

УДК 598.842.8 : 591.158.1

**НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО ГИБРИДИЗАЦИИ ПЛЕШАНКИ  
(*OENANTHE PLESCHANCA*) И ИСПАНСКОЙ КАМЕНКИ  
(*O. HISPANICA*)**

Е. Н. ПАНОВ

Для выяснения деталей распространения и характера взаимоотношений пещанки и испанской каменки на западном побережье Каспийского моря обследованы участки предгорий в окрестностях городов Махачкала, Дербент и Баку. В первом и третьем пунктах обнаружены смешанные популяции двух видов, во втором — небольшое поселение испанской каменки. В районах совместного обитания пещанки и испанская каменка широко гибридизируют. Соотношение в числе фенотипически чистых самцов пещанки, испанской каменки и промежуточных по окраске самцов составляет  $61,8 : 5,9 : 32,3$  в окрестностях Махачкалы и  $31,4 : 20,0 : 48,6$  в районе Баку (пос. Гобустан). Гибридные самцы не уступают фенотипически чистым в плане успеха в приобретении самок. Обсуждаются пути встречного расселения изученных видов на Кавказском перешейке и характер локализации гибридных популяций. Аргументируется точка зрения, что ряд фенотипов, рассматриваемых в качестве морф испанской каменки, в действительности обязаны своим происхождением интродуктивной гибридизации данного вида с пещанкой. Приводятся данные по новым, ранее не описанным фенотипам из гибридных популяций.

Эволюционные взаимоотношения пещанки *Oenanthe pleschanka* Lepesch. и испанской каменки *O. hispanica* L. служат интересной и в каком-то смысле уникальной моделью для изучения явлений межвидовой гибридизации, изолирующих механизмов, дискретного генетического полиморфизма и ряда других феноменов общебиологического значения. В связи с этим сравнительному анализу биологии и поведения этих видов, а также вопросу об их таксономическом статусе посвящен целый ряд детальных исследований.

Более или менее широкая гибридизация описана во всех зонах вторичного контакта между пещанкой и испанской каменкой, среди которых достаточно полно изучены три: на п-ове Мангышлак (Panow, 1974; Панов, Иваницкий, 1975), в северном Иране (Haffer, 1977) и, вероятно, в северо-западном Азербайджане (см. предварительное сообщение в работе Лоскота, 1983). Вместе с тем, как указывает последний автор, в Дагестане, где также предполагалась возможность гибридизации, специальных исследований по этому вопросу проведено не было. Добавим к этому, что какие-либо сведения о распространении названных каменок и об их взаимоотношениях фактически отсутствовали и из более южных районов западного побережья Каспийского моря — вплоть до Апшеронского п-ова (см. Лоскот, 1976, карта на стр. 86).

Задача настоящей работы состоит в том, чтобы в какой-то мере восполнить этот пробел, который заметно препятствовал пониманию характера и истории взаимоотношений указанных видов на Кавказском перешейке (см. критику выводов Панова и Иваницкого, 1975 в работе Лоскота, 1983, стр. 81), а также осмыслению ряда важных аспектов их широкой гибридизации.

Исследования проведены в ближайших окрестностях г. Махачкала 20—24.IV и 29.IV—3.V 1985 близ пос. Гобустан в 50 км юго-восточнее г. Баку. Кроме того, 26.IV

была предпринята однодневная экскурсия в окрестностях г. Дербента, находящегося примерно на полпути между двумя первыми названными пунктами. Во всех этих точках проводили по возможности полный учет всех пар и одиночных самцов. Фенотип каждого самца описывали три наблюдателя, использовавшие 12-кратные бинокли. Отстрел птиц в местах, где планируются дальнейшие исследования, мы сочли нецелесообразным, так как он может привести к искажению реальной картины распределения фенотипов в последующие годы. Голоса всех поющих самцов записывались на портативный магнитофон фирмы Phillips.

Для выяснения географической изменчивости песен обоих видов в чистых популяциях и в зонах их контакта в этот же сезон были записаны голоса птиц из окрестностей г. Красноводска, из хребта Большой Балхан (чистые популяции *O. pleshchanka*) и с п-ова Мангышлак (гибридная популяция из окрестностей пос. Куйбышев). В настоящей статье мы коснемся лишь тех данных, полученных в Туркмении и в Казахстане, которые необходимы для понимания ситуации на Кавказском перешейке. Результаты анализа фонограмм будут приведены в другой работе.

Пользуемся случаем принести благодарность В. И. Грабовскому и Л. Ю. Зыковой, способствовавшим выполнению данного исследования.

## ФЕНОТИПИЧЕСКИЙ СОСТАВ ПОПУЛЯЦИЙ ПЛЕШАНКИ И ИСПАНСКОЙ КАМЕНКИ С ЗАПАДНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ КАСПИЙСКОГО МОРЯ

Как и предполагалось ранее, смешанная популяция Дагестана (по крайней мере, его северо-восточной части) дает явные свидетельства гибридизации между преобладающей здесь по численности плешианкой и весьма малочисленной испанской каменкой. Сопоставление фенотипического облика двух популяций: из окрестностей городов Махачкалы и Баку (рис. 1) позволяет предположить, что на всем протяжении предгорий Кавказа между этими пунктами (примерно 350 км) имеет место гибридизация, причем при движении с севера на юг увеличивается как доля фенотипически чистых самцов испанской каменки, так и концентрация других фенотипов с характерными признаками этого вида (белоспинность, тенденция к появлению белого «разрыва» между черными участками оперения на голове и черными крыльями и т. д.).

