

On relationships between the White Wagtail (*Motacilla alba*) and Masked Wagtail (*Motacilla personata*) in southern Siberia

G. A. Semuonov, A. K. Yurlov

Institute for Animal Systematics and Ecology, Siberian Branch of Russian Academy of Sciences, Frunze Str., 11, Novosibirsk, 630091, Russia; e-mail: motacilla@bk.ru

Taxonomic status of some forms of the *Motacilla alba* sensu lato complex remains uncertain. In particular, some taxonomists consider the Masked Wagtail *M. personata* as a separate species while others as a subspecies of the White Wagtail *Motacilla alba*. This inconsistency is a result of inadequate knowledge of interactions between birds of different races in the areas of their range overlap. This study was carried out from April to early July 2005–2008 in southern Siberia where the Masked and White Wagtails come into contact and hybridize. Plumage pattern has been described on 12 parts of the body as well as wing length, tail length and bill length were measured in each of 307 birds in breeding plumage that were captured or collected in 11 sites across the region. In addition we studied 338 skins stored in several museums and institutions in Russia and Kazakhstan.

It was found that various phenotypes intermediate between the Masked and White Wagtails occur in the areas of their contact which suggests existence of their hybridization. However, in these areas of hybridization and beyond most birds retain an appearance with predominance of features characteristic of one or another taxon. The idea about a significant genetic exchange between the taxa is also supported by morphometrics. Allopatric populations of the Masked and White Wagtails differ in wing length, however, there are no significant differences between them on the area of sympary. It seems that the degree of hybridization between the taxa could increase during the recent 100 years in parallel with the northward expansion of the Masked Wagtail. The currently available data are not sufficient for a reliable conclusion about the taxonomic status of the Masked Wagtail.

СИСТЕМАТИКА / SYSTEMATICS

**О ХАРАКТЕРЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ МЕЖДУ
МАСКИРОВАННОЙ И БЕЛОЙ ТРЯСОГУЗКАМИ
НА ЮГЕ СИБИРИ****Г. А. Семёнов, А. К. Юрлов**Ин-т систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11,
630091, Россия; e-mail: motacilla@bk.ru

Согласно современным представлениям, в состав комплекса белых трясогузок *Motacilla alba* L., 1758 sensu lato входят от 9 до 14 подвидов (Дементьев и др., 1954; Cramp, 1989; Alström, 2003). Для определения таксономического статуса некоторых из них требуется дополнительная информация о характере межпопуляционных взаимоотношений в местах совместного обитания. Маскированная трясогузка *Motacilla personata* Gould, 1861 в различных сводках рассматривается либо в составе *M. alba* (Гладков, 1954; Vaurie, 1959; Cramp, 1989; Alström, 2003), либо как близкий к белой трясогузке самостоятельный вид (Сушкин, 1938; Коблик и др., 2006) или полу-вид (semispecies) в составе надвидового комплекса типа ex-conspecies *M. alba* — *M. personata* — *M. lugens* (Степанян, 1983, 2003).

В Западной и Центральной Сибири обитают 3 географические расы белой трясогузки: западносибирская белая трясогузка *M. a. dukhunensis* Sykes, 1832, байкальская белая трясогузка *M. a. baicalensis* Swinhoe, 1860, очковая белая трясогузка *M. a. ocellaris* Swinhoe, 1860, а также маскированная трясогузка *M. personata* Gould, 1861 (Paludan, 1932; Гладков, 1954; Степанян, 1983, 2003; Cramp, 1989). Для региона известны три области пространственного контакта форм: между *M. personata*, *M. a. dukhunensis*, *M. a. baicalensis* и, возможно, *M. a. ocellaris* на Среднем Енисее (Paludan, 1932; Гладков, 1954; Панов, 1989); в южных частях Республики Тыва между *M. personata* и *M. a. baicalensis* (Paludan, 1932; Редькин, 2003) и на северо-восточном Алтае между *M. personata* и *M. a. dukhunensis* (Сушкин, 1938).

В отечественной систематике в отношении *M. personata* преобладает точка зрения о

её видовом статусе (Степанян, 2003; Коблик и др., 2006), основанная на значительной морфологической обособленности этой формы и на данных о её совместном обитании с *M. alba* при незначительном уровне гибридизации и низкой доле фенотипически промежуточных экземпляров (Козлова, 1930; Сушкин, 1938; Степанян, 1983). По другой информации, гибридизация имеет значительный размах на Южном Алтае (Нейфельдт, 1986).

В зарубежной литературе (Vaurie, 1959; Cramp, 1988; Alström, 2003) маскированная трясогузка считается подвидом *M. alba* на основании наличия интерградационного перехода на стыке ареалов *M. a. dukhunensis* и *M. personata* в северном Иране, откуда описан гибридный фенотип *persica*, морфологически промежуточный между указанными формами (Blanford, 1886; Sharpe, 1895; Paludan, 1932; Степанян, 1983).

По данным молекулярной генетики, обособленность *M. personata* от *M. alba* незначительная, что также ставит под сомнение возможность присвоения ей видового статуса (Pavlova et al., 2005).

В связи с неоднозначностью систематического статуса *M. personata* целью работы было выяснение уровня гибридизации *M. alba* с *M. personata* на юге Сибири путем анализа окрасочных и размерных признаков.

**Характеристика районов и
сроков работ**

Исследования фенотипического состава трясогузок проведены в период с начала апреля по первую декаду июля в 2005–2008 гг., на юге приенисейской Сибири (Ачинская

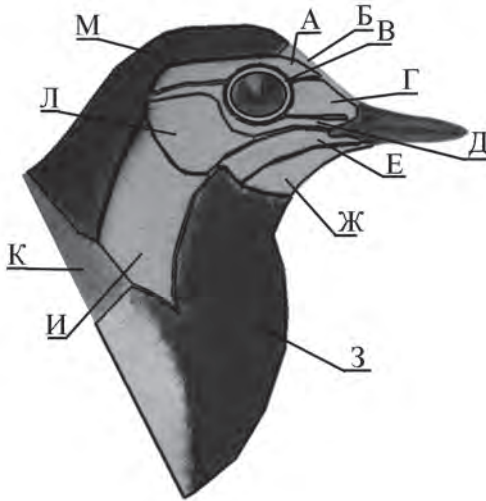


Рис. 1. Схема партий оперения головы и шеи (рис. Ю.И. Шеиной).

А — «бровь», Б — лобная, В — окологлазничная, Г — переднеглазничная, Д — подглазничная, Е — нижне-челюстная, Ж — горловая, З — грудная, И — шейная, К — спинная, Л — ушная, М — «шапочка» (теменная, коронарная и затылочная птерилии)

Fig. 1. The distinguished elements in the plumage of head and neck of a wagtail (drawing by Y.I. Sheina).

А — brow, Б — forehead, В — periorbital, Г — preorbital, Д — suborbital, Е — mandibular, Ж — throat, З — breast, И — neck, К — back, Л — ear, М — cap (crown, coronary and occipital feather tracts)

лесостепь, Канская лесостепь, долина Енисея от с. Новосёлово на север до устья р. Кас), Западный Саян (реки Ус и Танзибей), в северных, центральных и южных районах Тувы, а также в Центральной Барабе (Здвинский р-он Новосибирской обл.).

Материалы и методы

Птиц отлавливали с помощью паутинных сетей и лучков или добывали для изготовления коллекционных шкур.

В 11 точках ареала были осмотрены по 6–59 гнездящихся особей в брачном наряде или находящихся на ранних стадиях послебрачной линьки, до начала замены контурного оперения на голове и шее. Объём нашей собственной выборки составляет 307 экз. Учитывали окрасочные характеристики 12 партий оперения головы и шеи (рис. 1), маховых перьев и кроющих перьев крыла.

Измеряли длину крыла, прижатого и расправленного на линейке с двумя упорами, длину хвоста от основания центральной пары рулевых перьев, длину клюва от верши-

ны до границы оперения лба (Виноградова и др., 1976). Крыло и хвост у линяющих особей не измеряли. Для сравнения с измерениями, выполненными на музейных шкурках, были выработаны пересчётные коэффициенты — отношение соответствующих промеров, полученных для свежедобытой птицы и для шкурки этого же экземпляра после 1–3 лет хранения. Пересчётные коэффициенты получены в результате двукратного измерения 87 экземпляров и составили 1.022 для длины крыла и 1.051 для длины хвоста.

