

## Гибридизация белой *Motacilla alba* Linnaeus, 1758 и маскированной *M. (a.) personata* Gould, 1861 трясогузок на юге Сибири

Г. А. СЕМЕНОВ, А. К. ЮРЛОВ, Д. Р. ХАЙДАРОВ\*

Институт систематики и экологии животных СО РАН  
630091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11  
E-mail: motacilla@bk.ru

\*Зоомузей МГУ  
125009, Москва, ул. Бол. Никитская, 6  
E-mail: davidson\_avis@yahoo.com

### АННОТАЦИЯ

Сделана попытка оценить уровень гибридизации белой *Motacilla alba* и маскированной *M. (a.) personata* трясогузок в области вторичного контакта на юге Сибири. На основании результатов обработки материалов музейных коллекций ( $n = 424$ ) и собственных сборов ( $n = 347$ ) сделаны выводы о наличии интрогрессии, несмотря на ограниченную гибридизацию. Приведены данные по составу пар и успешности размножения в зоне гибридизации, биотопическим предпочтениям. Обсуждаются возможные причины, приводящие к ограничению гибридизации.

**Ключевые слова:** гибридизация, *Motacilla alba*, *Motacilla (alba) personata*, полувиды, экологическая изоляция.

В классе птиц (Aves) наибольшее внимание исследователей привлекают случаи гибридизации форм, резко различающихся по окрасочным признакам. Чтобы составить представление о характере взаимоотношений контактирующих популяций, необходима исследовательская программа, в основе которой лежат следующие вопросы. Являются ли таксоны, проявляющие тенденцию к слиянию через гибридизацию, уникальными системными категориями, различающимися по комплексу признаков (морфологических, этологических, экологических, генетических)? Лишь

при соблюдении этого условия мы вправе говорить о гибридизации популяций высоких рангов. Существует ли поток генов за пределы зоны пространственного контакта форм (интрогрессия)? Происходит ли в зоне гибридизации избирательная элиминация гибридов и чем она обусловлена? Если элиминации гибридов нет, но гибридизация ограничена, то какие факторы определяют ее уровень? Каким образом изменяется размах гибридизации с течением времени? Какова роль хозяйственной деятельности человека в его динамике?

Конечным результатом изучения гибридизации форм, находящихся на разных этапах эволюционного обособления, являются выявление и объяснение механизмов, лежащих

---

Семенов Георгий Александрович  
Юрлов Александр Константинович  
Хайдаров Давид Рафисович

в основе микроэволюции и видообразования. При очевидной ценности исследований гибридных зон, на текущий момент они немногочисленны [1].

В подроде длиннохвостых трясогузок (*Motacilla*) есть формы, демонстрирующие как широкую симпатрию без гибридизации (*M. grandis* Sharpe, 1885, *M. maderaspatensis* J. F. Gmelin, 1789), так и ограниченную гибридизацию в узкой зоне контакта (представители комплекса белых трясогузок *Motacilla alba sensu lato*: *M. alba ocularis* Swinhoe, 1860 – *M. (a.) lugens* Gloger, 1829 – *M. a. leucopsis* Gould, 1838 и *M. a. dukhunensis* Sykes, 1832 – *M. (a.) personata* Gould, 1861 – *M. a. baicalensis* Swinhoe, 1871). Последние представляют наибольший интерес для изучения вопросов видообразования. Настоящая работа посвящена взаимоотношениям белой *M. alba* и маскированной *M. (a.) personata* трясогузок в зоне их вторичного контакта на юге Сибири.

#### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в период с начала апреля по первую декаду июля 2005–2009 гг. на юге Приенисейской Сибири (Ачинская и Канская лесостепь, долина Енисея от с. Новоселово на север до устья р. Подкаменной Тунгуски), Западный Саян (реки Ус и Танзыбей), в северных, центральных и южных районах Тувы, а также в Южной Барабе (Здвинский р-н Новосибирской обл.).

Характеристики фенотипически чистых *M. a. baicalensis*, *M. a. dukhunensis* и *M. (a.) personata* определены по рисункам и описаниям типовых экземпляров [2] с учетом данных об уровне вариаций окрасочных признаков в аллопатрических частях ареала. Для снятия морфометрических показателей и регистрации фенотипа птиц отлавливали с помощью паутинных сетей и лучков или добывали с последующим изготовлением коллекционных шкур, часть из которых передана в Зоологический музей МГУ и Зоологический институт РАН. Объем авторской выборки составляет 347 экз. У добытых и отловленных птиц измеряли длину крыла, хвоста и клюва по стандартным методикам [3]. Для сравнения с музейными шкурками нами созданы пересчетные коэффициенты (1,022

для крыла и 1,051 для хвоста). Помимо собственных сборов использованы коллекционные материалы Зоологического института РАН (ЗИН) (193 экз.), Зоологического музея МГУ (ЗММГУ) (188 экз.), Томского государственного университета (ТГУ) (31 экз.), Института систематики и экологии животных СО РАН (ИСиЭЖ) (6 экз.), Института зоологии Республики Казахстан (ИЗРК) (6 экз.). Общий объем проанализированной выборки составил 771 экз. Статистическая обработка данных выполнена в программе Statistica 6.0. Анализ морфометрических показателей осуществлен с применением критерия Стьюдента ( $p = 0,05$ ). Различия между выборками по фенотипическому составу оценены с помощью критерия Колмогорова – Смирнова ( $p < 0,05$ )

