

УДК 598.2 : 598.829 : 591.5

**БИГИНИЯ У ЖЕЛТОГОЛОВОЙ ТРЯСОГУЗКИ *MOTACILLA CITREOLA* PALLAS, 1776 (PASSERIFORMES, MOTACILLIDAE, MOTACILLINAE) В УСЛОВИЯХ СИМПАТРИИ**

© 2012 г.

**И.В. Муравьев<sup>1</sup>, Е.А. Артемьева<sup>2</sup>**<sup>1</sup>Пензенский институт развития образования<sup>2</sup>Ульяновский государственный педагогический университет им. И.Н. Ульянова

pliska58@mail.ru

Поступила в редакцию 13.12.2011

Приведены данные по бигинии у желтоголовой трясогузки *Motacilla citreola* Pallas, 1776 (Passeriformes, Motacillidae, Motacillinae) в Среднем Поволжье (Пензенской области) как изолирующем факторе в условиях симпатрии.

**Ключевые слова:** бигиния, симпатрия, популяция, вид, гнезда, кладки, гнездовой биотоп, птицы, «желтые» трясогузки, Среднее Поволжье.

**Введение**

Желтоголовая трясогузка *Motacilla citreola* Pallas, 1776 (Passeriformes, Motacillidae, Motacillinae) – желтоголовая плиска, трясогузка желтоголовая; пастушечка, желтобрюшка (Сибирь); желтобрюшка (Даль); желтоголовая плиска (Брэм). Местное название: татарское – сары башлы чэперчек, сиртия койрык [1].

Относится к группе «желтых» трясогузок политипического комплекса *Motacilla flava* L. in sensu lato, в данной работе рассматривается в качестве самостоятельного вида. В последнее время в орнитологической литературе появились многочисленные данные о полигинии многих воробьиных птиц [2–4]. Вместе с тем, это явление у желтоголовой трясогузки до сих пор оставалось неизвестным. В настоящее время отсутствуют данные по бигинии *M. citreola* на территории Среднего Поволжья и Предуралья. *M. citreola* является достаточно локальным видом, требовательна к биотопам гнездования, что обуславливает дисперсное распределение гнездовых поселений данного вида в пространстве ареала.

Проведены комплексные исследования биотопов и фенологии гнездования, особенностей nidологии, биологии и экологии, оологии, птенцов в популяциях *M. citreola* в пространстве ареала, в том числе на территории Среднего Поволжья. Показаны особенности гнездования как результат активного сближения форм *M. c. citreola* и *M. c. werae* на территории европейской части России, в том числе в Среднем Поволжье, что связано с расширением их северной и южной границ гнездовых ареалов соответственно [5].

Цель данной работы – выявление роли бигинии в формировании популяционной струк-

туры вида в условиях симпатрии в Среднем Поволжье.

**Материал и методы**

Ареал *M. citreola* имеет разорванный характер. В Западной и Восточной Сибири обитает *M. c. citreola* Pallas, 1776. В европейской части России, на Урале, частично в Западной Сибири встречается *M. c. werae* Buturlin, 1907. *M. c. calcarata* Hodgson, 1836, обитает в горах Тянь-Шаня и восточного Ирана на восток до Тибета, до западных границ Ганьсу, на север до Джунгарского Алатау. *M. c. weigold* Rensch, 1933 – в провинциях Сычуань с прилежащими частями восточного Тибета и Юнань [5, 6]. Л.А. Портенко выделял четвертый подвид желтоголовой трясогузки – *M. c. guassatrix* Portenko [7]. *M. citreola* является единственным видом в группе «желтых» трясогузок, который не вызывает сомнений в видовом статусе. Желтоголовая трясогузка зимует на севере Индии и в Бирме [8], может быть встречена зимой в Палестине и Египте, известны залеты на Гельголанд и в Италию [5].

