

На правах рукописи



ГРЯЗНОВА Анастасия Николаевна

**СРАВНИТЕЛЬНАЯ ЭКОЛОГИЯ БЕРЕГОВОЙ И БЛЕДНОЙ
ЛАСТОЧЕК НА ЮГЕ ЦЕНТРАЛЬНОЙ СИБИРИ**

03.02.08 – Экология (биология) (биологические науки)

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Красноярск

2019

Работа выполнена в федеральном государственном автономном образовательном учреждении высшего образования «Сибирский федеральный университет»

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор
Савченко Александр Петрович

Официальные оппоненты: Баранов Александр Алексеевич,
доктор биологических наук, профессор,
ФГБОУ ВО «Красноярский государственный педагогический университет им. В.П. Астафьева», кафедра биологии, химии и экологии, профессор

Пыжьянов Сергей Владимирович
доктор биологических наук, профессор,
ФГБОУ ВО «Иркутский государственный университет», кафедра естественнонаучных дисциплин, профессор

Ведущая организация: ФГАОУ ВО «Национальный исследовательский Томский государственный университет»

Защита состоится « 11 » февраля 2020 г. в 10.00 часов на заседании диссертационного совета Д 999.119.02 на базе ФГАОУ ВО «Сибирский федеральный университет» по адресу: 660041, г. Красноярск, пр. Свободный, 79, ауд. Р8-06.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте ФГАОУ ВО «Сибирский федеральный университет» <http://www.sfu-kras.ru>.

Автореферат разослан « ____ » _____ 2019 г.

Учёный секретарь
диссертационного совета

Глушченко Лариса Александровна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. После признания видовой самостоятельности береговой *Riparia riparia* Linnaeus, 1758 и бледной *Riparia diluta* Sharpe et Wyatt, 1893 ласточек открытыми остаются многие вопросы взаимоотношений данных видов (Степанян, 2003; Гаврилов, Савченко, 1991; Горошко, 1993; Pavlova et al., 2008). Береговая ласточка – модельный вид воробьинообразных, который в силу широкого распространения, колониального гнездования и ряда других факторов служил объектом многочисленных исследований (Мекленбурцев, 1954; Портенко, 1954; Колоярцев, 1989; Черничко, 2000; Petersen, 1955; Turner, 1982, 1983; Цвельх, 1992 и др.).

Бледная ласточка до недавнего времени считалась подвидом береговой, поэтому изучение сравнительной экологии *R. riparia* и *R. diluta* в условиях их симпатрии является одной из актуальных проблем современной биологии. Её решение позволяет понять механизмы и факторы, обеспечивающие успешность сосуществования близкородственных видов и тем самым способствующие поддержанию биологического разнообразия. Исследование экологической дифференциации таких видов и их взаимоотношений играет важную роль в изучении закономерностей процесса микроэволюции (Степанян, 1983; Панов, 1993; Доржиев, 1995; Муравьев, 1997). Особый интерес представляют факты совместного гнездования ласточек в смешанных колониях без появления гибридизации, несмотря на внешнее сходство окраски оперения и морфооблика родительских форм.

Степень разработанности темы исследования. Поскольку виды долгое время считались конспецифичными, экологические и биологические сведения о них в литературе часто не разделены, а данные о *R. diluta* практически отсутствуют. Экология, особенности пространственно-временного распределения ласточек и их репродуктивные взаимоотношения в области симпатрии также остаются неизученными. До сих пор работы по сравнительной экологии птиц, основанные на всестороннем изучении взаимоотношений близкородственных видов, немногочисленны и представлены для ограниченного их числа (Доржиев, 1997; Панов, 1989).

Цель и задачи. Целью нашей работы стало выявление особенностей экологической дифференциации береговой и бледной ласточек в зоне их симпатрии на юге Центральной Сибири. В связи с этим было необходимо решить следующие задачи:

- изучить морфометрические, краниометрические и морфологические особенности *R. riparia* и *R. diluta* на исследуемой территории;
- выявить черты сходства и различия в биотопических, трофических, репродуктивных и сезонных аспектах жизненного цикла береговой и бледной ласточек;
- рассмотреть механизмы, обеспечивающие существование близких видов в условиях широкой симпатрии на юге Центральной Сибири;
- провести молекулярно-генетический анализ береговой и бледной ласточек, обитающих в зоне симпатрии;

– исследовать современное распространение двух видов ласточек и особенности их экологических взаимоотношений.

Научная новизна. В работе впервые рассмотрены взаимоотношения береговой и бледной ласточек в условиях симпатрии на юге Центральной Сибири после придания этим формам статуса двух самостоятельных видов. Получены новые сведения о распространении подвидов и характере расположения гнездовых колоний в регионе исследования. Приводятся сведения по морфологии, биотопическим предпочтениям *R. riparia* и *R. diluta*, птенцовому питанию и гнездовой биологии ласточек, фенологическим особенностям видов и некоторым этологическим аспектам. В работе также приведены сведения о миграции исследуемых видов, основанные на многолетних наблюдениях сотрудников кафедры охотничьего ресурсосведения и заповедного дела ФГАОУ ВО «Сибирский федеральный университет», полученные в том числе при участии автора. Впервые рассмотрены возможные факторы репродуктивной изоляции береговой и бледной ласточек, а также экологические особенности при их совместном обитании на юге Центральной Сибири.

Теоретическая и практическая значимость. Работа выполнена в рамках основных научных направлений кафедры охотничьего ресурсосведения и заповедного дела ФГАОУ ВО «Сибирский федеральный университет» – «Изучение миграций наземных позвоночных и разработка научных основ сохранения биологического разнообразия», «Создание современной системы мониторинга миграций птиц для решения практических задач их рационального использования и обеспечения экологической безопасности региона». Работа имеет преимущественно теоретическую значимость. Результаты работ вносят определенный вклад в понимание изолирующих механизмов, определяющих сосуществование близких форм в области симпатрии и симбиотопии, а также в оценку степени участия воробьиных птиц в циркуляции вирусов гриппа А (ВГА). Результаты исследований могут быть использованы на лекционных занятиях и полевых практиках по зоологии позвоночных, спецкурса по изучению миграций птиц, а также при разработке противоэпизоотических и противоэпидемических мероприятий.

Положения, выносимые на защиту:

1. В настоящее время бледная и береговая ласточки широко распространены в зоне симпатрии на юге Центральной Сибири, но для более четкой их дифференциации необходимо использовать комплекс диагностических признаков.
2. Репродуктивная изоляция видов в условиях совместного обитания достигается за счет кумулятивного эффекта незначительных этологических и, главным образом, экологических адаптаций.
3. В условиях хозяйственного освоения юга Центральной Сибири и происходящих климатических изменений бледная ласточка проявляет большую экологическую валентность, что находит отражение в расширении её ареала и использовании для гнездования разных типов биотопов, в том числе и антропогенно измененных.

Апробация результатов. Результаты исследований были представлены и обсуждены на международной конференции «Проблемы экологии. Чтения памяти профессора М.М. Кожова» (Иркутск, 2010), международной научной школе–конференции студентов и молодых ученых «Экология Южной Сибири и сопредельных территорий» (Абакан, 2007, 2008, 2010), на III Красноярской региональной научно-практической конференции «Животные как часть экосистемы» (Красноярск, 2010), V международной конференции «Современные проблемы орнитологии Сибири и Центральной Азии» (Улан-Удэ, 2012); Первом Всероссийском орнитологическом конгрессе (Тверь, 2018); Всероссийской научной конференции «Региональные проблемы экологии и охраны животного мира» (Улан-Удэ, 2019).

Благодарности. Выражаю особую благодарность моему научному руководителю проф., д.б.н. А.П. Савченко, без которого подготовка данной работы была бы невозможной, а также весьма признательна к.б.н. Г.А. Семенову за ценные советы и помощь, оказанную при проведении молекулярно-генетического анализа ласточек, к.б.н. Я.А. Редькину – за совместную научную работу и помощь в обработке части коллекционных экземпляров, д.б.н. П.С. Томковичу – за любезно предоставленную возможность работы с зоологической коллекцией ЗМ МГУ. Автор благодарен всем преподавателям и сотрудникам кафедры охотничьего ресурсосведения и заповедного дела ФГАОУ ВО «Сибирский федеральный университет», особенную признательность выражаю к.б.н. Н.В. Карповой и к.б.н. В.И. Емельянову, А.В. Кутяниной, а также коллегам по совместным экспедициям Е.В. Ковалевскому, С.О. Андрееву, В.Л. Темеровой, Р.Г. Афанасьеву, Н.В. Минаеву, М.В. Шуклину, А.В. Дроботову.

Публикации. Основные результаты диссертации опубликованы в 29 научных работах, в том числе 6 статей – в журналах из списка ВАК, из которых 2 журнала включены в международные базы цитирования Scopus и Web of Science.

Структура работы. Работа изложена на 177 страницах машинописного текста и включает: введение, 6 глав, заключение, выводы, 2 приложения и список литературы (201 источник). Диссертация содержит 32 рисунка и 10 таблиц.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Обзор литературы

В главе представлен обзор литературы о физико-географическом положении района исследования, а также история становления таксономического статуса и подвидовой структуры рассматриваемых видов. Обсуждаются вероятные пути формирования ареалов видов, современные данные о распространении *R. riparia* и *R. diluta*, в том числе и в зонах их симпатричного обитания.

