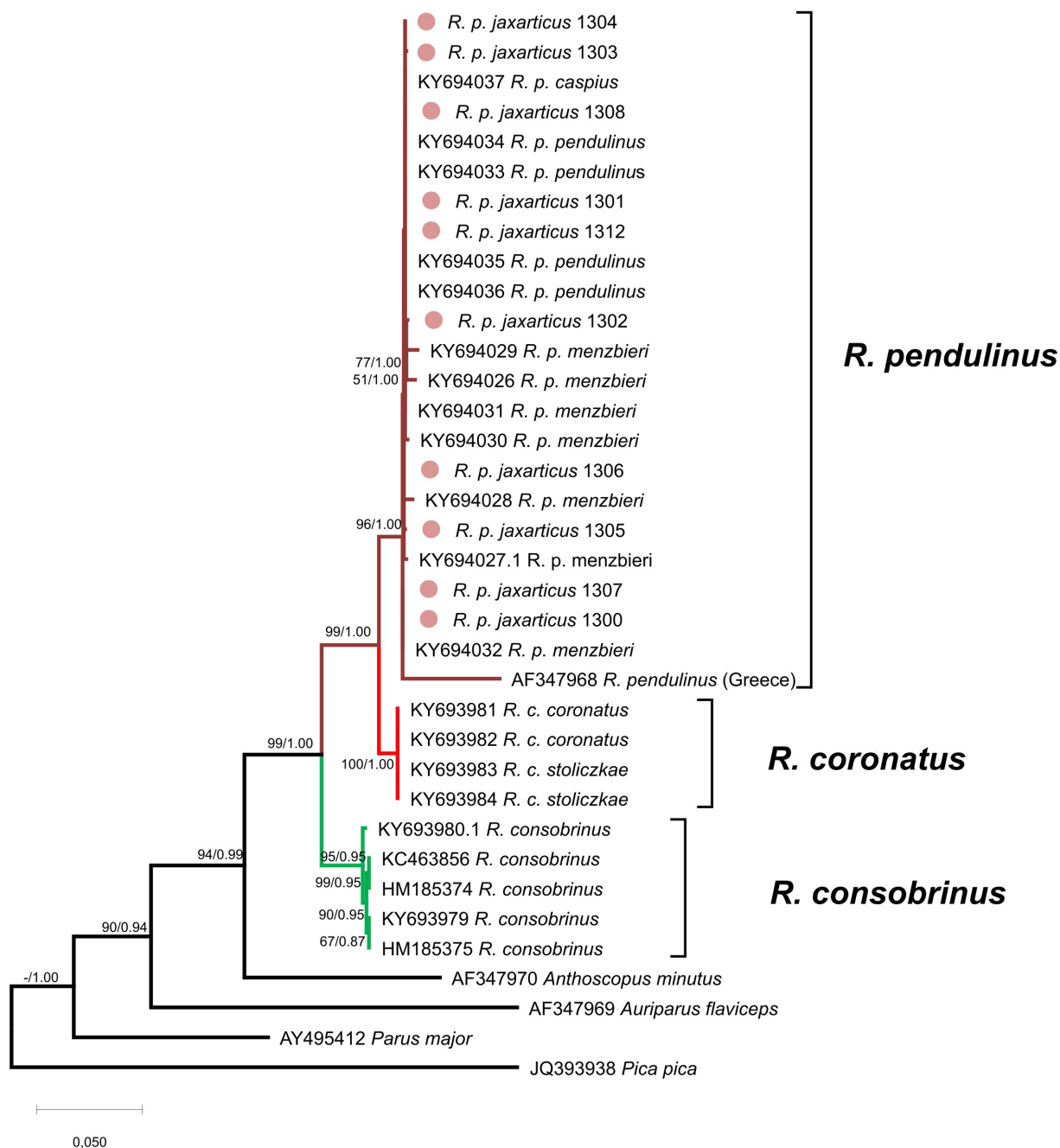


Рис. 2. Филогенетическое дерево последовательностей фрагмента генов *ND5-cyt b* рода *Remiz*, построенное по методу ML. Кружками отмечены наши образцы. В узлах ветвлений указаны значения поддержки (ML/BI ≥ 50 %). Внизу дерева указан масштаб с длиной ветви, измеряемой количеством замен на сайт

Fig. 2. Maximum likelihood phylogenetic tree of the *ND5-cyt b* gene fragment sequences from the genus *Remiz*. Our accessions are marked with circles. Support values (ML/BI ≥ 50 %) are indicated at branch nodes. The scale bar with branch length, measured as the number of substitutions per site, is shown at the bottom of the tree

