

# ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

1993, том 72, вып. 8

УДК 589.2

©1993г. Е.Н. ПАНОВ, В.И. ГРАБОВСКИЙ, С.В. ЛЮБУЩЕНКО

## ДИВЕРГЕНЦИЯ И ГИБРИДОГЕННЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ В КОМПЛЕКСЕ "ЧЕРНЫЕ КАМЕНКИ" *OENANTHE PICATA*

Географическую изменчивость "черных каменок" принято характеризовать изменениями количественного соотношения трех дискретных "морф" среди самцов (*picata*, *opistholeuca*, *capistrata*) и соответствующих этим морфам трех основных типов окраски самок. Внутрипопуляционная изменчивость рассматривается с этих позиций как проявление полиморфизма, т.е. носителям разных типов окраски не придают собственного таксономического статуса. В противоположность этим воззрениям обосновывается точка зрения, что "черные каменки" сформировались как обычный политипический вид, состоявший первоначально из трех хорошо дифференцированных географических рас, мономорфных по окраске самцов. На аллопатрической стадии существования эти расы претерпели\* дивергенцию не только по окрасочным признакам, но также по размерным характеристикам, поведенческим особенностям и биотопическим предпочтениям. Последующее расширение ареалов привело к гибридизации в зонах вторичного контакта. В условиях последовавшего затем перемешивания генных пулов две исходные формы (*picata* и *opistholeuca*) во многом сохранили свою конституцию. В автохтонном ареале третьей формы (*capistrata*) возникла гибридогенная полиморфная общность с соотношением исходных фенотипов *capistrata* и *opistholeuca* 68...84: 9...19 при частоте промежуточного фенотипа *evreinowi* 9-13%. Рассматривается влияние потока генов из ареала этих полиморфных популяций на фенотип популяций, населяющих автохтонный ареал формы *picata*.

Одновременное присутствие в популяции двух или более дискретных фенотипов ("морф", "фаз", "вариететов"), принадлежащих одной и той же возрастной группе (например, половозрелым самцам), принято рассматривать как появление генетического полиморфизма. Хотя полиморфизм такого рода не представляет редкости у птиц, многие вопросы, связанные с причинами и биологическим значением этого явления, остаются открытыми. Один из таких вопросов касается механизмов возникновения внутрипопуляционного полиморфизма. Наряду с преобладающими воззрениями, согласно которым причиной полиморфизма является мутационный процесс (т.е. спонтанные события сугубо внутри-популяционной природы), высказывалась мысль о возможности возникновения полиморфизма вследствие обмена генами между первоначально самостоятельными популяциями (см., например, Naffer, 1977, с. 40). Панов (1989) свел воедино литературные и собственные свидетельства в пользу гипотезы возможности становления полиморфизма через гибридизацию у птиц. Он ввел понятия "ложного полиморфизма" и "гибридогенного полиморфизма". К случаям ложного полиморфизма относятся ситуации сосуществования в одной местности двух (или более) близкородственных видов, которые ошибочно считают конспецифичными на том основании, что они эпизодически дают гибридов (пример - американские поганки *Aechmorphus clarkii* и *A. occidentalis*; см. Ratti, 1979). С углублением гибридизации (когда она из случайной становится регулярной) открывается возможность для объединения первоначально автономных генофондов. В результате может сформироваться популяция с новым фенотипическим составом, объединяющим фенотипы обеих родительских форм, либо родительские и "гибридные" фенотипы. В подобных случаях мы вправе говорить о гибридогенном полиморфизме, (см., например, Панов, 1989).

Ниже мы попытаемся реконструировать исторический процесс формирования

гибридогенного полиморфизма и других форм изменчивости, порождаемой гибридизацией, у палеарктических каменок комплекса *Oenanthe picata*. До недавнего времени их географическую изменчивость было принято характеризовать изменениями количественного соотношения трех окрасочных "вариаций", или "морф" (*picata*, *capistrata* и *opistholeuca*). Происхождение этой дискретной изменчивости и ее динамика в пространстве и во времени рассматривают в терминах изменений аллельных частот немногих генов, ответственных за окраску оперения. В таксономическом плане черную каменку *Oenanthe picata* признают, соответственно, изначально полиморфным видом, внутри которого можно выделить три подвида, различающихся по соотношению частот разных морф и именуемых по названию морфы, количественно преобладающей в ареале данного подвида (Mayr, Stresemann, 1950; Paludan, 1959; Лоскот, 1972; Степанян, 1978 и др.). Таким образом, самим носителям разных вариантов окраски (коль скоро они не мыслятся как некие популяционные общности ни в их нынешнем состоянии, ни в исторической перспективе) не придают собственного таксономического статуса.

Наша гипотеза (Panow, 1980, 1974; Панов, 1989) основывается на совершенно иных предпосылках. Мы исходим из того, что три типа окраски черных каменок характеризуют три первоначально самостоятельные таксономические формы, сформировавшиеся в своих автохтонных ареалах в соответствии с принципами географического видообразования. Современная картина распределения в пространстве особей с тремя разными типами окраски (плюс разнообразных "промежуточных" фенотипов) объясняется процессами перемешивания генофондов трех исходных форм в зонах их вторичного контакта.

На примере черных каменок удобно показать разнообразие механизмов, способствующих увеличению изменчивости при интеграции нескольких популяционных систем. Можно выделить по крайней мере три варианта интегративных процессов, соответствующих разному характеру и разной интенсивности потока генов между первоначально независимыми популяционными системами:

1. Ограниченная гибридизация в местах соприкосновения или незначительного перекрытия ареалов. Результатом может явиться формирование узкой гибридной зоны.
2. В случае длительного существования такой гибридной зоны устанавливается поток генов из этой гибридной зоны в ареалы родительских форм. Миграция генов происходит в чреде поколений, а также в результате случайных залетов особей одной формы в ареал другой.
3. В случае интенсификации гибридизации возможны расширение гибридной зоны и формирование панмиктической гибридогенной популяции полиморфного облика, завоевывающей свой собственный ареал.

Аналізу этих процессов и их последствий мы посвятим основную часть данной статьи.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Статья основана на материалах полевых исследований, проведенных в ареале формы *picata* (окрестности г. Красноводска, хребты Кюрендаг и Копетдаг, Бад-хыз) в 1966-1968, 1972, 1976-1977 и 1985-1990 гг., в ареале формы *opistholeuca* (Бадахшан) в 1972 г. и в ареале гибридогенной популяции "*opistholeuca* X X *capistrata*" (долина р. Ширабад в южном Узбекистане, хребет Бабатаг в юго-западном Таджикистане, хребет Нуратау в северо-восточном Узбекистане, низкогорья Чимкентской обл. в южном Казахстане у станции

Дарбаза) в 1971, 1973 и 1985-1990 гг. Кроме того, в 1988-1990 гг. обследован район стыка ареалов формы *opistholeuca* и гибридогенной популяции "*capistrata* X *opistholeuca*" в южном Таджикистане (междуречье Пянджа и Кызылсу).

