

УДК 598.296.4

СОСТАВ ПАР, БИОТОПИЧЕСКИЕ ПРЕДПОЧТЕНИЯ И ОТНОСИТЕЛЬНАЯ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ ПТИЦ В ГИБРИДНОЙ ПОПУЛЯЦИИ ОБЫКНОВЕННОЙ (*EMBERIZA CITRINELLA*) И БЕЛОШАПОЧНОЙ (*EMBERIZA LEUCOCEPHALOS*) ОВСЯНОК (PASSERIFORMES, EMBERIZIDAE) НА АЛТАЕ

© 2021 г. А. С. Рубцов*

Государственный Дарвиновский музей, Москва, 117292 Россия

*e-mail: alexrub@darwinmuseum.ru

Поступила в редакцию 27.07.2020 г.

После доработки 28.10.2020 г.

Принята к публикации 29.10.2020 г.

Взаимоотношения обыкновенной (*Emberiza citrinella*) и белошапочной (*Emberiza leucocephalos*) овсянок представляют собой достаточно редкий случай массовой гибридизации в широкой зоне симпатрии. С целью выявления возможных механизмов пре- и посткопуляционной изоляции у этих видов с 2008 по 2019 гг. проводили мониторинг гибридной популяции на модельной территории в горном Алтае. Популяция, выбранная в качестве модельной, – единственное место в обширной зоне вторичного контакта двух видов овсянок, где наблюдается максимальный уровень гибридизации при сохранении высокой доли птиц с фенотипами обоих родительских видов в примерно равных пропорциях. За период наблюдений доля фенотипических гибридов увеличилась с 32 до 58%. При этом в популяции сохраняются механизмы прекопуляционной изоляции, что выражается в положительной ассортативности спаривания и частичной биотопической сегрегации. Гибриды наравне с особями родительских фенотипов участвуют в размножении и успешно выводят птенцов: фенотипический состав птиц, встреченных с кормом, не отличается от фенотипического состава популяции в целом. У гибридов снижена продолжительность жизни, причем это характерно также для птиц с фенотипами родительских видов со слабовыраженными признаками, указывающими на их гибридное происхождение.

Ключевые слова: гибридные зоны, птицы, изолирующие механизмы, приспособленность гибридов, Сибирь

DOI: 10.31857/S0044513421090075

Гибридные зоны нередко называют ”природными лабораториями эволюции“ (Hewitt, 1988): их исследование позволяет тестировать различные гипотезы, касающиеся путей и механизмов образования новых видов. Ключевым моментом процесса видообразования является отказ индивидов от гетероспецифического спаривания (Coine, Orr, 2004). Поэтому изучение причин гибридизации, будь то нарушение привычных местообитаний, сокращение численности или неверное запечатление облика полового партнера, помогает понять природу репродуктивной изоляции между близкими видами (Grant, Grant, 1997).

Одним из центральных постулатов биологической концепции вида является утверждение о пониженной жизнеспособности гибридов между формами околотовидового ранга. Утверждение это неизбежно возникает вследствие того, что у гибридов разрушаются коадаптированные генные

комплексы родительских форм (Майр, 1968). В качестве логического обоснования тому приводится модель Добржанского-Меллера, согласно которой в изолированных популяциях накапливаются аллели, не прошедшие тест на совместимость друг с другом (более подробное описание модели см.: Рубцов, 2015), и вероятность снижения приспособленности у потенциальных гибридов растет пропорционально квадрату времени, прошедшего с момента географической изоляции популяций (Orr, 1995). Сама модель Добржанского-Меллера проста и логична, и современные исследователи нередко приводят ее в качестве *доказательства* пониженной жизнеспособности гибридов, несмотря на то, что сами создатели модели говорили не более чем о гипотезе (Добржанский, 2010), требующей, как и любая гипотеза, эмпирической проверки. Проверка утверждения о пониженной приспособленности гибридов,

а также оценка эффективности прекопуляционных механизмов изоляции (биотопических и этнологических) являются целями данного исследования.

