

ЭКОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ГИБРИДОВ «ЖЕЛТЫХ» ТРЯСОГУЗОК

© 2021

Артемяева Е.А., Мищенко А.В.

Ульяновский государственный педагогический университет имени И.Н. Ульянова
(г. Ульяновск, Российская Федерация)

Аннотация. В статье рассматриваются эколого-генетические особенности гибридов «желтых» трясогузок: желтой белоухой трясогузки *Motacilla flava beema* и желтолобой трясогузки *Motacilla lutea*. В настоящее время в зоне контакта близких форм «желтых» трясогузок сформировалась система их пространственного и репродуктивного взаимодействия между собой в условиях широкой симпатрии. Данное взаимодействие проявляется в существовании и поддержании в выборках популяций трех составляющих их генетической системы: генотипов *M. flava*, *M. lutea* и светлоголовой гибридной формы *M. f. beema* × *M. lutea*. Новые полученные данные существенно дополняют представления о внутривидовом взаимодействии трех форм: *M. flava*, *M. lutea* и светлоголовой гибридной формы *M. f. beema* × *M. lutea*. Светлоголовые гибриды *M. f. beema* × *M. lutea* имеют свои специфичные устойчивые признаки на разных уровнях: морфологическом, поведенческом и молекулярно-генетическом как подтверждение существующего в природных популяциях генетического взаимодействия между двумя видами, которое является межвидовым механизмом поддержания их структуры. В зоне контакта *M. flava* и *M. lutea* происходит неограниченная гибридизация данных видов, образуются смешанные пары. При этом происходит обособление светлоголовых гибридных форм с характерным проявлением различных групп признаков: морфологических – окраска оперения головы; генетических – отличающих светлоголовых гибридов от исходных видов (*M. flava* и *M. lutea*). Данное явление может выступать в качестве механизма поддержания целостности видов «желтых» трясогузок – как желтой трясогузки *M. flava*, так и желтолобой трясогузки *M. lutea* – за счет постоянно происходящей межвидовой гибридизации в зонах широкой симпатрии в рамках единого политипического комплекса.

Ключевые слова: птицы; трясогузки; гибриды; популяция; молекулярно-генетический подход; Ульяновская область; Среднее Поволжье.

ECOLOGICAL AND GENETIC CHARACTERISTICS OF «YELLOW» WAGTAIL HYBRIDS

© 2021

Artemyeva E.A., Mishchenko A.V.

Ulyanovsk State Pedagogical University (Ulyanovsk, Russian Federation)

Abstract. The paper examines ecological and genetic characteristics of hybrids of «yellow» wagtails: yellow white-eared wagtail *Motacilla flava beema* and yellow-fronted wagtail *Motacilla lutea*. At present, in the zone of contact between closely related forms of «yellow» wagtails, a system of their spatial and reproductive interaction with each other has been formed under conditions of wide sympatry. This interaction is manifested in the existence and maintenance in the population samples of three components of their genetic system: the genotypes *M. flava*, *M. lutea*, and the light-headed hybrid form *M. f. beema* × *M. lutea*. The new data obtained significantly supplement the understanding of the intraspecific interaction of three forms: *M. flava*, *M. lutea*, and the light-headed hybrid form *M. f. beema* × *M. lutea*. Light-headed hybrids *M. f. beema* × *M. lutea* have their own specific stable characters at different levels: morphological, behavioral, and molecular genetic as confirmation of the genetic interaction existing in natural populations between the two species, which is an interspecies mechanism for maintaining their structure. In the zone of contact between *M. flava* and *M. lutea*, unlimited hybridization of these species occurs and mixed pairs are formed. In this case, the isolation of light-headed hybrid forms with a characteristic manifestation of various groups of characters: morphological – the color of the plumage of the head; genetic – distinguishing light-headed hybrids from the original species (*M. flava* and *M. lutea*). This phenomenon can act as a mechanism for maintaining the integrity of the species of «yellow» wagtails – both the yellow wagtail *M. flava* and the yellow-fronted wagtail *M. lutea* due to the constantly occurring interspecific hybridization in areas of wide sympatry within a single polytypic complex.

Keywords: birds; wagtails; hybrids; population; molecular genetic approach; Ulyanovsk Region; Middle Volga region.

Введение

Скрещивание близких видов желтых трясогузок дает светлоголовую форму гибридов, которая является маркером гибридной зоны в Поволжье. Гибри-

дизация как результат пространственных и репродуктивных взаимоотношений видов в группе «желтых» трясогузок (Passeriformes, Motacillidae) в условиях их совместного обитания в перекрывающихся

областях ареалов остается малоизученной [1, с. 43; 2, с. 183; 3, с. 220; 4, с. 75; 5, р. 886]. Работа посвящена изучению пространственного и репродуктивного взаимодействия видовых форм желтой *Motacilla flava* Linnaeus, 1758 и желтолобой *Motacilla lutea* (S.G. Gmelin, 1774) трясогузок в зоне контакта их популяций. Одним из следствий данного процесса является обнаружение в популяциях светлоголовых гибридов желтой и желтолобой трясогузок. Существует мнение, что желтая трясогузка постепенно «поглощает» желтолобую как вид, который со временем должен исчезнуть вовсе [6, с. 345; 7, с. 168].

Гибридные формы желтой и желтолобой трясогузок имеют сильно осветленную, белесую окраску оперения головы.

Цель исследования: выявление особенностей гибридов желтой *M. flava* и желтолобой *M. lutea* трясогузок в условиях симпатрии с помощью современных методов молекулярной биологии.

Объекты исследования

В течение полевых сезонов 2013–2019 гг. проводились исследования популяций «желтых» трясогузок в областях совместного обитания и гнездования: желтой *M. flava*, белоухой *Motacilla flava beema* (Sykes, 1832) и желтолобой *M. lutea* трясогузок в Среднем Поволжье (Ульяновской области). Модельные площадки расположены на территории ООПТ «Озеро Песчаное» в Чердаклинском районе (Левобережье) и на территории новой перспективной ООПТ «Заливные солонцеватые луга в пойме реки Терешка» в Радищевском районе (Правобережье) Ульяновской области, а также на антропогенно трансформированных территориях [8, с. 93–98; 9, р. 35–40].

Объектами исследования и проведения молекулярно-генетического анализа являются образцы яиц из кладок птиц и зачаточные перья птенцов данных видов.

