

На правах рукописи

СЕМЕНОВ
Георгий Александрович

ГИБРИДИЗАЦИЯ БЕЛОЙ (*MOTACILLA ALBA* LINNAEUS, 1758) И
МАСКИРОВАННОЙ (*M. (A.) PERSONATA* GOULD, 1861)
ТЯСОГУЗОК НА ЮГЕ СИБИРИ

Специальность: 03.02.04 – зоология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Новосибирск – 2011

Работа выполнена в лаборатории тематической группы Экология птиц
Института систематики и экологии животных СО РАН

Научный руководитель: кандидат биологических наук,
Юрлов Александр Константинович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Доржиев Цыдыпжап Заятуевич
(Бурятский государственный университет, г. Улан-Удэ)

кандидат биологических наук
Редькин Ярослав Андреевич
(Зоологический музей МГУ, г. Москва)

Ведущее учреждение: Биолого-почвенный институт ДВО РАН,
г. Владивосток

Защита диссертации состоится 25 января 2011 г. на заседании Диссертационного совета Д 003.033.01 при Институте систематики и экологии животных СО РАН по адресу: 630091, г. Новосибирск, ул. Фрунзе, д. 11.
Тел./факс (8 383) 217 09 73; e-mail: dis@eco.nsc.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института систематики и экологии животных СО РАН

Автореферат разослан « » декабря 2010 г.

Учёный секретарь
Диссертационного совета,
кандидат биологических наук

Л.В. Петрожицкая

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследований. Феномен гибридизации дивергировавших форм у позвоночных привлекает внимание по двум основным причинам. С одной стороны, адекватное определение таксономического статуса гибридизирующих популяций возможно только после всестороннего исследования характера их отношений. С другой стороны, естественная гибридизация предоставляет уникальный материал для изучения механизмов микроэволюции, связанных с функционированием репродуктивной изоляции.

Представители подрода длиннохвостых трясогузок *Motacilla* (*Motacillidae*, *Passeriformes*, *Aves*) демонстрируют широкий спектр пространственных и репродуктивных взаимоотношений. Недостаточно изученной остается группа белых трясогузок *Motacilla alba* sensu lato. У двух форм комплекса, маскированной *M. (a.) personata* и белой *M. alba* sensu stricto трясогузок, имеющих неоднозначный таксономический статус, существует область перекрытия ареалов и гибридизации на юге Сибири. Взаимоотношения этих полувидов не служили предметом специальных исследований [Степанян, 1983], что определяет актуальность изучения данной пары форм.

Целью нашей работы было изучение гибридизации белой и маскированной трясогузок на юге Сибири.

Задачи:

1. Выявление характеристик особей гибридного происхождения.
2. Определение границ ареалов и характера пространственных отношений на юге Сибири.
3. Оценка уровня гибридизации на юге Сибири на основании данных по фенотипическому составу и морфометрии.
4. Выяснение характера варьирования молекулярно-генетических маркёров в условиях аллопатрии и симпатрии.
5. Рассмотрение возможных факторов изоляции в данной паре форм.

Научная новизна. В работе впервые обобщены данные по распространению отдельных форм для региона, определены границы гибридных зон. Впервые проведен анализ признаков фенотипических гибридов, на его основании описан ряд переходных фенотипов; оценен фенотипический состав и уровень гибридизации на юге Сибири на основании собственных данных. Изучена морфометрическая из-

менчивость в условиях аллопатрии и симпатрии, приводятся данные по наследованию промежуточных признаков у гибридов. Выявлены свидетельства интрогрессии в ареалы родительских форм. Проведен критический анализ изолирующих факторов в данной паре форм на основании авторского материала по биотопическим предпочтениям, демонстрационному поведению и экологическим особенностям.

Теоретическая и практическая значимость. Полученные в ходе исследования результаты вносят вклад в познание механизмов репродуктивной изоляции сестринских видов на ранних этапах дивергенции. Результаты работы позволяют пролить свет на таксономическое положение отдельных форм и группы белых трясогузок в целом. Материалы диссертации могут быть использованы как базовые для проведения дальнейших исследований экологических изолирующих механизмов в данной паре форм.

Апробация работы. Основные положения работы были доложены на заседании Московского общества испытателей природы (Москва, 2010) и семинарах ИСиЭЖ СО РАН. Некоторые положения диссертации были представлены на IV международной орнитологической конференции «Современные проблемы орнитологии Сибири и Центральной Азии» (17-20 сентября 2009 г., г. Улан-Удэ).

Публикации. По материалам диссертации опубликовано четыре работы, в том числе две – в рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК для публикации основных материалов диссертации.

Объём и структура диссертации. Диссертация изложена на 106 страницах и состоит из введения, 5 глав, заключения, выводов, списка литературы (109 источников из которых 49 на иностранных языках) и 1 приложения. Работа содержит 19 рисунков и 6 таблиц.

Благодарности. Работа выполнена под руководством к.б.н. А.К. Юрлова, которому автор выражает искреннюю признательность за всестороннюю поддержку на всех этапах работы. Автор признателен Е.В. Екимову, вдохновившему на изучение трясогузок и оказавшему значительную помощь на начальных этапах исследований. Автор благодарит заведующего отделением орнитологии Зоологического Института РАН В.М. Лоскота, заведующего сектором орнитологии Зоологического Музея МГУ П.С. Томковича, заведующего Зоомузеем ТГУ С.С. Москвитина, сотрудника Института зоологии МОН Республики Казахстан А.Ф. Ковшаря за любезно предоставленную возможность работы с коллекциями. За ценные советы,

конструктивную критику и помощь в подготовке рукописи глубочайшая признательность выражается А.А. Лисовскому, Д.Р. Хайдарову, Е.А. Коблику, А.С. Рубцову и В.С. Жукову. Автор признателен соратникам по экспедициям, коллегам и знакомым, оказавшим помощь в сборе материала: Е. Хоботову, А. Сафонову, С. Андрееву, М. Амзараковой, И. Савченко, А.П. Савченко, Е. Давидюку, Н.Н. Балацкому, М. Бакаеву, Ю. Данилову. Автор глубоко благодарен А.В. Катохину, оказавшему неоценимую помощь в освоении молекулярно-генетических методов исследований. Отдельно хотелось бы поблагодарить супругу автора Юлию Шеину за участие в подготовке иллюстраций, понимание и терпение. Работа выполнена при частичной поддержке интеграционного проекта СО РАН № 112 «Экспериментальный и биоинформационный анализ видообразования у млекопитающих и птиц» и программы президиума РАН «Биологическое разнообразие» проект № 23.6.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. ГРУППА БЕЛЫХ ТРЯСОГУЗОК КАК ОБЪЕКТ МИКРОЭВОЛЮЦИОННЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ

1.1. Современные взгляды на видообразование у птиц

Объем и границы таксонов зависят от точек зрения на видообразование различных научных школ. Среди орнитологов наибольшее число сторонников имеют две концепции вида: биологическая (БКВ) и филогенетическая (ФКВ), в первой внимание фокусируется на степени репродуктивной изолированности, во второй (в ее современном варианте) – на степени различий по молекулярным маркерам. Однако, есть веские основания утверждать, что ни критерий репродуктивной изоляции, ни степень сходства по молекулярным маркерам сами по себе не могут быть решающими при принятии таксономического решения. Для определения таксономического статуса гибридизирующих форм необходимы исследования, учитывающие характер взаимоотношений на основе данных морфологии, генетики, этологии и экологии. Лишь при комплексном подходе можно ожидать, что термин «вид» будет иметь не только таксономический, но и биологический смысл. Противоречия между различными концепциями вида не столь велики, как кажется и по видимому, проблема вида заключается в том, что концепции фокусируются на разных аспектах и этапах процесса видообразования [Панов 1993; Крюков, 2003; Price,

2008; Абрамсон, 2009]. Следует отдельно подчеркнуть, что феномен гибридизации представляет собой «камень преткновения» как для БКВ, так и ФКВ в ее современном варианте. Несмотря на очевидную важность изучения гибридизации популяций высоких рангов, комплексные работы такого рода на настоящий момент остаются немногочисленными [Панов, 1993; 2008].

