

doi 10.18699/vjgb-25-61

Генетическая изменчивость и филогеография сорок рода *Pica* Голарктики

А.П. Крюков 

Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии Дальневосточного отделения Российской академии наук, Владивосток, Россия

 kryukov@biosoil.ru

Аннотация. Для объяснения истории формирования популяционно-генетической структуры видов часто привлекают теорию плейстоценовых рефугиумов. Однако она не может охватить все многообразие видоспецифических особенностей и природных ситуаций. Широко распространенный в Голарктике род сорок *Pica* оказался удобным для построения картины филогеографии с целью познания процессов диверсификации и видеообразования. Маркеры митохондриальной ДНК по-прежнему широко используются в филогеографических исследованиях, несмотря на прогресс методов полногеномного секвенирования. Представлен обзор результатов анализа изменчивости контрольного региона (CR) митохондриальной ДНК по опубликованным нами данным от 279 образцов, представляющих подавляющее большинство таксонов сорок. На филогенетических деревьях и сетях гаплотипов мы обнаружили, помимо реципрокной монофилии аллопатрических видов и подвидов, примеры парафилии и полифилии. Контурные диаграммы демографии популяций показали разную продолжительность жизни линий после их основания либо прохождения «бытия горлышка», как в камчатской популяции, и неодинаковую интенсивность экспансий. Видеообразование сорок проходило, вероятно, по географической модели за счет расселения и викарирования, в том числе с изоляцией и дивергенцией в рефугиумах. В ряде случаев предполагается перипатрическое видеообразование за счет отделения краевых изолятов. По гаплотипическому составу молодых популяций островов Хоккайдо и Кюсю прослежены материальные источники их происхождения. Случаи незавершенного видеообразования выявлены по наличию неполной сортировки линий, приводящей к парафилии, либо современной межвидовой интрогressии ядерных генов. Предложены гипотезы формирования ареалов некоторых таксонов сорок. Привлечение большого объема литературы позволило сопоставить отмеченные в роде *Pica* разнообразные эволюционные сценарии с описанными для других видов птиц.

Ключевые слова: митохондриальная ДНК; контрольный регион; видеообразование; рефугиум; ареал; плейстоцен

Для цитирования: Крюков А.П. Генетическая изменчивость и филогеография сорок рода *Pica* Голарктики. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2025;29(4):578-593. doi 10.18699/vjgb-25-61

Финансирование. Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 121031500274-4).

Благодарности. За участие в проектах, положивших основу данной работе, я благодарен Л.Н. Спиридоновой, Э. Харинг (Австрия), О.А. Горошко, С. Эдвардсу, К. Коллиер и Б. Фану (США), С.-И. Ли (Корея), Б. Дорда (Испания), Х. Сузуки и С. Мори (Япония), К.А. Крюкову, Е.Г. Лобкову, А.Ю. Архипову и А.П. Тюнину. Приношу благодарность Я.А. Редькину за предоставление карты ареалов сорок.

Genetic variation and phylogeography of the magpie's genus *Pica* in the Holarctic

А.П. Крюков 

Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity of the Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia

 kryukov@biosoil.ru

Abstract. The theory of Pleistocene refugia is often used to explain the population genetic structure of species. However, it does not fully account for the diversity of species-specific characteristics and natural conditions. The genus *Pica*, which is widespread in the Holarctic, provides an ideal model for studying phylogeographic patterns in order to better understand processes of diversification and speciation. Markers of mitochondrial DNA remain widely used in phylogeographic studies, despite advances of whole genome techniques. We have summarized published research on the mitochondrial DNA Control Region (CR) variation, based on data from 279 samples which represent the majority of extant taxa across the entire distribution range of the genus. In the phylogenetic trees and networks, we found several cases of reciprocal monophyly among most allopatric species and subspecies, and in addition some examples of paraphyly and polyphyly. Bayesian skyline plots were calculated to explore population dynamics over time. They showed varying longevity of the lineages since their origin or after experiencing a bottleneck, e.g., in the case of the Kamchatka popula-

tion, as well as unequal rates of expansion. In most cases, speciation followed a geographic model involving expansion and vicariance, sometimes with divergence in refugia. Somewhere, peripatric speciation may have happened due to separation of a marginal populations. By comparing haplotype composition among populations, we traced the origin of the recently established populations on Hokkaido and Kyushu islands from a limited number of colonizers from the mainland. Isolated cases of species *in statu nascendi* were identified through evidence of incomplete lineage sorting, leading to paraphyly, or signs of limited unidirectional interspecies introgression of nuclear genes in secondary contact zones. Several hypotheses regarding the formation of the magpie's range are proposed. Various evolutionary scenarios found in the genus *Pica* were compared to those reported for the other bird species in a number of literature sources.

Key words: mitochondrial DNA; Control Region; speciation; refugia; range; Pleistocene

For citation: Kryukov A.P. Genetic variation and phylogeography of the magpie's genus *Pica* in the Holarctic. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksi*=Vavilov J Genet Breed. 2025;29(4):578-593. doi 10.18699/vjgb-25-61

Введение

Современное распространение и генетическая структура видов определяются в основном событиями, произошедшими в четвертичном периоде (Avise, Walker, 1998; Hewitt, 2000). При этом часто недооцениваются процессы, накладывающиеся на предыдущие, такие как инвазии и движения границ ареалов, экологические и антропогенные изменения, колебания численности популяций и вторичные контакты с гибридизацией или без нее. Разграничение их генетических последствий необходимо для более полного понимания многообразных процессов диверсификации и видеообразования. Широко распространенные политипические виды или комплексы близких видов представляют особый интерес для построения гипотез формирования ареалов и познания механизмов дивергенции. На решение обширного круга эволюционно-генетических проблем направлены подходы современной филогеографии (Avise, 2000; Банникова, 2004; Абрамсон, 2007; Zink, Barrowclough, 2008; Холодова, 2009; Edwards et al., 2015, 2016a, b, 2022).

В филогеографии птиц и других животных достигнуты большие успехи (Zink, 1996; Joseph, Omland, 2009; Hickerson et al., 2010; Toews, Brelsford, 2012; McCormack et al., 2013; Ottenburghs et al., 2019; Pârâu, Wink, 2021; Fu, Wen, 2023). Расширяются мультилокусные и геномные базы данных, усложняются аналитические подходы и тестирования гипотез, моделируются экологические ниши, развивается сравнительная и статистическая филогеография. С использованием главным образом традиционных маркеров митохондриальной ДНК выявлены филогеографические структуры у многих видов птиц, прежде всего Европы и Америки. Эти структуры и видеообразование обычно связывают с феноменом рефугиумов, когда повторяющиеся циклы ледниковых периодов приводили к отступлению популяций южнее с образованием изолятов (Taberlet et al., 1998; Hewitt, 2000, 2004). Популяции в них дивергировали ввиду дрейфа генов и/или отбора, и при достаточно длительной изоляции, например в течение нескольких циклов, могло начинаться видеообразование. В рефугиумах популяции проходили «бутылочное горлышко» с падением изменчивости; в других случаях она, напротив, повышалась, если там сливались дивергировавшие популяции. В короткие межледниковые периоды происходили экспансии ареалов, особенно после последнего ледникового максимума (LGM), когда популяции встречались с новыми условиями и тоже могли дивергировать в одних случаях либо образовывать зоны контакта с другими популяциями.

Однако теория рефугиумов не может объяснить все многообразие природных ситуаций. Соответственно, гипотеза постглациальной экспансии предоставляет альтернативный путь видеообразования за короткое время, в отличие от процесса изоляции в рефугиуме на протяжении ряда ледниковых циклов (Hansson et al., 2008). Исключительно быстрое видеообразование описано для рода *Juncos*, когда всего за ~10 тыс. лет за счет единственной широкой постледниковой экспансии возникло пять генетически обособленных морфотипов видового уровня (Mila et al., 2007). Это противоречит представлениям о видеообразовании в течение всего плейстоцена (Avise, Walker, 1998) или за последние 250 тыс. лет (Johnson, Cicero, 2004). По другим данным, наоборот, основные события диверсификации и видеообразования начинались раньше, еще в плиоцене, но завершались в плейстоцене (Klicka, Zink, 1997). В некоторых случаях филогеографические разрывы могут возникать на непрерывном ареале без географических барьеров, особенно когда дистанции индивидуального расселения и/или размеры популяций уменьшаются, как показано для зеленой пеночки *Phylloscopus trochiloides* (Irwin, 2002). Все эти процессы многообразны, как правило, видоспецифичны и недостаточно изучены.

Одна из самых банальных птиц – сорока – таит немало загадок. Виды рода сорока (*Pica*) широко распространены в Голарктике от Западной Европы до Северной Америки и от арктической тундры до пустынь Аравии (рис. 1) и включают формы разной степени близости и родства. Помимо «хороших» аллопатрических видов, некоторые формы уровня подвидов интерградируют в Евразии, другие образуют изоляты, что вызывает закономерные споры об их таксономическом ранге: вид – подвид. Интересно, что симпатрических видов сорок не существует. Долгое время всех сорок относили к одному виду *P. pica* (Linnaeus, 1758) с 9–15 подвидами, но с внедрением генетических подходов его значительно раздробили. Современные схемы выделяют до 7 видов сорок (Song et al., 2018; Madge et al., 2020; Gill et al., 2021), хотя таксономия рода до сих пор дискуссионна.

Изолированные популяции Северной Африки, Аравийского полуострова и Центрального Китая по анализу митохондриальных генов и отчасти по ядерным маркерам признаны отдельными видами: магрибская сорока *P. mauritanica* Malherbe, 1845, аравийская сорока *P. asirensis* Bates, 1936 и тибетская сорока *P. bottanensis* Delessert, 1840 (изоляция последнего неполная) соответственно (Song et al., 2018). Аналогично две аллопатрические формы Северной Америки – черноклювая сорока *P. hudsonia* (Sabine,

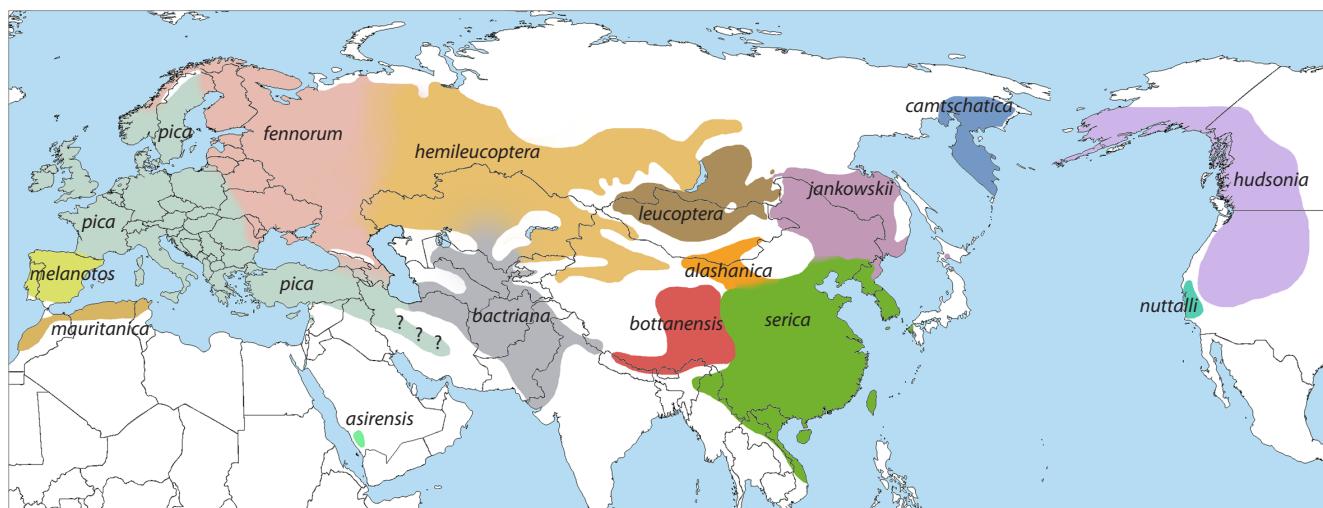


Рис. 1. Ареал сорок рода *Pica*, по (Kryukov et al., 2022), с изменениями.

1823) и желтоклювая сорока *P. nuttalli* (Audubon, 1837) – обладают выраженным фенотипическими различиями и незначительной, но явной генетической дивергенцией при реципрокной монофилии на деревьях по отдельным генам (Song et al., 2018) и полным митогеномам (Kryukov et al., 2020, 2024), что подтверждает их видовой статус. При этом изолят Камчатки и прилежащих территорий оказался сестринским с номинативным подвидом (Lee S. et al., 2003) и традиционно считается подвидом *P. pica camtschatica*, однако обсуждается поднятие его ранга до видового.

Обнаружен и обследован разрыв ареалов между западной и восточной группами подвидов в Южной Сибири с дивергенцией между ними 4–5 % по гену *cytB* и CR mtДНК (Kryukov et al., 2004, 2017; Haring et al., 2007) и отличиями в звуковой коммуникации (Ebels, 2003; Kryukov et al., 2017), помимо фенотипических различий. Все это послужило достаточным основанием для выделения восточной сороки *P. serica* Gould, 1845 из прежде единого вида сорока *P. pica* (Song et al., 2018; Madge et al., 2020). Таким образом, таксономическая схема рода включает монотипические виды *P. mauritanica*, *P. asirensis*, *P. bottanensis*, *P. hudsonia* и *P. nuttalli* и политипические виды *P. pica* с подвидами *P. p. pica* (Linnaeus, 1758), *P. p. fennorum* Lönnberg, 1927, *P. p. hemileucoptera* Stegmann, 1928, *P. p. bactriana* Bonaparte, 1850, *P. p. leucoptera* Gould, 1862, *P. p. melanotos* A.E. Brehm, 1857 и *P. p. camtschatica* Stejneger, 1884 и *P. serica* с подвидами *P. s. serica* Gould, 1845, *P. s. jankowskii* Stegmann, 1928 и *P. s. alashanica* Stegmann, 1928 (Winkler et al., 2020; Gill et al., 2021, с небольшими уточнениями в подвидах).