Материалы и методика исследований

Левобережье. 20.05.2013, окр. р.п. Чердаклы, озеро Песчаное, 3 яйца *M. lutea*; 25.05.2013 г., окр. п. Чердаклы, озеро Песчаное, 3 яйца *M. lutea*; 23.05.2015, окр. п. Чердаклы, озеро Песчаное, 3 яйца *M. lutea*; 07.06.2015, 4 яйца *M. flava*; 07.06.2015, 4 яйца гибридов *M. flava M. lutea*; 21.05.2016, окр. п. Чердаклы, озеро Песчаное, 3 яйца из гнезда № 1 *M. flava*; 21.05.2016, окр. п. Чердаклы, озеро Песчаное, 3 яйца из гнезда № 2 *M. lutea*; 21.05.2016, окр. п. Чердаклы, озеро Песчаное, 3 яйца из гнезда № 3 светлоголовых гибридов *M. f. beema* × *M. lutea*; 21.05.2016, окр. п. Чердаклы, озеро Песчаное, 2 яйца из гнезда № 4 *M. lutea*; 21.05.2016, окр. п. Чердаклы, озеро Песчаное, 4 яйца из гнезда № 5 светлоголового гибрида *M. f. beema* × *M. lutea*; 05.06.2016, окр. п. Чердаклы, озеро Песчаное, 4 птенца (пробы зачатков перьев) из гнезда № 6 *M. flava*; 19.06.2016, окр. п. Чердаклы, озеро Песчаное, 2 яйца из гнезда № 7 (гнездо с перьями в лотке) светлоголовых гибридов *M. f. beema* × *M. lutea*; 19.06.2016, окр. п. Чердаклы, озеро Песчаное, 3 яйца из гнезда № 8 (гнездо с шерстью в лотке) *M. lutea*; 11.05.2017, окр. п. Чердаклы, озеро Песчаное, 2 яйца *M. lutea*; 27.05.2018, окр. п. Чердаклы, озеро Песчаное, 2 яйца *M. flava*.

Правобережье. 11.06.2018, окр. п. Радищево, луга в пойме р. Терешка, гнездо № 1, зачаточные перья от 3-х птенцов желтой трясогузки (3 экз.) *M. flava*; 11.06.2018, окр. п. Радищево, луга в пойме р. Тереш-

ка, гнездо № 2, 2 яйца *M. flava*; 11.06.2018, окр. п. Радищево, луга в пойме р. Терешка, гнездо № 3, зачаточные перья от 2-х птенцов (2 экз.) *M. flava*; 11.06.2018, окр. п. Радищево, луга в пойме р. Терешка, гнездо № 4, зачаточные перья от 2-х птенцов (2 экз.) *M. flava*; 11.06.2018, окр. п. Радищево, луга в пойме р. Терешка, гнездо № 5, зачаточные перья от 2-х птенцов (2 экз.) *M. flava*; 09.06.2019, окр. п. Радищево, луга в пойме р. Терешка, 1-е гнездо, зачаточное перо от птенца *M. flava*; 10.06.2019, окр. п. Радищево, луга в пойме р. Терешка, 2-е гнездо, зачаточное перо от птенца *M. flava*; 10.06.2019, окр. п. Радищево, луга в пойме р. Терешка, 3-е гнездо, зачаточное перо от птенца *M. flava*. Всего исследовано 55 проб (23 пробы *M. flava*; 19 проб *M. lutea*; 13 проб гибридов *M. f. beema* × *M. lutea*) для молекулярно-генетического анализа.

Выделение ДНК из биологических образцов (яйца, перья и пр.)

Материал гомогенизировался с помощью аппарата SpeedMill (Analytik Jena) в лизирующем растворе (содержащим додецилсульфат натрия, 1%) с использованием металлических шариков в течение 10 минут; после чего добавлялась протеаза К (100 мкл, мМ/мл) и проводилась инкубация при температуре +56°C 6 часов. Далее гомогенизат центрифугировался и из полученного супернатанта проводилось выделение ДНК с помощью набора GeneJET Genomic DNA Purification Kit (Thermo Scientific).

Полимеразная цепная реакция

В качестве генетического маркера был выбран митохондриальный ген цитохром оксидазы I (COI). Амплификация осуществлялась с помощью праймеров BirdF1: TTCTCCAACCACAAAGACATTTGGCAC и BirdR1: ACGTGGGAGATAATTCCAAATCCTG (Kerr et al., 2009). При проведении ПЦР применялся следующий состав реакционной смеси (на 20 мкл): буфер (1X), праймеры (по 0,5 мкМ каждого), dNTPs (250 мкМ), taq-полимераза (5 ед.), ДНК-матрица (1 мкл), деионизированная вода (до финального объема). Амплификацию проводили с использованием термоциклера SpeedCycler 2 (Analytik Jena). Параметры полимеразной цепной реакции (ПЦР) были следующими: 5 минут при +94°C, 30 секунд при +94°C, 30 секунд при +52°C и 40 секунд при +72°C (всего 35 циклов). Финальная элонгация длилась 5 минут при +72°C. Далее проводился электрофорез в 1% агарозном геле с целью определения качества проведенной ПЦР, после чего готовился препаративный гель, из которого проводили выделение и очистку интересующего фрагмента (при помощи набора GeneJET Gel Extraction Kit (Thermo Scientific)).

Секвенирование фрагментов и биоинформационная обработка

Полученные ПЦР-продукты (длиной около 600 п.о.) очищали и проводили секвенирующую реакцию с флуоресцентно-мечеными дидеоксинуклеотидами трифосфат (ddNTPs) с последующей очисткой набора терминированных фрагментов. В результате секвенирования полученного фрагмента гена цитохром оксидазы I получали последовательности нуклеотидов, которые подвергали биоинформационной обработке. Анализ и корректировку фрагмента проводили в программе Sequence Scanner 2 software (Life Technologies Corporation) (<https://lifetechnologies.com>).

Выравнивание и построение филогенетических деревьев осуществлялось с использованием пакета программ MEGA 4 (Tamura, Dudley, Nei, and Kumar, 2007). K. Tamura, J. Dudley, M. Nei, S. Kumar (2007) MEGA 4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0. Molecular Biology and Evolution 24:1596-1599. (Publication PDF at <https://kumarylabs.net/publications>).

В программе MEGA 4 построение деревьев осуществлялось методом максимальной экономии (Maximum parsimony) для проверки устойчивости филогенетических конструкций использовался бутстреп-тест. Для сравнения из GenBank были выбраны последовательности *M. alba* (KY754516.1), *M. grandis* (JF499146.1) и *M. tschutschensis* (DQ433818.1) [10, p. 535–543; 11, p. 1–20; 12, p. 565–578; 13, p. 135–146; 14, p. 279–282].