Вместе с тем в местах с дефицитом удобных мест гнездования возможно существование небольших одновидовых поселений. Так, при обследовании окраин г. Дербента и его ближайших окрестностей мы обнаружили всего три пары, поделившие между собой каменные стены и внутреннее пространство средневековой крепости. Все три самца относились к черногорлой морфе испанской каменки (*O. hispanica* var. *staparzina*). Один из них имел контрастный черно-белый наряд, а два других, судя по тусклой окраске оперения, были птицами прошлого года рождения. Таким образом, юго-восточный Дагестан является, по-видимому, тем наиболее северным участком Кавказа, куда испанская каменка проникает с юга уже в заметном количестве — в отличие от северо-восточного Дагестана, где фенотипически чистые особи этого вида крайне редки. Вместе с тем в юго-восточном Дагестане обитает и плешианка (В. М. Лоскот указывает экземпляр самца из окрестностей пос. Ахты, примерно в 75 км к юго-западу от Дербента), так что при дальнейших исследованиях следует ожидать свидетельств гибридизации интересующих нас видов и в этом районе.

В период наших наблюдений в окрестностях Махачкалы большинство каменок было уже в парах, однако самки еще не приступили к строительству гнезд (весна необычайно поздняя). Самки отмечены в парах с восемью самцами типичной плешианки, с обоими обнаруженными в этом районе самцами испанской каменки (один из которых относится к морфе *staparzina*, а другой — *aurita*) и с шестью самцами промежуточной окраски (один — *gaddi*, три — «белоспинные плешианки», два — другие варианты окраски). Все самки были окрашены однотипно и имели светлое горло — за исключением двух (в парах с самцами *pleshanka* и *transfuga*), у которых имелось почернение в нижней части горла.

В пос. Гобустан большинство самок также не приступило к гнездованию. Среди тех самцов, при которых удалось обнаружить самок, три были типичными плещанками, шесть — испанскими каменками (пять — морфы *stapazina*, один — *aurita*) и семь имели промежуточную окраску (четыре — «белоспинные плещанки», два — типа *transfuga*, два — типа