Упомянутый разрыв ареала между *P. pica* и *P. serica* заслуживает особого внимания. Он отмечался орнитологами еще в прошлом веке (Штегман, 1932; Рустамов, 1954), но в большинстве крупных сводок игнорировался, и ареал *P. pica* выглядел как сплошной от Пиренейского полуострова до Охотского моря (Goodwin, 1986; del Hojo, Collar, 2016). Мы выяснили, что этот разрыв существует и совпадает с разрывом по mtДНК, однако заполняется на наших глазах за счет расселения восточного подвида *P. s. jankowskii* на запад вдоль долины Амура и сибирского

подвида *P. p. leucoptera* в обратном направлении (Горошко и др., 2018). Несколько десятилетий назад они начали гибридизировать, чему посвящено недавнее интегративное исследование с выявлением асимметричной интрогressии по ядерному одноклеточному полиморфизму (SNP) (Kryukov et al., 2022). При этом показана достоверно пониженная успешность размножения в гибридогенной популяции Восточной Монголии, очевидно, приводящая к отбору против гибридов и ограничивающая интрогессию (Крюков, 2019; Крюков, Горошко, 2024).

Несмотря на неплохую изученность распространения, экологии и изменчивости сорок на протяжении всего ареала рода, полной картины взаимоотношений и происхождения таксонов и рода в целом нет. Цель работы – подытожить собственные и литературные данные по генетической изменчивости, филогеографии и популяционной демографии всех таксонов сорок и предложить гипотезу формирования ареалов. Основным генетическим маркером для анализа послужил контрольный регион митохондриальной ДНК (CR) – один из самых распространенных маркеров, успешно работающий на низших уровнях таксономической иерархии и широко используемый для целей филогеографии. Этот некодирующий участок относится к наиболее изменчивым и филогенетически информативным регионам mtДНК (Baker, Marshall, 1997; Saunders, Edwards, 2000; Barker et al., 2012). Всего нами получено и проанализировано 279 последовательностей протяженностью от 1298 до 1310 пар нуклеотидов у образцов, представляющих большинство таксонов рода *Pica* (Kryukov et al., 2004, 2017, 2022; Haring et al., 2007). Источники образцов и каталожные номера, места сборов с координатами и номера доступа в ГенБанке указаны в табл. S1¹. Для *P. hudsonia* и *P. nuttalli* фрагменты CR извлечены из полных митогеномов (Kryukov et al., 2024). При обсуждении результатов привлечены литературные данные по митохондриальным и ядерным генам. Для анализа нуклеотидной и гаплотипической изменчивости, тестов нейтральности, построения филогенетических и

¹ Табл. S1 и рис. S1 см. по адресу:
<https://vavilovj-icg.ru/download/pict-2025-29/appx21.pdf>

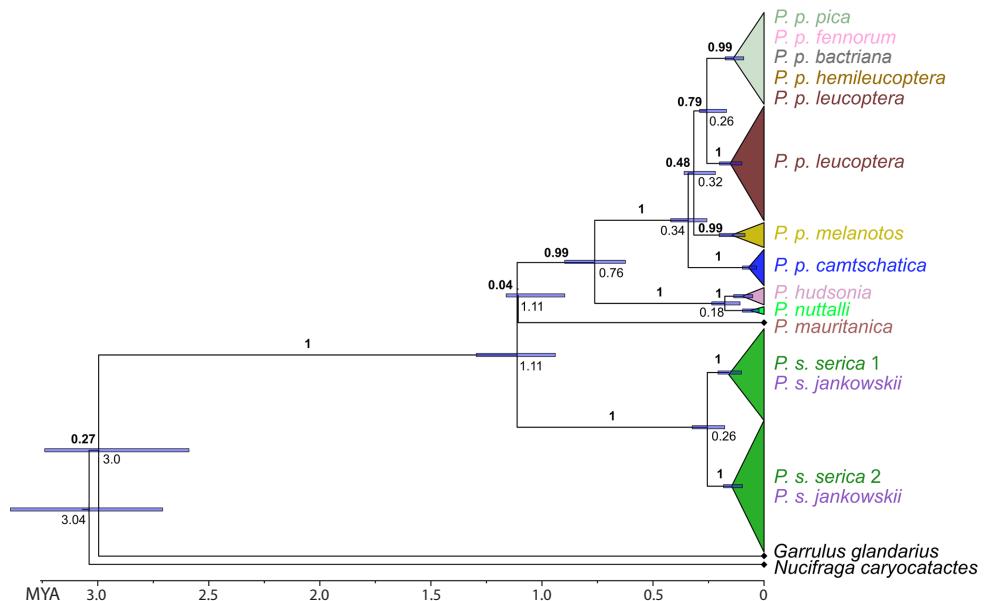


Рис. 2. Калиброванное по времени древо сорок, построенное по байесовому методу в программе Beast. Апостериорные вероятности узлов даны жирным шрифтом. Синие прямоугольники показывают 95 % доверительный интервал для оценки времен дивергенции, указанных рядом с узлами. Цвета имён таксонов соответствуют цветам на карте ареалов и сети гаплотипов. Ширина треугольников соответствует числу образцов.

байесовых деревьев, сетей гаплотипов, моделирования динамики популяций и оценки времен дивергенции линий применены общепринятые подходы, описанные в приведенных выше публикациях автора с необходимой библиографией.

История формирования рода *Pica*

Происхождение рода *Pica* и родственные связи сорок до сих пор не установлены. Согласно молекулярно-филогенетическим реконструкциям, предковые формы врановых Corvidae, ранее именовавшиеся “core Corvoidea”, диверсифицировали при островной радиации в результате формирования архипелагаproto-Папуа после отделения от Австралии в позднем эоцене–олигоцене (Jönsson et al., 2011; Aggerbeck et al., 2014) и позже распространились по Азиатскому и другим континентам. Семейство Corvidae *sensu stricto* предположительно формировалось в Юго-Восточной Азии (Ericson et al., 2005), но филогенетическое положение рода *Pica* не установлено, и в разных работах указываются разные близкородственные и сестринские роды. В качестве ближайших к *Pica* сестринских родов определены: *Ptilostomus* и *Podoces* – по анализу последовательностей одного митохондриального и двух ядерных генов (Ericson et al., 2005), *Zavattariornis* – по гену *cytB* (Ekman, Ericson, 2006), *Nucifraga* и *Perisoreus* – по митохондриальному контролльному региону (Haring et al., 2012), *Podoces* и *Carrulus* – по полному митогеному (Iqbal et al., 2020). Однако ни в одной работе не приведен полный набор возможных родственных родов, поэтому представления о происхождении рода *Pica* остаются умозрительными.

Базальное положение восточной сороки *P. serica* на филогенетическом древе (рис. 2) подтверждает положение о происхождении рода *Pica* в Юго-Восточной Азии. Даль-

нейшее распространение восточной сороки по континенту связывают с голоценовыми центрами агрокультуры в Южном Китае и Месопотамии (Назаренко, 1982). Однако наши датировки относят события дивергенции основных линий к более раннему времени, 1 млн–200 тыс. лет назад (далее тыс. л. н.) (см. рис. 2). Есть основания полагать, что формирование сорок как рода связано с пастищными млекопитающими, которые предоставляли им пищу в виде эктопаразитов на их теле, насекомых и других мелких животных, выпугиваемых из травостоя при пастьбе; предполагался даже мутуализм с копытными (Londei, 2018). Длинный ступенчатый хвост сорок первоначально мог служить балансиром на спинах копытных и лишь вторично способствовать маневренному полету среди деревьев (Londei, 2018). Соответственно, сорока могла распространяться преимущественно по травянистым экосистемам и пастищам. С появлением и ростом населения сорока, благодаря своей высокой адаптивности, внедрилась в антропогенные ландшафты и населенные пункты и интенсивно в них размножилась. Сороки оседлы, но склонны к бродяжничеству и расселению путем случайных заносов на кораблях (hitchhiking), что описано ниже.

Филогения сорок

Несмотря на довольно короткий участок проанализированного митогенома, нами впервые получено филогенетическое древо с высоким разрешением всех основных ветвей, представляющих почти все таксоны рода *Pica* (см. рис. 2). Выявлена глубокая дивергенция между всеми основными линиями, в целом соответствующая современной таксономической схеме на уровне видов (рис. 2 и 3). Три основные ветви филогенетического дерева выглядят как политомия с глубокой дивергенцией. Эти ветви представлены: 1) линией восточной сороки *P. serica*, 2) линией

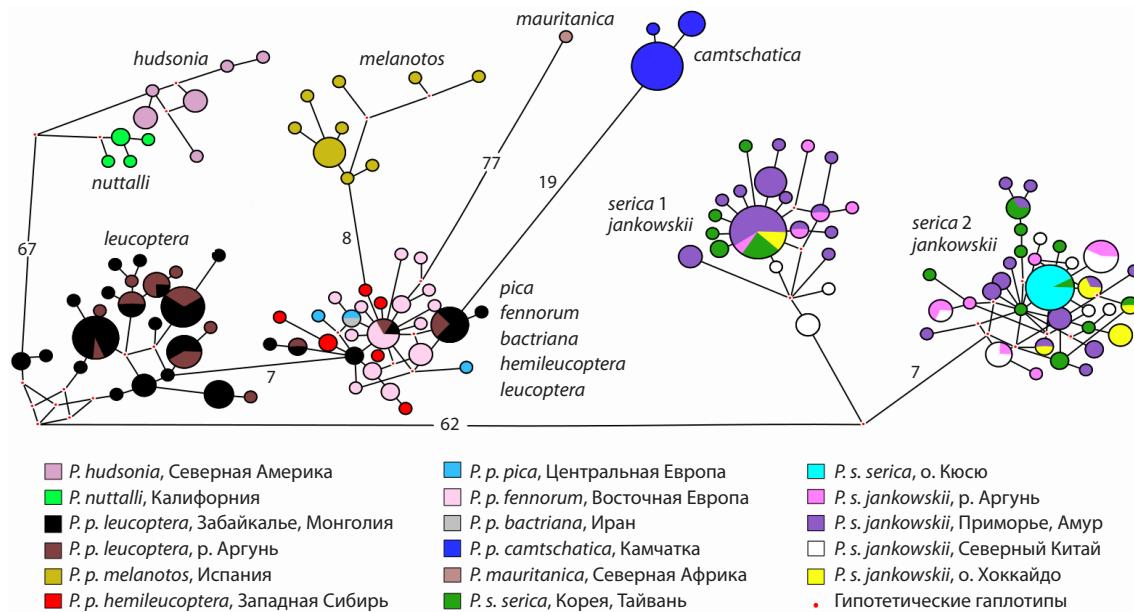


Рис. 3. Филогенетическая сеть гаплотипов, построенная на полному контролльному региону мтДНК сорок по методу Median Joining в программе Network.

Диаметр кругов соответствует количеству идентичных гаплотипов. Длина ветвей соответствует числу замен, которые показаны цифрами, когда они превышают 6.

Таблица 1. Параметры изменчивости, тесты нейтральности и время до ближайшего общего предка (tMRCA) для восьми гаплогрупп сорок рода *Pica*

Гаплогруппа/ таксон	N	S	k	$\pi \pm SD$, %	h	Hd $\pm SD$	D	Fs	R ₂	r	tMRCA, тыс. л.	
											по кривой BSP	по BEAST +Tracer (95 % HPD)
<i>melanotos</i>	14	19	4.088	0.312 \pm 0.081	9	0.835 \pm 0.101	-1.314	-2.046	0.081	0.024	54	113.0 (54–179)
<i>leucoptera</i>	61	28	4.861	0.371 \pm 0.019	23	0.920 \pm 0.017	-0.782	-6.871	0.081	0.047	66	118.2 (66–178)
<i>pica, fennorum</i> <i>bactriana,</i> <i>hemileucoptera,</i> <i>leucoptera</i>	49	34	3.301	0.252 \pm 0.019	28	0.955 \pm 0.017	-1.912*	-22.798***	0.043***	0.031	36	70.0 (36–111)
<i>serica 1</i>	49	26	2.592	0.198 \pm 0.027	21	0.864 \pm 0.042	-1.829*	-13.445***	0.044**	0.023	32	76.4 (32–132)
<i>serica 2</i>	70	30	2.694	0.207 \pm 0.016	30	0.942 \pm 0.017	-1.803*	-25.189***	0.042*	0.037	37	73.9 (37–116)
<i>camtschatica</i>	20	5	1.032	0.079 \pm 0.022	4	0.489 \pm 0.117	-0.820	0.063	0.120	0.284	6	35.7 (6–72)
<i>hudsonia</i>	10	9	3.067	0.236 \pm 0.000	6	0.867 \pm 0.085	-0.158	-0.763	0.162	0.085	29	75.0 (29–131)
<i>nuttalli</i>	5	4	1.600	0.123 \pm 0.000	4	0.900 \pm 0.161	-1.094	-1.405	0.187	0.150	6	34.2 (6–72)

Примечание. N – размер выборки; S – число полиморфных сайтов; k – среднее число попарных нуклеотидных различий; $\pi \pm SD$ – нуклеотидное разнообразие и его стандартное отклонение; h – число гаплотипов; Hd – гаплотипическое разнообразие и его стандартное отклонение. Тесты нейтральности: D – тест Tajima; Fs – тест Fu; R₂ – тест Ramos-Onsins & Rozas; их уровни значимости: * $p \leq 0.05$, ** $p \leq 0.01$, *** $p \leq 0.001$. r – raggedness-индекс, недостоверные значения которого ($p > 0.05$) показаны жирным шрифтом; tMRCA – время до ближайшего общего предка по кривой BSP и по таблице в программе Tracer, с 95 % доверительным интервалом, в тыс. лет.

P. pica с подвидами и близкородственными *P. hudsonia* и *P. nuttalli*, 3) линией северо-африканского вида *P. mauritanica*. Виды *P. mauritanica*, *P. hudsonia* и *P. nuttalli* и подвиды *P. p. camtschatica* и *P. p. melanotos* реципрокно монофилетичны. Вид *P. serica* монофилетичен, но содержит две линии: *serica 1* и *serica 2* (далее сокращенно *serica 1* и *serica 2*). Подвид *P. p. leucoptera* парафилетичен относительно других подвидов *P. pica*.