В Среднем Поволжье и Предуралье обитают 2 немногочисленных перелетно-гнездящихся подвидов желтоголовой трясогузки: северо-восточный номинативный – *M. c. citreola* Pallas, 1776 и юго-западный – *M. c. werae* Buturlin, 1908 [6]. В 2006 году *M. c. werae* Buturlin исключен из ранга подвида и ему присвоен статус видовой таксона – малая желтоголовая трясогузка *M. werae werae* Buturlin, 1908 [9]. Однако в настоящей работе авторы придерживаются точки зрения Л.С. Степаняна [6] и рассматривают *M. c. werae* Buturlin в качестве подвидовой формы *M. citreola*. Обычный (немногочисленный) гнездящийся

перелетный вид (Бородин, 1994). В Татарстане – обычный гнездящийся и пролетный вид [10]. В Самарской, Пензенской и Саратовской областях является гнездящимся и пролетным видом.

Для выяснения границ гнездовых ареалов подвидов *M. citreola* и географического паттерна распространения основных фенотипов использован музейный материал фондов Зоологического института РАН (г. С.-Петербург) – 63 экз., Зоологического музея МГУ (г. Москва) – 58 экз., Зоологического музея СГУ (г. Саратов) – 7 экз., Кировского государственного краеведческого музея – 8 экз., Пензенского государственного краеведческого музея – 4 экз., Зоологического музея ПГПУ им. В.Г. Белинского – 17 экз., а также материалы полевых исследований 1978–2011 гг. (данные А.А. Яковлева, В.А. Яковлева и Г.Н. Исакова по Чувашии (565 экз.), данные по Ульяновской области (235 экз.), по Пензенской (350 экз.), Саратовской (43 экз.), Волгоградской (30 экз.) областям, Казахстану (40 экз.), а также результаты работ, проведенных в рамках регионального гранта РФФИ Поволжье 2009–2010 гг. (352 экз., 98 экз. были окольцованы). Общий объем исследованного материала составляет 1772 экз. Полевые исследования (в том числе нидологические и оологические) проводились на территориях Астраханской, Волгоградской, Нижегородской, Оренбургской, Пензенской, Самарской, Саратовской и Ульяновской областей, в Республиках Мордовии и Чувашии с апреля по октябрь 1978–2011 гг.

Нидологический материал (гнезда):  $n = 16$  (Кировская обл.),  $n = 27$  (Пензенская обл.),  $n = 2$  (Пермская обл.),  $n = 3$  (Ульяновская обл.). Оологический материал (количество кладок и яиц):  $n_1 = 16$ ,  $n_2 = 81$  (Кировская обл.);  $n_1 = 26$ ,  $n_2 = 103$  (Пензенская обл.);  $n_1 = 3$ ,  $n_2 = 16$  (Ульяновская обл.). Материал по птенцам:  $n = 6$  (Кировская обл.),  $n = 416$  (Республика Мордовия),  $n = 174$  (Пензенская обл.),  $n = 7$  (Пермская обл.). Всего были проанализированы 48 гнезд, 45 кладок и 200 яиц, 603 птенца.

Полевые исследования избранного вида проводились на территории Пензенской области с 1985 по 2011 гг. в окрестностях сел Раевка, Каменка Колышлейского р-на и Пригородное, Хотяново Сердобского р-на, были организованы стационарные наблюдения, где производился сбор полевого материала по сравнительной экологии желтоголовой трясогузки. Проведена морфометрическая обработка всех найденных гнезд ( $n = 27$ ), описывался гнездовой материал, экспозиция гнезда по отношению к сторонам горизонта, определялся растительный покров в радиусе 1 м и производились замеры относительной влажности над гнездом психрометром

Ассмана по стандартной методике. Дальнейшая обработка показателей прибора производилась с помощью психрометрических таблиц. Эффективность размножения определялась путем проверки гнезд 1 раз в 3 дня, а перед вылетом птенцов – ежедневно. При обработке оологического материала наряду с промерами длины и диаметра яиц ( $n = 103$ ) у модельного вида рассчитывались следующие показатели: степень округленности (Sph), объем ( $V$ ) и коэффициент вариации ( $CV$ ), описывались окраска и рисунок скорлупы яиц [11].

Работа выполнена с использованием следующих методов: картирование гнездовых поселений и встреч, учеты по традиционным методикам, кольцевание, мечение цветными кольцами, изучение рациона питания птенцов и взрослых особей, проведение записей голосовых сигналов данного вида и получение сонограмм [11, 12].