1.2. Представители комплекса белых трясогузок *Motacilla alba sensu lato* как объект микроэволюционных исследований

Белые трясогузки окрашены в сочетание белых, чёрных и серых цветов. Географическая изменчивость затрагивает, главным образом, рисунок оперения по бокам головы и шеи, степень развития белой окраски на крыле, цвет спины и размерные признаки. В подроде *Motacilla* есть формы, демонстрирующие как широкую симпатрию без гибридизации в настоящее время (*M. grandis* Sharpe, 1885, *M. maderaspatensis* J. F. Gmelin, 1789), так и ограниченную гибридизацию в узкой зоне контакта (представители комплекса белых трясогузок *Motacilla alba sensu lato*). Последние представляют наибольший интерес для изучения вопросов видообразования. В нашем исследовании мы сфокусировали внимание на паре *M. alba sensu stricto* – *M. (a.) personata*. Анализ литературных данных наводит на мысль, что причиной наличия нескольких точек зрения на таксономический статус маскированной трясогузки служит, в первую очередь, недостаточная изученностью ее взаимоотношений с другими формами в областях их контакта. Между тем, данная природная ситуация предоставляет превосходную возможность для исследования процессов становления и функционирования механизмов репродуктивной изоляции на ранних этапах обособления сестринских форм.

ГЛАВА II. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

2.1. Районы полевых работ

Полевые работы проведены в период с начала апреля по первую декаду июля 2005-2010 гг. в Ачинской лесостепи, Канской лесостепи, долине Енисея от села Новоселово на север до устья р. Подкаменная Тунгуска, в Западном Саяне (река Ус в местах пересечения с трассой М 54, пос. Танзыбей, Арадан), в северных, центральных и южных районах республики Тыва (Тува), в Южной Барабе (Здвинский район Новосибирской области), в окрестностях Новосибирска, в северных и северо-

ро-западных Предгорьях Кузнецкого Алатау (Кемерово, Новокузнецк), вдоль трассы М 53 по маршруту Красноярск – Зима (реки Бирюса, Уда, Ия, Ока).

2.2. Морфометрический анализ и данные по экологии

Характеристики фенотипически чистых *M. alba* s. s. (формы *baicalensis* и *dukhunensis*) и *M. (a.) personata*, были определены по рисункам и описаниям типовых экземпляров [Sharpe, 1885; Warren et al., 1971] с учетом данных об уровне вариаций рисунка оперения в аллопатрических частях ареала. Для снятия морфометрических показателей и регистрации фенотипа птиц отлавливали с помощью паутинных сетей и лучков или добывали [Савченко и др., 2006], с последующим изготовлением коллекционных шкурок, часть из которых была передана в Зоологический музей МГУ, Зоологический институт РАН и ИСиЭЖ СО РАН. Объем авторской выборки составляет 347 экз. В анализе окрасочных и размерных характеристик, фенотипического состава использованы только самцы. У добытых и отловленных птиц измеряли длину крыла, хвоста и клюва от границы оперения лба до кончика по стандартным методикам [Виноградова и др., 1976].

Для сравнения с музейными шкурками, нами были созданы пересчетные коэффициенты (частное от промера у свежедобытой птицы, к значению, снятому после хранения шкурки этого экземпляра от 1 до 3 лет), которые получили в результате повторной обработки 87 экземпляров (1.022 для длины крыла и 1.051 для длины хвоста). Помимо собственных сборов были использованы коллекционные материалы Зоологического института РАН (ЗИН) (n=193), Зоологического музея МГУ (ЗММГУ) (n=188), Томского Государственного Университета (ТГУ) (n=31), Института систематики и экологии животных СО РАН (ИСиЭЖ) (n=6), Института зоологии Республики Казахстан (ИЗРК) (n=6). Общий объем проанализированной выборки составил 771 экз.

Статистическая обработка данных выполнена в программе Statistica 6.0. Сравнение выборок по морфометрическим показателям осуществлено с помощью однофакторного дисперсионного анализа, расчет корреляции выполнен по методу Спирмана. Различия между выборками по фенотипическому составу оценены с помощью критерия Колмогорова-Смирнова. Для оценки статистических гипотез был принят уровень значимости 5 %.

Данные по фенотипическому составу размножающихся пар были собраны в области среднего течения Енисея (n=45) и на юге Тувы (n=39). Успешность вылуп-

ления (n=10) и сроки размножения (n=18) были оценены на основании наблюдений на юге Тувы. Материалы по демонстрационному поведению получены в Красноярской лесостепи, Туве, предгорьях Западного Саяна.

Рисунок 3 выполнила Ю.И. Шеина.

2.3. Выделение ДНК и ПЦР

У добытых птиц брали часть грудной мышцы (300-500 мг), которую фиксировали в 96 % спирте (n=33), и по приезду в лабораторию хранили при -20°C . Образцы (n=8) из аллопатрических частей ареала маскированной трясогузки (Киргизия, Казахстан, Туркменистан) были получены нами от музейных шкурок, хранившихся в коллекции ЗММГУ не более 60 лет (№№ R-121218, R-74633, R-77263, R-121217, R-121221, R-74635, R-74634, R-93433). В последнем случае, от основания пальца отрезался кусочек примерно в 1 мм^3 , который сохранялся в сухом виде до экстракции. Из заспиртованных тканей, предварительно измельченных и обработанных протеиназой К, ДНК выделяли по стандартному фенол-хлороформному методу [Маниатис, 1998] и растворяли в буфере TE, либо с помощью 5-10 % водной суспензии Chelex 100 (Sigma) в соответствии с рекомендациями производителя. Из музейных образцов ДНК выделяли с помощью 5 % водной суспензии Chelex 100 (Sigma), увеличивая время инкубации до 12-16 часов в термостате при 56°C .

Для амплификации фрагмента D-петли контрольного района (Control region) митохондриальной ДНК (мтДНК) длиной 610 п.о. мы использовали разработанные совместно с А.В. Катохиным (ИЦиГ СО РАН) праймеры CRFW 5'-CGGCATACCGACCTCTTA-3' и CRRV 5'-GTCCTTGGGTGTGTATGGCA-3' (температура отжига 55°C). Для ДНК от музейных экземпляров на тот же участок контрольного района были разработаны 5 пар праймеров, с помощью которых амплифицировали фрагменты длиной 105-241 п.о., перекрывавшиеся примерно на 1/3 (табл. 1). Подбор праймеров выполнен в программе Primer-Blast (http://www.ncbi.nlm.nih.gov/tools/primer-blast/index.cgi?LINK_LOC=BlastHome), доступной онлайн на сайте NCBI.

ПЦР проводилась в $40\text{ }\mu\text{l}$, в состав реакционной смеси входили праймеры ($0.2\text{ }\mu\text{M}$), смесь трифосфатов «Медиген» ($0.5\text{ }\mu\text{M}$), буфер для taq-полимеразы «Медиген», taq-полимераза «Медиген» и $1\text{ }\mu\text{l}$ экстракта ДНК (при выделении фенол-хлороформным методом), либо $5\text{ }\mu\text{l}$ экстракта ДНК (при выделении с помощью Chelex 100 (Sigma)). Реакция включала 2 шага: ($94^{\circ}\text{ }2'$) один цикл; ($94^{\circ}\text{ }15''$, $54^{\circ}\text{ }30''$,

72° 1') 35 циклов. Реакция для секвенированию по Сэнгеру проводилась в 25 µl с использованием Bigdye terminator v. 3.1 (Applied Biosystems) в соответствии с рекомендациями производителя.

