

УДК: 598.2 : 598.829

СИМПАТРИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ФОРМ В ЭВОЛЮЦИОННО МОЛОДОМ КОМПЛЕКСЕ «ЖЕЛТЫХ» ТРЯСОГУЗОК (PASSERIFORMES, MOTACILLIDAE, MOTACILLINAE)¹

**И.В. Муравьев,
Е.А. Артемьева**

Ульяновский государственный педагогический университет
им. И.Н. Ульянова, Россия, 432700,
г. Ульяновск, пл. 100-летия
со дня рождения В.И. Ленина, 4

E-mail: pliska58@mail.ru;
hart5590@gmail.com

Дифференциация форм «желтых» трясогузок в пространстве ареала отражает симпатрические механизмы видообразования и является результатом микроэволюции группы – политипического комплекса *Motacilla flava* L.

Ключевые слова: популяция, вид, ареал, микроэволюция, симпатрическое видообразование, птицы, «желтые» трясогузки.

Введение

«Желтые» трясогузки как молодая группа сложилась в интразональной среде Северной Палеарктики в условиях криостепей (тундростепей), или холодных степей. Начиная с конца ледникового периода, когда обширные территории криостепей стали заполняться массивами тайги, началась активная дифференциация экологических ниш «желтых» трясогузок, которая, в конечном счете, привела к формированию их довольно широкого спектра. При этом сохранилось экологическое своеобразие «желтых» трясогузок как фоновой группы интразональных ценозов в различных природных зонах, от тундры и высокогорий до степей и полупустынь. Этот процесс происходил на фоне бурного видообразования, результатом которого является сложный политипический комплекс форм видового и подвидового ранга «желтых» трясогузок. Однако для того, чтобы понять направления и механизмы их микроэволюции, необходимо обратиться к исследованиям особенностей популяционной экологии группы и истории формирования ландшафтов, которые она населяет.

Установление родственных связей низших таксонов воробьинообразных птиц, а также пространственных и репродуктивных взаимоотношений форм представляется наиболее эффективным на основе комплексного подхода, сочетающего оценку данных морфологии на основе фенотипического анализа популяций с последующим подтверждением ДНК-анализа [1] и на основе метода феноекологии [2, 3], а также палеогеографии формирования экологических ниш. Работа посвящена выявлению адаптивных стратегий в условиях симпатрии и выяснению закономерностей микроэволюции форм политипического комплекса на примере группы «желтых» трясогузок.

Цель работы: изучение закономерностей микроэволюции «желтых» трясогузок в пространстве исторического и современного ареала группы, выявления экологических связей и пространственных взаимоотношений форм политипического комплекса «желтых» трясогузок.

Объект и методы исследования

Среди наиболее дискуссионных в таксономическом плане группировок воробьинообразных птиц особое место занимает политипический комплекс *Motacilla flava* in sensu lato [4, 5]. Формам этой группировки присуща чрезвычайно сложная индивидуальная и географическая изменчивость. Для выяснения реальных родственных связей внутри группы предпринята попытка нового рассмотрения ситуации на основе комплексного подхода, сочетающего оценку изменчивости признаков фенотипов и пространственно-временного их распределения, на основе синтеза концепции экологической ниши и метода феноекологии.

В качестве объекта исследования выбрана группа «желтых» трясогузок подрода *Budytes* Guw. 1817, in sensu lato, так как: морфолого-экологические характеристики являются

¹ Данная работа выполнена при поддержке регионального гранта РФФИ Поволжье № 09-04-97012-р_поволжье_а.



типowymi для рода *Motacilla* и семейства Motacillidae) [6, 7]; достаточно многочисленные виды в природе, что позволяет организовать многочисленные популяционные сборы; полиморфные виды, к настоящему времени описано более 20 видовых и внутривидовых форм [1, 8]; обитают в крайне разнообразных эколого-географических условиях, транспалеарктическая политипическая группа. Исследуемые виды группы «желтых» трясогузок представлены выборками из различных областей ареала. Использован музейный материал Зоологического института РАН (г. С.-Петербург) – 350 экз., Зоологического музея МГУ (г. Москва) – 1100 экз., Зоологического музея СГУ (г. Саратов) – 85 экз., Кировского государственного краеведческого музея – 103 экз., Пензенского государственного краеведческого музея – 20 экз., Краеведческий музей г. Сердобска Пензенской области – 1 экз., а также материалы полевых исследований 1978–2011 гг. (1300 экз.), из которых 230 экз. были окольцованы. Общий объем исследованного материала составляет 2959 экз.

Работа выполнена с использованием следующих методов: картирование фенотипов трясогузок и точек гнездования; сбор и определение беспозвоночных (кормовых объектов) проводились по стандартным методикам; оригинальная методика по определению цветности скорлупы яиц на основе спиртово-кислой среды с использованием биохимического анализа и фотоколориметрического метода [6, 7, 9]. Наряду с этим в исследовании сравнительной экологии близкородственных видов «желтых» трясогузок было использовано кольцевание, мечение цветными кольцами, изучение рациона питания птенцов и взрослых особей, а также обрабатывались полученные сонограммы записей голосов названной группы птиц [6].