Глава 2. Материал и методы исследования

Полевые работы проводились в период с начала мая по конец августа 2008-2013 гг. на равнинах, включая междуречья, берега крупных и малых рек, а также на участках, где имелись обрывы антропогенного происхождения, что исключало избирательность в выборе предпочитаемых видами мест. Охвачена территория с севера на юг – от широты г. Енисейска ($58^{\circ}28'23''$ N) до широты оз. Чагытай (Тува, $50^{\circ}59'2''$ N), с запада на восток – от долготы г. Ужура ($89^{\circ}41'16''$ E) до долготы г. Канска ($95^{\circ}52'29''$ E).

Обследовано 109 колоний береговой и бледной ласточек. С целью определения видовой принадлежности и прижизненного обследования птиц отлавливали на колониях и кольцевали. Всего за период исследований автором помечено более 7000 ласточек. Кроме того, в работе использованы данные кольцевания птиц кафедры охотничьего ресурсоведения и заповедного дела СФУ за 1983-1987 гг. Промерены сборы коллекций Зоологических музеев МГУ (370 экз.), СФУ (88 экз.), Института систематики и экологии животных СО РАН (17 экз.), Красноярского государственного педагогического университета (3 экз.), дополнительно коллектировано 35 тушек *R. riparia* и 40 – *R. diluta*. Всего обработано 563 экземпляра обоих видов, в т.ч. 399 – *R. riparia* и 164 – *R. diluta*. Прижизненные промеры сняты более чем со 100 особей *R. riparia* и более чем с 300 особей *R. diluta*.

Для проведения генетического анализа от птиц, отловленных на юге Центральной Сибири, были взяты образцы ткани из грудной мышцы ($n = 13$). Для сравнительного анализа использовали сиквенсы *R. riparia* ($n = 90$) и *R. diluta* ($n = 33$), полученные из базы данных GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>). Окончательные результаты генетического анализа любезно предоставлены к.б.н. Г.А. Семеновым.

Методом наложения шейных лигатур получено более 40 пищевых комков от птенцов. Число проанализированных пищевых объектов составило 1899 шт., из которых 715 – для *R. riparia* и 1184 – для *R. diluta*. Пробы брали в моновидовых и смешанных колониях, расположенных в разных стациях.

Развитие птенцов *R. riparia* прослежено на 34 птенцах, *R. diluta* – на 29. Птенцов взвешивали и измеряли до рассвета, каждые 2-4 дня. Оологические показатели сняты со 135 яиц береговой ($n = 52$) и бледной ($n = 83$) ласточек. Подсчет лётных птенцов произведен для 34 гнезд *R. riparia* и 36 гнезд *R. diluta*. Состав строительного материала изучен по 32 гнездам береговой и 36 гнездам бледной ласточек.

В главе также представлен обзор методов, применявшихся для всестороннего изучения береговой и бледной ласточек: отлов птиц и прижизненное обследование (Виноградова и др., 1976; Савченко, 1991), ооморфологические измерения (Костин, 1977; Мяндр, 1988), методы изучения питания (наложение шейных лигатур) (Мальчевский, Кадочников, 2005) и изучения миграций птиц (Савченко, 2009), методики генетических и лабораторных исследований (Hall, 1999; Librado, 2009).

Оценка степени участия *R. riparia* и *R. diluta* в циркуляции вирусов гриппа А проведена по результатам лабораторного исследования проб в ПЦР (341) и РТГА (428 проб), выполненного на базе КГУ «Краевая ветеринарная лаборатория» в соответствии с принятыми методиками и рекомендациями (Медицинская вирусология, 2002; Минсельхоз РФ, 2006).

Названия видов, подвидов ласточек и их систематическое положение даны по Л.С. Степаняну (2003) и Е.С. Dickinson (2003). Анализ и статистическая обработка результатов выполнены с использованием пакета программ Statistika 10.0, Adobe Photoshop CS5; Adobe Audition CS 2017; Excel 2003.

Глава 3. Распространение береговой и бледной ласточек

Юг Центральной Сибири охватывает область распространения как береговой, так и бледной ласточек. В исследуемом регионе обитают 2 подвида бледной ласточки *R. d. gavrilovi* и *R. d. transbaycalica* и один номинативный подвид береговой ласточки. Нами выделены подвиды *R. r. sibirica* и *R. r. macrorhyncha* (Евтихова, Редькин, 2012). Забайкальская бледная ласточка обнаружена в Туве на озерах Торе-Холь и Шара-Нур (Коблик и др., 2011), а подвид *R. r. macrorhyncha* известен по коллекционным экземплярам из Южной Тувы (оз. Шара-Нур, колл. МГУ) и из Юго-Восточной Тувы (оз. Тере-Холь, колл. СФУ).

При проведении исследований установлено, что из 109 колоний юга Центральной Сибири 17 колоний оказались смешанными, 12 – населяла *R. riparia*, а остальные 80 – *R. diluta*. Нами доказано, что смешанные колонии – в настоящее время характерная особенность распространения ласточек на юге Центральной Сибири, тогда как до последнего времени разными авторами отмечались лишь единичные случаи их совместного гнездования. Береговая ласточка чаще встречается в составе смешанных колоний, чем в моновидовых. Результаты отлова птиц показали, что соотношение видов в таких колониях может варьировать. Размер смешанных колоний изменялся от 8 до 1000 и более пар, гнезда обоих видов не имели четкой приуроченности к какой-либо части колонии. Наиболее крупные смешанные колонии обнаружены по рекам Енисей и Ангара, а также в Ачинской лесостепи. Практически во всех осмотренных колониях более многочисленной была *R. diluta*. Наибольшее число колоний *R. diluta* отмечено в зонах травяных лесов* и островных лесостепей и степей, *R. riparia* – травяных лесов и островных лесостепей (рис. 1). Береговая ласточка более многочисленна севернее, по берегам рек таежных и подтаежных лесов.

Большинство колоний *R. diluta* составили небольшие, реже мелкие поселения. В отличие от *R. riparia* для *R. diluta* была характерна высокая доля крупных, средних и очень крупных колоний. Колонии *R. riparia* в основном составляли мелкие и небольшие, смешанные поселения характеризовались небольшими размерами, но также встречались крупные и очень крупные, что для моновидовых колоний *R. riparia* не отмечено (рис. 2).

*Районирование по: Средняя Сибирь, 1964

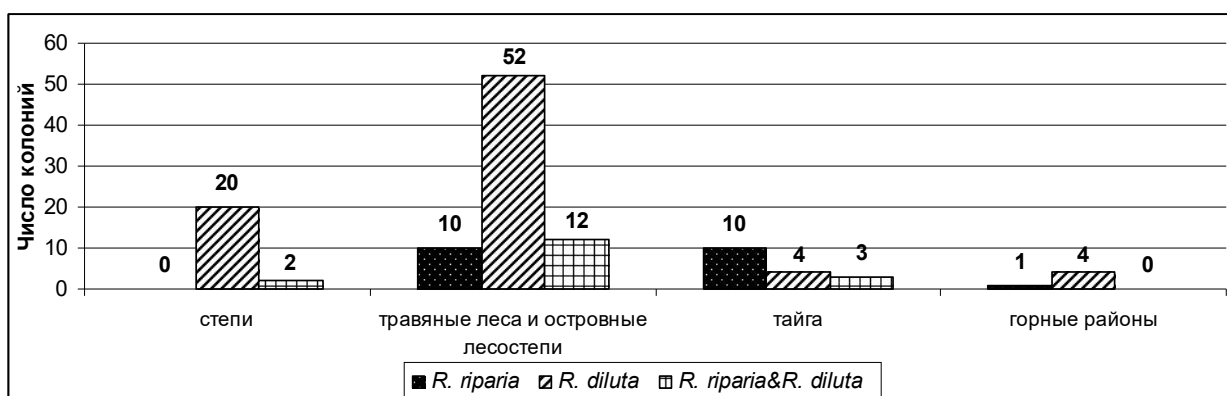


Рисунок 1 – Соотношение колоний *R. riparia* и *R. diluta* по растительным зонам юга Центральной Сибири (включая данные В.И. Емельянова по 9 колониям *R. riparia* в зоне тайги)

Таким образом, *R. diluta* на юге Центральной Сибири более многочисленный вид. Важно отметить, что ранее в литературе приводились сведения о том, что в районе Красноярска бледная форма почти полностью заменяется типичной (Мекленбурцев, 1954). Кроме того, недавно бледную ласточку зарегистрировали на гнездовании в Новосибирской области (Жуков и др., 2006). Вполне вероятно, что *R. diluta*, наряду с другими видами, такими как желтоголовая трясогузка, серая ворона, серебристая чайка и др., расширяет свой ареал и становится более многочисленной на юге Центральной Сибири, с чем и связано ее преобладание на данной территории в настоящее время (Баранов, 2007).

Считается, что ареал *R. diluta* распространяется на север примерно до 60° с.ш. (Степанян, 2003). Согласно данным коллекционных сборов зоомузея СФУ, самые северные колонии бледной ласточки были отмечены по р. Ангаре (58°57' и 58°56' N) и насчитывали до 1000 нор. В 2012 г. также обнаружены колонии *R. diluta* численностью до 200-250 жилых нор в селах Озерное и Верхнепашино (58°28' и 58°24' N).