Таблица 1. Праймеры, использованные для амплификации фрагмента гена контрольного района мтДНК от музейных образцов

Название	5'-3'	t, °C	длина продукта, п.о.
CRA FW	ACTCCTCCCTACTCTCACCGA	55	232
CRA RV	TAGCGCGCCCTCCATGAAT		
CRC FW	CGTTTTCTAGGGACTTTGCCT	53	239
CRC RV	GGGGAGGATGGGGTAGTTGT		
CRD FW	TAAAACAAACCACCGCCCCC	54	190
CRD RV	ACCTAGCAAAAACCTACCAGTAAGGT		
CRE FW	GCAAACCTTGACACTGATGCACT	53	105
CRE RW	AACACGCGTAAAATGGGCTT		
CRF FW	CCATACTTCCCTACATTTTCCAAATCA	54	241
CRF RW	ACGCTGGTTGAAGGGTTGGA		

Термопрофиль реакции Сэнгера: (94° 1') 1 цикл, (94° 10", 58° 10", 60° 3') 30 циклов. Реактив Bigdye terminator v.3.1 предоставлен Центром коллективного пользования автоматического секвенирования ДНК СО РАН, этим же учреждением проведено секвенирование, т.е. анализ продуктов реакции по Сэнгеру.

Сиквенсы были выровнены и обработаны с помощью BIOEDIT [Hall, 1999]. Дендрограмма построена методом присоединения соседей (NJ) в программе MEGA 4.1 с применением модели Кимура 2 и оценена с помощью бутстреп-анализа (1000 репликаций) [Ней и др., 2004; Лукашов, 2009]. Для разработки праймеров и сравнения с собственными материалами были использованы сиквенсы *Motacilla alba sensu lato*, хранящиеся в GenBank: AY681730 – AY681963, и близких видов *M. aguimp* AF445526, *M. capensis* AF445518, *M. clara* AF445522, *M. maderaspatensis* AY682721.

ГЛАВА III. ВЗАИМООТНОШЕНИЯ В ОБЛАСТИ КОНТАКТА

3.1. Признаки фенотипических гибридов

При работе с собственными сборами и музейными коллекциями мы оценивали у каждой особи рисунок оперения на 12 партиях на голове, шее, спине, а также степень развития белого цвета на маховых перьях и верхних кроющих крыла.

Мы выяснили [Семенов и др. 2010a], что наиболее значимым для анализа фенотипическим маркером гибридизации следует признать рисунок оперения по бокам головы и шеи. На основе данных по изменчивости этого участка мы разделили фенотипы на 6 классов (вкладка рис. 3).

То, что особи с сильным развитием промежуточных признаков III и IV фенотипических классов (ф.к.) являются гибридами, не вызывает сомнений, поскольку их происхождение в результате гибридизации подтверждено наблюдениями многих независимых исследователей, а распространение таких фенотипов ограничено зонами симпатрии родительских форм [Сушкин, 1938; Paludan, 1938, Степанян, 1983; Нейфельдт, 1985; Панов, 1989; Редькин, 2003; Pavlova et al., 2005]. По ряду соображений, которые подробно обсуждаются в диссертации, мы считаем особей II и V фенотипических классов гибридами (вероятно, беккроссами) со слабым проявлением промежуточных признаков. В пользу этой точки зрения служат данные по географической изменчивости рисунка оперения, размерных признаков и молекулярных маркеров. Однако, оснований для однозначного ответа на вопрос об их происхождении на настоящий момент все же нет. Одним из путей его решения может быть сравнение фенотипических классов на основании AFLP анализа, что было успешно осуществлено в сходном примере с гибридизирующими обыкновенной *Emberiza citrinella* и белошапочной *E. leucocephala* овсянками [Irwin et al., 2009].

3.2. Уровень гибридизации на основании данных по фенотипической изменчивости

Маскированная *M. (a.) personata* и белая *M. alba s. s.* трясогузки имеют две пространственно разобщённые области перекрытия ареалов. Одна (далее сибирская) область перекрытия ареалов находится на юге Сибири, другая (далее иранская) располагается в южном Прикаспии в пределах западных частей хребта Копетдаг, южного макросклона хребта Эльбурс и в горах Загрос (вкладка рис. 1). В Средней Сибири два подвида *M. alba s. s.* – *dukhunensis* и *baicalensis* интерградируют [Степанян, 1990; 2003; Семенов и др., 2010a], в силу этого, в облике многих экземпляров сочетаются признаки обеих форм. Поскольку основной упор в нашем исследовании сделан на взаимоотношения полувидов *M. (a.) personata* и *M. alba s. s.*, в большинстве случаев, мы не рассматриваем подвиды белой трясогузки *baicalensis* и *dukhunensis* по отдельности, кроме специально оговорённых случаев.

В сибирской зоне контакта представлены все варианты фенотипов (n=231), переходных от белой к маскированной трясогузке. Родительские фенотипы составляют 8.7 % для *M. (a.) personata* (I фенотипический класс) и 17.7 % для *M. alba s. s.* (VI ф.к.), в наибольшем числе (38.5 %) представлены экземпляры с общим обликом *personata*, но имеющие слабо выраженные промежуточные признаки (II ф.к.). Доля птиц с общим фенотипом *alba* со слабыми промежуточными признаками (V ф.к.) составляет 16.9 %, доля особей с сильным развитием промежуточных признаков составляет 10.4 % для III ф.к. и 7.8 % для IV ф.к. Ситуация в иранской гибридной зоне не совсем ясна в силу недостатка материалов. По литературным данным, в пределах этой области *M. (a.) personata* интерградируют с *M. alba s. s.* (подвид *dukhunensis*) [Vaurie, 1959; Степанян, 1983], с другой стороны, имеются указания, что в северных частях Ирана *M. alba s. s.* и *M. (a.) personata* обитают симпатрично, в отсутствие гибридизации [Зарудный, 1903]. По всей видимости, обсуждаемые формы гибридизируют в этом регионе, однако оценить размах на основании имеющихся коллекционных данных (ЗММГУ, ЗИН, n=9) не представляется возможным.

По-видимому, поток генов из гибридных зон находит отражение в фенотипическом составе популяций родительских форм. Доля особей со слабым проявлением промежуточных признаков клинально уменьшается по мере удаления от гибридных зон, однако в наиболее удаленных от зон контакта (до 1000-1500 км) аллопатрических частях ареала маскированной трясогузки экземпляры с признаками гибридизации (II ф.к.) составляют 12.8 % (n=45). В аллопатрическом ареале белой трясогузки, птицы со следовыми признаками гибридизации составляют 5.9 % (n=51) для *dukhunensis* и 9.5 % (n=21) для *baicalensis* (вкладка рис. 1, А, Г). Следует подчеркнуть, что экземпляры с сильным развитием промежуточных признаков (III-IV ф.к.) полностью отсутствуют за пределами зоны симпатрии.

3.3. Форма *persica*

В сибирской области перекрытия ареалов, нами были обнаружены особи соответствующие фенотипу *Motacilla personata var. persica* Blanford, 1876 [Семенов и др. 2010a], описанной из иранской гибридной зоны [Blanford, 1876; Sharpe, 1885; Sarudny, 1911 Glutz von Blotzheim, 1985]. Форму *persica* во многих сводках, в том числе и самых последних, рассматривают в качестве самостоятельной географической расы [Vaurie, 1959; Glutz von Blotzheim, 1985; Tyler, 2004], несмотря на то, что её происхождение в результате гибридизации считается доказанным [Paludan,

1938]. Сопоставление описаний и рисунков особей из Ирана [Blanford, 1876; Sharpe, 1885; Glutz von Blotzheim, 1985], экземпляра из западного Копет-Дага (ЗММГУ R-121218) с нашими экземплярами из сибирской зоны гибридизации, приводит к выводу об отсутствии сколько-нибудь заметных отличий.