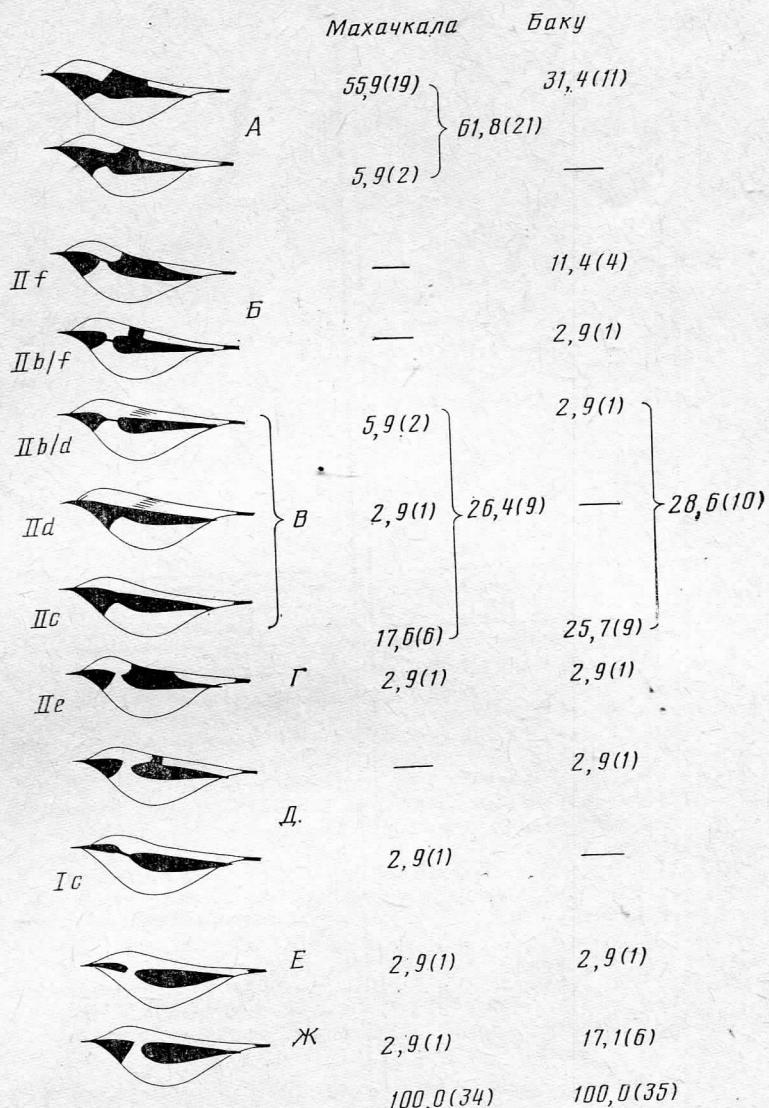
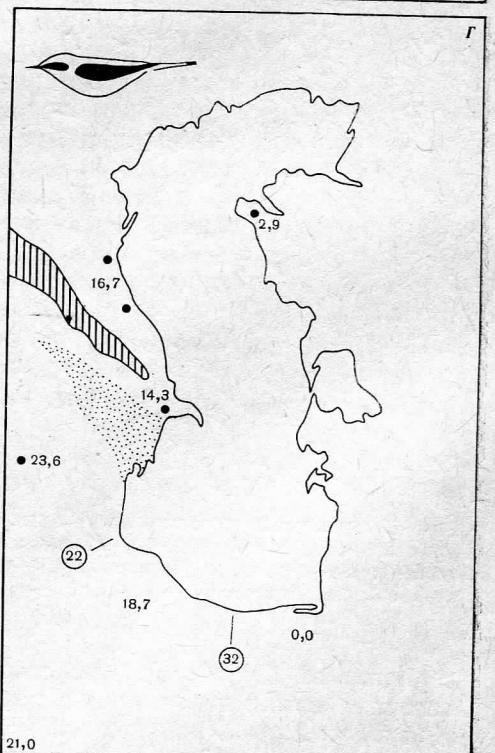
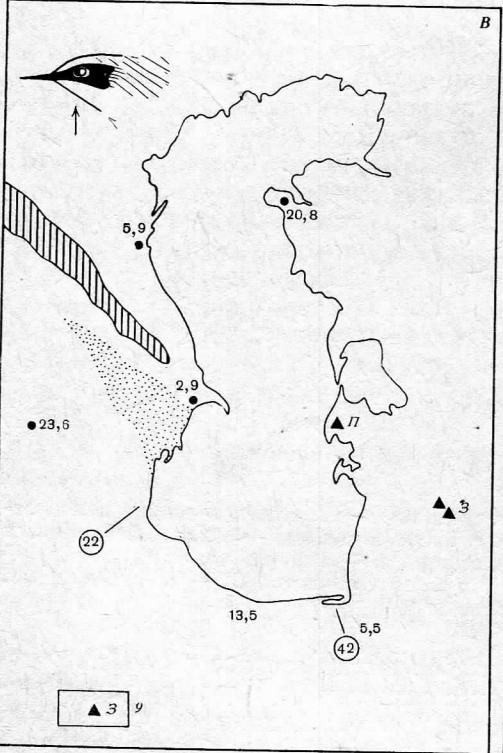
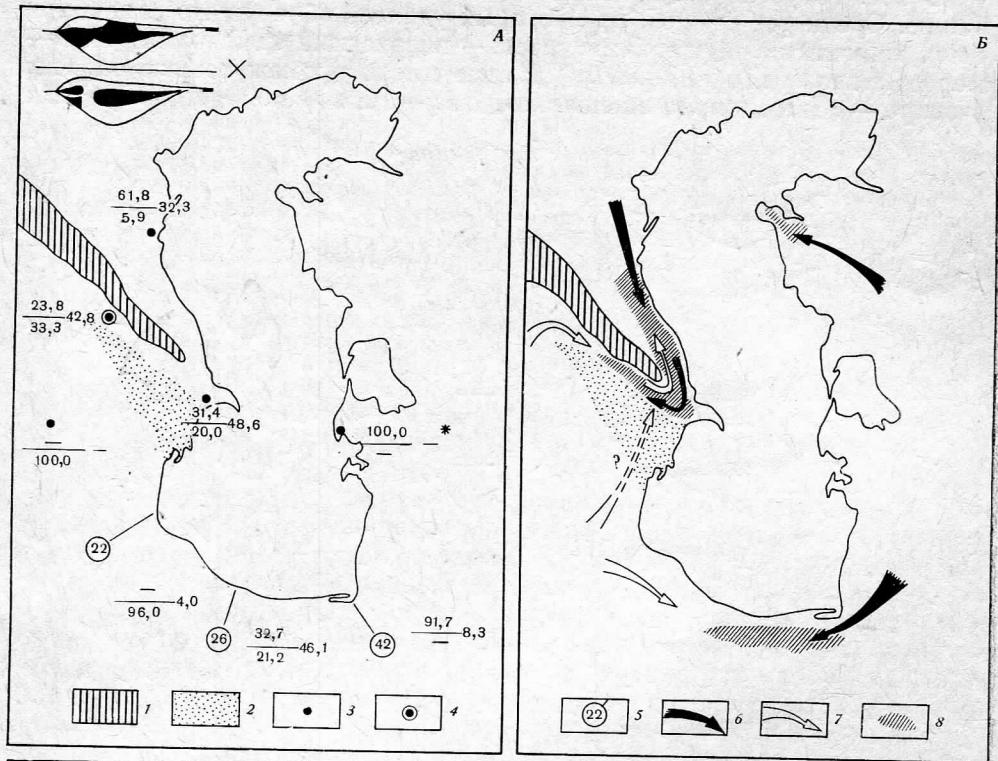


Рис. 1. Процентное соотношение разных фенотипических вариантов самцов в популяциях из окрестностей городов Махачкала и Баку (в скобках — число наблюдавшихся особей): А — *Oenanthe pleschanka*, Б — *transfuga*, В — «белоспинная плешианка», Г — «черногорляя libyca», Д — *gaddi*, Е — *O. hispanica* var. *aurita*, Ж — *O. hispanica* var. *siapazina*.