Наибольшие нуклеотидная изменчивость и число попарных различий обнаружены у линии *leucoptera*, наименьшие – у *camtschatica* (табл. 1). Гаплотипическая изменчивость у всех примерно одинакова, за исключением пониженной у *camtschatica*. Уровень замен между видами составляет от 4 до 77 нуклеотидов, или 1–6 % по p-дистанции, а между подвидами – от 0 до 19 замен, или до 2 % (см. рис. 3, табл. 2). Ближе всего друг к другу

P. hudsonia и *P. nuttalli*. Некоторые линии объединяют ряд таксонов (подвиды *P. p. pica*, *P. p. fennorum*, *P. p. bactriana*, *P. p. hemileucoptera* и *P. p. leucoptera*, далее они вместе обозначены «смешанной» линией), и наоборот, *P. serica* представлена двумя высокодостоверными кладами. Для расчета времени дивергенции мы взяли скорость мутирования в 0.025 замены на сайт за 1 млн лет, что близко к принятым ранее для птиц скоростям замен в контролльном регионе mtДНК (Freeland, Boag, 1999; Fok et al., 2002; Omland et al., 2006). Если принять эти калибровки, дивергенция основных линий сороки произошла в среднем плейстоцене, примерно 1.1 млн лет назад (далее млн л. н.) (см. рис. 2), что несколько моложе прежней оценки в 2.5–3.1 млн л. н. (Song et al., 2018). Наиболее близкие общие предки каждой из линий обитали в позднем плейстоцене, не ранее 70 тыс. л. н. (см. табл. 1).

Глубокая дивергенция юго-восточной линии *serica* от остальных обнаружена ранее по митохондриальным генам *16s rDNA*, *tRNA-Leu* и *ND1* (Lee S. et al., 2003), также по *cytB* (Kryukov et al., 2004) и позже подтверждена по CR mtДНК (Haring et al., 2007; Kryukov et al., 2017). Также ранее было выявлено сестринское положение камчатской линии *P. p. camtschatica* относительно номинативного подвида, но удаленное от линии восточной сороки *P. serica* (Lee S. et al., 2003). Показанная нами значительная дивергенция между ветвями *camtschatica* и общей ветвью *hudsonia* и *nuttalli* на древе и сети гаплотипов (см. рис. 2 и 3) противоречит предположению о происхождении американских сорок от камчатского подвида (Lee S. et al., 2003), хотя филогенетии в цитируемой работе этого и не показывают. Оба американских вида имеют общие корни с южносибирскими популяциями *P. p. leucoptera*, тогда как африканский *P. mauritanica* и пиренейский *P. p. melanotos* связаны скорее с европейско-сибирской группировкой (см. рис. 3). Взаимоотношения всех подвидов *P. pica* имеют низкое разрешение и выглядят на древе как политомия (см. рис. 2). Тем не менее, судя по сети гаплотипов и локализации подвидов, есть основания предполагать гаплогруппу *P. p. leucoptera* исходной для всех остальных подвидов.

Подвид *P. p. leucoptera* парафилетичен относительно группы подвидов *pica*, *fennorum*, *bactriana* и *hemileucoptera* (см. рис. 2 и 3). Парафилия на уровне видов широко встречается в филогениях по митохондриальным генам животных и создает противоречия в разграничении таксонов и несоответствия между генными и видовыми филогениями. Из 2319 обследованных видов птиц 23 % оказались парафилетичны или полифилетичны по mtДНК (Funk, Omland, 2003). Митохондриальная парафилия распространена у 44 % видов птиц Австралии (Joseph, Omland, 2009). При неправильной интерпретации парафилии можно прийти к ложным эволюционным построениям. Есть многочисленные примеры ошибочной таксономии, и поднятие подвидового статуса до видового может устраниТЬ парафилию. Так, поднятие ранга *Corvus corax clarionensis* до видового решает проблему парафилии у американских воронов (McKay, Zink, 2010). В ходе дивергенции от общего предка линии на генных деревьях под действием их стохастической сортировки проходят стадию полифилии, затем парафилии и наконец реципрокной монофилии (Avise, 2000). Поэтому частая при-

чина парафилии – неполная сортировка линий (*incomplete lineage sorting*) в результате недавнего видеообразования (Funk, Omland, 2003). Также причиной парафилии может стать интровергессивная гибридизация, древняя или современная, и отличить ее от неполной сортировки линий нельзя без анализа ядерных генов с привлечением теории коалесценции (Peters et al., 2007). У сорок наиболее вероятной причиной парафилии на подвидовом уровне служит неполная сортировка линий. Она подтверждается наблюдением, что на ранней стадии дивергенции общие гаплотипы находятся в основном в центре клады, а таксон-специфичные – на периферии (Omland et al., 2006). Именно это наблюдается у «смешанной» гаплогруппы на сети (см. рис. 3).

На построенных нами сетях гаплотипов присутствуют хорошо дифференцированные группы, каждая из которых соответствует одному или нескольким таксонам. На сети, построенной NeighborNet методом, ясно видны близкое родство *P. hudsonia* и *P. nuttalli* и сестринские отношения между подгруппами *serica* 1 и *serica* 2 (рис. S1). Остальные группы хорошо дифференцированы. *P. p. camtschatica* ближе всех к «смешанной» группе. Более детальную картину представляет сеть Median Joining, где межгрупповые дистанции достигают 77 замен (см. рис. 3). Звездообразная структура для «смешанной» линии обладает центром из трех гаплотипов. Эта линия наиболее разнородна относительно таксономии. Подвид *P. p. leucoptera* присутствует в двух гаплогруппах: «смешанной» и собственно *leucoptera*. В группе *serica* 1 центральный гаплотип обнаружен в четырех популяциях, а в группе *serica* 2 центр звезды образует гаплотип из Кореи. Группы *serica* 1 и *serica* 2 отличаются на 10 замен и более, или на 1.1 % по *p*-дистанции. В каждой из них отмечены представители одних и тех же популяций из обоих подвидов *P. s. serica* и *P. s. jankowskii*. Интересно отметить, что камчатский подвид связан со «смешанной» группой, а оба американских вида, *P. hudsonia* и *P. nuttalli*, ближе всего к сибирскому подвиду *P. p. leucoptera*. Таким образом, филогенетическое древо и сети гаплотипов взаимодополняют друг друга, позволяя судить о дивергенции линий и реконструировать происходящие эволюционные события.

Динамика численности популяций

Контурные диаграммы, построенные на основе байесова анализа митохондриальных гаплотипов, отражают динамику эффективного размера материнских популяций и время от ближайшего общего предка линии (tMRCA). Самое раннее время появления линии либо прохождения ею «бытывочного горлышка» отмечено для популяции *leucoptera* из Забайкалья и Монголии, самое позднее – для *nuttalli* и *camtschatica* (рис. 4). Эти две последние популяции вместе с *hudsonia* демонстрируют относительно постоянный размер популяций, тогда как все остальные претерпели рост численности (см. рис. 4). Из них рост только трех линий («смешанной» и обеих линий *serica*) поддержан достоверными результатами по трем тестам на нейтральность (см. табл. 1). По индексу *r* популяционный рост не исключается для большинства линий, кроме *melanotos* и линии *serica* 1. Графики попарных нуклеотидных различий (не приведены) показывают одиночные лево-

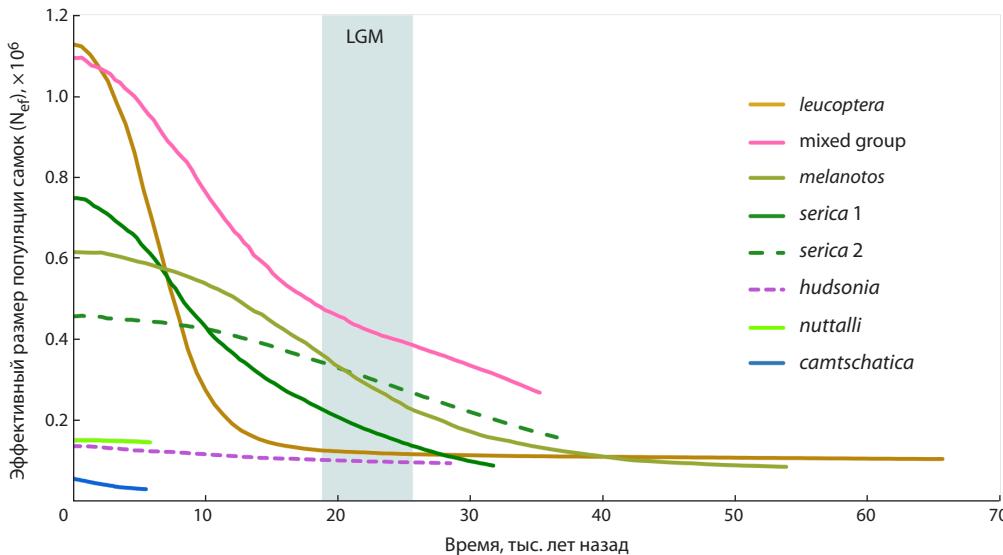


Рис. 4. Байесовы контурные диаграммы динамики эффективного размера популяций (BSP) для гаплогрупп, выделенных по контрольному региону мтДНК сорок.

Кривые показывают медианные значения, цветная заливка – период последнего ледникового максимума (LGM).

сторонние пики для всех популяций, кроме *melanotos*, что не противоречит гипотезам о популяционном росте.

Разнообразие картин контурных диаграмм динамики численности линий или популяций наводит на следующие заключения. Линия *leucoptera* выглядит сформированной раньше других, и ее наиболее быстрый рост модель предсказывает на период после LGM (см. рис. 4). «Смешанная» линия, обладающая звездообразной структурой на сети гаплотипов, также претерпела интенсивный рост, начавшийся ранее, чем у *leucoptera*, и происходивший одновременно с параллельным ростом линии *melanotos*. Эти три линии относятся к западной части ареала *P. pica*. На востоке Евразии из двух линий *P. serica* быстрееросла менее многочисленная линия *serica 1*, что соответствует звездообразной картине с высокой представленностью общего центрального гаплотипа (см. рис. 3) и более короткой кривой роста (см. рис. 4). Недавний рост «смешанной» линии и обеих линий *serica* подтверждается тремя тестами на нейтральность (см. табл. 1). Североамериканские сестринские виды *P. hudsonia* и *P. nuttalli* демонстрируют популяционную стабильность. *P. nuttalli*, обитающая на крайнем юге американской части ареала рода, отделилась от общего с *P. hudsonia* предка совсем недавно, о чем свидетельствует ее высокая гаплотипическая и низкая нуклеотидная изменчивость (см. табл. 1) в соответствии с принципом основателя. Короткое время жизни и низкие показатели гаплотипической и нуклеотидной изменчивости камчатского подвида *P. p. camtschatica* (см. рис. 4, табл. 1) могут означать, скорее, прохождение им «бутылочного горышка», чем влияние основателя. В целом картина динамики численности напоминает полученную ранее по аналогичным расчетам демографического роста восточно-китайской клады – после 100 тыс. л. н. (Zhang R. et al., 2012), а также роста восточно-азиатской линии после 60 тыс. л. н., евразийской после 40 тыс. л. н. и американской после 20 тыс. л. н. (Song et al., 2018).

Филогеография птиц, и в частности сорок

Филогеографическая структура вида проявляется, прежде всего, в наличии генетических клад (групп гаплотипов), распространенных аллопатрически или парапатрически и выявляемых в основном по данным мтДНК. Так, в Западной Палеарктике отмечено 14 видов птиц с четким различием между географическими линиями внутри видов (Párrau, Wink, 2021). Это в основном оседлые виды. Три аллопатрические гаплогруппы, соответствующие подвидам, обнаружены у зеленого дятла *Picus viridis* (Pons et al., 2011), две – у среднего пестрого дятла *Dendrocopos medius*, с несколькими исходными рефугиумами при LGM для каждой группы (Kamp et al., 2019), три – у певочки-таловки *Phylloscopus borealis* (Saitoh et al., 2010), три – у черногорлого ополовника *Aegithalos concinnus* в Восточном Китае (Dai et al., 2011), три линии и соответствующие морфотипы – у стеллеровой сойки *Cyanocitta stelleri* (Cicero et al., 2022). Наличие трех хорошо поддержанных гаплогрупп, произошедших из трех южноевропейских плейстоценовых рефугиумов, показано для неясыти *Strix aluco* (Brito, 2005). У большой синицы *Parus major* обнаружено пять монофилетических групп с глубокой дивергенцией в раннем–среднем плейстоцене и с экспанссией перед LGM (Zhao et al., 2012). Оляпка *Cinclus cinclus* сформировала сложную структуру с пятью линиями, произошедшими от двух основных рефугиумов – итальянского и балкано-карпатского, изолированных во время межледниковых (Hourlay et al., 2008). В ряде случаев наличие подобных дивергировавших клад, часто поддерживаемое дивергенцией и по другим признакам, привело к предложениям о присвоении им видового ранга, как для подвидов жаворонка *Eremophila alpestris* (Drovetski et al., 2014), крапивника *Troglodytes troglodytes* (Toews, Irwin, 2008), длиннохвостого снегиря *Carpodacus sibiricus* (Liu et al., 2020) и таловки *Phylloscopus borealis* (Alström et al., 2011). Есть и противоположные примеры сведения в один

вид, например трех видов горных выорков рода *Leucosticte* (Drovetski et al., 2009).