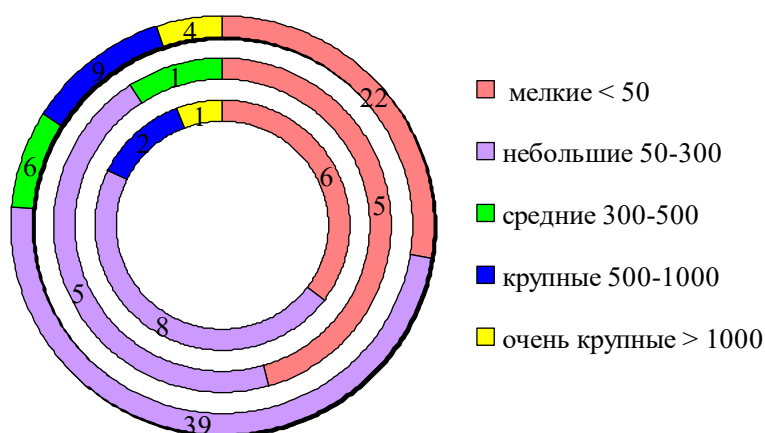


Рисунок 2 – Численность колоний береговой и бледной ласточек на юге Центральной Сибири: *R. diluta* – внешний ряд, *R. riparia* – средний, смешанные колонии – внутренний

Таким образом, на предполагаемой границе своей области распространения *R. diluta* имеет довольно высокую численность, ввиду чего северные границы её распространения требуют дальнейших исследований и, вероятно, могут быть расширены.

Глава 4. Сравнительная экология береговой и бледной ласточек

Автором проведена ревизия диагностических признаков *R. riparia* и *R. diluta* на собственном коллекционном материале и анализе прижизненного отлова и кольцевания. На наш взгляд, диагностические признаки для определения видовой принадлежности ласточек следует применять в комплексе и располагать в следующем порядке: выраженность границ грудной перевязи и кроющих уха, степень оперённости цевки, окраска оперения верха тела и первого редуцированного махового пера.

Морфометрические признаки в качестве диагностической характеристики можно применять дополнительно, зная территориальную принадлежность птиц, в случае, если на этих территориях морфометрические различия видов хорошо выражены. Для ласточек юга Центральной Сибири важным диагностическим признаком можно считать окраску кожи ног: у береговушки она светловато-бурая, у бледной ласточки – темно-серая. Вероятно, данные отличия характерны и для птиц на протяжении всего ареала, но для подтверждения этого признака требуются дополнительные исследования.

Для изучения степени расхождения морфологических признаков *R. riparia* и *R. diluta* нами были использованы данные, полученные после измерения птиц, отловленных с целью кольцевания. Статистический анализ, основывающийся на сравнении средних показателей, выявил значимые различия по всем исследуемым признакам, в том числе по длине крыла (табл. 1, рис. 3А). Отметим, что сравнение длин крыла у ласточек не выявило различий ($P > 0,05$) по этому показателю между самцами и самками: $104,7 \pm 0,3$ ($n = 43$) и $104,9 \pm 0,3$ ($n = 42$) для *R. diluta* и $111,0 \pm 0,5$ ($n = 33$) и $110,8 \pm 0,3$ ($n = 46$) для *R. riparia* соответственно. Высота клюва на уровне переднего края ноздри ($\lambda = 0,20$), длина тела ($\lambda = 0,19$), длина хвоста ($\lambda = 0,19$) и длина клюва ото лба ($\lambda = 0,19$) вносят наибольший вклад в дискриминацию между видами. По промерам исследованные виды с высоким уровнем значимости разделяются на две группы (Лямбда Уилкса = 0,18, $p < 0,001$) и хорошо дискриминируются согласно квадратам расстояний Махаланобиса (0,18). На рис. 3Б показан дискриминантный анализ промеров ласточек, для сравнения включены данные по коллекционным экземплярам (К).

По нашим наблюдениям прилет первых бледных ласточек на территорию островных лесостепей приходится на первую декаду мая, а массовое появление – на вторую половину мая. Первые *R. diluta* в колониях у г. Красноярска на протяжении ряда лет регистрируются нами 8-13 мая. Появление первых *R. riparia* отмечено в среднем на 7-11 дней позже. Массовый их прилет идет ближе к концу второй половины мая. В смешан-

Таблица 1 – Морфометрические показатели *R. riparia* и *R. diluta* на юге Центральной Сибири (отловленные птицы)

Показатель	n	<i>R. riparia</i> m±se / lim	n	<i>R. diluta</i> m±se / lim	P
Масса тела, г	79	<u>14,7±0,12</u> 11,9-17,9	298	<u>12,5±0,06</u> 10,0-15,7	<0,001
Размах, мм	35	<u>292,2±0,9</u> 280,0-303,0	39	<u>279,1±1,0</u> 263,0-295,0	<0,001
Длина тела, мм	35	<u>141,5±0,4</u> 135,0-146,0	39	<u>132,5±0,6</u> 125,0-140,5	<0,001
Длина крыла, мм	113	<u>110,8±0,2</u> 105,0-116,0	319	<u>104,2±0,1</u> 97,0-111,0	<0,001
Вершина крыла, мм	34	<u>59,6±0,4</u> 55,3-63,4	39	<u>55,4±0,2</u> 52,3-58,8	<0,001
Длина хвоста, мм	34	<u>54,3±0,4</u> 49,8-59,5	39	<u>49,3±0,3</u> 45,8-52,8	<0,001
Выемка хвоста, мм	106	<u>9,2±0,15</u> 5,0-13,0	193	<u>7,2±0,09</u> 3,0-10,0	<0,001
Цевка, мм	34	<u>10,6±0,06</u> 10,0-11,5	37	<u>10,3±0,04</u> 9,8-10,9	<0,001
Длина клюва ото лба, мм	35	<u>7,0±0,04</u> 6,5-7,5	37	<u>6,67±0,04</u> 6,1-7,0	<0,001
Длина клюва у переднего края ноздри, мм	108	<u>4,76±0,03</u> 4,0-5,6	108	<u>4,39±0,02</u> 3,7-5,1	<0,001
Ширина клюва, мм	35	<u>8,74±0,1</u> 7,3-9,9	39	<u>8,18±0,08</u> 7,0-9,0	<0,001
Ширина клюва у переднего края ноздри, мм	35	<u>3,7±0,03</u> 3,3-4,0	39	<u>3,45±0,03</u> 3,1-3,8	<0,001
Высота клюва, мм	35	<u>2,74±0,03</u> 2,4-3,2	39	<u>2,57±0,02</u> 2,3-2,9	<0,001
Высота клюва у переднего края ноздри, мм	35	<u>2,38±0,02</u> 2,1-2,6	39	<u>2,18±0,02</u> 1,9-2,4	<0,001

ных колониях видов в окрестностях Красноярска *R. diluta* появлялись несколько позже, чем в моновидовых колониях.

Также нами прослежена динамика изменения массы тела самцов и самок *R. diluta* (n = 207) и *R. riparia* (n = 101) на протяжении гнездового периода. Масса тела самцов *R. diluta* и *R. riparia* изменяется незначительно, в то время как масса самок увеличивается в период яйцекладки. Увеличение массы тела самок *R. riparia* наблюдается практически на протяжении всего июня, у *R. diluta* пик приходится на первую половину месяца (рис. 4А). Кроме того, следует отметить, что период максимального разви-

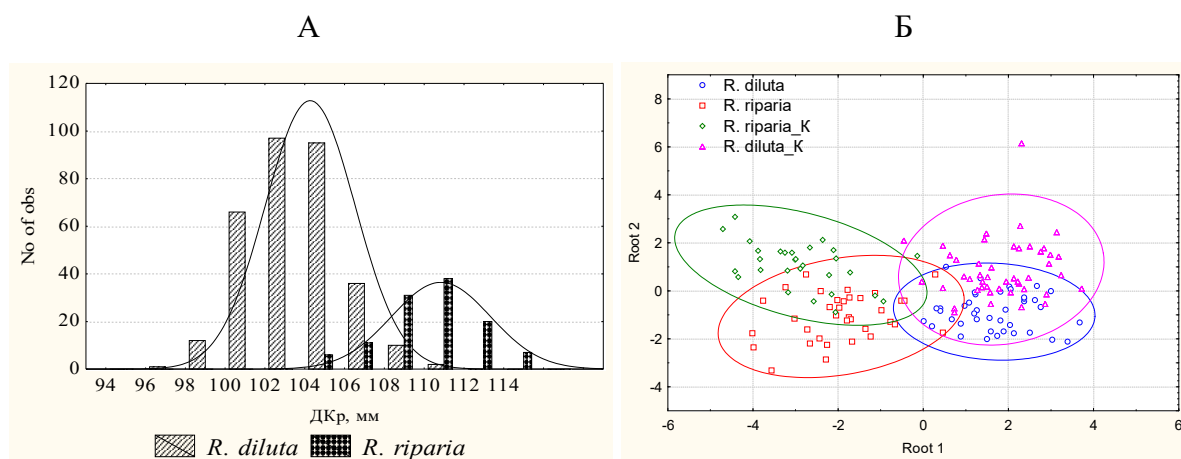


Рисунок 3 – Длина крыла (А) и дискриминантный анализ промеров (Б)
R. riparia и *R. diluta* на юге Центральной Сибири

тия семенников у самцов *R. riparia* смещен на более позднее время (рис. 4Б).