### Обсуждение результатов

В 1992 г. с 1 по 5 июня нами изучалось поселение желтоголовой трясогузки в окрестности с. Мастиновка Пензенского р-на. На сырой луговине площадью 10 га были обнаружены 3 гнезда *M. citreola*. При наблюдениях за гнездящимися птицами использовались индивидуальные цветные метки, которые позволили установить, что один из самцов *M. citreola* имел два гнезда и двух самок [13].

Гнезда располагались в 20 м друг от друга. В первом гнезде (гнездо № 1) были обнаружены 4 птенца в возрасте 3–4 дней и 1 неоплодотворенное яйцо. Во втором гнезде (гнездо № 2) находилась свежая кладка из 3 яиц.

Параметры гнезд, мм: (гнездо № 1) D–100, d–71, H–74, h–59; (гнездо № 2) D–87, d–60, H–66. Размеры яиц в гнезде № 2, мм ( $n = 3$ ): 18.9–19.6x14.0–14.8, в среднем 19.27x14.43 мм, вес яиц 1.700–1.810 г, в среднем 1.773 г. Строительный материал двух сравниваемых гнезд был сходным и состоял, в основном, из сухих стеблей злаков и осок.

Окраска оперения самок заметно отличалась: самка в гнезде № 1 имела менее яркую окраску, чем самка в гнезде № 2. Наблюдения за поведением этих самок показали, что конфликтные ситуации у них отсутствовали даже в тех случаях, когда одна из них находилась в непосредственной близости от соседнего гнезда.

Самец кормил птенцов и самок из обоих гнезд поочередно, а также успешно охранял территорию этих гнезд от других самцов своего вида. 3 июня 1992 г. проводились наблюдения за суточной активностью самца и самок с 6.00 до 15.00. В течение этого дня нами отмечены 2 спа-

ривания самца с самкой из гнезда № 2, а также его участие в насиживании этой кладки. Время трех пребываний его здесь составляло от 10 до 20 минут.

Количество кормлений птенцов за 9 часов наблюдений в гнезде № 1 у самки составило 31 посещение, у самца – 14. Наряду с этим самец прилетал к первому гнезду без корма 14 раз, сопровождая самку из гнезда № 1. Было отмечено, что самец приносил 6 раз корм самке из гнезда № 2, насиживающей свою кладку.

При дальнейшем посещении исследуемого участка нами установлено, что родители успешно выкормили 4-х птенцов из первого и 3-х птенцов из второго гнезда [13].

Разные самки у одного и того же представленного самца имели разные по морфологии гнезда и разные по окраске яйца в кладках. Самки у одного самца были представлены разными экологическими (биологическими) расами (морфами).

Фотоколориметрический анализ позволил обнаружить две экологические (биологические) расы у *M. citreola* по окраске яиц из разных гнездовых микростадий, в то время как при визуальной оценке никаких различий в окраске не было выявлено [14]. Выявленные биологические расы *M. citreola*, вероятно, связаны с различиями в фенологии размножения двух популяционных групп *M. citreola* (в сроках прилета, гнездо-строения, откладки яиц и развития птенцов), что, в свою очередь, должно совпадать с двумя пиками вегетации растительности, формирующей определенные растительные ассоциации в гнездовом биотопе, и связанными с ними всплесками размножения кормовых видов насекомых, пригодных для выкармливания птенцов. По фенологии все эти звенья подогнаны в процессе эволюции, подобно сукцессионным рядам. Таким образом, в процессе сопряженной эволюции сложился механизм более рационального и полного использования биотопических и кормовых ресурсов вида.

Самец в бигинной системе популяции спаривается с самками разных экологических (биологических) рас, тем самым поддерживая популяционный полиморфизм на определенном уровне, так называемый сбалансированный полиморфизм популяции, который обуславливает фенотипический и генотипический гомеостаз популяции. Бигиния, видимо, характерна именно для популяций малой желтоголовой трясогузки *M. c. werae*, что является ее уникальным популяционным параметром в условиях симпатрии, подчеркивающим таксономические отличия данной формы от *M. c. citreola*.

Бигиния может рассматриваться как особая стратегия размножения биморфной популяции

вида в условиях симпатрии, являясь вариантом полигинии в системе полиморфного вида. Аналогичное явление, вероятно, должно существовать в популяциях других видов группы «желтых» трясогузок, у которых обнаружены две экологические (биологические) расы самок и связанные с ними различия в устройстве гнезд и окраске скорлупы яиц в кладках (данное явление установлено для *M. lutea* (S.G. Gmelin, 1774) и *M. feldegg* Michahelles, 1830) [11, 14].

