



УДК 598.2: 598.829 : 575

ВЕРНОЕ СИМПАТРИЧЕСКОЕ ВИДООБРАЗОВАНИЕ В КОМПЛЕКСЕ “ЖЕЛТЫХ” ТРЯСОГУЗОК (PASSERIFORMES, MOTACILLIDAE, MOTACILLINAE)

© Е. А. АРТЕМЬЕВА*, И. В. МУРАВЬЕВ**

*Ульяновский государственный педагогический университет им. И. Н. Ульянова,
кафедра зоологии

**Пензенский институт развития образования
e-mail: hart5590@gmail.com; pliska58@mail.ru

Артемьева Е. А., Муравьев И. В. – Верное симпатрическое видообразование в комплексе “желтых” трясогузок (Passeriformes, Motacillidae, Motacillinae) // Известия ПГПУ им. В.Г. Белинского. 2012. № 29. С. 235–239. – Разнообразие адаптивных стратегий “желтых” трясогузок в пространстве ареала отражает фенотипическое разнообразие видовых и подвидовых форм как результат микроэволюции политипического комплекса *Motacilla flava* L. в условиях симпатрии.

Ключевые слова: симпатрия, видообразование, трясогузки.

Artemyeva E. A., Muravjev I. V. – Fan sympatric speciation in “yellow” wagtails (Passeriformes, Motacillidae, Motacillinae) // *Izv. Penz. gos. pedagog. univ. im. V.G. Belinskogo*. 2012. № 29. P. 235–239. – Variety of adaptive strategies of “yellow” wagtails in areal space has an effect on phenotype diversity of species and subspecies forms and is a result of microevolution of polytypic complex *Motacilla flava* L. in conditions of sympatry.

Keywords: sympatric, speciation, wagtails.

Цель работы явилось изучение закономерностей симпатрического видообразования и микроэволюции “желтых” трясогузок на основе исследования разнообразия признаков адаптивных стратегий в пространстве ареала группы и выявление пространственных взаимоотношений форм политипического комплекса “желтых” трясогузок.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Среди наиболее дискуссионных в таксономическом плане группировок воробьинообразных птиц особое место занимает политипический комплекс *Motacilla flava* in sensu lato [1–4, 6, 8–10]. В работе использован музейный материал Зоологического института РАН (С.-Петербург) – 350 экз., Зоологического музея МГУ – 1100 экз., Зоологического музея СГУ (Саратов) – 85 экз., Кировского государственного краеведческого музея – 103 экз., Пензенского государственного краеведческого музея – 20 экз., Краеведческий музей г. Сердобска Пензенской обл. – 1 экз., а также материалы полевых исследований 1981–2011 гг. Были обследованы популяции “желтых” трясогузок на территориях Астраханской (3 выборки, 79 экз.), Волгоградской (7 выборки, 438 экз.), Оренбургской (2 выборки, 58 экз.), Пензенской (35 выборки, 753 экз.), Ростовской (4 выборки, 65 экз.), Саратовской (8 вы-

борок, 331 экз.) и Ульяновской (9 выборки, 268 экз.) обл., в Республиках Мордовии (13 выборки, 539 экз.) и Чувашии (9 выборки, 428 экз.). Общий объем исследованного материала составляет 2959 экз. Работа выполнена с использованием следующих методов: картирование фенотипов на ареале, корреляционный анализ морфо-экологических признаков и выборки, политипический объединительный кластерный анализ с присоединением по средней арифметической невзвешенной оценке сходства (UPGMA – Unweighted pair-group method using arithmetic averages – Метод невзвешенного попарного арифметического среднего) [8]. В ходе анализа внутривидовой изменчивости 31 признака адаптивной стратегии разных фенотипов *M. flava* определялись частоты встречаемости особей с последующим их картированием на исследованной территории ареала.

Величина связи между экологическими признаками в выборках *M. flava* определялась с помощью рангового коэффициента Спирмена (r_s), который находится по формуле:

$$r_s = 1 - \frac{6 \sum (x - y)^2}{n(n^2 - 1)},$$

где \sum – сумма квадратов разностей D, n – число сопоставляемых пар рангов, D – разность между парами рангов признака x с рангами признака y [5].

Евклидовы дистанции определялись между выборками попарно, на основе этого определено фенотипическое сходство популяций *M. flava* по экологическим признакам, составу и частоте встречаемости фенотипов на исследованной территории ареала. Кластеризация матриц коэффициентов ранговой корреляции морфо-экологических признаков и построение дендрограмм сходства выборок *M. flava* проводились с использованием пакета программ "Statistica-99".