Помимо собственных сборов, были использованы материалы коллекций Зоологического института РАН (ЗИН; 193 экз.), Зоологического музея МГУ (ЗМ МГУ; 102 экз.), Томского государственного университета (ТГУ; 31 экз.), Института систематики и экологии животных СО РАН (ИсиЭЖ; 6 экз.), Института зоологии Министерства образования и науки Республики Казахстан (ИЗ МОН РК; 6 экз.). Общий объём анализируемой выборки составил 645 экз. Сравнение выборки проводилось по критерию Колмогорова-Смирнова в программе Statistica 6.

Результаты

Окрасочные признаки

На основании анализа рисунка оперения головы и шеи были выделены три группы окрасочных признаков.

Первая группа. Окраска однотонно-окрашенных партий оперения (рис. 1, А, Г, В, К): брови, переднеглазничного участка оперения, окологлазничного участка, спины.

Вторая группа. Признаки, подверженные половой и возрастной изменчивости (рис. 1, Б, М): окраска лба и шапочки. Окраска «шапочки» подвержена половой и возрастной изменчивости у *M. alba*: полностью серый или со слабым развитием чёрного цвета верх головы и белый лоб, иногда с серым чешуйчатым рисунком, встречается у самок в первом брачном наряде (Alström, 2003). У самцов лоб белый, а темя, затылок и задняя часть шеи черные. Окраска верха головы у самок в возрасте более одного года может быть неотличимой от таковой у самца, чаще темя и затылок бывают черно-серыми, а задняя часть шеи серой. Некоторые самцы *M. personata* имеют отдельные серые перья на темени и затылке. Кроме этого признака мы не обна-

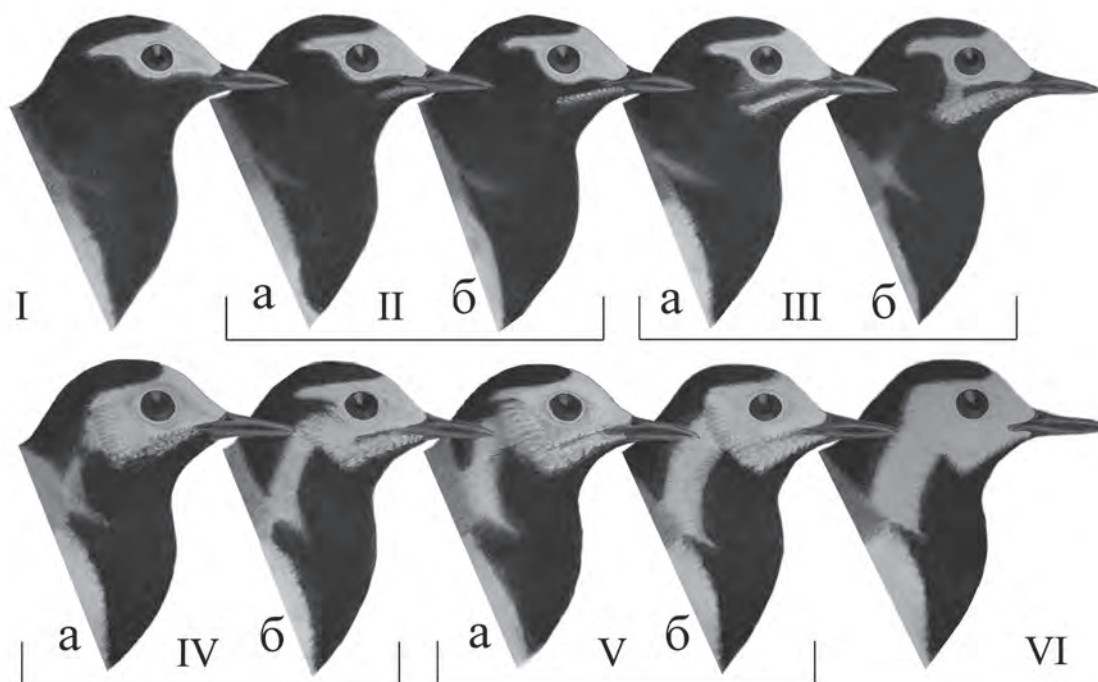


Рис. 2. Фенотипические классы трясогузок из области гибридизации (рис. Ю.И. Шеиной). I — *M. personata*, II–V — промежуточные фенотипы, VI — *M. a. dukhunensis*

Fig. 2. Phenotypic classes of wagtails from the area of hybridization (drawing by Y.I. Sheina). I — *M. personata*, II–V — intermediate phenotypes, VI — *M. a. dukhunensis*

ружили проявлений полового диморфизма в окраске. Одинаковые промежуточные фенотипы встречаются у птиц обоих полов, поэтому они объединены при анализе.

Третья группа. Фенотипические проявления гибридизации *M. alba* и *M. personata* - окраска перьев подглазничной, нижнечелюстной, горловой, шейной, ушной птерилий (рис. 1, Д, Е, Ж, И, Л). Промежуточные состояния этих признаков (за несколькими исключениями, см. ниже) встречаются только в областях гибридизации и сходят на нет по мере удаления от зон пространственного контакта обсуждаемых форм.

Проявление некоторых признаков (рис. 1, Л) отмечается не только в результате гибридизации, но и как следствие возрастной изменчивости. Особи с чешуйчатым рисунком на перьях ушной птерилии повсеместно встречаются среди самок-первогодков *M. a. dukhunensis* и *M. a. alba* в аллопатрических участках их ареалов: на северном Урале, в г. Мурманске, на Крымском п-ове, в Челябинской, Тюменской и Ленинградской обл. (колл. ЗИН). Этот признак присутствует в различных вариантах и у самцов и у самок всех возрастных групп только в области гибридизации.

Соотношение белого, серого и чёрного цветов на маховых перьях и верхних кроющих крыла подвержено географической, возрастной и половой изменчивости, а также может свидетельствовать о гибридизации. По нашим данным, у *M. personata* из приенисейской Сибири и Алтая доля белого оперения на крыле заметно меньше, чем у экземпляров из Туркменистана, Киргизии, Казахстана и северо-западного Китая (ЗИН, ЗМ МГУ, ИЗ МОН РК).

Ширина черного пластрона на груди (рис. 1, 3) подвержена географической изменчивости, он занимает наименьшую площадь у *M. a. baicalensis*, несколько большую у *M. a. dukhunensis* и максимальную у *M. personata*. У гибридов встречаются различные переходные варианты.

По рисунку оперения по бокам головы и шеи птицы разделены на 6 фенотипических классов (рис. 2). Это разделение в известной мере условно, поскольку изменчивость проявляется континуально, а не дискретно.

I класс. Видимые части опахал перьев ушной, нижнечелюстной, подглазничной, боковых частей шейно-дорсальной птерилий чёрные. Перья окологлазничной, переднеглазничной птерилии, а также бровь белые