Популяционная структура желтоголовой трясогузки *M. citreola* характеризуется определенными соотношением полов и типом брачных отношений.

На исследуемой территории обитают малая (западная) желтоголовая трясогузка *M. c. werae* и более крупная форма – восточная желтоголовая трясогузка *M. c. citreola*. По окраске эти формы сходны, однако надежно различаются только по длине крыла. У самцов *M. c. werae* длина крыла крайне редко достигает 85 мм, а у *M. c. citreola* она почти всегда больше 85 мм. У обоих полов *M. c. citreola* на боках тела хорошо выражен серый налет, тогда как у *M. c. werae* он отсутствует. Редкость появления птиц номинального подвида в регионе, возможно, связана с тем, что их пролетные пути проходят за пределами его территории, проникая в северные области ареала через Полярный Урал, а также с миграцией отдельных особей [8].

Соотношение полов определяется как доля самцов в популяции. Различают соотношение полов в момент оплодотворения (первичное) и в конце периода родительской опеки (вторичное), у вылетевших из гнезда птенцов (третичное), у взрослых размножающихся особей (четвертичное).

Самки *M. citreola* оказывают предпочтение определенным самцам. Подобный выбор брачного партнера существует в большинстве популяций, в результате эволюции это может привести к возникновению корреляции между приспособленностью самцов и предпочтением, оказываемым им самками. В результате подобных брачных предпочтений в популяции образуется определенная, свойственная ей структура скрещиваний. Один крайний вариант этой структуры – инбридинг, при котором скрещиваются генетически сходные особи (гомогамия), другой крайний вариант – аутбридинг, при котором скрещиваются генетически различающиеся особи (гетерогамия). В результате аутбридинга возникает генотипическое разнообразие, инбридинг в локальном масштабе дает генотипическую однородность, хотя при этом размах фенотипической изменчивости может сохраняться в пределах более обширного географического региона. Оба крайних варианта представляют собой неслучайные структуры скрещивания.

Половой отбор и системы брачных отношений определяют половой диморфизм и, как следствие этого, различное соотношение полов в популяции. Соотношение полов с недостатком самцов может привести к возникновению бигинии (полигинии), недостаток самок – к полиандрии. Существуют также и текущие популяции неразмножающихся самцов, которые при необходимости быстро замещают потери.

Популяции желтоголовых трясогузок характеризуются определенными системами брачных отношений. Форма *M. c. citreola*, видимо, моногамна. В подобных случаях обычно оба родителя принимают участие в выкармливании выводков. У формы *M. c. werae* обнаружена бигиния (вариант полигамии, при котором один самец имеет одновременно брачные связи с двумя самками) как особая система брачных отношений в популяциях данной формы.

Система брачных отношений в популяциях желтоголовых трясогузок обусловлена экологическими факторами. Форма *M. c. citreola* обитает на севере России, заходя в зону тундр и лесотундр. Кормовая продуктивность тундровых сообществ в целом более низкая, чем в однотипных сообществах средней полосы России. Поэтому в популяциях *M. c. citreola* развита моногамия.

Регулярно бигиния (полигиния), как правило, преимущественно встречается у видов птиц, связанных с болотистыми ландшафтами, и малая желтоголовая трясогузка не является исключением [15]. Этот факт можно объяснить чрезвычайно высокой кормовой продуктивностью и сравнительно небольшой площадью гнездовых биотопов *M. c. werae* (болота, заболоченные поймы рек, заболоченные луга в условиях средней полосы Европейской части России), где ее питание связано с массовым выплодом двукрылых, с быстро возобновляемой кормовой базой, что позволяет нескольким самкам использовать одну и ту же кормовую территорию, иногда небольшую по площади, и образовывать нередко многочисленные плотные поселения. Ведущую роль в формировании полигинной системы брачных отношений у *M. c. werae* может играть наличие более закрытых безопасных гнезд по сравнению с *M. c. citreola* и другими близкими видами данной группы [16]. Моногамия развивается при условии малого количества пищи и необходимости участия обоих родителей в выкармливании птенцов, а полигиния возникает в продуктивных местообитаниях, где пищи много и необходимость помощи самца в выкармливании птенцов не столь велика.