Результаты исследований и их обсуждение

Ранее было показано, что само существование и распространение *M. lutea* напрямую зависит от феномена межвидовой и внутривидовой гибридизации данных форм [6, с. 346; 13, p. 135–146; 14, p. 279–282; 15, p. 744–758], а также некоторыми авторами доказывается подвидовая или расовая природа всех внутривидовых форм *M. flava* [16, p. 1–16; 17, p. 238; 18, p. 140–364; 19, p. 183–195].

Выбранные из GenBank последовательности *M. alba* (KY754516.1), *M. grandis* (JF499146.1) и *M. tschutschensis* (DQ433818.1), которые составляют внешнюю группу для сравнения полученных результатов (рис. 1, 2), подтверждают таксономическую самостоятельность исследуемых форм «желтых» трясогузок.

Светлоголовые гибриды *M. f. beema* × *M. lutea* являются гибридами первого поколения, которые выступают в качестве маркеров гибридных зон взаимодействия видов *M. flava* и *M. lutea* в условиях симпатрии. Необычный внешний вид гибрида – появление четко выраженная белесой окраски головы – фенотипического признака, который не прослеживается ни у одного из родительских таксонов, объясняется комплементарным действием генов пигментов оперения головы – серого фенотипа у *M. flava* и желтого фенотипа у *M. lutea*, что, вероятно, связано с взаимодействием соответствующих аллелей гена окраски оперения головы.

В настоящей работе доказано, что в течение 7–9 лет наблюдений за популяциями «желтых» трясогузок удалось установить, что сравниваемые таксоны *M. flava* и *M. lutea* слабо различаются генетически между собой, при этом особи из левобережной (восточной) (Чердаклы) занимают отдельное положение на дендрограмме и показывают пространственные различия от правобережной (западной) (Радищево) групп популяций (рис. 2). На дендрограмме (рис. 1) показано формирование двух кластеров выборок: гибридная группа, состоящая из особей левобережной (восточной) *M. flava*, левобережной (восточной) *M. lutea* и левобережных (восточных) светлоголовых гибридов *M. f. beema* × *M. lutea*, а также чистой линии левобережной (восточной) *M. lutea*. Внутри гибридной группы хорошо вычлениваются светлоголовые гибриды *M. f. beema* × *M. lutea*, которые связаны как с *M. lutea*, так с *M. flava*. Часть особей *M. lutea* являются метисными и поэтому вошли в кластер гибридной группы, тогда как особи *M. lutea*, составляющие кластер чистой линии, представляют собой более устойчивую группировку. *M. flava* также представлена метисными особями и находится в кластере гибридной группы (рис. 1).

Особь левобережной (восточной) выборки популяций (Чердаклы) и правобережной (западной) выборки популяций (Радищево) таксона *M. flava* хорошо вычлениваются на дендрограмме филогенетических взаимоотношений (рис. 2), показывая пространственные различия двух групп выборок.

Гибридные светлоголовые особи *M. f. beema* × *M. lutea* из левобережной (восточной) выборки (Чердаклы) более близки к особям *M. flava* из правобережной (западной) группы популяций (Радищево) и к особям *M. lutea*, нежели к особям *M. flava* из левобережной (восточной) группы популяций (Чердаклы).

По отношению к желтолобой трясогузке *M. lutea* гибридные светлоголовые особи *M. f. beema* × *M. lutea* показывают гораздо большее генетическое сходство с ней (с преобладанием признаков *M. lutea*), чем с *M. flava*. При этом светлоголовые особи *M. f. beema* × *M. lutea* чаще попадают в общие ветви с особями *M. flava* из западной группы популяций (Радищево), чем из восточной (Чердаклы). Светлоголовые гибриды генетически ближе к желтолобой трясогузке *M. lutea*, нежели к желтой *M. flava*.

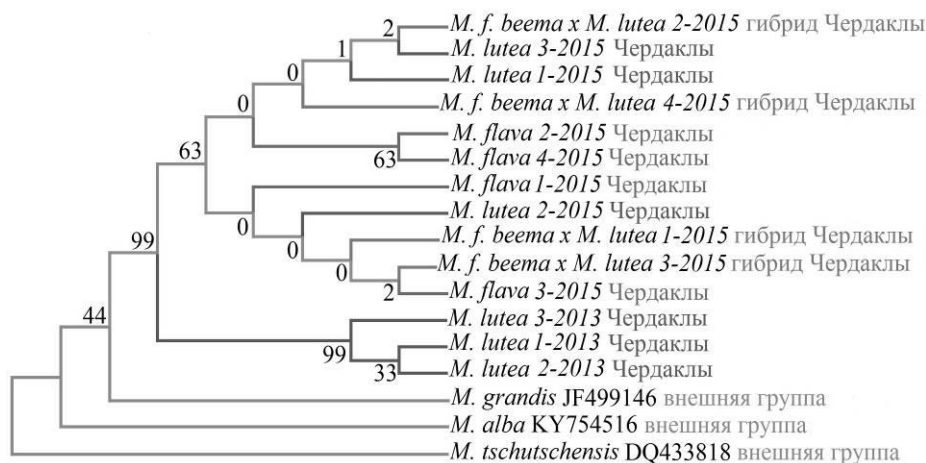


Рисунок 1 – Дендрограмма генетического сходства особей из выборок «желтых» трясогузок (2013–2015 гг.) по цитохрому с-оксидазы I