Во время полевых исследований, помимо абсолютных учетов проводили отлов каменок лучками и ловушками типа западни (на манную птицу), а также на гнездах. Птиц измеряли, взвешивали, фотографировали и метили стандартными алюминиевыми и цветными кольцами. Измерения по общепринятым методикам осуществляли с помощью штангенциркуля. При измерении длины крыла его не уплощали и не вытягивали. Всего поймано 279 самцов и 168 самок. Индивидуально помечены 347 птенцов, из которых для 34 имеются последующие возвраты. Всего в годы, следующие за годом мечения, получено свыше 200 возвратов меченых птиц. Эти данные легли в основу суждений о характере наследования окраски самцами из полиморфной гибридогенной популяции "*capistrata* X *opistholeuca*". Для выяснения этого вопроса проведено выращивание в неволе 28 птенцов, взятых из гнезд в полиморфной популяции.

В ходе полевых исследований собирали данные по биотопическим предпочтениям, территориальному и брачному поведению, гнездовой биологии "черных каменок".

Были просмотрены коллекционные сборы в хранилищах ЗИН РАН, С.-Петербург, Зоологического музея МГУ, Зоологического института АН Украины (Киев), Ташкентского университета. Проанализировано в общей сложности 296 экз. (217 самцов, 79 самок).

Пользуемся случаем выразить признательность сотрудникам названных учреждений, а также А.В. Матюхину за помощь в сборе полевых данных и О.В. Митропольскому, З.Р. Фоттелеру и Л.С. Степаняну за предоставленные нам неопубликованные сведения.

### **ДИВЕРГЕНЦИЯ ВНУТРИ КОМПЛЕКСА "ЧЕРНЫЕ КАМЕНКИ"**

Окраска и половой диморфизм. Три формы, входящие в комплекс (рис. 1), первоначально были описаны как самостоятельные виды под названиями *Saxicola picata* Blyth, 1847, *S. opistholeuca* Strickland, 1849 и *S. capistrata* Gould, 1865. Они хорошо дифференцированы не только по окраске самцов (различия в которой послужили основой для гипотезы внутривидового полиморфизма), но также по окраске самок и, возможно, молодых птиц в гнездовом наряде (Зарудный, 1923).

Для формы *capistrata*, в отличие от двух других форм, характерен ярко выраженный половой диморфизм: все без исключения самки имеют светлую песочно-серую окраску, резко отличаясь от контрастно окрашенных самцов полным отсутствием меланинов. У самок форм *picata* и *opistholeuca* окраска изменчива. У обеих этих форм имеет место континуальный переход от тускло окрашенных самок, сходных с самками *capistrata*, к контрастно окрашенным самкам, почти не отличимым от самцов.



Рис. 1. Ареалы форм *picata* (а), *opistholeuca* (б), полиморфной гибридогенной популяции "*capistrata* X *opistholeuca*" (в) и гибридной популяции "*capistrata* X *opistholeuca*" in *opistholeuca* (г). Стрелками показаны основные направления расселения формы *picata* в ареал *opistholeuca* (д) и особей с фенотипом *capistrata* в ареал *picata* (е). На верхнем рисунке слева направо: фенотипы *capistrata*, *evreinowi* и *opistholeuca*. 1-6 - номера регионов в табл. 2.

Мы предполагаем, что эти вариации в окраске самок *picata* и *opistholeuca* есть проявление возрастной изменчивости. Из 41 самки формы *picata*, отловленных в окрестностях г. Красноводска (юго-западная Туркмения) в гнездовые сезоны 1988 и 1989 гг., 14 (34,1%) имели тусклую окраску, напоминая в этом отношении самок формы *capistrata*. Эти самки были достоверно мельче "типичных" (черно-горлых) самок из той же популяции (средние по длине крыла, соответственно, 83,36 и 85,57 мм,  $t=2,22$ ,  $p<0,05$ ) и имели более длинное первое маховое перо (6,09 мм против 4,46 мм у контрастно окрашенных самок;  $t = 3,26$ ,  $p < 0,01$ ). По этим двум признакам тускло окрашенные самки *picata* подобны самцам-первогодкам, более короткокрылым, чем старшие самцы, и имеющим более длинное первое маховое (для популяции Красноводска  $535 \pm 0,23$  мм для 34 самцов-первогодков против  $3,56 \pm 0,32$  мм для 20 самцов старше года;  $\gamma = 2,27$ ,  $p < 0,05$ ).

В исследованной нами популяции формы *opistholeuca* в Бадахшане (юго-восточный Таджикистан) тусклые самки составляли 39,2%, что близко к соответствующей цифре для красноводской популяции формы *picata* (см. выше и Панов, 1989).

**Размерные признаки.** Дифференцированный анализ изменчивости длины крыла в разных частях ареала "черных Каменок" не подтверждает вывода Лоскота (1972) о том, что "...размеры каменок трех морф практически идентичны".

Наши данные бесспорно свидетельствуют о том, что форма *picata*, в тех частях своего ареала, где она не гибридизирует с двумя другими формами, достоверно отличается от них меньшей длиной крыла у особей всех половозрастных групп (табл. 1) и, вероятно, меньшими общими размерами. Средние показатели массы тела в той части ареала формы *picata*, которая

достаточно удалена от зон вторичного контакта и гибридизации этой формы с двумя другими, варьируют в пределах от 19,21г до 20,74 г. Так, средние по массе тела в гнездовой сезон составляют для самцов старше года 20,4 ± 0,2 г в окрестностях Красноводска (л = 18), 20,1 ± 0,2 г в западном Копетдаге (и = 10) и 20,7 ± 0,7 в центральном Копетдаге (и = 10). В тех же регионах соответствующие цифры для самцов-первогодков равны 20,4 ± 0,2 г (и = 39), 19,21 ± 0,4 г (и = 9) и 20.0 ± 0,4 г (и = 9). Средняя по массе 34 самок из окрестностей Красноводска составляет 20,7 ± 0,3 г.

В Бадхызе, где генотип формы *picata* может испытывать влияние находящихся далее к востоку зон ее контакта и гибридизации с двумя другими формами (см. ниже), наблюдается увеличение средней массы до 21,5 ± 0,4 г (я = 11) для самцов всех возрастных групп. Но даже это максимальное значение массы достоверно отличается от средней по шести самцам (233 ± 0,6 г, n = 6) из расположенной восточнее гибридогенной популяции "*capistrata* X *opistholeuca*" (t = 2,23, p < 0,05).

Последняя оценка согласуется с данными Палюдана (Paludan, 1959) по массе 10 самцов *capistrata* (23,0 ± 0,5 г) из северного Афганистана. По данным этого автора, средняя масса восьми самцов *picata* из западного Афганистана составляет 21,7 ± 0,4 г, а 10 самцов *opistholeuca* из автохтонного ареала этой формы — 22,1 ± 0,3 г (различия между *capistrata* и *picata* достоверны при t = 3,1, p < 0,01; между *capistrata* и *opistholeuca* - при t = 2,4, p < 0,05; между *picata* и *opistholeuca* различия недостоверны, t = 0,77, p > 0,05).

Соответственно, яйца из кладок формы *picata* достоверно меньше по ширине яиц из кладок пар с самцами фенотипа *capistrata*. Яйца из автохтонного ареала формы *opistholeuca* занимают по ширине промежуточное положение и поэтому признаку не отличаются статистически от яиц из кладок двух других форм (см. Панов, 1989, с. 80).