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Проведен анализ внутривидовой изменчивости признаков адаптивных стратегий исследуемых видов данной группы и показано, что адаптивная стратегия – это единая биоэкологическая система признаков, которая характеризует особенности ландшафтно-географического распространения и микрофиллогенеза. К данной системе относятся таксономически значимые признаки: оологические, нидологические и этолого-экологические признаки (см. ниже). В результате исследования проведен анализ внутривидовой изменчивости 31 признака гнездовой экологии и показано, что они представляют единую систему признаков адаптивной стратегии. Состояния изменчивости признаков гнездовой стратегии *M. flava* могут быть выражены через фенотип, в баллах от 1 до 11: нумерация признаков сквозная.

Оологические признаки. 1. Число яиц в кладке: 1 яйцо (1), 2 яйца (2), 3 яйца (3), 4 яйца (4), 5 яиц (5), 6 яиц (6), 7 яиц (7), 8 яиц (8). 2. Окраска фона поверхности скорлупы: беловатая (1), желтоватая (2), зеленоватая (3), голубоватая (4), сероватая (5), коричневатая (6), розоватая (7). 3. Расположение элементов рисунка на поверхности скорлупы: рисунок отсутствует (1), смещен к острому концу (2), равномерно распределен (3), смещен к тупому концу (4). 4. Характер рисунка скорлупы: нет (1), размытые пятна (2), четкие пятна (3), штрихи (4), извитые линии (5). 5. Густота рисунка скорлупы: отсутствует (1), сильно разреженный (2), умеренно разреженный (3), плотный (4), очень плотный (5). 6. Форма яиц: треугольная (1), овальная (2), правильная (3), округлая (4), круглая (5). 7. Степень пигментации яиц: нет (1), длины волн до 350 нм (2), длины волн до 450 нм (3), до 550 нм (4), до 650 нм (5), до 750 нм (6). 8. Наличие экологических (биологических) рас по окраске скорлупы: нет (1), две расы (2).

Нидологические признаки. 9. Диаметр гнезда: до 8 см (1), до 9 см (2), до 10 см (3), до 11 см (4), до 12 см (5). 10. Диаметр лотка: до 5 см (1), до 6 см (2), до 7 см (3), до 8 см (4), до 9 см (5). 11. Высота гнезда: до 4 см (1), до 5 см (2), до 6 см (3), до 7 см (4), до 8 см (5), до 9 см (6), до 10 см (7), до 11 см (8), до 12 см (9), до 13 см (10), до 14 см (11). 12. Высота лотка: до 3 см (1), до 4 см (2), до 5 см (3), до 6 см (4). 13. Особенности постройки гнезда: гнездо открытое (1), гнездо покрытое (2), гнездо с подпирющим слоем (3). 14. Преобладающий материал в выстилке лотка: сухая трава (1), конский волос (2), шерсть животных (3), перья птиц (4).

Этолого-экологические признаки. *Признаки территориальности (использования пространства):*