Результаты и их обсуждение

В результате исследования проведен анализ признаков гнездовой стратегии и экологических ниш данной группы видов птиц и показано, что адаптивная стратегия – это единая биоэкологическая система признаков, которая характеризует особенности ландшафтно-географического распространения и микрофилогенеза представленной группы «желтых» трясогузок. К данной системе относятся следующие таксономически значимые признаки гнездовой стратегии (биологии и экологии), определяющие конфигурацию экологической ниши «желтых» трясогузок: оологические и нидологические исследования; использование пространства: индивидуальные участки и территориальность (индивидуальные территории, групповые поселения на уровне вида и подвидовых форм, межвидовые поселения, коммуникативные особенности звуковых (акустических) сигналов); способ использования гнездопригодного пространства; стратегия кормодобывания: стратегия «искателей»; специализированность и неспециализированность (видоспецифичность трофических взаимоотношений); тактика добывания пищи и рациона питания птенцов; оптимальное использование «пятнистой» гнездопригодной и кормовой среды и участков; поиск, выбор и способы сбора кормовых объектов и добывания пищи; выбор гнездового участка; выбор кормовых объектов; выбор биотопа гнездования.

Результаты показывают историческое изменение экологических ниш большинства форм политипического комплекса *M. flava* по биоэкологическим характеристикам гнездовой стратегии на протяжении палеогена-неогена и антропогена, когда происходило формирование и экологическая дифференциация группы «желтых» трясогузок. При этом наблюдается частичное перекрытие экологических ниш рассматриваемых видов, что отражает их общий характер происхождения в результате симпатрии. Отмечен исторический характер признаков экологических ниш в широтном и долготном направлениях (выбор гнездового участка; выбор кормовых объектов; выбор биотопа гнездования; особенности коммуникативных звуковых сигналов), которые связаны с географическим паттерном распространения основных фенотипов этой группы. Выявлено 8 типов экологических ниш, связанных с основными фенотипами западного комплекса (*flava*, (с подвидами *thumbergi*, *beema*), *lutea*, *feldegg*, *cinerea*) и восточного комплекса (*citreola* (с подвидам *vera*)) рассматриваемой группы, встречающихся в Поволжье, которые маркируют 5 видовых форм и 3 подвидовых формы *M. flava* в разных областях ареалов представителей западного и восточного комплекса форм видовой ранга, которые были подтверждены с помощью анализа митохондриальной ДНК [1]. История формирования ландшафтов и дифференциация экологических ниш «желтых» трясогузок в геологическом прошлом Северной Палеарктики (в том числе и Поволжья) (описание рельефа и климата дано по З.В. Дашкевич [10]).

Палеогеновый период. В течение палеогенового периода рельеф Северной Евразии, в том числе и Поволжья, не был контрастным. В олигоцене увеличились площади низменных равнин как за счет регрессии морей и обнажения первичных морских равнин, так и за счет формирования аккумулятивных равнин с густой гидрографической сетью, обилием озер и болот. Произошло увеличение площадей различных плато, низкогорий на палеозойском складчатом основании. Господство показателей теплого и влажного климата даже на широтах современного уме-

ренного климата (55-65° с. ш.) повлекло развитие ценозов пышных хвойно-широколиственных листопадных лесов с некоторыми субтропическими и тропическими элементами и сосной, пихтой, дубом, липой, кленом, березой, ольхой, ивой, др. В аридных зонах формировались саванновые группировки. Предковые формы группы «желтых» трясогузок исходно были связаны с лесными и болотно-лесными ландшафтами, занимали экологические ниши лесов и болот, сырых заливных лугов, речных пойм, по которым происходило распространение представителей видов этой группы птиц. В дальневосточных районах до сих пор сохранились многие позднемиоценовые реликты, например, древесная трясогузка *Dendronanthus indicus* Gm.

На территории Средней Европы и средней полосы Европейской части России, в Поволжье господствовал растительный покров с преобладанием вечнозеленых элементов мезофильной лесной флоры. Большая часть Западной и Южной Европы, Юго-Восточная Европа, Кавказ, юг Русской равнины, Южный Урал, Приморье находились под влиянием равномерно-теплого, влажного климата субтропического типа, здесь господствовали вечнозеленые леса тропического облика с участием дубов, каштанов, др. В районах горного рельефа проявлялась вертикальная поясность. В данном типе ландшафта обитал предок горной трясогузки *M. cinerea* Tunst. На территории Юго-Западной Европы, Передней и Средней Азии, Южного Казахстана, Центральной Азии простирался аридный пояс. В этом поясе господствовали ландшафты саваннового типа с разреженным ксерофитизированным растительным покровом на междуречьях и галерейными лесами и оазисами в речных долинах в сочетании с ксерофитизированной травяно-кустарничковой растительностью из злаков, маревых, эфедры. Во многих районах аридного пояса, в том числе и средиземноморских районах, пограничных с гумидными зонами, растительный покров имел характер ксерофитных редколесий с парковым древостоем. В данном типе ландшафтов обитали предковые формы черноголовой и желтолобой трясогузок *M. feldegg* Michelles и *M. lutea* (S.G. Gmelin).