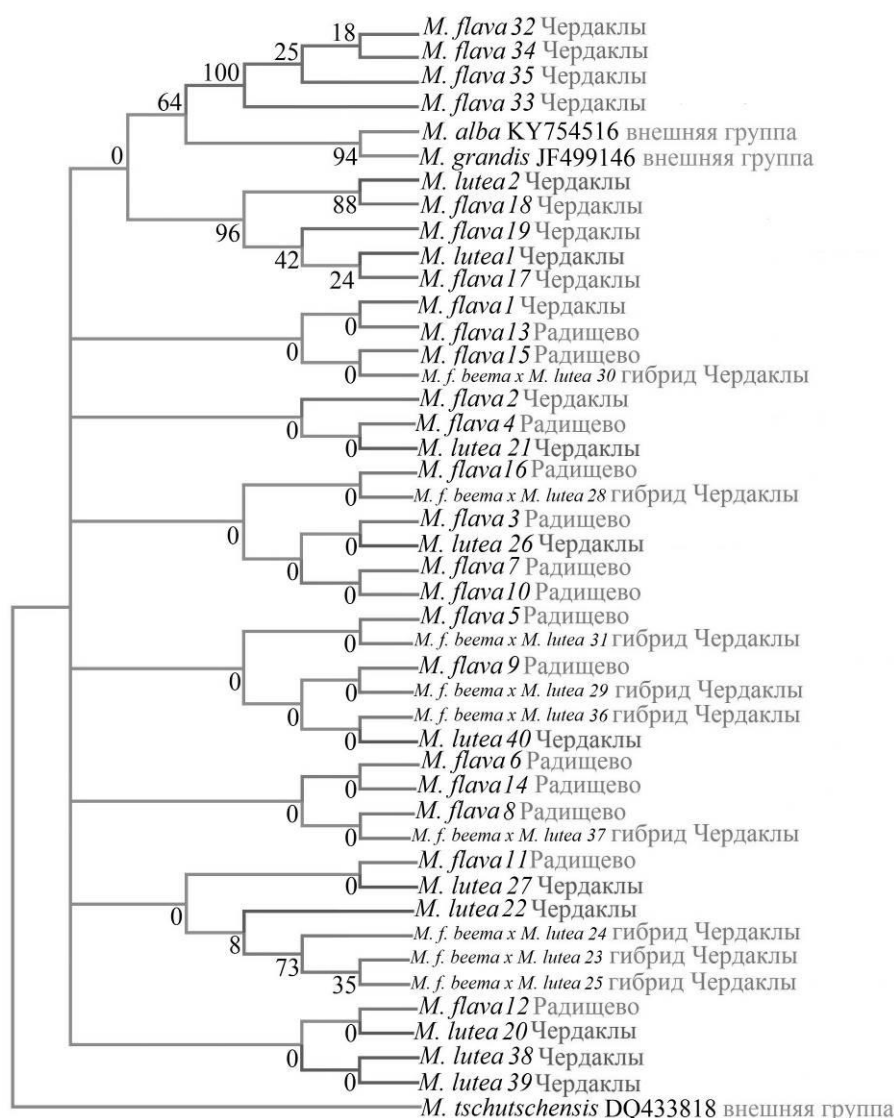


Рисунок 2 – Дендрогрaмма генетического сходства особей из выборок «желтых» трясогузок (2013–2019 гг.) по цитохрому с-оксидазы I

В настоящее время в зоне контакта близких форм «желтых» трясогузок сформировалась система их пространственного и репродуктивного взаимодействия между собой в условиях широкой симпатрии. Данное взаимодействие проявляется в существовании и поддержании в выборках популяций трех составляющих их генетической системы: генотипов *M. flava*, *M. lutea* и светлоголовой гибридной формы *M. f. beema* × *M. lutea*. Особого внимания заслуживает обособление светлоголовых гибридов в отдельный самостоятельный кластер и отдельные ветви объединенных кластеров, связанных с правобережной (западной) группой популяций *M. flava* (рис. 2).

Гибридные формы желтой и желтолобой трясогузок имеют сильно осветленную, белесую окраску оперения головы и морфологически напоминают настоящую белоголовую трясогузку *Motacilla flava leucoccephala* (Przewalski, 1887) – эндемичного, гнездящегося и перелетного подвида, ареал которого связан с Центральной Азией. Одной из причин резкого снижения численности данного подвида за последние 20 лет является его гибридизация с другим подвидом желтой трясогузки – *Motacilla flava beema* Sykes, 1832 [20, с. 236–258]. Однако по ряду признаков светлоголовые гибриды хорошо отличаются от

настоящего подвида *M. f. leucoccephala* [21, с. 37–49; 22, с. 25–36; 23, с. 234–235]. Для «желтых» трясогузок также известны гибриды желтой трясогузки *M. flava* с черноголовой трясогузкой *Motacilla feldegg* Michahelles, 1830 [24, с. 28; 25, с. 15]. Межвидовая гибридизация с изменением границ и расширением границ ареалов исходных форм также актуальна для птиц разных систематических групп [26, с. 645; 27, с. 627; 28, с. 3820; 29, с. 226].

Находки гнезд светлоголовых гибридов

M. f. beema × *M. lutea*

07.06.2015 г. в окрестностях озера Песчаное Чердаклинского района Ульяновской области найдено гнездо светлоголового гибридного самца желтой белоухой трясогузки и самки желтолобой трясогузки *M. f. beema* × *M. lutea* с полной кладкой (n = 6) на центральном участке луга под сухим бустылом подсолнечника. Гнездо прикрыто сверху сухой травой, в неглубокой ямке. В гнезде полная кладка из 6 яиц 6-й степени насиживания (через 5–6 суток вылупятся птенцы). Промеры гнезда (мм): D – 90; d – 50; h – 35; H – 55. Лоток бедный, с конским волосом, стенки гнезда свиты из сухих стеблей злаков. Растительность средняя, разреженная. Параметры яиц (n = 6) (мм): 18,0 × 14,1; 18,0 × 14,5; 18,1 × 14,2; 18,2 × 14,0;

19,2 × 14,1; 18,5 × 14,2. Lim = 18,0–19,2 × 14,0–14,5; M = 18,33 × 14,18. Поверхность скорлупы слабо блестящая. Фон поверхности яйца светло-серо-молочный, рисунок разреженный, серовато-оливковый. Извилистые линии развиты. Яйца мельче и в целом темнее, чем у *M. f. flava* и *M. f. beema*, но крупнее и бледнее, чем у *M. lutea* (в целом, по внешнему облику ближе к *M. lutea*, чем к *M. f. flava* и *M. f. beema*). Выражено широкое темно-бурое сгущение у инфундибулярного конца из мелких темных штриховидных элементов рисунка скорлупы.

21.05.2016 г. в окрестностях озера Песчаное Чердаклинского района Ульяновской области найдено гнездо светлоголового гибридного самца желтой белоухой трясогузки и самки желтолобой трясогузки *M. f. beema* × *M. lutea* с полной кладкой 5 яиц. Гнездо расположено в ямке, в дернине, среди низкой травы, на ровном месте. Сверху гнездо прикрыто сухой травой. Промеры гнезда (мм): D – 75; d – 50; h – 30; H – 45. Состав гнезда: сухие стебли злаков. Выстилка лотка из размочаленных стеблей, мелких корешков и травяной трухи, с вкраплениями шерсти желто-черной – коровы, без конского волоса. Гнездо неглубокое. Параметры яиц (n = 5) (мм): 15,1 × 11,7; 15,7 × 12,0; 14,9 × 12,1; 15,2 × 11,8; 15,3 × 11,9. Lim = 14,9–15,7 × 11,7–12,1; M = 15,24 × 11,90. Поверхность скорлупы матовая. Фон поверхности скорлупы белесый. Рисунок буро-темный, редкий, на инфундибулярном конце сливающийся в сплошное темное пятно (шапку), выражено кольцо. 5-я степень насиживания, не полностью сформированный зародыш (птенец).