Однако чаще встречается отсутствие четкой генетической структурированности ареалов. Так, 90 % от 145 проанализированных видов птиц западной Палеарктики обладают высокой степенью панмиксии (46 видов) либо слабой дифференциацией по ареалу (85 видов) (Pârâu, Wink, 2021). Это объясняется перемешиванием популяций как при их отступлении от ледников в южные рефугиумы, так и при послеледниковой экспансии. Перекрывание ареалов гаплогрупп известно для овсянки *Emberiza schoeniclus* (Zink et al., 2008), чечевицы *Carpodacus erythrinus* (Pavlova et al., 2005) и бородача *Gypaetus barbatus* (Godoy et al., 2004). У комплекса ополовников *Aegithalos caudatus* выявлено четыре группы, из них две в Южном Китае аллопатричны, а другие две группы, широко распространенные по северной Палеарктике, перекрываются (Song et al., 2016). Из четырех четких клад у трясогузки *Motacilla alba* три (N, SE и SW) частично перекрываются (Li X. et al., 2016). У горлицы *Streptopelia turtur* популяционно-генетической структуры не обнаружено, и три наиболее общих гаплотипа отмечены у представителей всех европейских популяций, от Греции до Испании и Великобритании (Calderon et al., 2016). Эти гаплотипы различаются между собой на 2–6 замен, что много меньше различий между перекрывающимися группами *serica* 1 и 2 (16 замен между центрами групп на сети, см. рис. 3). Нестрогая филогеографическая структура обнаружена в комплексе чеканов *Saxicola torquata* с тремя далеко дивергировавшими кладами в Палеарктике, которые местами перекрываются (Zink et al., 2009). У кустарницы *Leucodioptron canorum* три клады частично перекрываются в Восточном Китае, и интенсивный поток генов между потомками разных рефугиумов поддерживает высокий эффективный размер популяции (Li S.H. et al., 2009). Аналогично у суторы *Paradoxornis webbianus* две линии частично перекрываются в результате недавнего потока генов (Qu et al., 2012). У ворона *Corvus corax* две гаплогруппы с 4 % уровнем дивергенции перекрываются на западе США в результате вторичного контакта и свободно скрещиваются (Webb et al., 2011).

К видам с широким потоком генов принадлежат удод *Upupa epops* в Европе (Wang et al., 2017), пухляк *Parus montanus* (Kvist et al., 2001; Pavlova et al., 2006) и перевозчик *Actitis hypoleucus* (Zink et al., 2008). У большого пестрого дятла *Dendrocopos major* отмечена панмиксия по всему центру Палеарктики (Perktas, Quintero, 2013), а у болотной камышевки *Acrocephalus palustris* – по Европе (Arbabi et al., 2014). В большинстве приведенных примеров имело место «бутылочное горлышко» или экспансия из единого рефугиума. Генетическая близость ряда западных подвидов сороки, за исключением подвида Иберии, может объясняться таким современным потоком генов между ними (см. рис. 2 и 3, рис. S1).

Важный филогеографический разрыв в ареале сороки обнаружен в Южной Сибири (Kryukov et al., 2004), что привело к необходимости выделения из прежде единого вида *P. pica sensu lato* вида восточная сорока *P. serica*. Подобный разрыв между западными и восточными родственными таксонами часто наблюдается у видов с широ-

кими палеарктическими ареалами и проявляется в четкой дивергенции по маркерам mtДНК. К таким примерам относятся: голубая сорока *Cyanopica cyanus* (Fok et al., 2002; Kryukov et al., 2004), грач *Corvus frugilegus* (Haring et al., 2007, Salinas et al., 2021), горихвостка *Ficedula parva* и жаворонок *Alauda arvensis* (Zink et al., 2008), а также узкочерепная полевка *Microtus gregalis* (Abramson et al., 2006), сибирский углозуб *Salamandrella keyserlingii* (Берман и др., 2005) и паук *Argiope bruennichi* (Krehenwinkel et al., 2016). При этом локализация разрывов у разных видов совпадает редко. У крапивника *Nannus troglodytes* обнаружена сложная структура с делением на западную кладу (Европа, Кавказ) и восточную (Центральная, Восточная Азия и Сино-Гималаи) (Albrecht et al., 2020). У чечевицы *Carpodacus erythrinus* выделяется клада северо-востока Евразии (Hung et al., 2013). У черной и серой ворон *Corvus corone* – *C. cornix* разрывы по mtДНК не совпадают с таксономическим подразделением (Крюков, Сузuki, 2000; Haring et al., 2007). В других случаях разделение на подвиды соответствует филогеографическим разрывам. Так, у черного коршуна *Milvus migrans* найдены дивергировавшие по mtДНК западная и восточная клады, соответствующие двум подвидам с широкой зоной интеграции в Сибири (Andreyenkova et al., 2021). В то же время у других широкоареальных видов таких разрывов нет, что может свидетельствовать об их молодости и/или потоке генов.

История формирования ареалов сорок

Формирование ареала рода *Pica* на протяжении огромного трансголарктического ареала претерпело много стадий, и реконструировать их полностью невозможно. Отметим лишь некоторые ключевые моменты. Основным путем видеообразования сорок можно считать викарирование по причине фрагментации обширных ареалов, образовавшихся путем расселения, и локальные адаптации. Краевые популяции могли диверсифицировать из краевых изолятов путем перипатрической модели, как разновидности географического видеообразования (Майр, 1968). Это подробно обосновано для узкоареального эндемика *P. nuttalli* в работе по полным митогеномам (Kryukov et al., 2024). Этот же путь был возможен для *P. mauritanica*, *P. bottanensis* и *P. p. camtschatica*. Аравийская сорока *P. asirensis*, представляющая собой удаленный изолят, остается самой малоизученной формой и генетически обследована лишь недавно (Song et al., 2018). Филогении по двум митохондриальным генам показали ее сестринские отношения с цинхай-тибетским видом *P. bottanensis*, что позволяет предположить распространение сороки по полосе степей и полупустынь от Восточной Азии до Аравии и далее до Северной Африки одной или несколькими волнами при циклических изменениях климата. При этом могла происходить фрагментация ареала с образованием реликтовых изолятов в виде популяций аравийской и магрибской сорок – одних из древнейших линий, судя по реконструкциям митохондриальных филогений (Song et al., 2018). Маловероятно, что сорока успела пройти из Северной Африки на Пиренейский полуостров, поскольку Гибралтарский пролив полностью разделил их еще к началу плиоцена, 5 млн л. н. (Krijgsman, 2002). Это подтверж-

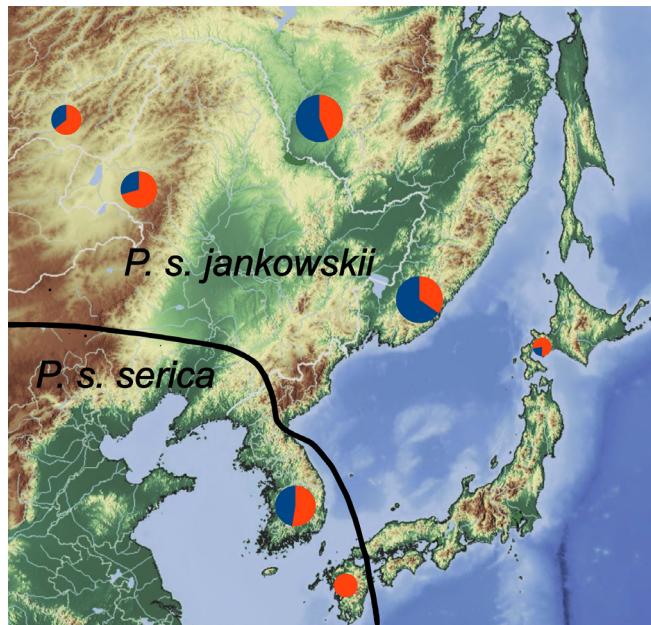


Рис. 5. Генотипический состав популяций восточной сороки *P. serica*. Доля представителей гаплогруппы *serica* 1 показана синим цветом, *serica* 2 – красным.

дается приведенными генетическими данными о глубокой дивергенции магрибской сороки от мавританской сороки и других европейских форм, и первая выглядит как тупиковая ветвь. Сценарий с малыми удаленными друг от друга изолятами предполагает вымирание каких-то промежуточных линий.

Выше показано, что базальное положение на древе занимает восточная сорока *P. serica*, которая разошлась с остальными линиями в среднем плейстоцене (см. рис. 2). Наличие двух дивергировавших гаплогрупп в пределах *P. serica* (с р-дистанцией 1.1 %) оказалось неожиданным (см. рис. 2 и 3). Подвиды *P. s. serica* и *P. s. jankowskii* разграничены географически и сходны по окраске, но имеют стойкие различия по размерам и пропорциям (Редькин и др., 2021). Важно отметить, что совместное присутствие носителей обеих гаплогрупп – *serica* 1 и *serica* 2 (за исключением популяции о. Кюсю) – обнаружено в популяциях по всему ареалу вида: от долины р. Аргунь в Забайкалье на западе ареала до Кореи и Хоккайдо на востоке (рис. 5). Соотношение обеих гаплогрупп в разных популяциях различается, но недостоверно.

Практически такую же симпатрическую картину описали для сорокопута-жулана *Lanius collurio*, где две четко дивергировавшие гаплогруппы (с дистанцией 2.8 %) обнаружены в популяциях по всей Европе (Pârâu et al., 2019). Еще один пример касается горихвостки *Phoenicurus phoenicurus*, у которой две дивергировавшие на 5.1 % гаплогруппы симпатричны по всей Западной Европе (Hogner et al., 2012). В обоих случаях наиболее вероятным объяснением этого редкого феномена могут быть последствия периодически повторяющихся ледниковых циклов на протяжении плейстоцена. При похолоданиях популяции отступали на юг и смешивались в рефугиумах, например в Иберии и на Балканах, а при потеплениях рас-

пространялись на север с очередным перемешиванием. У дроздовидной камышевки *Acrocephalus arundinaceus* в Европе найдено две митохондриальных клады с большим перекрыванием их ареалов и дивергировавших 65–87 тыс. л. н. (Hansson et al., 2008). Показано, что они сформировались независимо из двух рефугиумов на юге Европы и на Ближнем Востоке, причем первая экспансия привела к заселению всего ареала, а более поздняя вторая заняла только центральную его часть. Эти клады не изолированы репродуктивно, что подтверждает гипотезу о постледниковой экспансии как причине видообразования (тогда как времени изоляции в рефугиумах оказалось недостаточно для выработки изоляции). Сходным образом у щурки *Merops apiaster* каждая из двух звездообразных гаплогрупп, различающихся всего одной заменой, объединяет гаплотипы популяций от юга Африки до Западной Европы и Китая, иллюстрируя панмиксию в результате смешения гаплотипов как после рефугиумов, так и сейчас (Moura et al., 2019). Другие примеры приведены выше в разделе Филогеография.

Возникновение и формирование гаплогрупп *serica* 1 и 2 в исследованной нами части ареала в Азии также можно предполагать в двух рефугиумах, о чем говорят поздне-плейстоценовые датировки времени их дивергенции и tMRCA (см. рис. 2, табл. 1). Южная часть ареала *P. serica* нами не обследована, но в Восточном Китае не обнаружено генетической структуры по двум ядерным генам, что предполагает распространение из единого рефугиума и наличие потока генов между популяциями (Zhang R. et al., 2012). Звездообразные структуры на сети и тесты нейтральности для обеих гаплогрупп *serica* 1 и *serica* 2 не противоречат предположению о росте численности, который начался еще до LGM (см. рис. 3 и 4, табл. 1). Аналогично у синицы *Parus major* широкая экспансия клады Восточной Азии началась ~50 тыс. л. н., и LGM на нее не повлиял (Song et al., 2020).

В целом регион умеренной Восточной Азии мог включать множество больших и малых рефугиумов, не обязательно совпадающих у разных видов, в отличие от ситуации в Европе, где основные рефугиумы были в Пиренеях, Апеннинах и на Балканах (Hewitt, 1996; Fu, Wen, 2023). Ряд видов дальневосточных позвоночных имеют глубокую дивергенцию между гаплогруппами Корейского полуострова, с одной стороны, и северо-востока Китая и Приморья, с другой. Такая картина обнаружена у сибирского бурундука *Tamias sibiricus* с уровнем дивергенции групп 11 % (Lee M.Y. et al., 2008), лесной мыши *Apodemus peninsulae* (Serizawa et al., 2002; Kim H.R., Park, 2015; Chelomina et al., 2024), полевой мыши *Apodemus agrarius* (Sakka et al., 2010), квакши группы *Hyla japonica* (Dufresnes et al., 2016), жабы *Bufo gargarizans* (Borzée et al., 2017) и отчасти у снотовидной собаки *Nyctereutes procyonoides* с экспансией после LGM (Kim S.-I. et al., 2013). У лягушки *Pelophylax nigromaculata* отмечены две линии с уровнем дивергенции 7.7 %, сформированные в рефугиумах в Восточном Китае и Корее (Zhang H. et al., 2008). Для некоторых видов предполагается несколько рефугиумов, например, для куропатки *Bambusicola thoracica* (Huang et al., 2010). Осцилляции климата проходили без сплошного оледенения, и средняя температура

Таблица 2. Число попарных нуклеотидных замен на сайт (D_{xy}) и p -дистанции между гаплогруппами (в %)

Гаплогруппа	1	2	3	4	5	6	7	8
1. <i>leucoptera</i> , $n = 62$		0.997	1.494	1.977	4.990	4.471	4.859	4.829
2. Смешанная группа, $n = 49$	0.998		0.986	1.618	4.708	4.631	5.060	5.040
3. <i>melanotos</i> , $n = 14$	1.499	0.987		1.814	4.486	4.492	4.902	5.096
4. <i>camtschatica</i> , $n = 20$	1.976	1.616	1.815		5.373	5.274	5.770	5.720
5. <i>hudsonia</i> , $n = 10$	4.491	4.499	4.290	5.123		0.921	5.894	6.309
6. <i>nuttalli</i> , $n = 5$	4.276	4.275	4.295	5.030	0.919		5.635	6.014
7. <i>serica</i> 1, $n = 49$	4.665	4.850	4.706	5.524	5.526	5.286		1.081
8. <i>serica</i> 2, $n = 70$	4.701	4.892	4.953	5.532	6.051	5.779	1.081	

Примечание. Среднее число попарных нуклеотидных замен на сайт между гаплогруппами (D_{xy}) – над диагональю, некорректированные p -дистанции – под диагональю.

понижалась на Корейском полуострове в LGM всего на 5–6 °C (Yi, Kim, 2010). Многие виды пережили LGM на месте и после него расселялись на север, но не только (Fu, Wen, 2023).