Таблица 1

**Изменчивость длины крыла "черных каменок" в разных частях их ареала (средняя, стандартное отклонение и размах вариаций)**

Наименование популяций, населяющих данный ареал	Регион	Самцы старше года	Самцы годовалые	Самки
<i>picata</i>	Уфра (Красноев дек)	90,3 ± 0,4 (23) 85,2-93,6	87,8 ± 0,3 (40) 84,6-92,0	85,0 ± 0,4 (43) 79,5-89,3
	Западный Копетдаг	90,3 ± 0,5 (19) 86,2-94,5	87,2 ± 0,5 (14) 85,0-91,0	85,9 ± 0,6 (9) 82,7-88,4
	Центральный Копетдаг	90,5 ± 0,3 (34) 86,9-95,3	88,2 ± 0,3 (17) 85,6-90,5	86,6 ± 0,5 (12) 83,1-89,7
	Бадхыз	90,5 ± 0,4 (10) 87,8-91,7	89,2 ± 0,8(3) 88,0-91,1	87,1 ± 0,6(8) 83,5-89,9
	Иран	89,9 ± 0,7 (14) 87,0-94,0	87,4 ± 1,0 (2) 86,0; 88,8	86,5 ± 0,6 (7) 84,5-88,7
	Индия, Пакистан	90,7 ± 1,4(4) 87,9-94,5	90,1 ± 1,1(2) 88,5; 91,6	-( 1 )  87,4
	Бадахшан*	92,2 ± 0,2 (6) 91,7-92,9	90,7 ± 1,0(3) 88,4-92,3	87,8 ± 0,1 (2) 87,7; 87,9
	Объединенная выборка по всем регионам	90,4 ± 0,2 (110) 84,0-95,3	88,0 ± 0,2(81) 84,6-92,3	85,7 ± 0,2 (81) 79,5-89,9
	<i>opistholeuca</i>	Бадахшан	92,3 ± 0,5 (12) 88,2-95,3	90,5 ± 0,7 (7) 87,0-92,8
Дарваз		92,3 ± 0,4 (12) 90,0-94,2	90,0 ± 0,4(3) 89,0-90,2	88,3 ± 0,4(2) 87,8; 88,8

	Объединенная выборка	92,3 ± 0,3 (24) 88,2-95,3	90,3 ± 0,5 (10) 87,0-92,8	87,1 ± 0,3 (20) 85,1-89,9
Зона гибридизации <i>oriaholeuca</i> X <i>X capistrata</i> X <i>X opistholeuca</i>	Междуречье Пянджа и Кызылсу	92,2 ± 0,5 (13) 90,6-95,6	90,3 ± 0,2 (14) 88,3-91,0	87,4 ± 0,9 (7) 83,0-90,2
<i>capistrata</i> X <i>X optstholeuca</i> **	Ого-восточная Туркмения, юг Узбекистана и Таджикистана	92,9 ± 0,3 (50) 88,0-97,0	90,3 ± 0,3 (37) 86,3-95,2	86,2 ± 0,3 (24) 83,0-88,6
	Северо- восточный Узбекистан, крайний юг Казахстана	93,1 ± 0,7 (11) 89,8-97,7	91,6 ± 0,6 (8) 90,0-94,4	88,6 ± 0,5 (14) 84,4-92,6
	Объединенная выборка	92,9 ± 0,3 (61) 88,0-97,7	90,5 ± 0,3 (45) 86,3-94,4	87,1 ± 0,3 (38) 83,0-92,6

\* Немногочисленные *picata* в ареале *opistholeuca*. Вероятно, беспрепятственная гибридизация между ними.

\*\* Для каждой половозрелой группы приведены объединенные выборки по всем фенотипам (выборки из каждого данного региона по самцам *capistrata*, *oriaholeuca* и *evreinowi* различаются статистически недостоверно). В скобках - число экземпляров.

Различия между объединенными выборками:

По самцам старше года: *picata* и *opistholeuca* —  $t = 5,28$ ,  $p < 0,0001$ ; *picata* и "*capistrata* X *X opistholeuca*" -  $t = 8,10$ ,  $p < 0,0001$ ; *opistholeuca* и "*capistrata* X *opistholeuca*" -  $t = 1,53$ , различия недостоверны ( $p = 0,78$ )

По годовалым самцам: *picata* и *opistholeuca* -  $t = 4,22$ ,  $p = 0,0002$ ; *picata* и "*capistrata* X *X opistholeuca*" -  $t = 6,51$ ;  $p < 0,0001$ ; *opistholeuca* и "*capistrata* X *opistholeuca*" —  $t = 0,28$ , различия недостоверны ( $p = 0,78$ ).

По самкам: *picata* и *opistholeuca* -  $t = 3,41$ ,  $p < 0,01$ ; *picata* и "*capistrata* X *opistholeuca*" -  $t = 2,97$ ,  $p < 0,01$ ; *opistholeuca* "*capistrata* X *opistholeuca*" -  $t = 0,07$ , различия недостоверны ( $p = 0,96$ ). Различия между самками *opistholeuca* и самками из северной части ареала популяций "*capistrata* X *opistholeuca*" достоверны при  $p < 0,05$  ( $t = 2,49$ ).

Местообитания и сроки размножения. Форма *capistrata* изначально была приурочена к пустынным низкогорьям при явном избегании ею расположенных рядом высокогорных массивов. Верхние пределы ее гнездования ограничиваются высотами около 1500 м. Форма *opistholeuca* в Бадахшане и ГНш-дукуше осваивает высоты до 2000—2500 м, куда с юга проникает также форма *picata* (рис. 1). Последняя гнездится в горах южного Ирана до высот 2,1-2,4 тыс. м, изредка поднимаясь до 2,7 тыс. м (Desfayes, Prac, 1978). Будучи характерными обитателями каменистых горных ландшафтов, *picata* и *opistholeuca* вторично<sup>^</sup> расселяются в полупустынные пересеченные местности, занятые формой *capistrata*, гибридизируя с ней. Что касается формы *capistrata* то ее проникновение в ареалы двух других форм идет - только по речным долинам, так что она до сих пор отсутствует, например, в высокогорных участках ареала формы *opistholeuca* в Бадахшане (рис. 1). Следует, однако, подчеркнуть, что при совместном обитании в зонах вторичного контакта особи всех, трех фенотипов занимают, как правило, одни и те же местообитания, так что какая-либо биотопическая сегрегация между ними в этих условиях отсутствует.

Популяции разных форм, обитающие в сходных ландшафтах на одной и той же широте, приступают к размножению в существенно разные сроки. Например, в популяции формы *picata* в Копетдаге (около 38° с.ш.) массовый прилет самок приходится на вторую половину марта, а к гнездостроению птицы приступают, начиная с 1-й декады апреля. На той же широте в предгорных районах Памиро-Алая (например, на хребте Хозратишох) массовый прилет самок формы *opistholeuca* начинается только с середины апреля, т.е. на месяц позже, чем в копетдагской популяции формы *picata*.