R. pendulinus и *R. coronatus* примерно в два раза ниже предыдущих значений (0.0167–0.0192). Африканский *A. minutus* оказался несколько ближе к группе евразийских ремезов (0.0962–0.1004), по сравнению с

американским *A. flaviceps* (0.1317–0.1448), наиболее глубоко дифференцированным. Интересно отметить, что большая синица *P. major* (сем. Passerinae) по генетическим дистанциям (*p*-dist) неожиданно оказалась

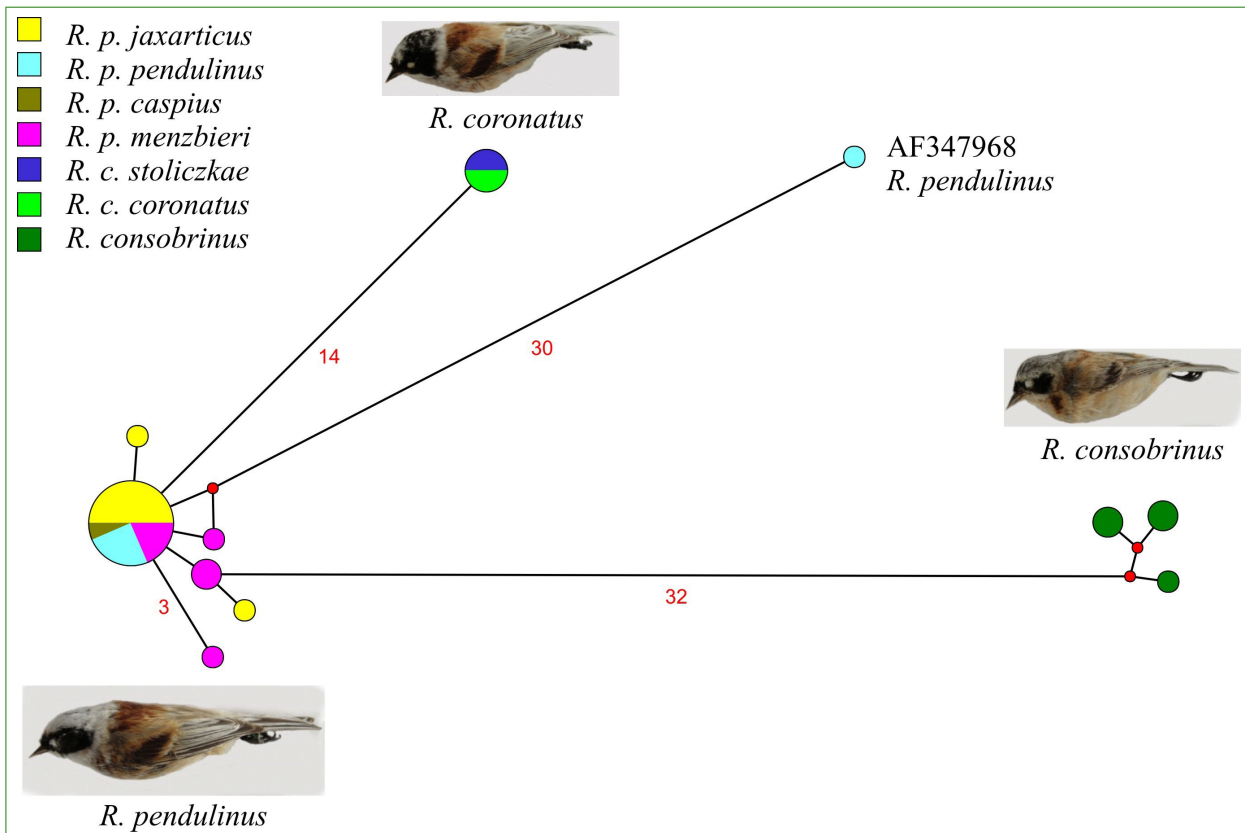


Рис. 3. Филогенетическая сеть гаплотипов фрагмента генов *ND5-cyt b* представителей рода *Remiz*, построенная в программе Network (метод Median Joining). Размер окружностей отражает частоту встречаемости гаплотипов, красные кружки — гипотетические гаплотипы, цифры рядом с ветвями указывают на количество мутаций между гаплотипами в случаях, когда число нуклеотидных замен между гаплотипами три и более

Fig. 3. Phylogenetic network of haplotypes of the *ND5-cyt b* gene fragment in members of the *Remiz* genus, constructed using the Network program (Median Joining method). Circle size reflects haplotype frequency; red circles represent hypothetical haplotypes; numbers adjacent to branches indicate the number of mutations between haplotypes in cases where there are three or more nucleotide substitutions

ближе к евразийским ремезам, чем два вышеупомянутых рода ремезов. Обыкновенная сорока *P. pica* (сем. Corvidae) имела максимальные значения со всеми видами.