15. Тип гнездового участка: поселение отдельными разрозненными парами (1), разреженное групповое поселение (2), плотное групповое поселение (3), диффузная колония (4). 16. Радиус индивидуальной активности: до 2 км (1), до 3 км (2), до 4 км (3), до 5 км (4). *Признаки кормового поведения:* 17. Способ добычи корма: линейный, вдоль береговой линии или уреза воды (1), с поверхности субстрата или воды (2), с присады (3), на лету (4). *Кормовые (пищевые) признаки:* 18. Рацион самцов (преобладание группы беспозвоночных): колеоптерофаг (1), ортофаг (2), хемиптерофаг (3), лепидоптерофаг (4), диптерофаг (5), трихоптерофаг (6), мирмекофил (7), аранеофаг (8), гаммарофаг (9), моллюскофаг (10). 19. Рацион самок (преобладание определенной группы беспозвоночных): колеоптерофаг (1), ортофаг (2), хемиптерофаг (3), лепидоптерофаг (4), диптерофаг (5), трихоптерофаг (6), мирмекофил (7), аранеофаг (8), гаммарофаг (9), моллюскофаг (10). 20. Рацион птенцов (преобладание группы беспозвоночных): колеоптерофаг (1), ортофаг (2), хемиптерофаг (3), лепидоптерофаг (4), диптерофаг (5), трихоптерофаг (6), мирмекофил (7), аранеофаг (8), гаммарофаг (9), моллюскофаг (10). *Биотопические признаки:* 21. Относительная влажность у гнезда: до 60 мм р.ст. (1), до 70 мм р.ст. (2), до 80 мм р.ст. (3), до 90 мм р.ст. (4), до 100 мм р.ст. (5). 22. Предпочтение степени влажности гнездопригодного биотопа: гидрофил (1), мезофил (2), ксерофил (3). 23. Предпочтение почвы гнездопригодного биотопа: псаммофил (1), петрофил (2), кальцефил (3), галофил (4). 24. Предпочтение субстрата гнездовой микростанции: песчаный (1), галечный (2), меловой (3), глинистый (4). 25. Предпочтение растительности гнездопригодного биотопа: болотная (1), болотно-луговая (2), луговая (3), лугово-кустарниковая (4), степная (5), полупустынная (6), высокогорная (7). 26. Удаленность кормового биотопа: до 10 м (1), до 50 м (2), до 100 м (3), до 150 м (4), до 200 м (5), до 250 м (6), до 300 м (7). 27. Площадь гнездового (индивидуального) участка: до 50 м² (1), до 100 м² (2), до 150 м² (3), до 200 м² (4), до 250 м² (5), до 300 м² (6), до 350 м² (7), до 400 м² (8), до 450 м² (9). *Акустические признаки:* 28. Основная частота: до 2 кГц (1), до 3 кГц (2), до 4 кГц (3), до 5 кГц (4). 29. Доминантная частота: до 6 кГц (1), до 7 кГц (2), до 8 кГц (3), до 9 кГц (4), до 10 кГц (5). 30. Диапазон модуляции: до 2 кГц (1), до 3 кГц (2), до 4 кГц (3), до 5 кГц (4), до 6 кГц (5), до 7 кГц (6), до 8 кГц (7). 31. Длительность: до 0,1 кГц (1), до 0,2 кГц (2), до 0,3 кГц (3).

Выявлено 8 типов адаптивных стратегий фенотипов, которые маркируют основные фенотипы западного комплекса (*flava*, (с подвидами *thumbergi*, *beema*), *lutea*, *feldegg*, *cinerea*) и восточного комплекса (*citreola* (с подвидами *wegae*) рассматриваемой группы, встречающихся на европейской части России, в том числе Волжско-Камском крае.

Западная группа форм. Северо-западная подгруппа: *Motacilla flava* Linnaeus, 1758: мезофил, пойменный и луговой вид, диптерофаг, лепидоптерофаг, гаммарофаг, хемиптерофаг, мирмекофил, полифаг,

имеет широкую неспециализированную экологическую нишу, характерно сохранение исходного типа экологической ниши. Признаки-маркеры: 2, 6, 13, 25 (номера признаков см. выше). Образует гибридные формы с *M. lutea* и *M. feldegg* в зонах контакта. На территории Волжско-Камского края представлен европейским номинативным подвидом *M. f. flava* Linnaeus, 1758; северным подвидом *M. f. thunbergi* Billberg, 1828; восточным подвидом *M. f. beema* Sykes, 1832; центрально-азиатским подвидом *M. f. leucocephala* Przewalski, 1887. Распространение: все перечисленные формы могут быть встречены в европейской части России, в том числе в Волжско-Камском крае. *Motacilla cinerea* Tunstall, 1771: мезофил, горно-таежный вид, реофил, диптерофаг, трихонтерофаг, олигофаг, имеет узкую специализированную экологическую нишу. Показан реликтовый характер экологической ниши. Вид ледникового периода, периода наступления тайги, который сохранился в рефугиумах меловых гор Поволжья, аркто-альпийском комплексе высокогорий Кавказа. Признаки-маркеры: 5, 13, 14, 17, 19. Не образует групповых гнездовых поселений, гнездо с подпирющим слоем, использует гнезда оляпки. Распространение: Среднее Поволжье (Ульяновская обл.), Предуралье. *Юго-западная подгруппа: Motacilla feldegg* Michahelles, 1830: ксерофил, галофил, обитает по берегам засоленных озер в глинистых и солончаковых степях и полупустынях, моллюскофаг, колеоптерофаг, ортофаг, лепидоптерофаг, олигофаг с переходом к монофагии, имеет узкую специализированную экологическую нишу. Признаки-маркеры: 8, 13, 15, 18, 23. Гнездовая микростация связана с галофитными лугами с сладкой ежевой, наличие двух экологических (биологических) рас по окраске скорлупы яиц. Распространение: юг России (Ростовская обл.). *Motacilla lutea* (S. G. Gmelin, 1774): ксерофил, кальцефил и псаммофил, занимает интразональные биотопы в лесостепях и степях, ортофаг и колеоптерофаг, олигофаг, имеет узкую и специализированную экологическую нишу. Признаки-маркеры: 8, 14, 21, 22, 28. Предпочитает оstepенные гнездовые микростанции, наличие двух экологических (биологических) рас по окраске скорлупы яиц. Распространение: Поволжье и Предуралье.