Таков набор и размещение ландшафтных зон и связанных с ними экологических ниш предковых форм «желтых» трясогузок в палеогеновой Евразии. Для олигоцена характерны сглаженный рельеф Северной Евразии, глубокое взаимопроникновение элементов различных ландшафтных зон, отсутствие четких границ между ними, наличие широких переходных территорий, что могло за собой повлечь формирование широких зон гибридизации различных фенотипов «желтых» трясогузок, пестрая палитра которых явилась мощным плацдармом для возникновения их видового и подвидового разнообразия на фоне некоторого похолодания климата и усиления позиции бореальных хвойных (темнохвойных) лесов в Южной и Северо-Восточной Сибири. В аридном поясе происходила дальнейшая ксерофитизация растительного покрова, что вызвало расхождение путей развития и обособления предков черноголовой и желтолобой трясогузок. Предковая экологическая ниша – прототип экологической ниши «желтых» трясогузок – луга и заболоченные поймы рек в лесных долинах, питание околородными и лесными видами насекомых. Здесь происходило формирование характерного облика этих птиц: слегка удлиненное тело с зеленой окраской спинной и желтой окраской брюшной сторон (камуфляж на фоне пестрых лугов с преобладанием растений с желтой окраской цветков и соцветий), при этом окраска головы самцов в брачный период у разных форм различна, что должно было поддерживать ассортативное скрещивание определенных фенотипов на определенных территориях; достаточно длинные ноги с удлиненными и широко расставленными пальцами, что облегчает хождение по топким местам и вязким или каменистым отмелям водоемов, длинный покачивающийся хвост, как средство удержания равновесия над водой и топями, а также дистанционного общения особей («флажок»).

Неогеновый период. Характеризуется активной дифференциацией рельефа в Северной Евразии от высоких плато и плоскогорий до сильно пересеченных высокогорий со сложными системами хребтов и межгорных котловин, образование альпийско-гималайского горного пояса, что приблизило картину макрорельефа Северной Евразии и Поволжья к современному облику, отличаясь от него лишь в деталях. Климат неогенового периода характеризуется похолоданием, распространившимся от высоких широт, усиливавшимся от миоцена к концу плиоцена и сопровождавшимся появлением ледовитых высокоширотных морей; обострением контрастов климата между высокими и низкими широтами и возрастанием аридности внутриконтинентальных районов.

В конце плиоцена возникли зоны холодного и умеренно-холодного климата, получили развитие горные оледенения, зарождались ледниковые покровы, в высоких широтах появились ледовитые моря, произошла дифференциация пустынь. Все это повлекло резкую дифференциацию экологических ниш группы «желтых» трясогузок, дифференциацию их экологических групп, вызванных дифференциацией условий среды. От предковой формы желтоголовой трясогузки обособились формы, давшие начало формам *M. lutea* в западных и *M. flavissima* в северо-западных областях (остров Великобритания, др.) Северной Евразии, появились предки юго-



восточных форм *M. macronyx* и *M. taiwana*, для всех перечисленных форм характерен общий фенотип с зелено-желтой окраской верха головы, который считается более примитивным. На северо-востоке Евразии обособился предок формы *M. tschitschensis*. В зонах умеренно-теплого и умеренно-влажного климата появляется и в конце периода широко распространяется новый зональный тип ландшафтов – тайга, которая, вероятно, имеет горное южно-сибирское происхождение как проявление вертикальной поясности. По мере ухудшения климата тайга «спустилась» с гор на равнины по поймам рек и сформировала особую ландшафтную (природную) зону. В конце плиоцена таежные ландшафты уже занимали обширные пространства северной Евразии. Вместе с таежными элементами в условиях высокогорий Сибири обособился предок формы *M. citreola*.

На рубеже плиоцена и антропогена в высоких широтах в окружении периодически замерзавших морей возникли первые элементы арктической и тундровой биоты, вычленившиеся из ландшафтов тургайских лесов и лесных болот, вероятно, начало этого процесса связано с Берингийской областью. С этим процессом связано последующее обособление предков форм *M. tschutschensis plexa* и *M. tschutschensis simillima*. Отражением процесса похолодания и увеличения засушливости климата во внутриконтинентальных районах умеренного пояса можно считать и вычленение травянистых ценозов степного типа. Степной тип ландшафтов, как и таежный, имеет неогеновый возраст. В неогене происходил процесс «великого остепнения равнин», наиболее отчетливо проявившийся в Северной Евразии, но неогеновые степи были облесены в большей степени, чем современные. В условиях дифференциации неогеновых степей обособились предки формы *M. flava flava*, изначально обитавшие на остепненных участках и суходольных лугах речных пойм.