Необходимо указать на последовательность *R. pendulinus* AF347968 (Gill et al. 2005) из Греции, использованную в настоящем анализе. Данная последовательность оказалась химерой, состоящей из двух последовательностей: первые 475 позиций относятся к *R. pendulinus*, затем 171 позиция (позиции 14285–14457 гена *cyt b* указаны для полного генома) принадлежит виду кошачий пересмешник *Dumetella carolinensis* (Linnaeus, 1766) (AY352529), остальные 248 позиций относятся снова к *R. pendulinus*. Данная последовательность

была исключена из общего анализа, однако оставлена для наглядности в филогенетической реконструкции и на сети гаплотипов.

Результаты филогенетического анализа в виде дендрограммы представлены на рисунке 2. На дереве сформированы три филогенетические клады, соответствующие трем видам — *R. pendulinus*, *R. coronatus* и *R. consobrinus* с высокой статистической достоверностью. В первую кладу объединились подвида обыкновенного ремеза: номинативный *pendulinus*, *menzbieri*, *caspius* и анализируемый *jaxarticus*. Вторая клада сформирована подвидами венценосного ремеза *coronatus* и *stoliczkae*. Третья филогруппа китайского ремеза заняла ба-

Таблица 3

Межгрупповые *p*-дистанции исследованных видов

Table 3

Intergroup *p*-distances of the studied species

	Вид / подвид	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	<i>R. p. jaxarticus</i>										
2	<i>R. p. caspius</i>	0.0004									
3	<i>R. p. pendulinus</i>	0.0004	0.0000								
4	<i>R. p. menzbieri</i>	0.0027	0.0025	0.0024							
5	<i>R. c. coronatus</i>	0.0171	0.0171	0.0167	0.0190						
6	<i>R. c. stoliczkae</i>	0.0170	0.0170	0.0167	0.0192	0.0000					
7	<i>R. consobrinus</i>	0.0437	0.0411	0.0414	0.0432	0.0415	0.0414				
8	<i>A. minutus</i>	0.1004	0.0973	0.0965	0.0979	0.0962	0.0965	0.0963			
9	<i>A. flaviceps</i>	0.1417	0.1385	0.1369	0.1380	0.1408	0.1405	0.1317	0.1448		
10	<i>P. major</i>	0.1203	0.1181	0.1169	0.1175	0.1172	0.1181	0.1111	0.1306	0.1478	
11	<i>P. pica</i>	0.1736	0.1774	0.1762	0.1766	0.1772	0.1774	0.1766	0.1771	0.1962	0.1621

зальное положение по отношению к двум первым. Два далеких рода ремезов — африканский капский *A. minutus* и американский *A. flaviceps* — на значительном удалении последовательно отделились от евразийских видов. Завершили филогенетическую реконструкцию большая синица и обыкновенная сорока.

Филогенетическая сеть гаплотипов мтДНК (рис. 3) выявила три основные филогруппы, соответствующие ранее опубликованным данным (Barani-Beiranvand et al. 2017). В гаплогруппу *pendulinus*, имеющую хорошо выраженную звездообразную форму с одним базовым гаплотипом, вошли все признанные в ней подвиды и исследованный в данной работе подвид *jaxarticus*. Она заняла промежуточное положение между гаплогруппами *coronatus* и *consobrinus*, отличающимися от нее 14 и 32 заменами соответственно. Причем генетическая структура гаплогруппы *coronatus* имеет один базовый гаплотип, а гаплогруппа *consobrinus* более разнородная и представлена несколькими гаплотипами. При этом, в отличие от других гаплогрупп, в ней имеются пока не обнаруженные гипотетические гаплотипы. На сети также представлена последовательность *R. pendulinus* из Греции (AF347968). Между нею и базовым гаплотипом *pendulinus* 30 замен, которые, как указывалось ранее, принадле-

жат виду кошачий пересмешник *Dumetella carolinensis* (AY352529).

Сравнительно-морфологический анализ. По окраске оперения взрослые самцы *R. p. jaxarticus* очень однотипны и практически не отличаются от *R. p. pendulinus*. Самцы *R. c. stoliczkae*, хотя в целом и соответствуют по окраске тому же типу, что *jaxarticus* и *pendulinus*, но окрашены не однотипно. Из 8 изученных экземпляров у трех хорошо прослеживались элементы черной «короны», свойственной *R. c. coronatus*, выраженное присутствие некоторого количества черных перьев на затылке. Несомненно, это свидетельствует о прямой интерградации с номинативным подвидом венценосного ремеза.