Как для *R. riparia*, так и для *R. diluta* характерны элементы брачного поведения, хорошо демонстрирующие участки оперения на горле, груди и голове, что может указывать на их значимость для распознавания птицами особей своего вида. Для *R. riparia* нами отмечено 7 элементарных двигательных актов (далее ЭДА), вероятно, играющих значимую роль в брачном пове-

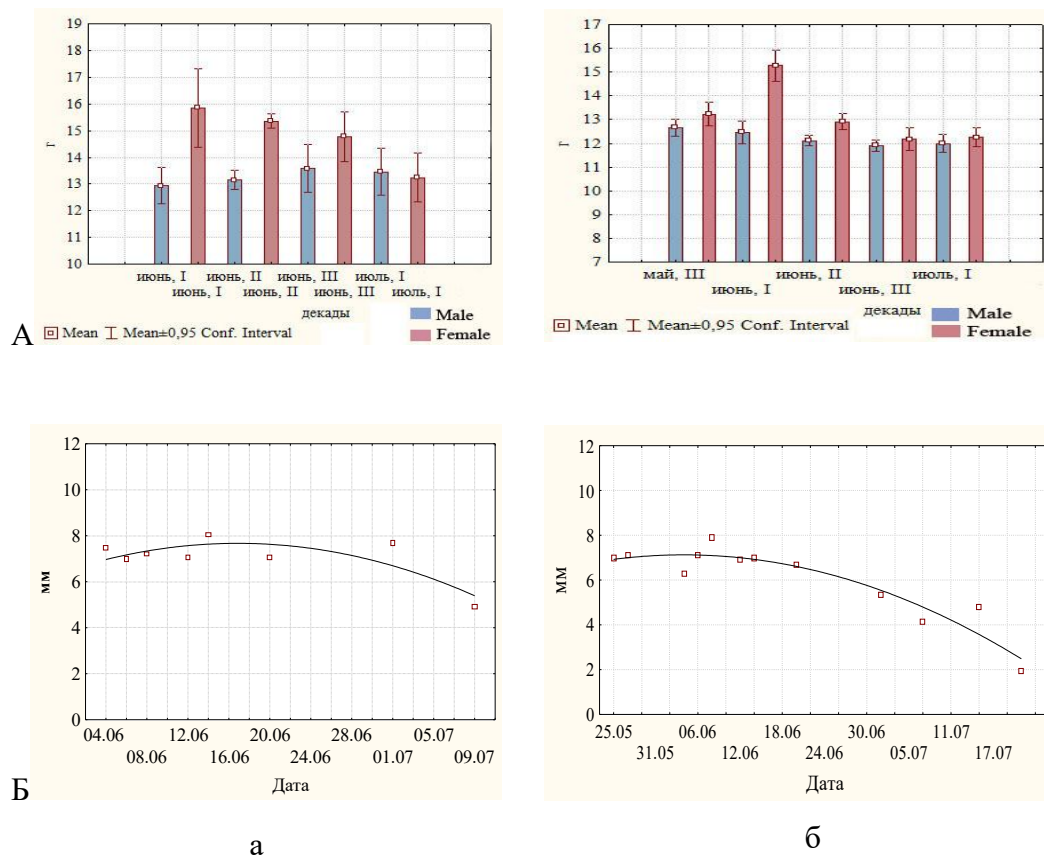


Рисунок 4 – Изменение массы тела (А) и семенников (Б): а – *R. riparia*; б – *R. diluta*

дении: а) распушенное контурное оперение головы и горла; б) приспущенные крылья (их концы не перекрещены над надхвостом); в) приседание к земле; г) втягивание шеи; д) вытягивание шеи; е) касание клювом самки; ж) частичное раскрытие хвоста. Как у *R. riparia*, так и у *R. diluta* последний ЭДА мы наблюдали редко. Для *R. diluta* отмечены те же ЭДА, что и для *R. riparia*, за исключением приседания самца бледной ласточки к земле. Кроме того, опускание крыльев самцом *R. diluta* отмечено реже, чем у береговой ласточки. Для обоих видов характерно тихое щебетание у гнездовой норы, а также погоня самца за самкой, сопровождаемая активными звуковыми позывками. Различия в звуковых сигналах хорошо выражены. Как известно, для мономорфных колониальных видов акустическая сигнализация имеет решающее значение в распознавании половых партнеров и птенцов (Кленова, 2008; Звонов, 2001; Муравьев, Артемьева, 2012; Sieber, 1985).

Для колоний *R. diluta* характерна более скудная и остепненная растительность, что связано с их частым расположением вдали от водоёмов, в то время как в местах гнездования *R. riparia* растительный покров более богатый, пойменный. Колонии *R. diluta* приурочены к более высоким обрывам, в среднем около 3 м. Береговушка, напротив, чаще гнездится на обрывах высотой в среднем до 1,5 м. Смешанные колонии видов располагались в обрывах высотой 1,8-2 м.

Искусственные насыпи и карьеры на юге Центральной Сибири, за исключением двух смешанных колоний, находившихся на расстоянии 20-50 м от водных объектов, населяла *R. diluta*. Моновидовые колонии береговушки отмечены только в береговых обрывах. Из 80 колоний *R. diluta* 49 (61,3 %) располагались в обрывах антропогенного происхождения. При этом на территории травяных лесов и островных лесостепей доля птиц, гнездящихся в обрывах антропогенного происхождения, составила 63,5 %, в зоне степей данное соотношение было выше и равнялось 80,0 %, тогда как в таежной зоне – лишь 25,0 %. В предгорьях Саян колонии бледной ласточки также найдены на гнездовании в трансформированных местообитаниях, там их доля была 50,0 %. Таким образом, полученные данные свидетельствуют о наличии биотопического предпочтения видов в исследуемом регионе и указывают на большую экологическую пластичность бледной ласточки, что дает ей возможность занимать местообитания, возникшие в том числе и в результате хозяйственной деятельности человека.

Гнезда береговой и бледной ласточек имеют округлую, немного вытянутую чашеобразную форму и рыхлую структуру, лоток обычно выстлан перьями, которые также могут встречаться и в структуре самого гнезда. Параметры гнезда *R. riparia* ($n = 32$) составили $13,78 \pm 0,19 \times 11,19 \pm 0,19$ см, *R. diluta* ($n = 36$) – $11,81 \pm 0,31 \times 10,08 \pm 0,34$ см. Отношение длины к ширине гнезда у *R. riparia* ($n = 32$) – $1,24 \pm 0,02$, у *R. diluta* ($n = 36$) – $1,18 \pm 0,03$. Масса гнезда береговой ласточки в среднем была $6,98 \pm 0,66$ г., бледной – $5,90 \pm 0,53$ г. Гнездовой материал у обоих видов может существенно различаться. До 81 % массы гнезда *R. riparia* и *R. diluta* составляют листья и стебли злаков, при этом в

среднем количество данного гнездового материала у береговой ласточки более чем в 2 раза превосходит таковое у бледной ласточки. В гнездах *R. diluta* отмечена более высокая доля корней и прикорневых розеток, искусственных материалов, а также солома, щепки и перья домашней птицы. У *R. riparia* же в гнездах часто встречались хвощи, произрастающие во влажных местообитаниях, и, кроме того, общее количество строительного материала у данного вида оказалось выше.

Первые яйца в гнездах *R. diluta* островных лесостепей Центральной Сибири отмечены нами с последних дней мая до конца первой декады июня, формирование полной кладки приходится на 6-20 июня. Массовая откладка яиц *R. diluta*, происходит в первой-второй декадах июня. Первые яйца в гнездах *R. riparia* зарегистрированы в среднем в конце первой декады июня, а формирование полной кладки – во второй-третьей декадах июня. Свежеотложенные яйца *R. riparia* и *R. diluta* желтовато-белого матового цвета, полупрозрачные, насиженные – чисто-белые и глянцевые. Яйца *R. riparia* имеют большие размеры и более округлую форму (табл. 2).

Таблица 2 – Ооморфологические показатели *R. riparia* и *R. diluta*

Вид	<i>R. riparia</i> m±se (lim)	<i>R. diluta</i> m±se (lim)	P
n	52	83	
Длина яиц, мм,	17,87±0,07 (16,6-19,4)	17,00±0,09 (15,0-18,9)	< 0,001
Диаметр яиц, мм	12,99±0,04 (12,3-13,5)	12,16±0,04 (11,3-13,0)	< 0,001
Масса яиц, г	1,53±0,01 (1,33-1,76)	1,27±0,01 (0,93-1,65)	< 0,001
Объем яиц, см ³	1,54±0,11 (1,35-1,72)	1,29±0,15 (0,98-1,64)	< 0,001
Индекс удлинённости, %,	37,6±0,67 (27,7-54,3)	39,8±0,64 (27,7-54,3)	< 0,05

Полная кладка береговой ласточки состоит из 4,6±0,11 яиц, бледной – из 5,2±0,13 яиц. Большинство гнезд обоих видов содержит 5 яиц (56,4 и 50,0 % соответственно). Но в отличие от *R. riparia* у *R. diluta* также велика доля кладок, содержащих 6 яиц, – 25,0 % (рис. 5).

