

Ботробиионты — обитатели нор грызунов — включают 4 вида [2]. Все они были собраны либо ранней весной, либо поздней осенью. Это свидетельствует о том, что водолюбы используют норы как укрытие на зиму.

Группа нидиколов — обитателей птичьих гнезд — включает 5 видов водолюбов, найденных в покинутых гнездах [3, 4]. Собраны эти виды были в мае — июле, что практически исключает укрытие. Вероятнее всего, в гнездах жуки нашли себе пищу, так как все обнаруженные виды либо детрито-копробиионты, либо копробиионты.

Таким образом, на территории Беларуси среди водолюбов по числу видов и родов доминируют гидрофильные формы. Самыми многочисленными группами являются стагнофилы, детрито-копробиионты, детритобиионты, включающие в себя более 100 видов. К ним относятся в основном водолюбы родов *Helophorus* и *Sergus*, которые доминируют в фауне Беларуси. Самыми малочисленными группами являются реофилы и мицетофаги.

1. Д у б к о в Г. С. // Фауна и экология жесткокрылых Белоруссии. 1991. С. 132.
2. М я д з в е д з е у С. І., Ч ы к і л е ў с к а я І. В. // Весці АН БССР. Сер. біял. навук. 1968. № 3. С. 91.
3. Р ы н д е в и ч С. К. // Фауна и экология жесткокрылых Белоруссии. 1991. С. 212.
4. Р ы н д е в и ч С. К. // Вестн. Белорус. ун-та. Сер. 2. 1992. № 1. С. 73.
5. Я к о б с о н Г. Г. Жуки России и Западной Европы. Спб. 1905. С. 824.
6. Я х о н т о в В. В. Экология насекомых. М., 1969. С. 488.
7. M a z u r o w a G., M a z u r E. // Sprowoz. kom. fiziograf. PAU. Krakow, 1939. T. 72. S. 463.
8. S m e t a n a A. // Mem. Entomol. Soc. Can. 1988. P. 316.

УДК 598.829

В. В. ГРИЧИК

ОСОБЕННОСТИ ПОЛИМОРФИЗМА И ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СТАТУС ЗЕЛЕНОГОЛОВЫХ ФОРМ ЖЕЛТОЙ ТРЯСОГУЗКИ (*Motacilla flava* L.). 1

Feather colouration variability of so-called «Yellow-fronted Wagtail» *Motacilla flava lutea* Gm. was analysed. Its close relation to grey-headed *M. f. beema* and the absence of data on mutual reproductive isolation of these two races do not allow to consider the race *lutea* as a distinct species.

Обширный и чрезвычайно сложный по составу комплекс *Motacilla flava* — желтая трясогузка — в числе прочих включает три формы, отличающиеся интенсивным желтым пигментированием оперения головы у самцов: *M. f. flavissima* Sund. (Британские о-ва), *M. f. lutea* Gm. (Нижнее Поволжье, Южный Урал, Северный Казахстан) и *M. f. taivana* Swinh. (юг Якутии, Магаданская обл., север Хабаровского края и о. Сахалин). Благодаря доминированию желтого пигмента в бородках перьев окраска верха головы у самцов этих форм (а у *M. f. taivana* — и у самок) бывает желтой либо зеленой, а надглазничная полоса («бровь»), как правило, желтая. Эти бросающиеся в глаза особенности фенотипа перечисленных форм неоднократно оказывали определяющее влияние на оценку их таксономического статуса.

Первоначально описанные как самостоятельные виды, позже эти формы были включены в состав единого видового комплекса *Motacilla flava* [1]. Впоследствии, однако, лишь часть систематиков приняла эту точку зрения [2, 3, 4], прочие же настаивали на специфичности рассматриваемой группировки, отделяя ее от *Motacilla flava*. При этом мнения последних разделились: одни [5—9] объединяли все три зеленоголовые формы под одним биномиальным названием *Motacilla lutea*, рассматривая их в качестве подвидов; другие [10, 11] признавали видовую самостоятельность формы *lutea* (с подвидом *flavissima*), а *taivana* считали подвидом *M. flava*; наконец, третьи предлагали считать и *lutea*, и *taivana* самостоятельными видами [12, 13]. Совершенно особое мнение высказал Г. Гроте [14], утверждая, что форма *lutea* — всего лишь мутация, возникающая время от времени в популяциях обычных сероголовых

птиц. Даже за почти сплошь зеленоголовыми популяциями нижнего Поволжья Гроде не признавал статуса самостоятельного подвида, объясняя их своеобразие повышенной частотой проявления данной мутации. Сходную точку зрения высказал в одной из своих работ и В. Е. Береговой [15].