Гнездовые территории полигамных самцов *M. c. werae* могут отличаться гораздо большим размером и площадью, большим количеством мест, пригодных для строительства гнезда и добы-

вания корма. Поэтому самки будут предпочитать таких самцов. При этом самки будут образовывать плотные поселения, где и самцам будет легче контролировать такие миниколонии.

Эволюция полигинии зависит от способности самцов защитить территорию, на которой пищи достаточно для того, чтобы обеспечить существование более чем одной самки и ее потомства. Это условие, необходимое для возникновения в эволюции полигинии, может возникнуть только в высокопродуктивных биотопах. Существует так называемый порог полигинии как минимальное различие в качестве гнездовых территорий, удерживаемых самцами *M. c. werae* одного общего района, достаточное для того, чтобы способствовать возникновению у самцов полигамных браков. При равном соотношении полов и наличии полигинии наиболее приспособленные самцы *M. c. werae* окажутся в преимуществе и будут иметь наибольшее число спариваний. При этом будут накапливаться определенные фенотипы и генотипы в популяциях. В течение длительного времени гено- и фенотипическое разнообразие таких популяций окажется сниженным примерно в 2 раза (при бигинии) и в несколько раз при полигинии по сравнению с таковым номинативной формы. В результате в популяциях будут доминировать особи с набором рецессивных аллелей, в том числе признаков, связанных с габитуальными признаками, общим габитусом особи (размерность, морфометрические признаки – уменьшение длины крыла, др.), рецессивные признаки окраски оперения, связанные с возрастанием степени альбинизма, частичной потери и ослабления пигментации, др. Данные тенденции в изменчивости признаков характерны для *M. c. werae* (меньшие величины размерных признаков, общее осветление и побледнение окраски оперения, белые затылок и горло). Произойдет усиление консервативности в выборе мест гнездования – гнездовых биотопов, объектов питания, стратегии размножения. В конечном итоге полигиния может стать изолирующим механизмом в формировании популяционных групп и получить роль признака видового уровня. По такой схеме могли сформироваться экотипы, морфотипы и ареалы двух близких форм *M. citreola* – *M. c. citreola* (северовосточная тундровая форма) и *M. c. werae* (югозападная болотная форма). С явлением бигинии, вероятно, связана стенобионтность *M. c. werae*.

### Заключение и выводы

Система брачных отношений (бигиния) в популяциях *M. citreola* обусловлена экологическими факторами и, в свою очередь, может влиять на ха-

рактически популяционной структуры вида в пространстве ареала в условиях симпатрии [13]. Форма *M. c. citreola* обитает на севере России, заходя в зону тундр и лесотундр. Кормовая продуктивность тундровых сообществ в целом более низкая, чем в однотипных сообществах средней полосы России. Поэтому в популяциях *M. c. citreola* развита моногамия. Это можно объяснить достаточно высокой кормовой продуктивностью и сравнительно небольшой площадью гнездовых биотопов *M. c. werae* (болота разного типа, заболоченные поймы рек, заболоченные луга в условиях средней полосы Европейской части России), где ее питание связано с массовым выплодом двукрылых, с довольно быстро возобновляемой кормовой базой, что позволяет нескольким самкам использовать одну и ту же кормовую территорию, иногда небольшую по площади, и образовывать нередко многочисленные плотные поселения. Ведущую роль в формировании полигинной системы брачных отношений у *M. c. werae* может играть наличие более закрытых безопасных гнезд по сравнению с *M. c. citreola* и другими близкими видами данной группы. Так могли сформироваться экотипы и ареалы двух близких форм *M. citreola* – *M. c. citreola* (северо-восточная тундровая форма) и *M. c. werae* (юго-западная болотная форма). С явлением бигинии может быть связана и стенобионтность формы *M. c. werae*.

Таким образом, основными изолирующими факторами в условиях симпатрии в пространстве ареала *M. citreola* являются достаточно влажные биотопы для гнездования, наличие потенциальной кормовой базы, характерной для данного вида, условия для возникновения бигинии в совместных гнездовых поселениях и подходящие условия для гнездования в черте урбанизированных ландшафтов – очистных сооружений, прудов и т.д.

