

О процессах симпатрического видообразования в группе «желтых» трясогузок на территории Среднего Поволжья

Елена А. Артемьева

Ульяновский государственный педагогический университет им. И. Н. Ульянова (Ульяновск); e-mail: hart5590@gmail.com; orcid: 0000-0001-5261-3421

ARTEMIEVA, E. On the processes of sympatric speciation in the group of "yellow" wagtails in the Middle Volga region. — This article discusses the mechanisms of sympatric speciation in the group of species of "yellow" wagtails based on hybridization. Interspecific and intraspecific hybridization can be attributed to the genetic mechanisms of divergence of populations of "yellow" wagtails. The existence of hybridization between the subspecies of the white-eared yellow wagtail *M. flava beema* and the yellow-fronted wagtail *M. lutea* leads to the emergence and further accumulation in the population of individuals with a light-colored head to varying degrees, the so-called "gray-headed" individuals. Intraspecific hybridization of subspecies forms of the yellow wagtail *M. flava* — nominative *M. f. flava* and white-eared *M. f. beema* leads to constantly occurring genotypic splits, which support intraspecific polymorphism of populations and provide the basis for further genetic divergence of these subspecies and species. The form of "gray-headed" hybrids is characterized by maximum genetic distances (1306.67–1375.67), which may correspond to the species rank. The modern polytypic complex of *M. flava* (in the narrow sense, a series of species and subspecies of only *M. flava*) probably formed in historical time on the basis of fan hybridization between the original forms of *M. f. flava* and *M. lutea*. Thus, the factors of genetic differentiation and divergence, along with ecological and geographical isolation, play a leading role in the formation of the spatio-temporal and genetic structure of the genus *Motacilla*. Currently, there is an active process of genetic divergence and separation of subspecies and species forms of "yellow" wagtails under conditions of wide sympatry within a single polytypic complex based on intraspecific and interspecific hybridization in the European part of Russia.

Введение

Эколого-генетическая основа симпатрии у видов группы «желтых» трясогузок (Passeriformes, Motacillidae), в Среднем Поволжье остается малоизученной (Зарудный 1891; Федорович 1915; Артоболевский 1923–1924; Дементьев 1937, 1941). Над этой проблемой работали и работают многие исследователи, которые в настоящее время достаточно продвинулись в ее решении. На основании морфологических признаков окраски оперения самцов в брачный период была разработана схема таксономии этого политипического комплекса (Береговой 1970; Гричик 1992; Сотников 2006; Завьялов *et al.* 2009; Артемьева & Муравьев 2012).

Цель работы — выявление процессов видообразования на основе гибридизации в популяциях «желтых» трясогузок на территории Ульяновской области (Среднее Поволжье) в условиях симпатрии.

Материал и методы

В течение полевых сезонов 2011–2020 гг. проводились исследования совместных гнездовых поселений желтой *Motacilla flava flava* Linnaeus, 1758, белоухой *Motacilla flava beema* (Sykes, 1832) и желтолобой *Motacilla lutea* (S. G. Gmelin, 1774), желтоголовой *Motacilla citreola* Pallas, 1776 трясогузок на территории Ульяновской области (Среднее Поволжье), которые обитают симпатрично на территории европейской части России. Выявлены совместные гнездовые поселения трех видов «желтых» трясогузок — *M. flava*, *M. lutea*, *M. citreola*, которые закартированы.

Для проведения молекулярно-генетического анализа исследованы кладки данных видов: яйца желтолобой трясогузки (3 экз.) (от 20.05.2013, ООПТ «Озеро Песчаное», Чердаклинский район); яйца желтолобой трясогузки (3 экз.) (25.05.2013, ООПТ «Озеро Песчаное», Чердаклинский район); яйца желтолобой трясогузки (3 экз.) (23.05.2015, ООПТ «Озеро Песчаное», Чердаклинский район); яйца желтой трясогузки (4 экз.) (7.06.2015 г., ООПТ «Озеро Песчаное», Чердаклинский район); яйца гибридов желтой и желтолобой трясогузок (4 экз.) (7.06.2015, ООПТ «Озеро Песчаное», Чердаклинский район).