Следует заметить, что выяснение статуса зеленоголовых форм существенно осложнено неполнотой данных об их распространении и репродуктивных взаимоотношениях с сероголовыми формами. Последний аспект в отношении *lutca* не может быть исследован путем прямых наблюдений в природе, так как самки этой формы и пространственно контактирующей с ней сероголовой *M. f. beema* Syk. практически неразличимы.

В основу настоящей публикации положены результаты обработки серий выборок по желтой трясогузке, хранящихся в фондовых коллекциях ряда музеев (Зоологического института Российской Академии наук (Санкт-Петербург); Зоологического музея МГУ; Института зоологии АН Украины (Киев); зоологических музеев Белорусского государственного (Минск), Киевского и Харьковского университетов), а также собственные полевые наблюдения и сборы.

Результаты и их обсуждение

Изучение географического распределения признака, определяющего общую специфику названного фенотипа — доминирование желтого пигмента в оперении головы, — позволило установить, что распространение этого варианта не ограничено ареалами популяций перечисленных форм. Об этом свидетельствуют, в частности, музейные экземпляры птиц с густо-зеленым оперением верха головы из Гомельской области Беларуси (Зоомузей БГУ), Смоленской области (Зоомузей МГУ, № 24655) и даже с севера Архангельской области (Зоомузей МГУ, № 5484). Перечисленные экземпляры добыты далеко за пределами ареалов зеленоголовых форм и не могут считаться свидетельствами дальних залетов, поскольку по окраске остального оперения, размерам тела и пластическим признакам не отличаются от птиц местных популяций, вместе с которыми и были добыты. Эти факты, на наш взгляд, дают основание объяснять как аналогичные перечисленным проявления редкого, но собственного местного популяциям фенотипа, так и известные случаи наблюдений зеленоголовых птиц (в том числе и на гнездовании) в Западной Европе и Финляндии [16, 17, 18].

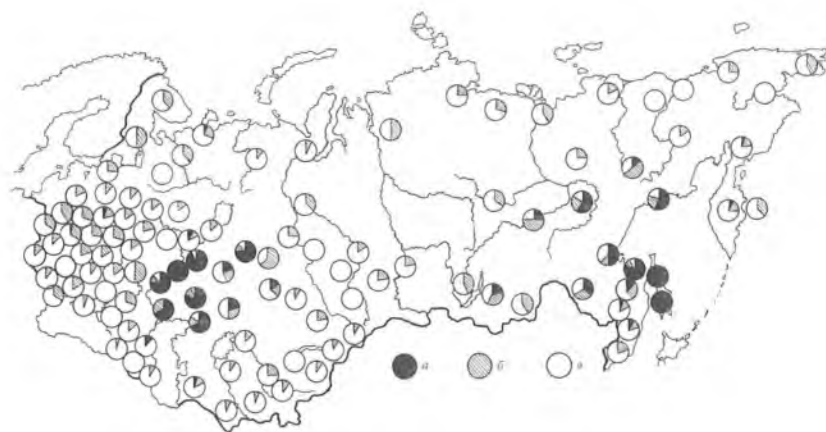


Рис. 1. Распределение фенотипов в изученных выборках желтой трясогузки: а — зеленоголовые фенотипы; б — вкрапления отдельных зеленых перышек в оперении головы; в — сероголовые и черноголовые фенотипы

Кроме того, практически по всему ареалу желтых трясогузок встречается менее выраженный вариант проявления желтого пигмента — вкрапление отдельных зеленых перышек среди в целом серого или черного оперения головы. В некоторых выборках доля таких птиц достигает 40 % (рис. 1). Вопреки мнению Л. С. Степаняна [13],

достаточно равномерное распределение этого варианта по всему ареалу противоречит объяснению данного явления гибридизацией и интрогрессией генов.