По размерам ремезы групп "*pendulinus*" и "*coronatus*" отличаются достаточно четко (табл. 4). Помимо показателей длины крыла, хвоста и когтя заднего пальца, в среднем больших у обыкновенного ремеза, также хорошо отличаются значения длины клюва и длины заднего пальца. У форм *pendulinus* длина клюва от ноздри не бывает короче 8 мм, тогда как у венценосных ремезов она обычно меньше этого показателя. Длина заднего пальца у обыкновенных ремезов в подавляющем большинстве случаев больше 6 мм, тогда как у *coronatus* и *stoliczkae* всегда короче. *R. p. jaxarticus* четко отличается от номинативного

Таблица 4

Размеры взрослых самцов подвигов *R. pendulinus* и *R. coronatus*

Table 4

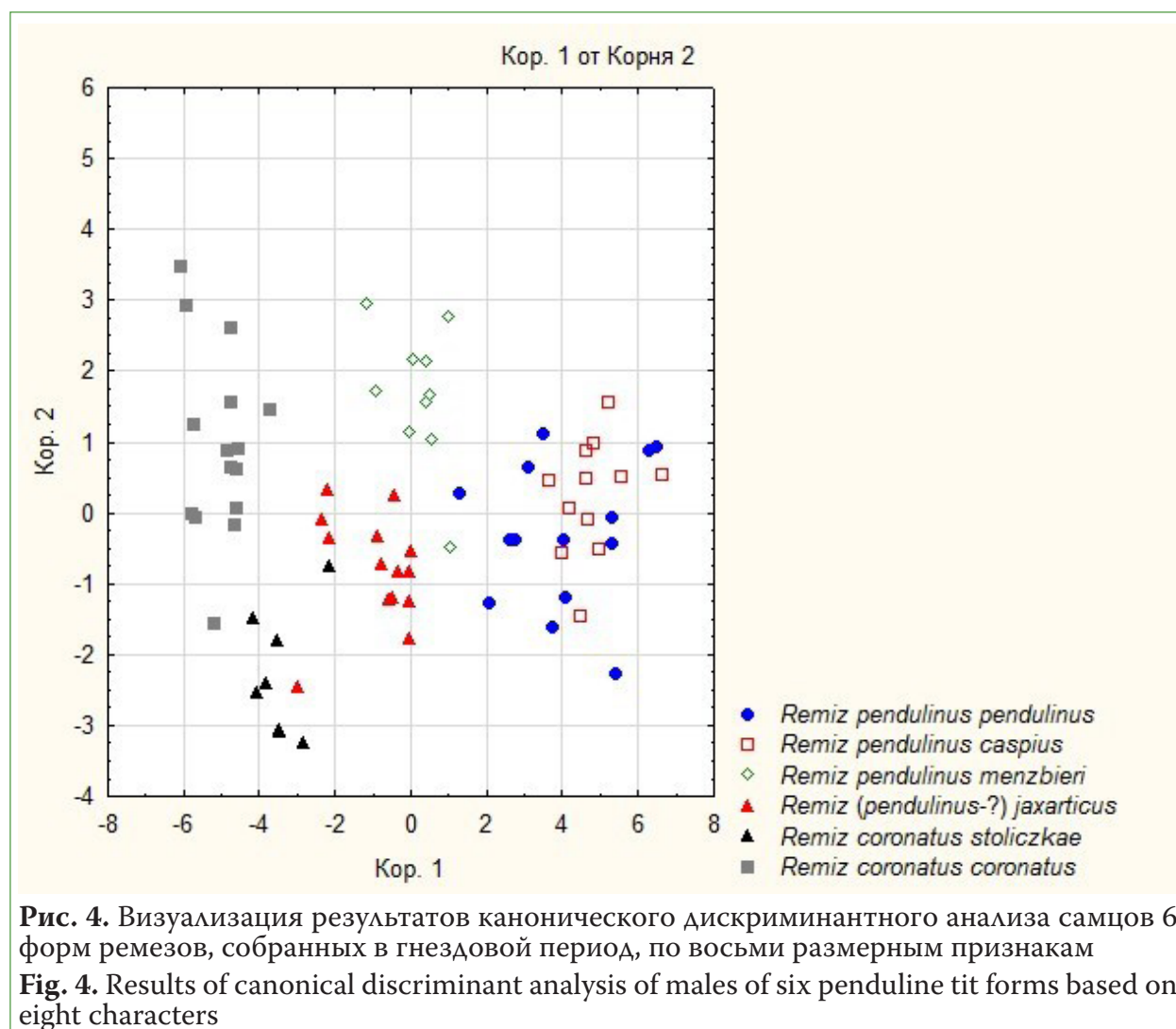
Measurements of adult males of the subspecies *R. pendulinus* and *R. coronatus*