Ландшафты степного типа формировались на внутриконтинентальных равнинах умеренного пояса в условиях умеренно-аридного климата. В районах аридного и экстрааридного климата в процессе прогрессирующего усиления засушливости климата, затронувшего и умеренные широты, формировались ландшафты полупустынь и пустынь с разреженным растительным покровом, господством ксерофильной травяно-кустарничковой растительности, где обособились предки форм черноголовой трясогузки *M. feldegg feldegg* и *M. feldegg melanogrisea*. Ландшафтная дифференциация происходила не только на равнинах, но и в горах. В соответствии с активным ростом гор интенсивно формировалась вертикальная поясность горных ландшафтов; при этом возникали специфические формации растительного покрова высокого пояса гор, отсутствующие на равнинах, – формации нагорных ксерофитов, альпийские луга, формации гольцов, нагорные степи, высокогорные пустыни, др. В данных условиях обособились предки форм *M. iberiae*, *M. cinereocapilla*, *M. zaisanensis*, *M. leucocephala*, *M. pygmaea*, *M. angarensis*. В неогеновый период группа «желтых» трясогузок испытывает резкую дифференциацию экологических ниш в соответствии с дифференциацией ландшафтов Северной Евразии. Процесс остепнения равнин, приведший к увеличению площади открытых ландшафтов и уменьшению облесенности аридных зон в целом вследствие возрастания сухости климата вызвал бурную эволюцию экологических ниш «желтых» трясогузок как группы открытых пространств, роль которой к концу плиоцена стала все более возрастать.

Антропогенный (четвертичный) период. В антропогене продолжали углубляться контрасты рельефа в Северной Евразии, Поволжье. В течение плейстоцена изменения климата имели ярко выраженный ритмичный характер, усилились похолодание и аридизация. Наиболее важным следствием изменений климата, оказавшим существенное влияние на облик ландшафта, были оледенения. Однако арктические районы, вследствие сухости климата были «сухими», не испытывали покровного оледенения, представляли собой огромные пространства криостепей – холодных степей. Под влиянием процесса похолодания климата и оледенений в высоких и умеренных широтах на участках, свободных от ледниковых покровов, скованных мерзлотой, в непосредственной близости от края ледников формировалась биота арктического и тундрового типа (например, в Берингии и многих районах Восточной Сибири). В высокогорных областях по мере роста гор и в периоды снижения снеговой границы активно формировалась биота нивального и альпийского пояса. Многие теплолюбивые элементы вымерли или мигрировали из одних районов в другие, менее холодные, что вызвало смешение фаунистических элементов разных районов. Особенно активно такое смешение происходило в ледниковые эпохи, могли смешиваться элементы тундровой, арктической и альпийской фауны.

В плейстоцене возникли новые типы ландшафтных зон (арктическая и тундровая), в умеренном поясе возросла роль монодоминантных ценозов еловых, сосновых и лиственных лесов. Существенно обеднела биота хвойно-широколиственных и широколиственных лесов в районах непосредственного развития ледников и перигляциальных зон, где образовались рефугиумы биоты, покинувшей под влиянием оледенений и сдвига зон свои первоначальные места обитания на Кавказе, в Поволжье, дельте р. Волги, в Приморье, др. С этим процессом была свя-

зана дальнейшая дифференциация форм *M. cinerea* на *M. c. cinerea* (Кавказ), *M. c. melanope* (Поволжье и Урал до Охотского моря), *M. c. robusta* (Приморье, Сахалин, Камчатка, Курилы). Происходили далекие миграции фаунистических элементов под влиянием оледенений и обмен ими между отдельными континентами (проникновение из Евразии в Африку через просторы Азии и Гибралтар).