черногорлой *libyca*). Большинство самок имели светлое горло, две черногорлые самки находились в парах с самцами *O. hispanica* var. *stapazina* и *transfuga*. Кроме того, 1 мая мы наблюдали попытку образования пары с черногорлой самкой у самца *O. hispanica* var. *aurita*, который уже имел светлогорлую самку. Гнездостроение отмечено у самок в парах с одним самцом *stapazina* и с одним самцом гибридного фенотипа. Единственное найденное гнездо с полной кладкой принадлежало паре с сам-



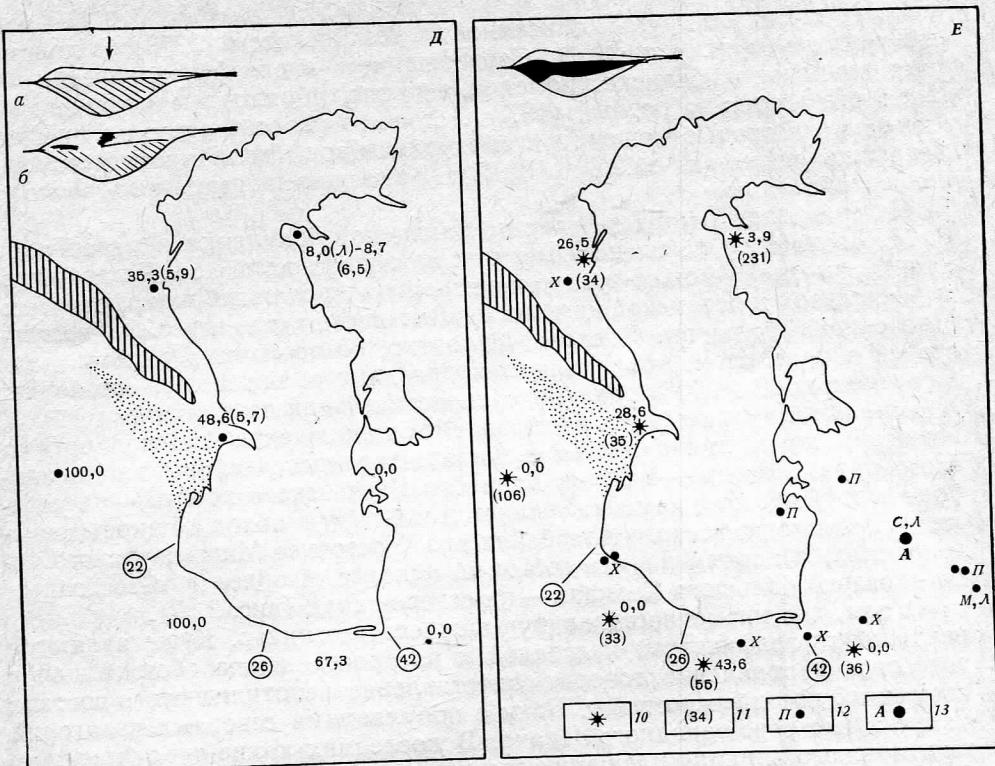


Рис. 2. Распределение чистых популяций *O. pleschanka* и *O. hispanica* и гибридных популяций в Прикаспии с анализом фенотипического состава самцов: А — процентное соотношение фенотипически чистых плешианок (числа над чертой), испанских каменок (под чертой) и промежуточных фенотипов (справа от черты); звездочкой показано местонахождение одной особи с фенотипом *vittata*; Б — пути расселения плешианки и испанской каменки; В — признак «белогорлость»; Г — процент самцов с фенотипом *hispanica aurita*; Д — процент самцов с признаком «белоспинность» и близких к ним вариантами окраски со слабым почернением спины (процент последних — цифры в скобках); Е — процент самцов с фенотипом «белоспинная плешианка»; 1 — высокогорья Кавказа; 2 — низменности Азербайджана; 3 — точки, из которых получены данные автора (сверху вниз и слева направо: Махачкала, Баку, Джульфа, Красноводск); 4 — точка, исследованная Лоскотом, 1983 (Кахи); 5 — точки из работы Haffer, 1977; 6 — пути расселения плешианки; 7 — пути расселения испанской каменки; 8 — гибридные популяции; 9 — единичные находки самцов с фенотипом *vittata* (З — Зарудный, 1896; П — Панов); 10 — районы, исследованные тщательно; 11 — число наблюдавшихся в этих районах самцов; 12 — единичные находки «белоспинных плешианок» (Л — Лоскот, 1983; М — Мищенко, 1983; П — Панов; С — Л. С. Степанян, Е. Н. Степанян, 1972; Х — Haffer, 1977); 13 — район пос. Кара-Кала, где обнаружено несколько самцов с фенотипом «белоспинной плешианки»

цом типа «белоспинной плешианки». Размеры пяти яиц: 14,7—15,2×  
×19,5—20,7, в среднем 14,88×20,02.