По всей видимости, *persica* не является валидным таксоном, поскольку представляет собой некоторые варианты фенотипических гибридов [Семенов и др. 2010a].

3.4. Границы распространения трясогузок на юге Сибири и фенотипический состав в некоторых выборках

До настоящего момента мы рассматривали сибирскую гибридную зону в целом, однако, такой подход не вполне корректен. Если провести границы области совместного обитания по самым удаленным точкам встреч отдельных особей, область перекрытия ареалов занимает значительную площадь (вкладка рис. 2). Тем не менее, на основании данных из регионов, где фенотипический состав подробно изучен, мы можем судить, что собственно гибридные зоны гораздо менее обширны и имеют резко очерченные границы, а в остальной области перекрытия ареалов доля особей с общим обликом той либо другой формы (включая экземпляры со слабым проявлением промежуточных признаков) близка к 100 % [Семенов и др., 2010; Семенов и др., 2010a]. Возможно, в других частях зоны контакта также существуют участки гибридных зон, однако доступные на текущий момент материалы не позволяют сделать заключение на этот счет. Правильнее всего охарактеризовать пространственные и репродуктивные отношения между данными формами как парапатрию [Панов, 1989] с гибридизацией в зонах контакта и регулярными залётами соседствующих форм.

Далее под гибридными зонами мы будем подразумевать территории, где присутствуют обе родительские формы (или фенотипически близкие к ним экземпляры) в количестве не менее 5 % каждая. На юге Сибири ареал маскированной трясогузки окружен, по меньшей мере, четырьмя участками гибридных зон (вкладка рис. 2). Если рассмотреть выборки (n=80) из ареала маскированной трясогузки в Сибири за пределами зоны контакта (вкладка, рис. 2, «1»), то доля фенотипически чистых особей составит 15 %, а доминируют (73.8 %) экземпляры со слабым развитием промежуточных признаков – II ф.к. При этом в аллопатрических частях ареала вблизи гибридных зон присутствуют (11.2 %) особи с сильным развитием про-

межуточных признаков – III ф.к. Для сравнения, в выборках (вкладка, рис. 2, «2») из ареала *M. alba* s. s. (n=25) с территорий, удалённых от гибридных зон на примерно такое же расстояние (200-400 км), фенотипически чистые особи составят 92.0 %, а близкие к фенотипически чистым (V ф.к.) 8.0 %. Следует указать на абсолютное доминирование фенотипически чистых особей в ареале белой трясогузки и отсутствие экземпляров с сильным развитием промежуточных признаков уже на некотором удалении от гибридной зоны. Напротив, у маскированной трясогузки соотношение изменяется в пользу фенотипически чистых птиц только в регионах, максимально удалённых от гибридных зон (не менее 700 км). Эти данные (вкуче с материалами по изменчивости пластических признаков и молекулярных маркёров, см. ниже) позволяют предполагать, что поток генов в аллопатрические популяции *M. (a.) personata* в Сибири интенсивнее (выше уровень интрогрессии), чем в популяции *M. alba* s.s.

3.5. Различия в уровне гибридизации на некоторых участках сибирской гибридной зоны

На различных участках сибирской гибридной зоны варьирует соотношение фенотипических классов. Мы располагаем материалами для сравнения фенотипического состава на трех из них (вкладка рис. 2, А-В)

Достоверно различаются ($p < 0.05$) выборки из южной Тувы (вкладка рис. 2, В) и со среднего Енисея (А). В южной Туве выше доля фенотипически чистых особей обеих родительских форм, и значительно меньше экземпляров с сильным развитием промежуточных признаков. Так, на среднем Енисее доля фенотипически чистых маскированных трясогузок составляет 1.0 %, белых – 13.4 %. В Туве фенотипически чистых маскированных трясогузок 27.9 %, белых – 16.3 %. Особенно заметны отличия в численности особей с сильным развитием гибридных признаков, которых в Туве 2.3 % III ф.к. и 2.3 % IV ф.к., в то время как на среднем Енисее 14.4 % III ф.к. и 9.3 IV ф.к.

Такие различия в фенотипическом составе обусловлены меньшим уровнем гибридизации в Туве, что на наш взгляд, указывает на существование изолирующих механизмов, которые в Туве действуют более эффективно. Не обнаружено статистических отличий между выборками из южной Тувы (В) и северными частями Кузнецкого Алатау (Б), Кузнецким Алатау (Б) и средним Енисеем (А) ($p > 0.1$). Это не особенно удивительно, поскольку различия в уровне гибридизации обу-

словлены (как мы предполагаем), главным образом, экологическими факторами. Район Кузнецкого Алатау имеет промежуточное широтное положение между участками «А» и «В» и, по всей видимости, характеризуется промежуточными экологическими условиями, влияющими на уровень гибридации.

3.6. Изменчивость пластических признаков

Результаты анализа метрических признаков свидетельствуют о значительном влиянии гибридации на размерные характеристики симпатрических популяций изучаемых форм [Семенов, 2009]. На основании данных дисперсионного анализа, аллопатричные популяции всех трех форм (*M. (a.) personata*, *M. a. dukhunensis*, *M. a. baicalensis*) достоверно отличаются друг от друга, однако, в условиях симпатрии достоверных различий между ними нет. Маскированная трясогузка, которая в области аллопатрии крупнее *baicalensis* по длине крыла и клюва, и по всем трем признакам крупнее *dukhunensis*, в условиях симпатрии «мельчает» настолько, что ее симпатрические и аллопатрические популяции достоверно отличаются. Напротив, *dukhunensis* в условиях симпатрии «крупнеет» по средним длинам крыла и хвоста и тоже достоверно отличается от аллопатрически обитающих популяций. Таким образом, в симпатрии у *M. (a.) personata* и *M. alba* s.s. изученные размерные признаки «усредняются», что на наш взгляд, объясняется интенсивным генетическим обменом между ними.

3.7. Возможный механизм наследования признаков окраски

Мы располагаем материалами, позволяющими предполагать, что за наследование окрасочных признаков, отличающих обсуждаемые формы, ответственно малое число генов, по всей видимости, не более двух пар аллелей. На эту мысль наводит сам характер фенотипических переходов, имеющих лишь несколько промежуточных вариантов и высокая коррелированность в наследовании элементов рисунка оперения у гибридов (данные положения подробно обсуждается в диссертационной работе) [Семенов и др., 2010а]. В 2006 из гибридной зоны (вкладка, рис. 2,А) на среднем Енисее (с. Новоазимово) был доставлен и содержался в неволе выводок смешанной пары (самец – маскированная трясогузка II ф.к., самка – белая трясогузка V ф.к.). В брачном наряде фенотипы 4 потомков распределились следующим образом: одна из птиц (самка) имела фенотип маскированной трясогузки II ф.к. (как у отца), одна птица (также самка) имела фенотип белой трясогузки со слабым развитием промежуточных признаков V ф.к. (как у матери), двое других (сам-

цы) имели облик белой трясогузки с сильным развитием промежуточных признаков IV ф.к. Подобное распределение фенотипов у смешанной пары и данные о значительном числе экземпляров с сильным развитием гибридных признаков на среднем Енисее, позволяют предполагать, что фенотипы III-IV ф.к. не являются продуктом сочетания рецессивных аллелей (в противном случае, они заметно уступали бы в числе родительским фенотипам). Однако, против таких особей, по всей видимости, действуют какие-то формы отбора (вероятнее всего, полового) на большей части ареала, поэтому их распространение ограничено собственно гибридными зонами и их ближайшими окрестностями.