Восточная группа форм. *Северо-восточная подгруппа: Motacilla citreola* Pallas, 1776: гидрофил, болотно-луговой вид, аранеофаг, мирмекофил, диптерофаг, олигофаг, имеет узкую специализированную экологическую нишу, сохранился реликтовый характер экологической ниши. Признаки-маркеры: 6, 8, 14, 21, 25. Наличие двух экологических (биологических) рас по окраске скорлупы яиц, наличие бигинии, наличие двух подвидовых форм: северо-западной – *M. c. citreola* Pallas, 1776 и юго-западной – *M. c. werae* Buturlin, 1908 [9]. В 2006 году *M. c. werae* Buturlin, исключен из ранга подвида и ему присвоен статус видовой таксона – малая желтоголовая трясогузка *M. werae werae* Buturlin, 1908 [2]. Распространение: Поволжье и Предуралье.

Результаты показывают значительное различие в изменчивости морфо-экологических признаков

форм политипического комплекса *M. flava* на исследованной территории ареалов видов группы “желтых” трясогузок. Пространственные отношения выборок *M. flava* показаны на рис. 1.

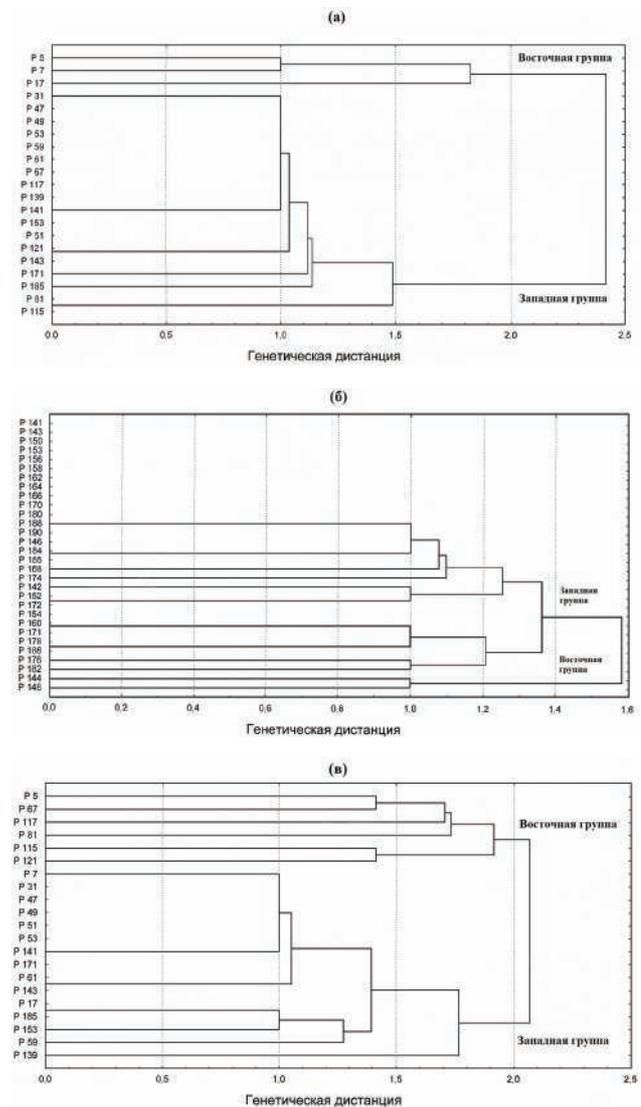


Рис 1. Дендрограммы фенотипического сходства выборок политипического комплекса *Motacilla flava* L. по совокупности признаков адаптивных стратегий: евклидовы дистанции по методу UPGMA – невзвешенное попарное среднее; (а) – по оологическим признакам, (б) – по нидологическим признакам, (в) – по этолого-экологическим признакам. По оси ординат отражены положения выборок относительно друг друга.