Выделение ДНК из биологических образцов (яйца, перья и пр.), полимеразная цепная реакция, секвенирование фрагментов ДНК, биоинформационная обработка выполнены по стандартным методикам, использованным автором в предыдущих исследованиях (Artemieva *et al.* 2016a, 2016b).

Результаты

Механизм образования совместных гнездовых поселений «желтых» трясогузок

Желтоголовая трясогузка — наиболее влаголюбивый вид из трех и является «видом-основателем» новых мест гнездования; впоследствии за ним устремляется и желтолобая трясогузка, которая занимает более сухие мезофильные станции. Затем при появлении сухих суходольных станций к ним присоединяется и желтая трясогузка, которая их занимает и начинает гибридизировать с желтолобой трясогузкой. Впоследствии в гнездовом поселении процент гибридных особей нарастает, пока совершенно не переключает численность желтолобой трясогузки.

Желтоголовая трясогузка постепенно перестает гнездиться на данном участке, ее численность стремится к нулю (рис. 1). Это может связано и с изменением влажности (точнее, снижением влажности, «высушиванием») самих гнездовых биотопов.

Состав популяций желтой трясогузки

Правобережье и Левобережье р. Волга в пределах Ульяновской области достоверно различаются по содержанию генотипов и фенотипов особей в **выборках**, которые соответствуют подвидовым таксонам *M. flava*.

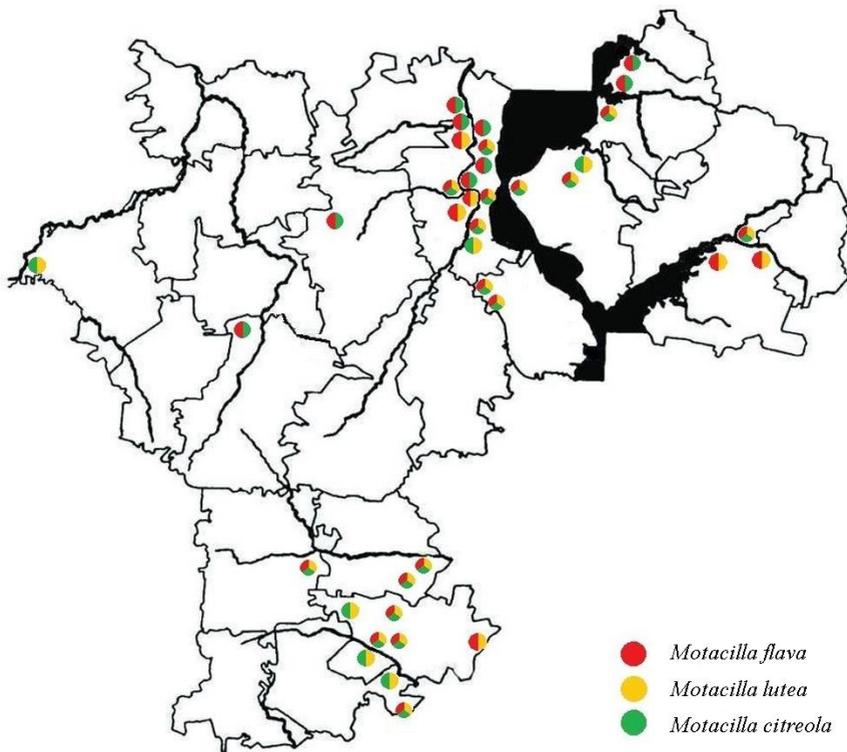


Рис. 1. Генетическая структура совместных гнездовых поселений видов «желтых» трясогузок в условиях симпатрии на территории Ульяновской области (ориг.).

В выборках популяций 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 выборках желтой трясогузки с 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 *beema-lutea* (до 5 % в популяциях Левобережья).

В выборках популяций Правобережья содержание данных подвидов крайне малочисленно и не превышает 0,2–0,8 % (рис. 2, *b*).