Размеры / Measurements	<i>Remiz pendulinus pendulinus</i> (n = 15)	<i>Remiz pendulinus caspius</i> (n = 12)
	lim (M ± m)	lim (M ± m)
Длина крыла / Wing length (мм / mm)	56.6–59.8 (58.1 ± 0.1)	56.3–59.0 (57.7 ± 0.1)
Длина хвоста / Tail length (мм / mm)	45.4–49.7 (47.7 ± 0.2)	46.7–49.4 (48.0 ± 0.1)
Длина клюва / Bill length (мм / mm)	7.9–9.4 (8.4 ± 0.2)	8.2–9.6 (8.7 ± 0.1)
Длина клюва от ноздри / Bill length from nostril (мм / mm)	8.6–9.9 (9.2 ± 0.1)	8.5–10.0 (9.4 ± 0.2)
Высота клюва / Bill depth (мм / mm)	3.9–4.3 (4.1 ± 0.1)	3.9–4.4 (4.2 ± 0.1)
Ширина клюва / Bill width (мм / mm)	4.0–4.3 (4.2 ± 0.1)	4.0–4.6 (4.1 ± 0.1)
Длина заднего пальца / Hind toe length (мм / mm)	6.7–8.2 (7.4 ± 0.2)	7.4–8.0 (7.7 ± 0.1)
Длина заднего когтя / Hind toe claw length (мм / mm)	6.1–8.0 (7.0 ± 0.2)	6.5–7.5 (7.0 ± 0.1)
	<i>Remiz pendulinus menzbieri</i> (n = 9)	<i>Remiz pendulinus jaxarticus</i> (n = 14)
	lim (M ± m)	lim (M ± m)
Длина крыла / Wing length (мм / mm)	52.3–56.0 (54.3 ± 0.1)	54.0–57.0 (55.7 ± 0.1)
Длина хвоста / Tail length (мм / mm)	41.7–45.7 (44.3 ± 0.2)	43.4–47.0 (45.5 ± 0.2)
Длина клюва / Bill length (мм / mm)	8.4–9.3 (8.7 ± 0.1)	7.7–8.9 (8.2 ± 0.1)
Длина клюва от ноздри / Bill length from nostril (мм / mm)	8.9–10.4 (9.4 ± 0.2)	8.3–9.7 (9.0 ± 0.2)
Высота клюва / Bill depth (мм / mm)	3.7–4.2 (4.0 ± 0.1)	3.5–4.1 (3.8 ± 0.1)
Ширина клюва / Bill width (мм / mm)	3.7–4.3 (4.0 ± 0.1)	3.6–4.0 (3.8 ± 0.1)
Длина заднего пальца / Hind toe length (мм / mm)	6.3–6.8 (6.6 ± 0.1)	5.5–6.6 (6.2 ± 0.1)
Длина заднего когтя / Hind toe claw length (мм / mm)	5.7–6.8 (6.1 ± 0.2)	5.1–6.0 (5.6 ± 0.2)
	<i>Remiz coronatus coronatus</i> (n = 15)	<i>Remiz coronatus stoliczkae</i> (n = 8)
	lim (M ± m)	lim (M ± m)
Длина крыла / Wing length (мм / mm)	50.6–55.6 (53.0 ± 0.2)	54.4–56.1 (55.1 ± 0.1)
Длина хвоста / Tail length (мм / mm)	38.8–43.2 (41.3 ± 0.2)	42.8–45.5 (44.1 ± 0.2)
Длина клюва / Bill length (мм / mm)	7.1–7.9 (7.5 ± 0.1)	7.3–8.3 (7.8 ± 0.1)
Длина клюва от ноздри / Bill length from nostril (мм / mm)	7.6–8.5 (8.1 ± 0.1)	8.3–8.7 (8.5 ± 0.1)
Высота клюва / Bill depth (мм / mm)	3.3–3.9 (3.6 ± 0.1)	3.6–4.0 (3.7 ± 0.1)
Ширина клюва / Bill width (мм / mm)	3.5–3.9 (3.6 ± 0.1)	3.6–4.0 (3.7 ± 0.1)
Длина заднего пальца / Hind toe length (мм / mm)	5.2–5.8 (5.6 ± 0.1)	5.5–5.8 (5.6 ± 0.1)
Длина заднего когтя / Hind toe claw length (мм / mm)	5.0–5.9 (5.3 ± 0.1)	4.7–5.7 (5.0 ± 0.2)

pendulinus коротким задним пальцем (не длиннее 6.6 мм) и его когтем (не длиннее 6.0 мм), в среднем при меньших прочих показателях. *R. c. stoliczkae* по всем показате-

лям, кроме длины когтя, в среднем крупнее, чем *R. c. coronatus*.