В соответствии с наибольшей изменчивостью ландшафтов Северной Евразии, здесь происходило активное видообразование. В результате резкой дифференциации рельефа и ландшафтов возросла роль географической изоляции в формировании популяционных групп фенотипов «желтых» трясогузок в Северной Евразии и Поволжье. Дальнейшее асортативное скрещивание в условиях изоляции привело к обособлению основных форм «желтых» трясогузок, каждая из которых заняла видоспецифичную экологическую нишу. На северо-востоке обособились подвиговые формы *M. tscutscensis* – *plexa*, *simillima*. В горных системах северной Азии произошла дивергенция формы *M. citreola* на подвиговые формы *calcarata* и *quassatrix*. В последствии обособились подвиговые формы *citreola* и *werae*, которые спустились с гор вместе с тайгой по поймам рек и распространились на равнинах Северной Евразии. В дальнейшем форма *M. citreola* завоевала тундровые и тундростепные ценозы Сибири и Северной Европы, а форма *quassatrix* осталась на своих позициях в Центральной Азии (в Монголии), населяя долины и поймы рек и озер пустынных ценозов. На обширных просторах Западной и Восточной Европы получила распространение чрезвычайно изменчивая форма *M. flava*, от которой обособились подвиговые формы *thunbergi* и *beema*. В лесостепных и степных ценозах Северной Евразии, Поволжья обособились видовые формы *M. lutea* с северо-западной островной формой – *M. flavissima*, и *M. feldegg* с южно-европейско-передне-малоазиатской подвиговой формой *M. feldegg feldegg* и южно-сибирской формой *M. feldegg melanogrisea*. В Северной Евразии южная граница ледниковых эпох, связанных с плейстоценом, проходит через северную Испанию, северную Италию, Кавказ, южную Сибирь, Поволжье, Приморье, где произошло смещение фаун и до сих пор встречаются совместные гнездовые поселения разных видов «желтых» трясогузок, показывая явление симпатрии близких видов в условиях репродуктивной изоляции, благодаря расхождению форм по разным экологическим нишам. В плейстоцене в условиях Поволжья окончательно складывается спектр экологических ниш «желтых» трясогузок: арктическая и тундровая – желтоголовая трясогузка; горно-таежная – горная трясогузка; пойменная и луговая – желтая трясогузка; лесостепная – желтолобая трясогузка; степная – черноголовая трясогузка. Голоцен – время окончательного становления современной структуры рельефа и ландшафтов Северной Евразии, Поволжья. В целом, антропогенный период характеризуется максимальной дифференциацией экологических ниш группы «желтых» трясогузок, разнообразие которых вполне соответствуют современному политипическому облику этой группы и направлениям ее микроэволюции.

По проявлению эколого-генетических признаков в составе политипического комплекса *M. flava* выявляются два группировки форм, – западная и восточная, реальность которых показана методами фенгеографии и ДНК-анализа и [1]. Формы каждого из комплексов имеют собственные тенденции в микроэволюции. На территории Поволжья и Предуралья обитают следующие представители этой группы видов.

К формам западного комплекса относятся *желтолобая трясогузка* – *Motacilla lutea* (S.G.Gmelin, 1774): кальцефил и псаммофил, занимает интазональные биотопы в лесостепях и степях, ортофаг и колеоптерофаг, олигофаг, имеет узкую и специализированную экологическую нишу; *желтая трясогузка* – *Motacilla flava* Linnaeus, 1758: пойменный и луговой вид, диптерофаг, лепидоптерофаг, гаммарофаг, хемиптерофаг, мирмекофил, полифаг, имеет широкую неспециализированную экологическую нишу, характерно сохранение исходного типа экологической ниши; *черноголовая трясогузка* – *Motacilla feldegg* Michahelles, 1830: 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; *горная трясогузка* – *Motacilla cinerea* Tunstall, 1771: горно-таежный вид, реофил, диптерофаг, трихоптерофаг, олигофаг, имеет узкую специализированную экологическую нишу. Показан реликтовый характер экологической ниши. Вид ледникового периода, периода наступления тайги, который сохранился в рефугиумах меловых гор Среднего Поволжья, аркто-альпийском комплексе высокогорий Кавказа, Кавказ, Урала и Северной Азии. Гляциальный плиоценовый реликт. К формам восточного комплекса относится *желтоголовая трясогузка* – *Motacilla citreola* Pallas, 1776: болотно-луговой вид, аранеофаг, мирмекофил, диптерофаг, олигофаг, имеет узкую специализированную экологическую нишу, сохранился реликтовый характер экологической ниши.

Исходным наиболее примитивным типом экологической ниши группы «желтых» трясогузок следует считать нишу пойменного вида, которая сформировалась в интазональных биотопах – поймах рек, по которым формы проникли в различные ценозы и природные зоны



по долинам крупных речных артерий. Впоследствии представители западной группы форм разошлись по видоспецифичным экологическим нишам, связанным с аридными и семиаридными ландшафтами. Для восточной группы форм характерны экологические ниши, связанные с формированием в тундровых и аркто-альпийских ландшафтах, исходная форма экологической ниши этого комплекса сформировалась в условиях высокогорий, затем данные формы спустились вместе с таежными ценозами с гор по долинам горных рек и речек в равнины и заселили огромные площади криостепей, а затем и тундр.

Эволюция экологических ниш у «желтых» трясогузок

Экологическая ниша – это общая сумма адаптаций (адаптивных стратегий) вида (особи) в определенной среде как способность использовать ее ресурсы (в том числе и кормовые) [11]. Изменения ниш в эволюционном масштабе довольно трудно документировать, хотя факт существования этих изменений не вызывает сомнений. С появлением новых форм, в результате дивергенции появляются новые ниши. Главной силой, которая привела к разделению ниш и возникновению разнообразия «желтых» трясогузок, является межвидовая конкуренция. Нередко эволюционные взаимодействия таксонов носят двусторонний характер. Нишам свойственно большое число признаков (параметров) и непрерывность. 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, вследствие, разной видоспецифичностью к выбору гнездопригодных биотопов и кормовых территорий, пищевой специализации, особенностей поведения, звуковых (акустических) сигналов, др., т.е. разных адаптивных стратегий каждого из сравниваемых видов (подвидов) этого комплекса. Это обстоятельство поддерживалось в эволюции представленной группы «желтых» трясогузок, что привело, по видимому, к взаимной адаптации видов друг к другу. Структура ниши может меняться в зависимости от разных промежутков времени на уровне изменения условия среды по сезону, по времени жизни одной особи или нескольких поколений, или в масштабах эволюционного времени по времени жизни многих поколений.