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

**Фенотипическая изменчивость в области контакта.** Из форм комплекса белых трясогузок *Motacilla alba sensu lato* на юге Сибири распространены три представителя: белая трясогузка *M. alba* (подвиды *dukhunensis* и *baicalensis*) и маскированная трясогузка *M. (a.) personata*. Последняя в различных сводках рассматривается либо в составе *M. alba* [4–7], либо как близкий самостоятельный вид [8, 9] или полувид (*semispecies*) в составе надвидового комплекса типа *ex-conspecies* *M. alba* – *M. personata* – *M. lugens* [10, 11].

*M. a. baicalensis* имеет белое горло, *M. a. dukhunensis* – черное, а также менее развитый белый рисунок на кроющих крыла; обе они отличаются от *M. (a.) personata* окраской оперения по бокам головы и шеи, меньшей шириной белых каемок на кроющих маховых перьях, а также по нескольким размерным признакам [4, 7]. На юге Сибири белая и маскированная трясогузки образуют ряд фенотипических переходов (рис. 1). Доказательства происхождения промежуточных фенотипов в результате гибридизации неоднократно обсуждались в литературе [8, 10, 12]. В предыдущей работе [13] мы разделили фенотипы на 6 классов (см. рис. 1). Следует отметить, что такое подразделение в известной мере условно. У маскированных трясогузок из зоны гибридизации основания

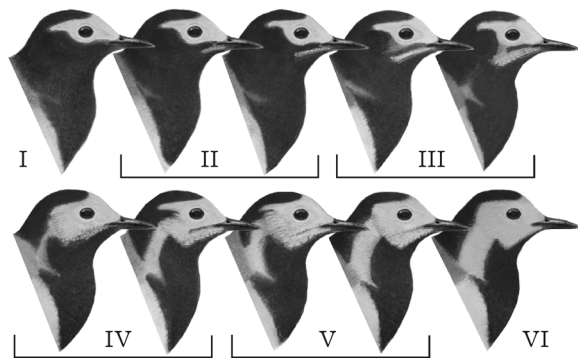


Рис. 1. Маскированная трясогузка (I), белая трясогузка (VI) и различные варианты промежуточных фенотипов (II–V). Рисунок Ю. И. Шейной

перьев головы и шеи в области, имеющей белую окраску у *M. alba*, также оказываются белыми. Однако черные вершины пера скрывают белый рисунок, и такая птица внешне не отличается от фенотипически чистой. В той или иной степени развития указанный элемент окраски присутствует у всех *M. (a.) personata* от северной границы ареала до северных частей Казахстана, Монголии и от западной окраины Алтая на восток до западных частей Восточного Саяна (зона контакта с *M. alba* и территории, удаленные на 500–700 км). Тот же признак отсутствует (за редким исключением) у птиц из аллопатрических частей ареала в Южном Казахстане, Киргизии, Туркменистане, Южном Узбекистане и Пакистане. При-

уроченность обозначенного фенотипа к гибридным зонам вкуче с данными по изменчивости пластических признаков (см. ниже) и результатами молекулярно-генетических исследований [14] свидетельствует о его гибридном происхождении. Вероятно, относить “северных” маскированных трясогузок к фенотипически чистым можно лишь условно, хотя их облик соответствует типовым экземплярам.

Помимо окрасочных характеристик о гибридной природе обсуждаемых форм свидетельствуют их размерные признаки. В аллопатрических частях ареала самцы *M. (a.) personata* достоверно крупнее самцов *M. a. dukhunensis* (см. таблицу). В зоне гибридной статистически достоверных различий между ними нет, поскольку размерные характеристики “усредняются”.

**Распространение на юге Сибири и области гибридной статистики.** Как было показано выше, разделение особей на фенотипически чистых и имеющих слабо выраженные промежуточные признаки в значительной мере условно, особенно при работе с музейным материалом. Поэтому, обсуждая распространение трясогузок на юге Сибири, наиболее целесообразным оказалось выделить 3 группы фенотипов: особи, близкие к *M. (a.) personata* (I–II фенотипические классы), гибриды со строго промежуточной окраской (III–IV), особи, близкие к *M. alba* (V–VI).