Результаты канонического дискриминантного анализа взрослых самцов раз-



ных форм ремезов по восьми размерным признакам представлены на рисунке 4. Из приведенной диаграммы видно, что большинство форм образуют на графике обособленные облака точек, за исключением формы *R. p. caspius*, сходной по размерам с номинативным подвигом обыкновенного ремеза. На графике хорошо видно, что облака точек форм *jaxarticus* и *stoliczkae* заметно разнесены, однако отдельные особи попадают в пределы выборок друг друга. Данное обстоятельство можно объяснить только существованием обмена генами между этими формами. В действительности детали их пространственных и репродуктивных отношений в предполагаемой зоне контакта в долине Иртыша и предгорьях Северо-Западного Алтая пока совершенно не изучены. Поскольку обе формы распространены довольно спорадично, ги-

бридизация, видимо, представляет собой локальное явление.

Таким образом, нами подтверждено, что форма *jaxarticus* является одним из подвигов (географическая раса) обыкновенного ремеза *R. pendulinus*. *R. c. stoliczkae*, восточный подвид венценосного ремеза, по-видимому, гибридизирует с *R. p. jaxarticus* в зоне пространственного контакта. В завершение можно выдвинуть гипотезу о формировании подвида *stoliczkae* вследствие межвидовой гибридизации венценосного и обыкновенного ремезов. Можно предположить, что исторически венценосная (черноголовая) предковая форма была надежно изолирована и занимала все пространство горнолесных биотопов Памиро-Алая, Тянь-Шаня и Алтае-Саянской горной системы. Случившаяся волна интенсивного расселения *R. pendulinus* в Азию, к востоку

и югу от его исходного ареала в Европе, в определенный момент привела к возникновению вторичной зоны контакта гибридизации с восточными популяциями венценосного ремеза. По-видимому, данная гибридизация была однонаправленной, т. е. происходила только между более крупными самцами *pendulinus* и мелкими самками *coronatus*, что привело к возникновению популяций, получивших митохондриальный гаплотип венценосного ремеза (наследуемый по материнской линии) в сочетании с окрасочными признаками обыкновенного ремеза. Размерные показатели возникших гибридогенных популяций несколько увеличились, незначительно приблизившись к таковым *R. pendulinus*. Форма *jaxarticus* обособилась от *R. p. pendulinus* на лесостепных пространствах Западной Сибири, после окончания интенсивной его экспансии, освоив новую область зимовок в Средней Азии, приобретая при этом лишь немного более мелкие размеры.

Благодарности

Авторы благодарны Г. А. Семёнову и И. А. Мурашеву, которые провели сборы коллекционного материала в Новосибирской области в 2011 г. и собрали серию за-

падносибирских ремезов *R. pendulinus jaxarticus*, что легло в основу данной работы.

Acknowledgments

The authors are grateful to G. A. Semenov and I. A. Murashev, who collected material in Novosibirsk Oblast in 2011 and assembled a series of West Siberian penduline tits *R. pendulinus jaxarticus*, which formed the basis of this study.

Финансирование

Работа проводилась в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 124012200182-1 «Эволюция наземной биоты востока Азии: палеонтологические, экологические и генетические аспекты») и государственного задания МГУ им. М. В. Ломоносова (№ 121032300105-0).

Funding

This work is part of the state-commissioned assignment of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (topic No. 124012200182-1 'Evolution of the terrestrial biota of East Asia: Paleontological, ecological and genetic aspects', and the state assignment to Lomonosov Moscow State University (registered project number 121032300105-0).