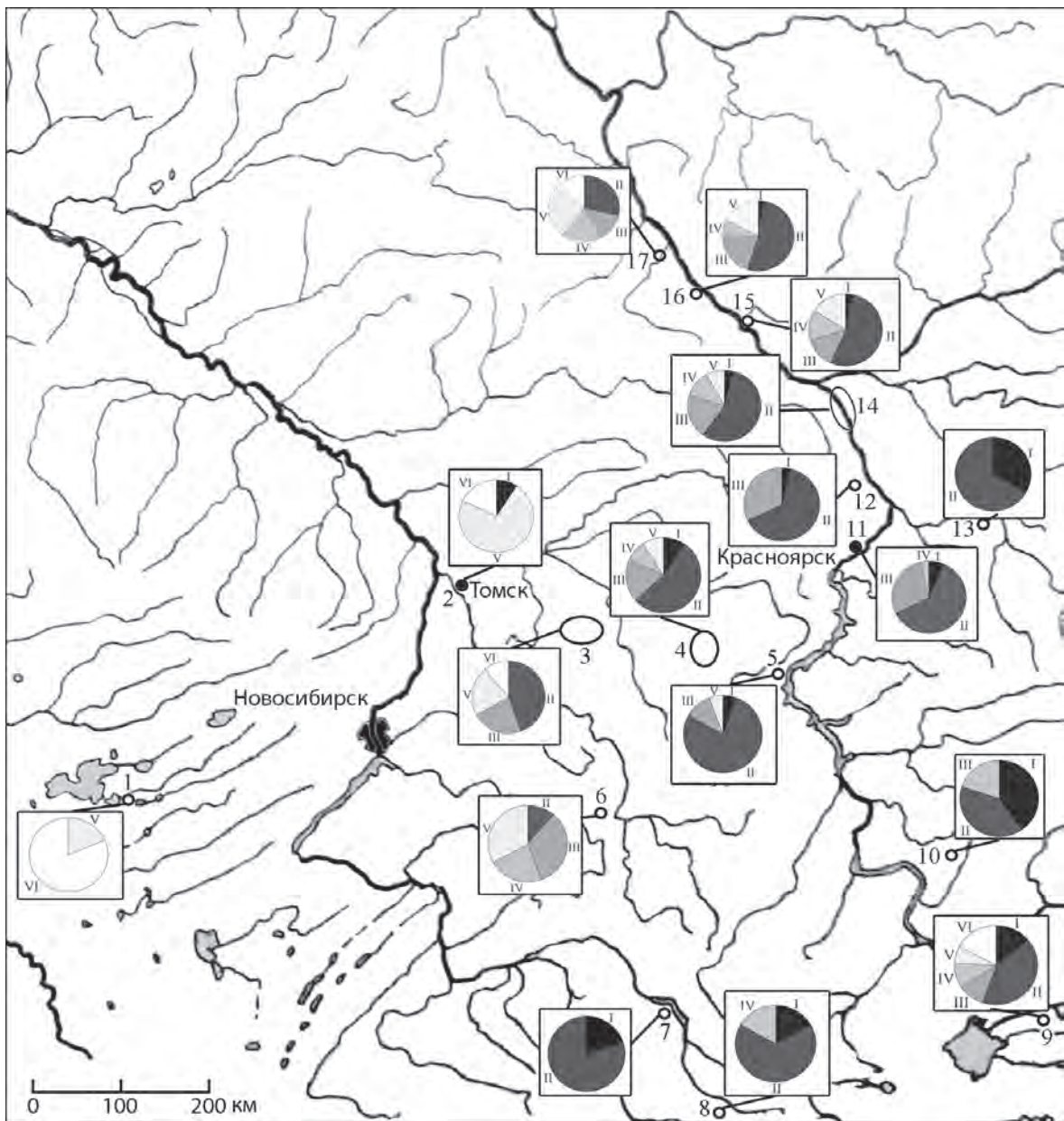


Рис. 3. Распространение фенотипических классов на территории юга Сибири.

1 — с. Чулым, Широкая Курья (n=28), 2 — г. Томск и окрестности (n=11), 3 — северная часть Кузнецкого Алатау (n=9), 4 — Ачинская лесостепь (n=11), 5 — с. Толстый Мыс, Интикуль (n=18), 6 — г. Новокузнецк и окрестности (n=9), 7 — оз. Телецкое (n=5), 8 — Южно-Чуйский хребет (n=6), 9 — южная Тува (n=29), 10 — Западный Саян, с. Танзибей, Арадан (n=5), 11 — Красноярск (n=59), 12 — с. Большая Мурта, Сухобузимское (n=28), 13 — с. Рыбное (n=6), 14 — с. Мокрушинское, Казачинское, Галанино (n=25), 15 — с. Усть-Пит (n=37), 16 — с. Новоазимово (n=40), 17 — с. Новый Городок (n=35)

Fig. 3. Geographic distribution of phenotypic classes of wagtails across southern Siberia. Sites and samples:

1 — Tchulim and Shirokaya Kurja villages (n=28), 2 — Tomsk Town and vicinity (n=11), 3 — Northern part of Kuznetskiy Alatau Mountains (n=9), 4 — Atchinsk forest-steppe (n=11), 5 — Tolstiy Mis and Intikul' villages (n=18), 6 — Novokuznetsk Town and vicinity (n=9), 7 — Teletskoe Lake (n=5), 8 — Yuzhno-Tchuiyskiy Range (n=6), 9 — Southern Tiva (n=29), 10 — West Sayan Mountains, Aradan and Tanzibey villages (n=5), 11 — Krasnoyarsk Town (n=59), 12 — Bolshaya Murta and Suhobuzimskoe villages (n=28), 13 — Ribnoe Village (n=6), 14 — Mokrushinskoe, Kazachinskoe and Galanino villages (n=25), 15 — Ust'-Pit Village (n=37), 16 — Novonazimovo Village (n=40), 17 — Novy Gorodok Village (n=35)

(рис. 2, I). Данный класс соответствует фенотипически чистой *M. personata* (Sharpe, 1885; Гладков, 1954; Glutz von Blotzheim, Bauer, 1985; Roberts, 1992; Alström, 2003).

II класс. Перья на нижнечелюстной птериции белые от основания до середины, и черные в дистальной части. В этом варианте формируется «чешуйчатый» рисунок по

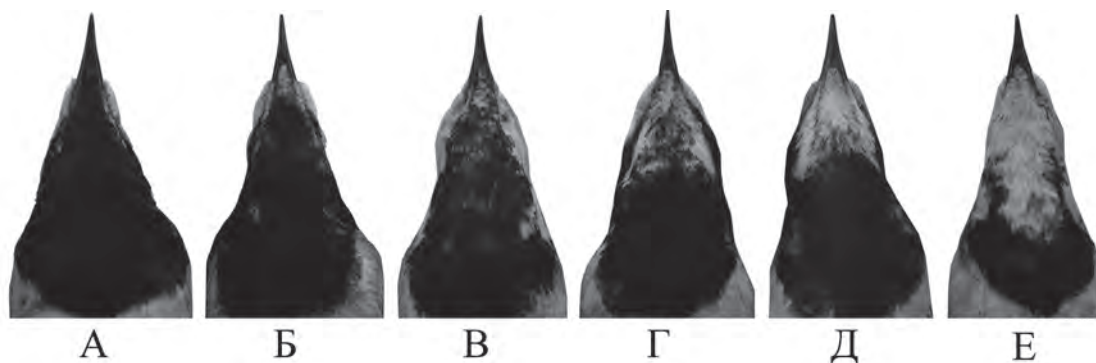


Рис. 4. Варианты окраски горла *M. alba* и *M. personata*.

Fig. 4. Patterns of throat colouration in *M. alba* and *M. personata*.

бокам нижней челюсти («усы») (рис. 2, II). Основания перьев по бокам шеи (иногда и кроющих уха) белые, а не серые, как у птиц I фенотипического класса. В остальном окраска тождественна I фенотипическому классу.

III класс. «Усы» развиты сильнее, достигают ушной птерилии, которая также имеет часть белых перьев в своей передней части (рис. 2, III). Основания перьев подглазничной птерилии белые или светло-серые. Заметны светлые пятна по бокам шеи, образованные светло-серыми или белыми частями перьев в нижней части шейной птерилии.

IV класс. Белый цвет на ушных перьях занимает до половины площади птерилии. По бокам шеи узкая светлая полоса. «Усы» широкие. Перья подглазничной птерилии имеют чешуйчатый рисунок. Встречается два варианта окраски ушной птерилии для этого фенотипического класса: внутренняя часть опахал белая, а наружная чёрная (рис. 2, IV а), либо перья в верхней части уха полностью чёрные, а в нижней полностью белые (рис. 2, IV б).

V класс. Белый рисунок по бокам шеи развит сильнее. Перья подглазничной и ушной птерилий белые, лишь на наружной части опахал развит чёрный цвет. Чёрные элементы в окраске уха наиболее заметны в верхней части со стороны затылка. Ряд перьев нижнечелюстной птерилии, лежащей ближе к глазу, имеет белый рисунок со слабо выраженными чёрными каёмками. Перья нижнего ряда также имеют чёрные опахала, которые расширяются в дистальной части (рис. 2, V).