Межвидовая гибридизация характерна для *M. flava*, *M. lutea* и *M. feldegg*. При этом только *M. flava* образует гибриды с перечисленными видами. Вероятно, что современный политипический комплекс *M. flava* сформировался как полиплоидная группа в историческое время на основе исходных геномов гибридов между *M. lutea* и *M. feldegg*. Предложенная модель веерного симпатрического видообразования в группе “желтых” трясогузок вполне согласуется с результатами проведенного анализа мтДНК данных

видов и позволяет объяснить структуру и содержание кластеров полученной дендрограммы генетического сходства видов [6]. Нахождение в одних и тех же кластерах подвидовых форм *M. flava* с *M. lutea* или с *M. feldegg*, вероятно, может указывать на их гибридное полиплоидное происхождение на основе исходных геномов видов *M. lutea* и *M. feldegg*.

С появлением новых форм в дифференцирующихся ландшафтах неогена-антропогена, в результате дивергенции сформировались новые экологические ниши. Одним из главных факторов, который, вероятно, мог привести к разделению экологических ниш и возникновению разнообразия адаптивных стратегий “желтых” трясогузок, является межвидовая конкуренция. Частичное перекрывание экологических ниш у “желтых” трясогузок возможно в случаях их совместных гнездовых поселений, что должно приводить к жесткой межвидовой конкуренции за ресурсы среды. Однако этого, как правило, не происходит, что может быть объяснено выбором разных гнездопригодных биотопов и кормовых территорий, пищевой специализацией, особенностями поведения, звуковых (акустических) сигналов, др., т.е. разных адаптивных стратегий каждого из сравниваемых видов (подвидов) этого комплекса.

Выявлены следующие типы пространственных и репродуктивных контактов между формами *M. flava*: зоны интерградации с неограниченной гибридизацией между контактирующими формами (*M. f. thunbergi*, *M. f. beema*, *M. c. werae*); зоны парапатрии и в некоторых случаях симпатрии с ограниченной гибридизацией между формами, не оказывающей существенного влияния на фенотипический состав популяций – *M. f. flava*, *M. lutea*, *M. c. citreola*; зоны симпатрии, в которых гибридизация отсутствует или носит случайный характер, что свидетельствует о существовании механизмов устойчивой репродуктивной изоляции (*M. flava*, *M. citreola*, *M. lutea*, *M. feldegg*, *M. cinerea*) в условиях европейской части России, в частности, Поволжья и Предуралья. В результате проведенных исследований выявлена система морфо-экологических признаков “желтых” трясогузок, которая характеризует особенности их адаптивной стратегии и может быть использована в популяционных исследованиях “желтых” трясогузок в качестве маркеров групп популяций и межпопуляционных границ. В пределах ареала политипического комплекса выделены центры веерного гибридогенного симпатрического формообразования (рис. 2), показаны современные границы ареалов видов на территории европейской части России и сопредельных стран (рис. 3).

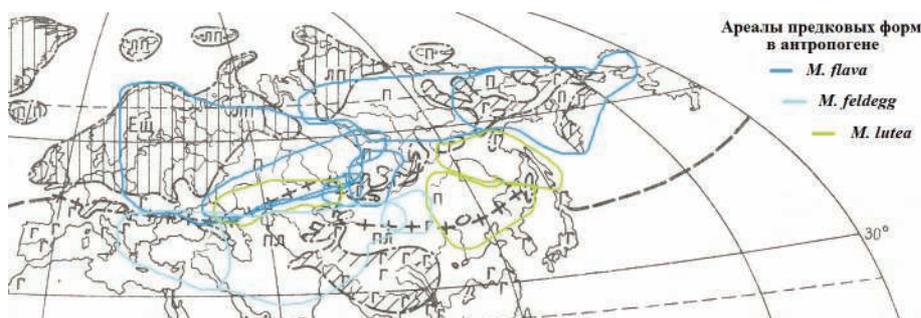


Рис. 2. Схема веерного гибридогенного симпатрического видообразования в политипическом комплексе *Motacilla flava* в антропогене.