Появление первых птенцов бледной ласточки на широте Красноярска регистрировалось с 16 по 21 июня, первых птенцов береговой ласточки в смешанных колониях – 23-24 июня. Пик массы тела птенцов береговой и бледной ласточек приходится, в среднем, на 14-16-й день после вылупления (рис. 6а, б). Наибольшая отмечаемая масса птенцов *R. riparia* составила 19,8 г, *R. diluta* – 18,6 г. Потеря массы тела к моменту окончательного вылета из гнезда птенцов *R. diluta* равна около 15 % от максимального значения, птенцов *R. riparia* – около 13 % и практически не отличается от массы тела взрослых птиц. Раз-



Рисунок 5 – Соотношение гнезд с различным числом яиц и летных птенцов у береговой и бледной ласточек на юге Центральной Сибири

личий в развитии второго первостепенного махового пера не отмечено (рис. 6в, г). Птенцы находятся в гнезде до 20-21-дневного возраста и вылетают при длине крыла достигающей 90 % средней длины крыла взрослых особей.

Среднее число лётных птенцов в выводке *R. riparia* составляет $4,0 \pm 0,19$, у *R. diluta* – $4,6 \pm 0,19$. Чаще всего в гнездах как береговой (47 %), так и блед-

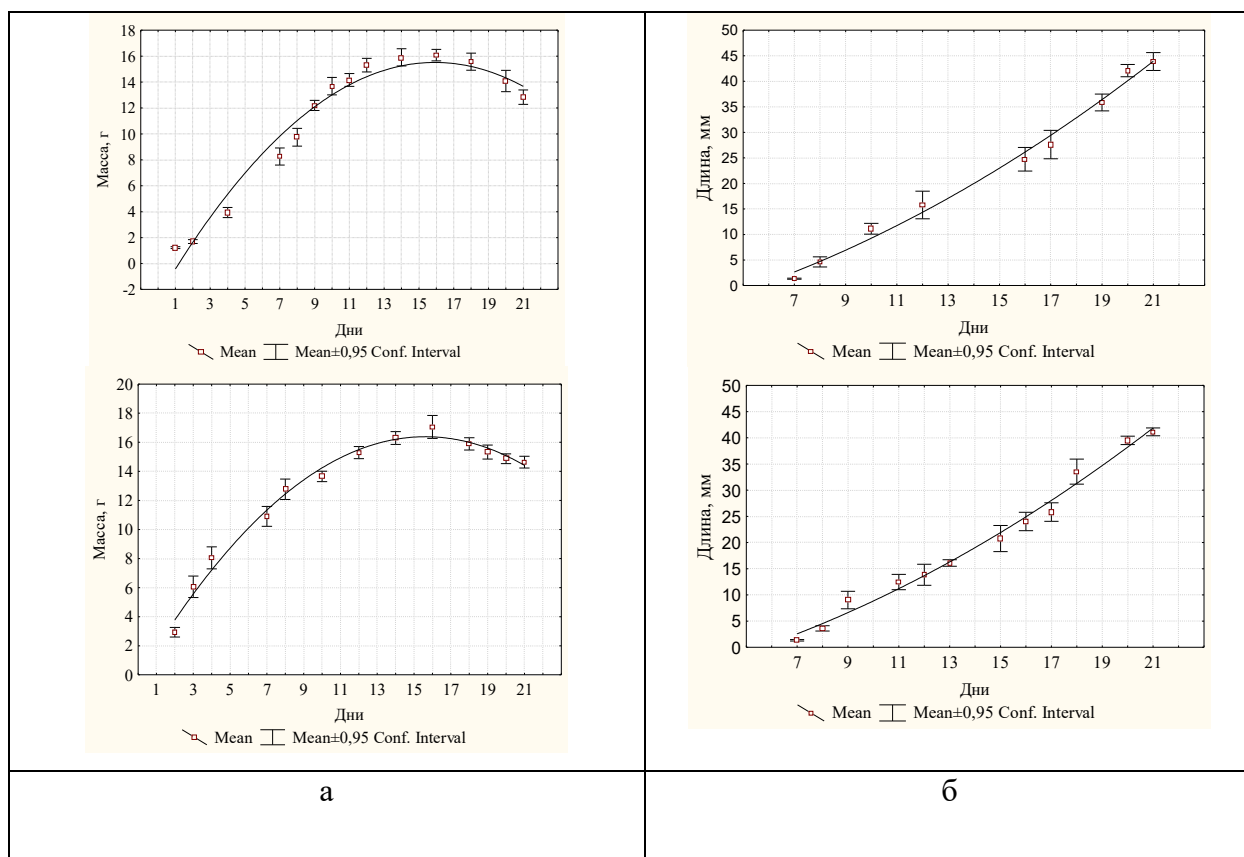


Рисунок 6 – Развитие птенцов (а) и рост второго первостепенного махового пера (б) у птенцов *R. riparia* (вверху) и *R. diluta* (внизу)

ной (39 %) ласточек встречается 4 птенца, но для *R. diluta* весьма характерны гнезда с 5 (28 %) и даже 6 (17 %) летними птенцами (рис. 5).

Изучение птенцового питания показало, что пищевыми объектами видов служат преимущественно насекомые отрядов Diptera и Homoptera. Представители других отрядов занимают в питании бледной ласточки более значительную часть, чем у береговушки. Наиболее часто встречающимися представителями в питании исследуемых видов ласточек является подотряд Aphidodea и мелкие комариные, в основном Tendipedidae, образующие крупные скопления. Средний размер пищевых объектов у *R. riparia* в целом крупнее (рис. 7а, б).

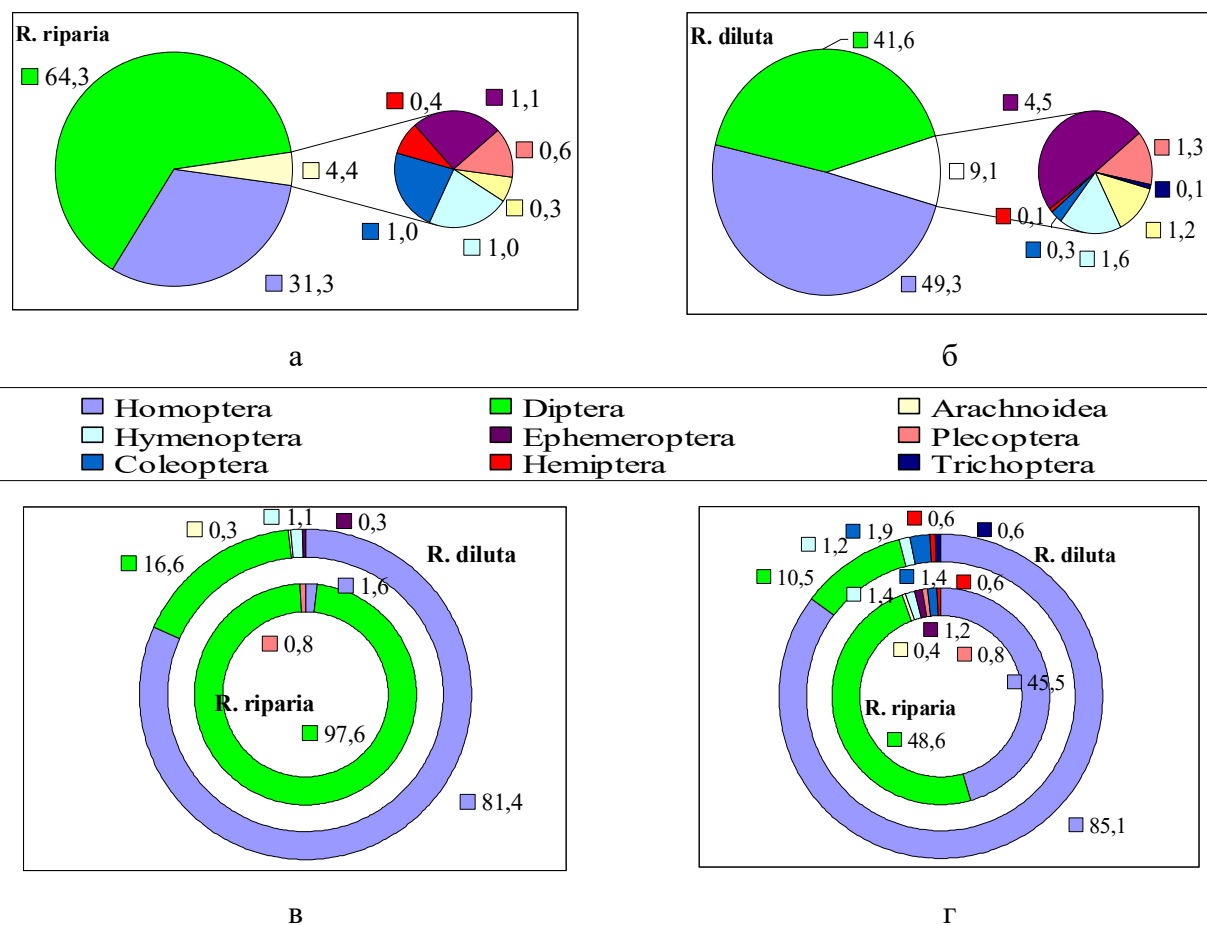


Рисунок 7 – Состав кормовых объектов птенцов *R. riparia* (а) и *R. diluta* (б), в том числе и в смешанных колониях: в – окр. пос. Емельяново; г – окр. пос. Козулька

В птенцовом питании *R. riparia* отряд Homoptera практически полностью был представлен подотрядом Aphidodea. Для Diptera в питании береговушки характерно преобладание Tendipedidae – 32,2 %, а также высокая доля Culicidae и Muscidae – 13,5 и 6,7 % соответственно. Среди Hymenoptera чаще был представлен подотряд Parasitica, в том числе Proctotrupidae и Ichneumonidae. Среди Coleoptera встречены представители семейств Anobiidae, Chrysomelidae, Staphylinidae, Nitidulidae, Curculionidae. Для подёнок в птенцовом питании *R. riparia* отмечено семейство Baetidae, для вес-

нянок – семейство Nemuridae. Hemiptera был представлен семействами Miridae и Piesmatidae.