Состав популяций желтолобой трясогузки

Правобережье и Левобережье р. Волга в пределах Ульяновской обл. достоверно различается по содержанию генотипов и фенотипов особей, кото-

рые соответствуют чистым линиям *M. lutea* и ее гибридам с разными подвидами желтой трясогузки *M. flava*. Выборки популяций желтолобой трясогузки из Правобережья характеризуются максимальными частотами особей чистой линии *M. lutea* (до 90–100 %).

В выборках популяций желтолобой трясогузки Левобережья преобладают гибридные особи — гибриды *lutea* × *flava* (до 50 %) и гибриды *lutea* × *beema* (до 45 %). В выборках северных правобережных популяций *M. lutea* частоты гибридных особей *lutea* × *flava* и *lutea* × *beema* не превышают 15 %, в выборках южных популяциях *M. lutea* частоты гибридных особей *lutea* × *flava* не превышают 15 %, а *lutea* × *beema* — 10 % (рис. 2, а).

Состав популяций желтоголовой трясогузки

Состав выборок популяций *M. citreola* Правобережья и Левобережья Ульяновской обл. достоверно различается по содержанию генотипов и фенотипов особей, которые соответствуют подвидам *M. c. citreola*, *M. c. werae* и гибридам *citreola* × *werae*. В выборках популяций желтоголовой трясогузки, населяющих Правобережье, преобладают особи *M. c. werae* (малая желтоголовая трясогузка) — до 80–100 %. В выборках популяций этого вида на Левобережье доминируют особи *M. c. citreola* — до 50–65 %.



Рис. 2. Самцы трясогузок: а — желтолобой *Motacilla lutea*, б — желтой *M. flava beema*, с — желтоголовой *M. citreola*. Фото автора.

Частота гибридных особей в выборках достигает максимума в северной части Правобережья (до 12 %). В выборках популяций *M. citreola* южной части Правобережья гибридные особи отсутствуют. В выборках *M. citreola* с Левобережья частота гибридов не превышает 1–3 % (рис. 2, с).

Формирование пространственных групп популяций «желтых» трясогузок

В настоящий момент на территории Ульяновской обл. в условиях симпатрии исторически сформировались три пространственных группы популяций «желтых» трясогузок — северная правобережная, южная правобережная и левобережная, которые достоверно различаются по градиенту частот фенотипов и генотипов и характеризуются определенными частотами фенотипов и генотипов, которые формируют уникальный пространственно-временной региональный паттерн популяций.

Современный политипический комплекс *M. flava* (в узком смысле, серия видов и подвидов только *M. flava*), вероятно, сформировался в историческое время на основе веерной гибридизации между исходными формами *M. f. flava* и *M. lutea*. Таким образом, факторы генетической дифференциации и дивергенции наряду с экологической и географической изоляцией играют ведущую роль в формировании пространственно-временной и генетической структуры рода *Motacilla*. В настоящее время происходит активный процесс генетической дивергенции и обособления подвидовых и видовых форм «желтых» трясогузок в условиях широкой симпатрии в рамках единого политипического комплекса на основе внутривидовой и межвидовой гибридизации на европейской части России.

К генетическим механизмам дивергенции популяций «желтых» трясогузок можно отнести межвидовую и внутривидовую гибридизации. Существование гибридизации между подвидами желтой трясогузки *M. flava* и желтолобой трясогузкой *M. lutea* является важнейшим лимитирующим фактором распространения и численности последней, приводит к появлению и дальнейшему накоплению в популяции светлоголовых («седоголовых») особей (Редькин 2001a–b; Pavlova et al. 2003).

Внутривидовая гибридизация подвидовых форм желтой трясогузки *M. flava* — номинативной *M. f. flava* и белоухой *M. f. beema* приводит к постоянно происходящим генотипическим расщеплениям, которые поддерживают внутривидовой полиморфизм популяций и обеспечивают основу для дальнейшей генетической дивергенции данных подвидов и видов.