21.05.2016 г. в окрестностях озера Песчаное Чердаклинского района Ульяновской области найдено гнездо светлоголового гибридного самца желтой белоухой трясогузки *M. f. beema* × *M. lutea* и самки желтолобой трясогузки *M. lutea* с полной кладкой 6 яиц. Гнездо расположено на ровном месте, в ямке в низком травостое. Сверху прикрыто сухой травой. Промеры гнезда (мм): D – 100; d – 70; h – 45; H – 65. Состав гнезда: сухие стебли злаков. Выстилка лотка довольно пышная, состоящая из мелких стебельков, шерсти домашних животных, с одним пуховым пером болотной совы, конского волоса нет. Гнездо глубокое, в коме земли, плотное. Параметры яиц (n = 6) (мм): 16,9 × 12,5; 16,9 × 12,5; 17,1 × 12,5; 17,1 × 12,1; 17,0 × 12,2; 17,0 × 12,3. Lim = 16,9–17,1 × 12,1–12,5; M = 17,00 × 12,35. Волосной линии нет. Фон поверхности скорлупы серо-оливковый. Рисунок мелкий, почти неразличим с фоном. 5-я степень насиживания, не полностью сформированный зародыш (птенец).

19.06.2016 г. в окрестностях озера Песчаное Чердаклинского района Ульяновской области найдено гнездо светлоголового гибридного самца *M. f. beema* × *M. lutea* и самки желтолобой трясогузки *M. lutea* с полной кладкой 5 яиц. Гнездо расположено на ровном месте, в ямке на участке с низким травостоем. Сверху гнездо прикрыто сухой травой с подветренной стороны, хорошо защищено. Промеры гнезда (мм): D – 105; d – 60; h – 30; H – 45. Состав гнезда: сухие стебли злаков. Выстилка лотка пышная, из шерсти домашних животных. Гнездо глубокое, в коме земли, плотное. Параметры яиц (n = 5) (мм): 16,9 × 13,0; 17,1 × 13,0; 16,0 × 12,5; 17,0 × 13,0; 16,5 × 12,7. Lim = 16,0–17,1 × 12,5–13,0; M = 16,70 × 12,84.

Волосная линия выражена, но смещена, в виде петли. Фон скорлупы яйца серо-молочно-бежевый. Рисунок коричнево-бурый, густой, с довольно крупной пятнистостью. 3–5–6-я степени насиживания, не полностью сформированный зародыш (птенец).

27.05.2018 г. в окрестностях озера Песчаное Чердаклинского района Ульяновской области найдено гнездо светлоголового гибридного самца *M. f. beema* × *M. lutea* и самки желтолобой *M. lutea* на прошлогодней залежи подсолнечника, у края поля, близко к проселочной дороге, идущей вдоль озера Песчаное, с полной кладкой 6 яиц, 5–6-я степени насиживания. Гнездо расположено между рядами сухих бустылов подсолнечника. У присады расположены высокие перекрещенные сухие бустылы. Гнездо расположено на земле под укрытием злаков, рядом с упавшей бустылой. Гнездо мощное, с толстыми стенками (25 мм), утепленное, стенки гнезда состоят из сухих трав и злаков, выстилка лотка состоит из густой светло-серой шерсти овцы. Промеры гнезда (мм): D – 120; d – 70; h – 40; H – 55. Яйца сильно пигментированы, как у желтолобой трясогузки *M. lutea*. У 1-го яйца инфундибулярный конец практически полностью темный, с оттенком коричневого хаки. Развита темно-бурый очень плотный рисунок, сгущающийся в общее темное пятно. Фон скорлупы яйца бежевый. Острый конец яйца светлый. 2-е яйцо – полностью покрыто темным пятнистым густым рисунком равномерно по всей поверхности скорлупы. Параметры яиц (мм): 1-е яйцо – 16,8 × 12,8; 2-е яйцо – 16,9 × 12,9. Lim = 16,8–16,9 × 12,8–12,9; M = 16,85 × 12,85. Обобщенные значения показателей: Lim = 16,52–17,20 × 12,62–13,00; M = 16,82 × 12,82.

Выявленные нетипичные случаи выстилки лотка гнезд связаны с наличием пуха и перьев в подстилке, без добавления конского волоса птицами пристройке гнезда. Нетипичная выстилка лотка гнезд обусловлена присутствием смешанных гнездовых пар: самки желтолобых трясогузок *M. lutea* строят гнезда, свойственные их видовой принадлежности. В случае экстремального сезона размножения происходит вторая кладка (взамен утраченной), кладки сильно растянуты во времени.

Для яиц желтой трясогузки *M. flava* характерны следующие признаки: фон поверхности яйца серовато-бежевый, рисунок густой, плотный, равномерный, коричнево-бурый. Волосная линия развита до половины окружности периметра яйца.

Для яиц желтолобой трясогузки *M. lutea* характерен серовато-оливковый или светло-бежевый с оттенком хаки окраска фона скорлупы яйца. Рисунок поверхности скорлупы яиц плотный, густой, мелкопятнистый, буровато-коричневый. Волосная линия хорошо выражена на инфундибулярном конце.

Светлоголовые гибриды *M. f. beema* × *M. lutea*, в отличие от исходных видов *M. flava* и *M. lutea*, имеют другие особенности окраски фона и рисунка поверхности скорлупы яиц. Фон поверхности яиц серо-молочно-бежевый, светло-серо-молочный или белесый, рисунок разреженный, серовато-оливковый. Яйца мельче и в целом темнее, чем у *M. f. flava* и *M. f. beema*, но крупнее и бледнее, чем у *M. lutea* (в целом, по внешнему облику ближе к *M. lutea*, чем к *M. f. flava* и *M. f. beema*). Иногда выражено широкое темно-бурое сгущение, пятно или кольцо у инфундибулярного конца из мелких темных штриховидных элементов рисунка

ка скорлупы. Волосной линии нет или она смещена, в виде петли. Рисунок коричнево-бурый, густой, с довольно крупной пятнистостью. Иногда развит очень плотный рисунок, сгущающийся на инфундибулярном конце в общее темное пятно.