Среди разнообразных случаев природной гибридизации у птиц (обзоры см.: Панов, 1989; Mc-Carthy, 2006; Price, 2008) наиболее часто встречаются два крайних варианта: 1) случайная гибридизация между существенно дивергировавшими видами в широкой зоне симпатрии и 2) массовая гибридизация между сестринскими формами в узкой зоне вторичного контакта. Промежуточный тип — более или менее регулярная гибридизация в широкой зоне контакта — встречается гораздо реже. Описываемый в данной работе случай природной гибридизации относится как раз к этому, редкому, типу. Вероятно, такие случаи являются собой примеры молодых гибридных зон, ситуация в которых нестабильна и динамично развивается в направлении одного из двух выше обозначенных вариантов, чем и объясняется их относительная редкость (Price, 2008). Наши многолетние исследования фенотипического состава популяций в зоне вторичного контакта двух видов овсянок подтверждают эту точку зрения.

Зона вторичного контакта и гибридизации обыкновенной (*Emberiza citrinella*) и белошапочной (*E. leucocephalos*) овсянок простирается на 2,5 тысячи километров — от Уральских гор до оз. Байкал и продолжает расширяться за счет экспансии обыкновенной овсянки на восток, в Забайкалье (Панов и др., 2003), а белошапочной овсянки — на запад, в Прикамье (Рубцов, Тарасов, 2017). Анализ литературных источников позволяет заключить, что взаимная экспансия двух видов продолжалась на протяжении всего XX столетия. В конце XIX века западная граница ареала белошапочной овсянки проходила восточнее Омска, а зона вторичного контакта двух видов была локализована, предположительно, между северо-западными предгорьями Алтая и Кузнецким Алатау (Рубцов, Тарасов, 2017). В Иркутской обл. обыкновенная овсянка была впервые зарегистрирована в 1920-х годах и стала обычным гнездящимся видом в середине XX века (Панов и др., 2003).

В пределах современных границ зоны симпатрии можно выделить несколько частей, различающихся по характеру фенотипического состава популяций. Близ западной (восточная часть Курганской обл.) и восточной (Иркутская обл., Прибайкалье) границ зоны симпатрии оба родительских вида обычны и образуют смешанные поселения, где представлены примерно в равных пропорциях; доля фенотипических гибридов составляет 25–30% (Панов и др., 2003; Рубцов, Тарасов, 2017). В центральной части (Новосибирская и Кемеровская области, Алтайский край, Хакасия) белошапочная овсянка редка или пол-

ностью отсутствует, а доля фенотипических гибридов колеблется от 30 до 60% (Панов и др., 2003; 2007). Вероятно, подобная ситуация сформировалась в этом регионе относительно недавно. В 1967 г. в смешанной популяции овсянок Новосибирского академгородка преобладала белошапочная овсянка, а доля фенотипических гибридов не превышала 10%. Через 30 лет, в 1997 г., белошапочная овсянка здесь полностью отсутствовала, а доля фенотипических гибридов достигла 60% (Панов и др., 2003). И, наконец, на юге зоны симпатрии, в горных районах Алтая локализована “классическая” узкая гибридная зона, шириной около 150 км. “Чистые” популяции обыкновенной овсянки локализованы на северо-западе, до Семинского перевала: хотя они и находятся в пределах зоны симпатрии, доля фенотипических гибридов здесь не превышает 10–15%. На юго-востоке (Тыва и Монголия) располагается аллопатрическая часть ареала белошапочной овсянки, а ближайшая к алтайской гибридной зоне фенотипически чистая популяция находится в Чуйской степи. В центральной части этой гибридной зоны (Онгудайский р-н) оба родительских вида представлены в равных соотношениях, а доля фенотипических гибридов составляет около 50% (Панов и др., 2007).

Даже в тех районах, где доля фенотипических гибридов между двумя видами овсянок максимальна, в популяциях сохраняется довольно высокий процент особей родительских видов, не имеющих фенотипических признаков, которые бы указывали на их гибридное происхождение. Это говорит о существовании механизмов прекопуляционной изоляции, сдерживающих гибридизацию. Одним из таких механизмов является частичная биотопическая сегрегация. В горной местности белошапочная овсянка более охотно селится по разреженным листовничникам на склонах и вершинах холмов, а обыкновенная овсянка — по пойменным лесам и террасам речных долин (Панов и др., 2003). На равнине обыкновенная овсянка охотнее заселяет березово-осиновые колки и опушки леса, а белошапочная — зарастающие вырубki и гари с обилием валежника и слабым травянистым покровом (Рубцов, Тарасов, 2017).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