В выборках взрослых самцов формы *lutea* из любой части ее ареала встречаются три дискретных фенотипа: 1) со сплошь светло-зеленым верхом головы; 2) с желтым лбом и светло-зеленым теменем; 3) со сплошь желтым верхом головы. У восточной же зеленоголовой формы *taivana* картина изменчивости несколько иная. Здесь выделяются два фенотипа: 1) сплошь темно-зеленый верх головы; 2) серый лоб, темно-зеленое темя. Последний вариант впервые описан по экземплярам с острова Сахалин [19], но, как свидетельствуют коллекционные фонды, он нередок и в выборках из Якутии и Хабаровского края. Наконец, британская форма *flavissima*, насколько можно судить по изученному материалу, представлена одним фенотипом — с характерной желтовато-зеленой окраской оперения верха головы у самцов без каких-либо дискретных отклонений.

Основные стандартные промеры самцов *M. f. lutea* и *M. f. beata* из разных частей ареала

Происхождение выборки	Количество экземпляров	$\bar{x} \pm \sigma$ (в знаменател. — крайние варианты, мм)			
		Длина			
		крыла	хвоста	клюва от оперения лба	заднего когтя
<i>M. f. lutea</i> : Саратовская, Волгоградская обл.	14	$80,93 \pm 1,34$ 79—83	$66,85 \pm 2,36$ 63—70	$11,92 \pm 0,51$ 11—12,7	$9,29 \pm 0,94$ 8—11
Самарская, Оренбургская, Челябинская обл., Башкирия	35	$81,47 \pm 1,54$ 79—84	$66,52 \pm 2,09$ 60—69	$12,00 \pm 0,62$ 10,7—13,2	$9,83 \pm 0,87$ 8—11,5
<i>M. f. beata</i> : Оренбургская, Челябинская обл., Башкирия	37	$79,69 \pm 1,89$ 75,5—83	$64,61 \pm 2,56$ 59—70	$11,66 \pm 0,61$ 10,3—12,8	$9,53 \pm 0,95$ 8—12
Омская, Новосибирская, Томская обл.	19	$79,66 \pm 1,97$ 76—84	$66,33 \pm 2,73$ 63—69	$11,34 \pm 0,65$ 10,2—13	$9,23 \pm 1,37$ 7,8—11
Красноярский край	22	$79,16 \pm 1,91$ 75,5—83	$62,75 \pm 3,40$ 57—72	$11,16 \pm 0,41$ 10,2—11,8	$9,14 \pm 0,81$ 8—11

А. И. Иванов [5], считавший *lutea*, *flavissima* и *taivana* подвидами отдельного, на его взгляд, очень древнего вида, в качестве решающего аргумента в пользу своей точки зрения назвал якобы имеющий место у самцов *lutea* сложный порядок смены различающихся возрастных нарядов, а также сходство оперения самцов *flavissima* и *taivana* с «первым брачным нарядом» *lutea*. Именно в качестве возрастных нарядов и рассматривал А. И. Иванов перечисленные выше варианты окраски самцов формы *lutea*. По его схеме, первый вариант — самцы в первом брачном наряде, второй вариант — птицы в возрасте 2—3 лет, а третий — «очень старые самцы». Однако какие-либо обоснования предложенной схемы отсутствуют. Если принять эту точку зрения, приходится признать форму *lutea* единственным представителем семейства Motacillidae со столь сложной схемой возрастных нарядов, так как у всех прочих трясогузковых первый брачный наряд не отличается от последующих.

Для проверки правильности этой схемы проанализировано распределение названных фенотипов по коллекционным выборкам. По перечисленным вариантам 122 экземпляра самцов *lutea* распределились следующим образом:

1-й вариант (сплошь зеленый верх головы) — 20,5 %; 2-й (желтый лоб, зеленое темя) — 54,1; 3-й вариант (сплошь желтый верх головы) — 25,4 %.

Даже если допустить вероятность некоторой ошибки, обусловленной избирательным коллектированием хорошо заметной в природе формы со сплошь желтой головой (3-й вариант), приходится признать, что, в трактовке А. И. Иванова, особей (самцов) в возрасте двух и более лет в популяциях должно быть минимум в три раза больше, чем птиц первого года размножения. Такая ситуация, однако, в корне противоречит известным демографическим данным о возрастном составе популяций у воробьиных.