VI класс. Ушная и подглазничная птерилии белые. По бокам шеи белый рисунок выражен в виде широкой полосы. Перья верхнего ряда нижнечелюстной птерилии белые. Перья нижнего ряда имеют чёрные каёмки в

дистальной части (рис. 2, VI). Данный класс соответствует фенотипически-чистой *M. a. dukhunensis* (Sharpe, 1885; Гладков, 1954; Glutz von Blotzheim, Bauer, 1985).

Из элементов окраски по бокам головы и шеи (рис. 1) сопряженно варьируют шейная (И), ушная (Л), подглазничная (Д) и нижнечелюстная (Е) партии. Изменчивость рисунка горловой (Ж) и нижнечелюстной (Е) птерилий связаны частично. Если белый цвет присутствует на горле, то его всегда сопровождает белый рисунок на нижней челюсти, но наличие белого цвета на нижней челюсти не обязательно сопровождается развитием рисунка на горле.

В пределах распространения *M. personata* в Южной Сибири доля фенотипически чистых экземпляров (I фенотипический класс) составляет в выборках от 0 до 25%, чаще 3–10% (рис. 3). Подавляющее большинство особей представляют собой гибриды (II–III фенотипические классы).

Экземпляры из Южной Сибири имеют широкий диапазон переходов по рисунку на горле и подбородке (рис. 4). У большинства особей белые перья вырастают на зимовках во время предбрачной линьки, и лишь в некоторых случаях этот признак обусловлен присутствием единичных несменившихся перьев осеннего наряда. Во всех выборках из ареала *M. personata* в Южной Сибири присутствуют особи с белым рисунком на горле (рис. 5 и 7). Чаще всего он развит слабо, в виде белого пятна под клювом или нескольких белых перьев на горле, однако *M. personata* в брачном наряде может иметь полностью белое горло (рис. 6, 1). Представители VI фенотипического класса с чёрным горлом соответствуют фенотипу подвида *M. a. dukhunensis* (рис. 2, VI),

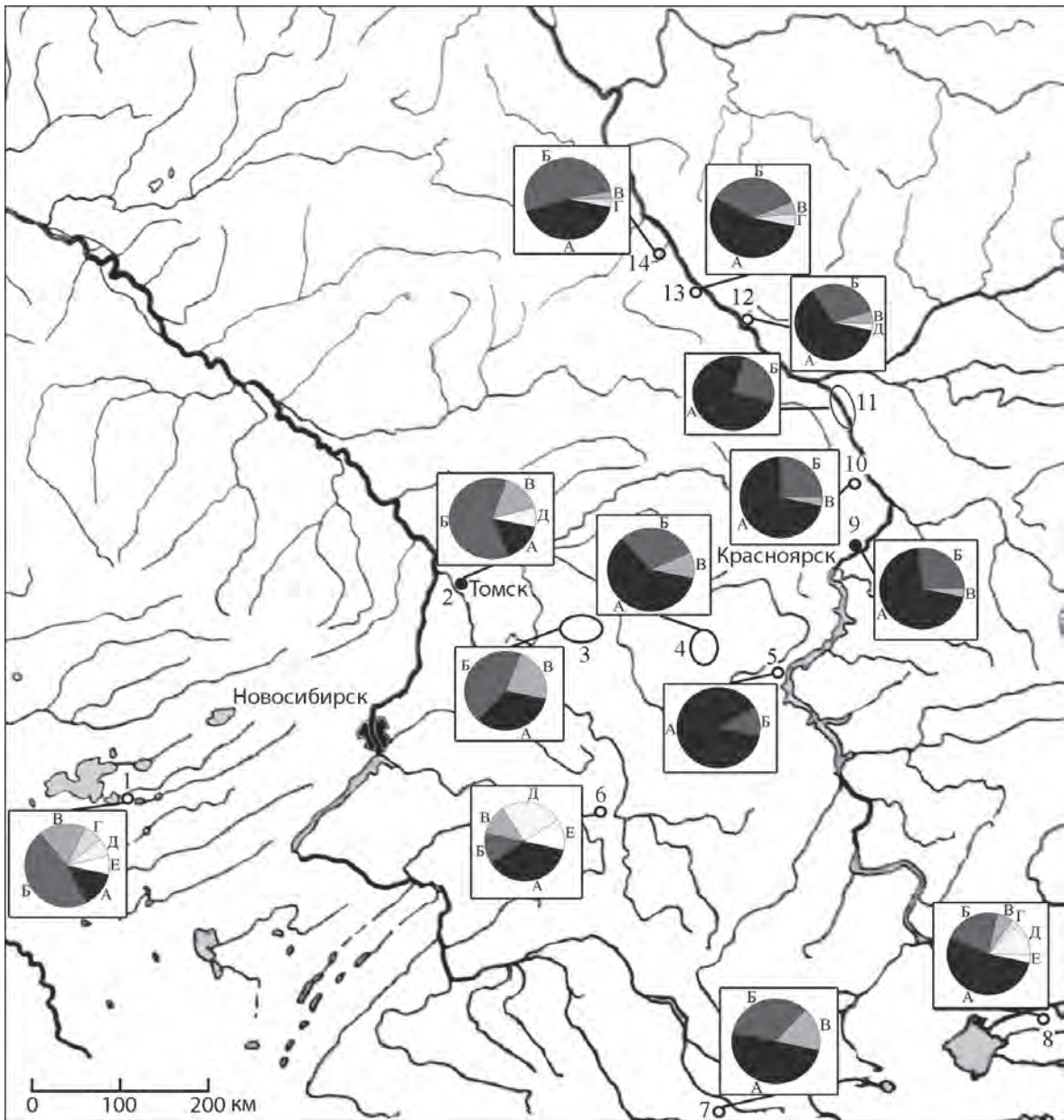


Рис. 5. Распространение вариантов окраски горла трясогузок на территории юга Сибири (А–Е — варианты окраски горла из рис. 4).

1 — с. Чулым, Широкая Курья (n=28), 2 — г. Томск и окрестности (n=13), 3 — северная часть Кузнецкого Алатау (n=9), 4 — Ачинская лесостепь (n=10), 5 — с. Толстый Мыс, Интикуль (n=17), 6 — г. Новокузнецк и окрестности (n=8), 7 — Южно-Чуйский хребет (n=6), 8 — южная Тува (n=32), 9 — Красноярск (n=58), 10 — с. Большая Мурта, Сухобузимское (n=28), 11 — с. Мокрушинское, Казачинское, Галанино (n=25), 12 — с. Усть-Пит (n=37), 13 — с. Новоназимово (n=40), 14 — с. Новый Городок (n=31)

Fig. 5. Geographic distribution of patterns of wagtail throat colouration in southern Siberia (A–E after Fig. 4).

1 — Tchulim and Shirokya Kurja (n=28), 2 — Tomsk town and vicinity (n=13), 3 — Northern part of Kuznetskiy Alatau Mountains (n=9), 4 — Atchinsk forest-steppe (n=10), 5 — Tolstiy Mis, Intikul' villages (n=17), 6 — Novokuznetsk town and vicinity (n=8), 7 — Yuzhno-Tchuiyskiy Range (n=6), 8 — Southern Tiva (n=32), 9 — Krasnoyarsk Town (n=58), 10 — Bolshaya Murta and Suhobuzimskoe villages (n=28), 11 — Mokrushinskoe, Kazachinskoe and Galanino villages (n=25), 12 — Ust'-Pit village (n=37), 13 — Novonazimovo village (n=40), 14 — Novy Gorodok village (n=31)

с белым — *M. a. baicalensis* (рис. 6, 2). Доля белого на горле больше у гибридов, близких к *M. alba* (IV–V классы), а особи *M. personata* с полностью белым горлом встречаются единично и лишь в местах непосредственного

контакта с *M. a. baicalensis* — в Туве, на среднем Енисее и в северной части Кузнецкого Алатау (рис. 7).