Основные факторы, приводящие к экологической изоляции у птиц: различия в географических ареалах, местобитаниях и кормовых объектах [12]. Существует несколько измерений ресурсов в порядке убывания их роли в сегрегации ниш: макробиотоп, микробиотоп, тип кормовых объектов, время дня (суточная активность), сезонная активность [13]. Сегрегация типов кормовых объектов имеет небольшое значение для видов, питающихся мелкими пищевыми объектами (насекомыми). «Желтые» трясогузки составляют единую группу экологически функционально сходных видов – гильдию [14]. Они сильно взаимодействуют друг с другом и слабо с остальными видами сообщества. Гильдии – арена наиболее сильной межвидовой конкуренции.

Анализ таксономических взаимоотношений форм комплекса *M. flava* на исследованной территории европейской части России

Показано наиболее древнее обособление от общего эволюционного ствола предков западной группы форм и более поздняя дивергенция предковых форм восточной группы, приведшая в дальнейшем к обособлению каждой из форм *M. flava*. Выявленная картина указывает на существование западной и восточной групп форм *M. flava*, обособленных вследствие географической изоляции. Выявленные совокупности форм обладают значительным уровнем взаимной обособленности, поэтому заслуживают присвоения статуса соответственно видовых и подвидовых таксонов. В областях симпатрии встречаются популяции, в которых довольно высок процент особей с промежуточными фенотипами, что можно объяснить возможной гибридизацией симпатричных форм видового уровня.

Репродуктивные отношения форм *M. flava* в зонах пространственного контакта

Выявлены следующие типы пространственных и репродуктивных контактов между формами *M. flava*: зоны интерградации с неограниченной гибридизацией между контактирующими формами (подвиды *thunbergi*, *beema*, *werae*); зоны парapatрии и в некоторых случаях симпатрии с ограниченной гибридизацией между формами, не оказывающей существенного влияния на фенотипический состав популяций – подвиды *flava*, *lutea*, *citreola*; зоны симпатрии, в которых гибридизация отсутствует или носит случайный характер, что свидетельствует о существовании механизмов устойчивой репродуктивной изоляции (виды *flava*, *citreola*, *lutea*, *feldegg*, *cinerea*) в условиях европейской части России, в частности, Поволжья.

Заключение

Направления адаптивной стратегии и микроэволюции у «желтых» трясогузок

Величина кладки у «желтых» трясогузок. Кладки средней величины (5–6 яиц) дают больше потомков (% половозрелых), доживающих до момента собственного размножения

в следующем сезоне. Оптимальное число яиц в кладке такое, при котором родители в среднем способны обеспечить достаточным количеством пищи всех птенцов. Оптимальная такая кладка, при которой численность молодых, достигших периода размножения, будет точно равна численности родителей [15]. В пределах одного вида особи, живущие в более высоких широтах, имеют большую размерность кладок в результате воздействия большей продолжительности светового дня, весеннего (сезонного) изобилия и доступности кормовых ресурсов, сравнительно низкой численности хищников, разоряющих кладки. Кроме этого может оказывать влияние соотношение между ожиданием будущего потомства и оптимальным текущим вкладом в размножение. Если случаи гибели особей во время миграций или зимовок в более высоких широтах приводят к гибели птиц, то ожидаемая продолжительность жизни и остаточная репродуктивная ценность в высоких широтах должны сократиться. Это будет способствовать увеличению репродуктивного усилия в текущем размножении и приведет к увеличению кладки.

Использование пространства: индивидуальные гнездовые участки (групповые поселения) и территориальность у «желтых» трясогузок. Большинство местобитаний представлено пространственно-временной мозаикой разнообразных, переходящих друг в друга микробиотопов (микрорландшафтов), каждый из которых содержит свой набор видов и кормовых ресурсов. Существуют два крайних типа распределения вида (особей) на занимаемой ими территории: пятнистое (контагиозное) – образование гнездовых поселений (г-отбор), равномерное – одиночное гнездование (К-отбор). Радиус индивидуальной активности «желтых» трясогузок составляет от 2 до 5 км, что предполагает существование у них так называемых «вязких» популяций, особи которых, как правило, далеко не перемещаются от своих гнездопригодных территорий. В таких популяциях поток генов невелик, что и приводит к значительной генетической, и как следствие ее, фенотипической (индивидуальной) изменчивости.