Размерные показатели самцов *M. a. dukhunensis* и *M. (a.) personata* из области гибридной статистики и аллопатрических частей ареала. Жирным шрифтом выделены значения *t*-критерия, свидетельствующие о достоверном различии выборок

Длина, мм	Подвид	<i>n</i>	$\bar{x} \pm SD$	<i>Lim</i>	<i>t</i>	
Аллопатрия:	крыла	<i>M. (a.) personata</i>	46	95,2 ± 2,58	86,9–101,2	<b>7,46</b>
		<i>M. a. dukhunensis</i>	26	90,7 ± 2,17	86,9–95,0	
	хвоста	<i>M. (a.) personata</i>	45	94,2 ± 3,36	85,1–102,0	<b>5,87</b>
		<i>M. a. dukhunensis</i>	25	89,7 ± 2,85	84,0–95,0	
Гибридная статистика:	крыла	<i>M. (a.) personata</i>	43	13,1 ± 0,74	11,1–14,6	<b>5,39</b>
		<i>M. a. dukhunensis</i>	23	12,1 ± 0,66	10,3–13,2	
	хвоста	<i>M. (a.) personata</i>	101	93,5 ± 2,24	86,7–100,0	1,18
		<i>M. a. dukhunensis</i>	23	92,9 ± 1,47	89,9–96,1	
		<i>M. (a.) personata</i>	98	94,2 ± 2,49	87,3–100	0,99
		<i>M. a. dukhunensis</i>	23	93,5 ± 2,75	87,7–98,8	
клюва	<i>M. (a.) personata</i>	57	12,3 ± 0,55	11,3–13,9	1,85	
	<i>M. a. dukhunensis</i>	21	12,0 ± 0,74	10,4–13,5		

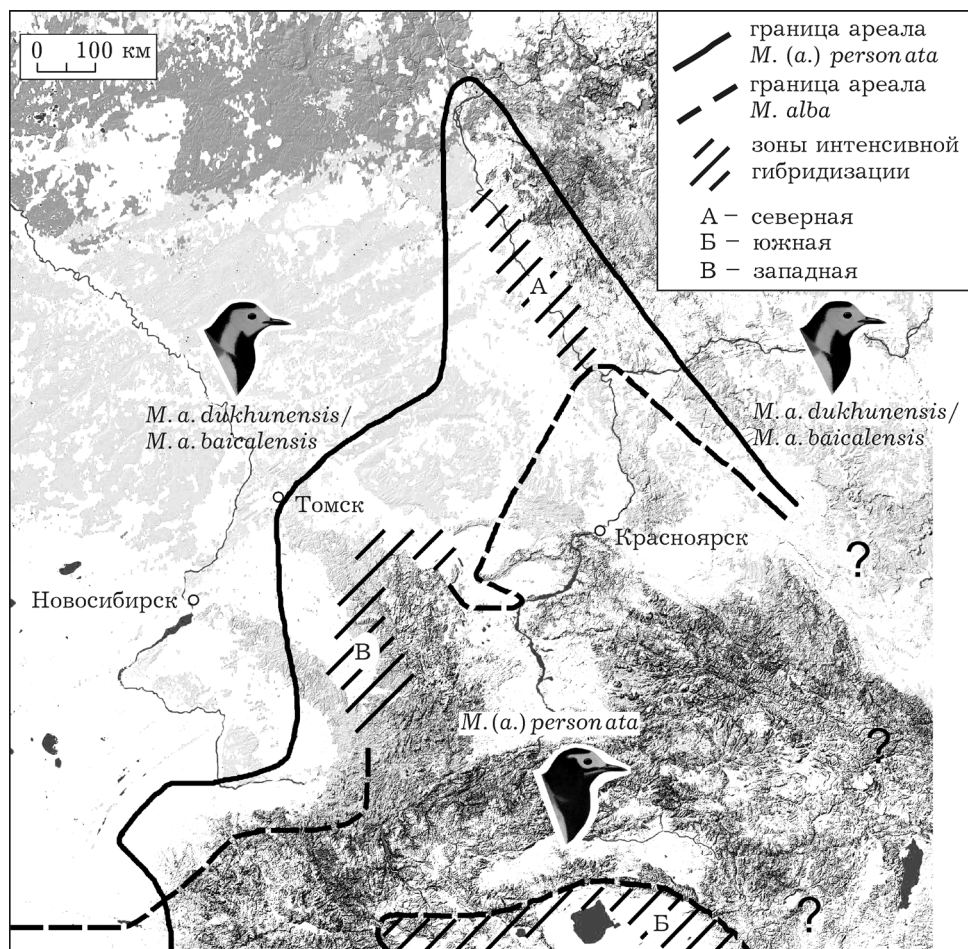


Рис. 2. Распространение *M. alba* и *M. (a.) personata* на юге Сибири. Составлено по [4, 8, 10, 15–20, коллекции ЗИН, ЗММГУ, ТГУ, ИСиЭЖ, собств. данные]

Ареал *M. a. dukhunensis* включает Западную Сибирь и Кавказ, *M. a. baicalensis* распространена в Туве, Прибайкалье, Забайкалье и в Монголии, *M. (a.) personata* встречается от Северного Пакистана, центральных и западных частей Ирана, Казахстана, Алтая до Хангая, Хэнтэя, восточной части Восточного Саяна и на севере до среднего течения Енисея [4, 10]. У обсуждаемых форм на юге Сибири существует обширное перекрытие ареалов (рис. 2), в пределах которого известно несколько участков интенсивной гибридизации с локальным скоплением строго промежуточных гибридов. Южная область контакта занимает участок от Юго-Восточного Алтая (Южно-Чуйский хребет) до западной части Восточного Саяна и хр. Сангилен, включая Убсу-Нурскую котловину к северу до южного макросклона Танну-Ола, а к югу про-