Неожиданным оказалось присутствие *M. a. baicalensis* в области, традиционно отно-

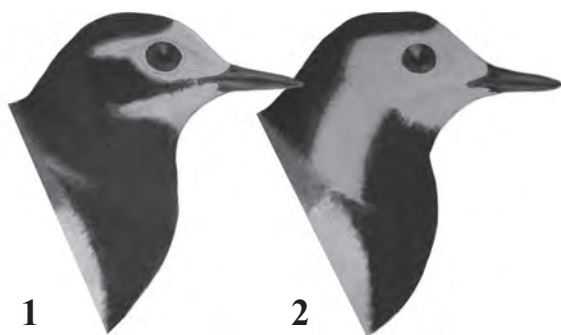


Рис. 6. Случаи максимального развития белого цвета на горле (рис. Ю.И. Шеиной).

1 — *M. personata*, 2 — *M. a. baicalensis*

Fig. 6. Cases of maximal development of white colour on the throat of wagtails (drawing by Y.I. Sheina).

1 — *M. personata*, 2 — *M. a. baicalensis*

симой к ареалу *M. a. dukhunensis* в окрестностях оз. Чаны и г. Томска (рис. 5 и 7, выборки 1 и 2). Однако, *M. a. baicalensis* из Западной Сибири отличались от экземпляров из Тувы и Забайкалья существенно меньшим развитием белого цвета на кроющих крыла. По мере продвижения с запада на восток доля белогорлых особей снижается (рис. 5), достигая минимума в приенисейской Сибири, населённой преимущественно *M. personata* (I–III фенотипические классы).

Размерные признаки

Для сравнения размерных показателей использовали выборки как из зоны пространственного контакта, так и из удалённых от неё участков ареала. В качестве зоны пространственного контакта и гибридизации рассматривается область от Кузнецкого Алатау и Абаканского хребта на западе до долины Енисея на востоке и от устья р. Кас на севере до северного подножия Западного Саяна на юге. Для оценки фенотипически чистых популяций *M. personata* были использованы материалы из южной части Казахстана, Киргизии, Туркмении, западных частей Китая (ЗИН, ЗМ МГУ, ИЗ МОН РК). Для *M. a. dukhunensis* – сборы с территории от Урала до долины Оби.

Сопоставление *M. a. baicalensis* и *M. personata* по морфометрии не проводили из-за недостатка материала по *M. a. baicalensis*.

Особь с фенотипом *M. a. dukhunensis* из зоны гибридизации достоверно отличаются по длине крыла от экземпляров с таким же фенотипом из Западной Сибири ($p < 0.001$). Самцы *M. personata* из Китая, Киргизии и

Таджикистана достоверно отличаются по длинам крыла и клюва от *M. personata* со Среднего Енисея ($p < 0.001$).

В аллопатрических частях ареала *M. personata* значительно крупнее *M. a. dukhunensis*, но в области гибридизации размерные признаки имеют промежуточные значения (таблица). Исключение составляют самки *M. a. dukhunensis*, достоверность отличий которых от самок *M. personata* не имеет статистического подтверждения из-за недостаточного размера выборки из районов, удалённых от зоны контакта *M. a. dukhunensis* с этой формой. Степень развития чёрного цвета в окраске гибридов положительно коррелирует с увеличением длины крыла (рис. 8).

Экологический аспект

В области контакта встречаются размножающиеся пары, включающие одного или обоих партнёров с переходными признаками, а также пары из фенотипически чистых особей двух форм (Козлова, 1930; Сушкин, 1938; наши данные). По многочисленным свидетельствам, гибриды плодовиты (Сушкин, 1938; Paludan, 1938; Степанян, 1983; Нейфельдт, 1986; Панов, 1989). По предварительным итогам наших исследований, птицы с переходными признаками не отличаются от фенотипически чистых особей ни успехом в образовании пар, ни размерами кладок, ни успешностью вылупления и постнатального развития. Демонстрационное поведение сходно как у обсуждаемых форм, так и у других северо-палеарктических представителей данного комплекса (Назаренко, 1968; Панов, 1973; Stamp, 1989). Незначительные различия в вокализации, имеющиеся у *M. alba* и *M. personata*, вероятно, не препятствуют образованию смешанных пар.

Биотопические предпочтения у обсуждаемых форм несколько различаются. Так, *M. personata* населяет горы и предгорья, проникая в равнины главным образом по долинам крупных рек, где контактирует с другими формами комплекса, отдающими предпочтение равнинным местообитаниям. В степи, лесостепи и таёжной зоне *M. personata* и *M. alba* гнездятся по берегам рек, однако наибольшей плотности населения обе формы достигают в поселениях человека.

Вопросы, связанные с экологической и этологической спецификой представителей

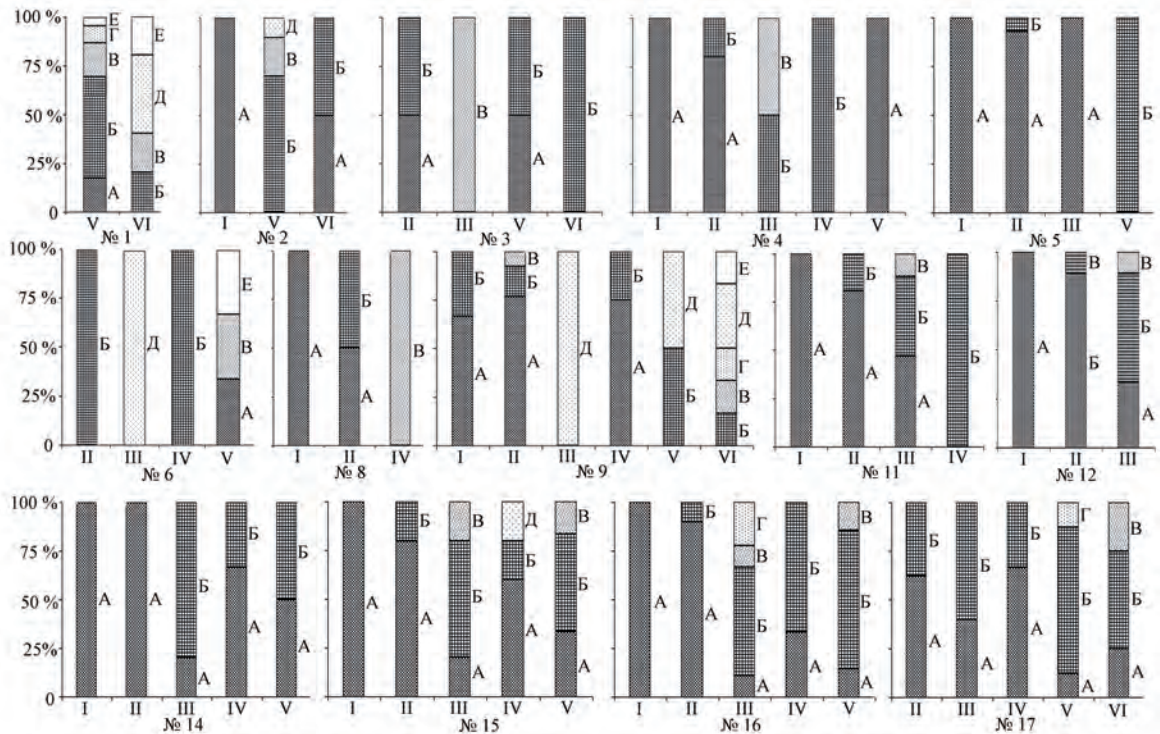


Рис. 7. Гистограммы частот вариантов окраски горла среди различных фенотипических классов. Номера выборок из рис. 3; А–Е — варианты окраски горла из рис. 4.

Fig. 7. Frequency histogram for throat colouration patterns.

Numbers (№) correspond to those on Fig. 3, А–Е — patterns of throat colouration represented on Fig. 4.