С целью оценки приспособленности гибридов и эффективности механизмов прекопуляционной изоляции между обыкновенной и белошапочной овсянками мною была заложена модельная территория, расположенная в Онгудайском р-не Республики Алтай недалеко от села Хабаровка (50.73° N, 86.32° E). Эта территория находится в центре алтайской гибридной зоны, где, как уже отмечалось выше, наблюдается максимальная до-

ля фенотипических гибридов при сохранении достаточно высокой численности обоих родительских видов. Такая ситуация не наблюдается более нигде на всей обширной территории зоны симпатрии двух видов овсянок. Наблюдения проводили ежегодно в период с 20 мая по 20 июня с 2008 по 2019 год. В разные годы на модельной территории, общей площадью около 0.5 км², регистрировали от 40 до 60 поющих самцов овсянок (рис. 1). Ежегодно на модельной территории при помощи GPS картировали индивидуальные участки поющих самцов, описывали их фенотип, записывали песню при помощи направленного микрофона Sennheizer K6/ME67 (“длинная пушка”) с ветрозащитой “цепелин” и цифрового рекордера Marantz PMD661 (параметры записи 16 бит, 44.1 кГц). При помощи построения сонограмм ежегодно для каждого самца на модельной территории определяли его репертуар (совокупность индивидуальных песенных вариантов; см. ниже). Для построения сонограмм использовали программу SpectraLAB V4.32 с разрешением по частоте 43.066 Гц и по времени 5.8 мс. Часть птиц отлавливали паутинными сетями фирмы Ecotone высотой 2.5 м и длиной 3 м с размером ячеек 16 мм, подманивая их на запись песни (метод звуковой ловушки). Пойманных птиц метили стандартными алюминиевыми кольцами, фотографировали, подробно описывали признаки окраски, проводили стандартные морфометрические измерения, брали кровь для генетического анализа. За период наблюдений на модельной территории было зарегистрировано 277 самцов, из них отловлено 124. В анализ по продолжительности жизни было включено 109 самцов: были отобраны только те птицы, которые были пойманы, при этом самцы, зарегистрированные на модельной территории лишь единожды в первый или последний годы наблюдений, исключены из анализа. Этот способ приводит к несколько завышенной оценке продолжительности жизни (часть птиц, которые реально прожили один год, намеренно исключались из анализа), но не должен сказываться на оценке *относительной* продолжительности жизни птиц разных фенотипов в гибридной популяции.

Обыкновенная и белошапочная овсянки сходны по размерам и пропорциям тела, но имеют резко выраженные различия в брачной окраске самцов (Панов и др., 2003). Для самцов белошапочной овсянки характерно отсутствие желтых тонов в оперении тела и наличие каштанового цвета в оперении головы (горло и бровь), у обыкновенной, наоборот, каштановый цвет отсутствует, а желтый хорошо развит. У гибридов эти признаки сочетаются независимо друг от друга, и каждый из них имеет количественную изменчивость. Для описания фенотипа у пойманных самцов использовали 3 признака окраски, каждый из

которых ранжировали по 8-балльной шкале (табл. 1), после чего каждого самца относили к одной из 8 категорий (табл. 2). Фенотипические классы “pure *citrinella*” и “semi-*citrinella*”, “pure *leucocephalos*” и “semi-*leucocephalos*” можно было различить только для пойманных птиц, поэтому при наблюдении в бинокль они были объединены в фенотипические классы *citrinella* и *leucocephalos* соответственно. Для самок овсянок характерны те же различия, что и для самцов, но выраженные в меньшей степени. При этом наличие каштанового цвета в оперении головы не является надежным признаком, поскольку не у всех самок белошапочной овсянки он присутствует. Поэтому для определения видовой принадлежности самок использовали только один признак, степень развития желтого цвета в оперении: ярко-желтый – обыкновенная овсянка, бледно-желтый – гибрид, белый – белошапочная овсянка.

Песня обыкновенной и белошапочной овсянок представляет собой короткую трель продолжительностью 2–3 с, состоящую из серии гомотипических сигналов и одной-двух конечных нот. Гомотипическую серию составляют от 6 до 15 сигналов, состоящих, в свою очередь, из одной, двух либо трех нот. В репертуаре одного самца обычно присутствуют два-три варианта песни, различающихся по форме и взаимному расположению нот в сигналах гомотипической серии. Разнообразие песенных вариантов очень велико (рис. 2), но у разных самцов нередко наблюдаются сходные, в некоторых случаях практически идентичные варианты песни (Рубцов, 2007). При этом, как показали наши исследования в модельной популяции, песенный репертуар данного конкретного самца не меняется на протяжении его жизни, а вероятность совпадения у разных самцов сразу двух и тем более трех песенных вариантов крайне мала. Совокупность индивидуальных вариантов песни в сочетании с фенотипом и наличием/отсутствием кольца позволяли безошибочно определять индивидуальную принадлежность каждого самца на модельной территории в разные годы, как для фенотипических гибридов, так и для птиц с фенотипами родительских видов.