В птенцовом питании *R. diluta* отряд Homoptera занимал более значительную часть. Кроме того, для бледной ласточки отмечены также Cicadodea, среди которых представлены семейства Jassidae и Cercopidae. Для *R. diluta* среди Diptera отмечена практически такая же доля семейства Tendipedidae (33,3 %) и также высокая доля Culicidae (10,8 %), при этом доля семейства Muscidae оказалась значительно ниже (2,6 %). Hymenoptera был представлен только подотрядом Parasitica, в том числе Chalcididae, Ichneumonidae и Cynipidae. Доля Coleoptera в птенцовом питании бледной ласточки была ниже, среди них отмечены семейства Staphylinidae, Chrysomelidae и Nitidulidae. Hemiptera представлены лишь семейством Miridae.

При гнездовании в моновидовых колониях вблизи водоемов в птенцовом питании *R. diluta* преобладали насекомые отряда Diptera, и оно было схоже с питанием *R. riparia*. Вместе с тем, при совместном гнездовании видов состав их кормов значительно различался. Так, например, в смешанной колонии по р. Кача пищевые объекты *R. riparia* в основном были представлены отрядом Diptera, что характерно и для других её колоний. В этой же колонии в питании *R. diluta* преобладали Homoptera. Среди Homoptera в питании бледной ласточки были представлены подотряды Aphidodea, Cicadodea (цикадовые), Psyllodea (листоблошки), более характерные для древесно-кустарниковой растительности (рис. 7в).

В другой смешанной колонии вблизи пос. Козулька в стене карьера, заполненного водой, питание береговой ласточки отличалось наибольшим разнообразием, что, вероятно, было связано с мозаичным окружающим ландшафтом. Доля Diptera и Homoptera оказалась примерно равной. Среди пищевых объектов *R. diluta* преобладали насекомые отряда Homoptera, представленного подотрядами Aphidodea, Cicadodea и Psyllodea (рис. 7г).

Таким образом, при общем сходстве питания ласточек в рассмотренных смешанных колониях выявлены и различия, что, вероятно, связано как с выбором мест кормления птиц, так и элементами полета, зависящими от остроты крыла.

К первым числам августа большинство ласточек оставляют колонии, к концу месяца отлетают последние птицы. Интенсивный пролет рассматриваемых видов на юге Красноярского края приходится на первую-вторую декады августа. Миграция северных популяций *R. riparia* идёт и в первой декаде сентября.

Глава 5. Молекулярно-генетический анализ ласточек

Поскольку генетическая структура популяций *R. riparia* и *R. diluta* ранее служила предметом специальных исследований (Pavlova et al., 2008), нашей задачей была проверка принадлежности птиц юга Центральной Сибири к известным популяционным группировкам. Также одной из задач исследования было выявление гибридизации между ласточками в смешанных колониях.

Анализ мтДНК не выявил какой-либо дивергенции между образцами с юга Центральной Сибири и ранее уже исследованными образцами. Среди 10 особей *R. diluta* мы обнаружили три варианта гаплотипов. Два из них были известны ранее из Тувы и Иркутской области, третий оказался уникальным и отличался на одну синонимичную замену (рис. 8а).

Большинство гаплотипов (60 %) принадлежали к гаплотипическому варианту, наиболее распространенному у популяций бледной ласточки (Pavlova et al., 2008). Все гаплотипы *R. riparia* с исследуемой территории также относились к наиболее распространенному варианту, встречающемуся от Приморья до европейской части России и от Ямала до Астрахани. Как и в случае с бледной ласточкой, популяции *R. riparia* в Сибири не имеют оформленной географической структуры (Pavlova et al., 2008; рис. 8б).

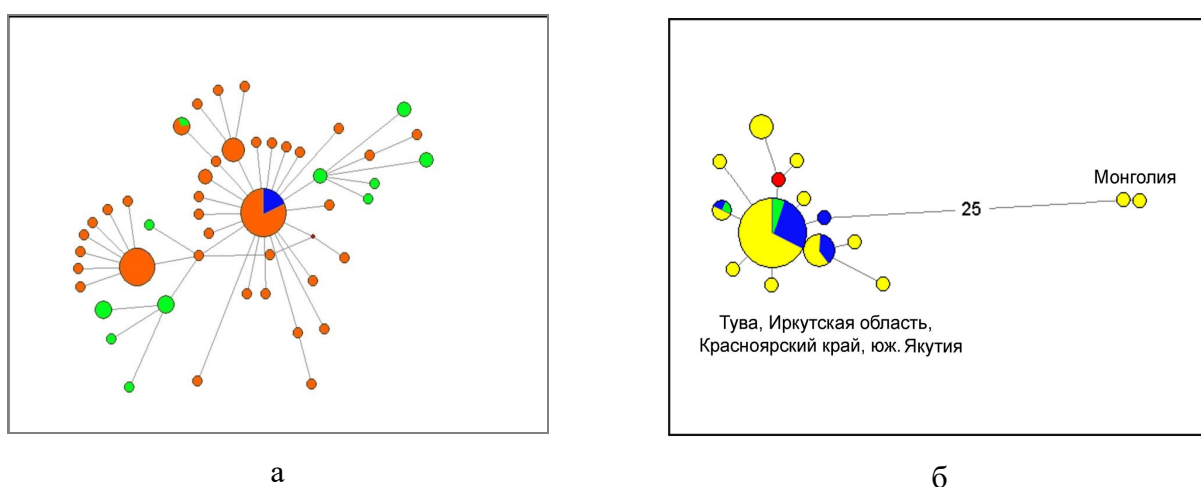


Рисунок 8 – Гаплотипическая сеть сиквенсов ND2: а – *R. riparia* и б – *R. diluta*; а – синим цветом выделена пропорция гаплотипов береговушки юга Центральной Сибири, оранжевым – с территории Северной Евразии от Австрии до о. Сахалин и от устья р. Оби до Монголии, зеленым – из Северной Америки (GenBank), красным – предполагаемый предковый гаплотип; б – синим цветом выделена пропорция гаплотипов бледной ласточки юга Центральной Сибири, зеленым – из Южной Якутии, желтым – с территории Республики Тыва, Иркутской области, Бурятии и Монголии (GenBank); красным – предполагаемый предковый гаплотип

Отметим, что степень филопатрии ласточек достаточно высока. Большинство молодых особей на следующий год гнездятся в тех же колониях или расположенных на небольшом расстоянии от них (Горошко, 1993; Черничко, 2000; наши данные). При массовом кольцевании птиц в 1983-1987 гг. было получено 147 возвратов колец от 39 тыс. помеченных ранее ласточек (0,35 %). Отмечено, что 136 особей (92,5 %) повторно встречены в последующие годы в той же колонии, где они были окольцованы. Из других поселений повторно были отловлены от 4 особи (2,7 %). В 2008-2012 гг. автором также получено 13 возвратов колец от более чем 7000 помеченных птиц (0,25 %). Все повторно отловленные птицы гнездились в тех же колониях, что и в предыдущие годы (Грязнова, Савченко, 2017). Высокая степень филопатрии *R.*

riparia и *R. diluta* может выражаться в быстром появлении новых окрасочных вариантов за счет реализации тех же геновариантов, но под влиянием несколько иных условий среды, что происходит гораздо быстрее, чем накопление изменчивости в мтДНК.

Отметим также, что проведенный анализ генетического материала, в том числе от птиц, населяющих смешанные колонии, не выявил каких-либо признаков их гибридного происхождения. Кроме того, по результатам наблюдения и ночного отлова ласточек в смешанных колониях пары птиц, состоящие из разных видов, нами не установлены. При отлове и работе с коллекционным материалом признаков, которые бы свидетельствовали о гибридизации, также не выявлено.