Таблица
Table

Морфометрические показатели *M. a. dukhunensis* и *M. personata* из области гибридизации и аллопатрических частей ареала. А — длина крыла (мм), С — длина хвоста (мм), Cul — длина клюва от границы оперения лба до кончика (мм)

Morphometric characters of *M. a. dukhunensis* and *M. personata* from the area of hybridization (гибридизация) and from allopathic (аллопатрия) areas of the distribution range. А — wing length (mm), С — tail length (mm), Cul — bill length (mm)

<i>M. personata</i>	х	min	max	S.D.	<i>M. a. dukhunensis</i>	х	min	max	S.D.
	самцы / males					самцы / males			
А, гибридизация (n=125)	93.6	88.0	100.0	2.09	А, гибридизация (n=22)	92.8	90.0	95.0	1.31
А, аллопатрия (n=22)	95.9	92.0	101.0	2.57	А, аллопатрия (n=16)	91.2	88.0	97.0	2.16
С, гибридизация (n=122)	94.3	89.0	100.0	2.28	С, гибридизация (n=22)	93.2	89.0	98.0	2.41
С, аллопатрия (n=21)	95.4	89.0	102.0	2.82	С, аллопатрия (n=19)	89.7	85.0	94.0	2.45
Cul, гибридизация (n=70)	12.2	10.2	13.9	0.62	Cul, гибридизация (n=20)	12.2	11.0	13.5	0.67
Cul, аллопатрия (n=21)	12.7	11.1	14.1	0.74	Cul, аллопатрия (n=17)	11.9	10.5	13.3	0.72
самки / females					самки / females				
А, гибридизация (n=85)	88.7	85.0	93.0	1.87	А, гибридизация (n=11)	88.7	84.0	91.0	1.98
А, аллопатрия (n=14)	91.5	88.9	95.0	2.02	А, аллопатрия (n=7)	88.9	86.0	92.0	2.43
С, гибридизация (n=78)	89.7	84.0	96.0	2.61	С, гибридизация (n=9)	90.1	87.0	94.0	2.67
С, аллопатрия (n=14)	92.1	89.0	97.0	2.39	С, аллопатрия (n=7)	88.4	84.0	91.0	3.06
Cul, гибридизация (n=54)	12.1	10.7	13.2	0.55	Cul, гибридизация (n=8)	12.2	11.2	13.2	0.72
Cul, аллопатрия (n=14)	12.6	11.6	13.5	0.60	Cul, аллопатрия (n=6)	12.2	10.8	13.6	1.15

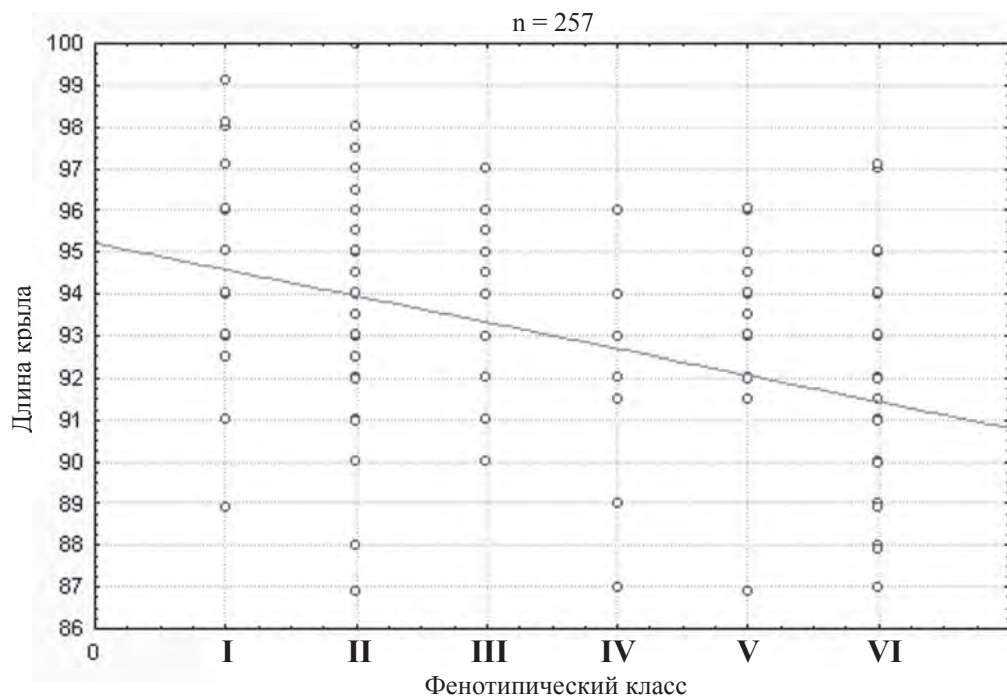


Рис. 8. График зависимости длины крыла от степени развития черного цвета в оперении головы и шеи.

Fig. 8. Linear relationship between wing length and the amount of black colour on bird's head and neck.

комплекса белых трясогузок, будут обсуждаться нами в отдельной публикации.

Обсуждение

Распространенное в литературе мнение о незначительном уровне гибридизации *M. alba* и *M. personata* в приенисейской Сибири, на Алтае и в Туве (Сушкин, 1938; Степанян, 1983; Редькин, 2003) связано, на наш взгляд, с недостатком коллекционных материалов из этой области и трудностью в выявлении промежуточных признаков. Взаимоотношения *M. alba* и *M. personata* не были предметом специального исследования (Степанян, 1983), кроме того, труднодоступность ряда регионов Сибири препятствовала детальному их изучению. У многих переходных экземпляров с преобладанием признаков *M. personata* белые основания перьев варибельной области, в случае их минимального развития, прикрыты чёрными вершинными частями пера, что удаётся обнаружить лишь при контактном обследовании. Аналогично этому у переходных экземпляров с преобладанием признаков *M. a. dukhunensis* и *M. a. baicalensis* чёрный цвет на боках головы может сохраняться только по периферии опахал мелких перьев, будучи практически незаметен на расстоянии. По этой причине значительное число особей

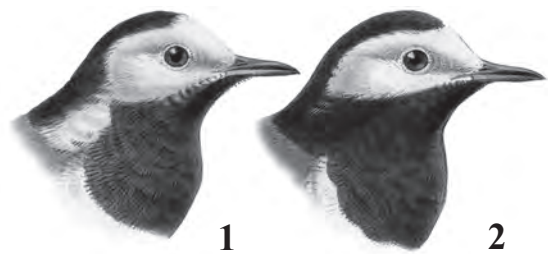


Рис. 9. Варианты окраски *M. a. persica* (Sharpe, 1885).

Fig. 9. Patterns of *M. a. persica* colouration (Sharpe, 1885).

со следами гибридного генезиса кажутся на расстоянии фенотипически «чистыми» представителями обсуждаемых форм. Лишь при наиболее сильном проявлении переходного характера данных признаков, когда белый цвет распространяется до середины и верхней трети пера, формируя резко выраженную «чешуйчатую» окраску кроющих уха и белые «усы» на нижнечелюстной птерилии, промежуточные признаки становятся заметны на расстоянии. Возрастная и другие формы изменчивости также затрудняют таксономические выводы, однако сортировка признаков позволяет вычлнить варианты их проявления, относящиеся к гибридогенным. В этом отношении показательно варьирование таких признаков, как окраска перьев на горле, по бокам шеи и на нижнечелюстной птерилии,

а также на ушной и подглазничной птерилиях, с условием, что последние два признака анализируются у всех особей, кроме самок-первогодков.

В пределах обсуждаемой области пространственного контакта маскированной и белых трясогузок встречаются особи, соответствующие фенотипу *Motacilla personata* var *persica* Blanford, 1876 (рис. 9), описанной из Ирана (хребет Эльбурс, южная часть хребта Копетдаг) (Sharpe, 1885), где также имеет место перекрывание ареалов форм *dukhunensis* и *personata* (Blanford, 1876; Sharpe, 1885; Sarudny, 1911). Р. Шарп (Sharpe, 1885) характеризует трясогузок фенотипа *persica* следующим образом: «У взрослого самца лоб, подглазничная, окологлазничная птерилии и кроющие уха белые; чёрный цвет горла и подбородка распространён до задней части кроющих уха и отделён светлыми пятнами по бокам шеи (более тёмными и мелкими, чем у *M. a. dukhunensis*) от чёрной окраски темени и затылка. Самка по окраске сходна с самцом, но пятна по бокам шеи более тёмные за счёт чёрного рисунка и почти незаметны. Это переходная форма между *M. personata* и *M. alba*, и возможно, является их гибридом. У имеющихся экземпляров степень развития белого цвета на шее варьирует».