3.8. Изменчивость митохондриальных последовательностей

По молекулярным данным, генетические дистанции между маскированной и белой трясогузками существенно меньше, чем между белой трясогузкой и другими видами подрода *Motacilla* [Voelker, 2002; Alström et al., 2003; Pavlova et al., 2005]. По нашим данным для участка контрольного района мтДНК число замен у максимально дивергировавших гаплотипов из аллопатрических участков ареалов обсуждаемых форм, составило 3 нуклеотида на фрагмент в 610 п.о. (0.5 %).

Для аллопатрических частей ареала *M. alba s. s.* характерны несколько гаплотипов («северная ветвь»), но доминирует один [Pavlova et al., 2005; наши данные] (вкладка рис. 4). В аллопатрии у *M. (a.) personata* также численно превалирует один гаплотип, характерный только для южных частей ареала и встречаются несколько вариантов гаплотипов с признаками предкового полиморфизма («южная ветвь»), сочетающие черты «южных» и «северных». Один из восьми гаплотипов от маскированной трясогузки из аллопатрии (Киргизия) был полностью тождественен «северному». Среди *M. (a.) personata* из сибирской зоны контакта (от южной Тувы до устья Подкаменной Тунгуски) ни мы (n=10), ни предыдущие исследователи (n=15) [Pavlova et al., 2005] не обнаружили ни одного «южного» гаплотипа, как и среди *M. a. dukhunensis* и *M. a. baicalensis* в симпатрических (вкладка рис. 4) и аллопатрических частях ареала [Voelker, 2002; Alström, 2002, 2003; Pavlova et al., 2005; си-квенсы из GenBank]; все особи имели гаплотипы «северной группы» (как и у других *M. alba s. s.*). Этот результат не удивителен, принимая во внимание тот факт, что ареал маскированной трясогузки в Сибири окружен гибридными зонами. По всей видимости, в результате потока генов из этих зон, автохтонный «южный» митохондриальный гаплотип маскированной трясогузки был вытеснен «северным»,

т.е. маскированная трясогузка заимствовала мтДНК у белой за счет гибридизации. Сходная картина генетической изменчивости с однонаправленным заимствованием митохондриального генома из гибридных зон известна для ряда видов позвоночных животных [Wirtz, 1999; Rohwer et al., 2001; Deffontaine et al., 2005; Irwin et al., 2009].

Принимая скорость фиксации мутаций в мтДНК у птиц как 2 % за 1 млн. лет (это очень приблизительная оценка, т.к. скорость замен может различаться в разы между различными митохондриальными генами) [Price, 2008; Weir, Schluter, 2008 по Рубцов, 2009], можно получить оценку расхождения между маскированной и белой трясогузками, примерно в 250 тысяч лет. Это соответствует периоду Плейстоценовых оледенений, что согласуется с гипотезой, предполагающей, что формирование современных северопалеарктических полувидов происходило в ледниковых рефугиумах в течение Плейстоцена [Voelker, 2002]. Еще раз подчеркнем, что эта оценка весьма условна, но она дает представление о порядке цифр, даже если истинное время дивергенции отлично в несколько раз. Между тем, по некоторым данным, у птиц, время необходимое для достижения устойчивой репродуктивной изоляции, составляет порядка 1-6 млн. лет [Weir, 2007; Price, 2008], что явно существенно больше, чем в случае с трясогузками.

Присутствие «северного» гаплотипа в аллопатрических частях ареала маскированной трясогузки согласуется с предположением о наличии интрогрессии. Однако, на настоящий момент нельзя исключать, что обнаруженный гаплотип может быть проявлением предкового полиморфизма. Следует оговориться, что наши результаты по изменчивости молекулярных маркеров носят предварительный характер. Поскольку нами был взят участок D-петли контрольного района мтДНК, представляющий собой самую изменчивую часть митохондриального генома [Лукашов, 2009], мы не можем утверждать, что анализ других участков митохондриального генома подтвердит полученные результаты (хотя некоторые данные о согласованности с другими участками есть в литературе [Pavlova et al., 2005]). Кроме того, известно, что топологии дендрограмм на основе митохондриальных и ядерных генов у трясогузок различаются [Alström et al., 2003]. Все это заставляет с осторожностью относиться к трактовке полученных данных. Одним из возможных путей прояснения ситуации может быть проведение анализа других участков мтДНК и ядерных генов, локализованных в половых хромосомах.

ГЛАВА IV. ОБЗОР ВОЗМОЖНЫХ МЕХАНИЗМОВ РЕПРОДУКТИВНОЙ ИЗОЛЯЦИИ

4.1. Биотопические предпочтения

Ярко выраженные различия в биотопических предпочтениях между обсуждаемыми формами отсутствуют. Все они в гнездовой период занимают сходные местообитания: поймы рек, берега водоемов и селитебный ландшафт. Большая пластичность трясогузок в выборе мест для постройки гнезда определяет широкий спектр подходящих биотопов и сама по себе создает предпосылки для симбиотопии. Однако на Алтае, в Казахстане, Туве и Западном Саяне маскированная трясогузка отдает большее предпочтение горным и предгорным районам, в то время как в тайге и открытых ландшафтах она гнездится лишь в постройках человека. Белая трясогузка, наоборот, горных районов избегает, при этом зачастую гнездится в тайге по берегам рек вдали от населенных пунктов [Сушкин, 1938; Дементьев, 1954; Гынгазов и др., 1977; Кучин, 1982; Нейфельдт, 1986; Семенов и др., 2010]. Хотя определенные различия в биотопических предпочтениях существуют, однако они вряд ли способны приводить к существенной биотопической сегрегации в силу тяготения обсуждаемых форм к антропогенным ландшафтам.

4.2. Демонстрационное поведение и вокализация

Наши исследования демонстрационного поведения трясогузок находятся на ранних этапах, систематический сбор материала был начат в 2009 г. Однако, мы считаем необходимым изложить полученные результаты по причине значимости данного аспекта в проблеме гибридизации [Панов, 1989]. Наши материалы по моторике сигнального поведения свидетельствуют о значительном сходстве элементарных двигательных актов (ЭДА) у маскированной трясогузки с таковыми у других членов комплекса *M. alba* s. l. [Дементьев, 1954; Долгушин и др., 1970; Панов, 1973; Glutz von Blotzheim, 1985 Cramp, 1988]. Мы не обнаружили отличий между известными брачными демонстрациями самцов [Панов, 1973; Glutz von Blotzheim, 1985; Cramp, 1988]. По ЭДА используемых в территориальных демонстрациях маскированная трясогузка, по-видимому, неотличима от других форм комплекса белых трясогузок (кроме *M. a. ocellaris*) [Панов, 1973; Glutz von Blotzheim, 1985; Cramp, 1988]. Прекопулятивные демонстрации самок *M. (a.) personata* и *M. a. alba*, по-видимому, тождественны, однако отличия есть между *M. (a.) personata* и *M. a. alba* с одной стороны и *M. a. leucopsis* и *M. (a.) lugens* с другой [Панов, 1973;

Glutz von Blotzheim, 1985; Cramp, 1988]. У обсуждаемых форм есть характерные черты в вокализации [Alström, 2003], вероятно, отличия более резки между *M. (a.) personata* и *M. a. dukhunensis*, чем между *M. (a.) personata* и *M. a. baicalensis*. Следует отметить, что в роде *Motacilla* многие формы имеют слабую степень дивергенции по акустическим сигналам, в отличие от окраски брачного оперения [Alström, 2002]. Слабая изученность поведения и вокализации трясогузок не позволяет сделать окончательные выводы о значимости перечисленных факторов для ограничения уровня гибридизации. На данный момент мы не обнаружили эффективных барьеров как в случае территориального, так и брачного демонстрационного поведения, подтверждением чему служат размножающиеся пары самого различного состава. Следует, однако, учитывать, что на ранних этапах дивергенции демонстрационного поведения, различия могут заключаться не в самих ЭДА, но в частоте и комбинаторике их использования [Панов, 1978]. К сожалению, мы не располагаем необходимым материалом для того, чтобы проверить, есть ли такие отличия в данном случае.