Литература

- Гаврилов, Э. И. (1972) Семейство Ремезовые — Remizidae. В кн.: М. Н. Корелов, А. Ф. Ковшарь (ред.). *Птицы Казахстана. Т. 4.* Алма-Ата: Наука, с. 243–263.
- Ковшарь, А. Ф. (2019) *Птицы Тянь-Шаня (западной половины горной системы в пределах Казахстана, Кыргызстана, Узбекистана, Таджикистана): в 2 т. Т. 2. Воробьиные.* Алматы: [б. и.], с. 577–1184.
- Портенко, Л. А. (1955) Обзор форм палеарктических ремезов [*Remiz pendulinus* (L.)] и их таксономическая оценка. *Труды Зоологического института АН СССР*, т. 18, с. 459–492.
- Редькин, Я. А., Архипов, В. Ю., Волков, С. В. и др. (2015) Вид или не вид? Спорные таксономические трактовки птиц Северной Евразии. В кн.: А. Ф. Ковшарь (ред.). *XIV Международная орнитологическая конференция Северной Евразии. II. Доклады.* Алматы: Мензбирское орнитологическое общество, с. 104–138. <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.3033.4167>
- Степанян, Л. С. (1990) *Конспект орнитологической фауны СССР.* М.: Наука, 727 с.
- Степанян, Л. С. (2003) *Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области).* М.: Академкнига, 808 с.
- Bandelt, H. J., Forster, P., Röhl, A. (1999) Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular Biology and Evolution*, vol. 16, no. 1, pp. 37–48. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026036>
- Barani-Beiranvand, H., Aliabadian, M., Irestedt, M. et al. (2017) Phylogeny of penduline tits inferred from mitochondrial and microsatellite genotyping. *Journal of Avian Biology*, vol. 48, no. 7, pp. 932–940. <https://doi.org/10.1111/jav.01163>
- Del Hoyo, J., Collar, N. J. (2016) *HBW and BirdLife International illustrated checklist of the birds of the world. Vol. 2. Passerines.* Barcelona: Lynx Edicions, 1013 p.

- Dickinson, E. C. (ed.). (2003) *The Howard and Moore complete checklist of the birds of the world*. 3rd ed. London: Christopher Helm Publ., 1039 p. (In English)
- Dickinson, E. C., Christidis, L. (eds.). (2014) *The Howard and Moore complete checklist of the birds of the world*. Vol. 2. *Passerines*. 4th ed. Eastbourne: Aves Press, 752 p.
- Felsenstein, J. (1985) Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. *Evolution*, vol. 39, no. 4, pp. 783–791. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1985.tb00420.x>
- Gill, F. B., Slikas, B., Sheldon, F. H. (2005) Phylogeny of titmice (Paridae): II. Species relationships based on sequences of the mitochondrial cytochrome-*b* gene. *The Auk*, vol. 122, no. 1, pp. 121–143. <https://doi.org/10.1093/auk/122.1.121>
- Goldman, N. (1993) Statistical tests of models of DNA substitution. *Journal of Molecular Evolution*, vol. 36, no. 2, pp. 182–198. <https://doi.org/10.1007/BF00166252>
- Harrap, S. (1996) *Tits, nuthatches and treecreepers*. London: Christopher Helm Publ., 464 p.
- Hasegawa, M., Kishino, H., Yano, T. (1985) Dating of the human-ape splitting by a molecular clock of mitochondrial DNA. *Journal of Molecular Evolution*, vol. 22, no. 2, pp. 160–174. <https://doi.org/10.1007/BF02101694> (In English)
- Huelsenbeck, J. P., Ronquist, F. (2001) MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics*, vol. 17, no. 8, pp. 754–755. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/17.8.754>
- Kumar, S., Stecher, G., Tamura, K. (2016) MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 7.0 for bigger datasets. *Molecular Biology and Evolution*, vol. 33, no. 7, pp. 1870–1874. <https://doi.org/10.1093/molbev/msw054>
- Rambaut, A., Drummond, A. J., Xie, D. et al. (2018) Posterior summarization in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. *Systematic Biology*, vol. 67, no. 5, pp. 901–904. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syy032>
- Rozas, J., Ferrer-Mata, A., Sánchez-DelBarrio, J. C. et al. (2017) DnaSP 6: DNA sequence polymorphism analysis of large data sets. *Molecular Biology and Evolution*, vol. 34, no. 12, pp. 3299–3302. <https://doi.org/10.1093/molbev/msx248>