Статистическую обработку материала проводили в программе “Statistica 10”, для сравнения выборок использовали критерии χ^2 . При оценке достоверности статистических гипотез принят уровень значимости 5%.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Изменение фенотипического состава популяции с 2010 по 2019 гг.

За 10 лет наблюдений фенотипический состав птиц, гнездящихся на модельной территории, существенным образом изменился (рис. 3): доля

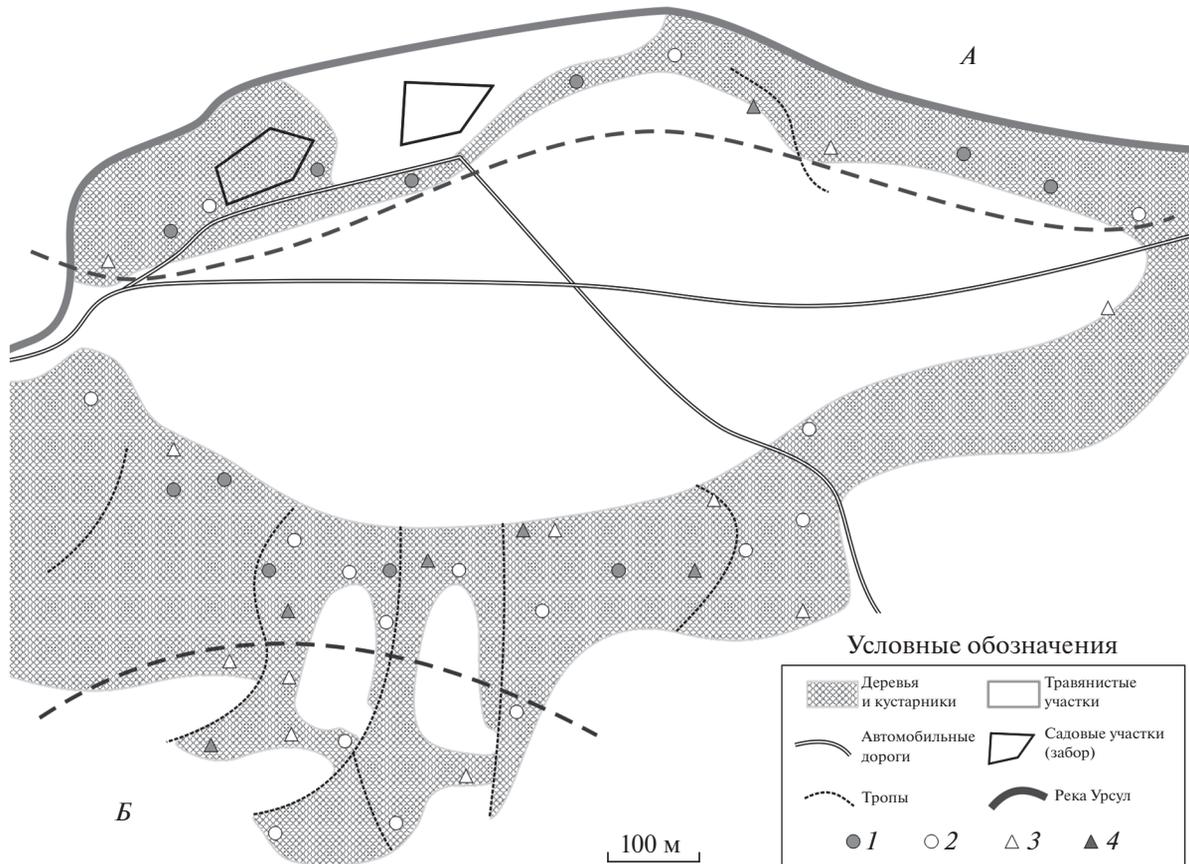


Рис. 1. Размещение поющих самцов овсянок на модельной территории в 2015 г.: 1 – обыкновенная овсянка, 2 – белошапочная овсянка, 3 – белые гибриды (white hybrid + *leucocephalus* hybrid), 4 – желтые гибриды (yellow hybrid + *citrinella* hybrid). Пунктиром обозначены зоны, выделенные для выявления биотопических предпочтений двух видов овсянок: А – пойменные леса и терраса р. Урсул, Б – лиственничники на вершинах холмов.