4.3. Состав пар и успешность размножения в Южной Туве

По нашим наблюдениям, у трясогузок плодовиты гибриды обоого пола. Нормальное потомство имеют пары, включающие гибридную и фенотипически чистую особь, а также пары гибрид/гибрид. Статистические различия в успешности выупления у гомоспецифических и смешанных пар (в т.ч., включающих гибридов) отсутствуют ($n=10$, $p>0.1$). Следует учесть, что наши сведения получены из области скопления гибридов. Мы не можем отрицать возможности пониженного репродуктивного успеха у гибридов вне зоны симпатии. По результатам сравнения наблюдаемого и теоретически ожидаемого числа пар в Туве, мы отметили достоверную тенденцию к гомономному скрещиванию у птиц с преобладанием фенотипа *M. (a.) personata* (I-II) и *M. alba* (V-VI) (табл. 2).

Таблица 2. Соотношение наблюдаемого и теоретически ожидаемого (в скобках) числа пар на двух участках гибридных зон. Жирным шрифтом выделено значение χ^2 , свидетельствующие о достоверном различии.

Тува n=39	I-II	III-IV	V-VI	$\chi^2=22.97$ df=5 p<0.01	Ср. Енисей n=45	I-II	III-IV	V-VI	$\chi^2=8.57$ df=5 p<0.13
I-II	20 (17)				I-II	28 (24)			
III-IV	9 (7)	1 (1)			III-IV	2 (2)	0 (1)		
V-VI	2 (11)	0 (2)	7 (2)		V-VI	9 (15)	1 (1)	5 (2)	

Обращает внимание существенное различие (в 5.5 раз) между теоретически ожидаемыми и наблюдаемыми частотами смешанных пар состоящих из разных родительских форм (табл. 2, V-VI*I-II). На среднем Енисее, как можно было ожидать, исходя из фенотипического состава, мы не обнаружили ассортативности скрещивания, хотя слабая тенденция (не подтвержденная статистически) все же существует. Кроме того, можно заметить неожиданно малое число особей III и IV ф.к., в сравнении с данными по фенотипическому составу (вкладка рис. 2). Это связано с тем, что учеты на среднем Енисее были произведены в 2006 году, на начальных этапах нашей работы, и, к сожалению, без использования оптических приборов. Как выяснилось позднее, с расстояния, даже особи со значительным развитием промежуточных признаков зачастую воспринимаются как более близкие к фенотипически чистым. Поэтому, наши результаты по составу пар на среднем Енисее следует рассматривать, как предварительные.

4.4. Сроки образования пар

По нескольким признакам мы можем судить, что в южной Туве самцы белой и маскированной трясогузок приходят в состояние половой активности в разные, хотя и сильно перекрывающиеся сроки. На наш взгляд, это связано с более ранним прилетом самцов маскированной трясогузки на места гнездования, поскольку зимовки этой формы менее удалены [Дементьев и др., 1954]. В последней декаде апреля семенники *M. (a.) personata* достоверно крупнее, чем у *M. alba s. s.* ($p=0.04$) [Семенов и др. 2010]. В это время большинство самцов *M. alba s. s.* еще находятся в стаях, они редко поют, не проявляют признаков антагонизма по отношению друг к другу. В те же сроки большинство самцов *M. (a.) personata* уже занимают гнездовые участки и начинают маркировать их. Безусловно, наших данных недостаточно для того, чтобы делать уверенные выводы, однако мы отметили тенденцию (не подкрепляющуюся статистически) к более раннему размножению пар, состоящих из маскированных трясогузок в южной Туве [Семенов и др. 2010]. На наш взгляд, некоторый хиатус в сроках гнездования пар различного фенотипического состава отражает различия в сроках прихода самцов в половую активность. Таким образом, сроки образования пар перекрываются широко, но не полностью, что может служить одним из механизмов, поддерживающих некоторый уровень изоляции. Время прибытия трясогузок в таежные местообитания определяется наличием доступных

кормовых ресурсов, которые здесь появляются позднее, чем в Туве. Видимо, прилет белой и маскированной трясогузок в северные части области совместного обитания сильнее, чем в Туве синхронизирован климатическими условиями, что определяет большее перекрытие в сроках образования пар [Семенов и др., 2010]. Существующая тенденция к образованию гомоспецифических пар, отчасти или полностью может быть следствием частичного несовпадения периода образования пар за счет различий в сроках фенологических явлений. Хотя мы не обнаружили отличий в рассмотренных элементах брачного демонстрационного поведения, определенный уровень этологической изоляции может достигаться за счет резких различий в брачном оперении обсуждаемых форм. Возможно, некоторый уровень изоляции, наблюдаемый в Туве, поддерживается за счет суммарного действия нескольких экологических и этологических факторов, хотя по отдельности, каждый из них может вносить несущественный вклад. Причина бóльшей доли смешанных пар и гибридов на среднем Енисее может также заключаться в том, что маскированная трясогузка здесь находит северный предел распространения, и как следствие испытывает недостаток конспецифических партнеров [Панов, 1989].

ГЛАВА V. ОТНОШЕНИЯ ВНУТРИ КОМПЛЕКСА *M. ALBA SENSU LATO*: ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ И ЭВОЛЮЦИОННЫЙ АСПЕКТЫ

В главе V обсуждаются взаимоотношения между известными формами комплекса белых трясогузок в пределах мировых ареалов на основании материалов по морфологии, экологии, этологии и генетики. Молекулярные [Voelker, 2002] и палеонтологические [Jánossy, 1995] данные позволяют предполагать, что в истории подрода *Motacilla*, возникшего в Восточной Палеарктике в позднем Миоцене – раннем Плиоцене (7-4.5 млн. л. н.) было несколько предковых расселений с последующими событиями изоляции и новыми реколонизациями. Предположительно, становление современных полувидов происходило во время изоляции предковых популяций в ледниковых рефугиумах, занимавших удаленные друг от друга части Евразии. Молекулярные датировки, в данном случае, хорошо согласуются с палеонтологическими, позволяя утверждать, что «южная» ветвь (*alboides*, *personata*, *leucopsis* и *lugens*) в позднем Плейстоцене на протяжении нескольких сотен тысяч лет была изолирована от «северной» ветви (*alba*, *yarrellii*, *ocularis*, *baicalensis*) [Voelker, 2002; Pavlova et al., 2005]. Безусловно, за указанный период изоляции, эти группы

форм не могли достигнуть уровня дивергенции, необходимого для устойчивой репродуктивной изоляции, что в итоге выражается в гибридизации различного уровня в зонах вторичного контакта. Некоторая изоляция между отдельными расами достигается, в-основном, за счет действия экологических механизмов; определенную роль, безусловно, играет склонность к гомономному скрещиванию. Перечисленные аргументы наводят на мысль, что представителей *M. alba* s.l. правильнее всего рассматривать как членов одного вида. Однако, ряд форм обладают некоторым уровнем репродуктивной обособленности, поэтому номенклатурно приравнивать их к расам, связанным зонами первичной интерградации вряд ли оправдано. Оптимальным вариантом может быть присвоение всем формам тринарного латинского названия, с обозначением круглыми скобками популяций уровня полувидов. С учетом всех обсуждаемых в главе V замечаний, комплекс белых трясогузок можно представить следующим образом: *Motacilla alba alba*, *M. a. yarrellii*, *M. a. subpersonata*, *M. a. baicalensis*, *M. (a.) alboides*, *M. (a.) personata*, *M. (a.) leucopsis*, *M. (a.) lugens*. В отношении *ocularis* необходимы дополнительные исследования. В данной главе также приводятся аргументы в пользу точки зрения о необходимости таксономического включения популяций *dukhunensis* в состав подвида *M. a. alba*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В разделе кратко подведены итоги исследования. Автор акцентирует внимание на том, что для прояснения ряда вопросов, касающихся изолирующих механизмов у обсуждаемой пары форм, необходим дополнительный сбор материала.