Глава 6. Миграции береговой и бледной ласточек и их участие в циркуляции вирусов гриппа А

Весной первые ласточки появляются на Чокпакском перевале (Западный Тянь-Шань) в первой-второй декадах апреля, пик пролета приходится на первую пятидневку мая (Гаврилов, Гисцов, 1985). Береговушек, гнездящихся в окрестностях г. Красноярска, отмечали на оз. Сорбулак в Юго-Восточном Казахстане 17 и 21 мая.

В Южной Туве (оз. Тере-Холь) ласточки летят со 2 по 28 мая, в Центральной Туве (оз. Хадын) – с 5 мая по 5 июня (Савченко, 1986). Под Красноярском массовое появление обоих видов наблюдается в конце второй половины мая. В Ачинской лесостепи с 10 по 31 мая отмечено два пика дневного пролета ласточек – 18 и 31 мая. При этом наибольшая интенсивность миграции приходилась на 4-й и 12-й часы после восхода солнца (8.00-9.00 и 16.00-17.00), что согласуется с утренним и вечерним пиками пролета у многих видов. Перемещения проходили в северном направлении ($A = 350^\circ$, $\sigma = 58,4$, $r = 0,481$) на высотах 600-800 м (788 ± 140). Столь большая высота пролета, вероятно, вызвана высокой мозаичностью ландшафта, а также тем, что в указанные сроки проходит пролет более северных популяций ласточек и рассматриваемая территория преодолевается ими транзитно. Ночные перемещения береговушек в долине Енисея (Сухобузимский район) наибольшей интенсивности достигали во второй декаде мая (17-18.05). Пик пролета отмечен в 1-й и 5-й часы после захода солнца (21.00-22.00, 01.00-02.00). Ласточки мигрировали на высотах 100-150 м ($125 \pm 23,3$), что, вероятно, связано с тяготением птиц к руслу реки, проходящей в меридиональном направлении. Курс пролета соответствовал сезонным перемещениям (рис. 9а).

Значительные скопления ласточек, сопровождаемые трофическими и миграционными перемещениями, начинают формироваться по берегам озёр с займищами тростника с третьей декады июля по вторую декаду августа. Крупные ночёвки видов до 35-45 тыс. особей отмечены в зарослях тростника урочища «Сороказёрки», которое птицы, очевидно, используют в качестве промежуточной точки миграционного пути (Савченко, Савченко, 2014). На оз. Хадын в Центральной Туве, где рассматриваемые виды не гнездятся, се-

голетки появляются с середины июля. В конце месяца интенсивность перемещений нарастает и достигает пика во второй декаде августа (6440-20220 особей/км*ч).

Как показал анализ повторно отлавливаемых птиц, транзитная миграция в это время отсутствует, и высокие показатели плотности – результат подлета новых стай и трофических перемещений. Продолжительность формирования предотлетных скоплений у птиц в различных частях исследуемого региона неодинакова. По результатам повторных отловов на широте г. Красноярска бледные ласточки после вылета из гнезд почти сразу отлетают на водоемы Казахстана, где держатся более месяца. Так, ласточка, повторно отловленная в последующие годы в гнездовой колонии в окрестностях г. Красноярска, отмечена на ночевке на оз. Сорбулак в Юго-Восточном Казахстане уже 21 июля. В то же время в Тувинской котловине (оз. Хадын) ласточек, появившихся на ночевках в зарослях тростника в начале августа, отлавливали на этом водоеме через 7-16 и даже 23 дня. Средняя многолетняя дата отлова на Чокпакомском перевале *R. diluta* и *R. riparia*, гнездящихся в бассейне Енисея, составила 14 сентября ($n = 26$).

В Чулымо-Енисейской котловине (оз. Интиколь) в период с 27 июля по 20 октября пик дневного пролета птиц зарегистрирован 6 августа. Наибольшая его интенсивность отмечена в 7-9-й часы после восхода солнца (13.00-14.00), что связано со значительной долей трофических перемещений. Высота полета регистрируемых птиц составила в среднем $155 \pm 21,5$ м. В районе оз. Толстый мыс ночной пролет ласточек, регистрируемый с 8 августа по 5 октября наибольшей интенсивности достигал в конце первой и начале второй декад августа. Пик пролета зарегистрирован в 3-й час после захода солнца (23.00-0.00). Ночная миграция проходила, в среднем, на высоте $207 \pm 31,1$ м и была ориентирована в южном направлении (рис. 9б).

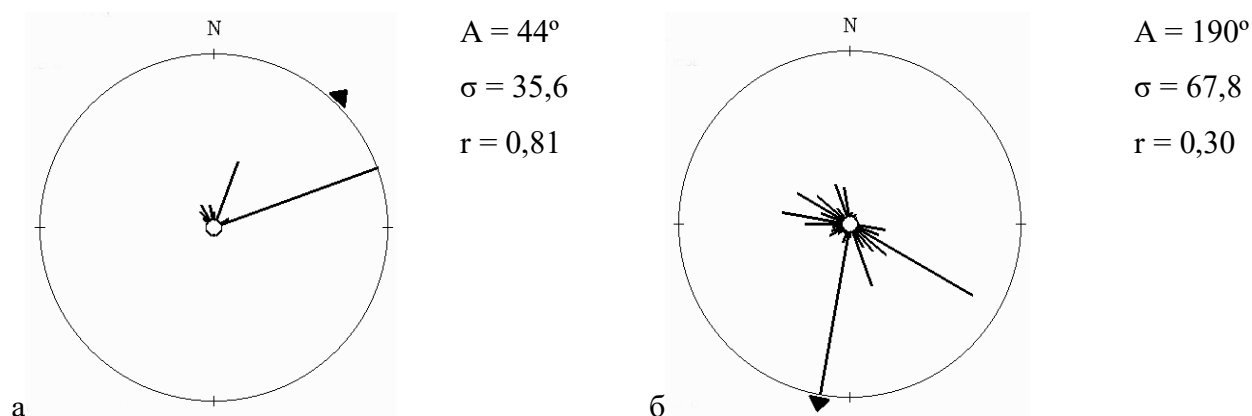


Рисунок 9 – Направленность перемещений ласточек в темное время суток:

а – в весенний сезон, б – в осенний сезон

Зимовки видов разобщены, и хотя сведения о них требуют дальнейшего изучения, принято считать, что зимовки номинативного подвида *R. riparia*, гнездящегося, в том числе, на юге Центральной Сибири, располагаются в тропической и Восточной Африке (рис. 10). Зимовки подвида бледной лас-

точки *gavrilovi*, гнездящегося на исследуемой территории, расположены в Южной Азии, и, вероятно, как и зимовки номинативного подвида, располагаются в Северо-Западной Индии и Непале (Dickinson, 2003). Таким образом, протяженность миграционных путей *R. riparia* и *R. diluta* различается более чем в 2,5 раза. Как показал анализ морфометрических признаков, исследуемые виды имеют значимые различия по длине и ширине крыла, а также длине хвоста и хвостовой выемке. *R. riparia*, совершающая более протяженные миграции, обладает более длинными и узкими крыльями, а также более длинным и выемчатым хвостом, что говорит о ее лучших аэродинамических качествах. Кроме того, согласно экогеографическому правилу Сибоба, более заостренные крылья характерны для близких видов и подвидов, протяженность миграции которых больше. Данное правило подтверждено нами и для ласточек юга Центральной Сибири. Индекс заостренности вершины крыла *R. riparia* составил $10,32 \pm 0,32$ (lim 8,39-13,4) при $n = 18$, для *R. diluta* – $9,59 \pm 0,2$ (lim 7,13-11,4) при $n = 36$.

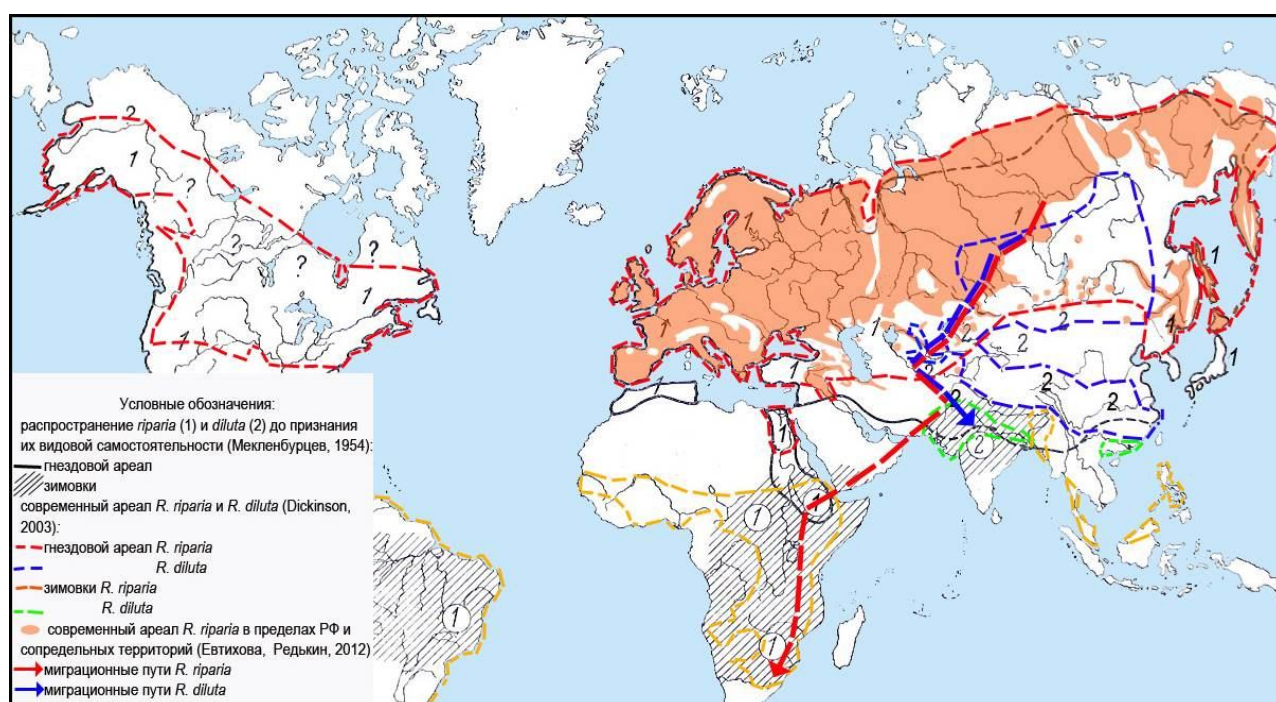


Рисунок 10 – Распространение и миграционные пути береговой и бледной ласточек, населяющих юг Центральной Сибири