стирается на территорию Монголии до Юго-Восточного Хангая (см. рис. 2, Б). Это одна из областей интенсивной гибридизации [18, 19, наши данные]. В Западном Саяне встречаются только особи, близкие к *M. (a.) personata* (наши данные). От северного подножия Западного Саяна по лесостепным и степным участкам левобережья Енисея вдоль восточных частей Кузнецкого Алатау, в Западном и Центральном Алтае, западных частях Восточного Саяна встречаются гибриды, близкие к *M. a. dukhunensis* и *M. a. baicalensis*, хотя и в небольшом числе, основная же масса птиц из этих регионов относится к *M. (a.) personata* (I–II фенотипические классы) [8, 21, наши данные и коллекции ЗИН, ЗММГУ, ТГУ]. В северных и северо-восточных частях Кузнецкого Алатау встречаются *M. (a.) personata*, *M. alba* и строго промежуточные гиб-

риды, западнее маскированная трясогузка в небольшом количестве гнездится до Томска, обычно до восточной половины Салаирского кряжа, но изредка встречается и в районе Новосибирска, южнее идет вдоль по западным предгорьям Алтая. В области между северными и западными частями Кузнецкого Алатау и восточной частью Салаирского кряжа располагается вторая из известных зон интенсивной гибридизации (рис. 2, В). От Кузнецкого Алатау и северных отрогов Восточного Саяна маскированная трясогузка проникает по таежной зоне к западу до среднего течения рек бассейна Оби и к северу до устья Подкаменной Тунгуски. На оконтуренной территории белая и маскированная трясогузки обитают совместно, однако в западной части оконтуренной территории характер их взаимоотношений неясен. Третья, северная, зона интенсивной гибридизации начинается от устья Ангары на юге и простирается в бассейне среднего Енисея до устья р. Сым на севере, хотя отдельные гибриды, близкие к *M. (a.) personata*, регистрировались нами до устья Подкаменной Тунгуски (рис. 2, А). Возможно, что пределы перечисленных зон гибридизации несколько шире и охватывают пространства северо-западного подножия Алтая, среднего течения рек бассейна Оби, а также бассейн Ангары и подножие Восточного Саяна [4], однако сведений и коллекционных материалов из этих районов пока недостаточно. По имеющимся данным, вне зон интенсивной гибридизации (указанных штриховкой на рис. 2) преобладают особи, близкие к той или иной родительским формам, при незначительной доле строго промежуточных гибридов и представителей соседствующих популяций.

**Уровень гибридизации.** Размах гибридизации, по нашим данным, более значительный, чем предполагалось ранее [10]. Подробные доказательства этого утверждения приводятся в предыдущей работе [13]. Анализ окрасочных признаков демонстрирует наличие интрогрессии, по крайней мере для *M. (a.) personata*. В аллопатрических частях ареала маскированной трясогузки в Северном и Центральном Казахстане (удалении 500–700 км от области симпатрии) присут-

ствуют особи с признаками гибридного происхождения (белый цвет оснований перьев головы и шеи, белые “усы” (рис. 1, II)). Мы предполагаем, что их происхождение обусловлено потоком генов из ареала *M. alba*, поскольку степень проявления этих признаков клинально уменьшается по мере удаления от гибридных зон, а экземпляры с наибольшим развитием “усов” (III фенотипический класс) найдены только в области контакта. Несмотря на значительный уровень гибридизации, распределение промежуточных фенотипов во всей области симпатрии не соответствует характеру интерградационного перехода между формами подвидового ранга (географическими расами). Основная масса птиц представлена экземплярами, близкими либо к фенотипически чистой *M. (a.) personata*, либо к *M. alba* со слабыми следами гибридного генезиса. Доля “строго промежуточных” фенотипов существенно ниже, и встречаются они, за редким исключением, только в зонах интенсивной гибридизации. По-видимому, уровень гибридизации различается в се-

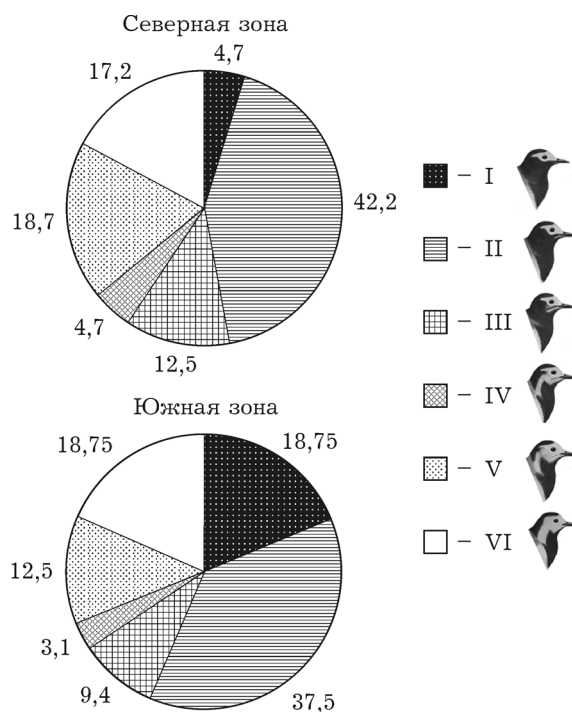


Рис. 3. Частоты фенотипических классов самцов в северной ( $n = 64$ ) и южной ( $n = 32$ ) зонах гибридизации