Из этих данных следует, что самцы с промежуточными фенотипами (гибриды) находятся на той же стадии гнездового цикла, как и фенотипически чистые особи обоих видов.

### ПУТИ ВСТРЕЧНОГО РАССЕЛЕНИЯ ИСПАНСКОЙ КАМЕНКИ И ПЛЕШАНКИ НА ВОСТОЧНОМ КАВКАЗЕ

Прослеженная нами тенденция к увеличению вклада испанской каменки в генофонд смешанной популяции при движении на юг вдоль западного берега Каспийского моря сохраняется, по-видимому, в дальнейшем на трансекте Баку—Закаталы, идущем теперь уже вдоль южных предгорий Большого Кавказа с юго-востока на северо-запад. Об этом свидетельствует сравнение фенотипического состава популяций из окре-

стностей г. Баку с другой, описанной В. М. Лоскотом (1983) из долины р. Курмухчай (см. рис. 2, А). Соотношение в числе фенотипически чистых пещанок и испанских каменок, а также гибридов мы взяли из данных этого автора за первый (1978 г.) год его работы, поскольку резкое изменение в этом отношении в следующий год (доля промежуточных фенотипов снизилась с 42,8 до 18,2%), возможно, обязано выборочному коллектированию.

Из сравнения наших данных по бакинской популяции и материалов В. М. Лоскота по населению каменок из окрестностей пос. Кахи (долина р. Курмухчай) можно предположить, что широкая гибридизация между пещанкой и испанской каменкой имеет место вдоль всего юго-восточного склона Большого Кавказа. Вероятно, во всем этом регионе доля особей с фенотипом, объединяющим признаки обоих видов, составляет в среднем от 40 до 50% общей численности данной популяции.

По-видимому, пещанка расселяется в направлении основного ареала испанской каменки сначала на юг, вдоль западного побережья Каспийского моря, а затем — в обход Главного Кавказского хребта — на северо-запад. Испанская каменка движется к северу в обход обширных низменностей юго-восточного Азербайджана (восточнее Мингечаурского водохранилища), затем на юго-восток и, наконец, в обход юго-восточных высокогорий большого Кавказа — на северо-запад (рис. 2, Б).

О том, что низменности вокруг нижнего течения р. Куры являются реальной географической преградой к распространению обоих видов в долготном направлении, говорит сопоставление фенотипического состава популяций из окрестностей г. Баку с популяциями северных предгорий Талыша и северо-западного Ирана. В последних какие-либо признаки генетического влияния пещанки отсутствуют, так что испанская каменка полностью сохраняет свой типичный видоспецифический облик (Нагфер, 1977; Лоскот, 1983), как и в расположенных от них к востоку популяциях южного Закавказья (рис. 2, А, Д).

Об относительной изолированности друг от друга популяций испанской каменки из юго-восточных предгорий Большого Кавказа, с одной стороны, и южного Закавказья — северного Ирана, с другой, говорят также различия в соотношении белогорлой (*aurita*) и черногорлой (*stapazina*) морф испанской каменки. Белогорлая морфа заметно реже встречается в предгорьях к северу от долины р. Куры, чем к югу (рис. 2, Г). Соответственно общая доля особей, несущих признак «белогорловость», значительно ниже в гибридных популяциях из предгорий Большого Кавказа, нежели в гибридной популяции Эльбурса (северный Иран) — см. рис. 2, В.

## О ГИБРИДНОМ ПРОИСХОЖДЕНИИ ФЕНОТИПОВ «*GADDI*» И «БЕЛОСПИННОЙ ПЛЕШАНКИ»

Как видно из рис. 1, в смешанных популяциях пещанки и испанской каменки с западного побережья Каспийского моря помимо тех фенотипов, которые характеризуют аллопатрические популяции этих видов (*pleschanka*, *hispanica* var. *stapazina*, *hispanica* var. *aurita*), наблюдается еще несколько типов окраски самцов, причем внутри каждого такого типа те или иные признаки могут иметь разное количественное выражение.

Для объяснения столь высокого разнообразия выдвинуто две гипотезы. Согласно одной из них, это разнообразие является результатом внутривидовой (прерывистой?) изменчивости испанской каменки («морфизм»), самцы которой из европейской части ее ареала имеют, по мнению разных авторов, 3 (Портенко, 1954), 5 (Лоскот, 1976) и даже 8 (Степанян, 1983) вариантов окраски. Вторая гипотеза строится на том, что описанное разнообразие имеет место только в зонах контакта этих

двух видов и обязано интровергессивной гибридизации (Панов, Иваницкий, 1975; Haffer, 1977). Первая гипотеза требует расширения диагноза вида по мере того, как появляются новые, первоначально не включенные в этот диагноз варианты. Что касается второй гипотезы, то она, основываясь на известном факте усиления изменчивости в гибридных зонах, не нуждается в привлечении дополнительных постулатов *post hoc* для объяснения вновь описываемых, ранее не наблюдавшихся вариантов окраски.