Гипотеза о существовании рефугиумов у сорок, и именно двух рефугиумов, легко объясняет наличие двух достаточно глубоко генетически дивергировавших гаплогрупп: *serica* 1 и *serica* 2. Один из рефугиумов мог находиться на Корейском полуострове – самом известном для Восточной Азии, поскольку центральный гаплотип группы *serica* 2 на сети (см. рис. 3) происходит именно оттуда. Исходная популяция для другой группы – *serica* 1 – сформировалась позже иросла быстрее (см. рис. 4). Ее центральный гаплотип широко распространен от Забайкалья до Хоккайдо, и она менее дивергировала от не найденного предкового для обеих групп гаплотипа. Этот рефугиум мог быть расположен в Приморье или Маньчжурии, по аналогии с описанными выше для других видов. Дивергенция двух гаплогрупп *serica* (1.1 %, см. табл. 2) ниже, чем в приведенных выше примерах, и произошла, вероятнее всего, во время непродолжительной изоляции в рефугиумах, недостаточной для формирования репродуктивной изоляции, которая воспрепятствовала бы слиянию дочерних популяций при вторичном контакте. После слияния обе группы продолжали интенсивно расширяться без сортировки линий. В Северо-Восточном Китае и Корее самым интенсивным холодным периодом был не LGM, как в Европе и Америке, а период Дали с началом 54–44 тыс. л. н. (Li J.J. et al., 2004; Zhang H. et al., 2008), когда могли образоваться рефугиумы. Это близко к нашей оценке предполагаемой постследниковой экспансии группы *serica* 2 из Кореи (37 тыс. л. н.) и несколько более поздней, но более интенсивной экспансии группы *serica* 1 из Северо-Восточного Китая или Приморья (32 тыс. л. н.) (см. табл. 1, рис. 4). Альтернативная гипотеза, предполагающая независимое мутирование и параллельную эволюцию с формированием в нескольких популяциях одних и тех же двух гаплогрупп, крайне маловероятна. Такой симпатрический путь можно было бы обсуждать при условии развития экологических адаптаций, но сорок относятся к эврибионтам и разобщение их по экологическим нишам представить невозможно.

Входящая в группу *serica* 2 единственная гомогенная популяция о. Кюсю произошла всего от нескольких переселенных из Кореи особей-основателей, среди которых случайно могло не оказаться представителей другой гаплогруппы (см. рис. 3). А еще более поздняя, современная экспансия на запад по долине Амура и на Хоккайдо идет из общей популяции, несущей обе гаплогруппы. Итак, формирование современной структуры в пределах ареала *P. serica* предполагает викариантную дивергенцию в рефугиумах с последующей экспансией и перемешиванием популяций ввиду непрекращающегося потока генов между представителями обеих гаплогрупп, при незавершенной сортировке линий.

Сороки относятся к оседлым птицам, но склонны к кочевничеству. Первоначальная диверсификация предковой линии произошла более 1 млн л. н. (см. рис. 2), возможно, в процессе расселения. Экспансия из исходного ареала в Юго-Восточной Азии могла проходить двумя путями – южным, южнее пустынь и гор Центральной Азии, оставившим по пути реликтовые популяции аравийской и магрибской сорок, и северным, к югу Сибири и далее на запад. Современные популяции формировались много позднее, в позднем плейстоцене. В Южной Сибири в последнем межледниковье после ~126 тыс. л. н. леса замещались степями, а лесостепные ландшафты и редколесья сохранялись даже при максимуме оледенения (Назаренко, 1982; Granoszewski et al., 2005; Allen et al., 2010). Достаточно развитая травянистая растительность могла обеспечить выживание копытных, таких как сайгаки, что способствовало распространению сорок. Частичная сортировка линий в ходе расселения сорок на север могла привести к формированию двух исходных гаплогрупп с дивергенцией 1 % (см. табл. 2). Одна из групп (*leucoptera*) сформировалась около 66 тыс. л. н., в течение холодного периода Marine Isotope Stage (MIS) 4 (71–57 тыс. л. н.), и накопила значительную нуклеотидную и гаплотипическую изменчивость (см. табл. 1), сохранив низкую стабильную численность вплоть до быстрого роста после LGM (см. рис. 4), когда она расселилась по югу Сибири. Потомки этой же линии, видимо, мигрировали на Аляску через Берингийскую сушу и дали начало двум американским видам – *P. hudsonia* и *P. nuttalli*. Другая

(«смешанная») линия могла сформироваться позже, около 36 тыс. л. н., в относительно теплом периоде MIS 3 (см. рис. 4) в Алтае-Саянском рефугиуме (Pavelková Řičánková et al., 2014), именуемом центром расселения (de Lattin, 1957), либо в Хэнтэйском субцентре (Назаренко, 1982) при малой численности или после «бутылочного горлышка», судя по звездообразной картине на сети (см. рис. 3), и позже претерпела более интенсивный рост, чем сестринская (см. рис. 4). При продвижении на запад она дала начало серии подвидов от *P. p. hemileucoptera* вплоть до номинативного *P. p. pica* (см. рис. 1) без сортировки линий, что привело к парафилии у *P. p. leucopetra* (см. рис. 2 и 3). В этом ряду «изоляция расстоянием» проявляется в клинальной изменчивости по размерам и окраске (Cramp, Perrins, 1994), но генетическая близость данных подвидов *P. pica* по мтДНК несомненна (см. рис. 3, табл. 2), а поток генов, очевидно, не мешали такие преграды, как Урал. *P. p. melanotos* произошла от этой же линии, но дивергировала за Пиренеями, как показано ниже. Эта же линия дала начало камчатскому подвиду гораздо позже и независимо от формирования американских видов.

Формирование популяций островов и полуостровов

Единственная из обследованных популяций, обладающая одним гаплотипом, обитает на о. Кюсю. Известно, что она произошла от ограниченного числа особей, завезенных с Корейского полуострова примерно 400 лет назад (Eguchi, Kubo, 1992). Вероятно, случайно среди немногих основателей этой популяции не оказалось представителей гаплогруппы *serica* 1. Популяция долгое время охранялась и занимала очень локальный ареал, и лишь в последние 40 лет стала распространяться на север острова (Eguchi, 2016). Крайняя генетическая гомогенность иллюстрирует принцип основателя. Ее происхождение подтверждается наличием гаплотипа из Кореи, общего с гаплотипом всех птиц из Кюсю (см. рис. 3), а также результатами анализа по шести микросателлитным локусам (Mori et al., 2014).

В этой же работе доказано происхождение другой островной популяции – о. Хоккайдо – из Приморья или Кореи, а не с Кюсю. По аллельному составу наиболее близки популяции Хоккайдо и Приморья. Митотипы образцов с Хоккайдо столь же высоко изменчивы, как и в предположительно родительской приморской популяции, и тоже представлены в двух митогруппах (см. рис. 3). Это свидетельствует о большом числе основателей популяции Хоккайдо. В портовых городах юга-западного Хоккайдо первые пары сорок были обнаружены на гнездовье только в 1993 г. (Horimoto, 2004), а сейчас популяция насчитывает уже более 200 пар (О. Hasegawa, перс. сообщ.). Причем на соседних островах Сахалин и Хонсю сорока не гнездится. Крылья сороки не приспособлены к далекому перелету через море. Наиболее вероятный путь ее появления на Хоккайдо – случайная инвазия на лесовозных и других кораблях в 1980–1990-х годах, когда грузовой трафик между Приморьем и Хоккайдо был велик. Привлекательность кораблей в портах для ночевок сорок следует из наблюдений орнитологов (Kryukov et al., 2017). Тем же способом, по-видимому, появляются сороки в Австралии

(GWA, 2017), на о. Маврикий (Reinegger, Bhanda, 2024) и на востоке США (Ebels, 2003); широко расселяются домовые вороны *Corvus splendens* (Ryall, 2016) и другие птицы.

Популяция сорок Камчатки имеет общих предков с западными формами и произошла, видимо, за счет миграции из Сибири, но не с юга от *P. serica*. Возможно, Камчатка была заселена сорокой еще в плейстоцене. На протяжении значительной части последнего ледникового периода не менее 40 % поверхности полуострова были покрыты льдом (Камчатка..., 1974), поэтому сорока могла пережить самый суровый период позднеплейстоценового похолодания в рефугиумах древесно-кустарниковой растительности Центральной Камчатской депрессии. После ледникового расселение на север и за пределы Камчатки могло быть частично связано с появлением поселений человека и оленеводства. Сорока до сих пор еще слабо проникла в антропогенный ландшафт Камчатки и в городах заселяет лишь парки. Предельно низкая нуклеотидная изменчивость и низкое гаплотипическое разнообразие *P. p. camtschatica* (см. табл. 1) и короткая кривая контурной диаграммы (см. рис. 4) указывают на прохождение ею жесткого «бутылочного горлышка» в недавнем прошлом.

Пиренейский полуостров относится к известным европейским плейстоценовым рефугиумам, наряду с Апеннинами и Балканами (Hewitt, 1996). Вероятно, сорока в Иберии появилась с севера, но в периоды наступающих оледенений оказывалась изолированной за Пиренейским хребтом в рефугиуме и дивергировала там. Сороки заселили почти весь полуостров, и отмечен недавний рост численности, что соответствует нашим построениям (см. рис. 4). Гаплотипическая изменчивость *P. p. melanotos* не ниже, чем у остальных широко распространенных линий (см. табл. 1), что дает основание предположить наличие в прошлом не одного, а нескольких рефугиумов, согласно концепции “refugia within refugia” (Gómez, Lunt, 2007; Abellán, Svenning, 2014). Генетические свидетельства наличия нескольких рефугиумов в пределах общего иберийского описаны для куропатки *Alectoris rufa* (Ferrero et al., 2011), ящерицы *Lacerta lepida* (Miraldo et al., 2011), ряда рыб, амфибий и пр. (Gómez, Lunt, 2007), причем не менее чем в семи случаях рефугиальные области для разных видов совпадают (Hewitt, 2011). Общих гаплотипов *P. p. melanotos* с номинативным подвидом мы не обнаружили, поэтому нет свидетельств о потоке генов за пределы полуострова. Тем не менее исключить этого нельзя, поскольку мы не располагали образцами из Пиренеев, но оттуда описаны промежуточные по фенотипам экземпляры *melanotos* × *pica* (Martínez, 2016). Для Пиренейских гор отмечены контакты ареалов ряда видов животных и растений (Hewitt, 2011; Poschel et al., 2018; Pons et al., 2019), что позволяет отнести этот хребет к «шовным» гибридным зонам (suture-zone) (Remington, 1968). В отличие от сороки, иберийская популяция грача послужила источником популяций к северу, но, по анализам мтДНК и микросателлитов, она сохраняет свою генетическую специфику (Salinas et al., 2021). По-видимому, Пиренеи служат причиной внутривидового разрыва только для оседлых видов птиц (Neto et al., 2012), а также для ряда малоподвижных амфибий и рептилий.

Заключение

Род сорок *Pica* представляет большой интерес для филогеографического исследования благодаря широкому голарктическому распространению и высокому фенотипическому разнообразию. Генетическая изменчивость сорок изучена недостаточно, почти нет данных по ядерным генам. Вместе с тем использование высокоизменчивого некодирующего контрольного региона мтДНК подтвердило его эффективность для популяционно-генетического анализа. Показаны значительные филогеографические разрывы всех основных генетических линий сороки, не всегда соответствующие современной таксономической схеме. При этом степень изоляции и дивергенции между отдельными линиями широко варьирует – от строгой изоляции при аллопатрии (все виды рода, кроме одной пары) до вторичных контактов с ограниченным потоком генов и отбором против гибридизации (*P. pica* × *P. serica*) и полного успешного перемешивания после предполагаемой дивергенции в рефугиумах (*serica* 1 × *serica* 2). Интересно, что строгость репродуктивной изоляции слабо коррелирует с уровнем генетической дивергенции по мтДНК. Так, далеко дивергировавшие *P. pica* и *P. serica* относительно успешно скрещиваются, и наоборот, близкие по мтДНК парапатрические виды *P. hudsonia* и *P. nuttalli* репродуктивно изолированы.

Видообразование сорок шло преимущественно по аллопатрическому пути за счет расселения с последующей изоляцией (викарированием), в том числе отделением краевых изолятов (перипатрическое видообразование). Для объяснения внутривидовой генной парадигмы у белокрылой сороки *P. p. leucoptera* предложена гипотеза, сочетающая частичную сортировку линий с дивергенцией в рефугиуме и современным потоком генов между западными подвидами. Наличие двух различающихся генетически симпатрических гаплогрупп у восточной сороки *P. serica* аналогично объясняется гипотезой о дивергенции в рефугиумах с последующей взаимной интрогрессией и современной экспансией. О незавершенности видообразования говорит ситуация в Забайкалье и Монголии, где неполная репродуктивная изоляция видов *P. pica* – *P. serica* ведет к ограниченной асимметричной интрогрессии по ядерным генам. Состав молодых популяций островов Кюсю и Хоккайдо отражает генофонды родительских популяций по принципу основателя, а пережившая оледенение популяция Камчатки, по-видимому, прошла «бутылочное горлышко». Так, помимо исторических процессов, современная динамика видовых ареалов формирует филогеографическую структуру видов. Обо всех этих явлениях можно судить по традиционному анализу контрольного участка мтДНК. В целом мы имеем дело с едва ли не уникальным по разнообразию набором микроэволюционных процессов и их результатов в пределах широко распространенного банального таксона – обыкновенная сорока.