верной (рис. 2, А) и южной (рис. 2, Б) частях области контакта. На наш взгляд, имеющиеся материалы достаточны для сравнения ситуации в Юго-Восточной Туве и на среднем Енисее. Графики частот фенотипических классов имеют тенденцию к отличию у северных и южных популяций, хотя различия статистически недостоверны ( $p > 0,10$ ). В Туве выше доля обеих родительских форм, на севере больше особей как “строго промежуточных”, так и несущих слабые признаки гибридизации (рис. 3). В наибольшей степени отличаются доли родительских фенотипов (I и VI), которые составляют 37,5 % (18,5 *personata* / 18,5 *alba*) среди самцов ( $n = 32$ ) и 29,4 % (23,5 *personata* / 5,9 *alba*) среди самок ( $n = 17$ ), в то время как на среднем Енисее это 21,9 % (4,7 *personata* / 17,2 *alba*) для самцов ( $n = 64$ ) и 16,7 % (14,6 *personata* / 2,1 *alba*) для самок ( $n = 48$ ).

Анализ нейтральных молекулярных маркеров (ND 2 и Control region) демонстрирует значительный уровень гибридизации на юге Сибири, а также слабую обособленность *M. alba* от *M. (a.) personata* [14]. Большая часть гаплотипов маскированной трясогузки из Тувы тождественна таковым у особей с фенотипами *M. a. dukhunensis* и *M. a. baicalensis* из Западной Сибири и Прибайкалья. При этом у *M. (a.) personata* есть уникальные гаплотипы в аллопатрических участках ареала в Южном Казахстане. Вероятнее всего, что *M. (a.) personata* заимствовала митохондриальные гаплотипы *M. alba* в результате гибридизации. Аналогичный пример известен для гибридной зоны рыжей (*Clethrionomys glareolus*) и красной (*Clethrionomys rutilus*) полевков [22].

Таким образом, на стыке ареалов белая и маскированная трясогузки вступают в гибридизацию, однако гибридные зоны значительно уступают по площади аллопатрическим областям распространения. По всей видимости, зоны гибридизации занимают не все пространство симпатрии, на большей части которой преобладают особи, близкие либо к белой, либо к маскированной трясогузке, при единичных экземплярах соседствующих форм и строго промежуточных гибридов. Фенотипическое влияние гибридизации испытывают родительские популяции (как минимум

популяции *M. (a.) personata*). Уровень гибридизации несколько отличается в северных и южных частях области контакта. Характер распределения промежуточных фенотипов указывает на существование факторов, ограничивающих гибридизацию. Далее мы попытаемся их рассмотреть.

**Биотопические предпочтения.** Ярко выраженные различия в биотопических предпочтениях между обсуждаемыми формами отсутствуют. Все они в гнездовой период занимают сходные местообитания: поймы рек, берега водоемов и селитебный ландшафт. Большая пластичность трясогузок в выборе мест для постройки гнезда определяет широкий спектр подходящих биотопов и сама по себе создает предпосылки для симбиотопии. Однако на Алтае, в Казахстане, Туве и Западном Саяне маскированная трясогузка отдает большее предпочтение горным и предгорным районам, в то время как в тайге и открытых ландшафтах она гнездится лишь в постройках человека. Белая трясогузка, наоборот, горных районов избегает, при этом зачастую гнездится в тайге по берегам рек вдали от населенных пунктов. Лишь на таежных, степных и горных территориях, слабо освоенных человеком, создаются условия для биотопической сегрегации [4, 8, наши данные]. Все обсуждаемые формы охотно селятся в антропогенном ландшафте, который в данном случае, вероятно, играет роль экотона, предоставляя подходящие условия особям гибридного происхождения, даже если последние менее конкурентоспособны.

По-видимому, в северной части зоны контакта уровень гибридизации увеличился за последние 100 лет за счет расселения маскированной трясогузки на север по долине Енисея. В середине XX в. северным пределом распространения указывается г. Енисейск [4], однако на текущий момент ее ареал достигает устья Подкаменной Тунгуски (наши данные). По всей видимости, освоению таежных территорий способствовала интенсивная хозяйственная деятельность в XX в. на среднем Енисее, поскольку в тайге маскированная трясогузка предпочитает селиться в антропогенном ландшафте. Особи из популяции, совершающей экспансию, на периферии ареала всегда испытывают