В низкогорьях крайнего юга Средней Азии различия в сроках начала размножения форм *picata* (Бадхыз) и *capistrata* (юго-восточный Узбекистан) также разнятся примерно на месяц. Начало гнездостроения у пар фенотипа *capistrata* в долине р. Ширабад отмечено в разные

годы 6—15 марта, а у пар из бадхызской популяции формы *picata* - не ранее 5—12 апреля. Таким образом, в изученных нами регионах, локализованных между 35° и 38° ст., наиболее рано гнездящейся формой оказывается *capistrata*, а наиболее поздно размножающейся — *opistholeuca* (Панов, 1989). Не исключено, что эти различия в фенологии гнездования могут иметь генетическую основу. Раннее гнездование формы *capistrata* в таком случае должно препятствовать ее вселению в высокогорья с их более суровыми климатическими условиями.

**Коммуникативное поведение.** Проведенный нами сравнительный анализ коммуникативных систем опирался на сопоставление 1) вокализации трех форм "черных каменок", 2) моторики их сигнального поведения и 3) организации основных типов социальных взаимодействий (Костина, Панов, 1981; Панов, 1989). Оказалось, что при полном структурном изоморфизме сравниваемых коммуникативных систем наблюдаются некоторые количественные различия в характеристиках отдельных элементов этих систем и их структурных блоков.

Акустические репертуары "черных каменок" построены на комбинаторике шести типов базовых вокальных элементов и включают, кроме того, четыре варианта песен. Обнаруженные различия затрагивают физическую структуру одного из шести базовых элементов ("короткий щелчок"), который различается по временным и частотным характеристикам у форм *picata* и *capistrata* (данные по форме *opistholeuca* отсутствуют). Найдены также различия в организации по крайней мере одного типа песен ("короткие извещающие песни"), причем наиболее заметны эти различия при сравнении автохтонных популяций *opistholeuca* с популяциями из ареалов двух, других форм.

Моторика сигнального поведения оказалась практически идентичной у всех трех форм. Лишь в немногих случаях можно говорить о тенденциях к более частому использованию того или иного элемента моторики у одной из форм по сравнению с другими (например, приподнимания широко развернутого хвоста в территориальных и брачных демонстрациях у формы *opistholeuca*)

При сопоставлении организации основных типов социальных взаимодействий отмечен более высокий уровень агрессивности самок формы *capistrata* по сравнению с самками формы *picata* в ситуациях формирования брачных пар. Прекопуляционные взаимодействия у форм *picata* и *opistholeuca* в целом сходны и обнаруживают некоторые отличия от организации аналогичных взаимодействий у формы *capistrata* (см. Панов, 1989, с. 93—105). Интересно, что в обоих этих типах взаимодействий форма *capistrata* обнаруживает определенное сходство с поведением черношейной каменки *Oenanthe flnschii*, чего нельзя сказать о двух других формах "черных каменок".

Учитывая очень высокую изменчивость всех элементов и форм коммуникативного поведения "черных каменок", эти результаты следует рассматривать как предварительные. Этологическая дифференциация трех форм "черных каменок" требует дальнейшего количественного анализа.

Принимая во внимание значительную степень морфологической дифференциации трех рассмотренных форм, специальный интерес представляют возможности их широкой гибридизации и ее эволюционные последствия.

### **ГИБРИДИЗАЦИЯ И ЕЕ ПОСЛЕДСТВИЯ В КОМПЛЕКСЕ "ЧЕРНЫЕ КАМЕНКИ"**

Согласно нашей гипотезе, в настоящее время внутри комплекса существуют три основные группы популяций со сравнительно устойчивым фенотипическим обликом. В местах стыков

(либо краевых перекрываний) ареалов таких фено-тшшчески устойчивых популяций обитают "переходные" между ними популяции с гораздо более пестрым (и, по-видимому, нерегулярно меняющимся в пространстве и во времени) фенотипическим составом.

Фенотипически устойчивыми популяциями мы считаем следующие:

1. Популяции, в целом отвечающие диагнозу формы *picata*. Они занимают максимальный по площади ареал в западных и южных частях ареала комплекса (рис. 1). По всему ареалу наряду с типичными самцами обычны самцы с примесью белого на голове (уклонение в сторону фенотипа *capistrata*). Местами доля таких "абберантных" самцов достигает 70% (подробнее см. ниже, "Миграция генов в чреде поколений").
2. Популяции, отвечающие диагнозу формы *opistholeuca* (Бадахшан и Гин-дукуш). В ареале этих популяций встречаются немногочисленные особи с фено типом *picata* (не более 10%). Хотя последние свободно скрещиваются с особями *opistholeuca*, самцы, промежуточные по окраске между этими фенотипами, крайне редки.
3. Полиморфные гибридогенные популяции "*capistrata* X *opistholeuca*", ныне занимающие, как мы полагаем, автохтонный ареал формы *capistrata* (рис. 1). На всем пространстве этого ареала среди самцов сохраняется устойчивое в целом соотношение фенотипов *capistrata*, *opistholeuca* и промежуточного между ними, высоко изменчивого фенотипа "*evreinowi*". Фенотип *capistrata* преобладает над двумя другими в соотношении от 3 : 1 до 2 : 1 (см. ниже, "Устойчивый гибридогенный полиморфизм").

В зонах контакта последней группы популяций с двумя другими обитают гибридные популяции непостоянного состава. Такие популяции локализованы в северо-восточном Афганистане (Paludan, 1959) и в юго-западном Таджикистане (см. чиже). Кроме того, возможно существование подобных популяций на стыке ареалов *opistholeuca* и *picata* в северо-западном Пакистане, куда по долинам крупных рек из северного Афганистана проникают также особи с фенотипом *capistrata* (Ticehurst, 1922; Paludan, 1959; рис. 1).

Ниже мы подробнее рассмотрим: 1) ситуацию в ареале полиморфных гибридогенных популяций "*capistrata* X *opistholeuca*", 2) гибридную зону на стыке ареала этих популяций с автохтонными популяциями *opistholeuca* в Таджикистане и 3) интродукцию генов *capistrata* из полиморфной популяции "*capistrata* X *opistholeuca*" в автохтонный ареал формы *picata* в южной Туркмении.

Полиморфные гибридогенные популяции "*capistrata* X *opistholeuca*". Популяции, населяющие низкогорья востока Средней Азии (крайнего юго-востока Туркмении, восточного Узбекистана и юго-западного Таджикистана) и северного Афганистана — от останцовых гор Кызылкумов до северных предгорий Паропамиза и Гиндукуша, мы считаем сформировавшимися в результате давней интродуктивной гибридизации между автохтонной формой *capistrata* некогда вселившейся сюда с юга и юго-востока формой *opistholeuca*. Эти популяции на всем пространстве ареала (порядка 750 км по долготе и 200 км по широте) сохраняют относительное постоянство своего фенотипического состава (табл. 2). Концентрация численно преобладающего фенотипа *capistrata* составляет в разных выборках от 68 до 78%, а фенотипов *opistholeuca* и *evreinowi*, фактически объединенных в единый ряд континуальной изменчивости, — от 17,5 до 32% (фенотипы *picata* и промежуточные между ними *picata* и *capistrata* в норме присутствуют только в самых южных участках рассматриваемой территории, вблизи подходящего к ней с юго-запада и с юга «ареала формы *picata*»).