фенотипических гибридов увеличилась почти в 2 раза – с 32 до 58%, а доля родительских фенотипов, соответственно, сократилась; при этом соотношение обыкновенных и белошапочных овсянок осталось примерно равным (сравнение выборок 2010, 2015 и 2019 гг., фенотипические классы обыкновенная овсянка – гибриды – белошапочная овсянка: $\chi^2 = 10.6$, $df = 4$, $p = 0.03$). В фенотипическом составе самих гибридов тоже произошли существенные изменения: доля белых гибридов увеличилась с 4 до 30% (сравнение выборок 2010, 2015 и 2019 гг., фенотипические классы белые гибриды – остальные гибриды: $\chi^2 = 6.6$, $df = 2$, $p = 0.04$), в то время как соотношение остальных трех фенотипических классов гибридов существенно не изменилось. Таким образом, увеличение доли фенотипических гибридов с 30 до 60% произошло исключительно за счет увеличения числа белых гибридов.

Оценка продолжительности жизни фенотипически чистых особей и гибридов

Для выборки в целом распределение числа встреч птиц в разные годы соответствует геометрическому распределению (рис. 4). Для построения распределения из выборки были исключены птицы, встреченные в первый и последний годы наблюдений (непонятно, сколько они фактически прожили). Геометрическое распределение показывает количество совершенных попыток до наступления определенного события, происходящего с заданной вероятностью: число выстрелов до первого попадания, число подбрасываний монеты до первого выпадения “решки” и т.д. (Боровиков, Боровиков, 1998). В нашем случае “попыткой” является поиск данного самца на модельной территории в каждый последующий год наблюдений, а “событием” – его исчезновение вследствие гибели или выбора нового гнездового участка за пределами модельной территории.

Таблица 1. Описание фенотипической изменчивости гибридов обыкновенной и белошапочной овсянок: ранжирование признаков окраски (по: Рубцов, Тарасов, 2017)

Балл	Признак окраски		
	Бурый цвет на горле	Бурый цвет на брови	Желтый цвет в оперении
0	Отсутствует	Отсутствует	Ярко-желтый
1	Тонкие пятнистые усы или бурые пятна по бокам горла	Около половины перьев окологлазничного кольца бурые	Лимонно-желтый, отдельные участки (уши, лоб) светлее других
2	Тонкие, но четкие короткие усы	Окологлазничное кольцо бурое, остальное оперение брови светлое	Светло-желтый, отдельные участки (уши, лоб) практически белые
3	Тонкие длинные или короткие широкие усы	Небольшой участок оперения вокруг глаза бурый	Желтый оттенок на значительной части оперения головы
4	Широкие бурые усы смыкаются тонкой полоской на подбородке	Примерно 30–40% оперения брови бурого цвета (обычно нижняя часть рядом с глазом)	Желтый оттенок на отдельных участках головы (горло, темя)
5	Широкие бурые усы и полоса на подбородке, горло светлое	Около половины оперения брови бурого цвета	Сгиб крыла и/или каемки маховых желтые, остальное оперение белое
6	Короткое бурое горло (бурый цвет не заходит за кроющие уха)	Незначительная часть оперения брови остается светлой (обычно около лба и темени)	Желтый оттенок на сгибе крыла или на каемках маховых
7	Как у белошапочной овсянки	Бровь полностью бурая, как у белошапочной овсянки	Чисто белый, желтого цвета нигде нет

Таблица 2. Описание фенотипической изменчивости гибридов обыкновенной и белошапочной овсянок: фенотипические классы (по: Рубцов, Тарасов, 2017)

Название (обозначение) фенотипического класса		Признак окраски (баллы)		
		Бурый цвет на горле	Бурый цвет на брови	Желтый цвет в оперении
Pure <i>citrinella</i>	(CP)	0	0	0
Semi- <i>citrinella</i>	(CS)	1–2	0–2	0–2
<i>Citrinella</i>	(CT)	0–2	0–2	0–2
<i>Citrinella</i> -hybrid	(CH)	3–4	0–3	0–2
Yellow hybrid	(YH)	5–7	4–7	0–3
White hybrid	(WH)	0–3	0–3	3–7
<i>Leucocephalos</i> -hybrid	(LH)	4–5	4–5	4–7
Semi- <i>leucocephalos</i>	(LS)	6–7	6–7	4–7
Pure <i>leucocephalos</i>	(LP)	7	7	7
<i>Leucocephalos</i>	(LC)	6–7	6–7	4–7