Список литературы / References

Абрамсон Н.И. Филогеография: итоги, проблемы, перспективы. Информационный вестник ВОГиС. 2007;11(2):307-331
[Abrams N.I. Phylogeography: results, issues and perspectives. Informatiionnyy Vestnik VOGiS. 2007;11(2):307-331 (in Russian)]

Банникова А.А. Молекулярные маркеры и современная филогенетика млекопитающих. Журнал общей биологии. 2004;65(4): 278-305

[Bannikova A.A. Molecular markers and modern phylogenetics of mammals. Zhurnal Obshchei Biologii = Journal of General Biology. 2004;65(4):278-305 (in Russian)]

Берман Д.И., Деренко М.В., Малярчук Б.А., Гржибовский Т., Крюков А.П., Мишицкая-Шливка Д. Генетический полиморфизм сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii*, Amphibia, Caudata) и криптический вид углозуба *S. schrenckii* из Приморья. Доклады Академии наук. 2005;403(3):427-429

[Berman D.I., Derenko M.V., Malyarchuk B.A., Grzybowski T., Kryukov A.P., Mischick-Sliwka D. Genetic polymorphism of Siberian newt (*Salamandrella keyserlingii*, Caudata, Amphibia) in its range and the cryptic species of the newt *S. schrenckii* from Primorie. Doklady Biological Sciences. 2005;403(1-6):275-278. doi 10.1007/s10630-005-0110-1]

Горошко О.А., Крюков А.П., Лю Сонтао, Доу Хуашань, Базыр-оол Б.К. О распространении, подвидовой принадлежности и таксономическом статусе сорок (*Pica pica*) в бассейне реки Хайлар-Аргунь (северо-восточный Китай и Забайкалье, Россия). Байкальский зоологический журнал. 2018;2(23):38-45

[Goroshko O.A., Kryukov A.P., Liu Songtao, Dou Huashan, Bazyr-ool B.K. On distribution, subspecies and taxonomic rank of the magpie (*Pica pica*) in the Hailar-Argun' river basin (North-East China and Transbaikalia, Russia). Baikal'skiy Zoologicheskiy Zhurnal = Baikal Zoological Journal. 2018;2(23):38-45 (in Russian)]

Камчатка, Курильские и Командорские острова. История развития рельефа Сибири и Дальнего Востока. М.: Наука, 1974

[Kamchatka, Kurils and Komandor Islands. History of landscape development in Siberia and Far East. Moscow: Nauka Publ., 1974 (in Russian)]

Крюков А.П., Горошко О.А. Успешность размножения межвидовых гибридов: пониженная плодовитость в гибридогенной популяции сорок (*Pica pica* × *Pica serica*, Aves). Журнал общей биологии. 2024;85(4):332-342. doi 10.31857/S0044459624040054

[Kryukov A.P., Goroshko O.A. Breeding success of interspecies hybrids: reduced fertility in a hybrid magpie population (*Pica pica* × *Pica serica*, Aves). Biol Bull Rev. 2025;15(3):377-384. doi 10.1134/S2079086425700057]

Крюков А.П., Сузуки Х. Филогеография черной, серой и большеклювой ворон (Aves, Corvidae) по данным частичного секвенирования гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК. Генетика. 2000;36(8):1111-1118

[Kryukov A.P., Suzuki H. Phylogeography of carrion, hooded and jungle crows (Aves, Corvidae) inferred from partial sequencing of the mitochondrial Cytochrome *b* gene. Russian Journal of Genetics. 2000;36(8):922-929]

Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968
[Mayr E. Animal Species and Evolution. Cambridge, MA, USA: Belknap Press, 1963]

Назаренко А.А. О фаунистических циклах (вымирание-расселение-вымирание...) на примере дендрофильной орнитофауны Восточной Палеарктики. Журнал общей биологии. 1982;43(6): 823-835

[Nazarenko A.A. On faunistic cycles (extinction-expansion-extinction...) with special reference to the East Palearctic dendrophilous avifauna. Zhurnal Obshchei Biologii = Journal of General Biology. 1982;43(6):823-835 (in Russian)]

Редькин Я.А., Архипов В.Ю., Жигир Д.Р. К вопросу о подвидовой систематике и номенклатуре дальневосточных подвидов сороки *Pica pica* Linnaeus, 1758 группы "serica". Русский орнитологический журнал. 2021;30(2053):1535-1544

[Red'kin Y.A., Arkhipov V.Yu., Zhigir D.R. On subspecies taxonomy and nomenclature of Far Eastern subspecies of magpie *Pica pica* Linnaeus, 1758 of the group "serica". Russian Journal of Ornithology. 2021;30(2053):1535-1544 (in Russian)]

- Рустамов А.К. Семейство вороновые. В: Птицы Советского Союза. Т. 5. М.: Сов. наука, 1954;13-105 [Rustamov A.K. Family Corvidae. In: Birds of the Soviet Union, Vol. 5. Moscow: Sovetskaya Nauka Publ., 1954;13-104 (in Russian)]
- Холодова М.В. Сравнительная филогеография: молекулярные методы, экологическое осмысление. *Молекулярная биология*. 2009; 43(5):910-917 [Kholodova M.V. Comparative phylogeography: molecular methods, ecological interpretation. *Mol Biol.* 2009;43(5):847-854. doi 10.1134/S002689330905015X]
- Штегман Б.К. Вороновые птицы. Л.: Изд-во АН СССР, 1932 [Stegmann B.K. Corvid Birds. Leningrad: USSR Acad. Sci. Publ., 1932 (in Russian)]
- Abellán P., Svensson J.-C. Refugia within refugia – patterns in endemism and genetic divergence are linked to Late Quaternary climate stability in the Iberian Peninsula. *Biol J Linn Soc.* 2014;113(1):13-28. doi 10.1111/bij.12309
- Abramson N.I., Kostygov A.Yu., Gambaryan N.G. Phylogeography of narrow-skulled vole (*Microtus gregalis*, Cricetidae, Rodentia) inferred from the variation of mitochondrial *cyt b* and a number of nuclear genes. *Hystrix It J Mamm (N.s.)*. Supp. 10th Int. Conf. Rodens & Spatiom. 2006;155-156
- Aggerbeck M., Fjeldså J., Christidis L., Fabre P.-H., Jönsson K.A. Resolving deep lineage divergences in core corvoid passerine birds supports a proto-Papuan island origin. *Mol Phylogen Evol.* 2014; 70:272-285. doi 10.1016/j.ympev.2013.09.027
- Albrecht F., Hering J., Fuchs E., Illera J.C., Ihlow F., Shannon T.J., Collinson J.M., Wink M., Martens J., Päckert M. Phylogeny of the Eurasian Wren *Nannus troglodytes* (Aves: Passeriformes: Troglodytidae) reveals deep and complex diversification patterns of Ibero-Maghrebian and Cyrenaican populations. *PLoS One.* 2020;15(3):e0230151. doi 10.1371/journal.pone.0230151
- Allen J.R., Hickler T., Singarayer J.S., Sykes M.T., Valdes P.J., Huntley B. Last glacial vegetation of northern Eurasia. *Quaternary Sci Rev.* 2010;29(19-20):2604-2618. doi 10.1016/j.quascirev.2010.05.031
- Alström P., Saitoh T., Williams D., Nishiumi I., Shigeta Y., Ueda K., Irestedt M., Björklund M., Olsson U. The Arctic Warbler *Phylloscopus borealis* – three anciently separated cryptic species revealed. *Ibis.* 2011;153(2):395-410. doi 10.1111/j.1474-919X.2011.01116.x
- Andreynkova N.G., Karyakin I.V., Starikov I.J., Sauer-Gürth H., Literák I., Andreynkov O.V., Shnayder E.P., Bekmansurov R.H., Alexeyenko M.N., Wink M., Zhimulev I.F. Phylogeography and demographic history of the black kite *Milvus migrans*, a widespread raptor in Eurasia, Australia and Africa. *J Avian Biol.* 2021;52(10):e02822. doi 10.1111/jav.02822
- Arbabi T., Gonzalez J., Wink M. Mitochondrial evidence for genetic diversity and low phylogeographic differentiation in the Marsh Warbler *Acrocephalus palustris* (Aves: Acrocephalidae). *Org Divers Evol.* 2014;14:409-417. doi 10.1007/s13127-014-0177-3
- Avise J.C. Phylogeography: the history and formation of species. Boston, MA: Harvard Univ. Press, 2000
- Avise J.C., Walker D. Pleistocene phylogeographic effects on avian populations and the speciation process. *Proc R Soc B Biol Sci.* 1998; 265(1395):457-463. doi 10.1098/rspb.1998.0317
- Baker A.J., Marshall H.D. Mitochondrial control region sequences as tools for understanding evolution. In: Mindell D.P. (Ed.) Avian Molecular Evolution and Systematics. San Diego, California: Acad. Pr., 1997;51-82
- Barker F.K., Benesh M.K., Vandergon A.J., Lanyon S.M. Contrasting evolutionary dynamics and information content of the avian mitochondrial control region and ND2 gene. *PLoS One.* 2012;7(10): e46403. doi 10.1371/journal.pone.0046403
- Borzée A., Santos J.L., Sánchez-Ramírez S., Bae Y., Heo K., Jang Y., Jowers M.J. Phylogeographic and population insights of the Asian common toad (*Bufo gargarizans*) in Korea and China: population isolation and expansions as response to the ice ages. *PeerJ.* 2017;5: e4044. doi 10.7717/peerj.4044
- Brito P.H. The influence of Pleistocene glacial refugia on tawny owl genetic diversity and phylogeography in Western Europe. *Mol Ecol.* 2005;14(10):3077-3094. doi 10.1111/j.1365-294X.2005.02663.x
- Calderon L., Campagna L., Wilke T., Lormee H., Eraud C., Dunn J.C., Rocha G., Zehtindjiev P., Bakaloudis D.E., Metzger B., Cecere J.G. Genomic evidence of demographic fluctuations and lack of genetic structure across flyways in a long distance migrant, the European turtle dove. *BMC Evol Biol.* 2016;16(1):237. doi 10.1186/s12862-016-0817-7
- Chelomina G.N., Meschersky I.G., Gajduchenko H., Borisov Y.M. Phylogeography of Korean field mouse *Apodemus peninsulae* (Rodentia: Muridae): an update. *Zool J Linn Soc.* 2024;zlae016. doi 10.1093/zoolinnean/zlae016
- Cicero C., Mason N.A., Oong Z., Title P.O., Morales M.E., Feldheim K.A., Koo M.S., Bowie R.C. Deep ecomorphological and genetic divergence in Steller's Jays (*Cyanocitta stelleri*, Aves: Corvidae). *Ecol Evol.* 2022;12(12):e9517. doi 10.1002/ee.39517
- Cramp S., Perrins C.M. (Eds) Handbook of the Birds of Europe the Middle East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic. Vol. VIII. Crows to Finches. Oxford: Oxford Univ. Press, 1994
- Dai C., Zhao N., Wang W., Lin C., Gao B., Yang X., Zhang Z., Lei F. Profound climatic effects on two East Asian black-throated tits (Aves: Aegithalidae), revealed by ecological niche models and phylogeographic analysis. *PLoS One.* 2011;6(12):e29329. doi 10.1371/journal.pone.0029329
- de Lattin G. Die Ausbreitungszentren der Holarktischen Landtierwelt. In: Pflugfelder O. (Ed.) Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft, vom 21. bis 26. Mai 1956 in Hamburg. Zoologischer Anzeiger, 20. Supplementband. 1957;380-410
- del Hoyo J., Collar N.J. HBW and BirdLife International Illustrated Checklist of the Birds of the World. 2. Passerines. Barcelona: Lynx Edicions, 2016
- Drovetski S.V., Zink R.M., Mode N.A. Patchy distributions belie morphological and genetic homogeneity in rosy-finches. *Mol Phylog Evol.* 2009;50(3):437-445. doi 10.1016/j.ympev.2008.12.002
- Drovetski S.V., Raković M., Semenov G., Fadeev I.V., Red'kin Y.A. Limited phylogeographic signal in sex-linked and autosomal loci despite geographically, ecologically, and phenotypically concordant structure of mtDNA variation in the Holarctic avian genus *Eremophila*. *PLoS One.* 2014;9(1):e87570. doi 10.1371/journal.pone.0087570
- Dufresnes C., Litvinchuk S.N., Borzée A., Jang Y., Li J.T., Miura I., Perrin N., Stöck M. Phylogeography reveals an ancient cryptic radiation in East-Asian tree frogs (*Hyla japonica* group) and complex relationships between continental and island lineages. *BMC Evol Biol.* 2016;16(1):253. doi 10.1186/s12862-016-0814-x
- Ebels E.B. Speciation in *Pica* magpies. *Dutch Birding.* 2003;25(2): 103-116
- Edwards S., Schultz A., Campbell-Staton S. Next-generation sequencing and the expanding domain of phylogeography. *Folia Zool.* 2015; 64(3):187-206. doi 10.2522/fozo.v64.i3.a2.2015
- Edwards S.V., Potter S., Schmitt C.J., Bragg J.G., Moritz C. Reticulation, divergence, and the phylogeography-phylogenetics continuum. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2016a;113(29):8025-8032. doi 10.1073/pnas.1601066113
- Edwards S.V., Xi Z., Janke A., Faircloth B.C., McCormack J.E., Glenn T.C., Zhong B., Wu S., Lemmon E.M., Lemmon A.R., Leaché A.D. Implementing and testing the multispecies coalescent model: a valuable paradigm for phylogenomics. *Mol Phylog Evol.* 2016b;94:447-462. doi 10.1016/j.ympev.2015.10.027
- Edwards S.V., Robin V.V., Ferrand N., Moritz C. The evolution of comparative phylogeography: putting the geography (and more) into comparative population genomics. *Genome Biol Evol.* 2022;14(1): evab176. doi 10.1093/gbe/evab176
- Eguchi K. The Eurasian Magpie. *Jpn J Ornithol.* 2016;65(1):5-30