Доля самцов с разными фенотипами в некоторых участках ареала полиморфной гибридогенной популяции  
"*capistrata* X *opistholeuca*"

Регионы*	Фенотипы					
	<i>capistrata</i>	<i>opistholeuca</i>	<i>evreinowi</i>	<i>picata</i>	<i>picata</i> X <i>capistrata</i>	Всего самцов
1. Низкогорья Кызылкумов (хребты Тамды-тау, Букантау, Актау. Нуратау) **	77,5 (78,1)****		21,7*** (21,9)	0,8	-	129 (128)*****
2. Нуратинский заповедник (хребет Нуратау)	(75,0)	(12,5)	(12,5)	-	-	(16)
3. Чимкентская обл., южный Казахстан, пос. Дарбаза (1986 г.) Там же, 1987 г.	(68,0)		(32,0) ***	-	-	(75)
4. Западный Таджикистан, хребет Бабатаг	67,0 (68,4)	18,6 (18,8)	12,7 (12,8)	-	0,9	118 (117)
5. Южный Узбекистан, пос. Шярабад (1971 г.) Там же, 1973 г.	77,8 (80,8)	7,4 (7,7)	11,1 (11,5)		3,7	27 (26)
6. Южный Таджикистан, хребет Каратау	73,4 (83,9)	6,3 (7,2)	7,8 (8,9)	3,1	9,4	64 (56)
	75,0 (81,3)	7,8 (8,5)	9,4 (10,2)	3,1	4,7	64 (59)
	(78,6)		(21,4)	-	-	(14)

\* Номер регионов соответствуют цифрам на рис. 1.

\*\* По неопубликованным данным О.В. Митропольского и Э.Р. Фоттелера.

\*\*\* Наблюдатель не дифференцировал фенотипы *opistholeuca* и *evreinowi*.

\*\*\*\* В скобках процентные соотношения фенотипов без учета особей *picata* в *picata* X *capistrata*.

\*\*\*\*\* В скобках суммарное число самцов без учета фенотипов *picata* и *picata* X *capistrata*.

Степень географической изменчивости фенотипического состава этой группы популяций мы оценили с применением дисперсионного анализа качественных признаков для однофакторного комплекса (Лакин, 1973, с. 302), исходя из нулевой гипотезы, что на всем пространстве очерченного выше ареала соотношение фенотипов *capistrata*, с одной стороны, и *opistholeuca*+ *evreinowi*, с другой, остается постоянным. Оказалось, однако, что эта гипотеза должна быть отвергнута с вероятностью  $P > 0,95$  ( $k_1 = 3$ ,  $k_2 = 473$ ,  $F = 3,15$ , сила влияния фактора 1,96%). Отсутствие полного единообразия обусловлено некоторым своеобразием популяции Дарбазы, где концентрация фенотипа *capistrata* ниже, а двух других фенотипов вместе взятых выше (табл. 2), чем во всех прочих изученных выборках. Отличие популяции Дарбазы от ближайших к ней популяций останцовых гор Кызылкумов и хребта Нуратау соответствует нижнему порогу достоверности ( $t = 1,97$ ,  $p < 0,05$ ), ее отличие от расположенной в 450 км южнее популяции Ширабада более значимо ( $t = 2,94$ ;  $p < 0,01$ ). Такая неоднородность фенотипического состава разных популяций может быть связана с "островным" характером многих из них (рис. 1) - в том числе, вероятно, и той группы популяций, к которой относится население черных каменок окрестностей Дарбазы.

Все сказанное наводит на мысль, что описанные здесь популяции можно рассматривать как достаточно гомогенную эволюционно-генетическую общность, к которой применимо понятие сбалансированного полиморфизма, имеющего в данном случае гибридогенную природу. В пользу этого предположения говорят следующие факты и соображения.

1. О единстве генофонда интересующей нас группы популяций свидетельствует мономорфизм самок, окрашенных по типу самок формы *capistrata*. Значимая примесь самок с признаками *opistholeuca* и *picata* имеет место лишь на южных участках

интересующего нас ареала, в популяциях северного Афганистана и южного Узбекистана (популяция Ширабада — см. Панов, 1989). Во всех прочих популяциях, данные по которым сведены в табл. 2, все самки окрашены единообразно.

2. Данные индивидуального мечения в популяции Дарбазы указывают на отсутствие строгой избирательности скрещиваний у особей обоих полов. Как следует из приводимой ниже матрицы, самка, имеющая отцом самца данного фенотипа (например, *capistrata*), может успешно размножаться в паре с самцом другого фенотипа — например, *opistholeuca*.

Фенотипы отцов самок	Фенотипы половых партнеров самок		Всего пар
	<i>capistrata</i>	<i>opistholeuca</i>	
<i>capistrata</i>	8	2	10
<i>opistholeuca</i>	3	2	5
Всего пар	11	4	15

Эти результаты не позволяют отвергнуть нулевую гипотезу об отсутствии ассортативного скрещивания (критерий  $\chi^2$  формула Фишера,  $p = 0,33$ ; см. Урбах, 1963, с. 265). Об отсутствии по крайней мере жесткой ассортативности свидетельствуют данные, согласно которым одна и та же самка в разные годы может успешно размножаться в парах с самцами разных фенотипов.

3. О принадлежности самцов разных фенотипов к единому генофонду свидетельствует также характер наследования окрасочных признаков у самцов, происходящих от отцов (и дедов) с известными фенотипами. Как следует из приведенной ниже матрицы, в потомстве самца данного фенотипа могут присутствовать самцы другого фенотипа. Иногда в одном и том же выводке присутствуют самцы разных фенотипов. Имеющиеся у нас на этот счет данные конспективно сводятся к следующему:

Фенотипы отцов	Фенотипы сыновей			Всего самцов
	<i>capistrata</i>	<i>opistholeuca</i>	<i>evreinowi</i>	
<i>capistrata</i> (12)	14	—	1	15
<i>opistholeuca</i> (4)	2	2	2	6
<i>evreinowi</i> (4*)	6	3	2	11
Всего самцов	22	5	5	32

Два из этих 4 самцов имели окраску, промежуточную между типичными *capistrata* и *opistholeuca*; два других были окрашены по типу *opistholeuca*, лишь слегка уклоняясь в сторону *capistrata*.

Имея в виду все сказанное, можно считать, что форма *capistrata* ныне уже не существует как замкнутая генетическая система. На ее месте в результате давней интрогрессивной гибридизации возникла новая полиморфная общность, взаимодействующая как немое целое с соседними популяциями *opistholeuca* и *picata*.

Гибридизация на стыке ареалов полиморфной популяции "*capistrata* X *opistholeuca*" и автотонной популяции *opistholeuca*. На юго-востоке западного Таджикистана, в междуречье Пянджа и его притока Кызыл Су, проведены исследования на трансекте (около 100 км в направлении с юго-запада на северо-восток) между предгорьями хребта Каратау на правом берегу р. Кызылсу и восточными склонами хребта Хазратишох, близ пос. Хирманджоу. Между хребтами Каратау и Хазратишох расположена Южно-Таджикская депрессия с единственной, одиночно стоящей горой Ходжамумин.