К генетическим механизмам дивергенции популяций «желтых» трясогузок можно отнести межвидовую и внутривидовую гибридизации.

Существование гибридизации между подвидами желтой трясогузки *M. f. flava*, *M. f. beema* и желтолобой трясогузкой *M. lutea* является важнейшим лимитирующим фактором распространения и численности последней,

приводит к появлению и дальнейшему накоплению в популяции особей гибридных светлоголовых («седоголовых») трясогузок. Гибридные особи светлоголовых трясогузок (а именно гибриды *M. f. flava* × *M. lutea* и *M. f. beema* × *M. lutea*) характеризуются максимальными генетическими дистанциями (1306,67–1375,67) по сравнению с «чистыми» особями *M. f. beema* и *M. lutea*, что соответствует практически видовому рангу.

Современный политипический комплекс *M. flava* (в узком смысле, серия видов и подвидов только *M. flava*), вероятно, сформировался в историческое время на основе веерной гибридизации между исходными формами *M. f. flava* и *M. lutea*. Таким образом, факторы генетической дифференциации и дивергенции наряду с экологической и географической изоляцией играют ведущую роль в формировании пространственно-временной и генетической структуры рода *Motacilla*. В настоящее время происходит активный процесс генетической дивергенции и обособления подвидовых и видовых форм «желтых» трясогузок в условиях широкой симпатрии в рамках единого политипического комплекса на основе внутривидовой и межвидовой гибридизации на европейской части России (Артемьева *et al.* 2016; Artemieva *et al.* 2016 a–b).

Таким образом, особенности генетической структуры популяций видов рода *Motacilla* формируются на основе генетической дифференциации и дивергенции наряду с экологической и географической изоляцией.

Благодарности

Автор благодарит А. В. Мищенко, доцента кафедры географии и экологии Ульяновского ГПУ им. И. Н. Ульянова, сотрудника техноцентра «Кванториум» за проведение молекулярно-генетического анализа собранного материала. Данное исследование проведено при поддержке РФФИ: проект № 18-44-730002/19.

Литература

- Артемьева, Е. А., А. В. Мищенко, Д. К. Макаров. 2016. Эколого-генетическая неоднородность природных популяций «желтых» трясогузок (Passeriformes, Motacillidae) в Среднем Поволжье (Ульяновская область). *Принципы экологии*, **5** (3): 21.
- Артемьева, Е. А., И. В. Муравьев. 2012. Симпатрия «желтых» трясогузок (Passeriformes, Motacillidae, Motacillinae): география, экология, эволюция. Часть 1 (География и экология видов). Часть 2 (Гнездовая биология видов). Флинта, Москва, 1–152 + 1–200.
- Артоболевский, В. М. 1923–1924. Материалы к познанию птиц юго-востока Пензенской губернии. *Бюллетень МОИП. Новая сер. отд. биол.*, **32** (1/2): 162–193.
- Береговой, В. Е. 1970. Феноанализ окраски головы желтой трясогузки в зоне контакта сероголовой и желтолобой форм. *Экология*, № 6: 102–107.
- Гричик, В. В. 1992. Феногеография полиморфизма желтых трясогузок в связи с проблемами систематики и генезиса комплекса «*Motacilla flava*»: Автореф. ... дис. канд. биол. наук. Киев, 1–16.
- Дементьев, Г. П. 1937. Воробьиные. Птицы СССР (Полный определитель птиц СССР С. А. Бутурлина и Г. П. Дементьева). Том 4. Изд-во КОИЗ, М.-Л., 1–334.
- Дементьев, Г. П. 1941. Дополнение к томам I–IV «Полного определителя птиц СССР». Бутурлин С. А., Дементьев Г. П. *Полный определитель птиц СССР. Т. 5*. КОИЗ, М.-Л., 12–95.