К выявленным видоспецифическим особенностям *M. citreola*, кроме гнездовых биотопов и фенологии, нидологии и оологии, биологии и экологии птенцов в условиях широкой симпатрии в Среднем Поволжье, можно отнести и наличие бигинии как фактора изоляции популяционных групп.

Авторы выражают искреннюю благодарность В.М. Лоскоту (Зоологический институт РАН, С.-Петербург) и П.С. Томковичу (Зоологический музей МГУ, Москва) за курирование работы в коллекционных фондах.

Данная работа выполнена при поддержке регионального гранта РФФИ № 09-04-97012-р\_поволжье\_а.

#### Список литературы

1. Муравьев И.В., Вилкова О.С., Потемина Е.В. Этимология названий семейства трясогузковых (Motacillidae) // Философия отечественного образования: история и современность. Сб. статей IV Международной научно-практической конференции (29 февраля – 1 марта 2008 г.), Пенза: РИО ПГСХА, 2008. С. 46–47.
2. Приезжев Г.П. Семейство трясогузковые Motacillidae // В сб.: Птицы Волжско-Камского края. Воробьиные. М.: Наука, 1978. С. 145–157.
3. Cramp S. The birds of the western palaearctic. Oxford: Oxford Univ. Press, 1988. 1063 p.
4. Рябицев В.К. Птицы Урала, Приуралья и Западной Сибири (справочник-определитель). Екатеринбург: Изд-во Уральского университета, 2001. 608 с.
5. Степанян Л.С. Конспект орнитологической фауны СССР. М.: Наука, 1990. 366 с.
6. Гладков Н.А. Птицы Советского Союза. М.: Советская наука, 1954. Т. 5. С. 594–690.
7. Портенко Л.А. Птицы СССР. М.-Л.: АН СССР, 1960. Ч. 4. 416 с.
8. Сотников В.Н. Птицы Кировской области и сопредельных территорий. Воробьинообразные. Киров: ООО «Триада+», 2006. Т. 2. Ч. 1. 448 с.
9. Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю. Список птиц Российской Федерации. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. С. 146–148.
10. Аськеев И.В., Аськеев О.В. Орнитофауна Республики Татарстан (Конспект современного состояния). Казань: Олитех, 1999. 124 с.
11. Муравьев И.В. Сравнительная экология близкородственных видов на примере рода *Motacilla* L. Автореферат дис. ... канд. биол. наук. М.: МГПИ, 1997. 17 с.
12. Муравьев И.В. Экология группы «желтых» трясогузок в Среднем Поволжье // Матер. III Всерос. Бутурлинских чтений. Ульяновск: Изд-во «Корпорация технологий продвижения», 2010. С. 241–252.
13. Муравьев И.В. О бигинии у желтоголовой трясогузки в Пензенской области // Тез. докл. конф. «Редкие виды птиц Нечерноземного района России». М.: МПГУ, 1998. С. 235–236.
14. Титов С.В., Муравьев И.В., Логунова И.Ю. К вопросу изучения пигментации скорлупы яиц птиц // Зоол. журн. 1997. Т. 76. Вып. 10. С. 1185–1193.
15. Verner J., Willson M.F. The influence of habitats on mating systems of North American passerine birds // Ecology. 1966. V. 47. P. 143–147.
16. Haartman L.V. Nid-site and evolution of polygamy in European passerine birds // Ornith. Fenn. 1969. V. 46. P. 1–2.

**BIGYNY OF YELLOW-HEADED WAGTAIL *MOTACILLA CITREOLA* PALLAS 1776  
(PASSERIFORMES, *MOTACILLIDAE*, *MOTACILLINAE*) UNDER SYMPATRIC CONDITIONS**

*I.V. Muravyev, E.A. Artemyeva*

We present the data on bigyny of yellow-headed wagtail *Motacilla citreola* Pallas, 1776 (Passeriformes, Motacillidae, Motacillinae) in the Middle Volga Region (the Penza Region) as a factor of isolation under sympatric conditions.

*Keywords:* bigyny, sympatry, population, species, nests, layings, nesting biotope, birds, yellow wagtails, the Middle Volga Region.