Происхождение фенотипа *persica* в результате гибридизации считается доказанным (Paludan, 1938), а сопоставление описаний и рисунков особей из Ирана (рис. 9) с экземплярами из зоны гибридизации (рис. 2, IV а, V б), приводит к выводу об отсутствии сколько-нибудь заметных отличий. В связи с этим, мы придерживаемся взгляда, согласно которому *persica* не может трактоваться в качестве подвида. Под этим названием следует рассматривать несколько вариантов промежуточных фенотипов.

Область распространения формы *M. personata* в Южной Сибири простирается от западных предгорий Алтая, отрогов Кузнецкого Алатау, бассейна Чулыма (приток Оби), западных притоков Енисея на север примерно до устья р. Сым. Восточные границы ареала выяснены недостаточно, но, вероятно, включают Енисейский кряж, а также область нижнего и среднего течения Ангары. Южнее граница её ареала проходит по западной части Восточного Саяна, охватывает лесостепные области приенисейской Сибири,

Западный Саян, доходя к востоку до нижнего течения Бий-Хема, среднего течения Каа-Хема и хребта Восточный Танну-Ола, а далее — уходя за пределы государственной границы (Тугаринов, 1915; Сушкин, 1938; Гладков, 1954; Степанян, 1983, 2003; Нейфельдт, 1986; Редькин, 2003; наши данные).

На всём пространстве ареала маскированной трясогузки в Южной Сибири доля экземпляров, полностью соответствующих её типичному фенотипу, невелика (рис. 3). Окраска и размеры основной массы птиц свидетельствуют об их гибридном происхождении (таблица). Зона гибридизации прослежена от устья р. Сым к югу по долине Енисея до сёл Мокрушинское и Казачинское. В этой области присутствуют особи с фенотипом *baicalensis*, *dukhunensis* и *personata*, а также различные варианты гибридов. Форма *M. a. ocularis* среди осмотренных экземпляров не встречена, однако некоторые промежуточные фенотипы (рис. 2, IV б, V) позволяют предполагать, что севернее этот подвида скрещивается с какой-то из трёх обсуждаемых форм. Южнее граница зоны гибридизации проходит по окраине Ачинской лесостепи и по Кузнецкому Алатау на юг до предгорий Западного Саяна (Сушкин, 1938; наши данные). Предгорные, лесостепные и степные территории левобережья Енисея восточнее Кузнецкого Алатау населены преимущественно птицами фенотипа *personata*, однако переходные экземпляры, приближающиеся к фенотипу *dukhunensis*, в небольшом числе присутствуют повсеместно. В северо-восточном, северном и центральном Алтае представлены те же три формы, однако птицы фенотипа *personata* численно преобладают. Западная граница распространения маскированной трясогузки совпадает с западной оконечностью Алтая (Сушкин, 1938), однако следы гибридизации находят отражение в облике *M. a. dukhunensis* в Барабинской степи (выборка 1). На юге и юго-востоке Западно-Сибирской равнины распространены особи с фенотипами *dukhunensis* и *baicalensis* (хотя и с меньшим, чем в Туве, развитием белого на кроющих крыла), а также особи с промежуточными признаками, которые при этом численно преобладают (рис. 5 и 7). В западной части Западного Саяна встречается, видимо, только птицы фенотипа *personata*. В Туве присутствуют *baicalensis* и *personata* (рис. 3 и 7), причём их численное соотношение ва-

рирует в зависимости от рельефа местности (Редькин, 2003; наши данные). По нашему мнению, особи фенотипа *dukhunensis*, отмечавшиеся в Туве (Редькин, 2003), скорее всего, были гибридами *M. personata* × *M. a. baicalensis*.

Для Казахстана отмечено, что *M. alba* избегает гнездиться в горах выше 1700 м над ур. м., тогда как маскированные трясогузки отдают предпочтение горным и предгорным районам (Долгушин и др., 1970), поднимаясь на гнездовании до высоты 3000 м над ур. м. В естественных биотопах юга Сибири *M. personata* гнездятся главным образом в горах и предгорьях (Алтай, Западный и Восточный Саян, Танну-Ола), где особи IV–VI классов встречаются редко или вовсе отсутствуют. В степной, лесостепной и таёжной зоне места гнездования маскированной трясогузки приурочены к поселениям человека, где их симбиотопия создаёт предпосылки для гибридизации, поскольку птицы форм *baicalensis* и *dukhunensis* охотно селятся в антропогенном ландшафте.

Ситуация с распространением белого цвета на горле представляется неоднозначной. С одной стороны, у некоторых форм белой трясогузки (*alba*, *ocularis* и *dukhunensis*) белый цвет встречается на значительном удалении от областей контакта с белогорлыми подвидами и имеет характер внутривидового полиморфизма, на что указывал ещё П.П. Сушкин (1938). На подбородке и горле бывает выражено пятно или отдельные белые перья, однако белый цвет никогда не занимает такой площади, как у *M. a. baicalensis*. С другой стороны, ряд форм комплекса *M. alba sensu lato* (*baicalensis*, *lugens* и *leucopsis*) в брачном наряде имеют полностью белое горло. Таким образом, у западных и северных форм белый рисунок встречается в качестве окрасочного полиморфизма, а у южных и восточных — как мономорфный подвидовой признак.

Повидимому, территория от Барабинской низменности до Прибайкалья исторически представляет собой область перехода между полиморфно-черногорлой *M. a. dukhunensis* и белогорлой *M. a. baicalensis*. Можно предположить, что до вселения в пределы этой области маскированной трясогузки здесь располагалась зона интерградации между этими подвидами. Сейчас в долине Енисея *M. personata* гибридизирует с ними, что приводит к умень-

шению доли белогорлых гибридов, близких к *M. alba*, и увеличению доли *M. personata* с белым рисунком на горле (рис. 5 и 7).

Таксономический статус маскированной трясогузки

В северной части ареала *M. personata* — в районе среднего Енисея, вдоль восточного макросклона Алтая, в Туве располагается область пространственного контакта и обмена генами с *M. a. baicalensis* и *M. a. dukhunensis*. Здесь встречаются все переходные варианты окраски и размерных показателей. В центральном и южном Алтае, по лесостепным районам между Алтаем и Восточным Саяном, а также в Западном Саяне распространена маскированная трясогузка, отличающаяся наличием белых «усов» (II–III фенотипические классы), в норме отсутствующих у экземпляров из Южного Казахстана, Киргизии, Таджикистана, Узбекистана, Западного Китая. Кроме того, сибирские экземпляры фенотипа *M. personata* имеют меньшие показатели длины крыла и клюва.

Недостаточное количество серийных материалов по трясогузкам с юга Сибири не позволяет сделать выводы о динамике процесса обмена генами, однако имеющиеся сведения (Козлова, 1930; Сушкин, 1938) указывают на то, что ещё в начале XX в. гибридизация между *M. personata* и *M. alba* была весьма редким явлением. Вероятно в течение последних 100 лет происходило расселение *M. personata* в северном направлении, поскольку в классических сводках прошлого века, северным пределом распространения этой формы считался г. Енисейск (Тугаринов, 1915; Гладков, 1954), тогда как на сегодняшний день её ареал достигает по крайней мере устья р. Сым (около 250–300 км к северу от Енисейска; наши данные). Можно предполагать, что уровень гибридизации за последний век вырос, т.к. наиболее значительный ее размах наблюдается именно в северной части зоны контакта. Ситуация представляется сходной с взаимоотношениями между обыкновенной (*Emberiza citrinella*) и белошапочной (*E. leucocephala*) овсянками (Панов и др., 2003). Возможно, в дальнейшем численность особей, имеющих в различной степени переходные между фенотипами *M. personata* и *M. alba* признаки, будет нарастать.

Следует подчеркнуть, что распределение промежуточных фенотипов *M. personata* и *M. alba* не вполне соответствует характеру интерградационного перехода между формами подвидового ранга. Основная масса птиц представлена экземплярами, принадлежащими к II–IIIа и IVа–V фенотипическим классам, т.е. близкими либо к фенотипически чистой *M. personata*, либо к *M. alba*, со слабым следами гибридного генезиса. Доля строго промежуточных фенотипов III б и IV б всегда существенно ниже (рис. 3). На наш взгляд, это явление может иметь два объяснения и, соответственно, два варианта таксономической трактовки.