Популяция предгорий хребта Каратау принадлежит описанной выше полиморфной популяции "*capistrata* X *opistholeuca*" (табл. 2). Из 14 наблюдавшихся здесь самцов 11 имели фенотип *capistrata* и три — фенотип *evreinowi*. На противоположном северо-восточном конце трансекты (пос. Хирманджоу) все 18 встреченных самцов имели фенотипы *opistholeuca*. Последняя популяция занимает крайний северо-западный участок автохтонного ареала *opistholeuca*.

В промежутке между названными точками, по южной и восточной окраинам Южно-Таджикской депрессии и на склонах горы Ходжамумин мы обследовали пять демов, включавших в себя от 6 до 24 пар. Фенотипический состав демов сильно варьирует. Суммарное соотношение фенотипов *capistrata*, *opistholeuca* и *evreinowi* составляло в этих демух 25,8 : 48,4 : 25,8 (и = 62), что с высокой достоверностью отличается от состава всех популяций из ареала рассмотренной выше полиморфной общности "*capistrata* X *opistholeuca*" ( $t = 7,22-9,12, p < 0,00001$ ).

Существенно также, что здесь, в отличие от полиморфных популяций "*capistrata* X *opistholeuca*", окраска самок изменчива: наряду с численно преобладающими самками типа *capistrata* вполне обычны самки типа *opistholeuca* и промежуточных фенотипов (9 из 43) наблюдавшихся в обследованном регионе). Таким образом, в данном случае перед нами гетерогенная в генетическом отношении гибридная популяция, в которой не стабилизировался мономорфный фенотип самок, как это имело место в ранее рассмотренных полиморфных гибридогенных популяциях.

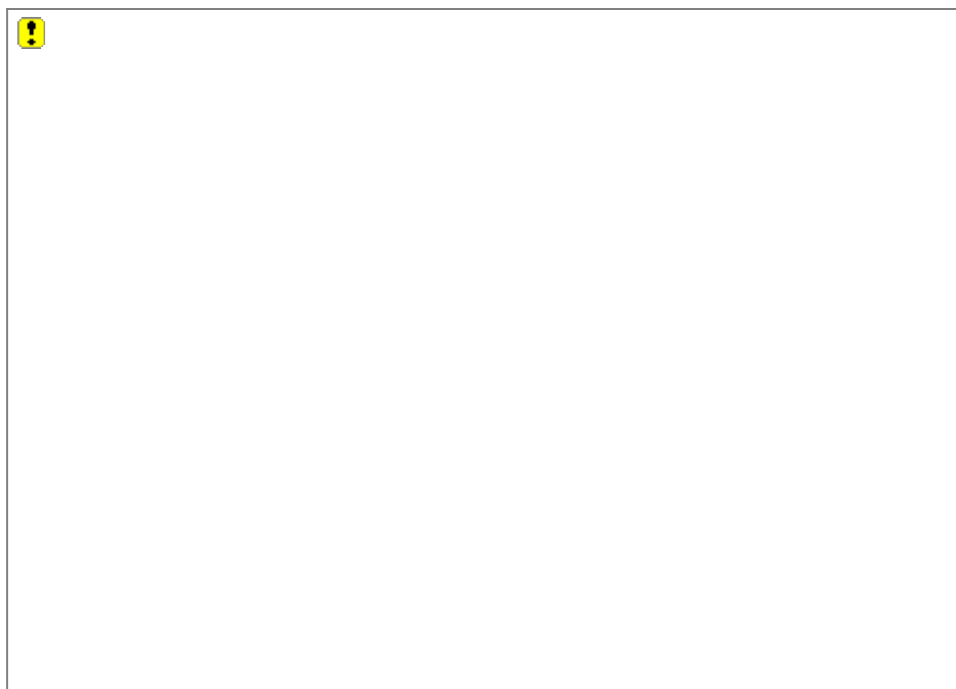


Рис. 2. Соотношение числа самцов с разной окраской головы (%) в Бадхызе (точка 1, n = 16), центральном Копетдаге (точка 2, n = 38), западном Копетдаге (точка 3, n = 33) и в окрестностях Красноводска (точка 4, n = 51); а - находки *picata* у северной границы ее ареала в Афганистане (из Paludan, 1959), б - крайние западные находки

самцов с фенотипом *capistrata* т СССР, в - находки *capistrata* в северном Афганистане (Paludan), г - находки размножающихся самцов *capistrata* в ареале формы *picata* Оценка головы в баллах: о - фенотипически чистая *picata*. 7 — фенотипически чистая *capistrata*. 1—6 — промежуточные фенотипы. Порядок расположения столбцов в гистограммах (слева направо) соответствует увеличению баллов от 0 до 7. Черные столбцы - доля в популяциях черноголовых самцов с фенотипом "Чистая *picata*"

Заканчивая описание этой гибридной зоны, следует упомянуть о присутствии здесь в небольшом количестве самцов (2) и самок (2) фенотипа *picata*, а также трех самцов с фенотипами гибридов *picata* X *capistrata*. (Не исключено, что примесь генов *picata* могли иметь и некоторые самцы фенотипа "evreinowi".) Среди 96 самцов, которых мы наблюдали на трансекте, доля фенотипа *picata* составляет всего лишь 2,1%, что сопоставимо с долей "чуждых" фенотипов в других популяциях черных каменок — в том числе и тех, которые обладают достаточно устойчивым фенотипическим составом (см., например, табл. 2). Мы объясняем присутствие этих редких в популяции фенотипов случайными залетами единичных особей за пределы основного гнездового ареала. Здесь эти залетные особи дают потомство с представителями местной формы, тем самым осуществляя вклад чуждых генов в генофонд аборигенной популяции. Эти чуждые гены далее могут передаваться в чреде поколений, тем самым изменяя с течением времени фенотип местной популяции.

Миграция генов *capistrata* в автохтонный ареал формы *picata*. Мы оценили долю самцов типа *picata* с примесью белых перьев на голове в четырех регионах, расположенных на трансекте по северо-западному краю ареала формы *picata* в южной Туркмении. Крайняя восточная точка (Бадхыз) отстоит примерно на 200—300 км от зоны контакта формы *picata* и полиморфной популяции "*capistrata* X *opistholeuca*" в северном Афганистане (Paludan, 1959). Три другие выборки получены в регионах, отделенных от района взятия первой и друг от друга дистанциями того же порядка (250— 300 км). Это центральный Копетдаг и окрестности Красноводска (табл. 3; рис. 2).

Таблица 3.