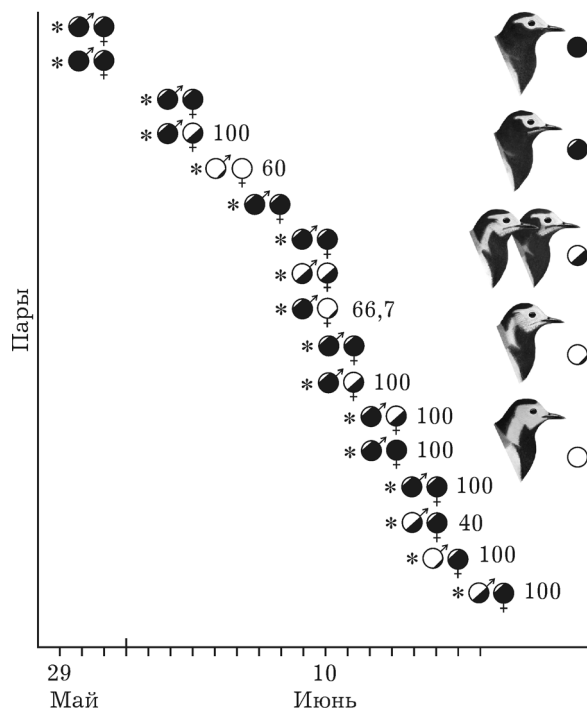


Рис. 4. Состав пар, сроки вылупления (\*) и успешность вылупления в смешанной популяции в Туве в 2009 г.

недостаток конспецифических партнеров, что также служит важной предпосылкой для гибридизации [23].

**Демонстрационное поведение.** Объем настоящей публикации не позволяет подробно сравнить демонстрационное поведение белых трясогузок, в силу этого этологическому аспекту будет посвящена отдельная работа. Следует отметить, что большинство ЭДА у всех форм группы *Motacilla alba sensu lato* (*M. (a.) lugens*, *M. a. leucopsis*, *M. a. alba*, *M. a. yarrellii*, *M. a. baicalensis*, *M. (a.) personata*) крайне сходно [4, 6, 24–27, наши данные], некоторые особенности отмечены только у *M. a. ocularis* для позы импонирования самцов [25]. Между белой и маскированной трясогузками существуют некоторые различия в вокализации [7], однако, по нашим наблюдениям, они не препятствуют их коммуникации. На данный момент мы не обнаружили этологических барьеров как в случае территориального, так и брачного демонстрационного поведения, подтверждением чему служат размножающиеся пары самого различного состава.

#### Состав пар и успешность размножения

**в Южной Туве.** По нашим наблюдениям, у трясогузок плодовиты гибриды обоего пола (рис. 4). Нормальное потомство имеют пары, включающие гибридную и фенотипически чистую особь, а также пары гибрид/гибрид. Данные об успешности вылупления (число птенцов / число отложенных яиц) имеются по 10 парам различного состава. У семи из них успешность вылупления составила 100 %, у трех 40,0 – 66,7 %. Не обнаружено связи между полом или фенотипом птицы и жизнеспособностью ее потомства: лишь в одной паре с низкой успешностью вылупления самец имел гибридный фенотип, при этом у другой пары такого же состава было 5 птенцов, а успешность вылупления составила 100 %. Следует учесть, что наши сведения получены из области скопления гибридов. Мы не можем отрицать возможности пониженного репродуктивного успеха у гибридов вне зоны симпатрии. Необходимо дополнительное сбор материала для того, чтобы сделать уверенные выводы.

**Образование пар.** По нескольким признакам мы можем судить, что в Туве самцы белой и маскированной трясогузок приходят в состояние половой активности в разные, хотя и перекрывающиеся сроки. На наш

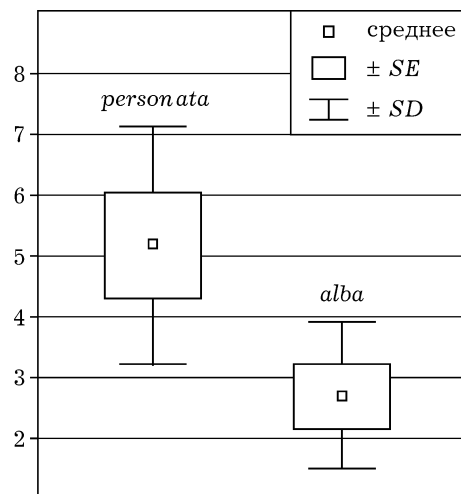


Рис. 5. Длина семенников трясогузок ( $n = 5$  – *M. (a.) personata* и фенотипически близкие гибриды;  $n = 5$  – *M. alba* и фенотипически близкие гибриды), добытых 26–30 апреля 2009 г. в Южной Туве

взгляд, это связано с более ранним прилетом самцов маскированной трясогузки на места гнездования. В последней декаде апреля семенники *M. (a.) personata* достоверно крупнее, чем у *M. a. baicalensis* ( $p = 0,04$ ) (рис. 5). В это время большинство самцов *M. a. baicalensis* находятся еще в стаях, они редко поют, не проявляют признаков антагонизма по отношению друг к другу, никак не реагируют на воспроизведение песни на проигрывателе. В те же сроки большинство самцов *M. (a.) personata* уже занимают гнездовые участки и начинают маркировать их.

Хотя наших данных недостаточно для того, чтобы делать окончательные выводы, мы отметили тенденцию к более раннему размножению пар, состоящих из маскированных трясогузок в Туве (см. рис. 4). Самцы из наиболее поздно гнездящихся представлены белой трясогузкой и близкими по фенотипу гибридами. На наш взгляд, некоторый hiatus в сроках гнездования пар различного фенотипического состава отражает различия в сроках прихода самцов в половую активность. Таким образом, сроки образования пар перекрываются широко, но не полностью, что может служить одним из механизмов, поддерживающих некоторый уровень изоляции.