В действительности же перечисленные типы окраски *lutea* следует считать лишь вариантами полиморфизма, имеющими к тому же полный ряд аналогов с соседней формой *M. f. beema* Syk. У последней четко различаются три типа окраски оперения головы: 1) лоб и темя сплошь светло-серые; 2) лоб белый, темя серое; 3) лоб и темя сплошь белые, иногда с редкими серыми перышками. Типы окраски головы обеих форм (*lutea* и *beema*) определяются степенью развития и характером распределения черного и желтого меланинов в оперении головы [20]. Так, у формы *lutea* при отсутствии черного пигмента и наличии желтого перо имеет сплошь желтую окраску. Когда бородки первого порядка окрашены желтым пигментом, а бородки второго на дистальных участках — черным, лоб и темя выглядят сплошь светло-зелеными. Если же черный пигмент присутствует в оперении темени и отсутствует в оперении лба, то лоб выглядит желтым, а темя — зеленым. Аналогичные варианты распределения черного пигмента при отсутствии желтого дают соответствующие перечисленные типы окраски *M. f. beema*. Желтый пигмент определяет также и желтую окраску надглазничной полосы: практически у всех *M. f. beema* имеется хорошо выраженная широкая белая надглазничная полоса, а у формы *lutea* она столь же хорошо выражена, но всегда ярко-желтая.

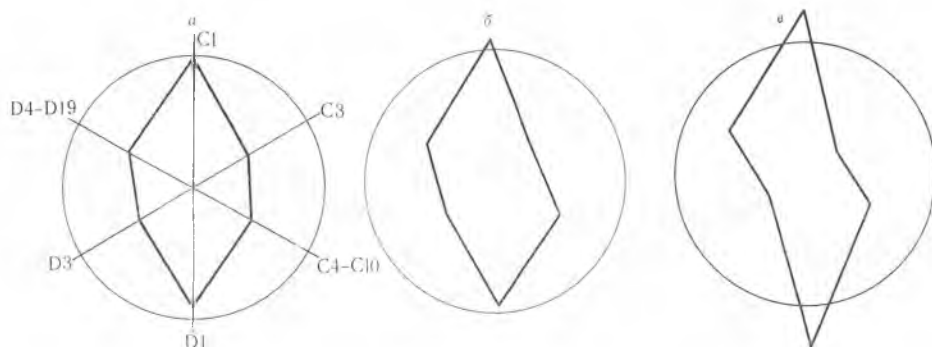


Рис. 2. Распределение вариаций рисунка 4-й пары рулевых перьев в популяциях *M. f. lutea* и *M. f. beema*. Радиус круга равен частоте 50 %:
 а — *M. f. lutea* (n = 104); б — *M. f. beema* (Европейская часть ареала, Западный Казахстан, n = 56); в — *M. f. beema* (Западная Сибирь, n = 62).

Сопоставление выборок *beema* и *lutea* выявляет их чрезвычайное сходство по размерам и пластическим признакам (табл.). Самки этих двух форм практически неразличимы (отличия, указанные Л. А. Портенко [7], практически неуловимы). Кроме того, обращает на себя внимание большое сходство фенетического состава выборок *beema* и *lutea* по признакам рисунка четвертой пары рулевых перьев (рис. 2, маркировка фонов согласно ранее опубликованному каталогу [21]). Интересно, что при сравнении диаграмм фенетического состава популяций *beema* из областей, смежных с основным ареалом формы *lutea* (Поволжье, Оренбургская обл., Башкирия, Северный Казахстан), с выборками того же подвида из Западной Сибири разница выглядит более значительной, чем между выборками *beema* и *lutea* из близлежащих районов.

В. Е. Береговой [3, 22], исследовав окраску оперения головы *lutea* и особей близких ей сероголовых популяций, предположил, что особи *lutea* с зеленой головой и птицы с белесой головой являются продуктами гибридизации «нормальных» сероголовых и «чистых» желтоголовых птиц. При всей четкости приведенных этим автором генетических вы-

кладок его выводам противоречит тот факт, что белоголовый фенотип желтых трясогузок встречается и далеко за пределами ареала формы *lutea* и наибольшей частоты (близкой к 100 %) достигает в Центральной Азии, где желтоголовые фенотипы, насколько известно, полностью отсутствуют.