- Eguchi K., Kubo H. The origin of the Magpie *Pica pica sericea* in Japan – an investigation of historical records. *J Yamashina Inst Ornithol.* 1992;24:32-39 (in Japanese with English abstract)
- Ekman J., Ericson P.G.P. Out of Gondwanaland; the evolutionary history of cooperative breeding and social behaviour among crows, magpies, jays and allies. *Proc Biol Sci.* 2006;273(1590):1117-1125. doi 10.1098/rspb.2005.3431
- Ericson P.G.P., Jansen A.-L., Johansson U.S., Ekman J. Inter-generic relationships of the crows, jays, magpies and allied groups (Aves: Corvidae) based on nucleotide sequence data. *J Avian Biol.* 2005; 36(3):222-234. doi 10.1111/j.0908-8857.2001.03409.x
- Ferrero M.E., Blanco-Aguilar J.A., Lougheed S.C., Sánchez-Darbuado I., De Nova P.J., Villafuerte R., Dávila J.A. Phylogeography and genetic structure of the red-legged partridge (*Alectoris rufa*): more evidence for refugia within the Iberian glacial refugium. *Mol Ecol.* 2011;20(12):2628-2642. doi 10.1111/j.1365-294X.2011.05111.x
- Fok K.W., Wade C.M., Parkin D.T. Inferring the phylogeny of disjunct populations of the azure-winged magpie *Cyanopica cyanus* from mitochondrial control region sequences. *Proc Biol Sci.* 2002; 269(1501):1671-1679. doi 10.1098/rspb.2002.2057
- Freeland J.R., Boag P.T. Phylogenetics of Darwin's finches: paraphyly in the tree-finches, and two divergent lineages in the Warbler Finch. *The Auk.* 1999;116(3):577-588
- Fu J., Wen L. Impacts of Quaternary glaciation, geological history and geography on animal species history in continental East Asia: a phylogeographic review. *Mol Ecol.* 2023;32(16):4497-4514. doi 10.1111/mec.17053
- Funk D.J., Omland K.E. Species-level paraphyly and polyphyly: frequency, causes, and consequences, with insights from animal mitochondrial DNA. *Ann Rev Ecol Evol Syst.* 2003;34(1):397-423. doi 10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132421
- Gill F., Donsker D., Rasmussen P. (Eds) IOC World Bird List (v 11.2). 2021. doi 10.14344/IOC.ML.11.2
- Godoy J.A., Negro J.J., Hiraldo F., Donázar J.A. Phylogeography, genetic structure and diversity in the endangered bearded vulture (*Gypaetus barbatus*, L.) as revealed by mitochondrial DNA. *Mol Ecol.* 2004;13(2):371-390. doi 10.1046/j.1365-294x.2003.02075.x
- Gómez A., Lunt D.H. Refugia within refugia: patterns of phylogeographic concordance in the Iberian Peninsula. In: Weiss S., Ferrand N. (Eds) Phylogeography of Southern European Refugia. Dordrecht: Springer, 2007;155-188. doi 10.1007/1-4020-4904-8_5
- Goodwin D. Crows of the World. Seattle, WA, 1986
- Granoszewski W., Demske D., Nita M., Heumann G., Andreev A.A. Vegetation and climate variability during the Last Interglacial evidenced in the pollen record from Lake Baikal. *Global Planet Change.* 2005;46(1-4):187-198. doi 10.1016/j.gloplacha.2004.09.017
- GWA (Government of Western Australia). Keep eyes peeled for unusual birds at ports. 2017. Available at <https://www.agric.wa.gov.au/news/media-releases/keep-eyes-peeled-unusual-birds-ports>. Accessed January 8, 2024
- Hansson B., Hasselquist D., Tarka M., Zehfudijev P., Bensch S. Postglacial colonisation patterns and the role of isolation and expansion in driving diversification in a passerine bird. *PLoS One.* 2008;3(7):e2794. doi 10.1371/journal.pone.0002794
- Haring E., Gamauf A., Kryukov A. Phylogeographic patterns in widespread corvid birds. *Mol Phylogenet Evol.* 2007;45:840-862. doi 10.1016/j.ympev.2007.06.016
- Haring E., Däubl B., Pinsker W., Kryukov A., Gamauf A. Genetic divergences and intraspecific variation in corvids of the genus *Corvus* (Aves: Passeriformes: Corvidae) – a first survey based on museum specimens. *J Zool Syst Evol Res.* 2012;50(3):230-246. doi 10.1111/j.1439-0469.2012.00664.x
- Hewitt G.M. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biol J Linn Soc.* 1996;58(3):247-276. doi 10.1006/bijl.1996.0035
- Hewitt G. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature.* 2000; 405(6789):907-913. doi 10.1038/35016000
- Hewitt G.M. Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.* 2004;359(1442): 183-195. doi 10.1098/rstb.2003.1388
- Hewitt G.M. Quaternary phylogeography: the roots of hybrid zones. *Genetica.* 2011;139(5):617-638. doi 10.1007/s10709-011-9547-3
- Hickerson M.J., Carstens B.C., Cavender-Bares J., Crandall K.A., Graham C.H., Johnson J.B., Rissler L., Victoriano P.F., Yoder A.D. Phylogeography's past, present, and future: 10 years after Avise, 2000. *Mol Phylogenet Evol.* 2010;54(1):291-301. doi 10.1016/j.ympev.2009.09.016
- Hogner S., Laskemoen T., Lifjeld J.T., Porkert J., Kleven O., Albyarak T., Kabasakal B., Johnsen A. Deep sympatric mitochondrial divergence without reproductive isolation in the common redstart *Phoenicurus phoenicurus*. *Ecol Evol.* 2012;2(12):2974-2988. doi 10.1002/ece3.398
- Horimoto T. Records of magpie *Pica pica* in Iburi district, Southwestern Hokkaido. *J Yamashina Inst Ornithol.* 2004;36:87-90 (in Japanese with English abstract)
- Hourlay F., Libois R., D'Amico F., Sarà M., O'Halloran J., Michaux J.R. Evidence of a highly complex phylogeographic structure on a specialist river bird species, the dipper (*Cinclus cinclus*). *Mol Phylogenet Evol.* 2008;49(2):435-444. doi 10.1016/j.ympev.2008.07.025
- Huang Z., Liu N., Liang W., Zhang Y., Liao X., Ruan L., Yang Z. Phylogeography of Chinese bamboo partridge, *Bambusicola thoracica thoracica* (Aves: Galliformes) in south China: inference from mitochondrial DNA control-region sequences. *Mol Phylogenet Evol.* 2010;56(1):273-280. doi 10.1016/j.ympev.2010.01.028
- Hung C.M., Drovetski S.V., Zink R.M. Recent allopatric divergence and niche evolution in a widespread Palearctic bird, the common rosefinch (*Carpodacus erythrinus*). *Mol Phylogenet Evol.* 2013; 66(1):103-111. doi 10.1016/j.ympev.2012.09.012
- Iqbal F., Ayub O., Song B.K., Wilson R., Fahim M., Rahman S. Sequence and phylogeny of the complete mitochondrial genome of the Himalayan jungle crow (Corvidae: *Corvus macrorhynchos intermedius*) from Pakistan. *Mitochondrial DNA B Resour.* 2020;5(1): 348-350. doi 10.1080/23802359.2019.1704637
- Irwin D.E. Phylogeographic breaks without geographic barriers to gene flow. *Evolution.* 2002;56(12):2383-2394. doi 10.1111/j.0014-3820.2002.tb00164.x
- Johnson N.K., Cicero C. New mitochondrial DNA data affirm the importance of Pleistocene speciation in North American birds. *Evolution.* 2004;58(5):1122-1130. doi 10.1111/j.0014-3820.2004.tb00445.x
- Jönsson K.A., Fabre P.-H., Ricklefs R.E., Fjeldså J. Major global radiation of corvoid birds originated in the proto-Papuan archipelago. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2011;108(6):2328-2333. doi 10.1073/pnas.1018956108
- Joseph L., Omland K.E. Phylogeography: its development and impact in Australo-Papuan ornithology with special reference to paraphyly in Australian birds. *Emu-Austral Ornith.* 2009;109(1):1-23. doi 10.1071/MU08024
- Kamp L., Pasinelli G., Milanesi P., Drovetski S.V., Kosiński Z., Kosseko S., Robles H., Schweizer M. Significant Asia-Europe divergence in the middle spotted woodpecker (Aves, Picidae). *Zool Scripta.* 2019;48(1):17-32. doi 10.1111/ZSC.12320
- Kim H.R., Park Y.C. Genetic isolation of Korean populations of *Apodemus peninsulae* (Rodentia: Muridae) from their neighboring populations. *Genes Genomics.* 2015;37:999-1005. doi 10.1007/s13258-015-0331-0
- Kim S.-I., Park S.-K., Lee H., Oshida T., Kimura J., Kim Y.-J., Nguyen S.T., Sashika M., Min M.-S. Phylogeography of Korean raccoon dogs: implications of peripheral isolation of a forest mammal in East Asia. *J Zool.* 2013;290(3):225-235. doi 10.1111/jzo.12031
- Klicka J., Zink R.M. The importance of recent ice ages in speciation: a failed paradigm. *Science.* 1997;277(5332):1666-1669. doi 10.1126/science.277.5332.1666

- Krehenwinkel H., Graze M., Rödder D., Tanaka K., Baba Y.G., Muster C., Uhl G. A phylogeographical survey of a highly dispersive spider reveals eastern Asia as a major glacial refugium for Palaearctic fauna. *J Biogeogr.* 2016;43(8):1583-1594. doi 10.1111/jbi.12742
- Krijgsman W. The Mediterranean: *Mare Nostrum* of Earth sciences. *Earth Planet Sci Lett.* 2002;205(1-2):1-12. doi 10.1016/S0012-821X(02)01008-7
- Kryukov A.P. Phylogeography and hybridization of corvid birds in the Palearctic region. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov J Genet Breed.* 2019;23(2):232-238. doi 10.18699/VJ19.487
- Kryukov A., Iwasa M.A., Kakizawa R., Suzuki H., Pinsker W., Haring E. Synchronic east-west divergence in azure-winged magpies (*Cyanopica cyanus*) and magpies (*Pica pica*). *J Zool Syst Evol Res.* 2004;42:342-351. doi 10.1111/j.1439-0469.2004.00287.x
- Kryukov A., Spiridonova L., Mori S., Arkhipov V., Redkin Ya., Goroshko O., Lobkov E., Haring E. Deep phylogeographic breaks in magpie *Pica pica* across the Holarctic: concordance with bioacoustics and phenotypes. *Zool Sci.* 2017;34(3):185-200. doi 10.2108/zs160119
- Kryukov A.P., Spiridonova L.N., Tyumin A.P., Kryukov K.A., Dorda B.A. Complete mitochondrial genomes of five subspecies of the Eurasian magpie *Pica pica*, obtained with Oxford Nanopore MinION, and their interpretation regarding intraspecific taxonomy. *Mitochondrial DNA B.* 2020;5(3):3792-3793. doi 10.1080/23802359.2020.1838354
- Kryukov A.P., Goroshko O.A., Arkhipov V.Y., Red'kin Y.A., Lee S.I., Dorda B.A., Kryukov K.A., Kapun M., Haring E. Introgression at the emerging secondary contact zone of magpie *Pica pica* subspecies (Aves: Corvidae): integrating data on nuclear and mitochondrial markers, vocalizations and field observations. *Org Divers Evol.* 2022;22:1037-1064. doi 10.1007/s13127-022-00568-6
- Kryukov A.P., Kryukov K.A., Collier K., Fang B., Edwards S. Mitogenomics clarifies the position of the Nearctic magpies (*Pica hudsonia* and *Pica nuttalli*) within the Holarctic magpie radiation. *Curr Zool.* 2024;70(5):618-630. doi 10.1093/cz/zoad048
- Kvist L., Martens J., Ahola A., Orell M. Phylogeography of a Palearctic sedentary passerine, the willow tit (*Parus montanus*). *J Evol Biol.* 2001;14(6):930-941. doi 10.1046/j.1420-9101.2001.00354.x
- Lee M.Y., Lissovsky A.A., Park S.K., Obolenskaya E.V., Dokuchaev N.E., Zhang Y.P., Yu L., Kim Y.J., Voloshina I., Myslenkov A., Choi T.Y., Min M.-S., Lee H. Mitochondrial cytochrome *b* sequence variation and population structure of Siberian chipmunk (*Tamias sibiricus*) in Northeastern Asia and population subdivision in South Korea. *Mol Cells.* 2008;26(6):566-575. doi 10.1016/S1016-8478(23)25237-1
- Lee S., Parr C.S., Hwang Y., Mindell D.P., Choe J.C. Phylogeny of magpies (genus *Pica*) inferred from mtDNA data. *Mol Phylogenet Evol.* 2003;29:250-257. doi 10.1016/s1055-7903(03)00096-4
- Li J.J., Shu Q., Zhou S.Z., Zhao Z.J., Zhang J.M. Review and prospects of Quaternary glaciation research in China. *J Glaciol Geocryol.* 2004;26(3):235-243. doi 10.7522/j.issn.1000-0240.2004.0041
- Li S.H., Yeung C.K.L., Feinstein J., Han L., Le M.H., Wang C.X., Ding P. Sailing through the Late Pleistocene: unusual historical demography of an East Asian endemic, the Chinese Hwamei (*Leucodioptron canorum canorum*), during the last glacial period. *Mol Ecol.* 2009;18(4):622-633. doi 10.1111/j.1365-294X.2008.04028.x
- Li X., Dong F., Lei F., Alström P., Zhang R., Ödeen A., Fjeldså J., Ericson P.G., Zou F., Yang X. Shaped by uneven Pleistocene climate: mitochondrial phylogeographic pattern and population history of white wagtail *Motacilla alba* (Aves: Passeriformes). *J Avian Biol.* 2016;47(2):263-274. doi 10.1111/jav.00826
- Liu S., Wei C., Leader P.J., Carey G.J., Jia C., Fu Y., Alström P., Liu Y. Taxonomic revision of the Long-tailed Rosefinch *Carpodacus sibiricus* complex. *J Ornithol.* 2020;161:1061-1070. doi 10.1007/s10336-020-01801-9
- Londei T. Association of *Pica* magpies with grazing ungulates: a clue to the genus' origins. *Rivista Italiana Ornitologia.* 2018;87(2):39-42. doi 10.4081/rio.2017.295
- Madge S., Christie D.A., Kirwan G.M. Oriental Magpie (*Pica serica*), version 1.0. In: Billerman S.M., Keeney B.K., Rodewald P.G., Schulenberg T.S. (Eds) Birds of the World. Ithaca, NY, USA: Cornell Lab. Ornithology, 2020. doi 10.2173/bow.orimag1.01
- Martínez J.G. Urraca – *Pica pica*. In: Salvador A., Morales M.B. (Eds) Encyclopedic Virtual de los Vertebrados Españoles. Madrid: Museo Nacional de Ciencias Naturales, 2016;1-23. doi 10.20350/digital CSIC/8709
- McCormack J.E., Hird S.M., Zellmer A.J., Carstens B.C., Brumfield R.T. Applications of next-generation sequencing to phylogeography and phylogenetics. *Mol Phylogenet Evol.* 2013;66(2):526-538. doi 10.1016/j.ympev.2011.12.007
- McKay B.D., Zink R.M. The causes of mitochondrial DNA gene tree paraphyly in birds. *Mol Phylogenet Evol.* 2010;54(2):647-650. doi 10.1016/j.ympev.2009.08.024
- Mila B., McCormack J.E., Castaneda G., Wayne R.K., Smith T.B. Recent postglacial range expansion drives the rapid diversification of a songbird lineage in the genus *Junco*. *Proc Biol Sci.* 2007;274(1626):2653-2660. doi 10.1098/rspb.2007.0852
- Miraldo A., Hewitt G.M., Paulo O.S., Emerson B.C. Phylogeography and demographic history of *Lacerta lepida* in the Iberian Peninsula: multiple refugia, range expansions and secondary contact zones. *BMC Evol Biol.* 2011;11:170. doi 10.1186/1471-2148-11-170
- Mori S., Hasegawa O., Eguchi K., Hayashi Y., Fujioka M., Kryukov A., Nishiumi I. The origin and trend of common magpie in Japan: microsatellite analysis of old and new introduced populations. *Ornithol Sci.* 2014;13(Suppl.):59. Available at: https://ioc26.ornithology.jp/ioc26_abst-all.pdf
- Moura C.C.D.M., Bastian H.V., Bastian A., Wang E., Wang X., Wink M. Pliocene origin, ice ages and postglacial population expansion have influenced a panmictic phylogeography of the European Bee-Eater *Merops apiaster*. *Diversity.* 2019;11(1):12. doi 10.3390/d11010012
- Neto J.M., Arroyo J.L., Bargain B., Monros J.S., Matrai N., Prochazka P., Zehtindijev P. Phylogeography of a habitat specialist with high dispersal capability: the Savi's warbler *Locustella lusciniooides*. *PLoS One.* 2012;7(6):e38497. doi 10.1371/journal.pone.0038497
- Omland K.E., Baker J.M., Peters J.L. Genetic signatures of intermediate divergence: population history of Old and New World Holarctic ravens (*Corvus corax*). *Mol Ecol.* 2006;15(3):795-808. doi 10.1111/j.1365-294X.2005.02827.x
- Ottenburghs J., Lavretsky P., Peters J.L., Kawakami T., Kraus R.H. Population genomics and phylogeography. In: Kraus R.H.S. (Ed.) Avian Genomics in Ecology and Evolution. Springer Nature Switzerland AG, 2019;237-265. doi 10.1007/978-3-030-16477-5_8
- Párau L.G., Wink M. Common patterns in the molecular phylogeography of western palearctic birds: a comprehensive review. *J Ornithol.* 2021;162(4):937-959. doi 10.1007/s10336-021-01893-x
- Párau L.G., Frias-Soler R.C., Wink M. High genetic diversity among breeding Red-Backed Shrikes *Lanius collurio* in the Western Palearctic. *Diversity.* 2019;11(3):31. doi 10.3390/d11030031
- Pavelková Říčánková V., Robovský J., Riegert J. Ecological structure of recent and last glacial mammalian Faunas in Northern Eurasia: the case of Altai-Sayan refugium. *PLoS One.* 2014;9(1):e85056. doi 10.1371/journal.pone.0085056
- Pavlova A., Zink R.M., Rohwer S. Evolutionary history, population genetics, and gene flow in the common rosefinch (*Carpodacus erythrinus*). *Mol Phylogenet Evol.* 2005;36(3):669-681. doi 10.1016/j.ympev.2005.02.010
- Pavlova A., Rohwer S., Drovetski S.V., Zink R.M. Different post-Pleistocene histories of Eurasian parids. *J Heredity.* 2006;97(4):389-402. doi 10.1093/jhered/esl011
- Perktas U., Quintero E. A wide geographical survey of mitochondrial DNA variation in the great spotted woodpecker complex, *Dendrocopos major* (Aves: Picidae). *Biol J Linn Soc.* 2013;108:173-188. doi 10.1111/j.1095-8312.2012.02003.x
- Peters J.L., Zhuravlev Y., Fefelov I., Logie A., Omland K.E. Nuclear loci and coalescent methods support ancient hybridization as cause of mitochondrial paraphyly between gadwall and falcated duck