ВЫВОДЫ:

1. Наиболее значимым для анализа фенотипическим маркером гибридного происхождения особи служит рисунок оперения по бокам головы и шеи. Между белой и маскированной трясогузкой существует ряд переходов по этому признаку.
2. Ареал маскированной трясогузки на юге Сибири со всех сторон окружен ареалом белой трясогузки. Пространственные отношения между ними можно определить как парapatрию при регулярных залетах соседствующих форм.
3. Уровень гибридизации на юге Сибири варьирует по доле фенотипических гибридов в различных зонах от 55.5 до 85.6 %. Несмотря на значительный уровень гибридизации, большинство особей сохраняет облик с преобладанием черт той или иной родительской формы. Существует достоверная тенденция к меньшему уровню гибридизации в Тувинском участке гибридной зоны. Данные по изменчивости

пластических признаков подтверждают предположение о значительном уровне генетического обмена в зоне симпатрии.

4. Аллопатрические популяции маскированной трясогузки имеют собственные митохондриальные гаплотипы, в то время как в гибридной зоне они замещены гаплотипами белой трясогузки, что подкрепляет точку зрения о значительном размахе гибридизации и более высоком уровне интрогрессии в ареал *M. (a.) personata*.

5. Мы не обнаружили пониженной плодовитости у гибридов. У родительских форм в зоне гибридизации существует достоверная тенденция к ассортативному образованию пар. Мы предполагаем, что гибридизация ограничена, в первую очередь, действием экологических факторов, таких как частичное несовпадение сроков образования пар.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Савченко, А.П. Весенняя миграция птиц на территории юга Центральной Сибири и угроза распространения гриппа птиц (H5N1) / А.П. Савченко, В.И. Емельянов, А.В. Беляков, Н.В. Карпова, И.А. Савченко, А.Н. Радченко, В.В. Палунина, А.В. Кутянина, Г.А. Семенов // Вестник КГУ. – 2006. – № 5/1. – С. 19–28.
2. Семенов, Г.А. Влияние гибридизации на окрасочные и размерные показатели белой трясогузки (*Motacilla alba dukhunensis*) и маскированной трясогузки (*M. personata*) / Г.А. Семенов // Материалы IV Международной орнитологической конференции «Современные проблемы орнитологии Сибири и Центральной Азии». – Улан-Удэ: Издательство БГУ. – 2009. – С. 192–194.
3. Семенов, Г.А. Гибридизация белой *Motacilla alba* Linnaeus, 1758 и маскированной *M. (a.) personata* Gould, 1861 трясогузок на юге Сибири / Г.А. Семенов, А.К. Юрлов, Д.Р. Хайдаров // Сибирский экологический журнал. – 2010. – Т. XVII, № 5. – С. 788–799.
4. Семенов, Г.А. О характере взаимоотношений между маскированной и белой трясогузками на юге Сибири / Г.А. Семенов, А.К. Юрлов // Орнитология. – 2010а. – Вып. 36. – С. 7–21.

Рис. 4. Дендрограмма частичных сиквенсов участка контрольного района мтДНК (610 п.о.) *M. alba s. s.* и *M. (a.) personata*

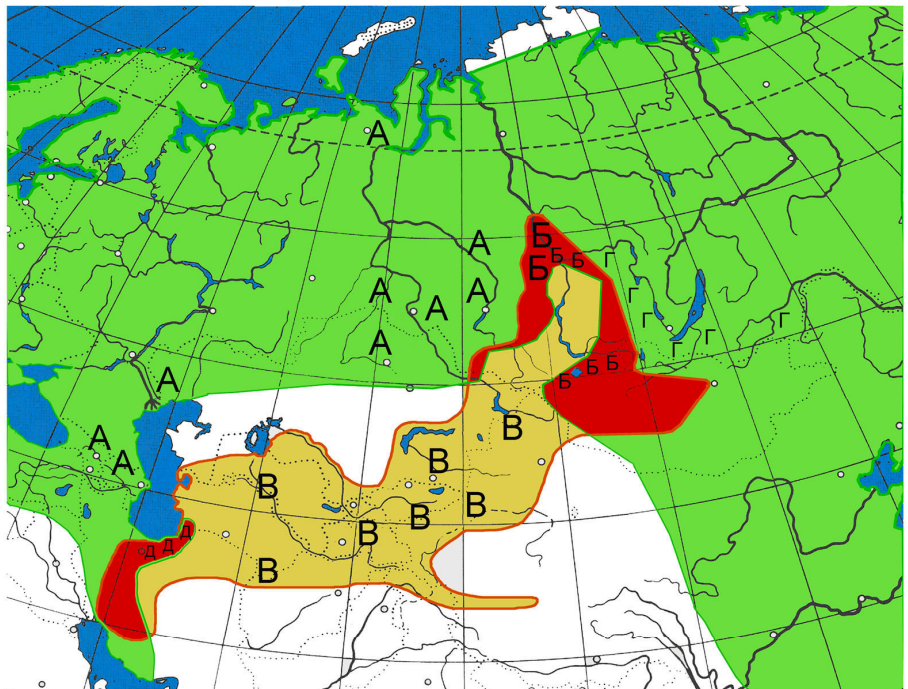
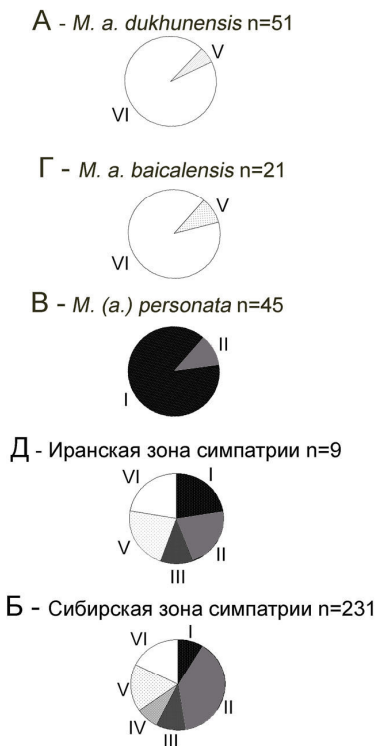
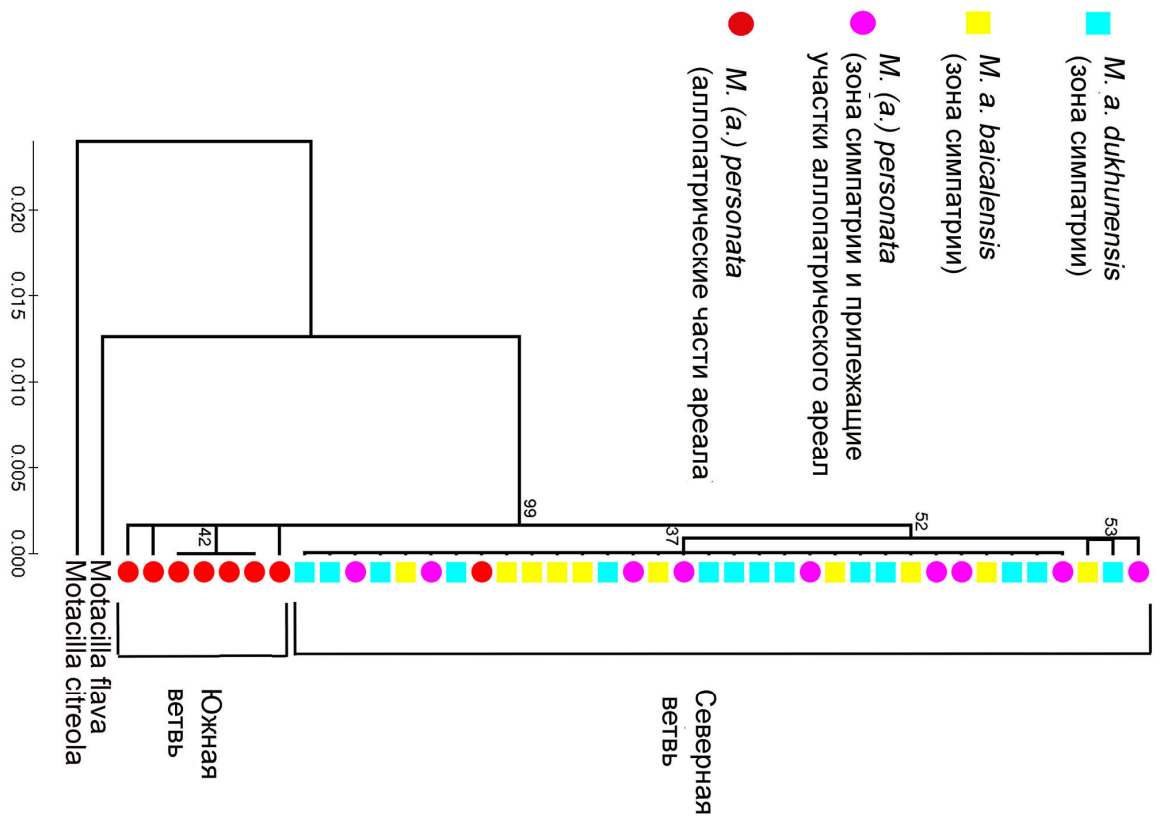