У желтой *M. flava* и желтолобой *M. lutea* трясогузок хорошо выражены два пика суточной гнездовой активности – утром (с 04:00 до 11:00) и после обеда (с 16:00 до 19:00), с 12:00 до 16:00. Птицы могут отлетать на кормление и отдых к ближайшему водоему. У гибридов желтой белоухой и желтолобой трясогузок *M. f. beema* × *M. lutea*, напротив, ярко выражена сумеречная гнездовая активность (с 20:00 до 24:00). Территориальные самцы активно поют на гнездовом участке в сумерки, после захода солнца. Окраска оперения головы у самцов очень светлая, белесая и в сумерки хорошо заметна издалека. Светлое, белесое оперение головы имеет сигнальное значение. Кроме того, звуковые сигналы светлоголовых гибридов также имеют важное сигнальное значение.

Область пространственного и репродуктивного взаимодействия видов маркирована присутствием светлоголовых гибридов двух исходных видовых форм – желтой *M. flava* и желтолобой *M. lutea* трясогузок. В настоящей работе показано, что на протяжении 9 лет наблюдений за соотношением гнездовых пар в выборках популяций в области контакта двух видов происходит постепенное снижение числа гнездовых пар желтолобой трясогузки и возрастание числа гнездовых пар желтой трясогузки. При этом возрастает число смешанных гнездовых пар желтых белоухих и желтолобых трясогузок. Потомки (самцы) от смешанных гнездовых пар имеют сильно осветленную, белесую окраску головы. Число гнездовых пар гибридных трясогузок также ежегодно нарастает (табл. 1).

Выявлена граница области перекрытия ареалов – области совместного обитания желтой трясогузки *M. flava* и желтолобой трясогузки *M. lutea* на изучаемой территории Поволжья, которая соответствует восточному форпосту зоны взаимодействия видов *M. flava* и *M. lutea* в области их совместного обитания. Область гибридизации поддерживается популяциями желтолобой трясогузки *M. lutea*, получающими постоянный приток особей из сопредельных территорий (Самарской, Оренбургской областей и Казахстана).

Виды «желтых» трясогузок формируют обширную зону симпатрии на территории Поволжья: желтая трясогузка *M. flava*, желтолобая трясогузка *M. lutea* и желтоголовая трясогузка *M. citreola*. Граница показывает область пространственного и репродуктивного взаимодействия данных видов на исследованной территории – области симпатрии между подвидовыми и видовыми формами *M. f. flava*, *M. f. beema* и *M. lutea*. Маркером границы зоны пространственных и репродуктивных симпатрических взаимоотношений видов является появление и накопление в выборках светлоголовых («седоголовых») осо-

бей гибридов от смешанных гнездовых пар – желтой, желтой белоухой и желтолобой трясогузок.

Выявленная картина пространственных и репродуктивных взаимоотношений видов *M. flava* и *M. lutea* указывает на существование западной (правобережной) и восточной (левобережной) групп популяций данных видов. В областях симпатрии (перекрытия ареалов) встречаются популяции, выборки из которых показывают довольно высокий процент смешанных гнездовых пар. Видно, что максимальное число смешанных гнездовых пар (*flava* – *lutea*, *beema* – *lutea*) выявлено в выборках Левобережья (до 70–74%). Минимальное число таких пар отмечено в популяциях Правобережья (до 5–8%). Достаточно четко прослеживается клина (градиент частот смешанных пар в пространстве) в направлении запад – восток. Репродуктивные отношения форм в зоне пространственного контакта характеризуются как зоны интерградации с неограниченной гибридизацией между контактирующими формами *flava* – *lutea*, *beema* – *lutea*, гибридизация которых приводит к появлению светлоголовых гибридов *M. f. beema* × *M. lutea* – своеобразных маркеров этих отношений.

Высокая изменчивость различных признаков, а также широкий набор вариантов репродуктивных взаимоотношений отдельных форм (включая явления интерградации, наличие зон межвидовой гибридизации в условиях широкой симпатрии) позволяют рассматривать группу видов «желтых» трясогузок в качестве эволюционно молодой группы. В результате проведенного исследования фенотипической структуры выборок из западной (правобережной) и восточной (левобережной) популяций получены представления о пространственных и репродуктивных взаимоотношениях видов *M. flava* и *M. lutea* в области симпатрии (Поволжье): определена доля содержания гибридов *M. f. beema* × *M. lutea* в области симпатрии. Видно, что максимальное содержание гибридов в выборках выявлено у «желтых» трясогузок Левобережья (до 17–25%), которые представлены смешанными парами желтой и желтолобой трясогузок. Минимальное содержание гибридов отмечено в выборках «желтых» трясогузок Правобережья (до 10%). Хорошо прослеживается клина (градиент частот гибридов в пространстве) в направлении запад – восток. Выборки «желтых» трясогузок Правобережья отличаются по содержанию гибридных особей от таковых Левобережья. Появление светлоголовых («седоголовых») особей связано с пространственными и репродуктивными взаимоотношениями видов *M. flava* и *M. lutea*, обитающими в пределах исследуемого региона. Выборки «желтых» трясогузок Правобережья имеют минимальное содержание светлоголовых особей – до 0,2–0,8%, тогда как в выборках «желтых» трясогузок Левобережья их содержание достигает 2,5–5%. Явно прослеживается клина (градиент частот) светлоголовых особей в пространстве в направлении запад – восток.

Таблица 1 – Динамика состава гнездовых пар в выборках «желтых» трясогузок в Среднем Поволжье

Год	Число гнездовых пар <i>M. flava</i>	Число гнездовых пар <i>M. lutea</i>	Число смешанных гнездовых пар <i>M. f. beema</i> × <i>M. lutea</i>	Число гнездовых пар светлоголовых гибридов
2012	35%	65%	5%	1%
2015	75%	25%	30%	20%
2018	95%	5%	65%	54%
2019	99%	1%	85%	70%
2020	99,9%	0,1%	99%	95%

Выявлены особенности распределения частот фенотипов в выборках *M. flava* на исследованной территории Поволжья. Клиальная картина изменчивости западных (правобережных) и восточных (левобережных) выборки желтой трясогузки *M. flava* в области пространственных и репродуктивных взаимоотношений видов обусловлена содержанием генотипов и фенотипов особей, которые соответствуют подвидам таксонам *M. flava*. В популяциях желтой трясогузки северной части Правобережья доминируют генотипы и фенотипы *M. f. flava* (от 75% до 100%), в южной части Правобережья их частота достигает 60–70%. В популяциях желтой трясогузки Левобережья преобладают особи *M. f. beema* – от 75% до 95%. Хорошо различаются три группы популяций желтой трясогузки и по содержанию более редких генотипов и фенотипов, которые соответствуют подвидам *M. f. thunbergi* (до 10% в популяциях Левобережья) и гибридам *M. f. beema* × *M. lutea* (до 5% в популяциях Левобережья). В популяциях Правобережья содержание данных подвидов крайне мало численно и не превышает 0,2–0,8%.