Индивидуальные территории у «желтых» трясогузок. Активно защищаются и используются обычно гнездящейся парой или выводком (группой), или одиночным самцом, который, как правило, занимает позицию для наилучшего обзора, используя высокое растение конского щавеля, коровяка, так называемый «сторожок». Не перекрывающиеся территории приводят к равномерному распределению особей в пространстве и указывают на конкуренцию за ресурсы (кормовые, топические, др.), которые должны охраняться. Можно выделить три типа территории: гнездовую, брачную и кормовую. Такая территориальность связана с необходимостью экономии энергии при полете и с большой подвижностью, которая делает защиту территории экономически выгодной. Как правило, самцы устанавливают границы территорий ранней весной, часто до прилета самок. В течение этого периода между самцами происходят столкновения за право обладания определенной территорией. Но когда начинается пора высидывания яиц и выкармливания птенцов, самцы актуализируют свои территориальные права только в течение короткого времени в утренние и вечерние часы. Распознавание территориальных сигналов ближайших соседей по совместному гнездовому поселению и ослабление реакции на них выгодны, так как экономят время и энергию особей, что поддерживается в эволюции группы. По мере роста, взросления птенцов и появления активных слетков, таковые границы индивидуальных участков «стираются» и полностью исчезают.

Стратегия добывания пищи у «желтых» трясогузок: стратегия «искателей». «Желтые» трясогузки, как и другие насекомоядные птицы, проводят значительную часть своего времени в поисках потенциальной добычи (насекомых), но расходуют на их преследование, схватывание и поедание сравнительно мало времени и энергии, так как это бывает достаточно легко. У них среднее время поиска в расчете на один съеденный объект велико в сравнении со средним временем, затраченным на преследование, и поэтому наилучшей стратегией будет такая, при которой поедаются все встреченные съедобные насекомые. Кроме того, в местах, богатых кормовыми ресурсами, среднее время поиска, приходящееся на один кормовой объект, будет меньше, что экономически выгодно. Поэтому оптимальной стратегией в этом случае будет ограничение рациона питания, только наилучшими кормовыми объектами.

Тактика добывания пищи и эффективность питания у «желтых» трясогузок. Одномерное использование пространства – горная трясогузка при сборе кормовых объектов использует линию уреза воды или ручья, узкую береговую полосу. Двумерное использование пространства – используют при сборе насекомых с поверхности субстрата – черноголовая и желтолобая трясогузки. Трехмерное использование пространства – используют при ловле насекомых с присады, на лету в воздухе – желтая и желтоголовая трясогузки. Трясогузки добывают насекомых двумя разными способами: «выжидание» на присаде с последующим преследованием в воздухе и «активный сбор». При втором способе добывания насекомых энергии тратится больше, чем при первом. Успех тактики выжидания обычно зависит от следующих условий: плотность и подвижность насекомых должны быть достаточно высокими, а энергетические потребности птицы низкими. Тактика активного сбора насекомых тоже зависит от этих же



параметров, но в этом случае первостепенное значение приобретают характер пространственного распределения насекомых и поисковые способности птицы. Есть и промежуточные варианты.

Оптимальное использование «пятнистой» среды «желтыми» трясогузками.

Дискретная среда, представленная набором разнообразных ресурсов, называется «пятнистой» средой. Среда, представленная одинаковыми ресурсами или смесью ресурсов, называется однородной. Трясогузки, живущие в гетерогенной среде, специализируются на использовании разных пятен средовой мозаики. Однако по мере уменьшения различий между пятнами преимущество получает неспециализированность. Если вид использует в период своей суточной активности ресурсы в тех соотношениях, в каких они фактически представлены (т.е. не отдает предпочтения какому-либо одному ресурсу среды), то он использует свою среду тонкодисперсным способом. Если вид в разных пятнах среды проводит совершенно разное количество времени, то он использует среду грубодисперсным способом. Вид, у которого частота столкновений со своей добычей пропорциональна частоте встречаемости жертвы, благодаря выборочному потреблению насекомых определенного типа может использовать тонкодисперсную среду грубодисперсным способом. Тонкодисперсное использование среды возникает в тех случаях, когда размер пятен средовой мозаики невелик по сравнению с собственными размерами птицы. Поэтому мелкие птицы, например, «желтые» трясогузки оказываются в более тонкодисперсном мире, чем более крупные виды. Насекомые еще более грубодисперсным образом используют среду вследствие более мелких размеров, чем птицы.

«Желтые» трясогузки могут собирать насекомых разными способами; собирать насекомых только на одном виде субстрата, перелетать от одного вида субстрата на другой; могут ловить насекомых только одной категории (определенного размера и определенной группы) на любых субстратах. Первая приводит к специализации на разных видах субстрата, вторая – к тому, что каждый вид имеет свой собственный диапазон видов насекомых. Третий – сочетание обеих стратегий. Различия в специализации – на каком месте субстрата вид птицы собирает насекомых, и как он это делает (моно- или полифаг). Определенный ярус – травы, кустарники, кормится самыми разными видами насекомых и отыскивать их на разных субстратах. Различия – как и где птицы собирают насекомых, у каждого вида – свой «естественный маршрут питания» Подобная стратегия оказывается более эффективным способом использования пятнистой среды, нежели специализация по типу кормления или по типу жертвы. Развитие у видов птиц уникальных способов добывания пищи – где и как они это делают. Пищевая специализация определенного типа имеет смысл только в случаях крайне высокой ее концентрации. Оптимизация бюджета времени ловли добычи: питание массовыми видами насекомых в период вспышек размножения, массового вылета по сезону – периоды лета определенных видов насекомых. Стратегия выбора кормовых объектов (мелких моллюсков, ракообразных, пауков, насекомых,) «желтыми» трясогузками: это, как правило, массовые легко доступные виды, с мягкими покровами, неядовитые, без резкого запаха, с высокой калорийностью и легкой усвояемостью (личинки насекомых).