Рис. 1. Фенотипический состав в выборках из аллопатрических частей ареала *M. alba s. s.* (■А, Г), *M. (a.) personata* (■В) и областей их контакта (■Б, Д). Фенотипические классы на диаграммах (I-VI) из рис. 3.

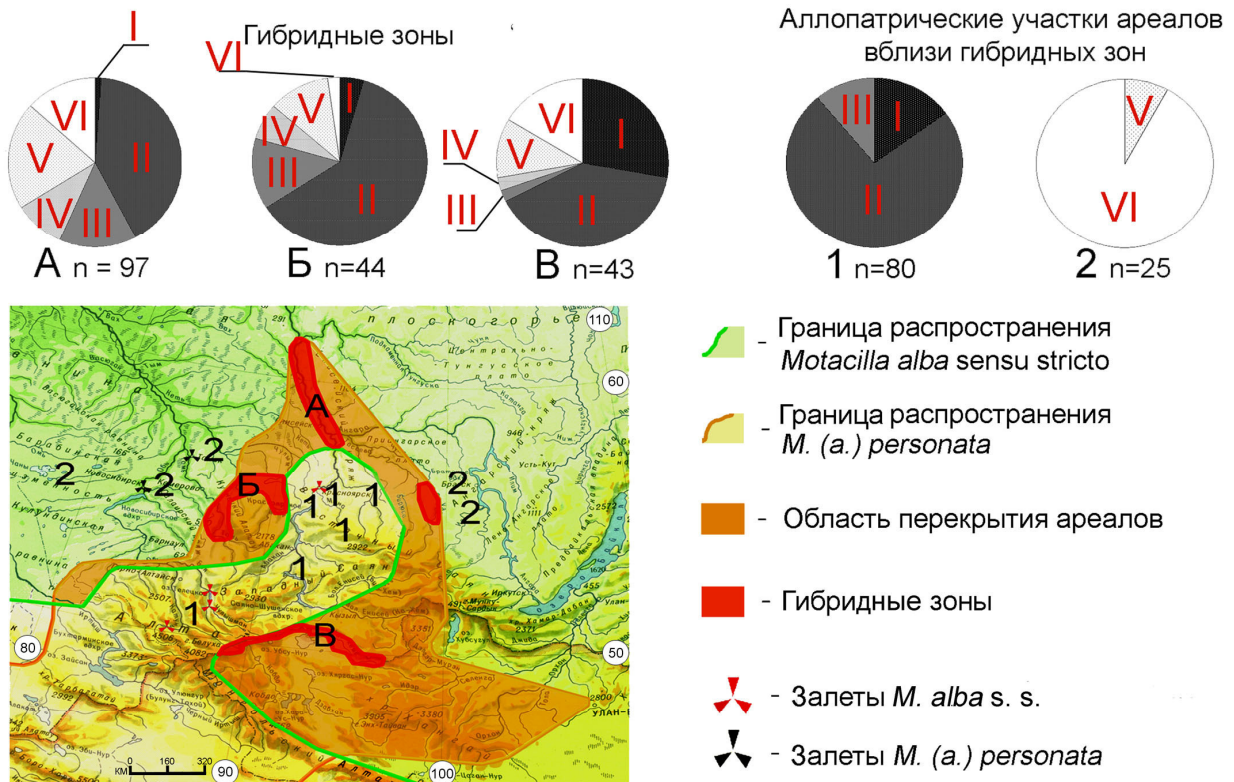


Рис. 2. Фенотипический состав на некоторых участках ареала трясогузок на юге Сибири (фенотипические классы из рис. 3)

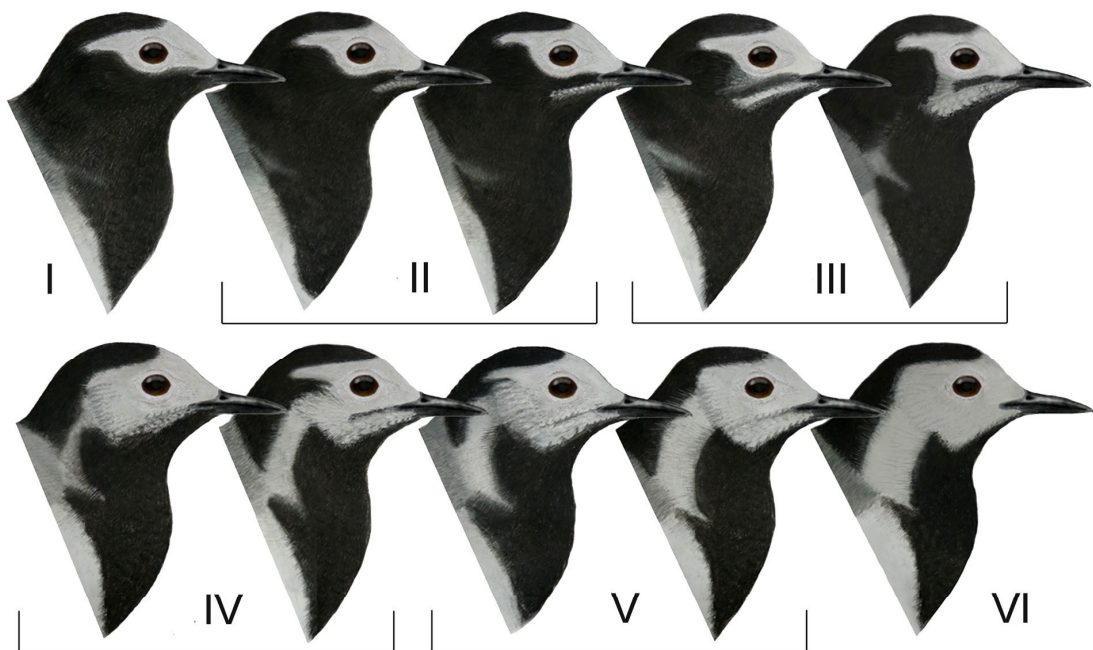


Рис. 3. *M. (a.) personata* (I), *M. alba s. s.* (VI) и варианты промежуточных фенотипов (II-V). У классов II-VI частично или полностью могут быть белыми горло и подбородок [Семенов и др., 2010а]