References

- Bandelt, H. J., Forster, P., Röhl, A. (1999) Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular Biology and Evolution*, vol. 16, no. 1, pp. 37–48. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026036> (In English)
- Barani-Beiranvand, H., Aliabadian, M., Irestedt, M. et al. (2017) Phylogeny of penduline tits inferred from mitochondrial and microsatellite genotyping. *Journal of Avian Biology*, vol. 48, no. 7, pp. 932–940. <https://doi.org/10.1111/jav.01163> (In English)
- Del Hoyo, J., Collar, N. J. (2016) *HBW and BirdLife International illustrated checklist of the birds of the world*. Vol. 2. *Passerines*. Barcelona: Lynx Edicions, 1013 p. (In English)
- Dickinson, E. C. (ed.). (2003) *The Howard and Moore complete checklist of the birds of the world*. 3rd ed. London: Christopher Helm Publ., 1039 p. (In English)
- Dickinson, E. C., Christidis, L. (eds.). (2014) *The Howard and Moore complete checklist of the birds of the world*. Vol. 2. *Passerines*. 4th ed. Eastbourne: Aves Press, 752 p. (In English)
- Felsenstein, J. (1985) Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. *Evolution*, vol. 39, no. 4, pp. 783–791. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1985.tb00420.x> (In English)
- Gavrilov, E. I. (1972) Family Penduline Tits — Remizidae. In: M. N. Korelov, A. F. Kovshar (eds.). *Birds of Kazakhstan*. Vol. 4. Alma-Ata: Nauka Publ., pp. 243–263. (In Russian)
- Gill, F. B., Slikas, B., Sheldon, F. H. (2005) Phylogeny of titmice (Paridae): II. Species relationships based on sequences of the mitochondrial cytochrome-*b* gene. *The Auk*, vol. 122, no. 1, pp. 121–143. <https://doi.org/10.1093/auk/122.1.121> (In English)
- Goldman, N. (1993) Statistical tests of models of DNA substitution. *Journal of Molecular Evolution*, vol. 36, no. 2, pp. 182–198. <https://doi.org/10.1007/BF00166252> (In English)
- Harrap, S. (1996) *Tits, nuthatches and treecreepers*. London: Christopher Helm Publ., 464 p. (In English)
- Hasegawa, M., Kishino, H., Yano, T. (1985) Dating of the human-ape splitting by a molecular clock of mitochondrial DNA. *Journal of Molecular Evolution*, vol. 22, no. 2, pp. 160–174. <https://doi.org/10.1007/BF02101694> (In English)
- Huelsenbeck, J. P., Ronquist, F. (2001) MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics*, vol. 17, no. 8, pp. 754–755. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/17.8.754> (In English)
- Kovshar, A. F. (2019) *Birds of Tien Shan (Middle Asian part of the mountain system in the limits of Kazakhstan, Kyrgyzstan, Uzbekistan, Tajikistan): In 2 vols*. Vol. 2. *Passeriformes*. Almaty: [s. n.], pp. 577–1184. (In Russian)

- Kumar, S., Stecher, G., Tamura, K. (2016) MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 7.0 for bigger datasets. *Molecular Biology and Evolution*, vol. 33, no. 7, pp. 1870–1874. <https://doi.org/10.1093/molbev/msw054> (In English)
- Portenko, L. A. (1955) Review of Palearctic penduline tit (*Remiz pendulinus* (L.)) forms and their taxonomic evaluation. *Proceedings of the Zoological Institute of the USSR Academy of Sciences*, vol. 18, pp. 459–492.
- Rambaut, A., Drummond, A. J., Xie, D. et al. (2018) Posterior summarization in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. *Systematic Biology*, vol. 67, no. 5, pp. 901–904. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syy032> (In English)
- Red'kin, Ya. A., Arkhipov, V. Yu., Volkov, S. V. et al. (2015) Species or non-species? Controversial taxonomic treatments of birds of Northern Eurasia. In: A. F. Kovshar (ed.). *XIV International ornithological conference of Northern Eurasia. II. Oral presentations*. Almaty: Menzbier Ornithological Society Publ., pp. 104–138. <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.3033.4167> (In Russian)
- Rozas, J., Ferrer-Mata, A., Sánchez-DelBarrio, J. C. et al. (2017) DnaSP 6: DNA sequence polymorphism analysis of large data sets. *Molecular Biology and Evolution*, vol. 34, no. 12, pp. 3299–3302. <https://doi.org/10.1093/molbev/msx248> (In English)
- Stepanyan, L. S. (1990) *Conspectus of the ornithological fauna of the USSR*. Moscow: Nauka Publ., 727 p. (In Russian)
- Stepanyan, L. S. (2003) *Conspectus of the ornithological fauna of Russia and adjacent territories (within the borders of the USSR as a historic region)*. Moscow: Akademkniga Publ., 808 p. (In Russian)

Для цитирования: Спиридонова, А. Н., Редькин, Я. А. (2026) О таксономическом положении западносибирского ремеза *Remiz pendulinus jaxarticus* (Remizidae, Aves) на основе изучения митохондриальных генов. *Амурский зоологический журнал*, т. XVIII, № 3, с. 936–949. <https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2026-18-3-936-949>

Получена 25 мая 2026; прошла рецензирование 27 июня 2026; принята 30 июня 2026.

For citation: Spiridonova, L. N., Red'kin, Ya. A. (2026) On the taxonomic position of the West Siberian penduline tit *Remiz pendulinus jaxarticus* (Remizidae, Aves) based on the study of mitochondrial genes. *Amurian Zoological Journal*, vol. XVIII, no. 3, pp. 936–949. <https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2026-18-3-936-949>

Received 25 May 2026; reviewed 27 June 2026; accepted 30 June 2026.