В северной области контакта насиживание начинается на 18–24 дня позднее, чем в Туве (наши данные). Хотя мы не располагаем информацией о сроках образования пар на этом участке, можно сделать определенные выводы о причинах большего уровня гибридизации на среднем Енисее, если предположение о значимости сроков прилета на места гнездования верно. Время прибытия трясогузок в таежные местообитания определяется наличием доступных кормовых ресурсов, которые здесь появляются позднее, чем в Туве. Под Красноярском пролет происходит в два этапа. Местные особи появляются в конце марта – первой декаде апреля. Второй пик пролета начинается в конце апреля – начале мая и длится до начала июня (наши данные). В это время летят смешанные стаи, состоящие из *M. alba* и *M. (a.) personata*, которые, очевидно, происходят из области гибридизации, поскольку включают значитель-

ное число особей со следами гибридного генезиса. Видимо, прилет белой и маскированной трясогузок в северные части области совместного обитания сильнее, чем в Туве, синхронизирован климатическими условиями, что определяет большее перекрытие в сроках образования пар на севере и, как следствие, большую долю смешанных пар.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На наш взгляд, маскированная трясогузка находится на раннем этапе обособления и отличается от других членов комплекса *Motacilla alba sensu lato*, главным образом, окрасочными и размерными признаками. Область гнездования этой формы на юге Сибири со всех сторон окружена ареалом белой трясогузки (представленной двумя географическими расами), однако зоны интенсивной гибридизации значительно уступают по площади участкам их аллопатричного распространения. Несмотря на интрогрессивную гибридизацию, распределение промежуточных фенотипов отличается от интерградационного перехода между “типичными подвидами”, что, скорее всего, свидетельствует о существовании некоторого уровня репродуктивной изоляции. Наши данные не подтвердили предположения о наличии этологических преград. Жизнеспособность и плодовитость гибридов не отличаются от таковых у родительских форм, однако наши сведения получены из области скопления гибридов, поэтому мы не можем утверждать, что вне зоны симпатрии гибриды имеют равный с родительскими формами репродуктивный успех. Существуют определенные различия в биотопических предпочтениях, однако они способны приводить к биотопической сегрегации лишь на территориях, слабо освоенных человеком. Антропогенный ландшафт в данном случае может играть роль экотона, предоставляя подходящие условия гибридным особям, даже если они менее конкурентоспособны. Мы предполагаем, что гибридизацию ограничивают, главным образом, некоторые различия в сроках прилета и прихода в половую активность самцов.



Хозяйственная деятельность человека в долине Енисея позволила маскированной трясогузке расселиться в таежную зону, что привело к возрастанию уровня гибридизации вследствие вынужденной симбиотопии и большего перекрытия сроков прихода в половую активность.

Наличие ограниченной гибридизации указывает на то, что данную ситуацию нельзя рассматривать как случай возникновения зоны вторичной интерградации популяций подвидового уровня. На наш взгляд, маскированная трясогузка относится к отдельной эволюционной ветви (содержательно соответствующей понятию полувида в терминах биологической концепции), объединяющей *M. (a.) personata* и *M. (a.) alboides* Hodgson, 1836, населяющую Пакистан, Северную Индию, Северную Мьянму [26] и Северный Вьетнам [14]. Помимо сходных черт топографии окраски этих форм основаниями для такого вывода служат сведения о гибридизации *M. (a.) personata* и *M. (a.) alboides* в Северном Пакистане [28], а также о существовании клинального морфологического перехода между ними в Восточном Иране [29]. Явно переходные экземпляры из Южного Казахстана, Киргизии, Туркменистана и Северо-Западного Китая изучены нами в коллекциях ЗИН, ЗММГУ, ИЗРК. Кроме того, об эволюционной близости *M. (a.) alboides* и *M. (a.) personata* свидетельствуют молекулярно-генетические данные [14].

Авторы благодарят заведующего отделением орнитологии Зоологического института РАН В. М. Лоскота, заведующего сектором орнитологии Зоологического музея МГУ П. С. Томковича, заведующего Зоомузеем ТГУ С. С. Москвитина, сотрудника ИЗ МОН РК А. Ф. Ковшаря за любезно предоставленную возможность работы с коллекциями. За ценные советы, конструктивную критику, корректуру работы и помощь в поиске литературы мы выражаем глубокую признательность Я. А. Редькину, Е. А. Коблику и А. С. Рубцову. Отдельно хотелось бы поблагодарить Ю. И. Шейну за участие в подготовке иллюстраций.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Панов Е. Н. Сорокопуть (семейство Laniidae) мировой фауны. М., 2008. 650 с.