Соотношение (%) самцов с разной окраской оперения головы в автохтонном ареале *picata*

Регион*	Годы добычи экземпляров	Балльные оценки окраски оперения головы								Число экз.
		0	1	2	3	4	5	6	7	
1. Бадхыз и. восточный Копетдаг	До 1964	50,0	-	50,0	-	-	-	-	-	2
	1990	68,7	18,7	6,3	6,3	-	-	-	-	16
2. Центральный Копетдаг	До 1900	100,0	-	-	-	-	-	-	-	4
	1925-1934	87,5	-	-	-	12,5	-	-	-	8
	1978-1984	71,4	-	-	-	28,6	-	-	-	14
	1989	56,3	12,5	12,5	12,5	6,2	-	-	-	16
	Всего	71,8	9,8	4,8	4,8	14,3	-	-	-	42
3. Западный Копетдаг	До 1963	50,0	-	-	-	50,0	-	-	-	2
	1979-1984	58,5	8,3	8,3	-	-	8,3	8,3	8,3	12
	1989	30,0	40,0	20,0	-	-	10,0	-	-	20
	Всего	41,2	26,5	14,7	-	2,9	8,9	2,9	2,9	34
4. Окрестности Красноводска	До 1900	100,0	-	-	-	-	-	-	-	3
	1988	25,7	34,3	28,6	8,6	-	-	2,8	-	35
	1989	33,3	33,3	20,0	13,4	-	-	-	-	15
	1990	42,9	42,9	14,2	-	-	-	-	-	7
	Всего	33,3	33,3	23,4	8,3	-	-	1,7	-	60
5. Иран	До 1900	86,7	13,3	-	-	-	-	-	-	15

6. Индия, Пакистан	До 1900	66,7	33,3	-	-	-	-	-	-	6
	Всего:	53,1	21,7	13,1	4,6	4,0	1,8	1,1	0,6	175

Номера регионов соответствуют цифрам на рис. 2.

Степень присутствия белизны в оперении головы самцов мы оценивали по 8-балльной системе: 0 - чистый фенотип *picata*, 7 - фенотипически чистая *capistrata*, 1-6 - промежуточные варианты.

Из табл. 3 можно видеть, что самцы с примесью белых перьев на голове не представляют редкости на всей изученной территории, а в красноводской популяции они даже преобладают численно над самцами стандартного фенотипа. Причиной присутствия изученного признака в популяциях *picata* может быть, во-первых, гомологичная изменчивость подвидов черной каменки и, во-вторых, интрогрессия генов *capistrata* в ареал *picata*. В последнем случае миграция генов может идти а) в Чреде поколений (за счет возвратных скрещиваний гибридов, происходящих из зоны вторичного контакта двух форм, и потомков от этих скрещиваний, с представителями автохтонных популяций *picata*) и б) за счет случайных залетов особей с фенотипом *capistrata* в ареал формы *picata*. Ни одна из перечисленных возможностей не исключает все прочие. В пользу предположения о переносе чуждых генов залетными особями свидетельствует наблюдавшийся нами факт успешного размножения в центральном Копетдаге (окрестности Геок-тепе) типичного самца *capistrata* в паре с самкой *picata* (см. также Вельская, 1961). Вместе с тем гипотезе интрогрессии генов противоречит, на первый взгляд, увеличение (а не уменьшение) доли самцов *picata* с белизной на голове в западном направлении, т.е. в противоположную сторону от зоны вторичного контакта формы *picata* с носителями генома *capistrata* (табл. 3 и рис. 2).

Это обстоятельство можно примирить с гипотезой миграции чуждых генов, если отказаться от мысли, что поток чуждых генов непременно должен быть равномерным в пространстве и во времени. Понятно, что на динамику фенотипического состава может в принципе влиять не только степень удаленности данной популяции от области локализации чужеродного генофонда, но и степень изоляции этой популяции от соседних, в целом однотипных с ней. В этом смысле показательна максимальная концентрация признака "частичной белоглазости" в западном Копетдаге и в низкогорьях юго-восточного Прикаспия, где пригодные для гнездования черных каменок местообитания имеют не сплошное (как в центральном Копетдаге), а пятнистое распределение. В полуизолированных де-мах, населяющих удаленные друг от друга возвышенности, возможна сравнительно быстрая фиксация новых признаков, определяемых в данном случае занесенными в дем чуждыми генами *capistrata*.

Ограниченный объем имеющихся у нас выборок может быть не вполне адекватным в том смысле, что на доступном нам материале трудно уловить флюктуации фенотипического состава во времени. Что такие флюктуации возможны даже на коротких промежутках времени, свидетельствует ряд фактов. Так, в выборке, полученной в популяции Бадхыза в 1990 г., доля самцов *picata* с белизной на голове минимальна среди всех выборок, приведенных в табл. 3 (в этой таблице в целях единообразия мы использовали только сведения об экземплярах, добытых между 1978 и 1990 гг.). В том же регионе в 1976-1977 гг., по данным визуальных наблюдений, 13 самцов (50%) из 26, попавших в учеты, имели белизну на голове, оцениваемую 2—5 баллами (такие белые отметины хорошо видны в бинокль с 12-кратным увеличением. Иными словами, доля самцов с белизной такого характера в эти годы в Бадхызе заметно выше, чем в 1990 г., и превышает соответствующие значения в табл. 2 для трех других изученных популяций.

Аналогичную картину временной изменчивости интересующего нас признака мы имеем в центральном Копетдаге. Среди 13 самцов, добытых здесь до 1936 г., 12 (92,3%) представлены чистыми фенотипами *picata* а лишь один (7,7%) имеет белые отметины на голове, оцениваемые баллом 4. Среди 30 экз., полученных из того же региона в 1978-1989 гг., белые отметины на голове имеются уже у 11 (36,7%) самцов, причем у пяти (16,7%) они хорошо выражены (различия между этими двумя выборками по соотношению долей "типичных" самцов и самцов с белизной на голове достоверны при  $p < 0,05$ ;  $t = 2,42$ ).

Имея в виду все сказанное, попытаемся нарисовать гипотетическую картину становления и эволюции комплекса "черных каменок". Согласно предлагаемой модели, комплекс представляет собой стандартный политипический вид, состоящий из трех географических рас, первоначально мономорфных по окраске самцов (а в случае формы *capistrata* - также и самок). Эти расы обособились и диверги-ровали в условиях географической изоляции, а затем, в результате расширения их ареалов, вступили во вторичный контакт и начали скрещиваться друг с другом.

Именно перемешиванием дивергировавших групп популяций в зонах вторичного контакта этих групп, а также последующими процессами их более глубокой генетической интеграции (формирование панмиксных гибридных популяций, интрогрессия чуждых генов в генофонд той или иной расы) обусловлена та фено-типическая неоднородность большинства популяций "черных каменок", которую принято называть "полиморфизмом". Нетрудно видеть, что последнее понятие в его общепринятом толковании (см. например, Мауг, Stresemann, 1950) не вполне приложимо к исследованному случаю. Действительно, здесь перед нами либо "ложный полиморфизм", т.е. одновременное присутствие представителей двух (или трех) разных таксонов в области их вторичного контакта (как это имеет место, например, в зоне гибридизации между *opistholeuca* и полиморфной популяцией *capistrata* - *opistholeuca* в междуречье Пянджа и Кызылсу), либо "гибридогенный полиморфизм", возникающий в результате длительной интрогрессивной гибридизации между двумя первоначально автономными формами (популяции, населяющие, в частности, территории Узбекистана).

Приняв этот сценарий в целом, проще всего было бы допустить в качестве начального его этапа единовременное расщепление некоего предкового вида на три группы популяций. Одна из них (нынешняя форма *picata*) обособилась в пределах Иранского нагорья; вторая (*opistholeuca*) сформировалась в горных районах запада Центральной Азии (Памир и Гиндукуш); третья (*capistrata*) первоначально занимала низкогорья западного Гиссаро-Алая и прилежащие территории.