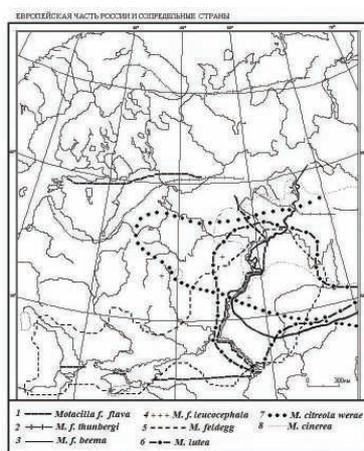


Рис. 3. Границы ареалов форм комплекса “желтых” трясогузок на европейской части России:
1 – *M. f. flava*; 2 – *M. f. thunbergi*; 3 – *M. f. beema*;
4 – *M. f. leucocephala*; 5 – *M. feldegg*; 6 – *M. lutea*;
7 – *M. c. werae*; 8 – *M. cinerea*.

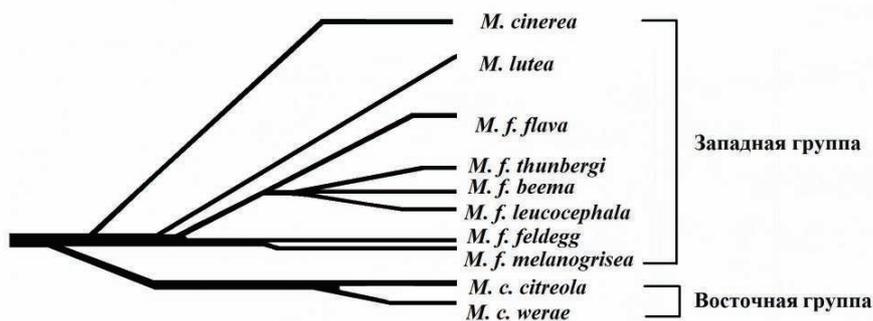


Рис. 4. Предполагаемая схема дивергенции форм политипического комплекса *Motacilla flava* на европейской части России и сопредельных стран.

В результате исследования гнездовой экологии и биологии политипического комплекса “желтых” трясогузок подтверждены 5 форм видového и 3 формы подвидového ранга, встречающиеся в европейской части России, в том числе Волжско-Камском крае. Анализ разнообразия адаптивных стратегий *M. flava* позволил провести реконструкцию микрофилогенеза этой политипической группы. Особенности филогеографии политипического комплекса *M. flava* отражает схема дивергенции форм *M. flava* (рис. 4).

Высокое разнообразие адаптивных стратегий и фенотипов “желтых” трясогузок, а также широкий набор вариантов репродуктивных взаимоотношений отдельных форм (включая явления интерградации, наличие зон межвидовой гибридизации и полную репродуктивную изоляцию в условиях широкой симпатрии) позволяют рассматривать политипический комплекс *M. flava* в качестве эволюционно молодой группы. Авторы благодарят Я.А. Редькина (Зоологический музей МГУ), В.М. Лоскота (ЗИН РАН), В.В. Гричика (Беларусский государственный университет) за поддержку исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Гричик В. В. Феногеография полиморфизма желтых трясогузок в связи с проблемами систематики и генетики комплекса “*Motacilla flava*”. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев: Ин-т зоологии УРСР, 1992. 16 с.
2. Коблик Е. А., Редькин Я. А., Архипов В. Ю. Список птиц Российской Федерации. М.: КМК, 2006. 256 с.
3. Муравьев И. В. Сравнительная экология близкородственных видов на примере рода *Motacilla* L. Автореф. дис. канд. биол. наук. М.: МГПИ, 1997. 17 с.
4. Муравьев И. В. Экология группы “желтых” трясогузок в Среднем Поволжье // Бутурлинский сборник: Матер. III Всерос. Бутурлинских чт. Ульяновск: Корпорация технологий продвижения, 2010. С. 241–252.
5. Плохинский Н. А. Биометрия. М.: Изд-во МГУ, 1970. 367 с.
6. Редькин Я. А. Таксономические отношения форм в эволюционно молодых комплексах птиц на примере рода *Motacilla* L., 1785 (таксономическая ревизия подрода *Budytes*). Автореф. дис. канд. биол. наук. М.: МГУ, 2001. 19 с.
7. Сокал Р. Р. Кластер-анализ и классификация. Предпосылки и направления // Классификация и кластер. М.: Мир, 1980. С. 7–19.
8. Сотников В. Н. Птицы Кировской области и сопредельных территорий. Воробьинообразные. Т. 2. Ч. 1. Киров: ООО “Триада+”, 2006. 448 с.
9. Степанян Л. С. Конспект орнитологической фауны СССР // М.: Наука, 1990. 366 с.
10. Cramp S. The Birds the Western Palaearctic. Oxford: Oxford Univ. Press, 1988. P. 1–1063.