Хаффер (Haffer, 1977) предложил для описания изменчивости в зонах контакта пещанки и испанской каменки схему из 13 квазидискретных вариантов окраски гибридов, в число которых входят фенотипы «*gaddi*» и так называемая «белоспинная пещанка» (см. также Панов, Иваницкий, 1975), которые сторонниками гипотезы «морфизма» рассматриваются в качестве морф испанской каменки<sup>1</sup>.

Детальная аргументация в пользу гибридного характера этих двух фенотипов (с привлечением сравнительно-этологических данных, в том числе и результатов анализа вокализации) будет приведена в другой работе. Здесь мы коснемся лишь двух моментов, подтверждающих, как мы полагаем, нашу точку зрения.

Относя интересующие нас фенотипы к числу морф испанской каменки, Степанян (1983, стр. 153) руководствуется белым цветом их спины, который, по его мнению, имеет большую диагностическую ценность, чем все прочие признаки. Между тем, как показывают наши данные, у многих особей этого типа окраски на общем белом фоне спины часть перьев содержит большую или меньшую примесь меланина, что не отмечается у испанских каменок из тех частей ареала, в которые приток генов пещанки исключен. У двух самцов фенотипа «*gaddi*» и у двух «белоспинных пещанок», пойманных в 1985 г. в зоне контакта пещанки и испанской каменки на п-ове Мангышлак, часть перьев спины имели асимметричную окраску: бородки одной стороны пера были белыми, а другой — черными. Небольшая примесь меланина на белой спине отмечена при визуальных наблюдениях по крайней мере у четырех самцов «белоспинных пещанок» из популяций Махачкалы и Баку. Иными словами, в любой смешанной популяции пещанки и испанской каменки можно обнаружить всю гамму переходов от самцов с чисто белой спиной (или с единичными перьями, несущими меланин) до таких, у которых спина имеет узкую черную перевязь, в силу чего их с определенной натяжкой можно считать уже не испанскими каменками, а «пещанками».

Перейдем ко второму ряду аргументов, косвенно свидетельствующих в пользу гибридного происхождения фенотипа «белоспинной пещанки». Речь идет о явно прерывистом характере ее распространения вдоль западного и южного побережья Каспийского моря. Как видно из рис. 2, E, к этому фенотипу относится примерно 25—30% самцов в зоне контакта пещанки и испанской каменки в северных и восточных предгорьях Кавказского хребта. В юго-западном Прикаспии, где пещанка отсутствует, этот фенотип становится крайне редким, но при движении к востоку вновь появляется в изобилии в зоне контакта испанской каменки с пещанкой в Эльбурсе, составляя здесь до 44% от общей численности смешанной популяции.

В последнем регионе «белоспинная пещанка» в нескольких варианциях (обозначаемых Ю. Хаффером символами *IIb*, *IIc*, *IId*, *IIbd*) и свя-

<sup>1</sup> Вслед за Портенко (1954) Лоскот (1976) и Степанян (1978) не используют обще принятое имя *staparina* для обозначения типичной черногорлой вариации испанской каменки, а объединяют ее с другим фенотипом, имеющим черные бока шеи («белоспинная пещанка» по Хафферу), под общим названием *O. hispanica* var. *melanoleuca*. Последнее неудачно, поскольку обозначает одновременно два разных фенотипа и, кроме того, дублирует подвидовое название восточной формы испанской каменки. По схеме этих авторов, черногорлые испанские каменки из пределов СССР должны обозначаться как *O. hispanica melanoleuca* var. *melanoleuca*.

двух видов и обязано интровергессивной гибридизации (Панов, Иваницкий, 1975; Haffer, 1977). Первая гипотеза требует расширения диагноза вида по мере того, как появляются новые, первоначально не включенные в этот диагноз варианты. Что касается второй гипотезы, то она, основываясь на известном факте усиления изменчивости в гибридных зонах, не нуждается в привлечении дополнительных постулатов *post hoc* для объяснения вновь описываемых, ранее не наблюдавшихся вариантов окраски.

Хаффер (Haffer, 1977) предложил для описания изменчивости в зонах контакта пещанки и испанской каменки схему из 13 квазидискретных вариантов окраски гибридов, в число которых входят фенотипы «*gaddi*» и так называемая «белоспинная пещанка» (см. также Панов, Иваницкий, 1975), которые сторонниками гипотезы «морфизма» рассматриваются в качестве морф испанской каменки<sup>1</sup>.

Детальная аргументация в пользу гибридного характера этих двух фенотипов (с привлечением сравнительно-этологических данных, в том числе и результатов анализа вокализации) будет приведена в другой работе. Здесь мы коснемся лишь двух моментов, подтверждающих, как мы полагаем, нашу точку зрения.