Выявлены особенности распределения частот фенотипов в выборках *M. lutea* на исследованной территории Поволжья. Клиальная картина изменчивости западных (правобережных) и восточных (левобережных) выборки желтой трясогузки *M. flava* в области пространственных и репродуктивных взаимоотношений видов обусловлена содержанием генотипов и фенотипов особей, которые соответствуют гибридам желтолобой трясогузки *M. lutea* с подвидами желтой трясогузки *M. flava*. Состав выборки желтолобой трясогузки Правобережья и Левобережья хорошо различается по содержанию генотипов и фенотипов особей, которые соответствуют чистым линиям и гибридам *M. lutea* с разными подвидами желтой трясогузки *M. flava*. Выборки желтолобой трясогузки *M. lutea* Правобережья характеризуются максимальными частотами особей чистой линии *M. lutea* (до 90–100%). В выборках желтолобой трясогузки Левобережья преобладают гибридные особи – гибриды *lutea* – *flava* (до 50%) и гибриды *lutea* – *beema* (до 45%). В северных правобережных выборках *M. lutea* частоты гибридных особей *lutea* – *flava* и *lutea* – *beema* не превышают 15%, в южных популяциях *M. lutea* частоты гибридных особей *lutea* – *flava* не превышают 15%, а *lutea* – *beema* – 10%.

Выводы

В статье обоснован эколого-генетический подход в изучении гибридов «желтых» трясогузок и дана картина формирования популяционной структуры изучаемых видов на территории исследуемого региона.

Таким образом, существующие точки зрения на таксономическую структуру политипического комплекса «желтых» трясогузок, которые прежде строились преимущественно на основании морфологических признаков (прежде всего, морфометрических показателей и окраски оперения самцов в брачный период, др.), в настоящее время существенно дополнены проведенными молекулярно-генетическими и биоэкологическими исследованиями.

Новые полученные данные существенно дополняют представления о внутривидовом взаимодействии трех форм: *M. flava*, *M. lutea* и светлоголовой гибридной формы *M. f. beema* × *M. lutea*. Гибридная

форма *M. f. beema* × *M. lutea* лишь подчеркивает своеобразие как *M. flava*, так и *M. lutea*. Более того, светлоголовые гибриды являются своеобразным «мостиком» между ними, имея при этом свои специфичные устойчивые признаки на разных уровнях: морфологическом, поведенческом и молекулярно-генетическом – как подтверждение существующего в природных популяциях генетического взаимодействия между двумя видами, которое является межвидовым механизмом поддержания их структуры.

В зоне контакта *M. flava* и *M. lutea* происходит неограниченная гибридизация данных видов, образуются смешанные пары.

При этом происходит обособление светлоголовых гибридных форм с характерным проявлением различных групп признаков: морфологических – окраска оперения головы; генетических – отличающих светлоголовых гибридов от исходных видов (*M. flava* и *M. lutea*). Данное явление может выступать в качестве механизма поддержания целостности видов «желтых» трясогузок – как желтой трясогузки *M. flava*, так и желтолобой трясогузки *M. lutea* – за счет постоянно происходящей межвидовой гибридизации в зонах широкой симпатрии в рамках единого политипического комплекса.

Список литературы:

1. Федорович Ф.Ф. Звери и птицы Пензенской губернии // Труды Пензенского общества любителей естествознания. Вып. 2. Пенза, 1915. С. 41–45.
2. Артоболевский В.М. Материалы к познанию птиц юго-востока Пензенской губернии // Бюллетень МОИП. Новая сер. отд. биол. 1924. Т. XXXII, вып. 1–2. С. 162–193.
3. Дементьев Г.П. Воробьиные. Птицы СССР (Полный определитель птиц СССР С.А. Бутурлина и Г.П. Дементьева). Т. 4. М., Л.: Изд-во КОИЗ, 1937. 334 с.
4. Дементьев Г.П. Дополнение к томам I–IV «Полного определителя птиц СССР» // Бутурлин С.А., Дементьев Г.П. Полный определитель птиц СССР. Т. 5. М., Л.: КОИЗ, 1941. С. 12–95.
5. Cramp S. The birds the Western Palaearctic. Oxford Univ. Press, 1988. 1063 p.
6. Сотников В.Н. Птицы Кировской области и сопредельных территорий. Воробьинообразные. Т. 2, ч. 1. Киров: ООО «Триада+», 2006. 448 с.
7. Завьялов Е.В., Табачишин В.Г., Якушев Н.Н., Мосолова Е.Ю., Шляхтин Г.В., Кошкин В.А., Хучраев С.О., Угольников К.В. Птицы севера Нижнего Поволжья: в 5 кн. Кн. IV. Состав орнитофауны / под ред. Е.В. Завьялова. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 2009. 268 с.
8. Артемьева Е.А., Калинина Д.А. К геохимии гнездопригодных биотопов наземногнездящихся птиц воробьинообразных птиц (Aves, Passeriformes) в Ульяновской области (Среднее Поволжье) // Экология урбанизированных территорий. 2019. № 1. С. 93–98. DOI: 10.24411/1816-1863-2019-11093.
9. Ferlini F., Artemyeva E.A. The Gmelin's wagtail *Motacilla lutea*: breeding range, migratory movements and wintering range // Rivista Italiana di Ornitologia. Research in Ornithology. 2020. Vol. 90, № 2. P. 3–50. DOI: 10.4081/rio.2020.435.
10. Kerr K.C.R., Stoeckle M.Y., Dove C.J., Weigt L.A., Francis C.M., Hebert P.D.N. Comprehensive DNA barcode coverage of North American birds // Molecular Ecology Notes. 2007. Vol. 7. P. 535–543.
11. Kerr K.C., Birks S.M., Kalyakin M.V., Red'kin Y.A., Koblik E.A., Hebert P.D. Filling the gap – COI barcode

resolution in eastern Palearctic birds // *Frontiers in Zoology*. 2009. Vol. 6. DOI: 10.1186/1742-9994-6-29.