- Завьялов, Е. В., В. Г. Табачишин, Н. Н. Якушев, Е. Ю. Мосолова, Г. В. Шляхтин, [et al.]. 2009. *Птицы севера Нижнего Поволжья: в 5 кн. Кн. IV. Состав орнитофауны*. Под ред. Е. В. Завьялова. Изд-во Саратов. ун-та. Саратов, 1–268.
- Зарудный, Н. А. 1891. О гибридах между *Budytes flava* и *Budytes campestris*. *Труды Санкт-Петербургского о-ва естествоиспытателей, отд. зоол. и физиологии*, **22** (1): 27–38.
- Редькин, Я. А. 2001a. Окраска оперения некоторых форм группы желтых трясогузок *Motacilla flava sensu lato* в ювенильном наряде. *Русск. орнит. журн.*, Экспресс-выпуск, **128**: 3–27.
- Редькин, Я. А. 2001b. *Таксономические отношения форм в эволюционно молодых комплексах птиц на примере рода Motacilla L., 1785 (таксономическая ревизия подрода Budytes)*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. МПГИ. Москва, 1–19.
- Сотников, В. Н. 2006. *Птицы Кировской области и сопредельных территорий. Воробьинообразные. Том 2. Часть 1*. ООО «Триада+», Киров, 1–448.
- Федорович Ф.Ф. 1915. Звери и птицы Пензенской губернии. *Труды Пенз. общ-ва люб. естествознания. Вып. 2*. Пенза, 41–45.
- Artemieva, E. A., A. V. Mishchenko, D. K. Makarov. 2016a. Divergence of populations of yellow wagtail, *Motacilla flava*, and citrine wagtail, *Motacilla citreola* (Motacillidae, Passeriformes), in the Middle Volga of Russia. *Vestnik zoologii*, **50** (2): 135–146.
- Artemieva, E. A., A. V. Mishchenko, D. K. Makarov. 2016b. Genetic divergence of the species of the yellow wagtails group (Motacillidae, Passeriformes) in European territory of Russia. *Vestnik zoologii*, **50** (2): 279–282.
- Pavlova, A., R. Zink, S. V. Drovetski, Y. Red'kin, S. A. Rohwer. 2003. Phylogeographic patterns in *Motacilla flava* and *Motacilla citreola*: species limits and populations history. *The Auk*, **120** (3): 744–758.

Резюме

АРТЕМ'ЄВА, Є. Про процеси симпатричного видоутворення в групі «жовтих» плисок на території Середнього Поволжя. — В даній статті розглянуті механізми процесів симпатричного видоутворення в групі видів «жовтих» плисок на основі гібридизації. До генетичних механізмів дивергенції популяцій «жовтих» плисок можна віднести міжвидову та внутрішньовидову гібридизацію. Існування гібридизації між підвидом плиски жовтої білоухої *M. flava beema* та плиски жовтолобої *M. lutea* призводить до появи і подальшого накопичення в популяції особин зі світлим (в різному ступені) забарвленням голови, так званих «сивоголових» особин. Внутрішньовидова гібридизація підвидових форм плиски жовтої *M. flava* — номінативної *M. f. flava* та білоухої *M. f. beema* — призводить до постійно триваючого генотипного розщеплення, яке підтримує внутрішньовидовий поліморфізм популяцій і забезпечує основу подальшої генетичної дивергенції цих підвидів та видів. Форма «сивоголових» гібридів характеризується максимальними генетичними дистанціями (1306,67–1375,67) порівняно з «чистими» особинами *M. f. beema* та *M. lutea*, що може відповідати видовим рангу. Сучасний політипний комплекс *M. flava* (у вузькому сенсі, тобто серія видів і підвидів тільки *M. flava*), ймовірно, сформувався в історичний час на основі вялової гібридизації між вихідними формами *M. f. flava* та *M. lutea*. Таким чином, фактори генетичної диференціації та дивергенції поряд з екологічної та географічної ізоляцією грають провідну роль у формуванні просторово-часової та генетичної структури роду *Motacilla*. В даній час відбувається активний процес генетичної дивергенції та відокремлення підвидових і видових форм «жовтих» плисок в умовах широкої симпатрії в рамках єдиного політипного комплексу на основі внутрішньовидової і міжвидової гібридизації на європейській частині Росії.