1. Гибридизация между *M. personata* и *M. alba* ничем не ограничена, но при наследовании признаков происходит фенотипическое расщепление на 2 основные группы гибридов со слабым развитием промежуточных признаков. Редкие сочетания по определённым генам в таком случае могут давать фенотипы, строго «промежуточные» между родительскими формами. При таком характере взаимоотношений форма *personata* должна рассматриваться в качестве географической расы *M. alba sensu stricto*.

2. Существует некоторый уровень репродуктивной изоляции, препятствующей панмиксии. Размножение смешанных пар, образованных особями исходных фенотипов, представляет собой скорее исключение, чем правило. Немногочисленные потомки таких пар вследствие возвратных скрещиваний с фенотипически чистыми особями постепенно насыщают генофонды родительских форм геновариациями переходного характера при сохранении у большинства особей преобладания внешних черт того или иного таксона. В результате формируются устойчивые фенотипы II и V классов, которые встречаются, в том числе, и на удалении от зоны пространственного контакта. В этом случае *M. personata* может рассматриваться в качестве полувида (*semispecies*) и обозначаться бинаминальным латинским названием.

Фенотипически чистая *M. personata* (сходная с центрально- и среднеазиатской) в Южной Сибири и на Алтае практически отсутствует вследствие преобладания в составе этих популяций особей II и III классов. В случае принятия второй гипотезы имеются все основания для выделения популяций Восточного

Казахстана, Алтая, приенисейской Сибири и Монголии в качестве самостоятельной географической расы маскированной трясогузки. Основными признаками этой расы, отличающими её от номинативного подвида, являются меньшее развитие белого цвета на кроющих крыла, наличие белых «усов» и более мелкие размеры. Область распространения «южной» номинативной расы *M. personata*, в таком случае, должна включать юг Казахстана, Среднюю Азию и северо-западные районы Китая. Формально возможность такого подразделения подтверждается результатами анализа генетических маркеров ND 2 и CR, показавших существенные различия между маскированными трясогузками из Южного Казахстана и из Тувы (Pavlova et al., 2005).

Заключение

По-видимому, за последние 100 лет маскированная трясогузка постепенно расселялась в северном направлении, что привело к увеличению размаха её гибридизации с *M. alba*. Несмотря на это, на сегодняшний день в зоне гибридизации многочисленны особи с преобладанием признаков родительских форм, имеющих лишь следы гибридного генезиса, тогда как строго «промежуточные» фенотипы встречаются реже. В области контакта размерные показатели имеют промежуточные значения. На основании полученных данных можно сделать два альтернативных вывода о систематическом положении формы *personata*. Окончательно прояснить ситуацию в ближайшем будущем позволят дополнительные исследования экологии обсуждаемых форм и данные молекулярно-генетического анализа.

Благодарности

В заключение нам хочется выразить глубокую благодарность заведующему отделением орнитологии Зоологического института РАН В.М. Лоскоту, заведующему сектором орнитологии Зоологического музея МГУ П.С. Томковичу, заведующему Зоологическим музеем ТГУ С.С. Москвитину, сотруднику ИЗ МОН РК А.Ф. Ковшарю за любезно предоставленную возможность работы с коллекциями. За ценные советы, детальное изучение рукописи работы и помощь в поиске литературы мы благодарим Я.А. Редь-

кина, Е.А. Коблика, Д.Л. Гродницкого, Е.В. Екимова, В.С. Жукова, И.В. Шеина. Авторы выражают признательность соратникам по экспедициям Е. Хоботову, С. Андрееву, Е. Давидюку, Д. Будаеву, М. Амзараковой, И. Савченко, М. Бакаеву, А. Сафонову. Неоценимую помощь в подготовке работы и изготовлении иллюстраций оказала Ю.И. Шеина. Работа выполнена при поддержке интеграционного проекта СО РАН № 112.

Литература

- Виноградова Н.В., Дольник В.Р., Ефремов В.Д. 1976. Определение пола и возраста воробьиных птиц фауны СССР. М.: 124–128.
- Гладков Н.А. 1954. Семейство Трясогузковые Motacillidae. — Птицы Советского Союза, Т. 5, М.: 596–647.
- Долгушин И.А., Корелов М.Н., Кузьмина М.А., Гаврилов Э.И., Гаврин В.Ф., Ковшарь А.Ф., Бородихин И.Ф., Родионов Э.Ф. 1970. Птицы Казахстана, Т. 3: 323–335.
- Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю. 2006. Список птиц Российской Федерации. М, 281 с.
- Козлова Е.В. 1930. Птицы Юго-Западного Забайкалья, северной Монголии и центральной Гоби. — Материалы комиссии по исследованию Монгольской и Тувинской Народных республик и Бурят-Монгольской АССР, Вып. 12, Л., 397 с.
- Назаренко А.А. 1968. О характере взаимоотношений двух форм белых трясогузок в южном Приморье. — Проблемы эволюции, Т. 1. Новосибирск: 195–201.
- Нейфельдт И.А. 1986. Из результатов орнитологической экспедиции на юго-восточный Алтай. — Тр. ЗИН АН СССР, Т. 150. Л.: 7–73.
- Панов Е.Н. 1973. Птицы южного Приморья. Новосибирск: 325–349, 351.
- Панов Е.Н. 1989. Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. М., 419 с.
- Панов Е.Н., Рубцов А.С., Монзиков Д.Г. 2003. Взаимоотношения двух видов овсянок (*Emberiza citrinella*, *E. leucocephalos*), гибридизирующих в зоне перекрытия их ареалов. — Зоол. журн., 82 (4): 470–484.
- Редькин Я.А. 2003. Новые данные о пространственных и репродуктивных отношениях некоторых близкородственных форм воробьинообразных Passeriformes в Туве. — Бутурлинский сборник. Мат-лы I Всеросс. научно-практ. конф., посвященной памяти С.А. Бутурлина. Ульяновск: 201–206.
- Степанян Л.С. 1983. Надвиды и виды-двойники в авифауне СССР. М.: 192–195.
- Степанян Л.С. 2003. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области). М.: 808 с.
- Сушкин П.П. 1938. Птицы Советского Алтая и прилегающих частей Северо-Западной Монголии. Л.-М.: 118–123.
- Тугаринов А.Я. 1915. К орнитофауне Минусинского уезда и восточного Урянхая. — Орнитологический вестник, 1: 44–91.
- Alström P. 2003. Pipits and Wagtails. London: 341–427.
- Blanford W.T. 1876. Eastern Persia. An account of the journeys of the Persia boundary commission 1870–71–72. Vol. 2. London: 516 p.
- Cramp S. 1988. Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. Vol. 5: 75–93.
- Glutz von Blotzheim U.N., Bauer K.M. 1985. Handbuch der Vogel Mitteleuropas. Bd 10/II Passeriformes (Teil 1) Motacillidae — Prunellidae. Wiesbaden: 511–1184.
- Pavlova A., Zink R.M., Rohwer S., Koblik E.A., Red'kin Y.A., Fadeev I.V., Nesterov E.V. 2005. Mitochondrial DNA and plumage evolution in White Wagtail (*Motacilla alba*). — J. of avian biology, 36: 322–336.
- Paludan K. 1932. Verbreitung und Winterquartiere des Rasenkreises *Motacilla alba*. — J. Ornithol., Bd 80 (3): 392–416.
- Paludan K. 1938. Zur Ornithologie des Zagrosgebietes, W.-Iran. — Ibid., Bd 86 (4, 5): 562–638.
- Roberts T.J. 1992. The birds of Pakistan. Vol. 2: 61–70.
- Sarudny N. 1911. Verzeichnis der Vögel Persiens. — J. Ornithol., Bd 59 (2): 185–241.
- Sharpe R.B. 1885. Catalogue of the birds in the British museum. Vol. 10 (I–XIV). London, 862 p.
- Vaurie C. 1959. The birds of Palearctic fauna. Passeriformes. London, 762 p.