12. Johnsen A., Rindal E., Ericson P.G.P., Zuccon D., Kerr K.C.R., Stoeckle M.Y., Lifjeld D. DNA barcoding of Scandinavian birds reveals divergent lineages in trans-Atlantic species // *Journal of Ornithology*. 2010. Vol. 151. P. 565–578. DOI: 10.1007/s10336-009-0490-3.

13. Artemieva E.A., Mishchenko A.V., Makarov D.K. Divergence of populations of yellow wagtail, *Motacilla flava*, and citrine wagtail, *Motacilla citreola* (Motacillidae, Passeriformes), in the Middle Volga of Russia // *Vestnik Zoologii*. 2016. Vol. 50 (2). P. 135–146. DOI: 10.1515/vzoo-2016-0016.

14. Artemieva E.A., Mishchenko A.V., Makarov D.K. Genetic divergence of the species of the yellow wagtails group (Motacillidae, Passeriformes) in European territory of Russia // *Vestnik Zoologii*. 2016. Vol. 50 (2). P. 279–282. DOI: 10.1515/vzoo-2016-0034.

15. Pavlova A., Zink R., Drovetski S.V., Red'kin Y., Rohwer S.A. Phylogeographic patterns in *Motacilla flava* and *Motacilla citreola*: species limits and populations history // *The Auk*. 2003. Vol. 120 (3). P. 744–758.

16. Alström P., Ödeen A. Incongruence between mitochondrial DNA, nuclear DNA and non-molecular data in the avian genus *Motacilla*: implications for estimates of species phylogenies / ed. P. Alström. *Species Limits and Systematics in Some Passerine Birds*. Uppsala University, 2002.

17. Alström P., Mild K. Pipits & wagtails of Europe, Asia and North America: identification and systematics. London: Helm, 2003. 496 p.

18. Alström P., Jönsson K.A., Fjeldså J., Ödeen A., Ericson P.G.P., Irestedt M. Dramatic niche shifts and morphological change in two insular bird species // *Royal Society Open Science*. 2015. Vol. 2. DOI: 10.1098/rsos.140364.

19. Harris R.B., Alström P., Ödeen A., Leaché A.D. Discordance between genomic divergence and phenotypic variation in a rapidly evolving avian genus (*Motacilla*) // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2018. Vol. 120. P. 183–195. DOI: 10.1016/j.ympev.2017.11.020.

20. Баранов А.А. Птицы Алтай-Саянского Экорегиона: пространственно-временная динамика биоразнообразия: монография. Красноярск: Красноярский государственный педагогический университет им. В.П. Астафьева, 2012. 464 с.

21. Артемяева Е.А., Муравьев И.В. Симпатрия «желтых» трясогузок (Passeriformes, Motacillidae, Motacillinae): география, экология, эволюция: монография: в 2 ч. Ч. 1. География и экология видов. 2-е изд., стер. М.: Флинта, 2013. 223 с.

22. Муравьев И.В., Артемяева Е.А. Симпатрия «желтых» трясогузок (Passeriformes, Motacillidae, Motacillinae): география, экология, эволюция: монография: в 2 ч. Ч. 2. Гнездовая биология видов. 2-е изд., стер. М.: Флинта, 2013. 319 с.

23. Sundev G., Leahy C. *Birds of Mongolia helm field guides*. London, 2019. 710 p.

24. Ferlini F. Evolution of the breeding range of the Black-headed Yellow Wagtail (*Motacilla flava feldegg*) // *Rivista Italiana di Ornitologia – Research in Ornithology*. 2016. Vol. 86 (1). P. 3–38. DOI: 10.4081/rio.2016.303.

25. Ferlini F. Evoluzione dell'areale riproduttivo della Cutrettola «italiana» *Motacilla flava cinereocapilla* // *Rivista Italiana di Ornitologia – Research in Ornithology*. 2015. Vol. 85 (2). P. 3–18. DOI: 10.4081/rio.2015.212.

26. Zink R.M., Rohwer S., Andreev A.V., Dittmann D.L. Trans-Beringia comparisons of mitochondrial DNA differentiation in Birds // *Condor*. 1995. Vol. 97. P. 639–649.

27. Rheindt F.E., Edwards S.V. Genetic introgression: an integral but neglected component of speciation in birds // *The Auk*. 2011. Vol. 128 (4). P. 620–632. DOI: 10.1525/auk.2011.128.4.620.

28. Hermansen J.S., Saether S.A., Elgvin T.O., Borge T., Hjelte E., Saetre G.-P. Hybrid speciation in sparrows I: phenotypic intermediacy, genetic admixture and barriers to gene flow // *Molecular Ecology*. 2011. Vol. 20 (18). P. 3812–3822. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2011.05183.x.

29. Lamichhaney S., Fan H., Webster M.T., Andersson L., Grant R.B., Grant P.R. Rapid hybrid speciation in Darwin's finches // *Science*. 2018. Vol. 359 (6372). P. 224–228. DOI: 10.1126/science.aao4593.

Информация об авторе(-ах):	Information about the author(-s):
<p>Артемяева Елена Александровна, доктор биологических наук, профессор кафедры географии и экологии; Ульяновский государственный педагогический университет имени И.Н. Ульянова (г. Ульяновск, Российская Федерация). E-mail: hart5590@gmail.com.</p> <p>Мищенко Андрей Владимирович, кандидат биологических наук, доцент кафедры географии и экологии; Ульяновский государственный педагогический университет имени И.Н. Ульянова (г. Ульяновск, Российская Федерация). E-mail: a.misch@mail.ru.</p>	<p>Artemyeva Elena Alexandrovna, doctor of biological sciences, professor of Geography and Ecology Department; Ulyanovsk State Pedagogical University (Ulyanovsk, Russian Federation). E-mail: hart5590@gmail.com.</p> <p>Mishchenko Andrey Vladimirovich, candidate of biological sciences, associate professor of Geography and Ecology Department; Ulyanovsk State Pedagogical University (Ulyanovsk, Russian Federation). E-mail: a.misch@mail.ru.</p>

Для цитирования:

Артемяева Е.А., Мищенко А.В. Эколого-генетические особенности гибридов «желтых» трясогузок // Самарский научный вестник. 2021. Т. 10, № 2. С. 10–17. DOI: 10.17816/snv2021102101.