Сведения о постоянстве путей пролёта, местах остановки мигрирующих видов имеют большое значение для понимания их территориального распространения при разработке оптимальных систем противоэпизоотических и противоэпидемических мероприятий (Савченко, Савченко, 2014). В последнее время особо остро стоит проблема распространения птицами ВГА, способных вызывать чрезвычайные эпидемические ситуации. Как показано выше, зимовки *R. diluta* расположены в условиях высокой плотности населения (людей, птиц) и контакта их с домашними птицами в регионе, где на текущий момент складывается напряженная ситуация по гриппу птиц (Восточ-

ный сектор Азии). Для того чтобы оценить степень участия ласточек в циркуляции ВГА, в том числе субтипа H5N1, от них были взяты пробы сыворотки крови и клоакальные смывы для исследования в РТГА и ПЦР. По результатам работ 2006 г., несмотря на довольно значительные объемы забора (192 и 41 пробы для анализа в РТГА и ПЦР соответственно), антитела были выделены лишь в одной пробе от *R. diluta* (титр 1 : 64). РНК вируса гриппа серотипов H5 и H7 не обнаружено. В 2007 г. были взяты пробы от 302 ласточек, из них для ПЦР-исследований – 160, для исследования в РТГА – 142. Антитела были выделены в 2 пробах от *R. diluta*, РНК ВГА серотипов H5 и H7 выделено не было. В 2008 г. лабораторный анализ в ПЦР показал наличие РНК высокопатогенного ВГА подтипа H5 в образцах от *R. diluta* (10 положительных проб из 139). Антител к ВГА выделено не было (взято 94 пробы для исследования в РТГА) (рис. 11).

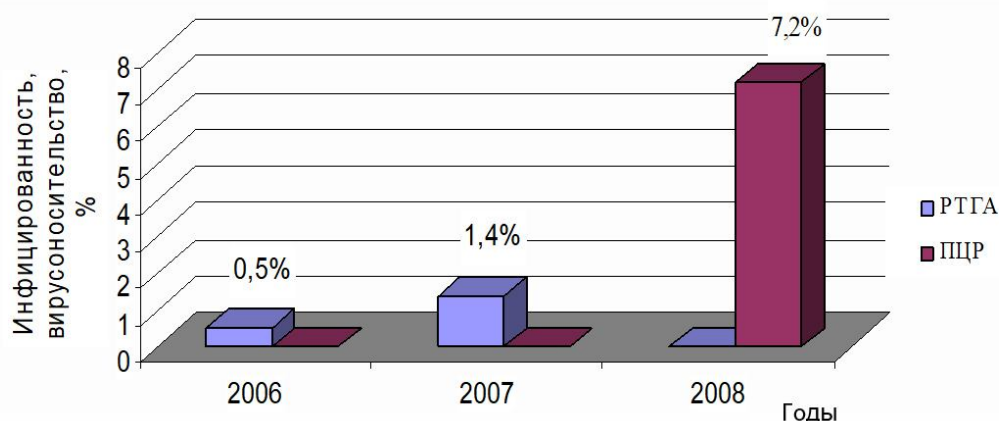


Рисунок 11 – Динамика выделения положительных проб у *R. diluta*

Следует отметить, что гнездование в смешанных колониях и высокая численность птиц в них создают предпосылки для вовлечения в эпизоотию *R. riparia* и распространению ВГА на Африканский материк. По итогам эпизоотологического мониторинга на юге Центральной Сибири как береговая, так и бледная ласточки вошли в приоритетную группу птиц, имеющих наиболее высокий биологический индекс вероятностной степени в эпизоотическом процессе (категория А), значение которого лишь немногим уступало таковому у водоплавающих птиц (Савченко, Савченко, 2014).

ВЫВОДЫ

1. *Riparia riparia* и *R. diluta* на юге Центральной Сибири имеют достоверные различия по всем исследованным морфометрическим, краниометрическим и морфологическим признакам, но в экологических исследованиях предпочтительнее использовать их в комплексе.
2. Выявлены различия в биотопических, трофических, репродуктивных и сезонных аспектах жизненного цикла береговой и бледной ласточек.

3. Репродуктивная изоляция береговой и бледной ласточек в условиях совместного гнездования поддерживается за счет как элементов поведенческих реакций (дивергенции основных акустических сигналов и некоторых элементов брачного поведения), так и синергетического эффекта их экологических адаптаций.

4. Молекулярно-генетический анализ подтвердил наличие надежной репродуктивной изоляции и, как следствие, отсутствие гибридизации видов даже в смешанных колониальных поселениях.

5. Область симпатрии *R. riparia* и *R. diluta* в настоящее время охватывает значительную часть юга Центральной Сибири. Бледная ласточка не только расширяет свой ареал в северном направлении, но и становится доминантом в зоне травяных лесов и островных лесостепей. Береговая ласточка более обычна по берегам рек подтаежных и таежных лесов, где встречаются и моновидовые поселения. Бледная ласточка проявляет большую экологическую пластичность в условиях аридизации и хозяйственного освоения ландшафтов Южной Сибири.

6. Зимовки *R. riparia* и *R. diluta* разобщены и расположены на разных материках – в Африке и Евразии. В Восточном секторе Азии на текущий момент складывается довольно напряженная ситуация по вирусам гриппа А. Лабораторный анализ проб выявил наличие антител и РНК ВГА у бледных ласточек. Наличие смешанных поселений двух видов на юге Центральной Сибири может привести к контагиозу и вовлечению береговой ласточки в эпизоотию, а в конечном счете и к распространению вируса на Африканский материк.

ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Журналы из списка ВАК

1. Савченко, А.П. О формировании миграционных путей птиц Центральной Сибири / А.П. Савченко, Н.В. Карпова, А.Н. Евтихова // Вестник КрасГАУ. – 2011. – Вып. 10. – С. 112-118.

2. Евтихова, А.Н. К биологии береговой (*Riparia riparia* L., 1758) и бледной (*Riparia diluta* Sharpe et Wyatt, 1893) ласточек островных лесостепей Центральной Сибири / А.Н. Евтихова, А.П. Савченко // Вестник КрасГАУ. – 2012. – № 10. – С. 101-105.

3. Евтихова, А.Н. Диагностические признаки береговой *Riparia riparia* L., 1758 и бледной *Riparia diluta* Sharpe et Wyatt, 1893 ласточек / А.Н. Евтихова, А.П. Савченко // Вестник КрасГАУ. – 2014. – № 3. – С. 93-98.

4. Грязнова, А.Н. К миграции береговой и бледной ласточек на юге Центральной Сибири / А.Н. Грязнова, А.П. Савченко // Успехи современной науки и образования. – 2016. – Т. 3. № 7. – С. 21-26.

5. Грязнова (Евтихова), А.Н. Особенности распространения береговой (*Riparia riparia* Linnaeus 1758) и бледной береговой (*Riparia diluta* Sharpe et Wyatt 1893) ласточек (Passeriformes, Hirundinidae) в области симпатрии на

юге Центральной Сибири / А.Н. Грязнова, А.П. Савченко // Зоологический журнал. – 2017. – Т. 96. – № 3. – С. 12-19.

6. Gryaznova (Evtikhova), A.N. Distribution peculiarities of the Sand (*Riparia riparia* Linnaeus 1758) Martin and the Pale Sand (*Riparia diluta* Sharpe et Wyatt 1893) Martin (*Passeriformes, Hirundinidae*) in the sympatry zone in Southern Central Siberia / A.N. Gryaznova, A.P. Savchenko // Biology Bulletin. – 2017. – Vol. 44. – No. 8. – P. 991-997.

Наиболее значимые работы, опубликованные в других изданиях

7. Евтихова, А.Н. Подвиды береговой ласточки *Riparia riparia* (Linnaeus, 1758) фауны России и сопредельных территорий / А.Н. Евтихова, Я.А. Редькин // Русский орнитологический журнал. – 2012. – Т. 21. № 816. – С. 2845-2872.