Относя интересующие нас фенотипы к числу морф испанской каменки, Степанян (1983, стр. 153) руководствуется белым цветом их спины, который, по его мнению, имеет большую диагностическую ценность, чем все прочие признаки. Между тем, как показывают наши данные, у многих особей этого типа окраски на общем белом фоне спины часть перьев содержит большую или меньшую примесь меланина, что не отмечается у испанских каменок из тех частей ареала, в которые приток генов пещанки исключен. У двух самцов фенотипа «*gaddi*» и у двух «белоспинных пещанок», пойманных в 1985 г. в зоне контакта пещанки и испанской каменки на п-ове Мангышлак, часть перьев спины имели асимметричную окраску: бородки одной стороны пера были белыми, а другой — черными. Небольшая примесь меланина на белой спине отмечена при визуальных наблюдениях по крайней мере у четырех самцов «белоспинных пещанок» из популяций Махачкалы и Баку. Иными словами, в любой смешанной популяции пещанки и испанской каменки можно обнаружить всю гамму переходов от самцов с чисто белой спиной (или с единичными перьями, несущими меланин) до таких, у которых спина имеет узкую черную перевязь, в силу чего их с определенной натяжкой можно считать уже не испанскими каменками, а «пещанками».

Перейдем ко второму ряду аргументов, косвенно свидетельствующих в пользу гибридного происхождения фенотипа «белоспинной пещанки». Речь идет о явно прерывистом характере ее распространения вдоль западного и южного побережья Каспийского моря. Как видно из рис. 2, E, к этому фенотипу относится примерно 25—30% самцов в зоне контакта пещанки и испанской каменки в северных и восточных предгорьях Кавказского хребта. В юго-западном Прикаспии, где пещанка отсутствует, этот фенотип становится крайне редким, но при движении к востоку вновь появляется в изобилии в зоне контакта испанской каменки с пещанкой в Эльбурсе, составляя здесь до 44% от общей численности смешанной популяции.

В последнем регионе «белоспинная пещанка» в нескольких вариациях (обозначаемых Ю. Хаффером символами *IIb*, *IIc*, *IId*, *IIbd*) и свя-

<sup>1</sup> Вслед за Портенко (1954) Лоскот (1976) и Степанян (1978) не используют общеупринятое имя *staparina* для обозначения типичной черногорлой вариации испанской каменки, а объединяют ее с другим фенотипом, имеющим черные бока шеи («белоспинная пещанка» по Хафферу), под общим названием *O. hispanica* var. *melanoleuca*. Последнее неудачно, поскольку обозначает одновременно два разных фенотипа и, кроме того, дублирует подвидовое название восточной формы испанской каменки. По схеме этих авторов, черногорлые испанские каменки из пределов СССР должны обозначаться как *O. hispanica melanoleuca* var. *melanoleuca*.

занных, как мы полагаем, непрерывным рядом количественных изменений) явно преобладает над всеми прочими фенотипами, в том числе над исходными фенотипами *pleschanka*, *hispanica stapazina* и *hispanica aurita* (Haffer, 1977, p. 25, fig. 7).

Исходя из этого обстоятельства, нетрудно предположить, что особи данного (гибридного, как мы считаем) фенотипа будут расселяться в прилежащие районы, в частности, в западный Копетдаг.

Действительно, самцы этого типа окраски отмечались в окрестностях пос. Кара-Кала (Л. С. Степанян, Е. Н. Степанян, 1972; Лоскот, 1983) и далее к западу — у пос. Геок-Тепе (наши данные), у Гермаба, Ванновского и у перевала Гоудан (Мищенко, 1983; Лоскот, 1983). На этом

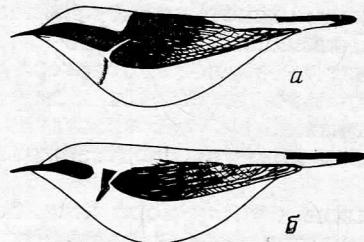


Рис. 3. Некоторые варианты фенотипов самцов из гибридной популяции п-ова Мангышлак (см. текст)

основании два последних автора расширяют ареал испанской каменки до центрального Копетдага (примерно до Ашхабада), что, на наш взгляд, совершенно неверно. Как убедительно показал Ю. Хаффер, крайним пределом распространения этого вида к востоку является зона его парapatрии и гибридизации с плещанкой в центральной части хребта Эльбурс. Этот автор не обнаружил ни одного экземпляра морфы *stapazina* или *aurita* (которые и ограничивают весь спектр внутривидовой изменчивости испанской каменки при строгом понимании границ этого вида) к востоку от долины Зам-Руд на долготе Тегерана (Haffer, 1977, p. 25).

Резкое повышение изменчивости во всех изученных к настоящему времени зонах контакта плещанки и испанской каменки по сравнению с аллопатрическими популяциями этих видов обязано более или менее свободной комбинаторике признаков, используемых для диагностики данных форм. Возникающие при этом комбинации признаков могут быть подразделены на конечное число типов, однако внутри каждого из них удается описать множество вариантов, обязанных разному количественному проявлению того или иного признака.

При этом один признак может в разной степени проявляться на фоне другого, как, например, в разобранном выше случае с окраской спины: черные перья (характеризующие фенотип и, по всей видимости, генотип плещанки) зачастую в небольшом числе представлены на общем белом фоне спины (диагностический признак испанской каменки). Интересно, что в гибридных популяциях изредка нарушается и правило альтернативного наследования окраски горла (белой или черной), наблюдаемое в чистых популяциях испанской каменки и в аллопатрических по отношению к ним популяциях плещанки. Экземпляр, в известном смысле промежуточный по окраске горла, известен из зоны контакта и гибридизации плещанки и испанской каменки в северном Иране (Sarudny, Hägms, 1926). На рис. 3 изображены два других самца подобного типа из гибридной популяции п-ова Мангышлак, один из которых (позиция *a*) добыт нами из пары 4.VI 1985 близ пос. Куйбышев.