2. Sharpe R. B. Catalogue of the birds in the British museum. Vol. 10 (I–XIV). L., 1885. 862 p.
3. Виноградова Н. В., Дольник В. Р., Ефремов В. Д. Определение пола и возраста воробьиных птиц фауны СССР. М., 1976. С. 124–128.
4. Дементьев Г. П., Гладков Н. А., Судилова А. М. Птицы Советского Союза. М., 1954. Т. 5. С. 596–647.
5. Vaurie C. The birds of Palearctic fauna. Passeriformes. P. I–XII. L., 1959. 762 p.
6. Cramp S. Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. 1988. Vol. 5. P. 75–93.
7. Alström P., Mild K. Pipits and Wagtails. L., 2003. P. 341–427.
8. Сушкин П. П. Птицы советского Алтая и прилегающих частей Северо-Западной Монголии. Л.; М., 1938. С. 118–123.
9. Коблик Е. А., Редькин Я. А., Архипов В. Ю. Список птиц Российской Федерации. М., 2006. 281 с.
10. Степанян Л. С. Надвиды и виды-двойники в авиафауне СССР. М., 1983. С. 192–195.
11. Степанян Л. С. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области). М., 2003. 808 с.
12. Paludan K. Zur Ornithologie des Zagrossgebirges, W.-Iran. Ibid. 1938. Bd. 86 (4,5). S. 562–638.
13. Семенов Г. А., Юрлов А. К. О характере взаимоотношений между маскированной и белой трясогузками на юге Сибири // Орнитология. М., 2009. № 36.
14. Pavlova A., Zink R. M., Rohwer S., Koblik E. A., Red'kin Y. A., Fadeev I. V., Nesterov E. V. Mitochondrial DNA and plumage evolution in White Wagtail (*Motacilla alba*) // J. of Avian Biology. 2005. Vol 36. P. 322–336.
15. Залесский И. М. Границы распространения маскированной трясогузки (*Motacilla personata* Gould.) в Западной Сибири // Урагус. 1927. № 2. С. 7–8.
16. Гынгазов А. М., Миловидов С. П. Орнитофауна Западно-Сибирской равнины. Томск, 1977. С. 254–256.
17. Кучин А. П. Птицы Алтая. Барнаул, 1982. С. 27–30.
18. Нейфельдт И. А. Из результатов орнитологической экспедиции на Юго-Восточный Алтай / Тр. ЗИН АН СССР. Л., 1986. Т. 150. С. 7–73.
19. Редькин Я. А. Новые данные о пространственных и репродуктивных отношениях некоторых близкородственных форм воробьинообразных *Passeriformes* в Туве / Бутурлинский сборник: материалы I Всероссий. науч.-практ. конф., посвящ. памяти С. А. Бутурлина. Ульяновск, 2003. С. 201–206.
20. Родимцев А. С. Гнездование маскированной трясогузки *Motacilla personata* в субвысокогорье Юго-Восточного Алтая // Русский орнитол. журн. 2005. Т. 14. Экспресс-выпуск, 289. С. 491–493.
21. Жук В. С. Птицы лесостепи Средней Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 2006. С. 133–137.
22. Deffontaine V., Libois R., Kotlik P., Sommer R., Nieberding C., Paradis E., Searle J. B., Michaux J. R. Beyond the Mediterranean peninsulas: evidence of central European glacial refugia for a temperate forest mammal species, the bank vole (*Clethrionomys glareolus*) // Molecular Ecology. 2005. Vol. 14. P. 1727–1739.

23. Панов Е. Н. Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. М.: Наука, 1989. 510 с.
24. Птицы Казахстана / под ред. И. А. Долгушина. Алма-Ата, 1970. Т. 3. С. 323–335.
25. Панов Е. Н. Птицы Южного Приморья. Новосибирск, 1973. С. 325–349, 351.
26. Glutz von Blotzheim U. N., Bauer K. M. Handbuch der Vogel Mitteleuropas. Bd. 10/II Passeriformes – (Teil 1) *Motacillidae* – *Prunellidae*. Wiesbaden, 1985. S. 511–1184.
27. Ковшарь А. Ф. Певчие птицы в субвысокогорье Тянь-Шаня. Алма-Ата, 1979. С. 19–28.
28. Roberts T. J. The birds of Pakistan. Oxford; New York; Delhi, 1992. Vol. 2. P. 67–69.
29. Зарудный Н. А. Птицы Восточной Персии. СПб., 1903. С. 270.

## **Hybridization of White *Motacilla alba* Linnaeus, 1758 and Masked *M. (a.) personata* Gould, 1861 Wagtails in the South of Siberia**

G. A. SEMENOV, A. K. YURLOV, D. R. KHAIDAROV\*

*Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS  
630091, Novosibirsk, Frunze str., 11  
E-mail: motacilla@bk.ru*

*\*Zoomuseum of MSU  
125009, Moscow, Bol. Nikitskaya str., 6  
E-mail: davidson\_avis@yahoo.com*

We have made an attempt to estimate hybridization level between White Wagtail *Motacilla alba* and Masked Wagtail *M. (a.) personata* in their secondary contact zone in southern Siberia. Close examination of skins from several museums ( $n = 424$ ) and authors' own ( $n = 347$ ) collections supported by the molecular study of the control region of mtDNA revealed the occurrence of introgression process despite limited hybridization. New data on mate choice and breeding success in hybridization zone, habitat preference and mating demonstrations are presented. Possible reasons that limit hybridization in a situation when no reproductive isolation is visible are discussed.

**Key words:** hybridization, *Motacilla alba*, *Motacilla personata*, semispecies, ecological isolation.