В результате проведенных исследований выявлена система признаков экологической ниши «желтых» трясогузок, которая характеризует особенности их адаптивной стратегии. Характеристики экологической ниши могут быть использованы в популяционных исследованиях «желтых» трясогузок в качестве маркеров групп популяций и межпопуляционных границ. В пределах ареала политипического комплекса выделены центры разнообразия экологических ниш, которые могут являться центрами формообразования. В результате исследования гнездовой экологии и биологии политипического комплекса «желтых» трясогузок подтверждены 5 форм видовой и 3 формы подвидового ранга, встречающихся в европейской части России. В результате ретроспективного (палеогеографического) исследования разнообразия экологических ниш группы «желтых» трясогузок получены представления о филогеографии политипического комплекса *M. flava* (термин филогеография взят из западной литературы и является синонимом понятия микрофилогенеза, или микроэволюции вида). Высокое разнообразие экологических ниш 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 сотрудников: Зоологического музея МГУ Я.А. Редькина, ЗИН РАН В.М. Лоскота и профессора Беларускаго государственного университета В.В. Гричика за поддержку исследований.

Список литературы

1. Редькин Я.А. Таксономические отношения форм в эволюционно молодых комплексах птиц на примере рода *Motacilla* L., 1785 (таксономическая ревизия подрода *Budytes*): автореф. дис. ... канд. – М., 2001. – 19 с.
2. Гричик В.В. Феногеография полиморфизма желтых трясогузок в связи с проблемами систематики и генезиса комплекса «*Motacilla flava*»: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Киев, 1992. – 16 с.
3. Гричик В.В. Географическая изменчивость птиц Беларуси. – Минск: БГУ, 2005. – 169 с.
4. Степанян Л.С. Конспект орнитологической фауны СССР. – М.: Наука, 1990. – 366 с.
5. Stamp S. The Birds the Western Palaearctic // Oxford Univ. Press. 1988. P. 1 – 1063.
6. Муравьев И.В. Сравнительная экология близкородственных видов на примере рода *Motacilla* L. // Автореф. диссер. на соискание уч. степ. канд. биол. наук. – М.: МГПИ, 1997. – 17 с.
7. Муравьев И.В. Экология группы «желтых» трясогузок в Среднем Поволжье // Бутурлинский сборник: матер. III Всерос. Бутурлинских чтений. – Ульяновск: Изд-во “Корпорация технологий продвижения”, 2010. – С. 241 – 252.
8. Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю. Список птиц Российской Федерации. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. – 256 с.
9. Титов С.В., Муравьев И.В., Логунова И.Ю. К вопросу изучения пигментации скорлупы яиц птиц // Зоол. журн. – 1997. – Т. 76. – N 10. – С. 1185–1193.
10. Дашкевич З.В. Палеогеография. – Л.: Изд-во Ленинградского у-та, 1969. – 150 с.
11. Пианка Э. Эволюционная экология. – М.: Мир, 1981. – 400 с.
12. Lack D. Ecological isolation in birds. – Blackwell, Oxford, 1971. – 404 p.
13. Schoener T.W. Resource partitioning in ecological communities // Science. – 1974. – Vol. 185. – P. 27 – 39.
14. Root R.B. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher // Ecol. Monog. – 1967. – Vol. 37. – P. 317 – 350.
15. Wynne-Edwards V.C. Animal dispersion in relation to social behaviour. – Oliver and Boyd, Edinburgh, 1962. – 653 p.

THE TEMPERATURE FACTOR INFLUENCE ON SEASONAL LOCOMOTIONAL ACTIVITY FLUCTUATION OF *RANA RIDIBUNDA* PALL BLOOD CELLS

I.V. Muravjev, E.A. Artemyeva

*Ulyanovsk State Pedagogical
University of I.N. Ulyanov, 4, 100-letia
of V.I. Lenin Sq., Ulyanovsk, 432035,
Russia*

*E-mail: pliska58@mail.ru;
hart5590@gmail.com*

Differentiation of forms of yellow wagtails in natural habitat space reflects the sympatric mechanisms of formation of species and is a result of microevolution of polytypic complex *Motacilla flava* L.

Keywords: population, species, natural habitat, microevolution, sympatric, formation of species, birds, yellow wagtails.