- (*Anas* spp.). *Evolution*. 2007;61(8):1992-2006. doi [10.1111/j.1558-5646.2007.00149.x](https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2007.00149.x)
- Pons J.-M., Olioso G., Cruaud C., Fuchs J. Phylogeography of the Eurasian green woodpecker (*Picus viridis*). *J Biogeogr*. 2011;38(2): 311-325. doi [10.1111/j.1365-2699.2010.02401.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02401.x)
- Pons J.-M., Masson C., Olioso G., Fuchs J. Gene flow and genetic admixture across a secondary contact zone between two divergent lineages of the Eurasian Green Woodpecker *Picus viridis*. *J Ornithol*. 2019;160:935-945. doi [10.1007/s10336-019-01675-6](https://doi.org/10.1007/s10336-019-01675-6)
- Poschel J., Heltai B., Gracia E., Quintana M.F., Velo-Antón G., Arribas O., Valdeón A., Wink M., Fritz U., Vambergé M. Complex hybridization patterns in European pond turtles (*Emys orbicularis*) in the Pyrenean Region. *Sci Rep*. 2018;8(1):15925. doi [10.1038/s41598-018-34178-0](https://doi.org/10.1038/s41598-018-34178-0)
- Qu Y., Zhang R., Quan Q., Song G., Li S.H., Lei F. Incomplete lineage sorting or secondary admixture: disentangling historical divergence from recent gene flow in the Vinous-throated parrotbill (*Paradoxornis webbianus*). *Mol Ecol*. 2012;21(24):6117-6133. doi [10.1111/mec.12080](https://doi.org/10.1111/mec.12080)
- Reinegger R.D., Bhanda G. First sighting of Eurasian magpie (*Pica pica*) in Mauritius. *Bull Phaethon*. 2024;59:51-55
- Remington C.L. Suture-zones of hybrid interaction between recently joined biotas. In: Dobzhansky T., Hecht M.K., Steere W.C. (Eds) Evolutionary Biology. Boston, MA: Springer, 1968;321-428. doi [10.1007/978-1-4684-8094-8_8](https://doi.org/10.1007/978-1-4684-8094-8_8)
- Ryall C. Further records and updates of range expansion in House Crow *Corvus splendens*. *Bull Br Ornithol Club*. 2016;136(1):39-45
- Saitoh T., Alström P., Nishiumi I., Shigeta Y., Williams D., Olson U., Ueda K. Old divergences in a boreal bird supports long-term survival through the Ice Ages. *BMC Evol Biol*. 2010;10:35. doi [10.1186/1471-2148-10-35](https://doi.org/10.1186/1471-2148-10-35)
- Sakka H., Quere J.P., Kartavtseva I., Pavlenko M., Chelomina G., Atopkin D., Bogdanov A., Michaux J. Comparative phylogeography of four *Apodemus* species (Mammalia: Rodentia) in the Asian Far East: evidence of Quaternary climatic changes in their genetic structure. *Biol J Linn Soc*. 2010;100(4):797-821. doi [10.1111/j.1095-8312.2010.01477.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2010.01477.x)
- Salinas P., Morinha F., Literak I., García J., Milá B., Blanco G. Genetic diversity, differentiation and historical origin of the isolated population of rooks *Corvus frugilegus* in Iberia. *J Avian Biol*. 2021; 52(3):e02689. doi [10.1111/jav.02689](https://doi.org/10.1111/jav.02689)
- Saunders M.A., Edwards S.V. Dynamics and phylogenetic implications of MtDNA control region sequences in New World Jays (Aves: Corvidae). *J Mol Evol*. 2000;51(2):97-109. doi [10.1007/s00239-0010070](https://doi.org/10.1007/s00239-0010070)
- Serizawa K., Suzuki H., Iwasa M., Tsuchiya K., Pavlenko M.V., Kartavtseva I.V., Chelomina G.N., Dokuchaev N.E., Han S.-H. A spatial aspect of mitochondrial DNA genealogy in *Apodemus peninsulae* from East Asia. *Biochem Genet*. 2002;40(5-6):149-161. doi [10.1023/a:1015841424598](https://doi.org/10.1023/a:1015841424598)
- Song G., Zhang R., DuBay S.G., Qu Y., Dong L., Wang W., Zhang Y., Lambert D.M., Lei F. East Asian allopatry and north Eurasian sympatry in Long-tailed Tit lineages despite similar population dynamics during the late Pleistocene. *Zool Scripta*. 2016;45(2):115-126. doi [10.1111/zsc.12148](https://doi.org/10.1111/zsc.12148)
- Song G., Zhang R., Alström P., Irestedt M., Cai T., Qu Y., Ericson P.G.P., Fjeldså J., Lei F. Complete taxon sampling of the avian genus *Pica* (magpies) reveals ancient relictual populations and synchronous Late-Pleistocene demographic expansion across the Northern Hemisphere. *J Avian Biol*. 2018;49(2):e01612. doi [10.1111/jav.01612](https://doi.org/10.1111/jav.01612)
- Song G., Zhang R., Machado-Stredel F. Great journey of Great Tits (*Parus major* group): origin, diversification and historical demography of a broadly distributed bird lineage. *J Biogeogr*. 2020;47: 1585-1598. doi [10.1111/jbi.13863](https://doi.org/10.1111/jbi.13863)
- Taberlet P., Fumagalli L., Wust-Saucy A.G., Cosson J.F. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Mol Ecol*. 1998;7(4):453-464. doi [10.1046/j.1365-294x.1998.00289.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1998.00289.x)
- Toews D.P., Brelsford A. The biogeography of mitochondrial and nuclear discordance in animals. *Mol Ecol*. 2012;21(16):3907-3930. doi [10.1111/j.1365-294X.2012.05664.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05664.x)
- Toews D.P., Irwin D.E. Cryptic speciation in a Holarctic passerine revealed by genetic and bioacoustic analyses. *Mol Ecol*. 2008;17(11): 2691-2705. doi [10.1111/j.1365-294X.2008.03769.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03769.x)
- Wang E., Van Wijk R.E., Braun M.S., Wink M. Gene flow and genetic drift contribute to high genetic diversity with low phylogeographical structure in European hoopoes (*Upupa epops*). *Mol Phylogenet Evol*. 2017;113:113-125. doi [10.1016/j.ympev.2017.05.018](https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.05.018)
- Webb W.C., Marzluff J.M., Omland K.E. Random interbreeding between cryptic lineages of the Common Raven: evidence for speciation in reverse. *Mol Ecol*. 2011;20(11):2390-2402. doi [10.1111/j.1365-294X.2011.05095.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05095.x)
- Winkler D.W., Billerman S.M., Lovette I.J. Crows, Jays, and Magpies (Corvidae), version 1.0. In: Billerman S.M., Keeney B.K., Rodewald P.G., Schulenberg T.S. (Eds) Birds of the World. Ithaca, NY, USA: Cornell Lab. of Ornithology, 2020. doi [10.2173/bow.corvid1.01](https://doi.org/10.2173/bow.corvid1.01)
- Yi S., Kim S.J. Vegetation changes in western central region of Korean Peninsula during the last glacial (ca. 21.1–26.1 cal kyr BP). *Geosciences J*. 2010;14:1-10. doi [10.1007/s12303-010-0001-9](https://doi.org/10.1007/s12303-010-0001-9)
- Zhang H., Yan J., Zhang G., Zhou K. Phylogeography and demographic history of Chinese black-spotted frog populations (*Pelophylax nigromaculata*): evidence for independent refugia expansion and secondary contact. *BMC Evol Biol*. 2008;8:21. doi [10.1186/1471-2148-8-21](https://doi.org/10.1186/1471-2148-8-21)
- Zhang R., Song G., Qu Y., Alstrom P., Ramos R., Xing X., Ericson P., Fjeldså J., Wang H., Yang X., Krustin A., Shestopalov A., Choe L.C., Fumin L. Comparative phylogeography of two widespread magpies: importance of habitat preference and breeding behavior on genetic structure in China. *Mol Phylogenet Evol*. 2012;65(2):562-572. doi [10.1016/j.ympev.2012.07.011](https://doi.org/10.1016/j.ympev.2012.07.011)
- Zhao N., Dai C., Wang W., Zhang R., Qu Y., Song G., Chen K., Yang X., Zou F., Lei F. Pleistocene climate changes shaped the divergence and demography of Asian populations of the great tit *Parus major*: evidence from phylogeographic analysis and ecological niche models. *J Avian Biol*. 2012;43(4):297-310. doi [10.1111/j.1600-048X.2012.05474.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-048X.2012.05474.x)
- Zink R.M. Comparative phylogeography in North American birds. *Evolution*. 1996;50(1):308-317. doi [10.1111/j.1558-5646.1996.tb04494.x](https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1996.tb04494.x)
- Zink R.M., Barrowclough G.F. Mitochondrial DNA under siege in avian phylogeography. *Mol Ecol*. 2008;17:2107-2121. doi [10.1111/j.1365-294X.2008.03737.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03737.x)
- Zink R.M., Pavlova A., Drovetski S., Rohwer S. Mitochondrial phylogeographies of five widespread Eurasian bird species. *J Ornithology*. 2008;149:399-413. doi [10.1007/s10336-008-0276-z](https://doi.org/10.1007/s10336-008-0276-z)
- Zink R.M., Pavlova A., Drovetski S., Wink M., Rohwer S. Taxonomic status and evolutionary history of the *Saxicola torquata* complex. *Mol Phylogenet Evol*. 2009;52(3):769-773. doi [10.1016/j.ympev.2009.05.016](https://doi.org/10.1016/j.ympev.2009.05.016)

Конфликт интересов. Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 13.12.2024. После доработки 04.02.2025. Принята к публикации 05.02.2025.