В эту схему одновременного расщепления предкового вида, однако, не вполне укладываются некоторые факты, которые, если они правильно интерпретированы, могут свидетельствовать о неодинаковом уровне дивергенции названных форм и, следовательно, о разной степени их генеалогической близости друг другу (т.е. о разном их эволюционном возрасте). Создается впечатление, что *picata* и *opistholeuca* представляют собой сестринские таксоны, тогда как *capistrata* стоит несколько особняком. В пользу этих соображений свидетельствуют следующие аргументы:

1. У формы *capistrata* самки мономорфны и резко отличаются по окраске от самцов. У форм *picata* и *opistholeuca* окраска самок изменчива, причем часть самок почти не отличаются по окраске от самцов. Это говорит о существовании определенных различий между *capistrata* и двумя другими формами в генетических и физиологических механизмах регуляции окраски самок.

2. Организация предсовокупительных взаимодействий имеет общую схему у форм *picata* и *opistholeuca*, отличающуюся, по нашим данным, от схемы, характерной для *capistrata*, напоминающей в этом отношении черношейную каменку о. finschü (Панов, 1989, с. 101-103).
3. Форма *capistrata* приступает к размножению в заметно более ранние сроки, нежели две другие формы. Это может быть обусловлено исконными связями первой формы с аридными низкогорьями и двух других форм - с их изначальной приуроченностью к обитанию в более возвышенных гористых местностях.

Учитывая все сказанное, можно представить себе два варианта становления комплекса "черных каменок". Один из них — не более чем модификация рассмотренной ранее схемы единовременного расщепления препкового вида. Можно допустить, что сначала произошло его разделение на две группы популяций, которые мы условно обозначим как "низкогорные" и "высокогорные".

Первая из них дала впоследствии современную форму *capistrata*, вторая же в дальнейшем разделилась на формы *picata* и *opistholeuca*.

Не исключен и принципиально иной сценарий становления комплекса "черных каменок", предполагающий возможность двух последовательных инвазий в их современный ареал из ареала их предков, которыми, по всей видимости, были африканские и переднеазиатские каменки надвида *lugens-lugentoides-lugubris* (см., например, Панов, 1989; Тые, 1989). При этом в одном случае иммигрантами могли быть выходцы из ареала группы *lugens*, самцы которой имеют тот же тип окраски, что и самцы *capistrata*. Другая волна переселенцев могла происходить из ареала группы *lugubris*, для самцов которой характерна высокая степень пигментации, свойственная также формам *picata* и *opistholeuca* (Тые, 1989, с. 173).

Для решения вопроса о том, какой из предложенных сценариев наиболее правдоподобен, необходимы дальнейшие сравнительные исследования внутри комплекса черных каменок, а также сопоставление разных представителей этой группы с недостаточно изученными в настоящее время каменками комплекса *lugens-lugentoides-lugubris*. Приоритет в этих исследованиях должен принадлежать сравнительно-этологическим и молекулярно-генетическим подходам.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вельская Г.С., 1961. К экологии черной каменки // Тр. Ин-та зоол. и паразите л. АН ТуркмССР. Т. 7. С. 43-54.
- Зарудный Н.А., 1923. О некоторых чеканах (*Saxicola picata* Blyth, *S. capistrata* Gould, *S. opistholeuca* Strickland и *S. opistholeuca evreinowi* Zar.) // Изв. Туркестанск. отд. Русск. геогр. о-ва. Ташкент. Т. 41. С. 72-81.
- Костина Г.Н., Панов Е.Н., 1981. Индивидуальная и географическая изменчивость песни у черной каменки *Oenanthe picata* // Зоол. жури. Т. 60. Вып. 9. С. 1374-1385.
- Лакин Г.Ф., 1973. Биометрия. М.: Высшая школа. С. 1-343.
- Лоскот В.М., 1972. Внутривидовая изменчивость каменки черной // Вести, зоол. № 4. С. 28-34.
- Панов Е.Н., 1989. Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. М.: Наука. С. 1—510.
- Степанян, Л.С., 1978. Состав и распределение птиц фауны СССР. Воробьинообразные Passeriformes. М.: Наука. С. 1-391.
- Урбах В.Ю., 1963. Математическая статистика для биологов и медиков. М.: Изд-во АН СССР, С. 1-323.

- Desfayes M., Prac J.C.*, 1978. Notes on habitat and distribution of mountain birds in southern Iran // Bonn. Zool. Beitr. V. 29. P. 18-37.
- Haffer J.*, 1977. Secondary contact zones of birds to northern Iran // Bonn. Zool. Monogr., No. 10. P. 1-64.
- Mayr E., Stresemann E.*, 1950. Polymorphism in the chat genus *Oenanthe* // Evolution. V. 4. P. 291-300.
- Paludan K.*, 1959. On the birds of Afganistan // Vied. medd. Dan. naturalist, foren. V. 122. P. 1-332.
- Panow E.N.*, 1974. Die Steinschmätzer der Nordlichen Palaarktis. Wittenberg-Luther Stadt. S. 1-128. - 1980. Divergenz und Hybridization in der Gruppe der Elster-Steinschmätzer (*Oenanthe picata*) II Mitt. Zool. Mus. Berlin. Bd. 56. Suupl. 4. S. 3-23.
- Ratti L.T.*, 1979. Reproductive separation and isolating mechanisms between sympatric dark- and light-phase western grebes // Auk. V/96. P. 573-586.
- Ticehurst C.B.*, 1922. Notes on some Indian wheatears // Ibis. V. 4. P. 151-158. Tye A., 1989. Superspecies to the genus *Oenanthe* (Aves, Turdidae) // Bonn. Zool. Beitr. V. 40. P. 165-182.

ИЭМЭЖ РАН, Москва Поступила в редакцию

14 января 1992г.

E.N. PANO V, V.I. GRABOVSKY, S.V. LJUBUSTCHENKO

### **DIVERGENCE AND HYBRID POLYMORPHISM IN THE COMPLEX "EASTERN PIED WHEATEARS", *OENANTHE picata***

Institute of Animal Evolutionary Morphology and Ecology, Russian Academy of Sciences, Moscow  
117071, Russia

#### Summary

Geographical variation in eastern pied wheatears is usually characterized by changes of the ratio of three males colour morphs (*picata*, *opistholeuca* and *capistrata*) and of three main types of females colour patterns corresponding to these morphs. In the framework of such an interpretation, the bearers of different colour types have not their own taxonomic status. In contrast with this point of view, the hypothesis is put forward that eastern pied wheatear was formed as a polytypic species consisting of three well differentiated geographical races corresponding to three colour patterns mentioned above. At allopatric stage of their existence, these races had diverged not only in colour characters, but also in size, behaviour, and habitat preferences. Subsequent expansion of their breeding ranges has resulted in hybridization in the secondary contact zones. Under the resultant mixing of gene pools, two races (*picata* and *opistholeuca*) still preserve their morpho—biological constitutions. The third race (*capistrata*) has formed hybrid polymorphic populations in its ancient breeding range with the ration of parental phenotypes *capistrata* and *opistholeuca* at present 68... 84 : 9... 19 and frequency of intermediate phenotype *evreinowi* from 9% to 13%. Influence of gene flow from the breeding range of these polymorphic populations on phenotype composition of populations inhabiting the ancient breeding range of the form *picata* is also discussed.