Решая вопрос о таксономическом статусе формы *lutea*, нужно иметь в виду сведения о ее совместном гнездовании в одних биотопах с сероголовыми птицами [23, 24]. Правда, имеются данные и о фрагментарных случаях частичной биотопической разобщенности этих форм на уровне различий в предпочитаемых формах микрорельефа [25]. Подобные наблюдения, однако, могут объясняться и достаточно случайными причинами, например разбивкой на пары и гнездованием на ограниченной территории однородной в фенотипическом отношении стайки возвратившихся с зимовки птиц при последующем заселении смежных участков птицами иного фенотипа.

Таким образом, можно определенно утверждать, что объективные данные о репродуктивной изолированности формы *lutea* и соседних с ней популяций сероголовых *M. f. beema* отсутствуют. Высокая концентрация желтого пигмента в оперении головы самцов — единственный отличительный признак *lutea*, еще не дающий оснований считать ее самостоятельным видом.

Решение же вопроса о подвидовом статусе этой формы невозможно без определенных оговорок. На большей части своего достаточно обширного ареала особи фенотипа *lutea* встречаются вместе с сероголовыми и черноголовыми подвидами (в первую очередь *M. f. beema* и *M. f. melanopogrisea*). Но существует и область, населенная относительно «чистыми» популяциями (более 75 % фенотипов *lutea* от общего количества птиц в выборках). Она охватывает Нижнее Поволжье (на север до Самарской обл.), Уральскую и Гурьевскую области Казахстана. Формально это позволяет трактовать популяции очерченной территории в качестве отдельного подвида *M. f. lutea*, условно относя к нему и особой зеленоголового фенотипа из смежных частей ареала (Южного Урала, Оренбургской обл., Северного Казахстана). Подобная ситуация, однако, не совсем вписывается в принятую на сегодняшний день концепцию подвида у птиц; в комплексе форм желтых трясогузок эта проблема не исчерпывается данным примером и отчасти объясняется сложным характером полиморфизма в этой группе.

1. Hartert E. Die Vögel der paläarktischen Fauna. Berlin; Friedl., 1910. Bd. 1.
2. Деметрьев Г. П. Полный определитель птиц СССР: В 5 т. Т. 4: Воробьиные. М.; Л., 1937.
3. Береговой В. Е. // Экология. 1970. № 6. С. 102.
4. Vaugie C. The birds of the palearctic fauna: Passeriformes. London, 1959.
5. Иванов А. И. // Докл. АН СССР. 1935. Т. 3 (8). № 6 (66). С. 277.
6. Птицы Советского Союза: В 6 т. М., 1954. Т. 5. С. 594.
7. Портенко Л. А. Птицы СССР: В 4 ч. М.; Л., 1960. Ч. 4.
8. Domaniowski J. // Ann. Mus. Zool. Polon. V. 4. № 2. 1925. S. 85.
9. Sushkin P. P. // Proc. Boston Soc. Nat. Hist. V. 38. 1925. P. 1.
10. Воробьев К. А. Птицы Якутии. М., 1963.
11. Кишинский А. А., Лобков Е. Г. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 5. С. 11.
12. Бабенко В. Г. // Научн. докл. высш. шк. Биол. науки. 1981. № 3. С. 42.
13. Степанян Л. С. Надвиды и виды-двойники в авифауне СССР. М., 1983.
14. Grote H. // Orn. Monatsb. 1937. V. 45. S. 162.
15. Береговой В. Е. // Журнал общ. биол. 1967. Т. 28. № 1. С. 23.
16. Antikainen E., Sovvari V.-M. // Ornis fenn. 1985. V. 62. P. 108.
17. Tenon R. // Ornis fenn. 1956. V. 33. P. 74.
18. Vapintre J. // Veldornitol. tijdschr. 1986. V. 9. № 2. P. 52.
19. Степанян Л. С. // Фауна и экология животных. М., 1974. С. 148.
20. Бахтадзе Г. Б. Распределение пигментов в перьях желтых трясогузок и окраска их оперения. // Деп. ВИНТИ. 1987. № 1920—В87.
21. Гричико В. В. // Вестн. БГУ. Сер. 2. 1992. № 2. С. 2.
22. Береговой В. Е. Феногеография внутривидового полиморфизма животных. Новосибирск, 1974.
23. Воронцов Е. М. Птицы Камского Приуралья. Горький, 1949.
24. Птицы Казахстана: В 5 т. Алма-Ата, 1970. Т. 3. С. 335.
25. Бахтадзе Г. Б., Казаков Б. А. // Вестн. зоологии. 1985. № 5. С. 55.