Присутствие в гибридных популяциях такого рода аберрантных особей и множества других более обычных вариантов промежуточной окраски (фенотипы «*transfuga*», «*libysca*» и т. д.) сильно затрудняет попытки объяснить наблюдаемое здесь разнообразие гипотезой о множественности дискретных морф как изначального свойства одного или обоих кон-

тактирующих видов. Авторы, апеллирующие к таким объяснениям, вынуждены приписывать интересующим их популяциям такие уникальные свойства, которые отсутствуют как у других видов данного таксона (в данном случае — семейства Turididae и воробьинообразных вообще), так и у прочих аллопатрических популяций рассматриваемых видов. Между тем гипотеза гибридизации легко объясняет такое локальное увеличение индивидуальной изменчивости без дополнительных допущений. Едва ли можно сомневаться о том, что именно гибридизация имеет место в зонах вторичного контакта пlesenки и испанской каменки.

## ЛИТЕРАТУРА

- Зарудный Н. А.**, 1896. Орнитологическая фауна Закаспийского края. Материалы к знанию фауны и флоры Российской Империи, отд. зоол., 2. М., 1—555.
- Лоскот В. М.**, 1976. О систематическом положении черноголовой каменки и пlesenки *Oenanthe hispanica* (L.) и *Oenanthe pleschanka* (Lepech.). — Сб. Тр. Зоол. муз., Киев, 36, 84—89.— 1983. Биология восточной черноголовой каменки *Oenanthe hispanica melanoleuca* (Guld.) в СССР.— Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 116, 79—107.
- Мищенко Ю. В.**, 1983. Новые материалы по орнитофауне Копетдага.— Вестн. зоол., 5, 87—88.
- Панов Е. Н., Иваницкий В. В.**, 1975. Эволюционные и таксономические взаимоотношения между черноголовой каменкой *Oenanthe hispanica* и каменкой-пlesenкой *O. pleschanka*.— Зоол. ж., 54, 12, 1860—1872.
- Портенко Л. А.**, 1954. Род *Oenanthe* Vieillot. Птицы СССР, 3. Л., 158—173.
- Степанян Л. С.**, 1978. Состав и распределение птиц фауны СССР. Воробьинообразные Passeriformes. М.: Наука, 1—391.— 1983. Надвиды и виды-двойники в авифауне СССР. М.: Наука, 1—293.
- Степанян Л. С., Степанян Е. Н.**, 1972. Материалы к орнитологической фауне западного Копетдага.— В кн.: Фауна и экология животных. М.: Изд. МГПИ им. Ленина, 193—213.
- Haffer J.**, 1977. Secondary contact zones of birds in northern Iran.— Bonn. Zool. Monogr., 10, 1—64.
- Panov E. N.**, 1974. Die Steinschmätzer der nördlichen Paläarktis. Gattung *Oenanthe*.— Die Neue-Brehm Bucherei, 482, 1—128.
- Sarudny N., Härms M.**, 1926. Bemerkungen über einige Vögel Persiens, IV. Gattung *Oenanthe* Vieill.— J. Ornithol., 74, 1, 1—52.

ИЭМЭЖ АН СССР (Москва)

Поступила в редакцию  
16 сентября 1985 г.

## NEW DATA ON HYBRIDIZATION OF *OENANTHE PLESCHANKA* AND *O. HISPANICA*

E. N. PANOV

Institute of Animal Evolutionary Morphology and Ecology,  
USSR Academy of Sciences (Moscow)

### Summary

To ascertain the details of the distribution and the peculiarities of the interrelations between *Oenanthe pleschanka* and *O. hispanica* on the western coast of the Caspian Sea, a survey was performed of the piedmont areas in the vicinities of Makhach-Kala, Derbent and Baku. Mixed populations of both species were found in the 1<sup>st</sup> and 3<sup>rd</sup> areas, while in the 2<sup>nd</sup> area a small *O. hispanica* population was found. The *O. pleschanka* and *O. hispanica* extensively hybridize in areas of joint habitation. The ratio in the number of phenotypically pure males of *O. pleschanka*, *O. hispanica* and of males intermediate in coloration patterns is 61.8 : 5.9 : 32.3 in the Makhach-Kala vicinity and 31.4 : 20.0 : 48.6 in the Baku area (Gobustan settlement). Hybrid males are not inferior to phenotypically pure ones in getting females. A discussion is presented on the routes of back-and-forth dispersion in the Caucasian Isthmus for the species studied as well as on the peculiar features of the localization of hybrid populations. A point of view debated in this article is that a number of phenotypes considered earlier as *O. hispanica* morphs actually owe their origin to introgressive hybridization of the species with *O. pleschanka*. Data are presented on formerly undescribed new phenotypes from hybrid populations.