Для анализа относительной продолжительности жизни выборку по числу встреч меченых самцов в разные годы разбили на 4 класса: 1, 2, 3 и 4 и более лет. По фенотипам самцов выборка была разбита на 5 классов: фенотипически чистые *citrinella* и *leucocephalos*, semi-*citrinella*, semi-*leucocephalos* и гибриды. После проверки на отсутствие значимых статистических различий выборки *citrinella* и *leucocephalos* были объединены в одну – “фенотипически чистые особи”, а semi-*citrinella* и semi-*leucocephalos* – в выборку “почти чистые”.

При оценке статистической значимости для увеличения мощности критерия произвели уменьшение количества степеней свободы путем объединения выборок по числу встреч птиц в разные годы. Обозначенные выше 4 класса объединены в два: 1) птицы, встреченные 1 или 2 раза и 2) птицы, встреченные 3 и более раз. Полученные результаты представлены в табл. 3. Проверка статистической значимости различий между выборками: 1) *citrinella* – *leucocephalos*: $\chi^2 = 0.21$ (df = 1), $p = 0.89$;

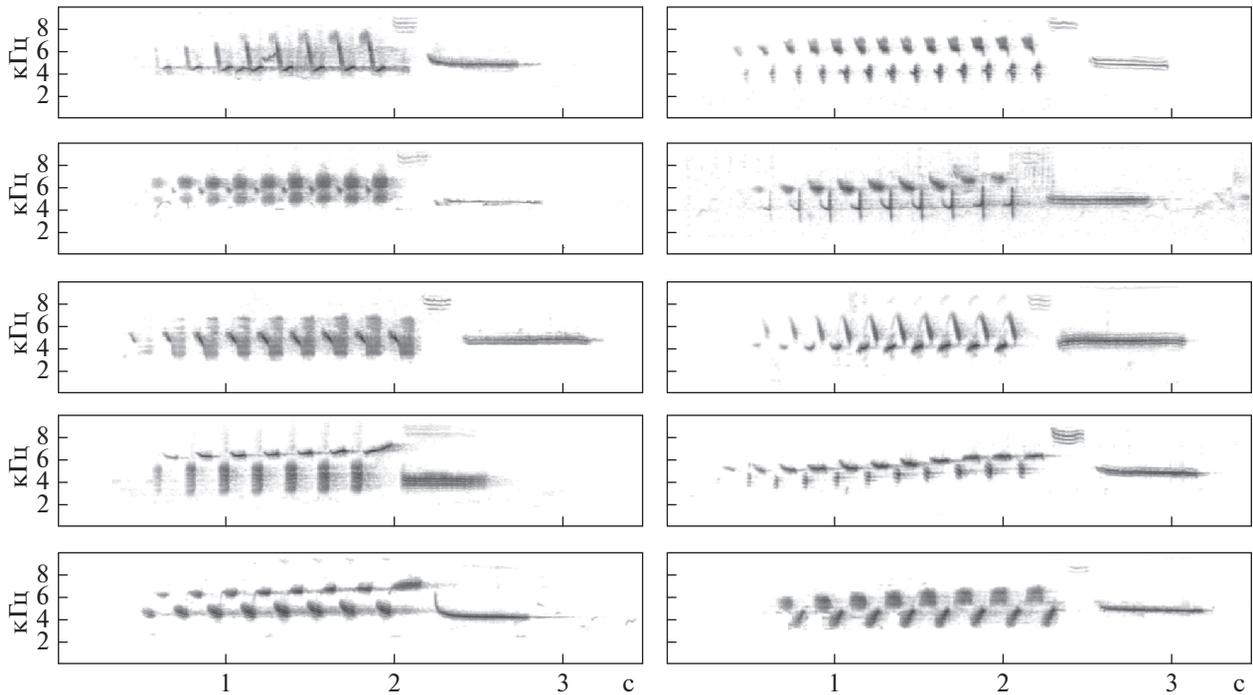


Рис. 2. Примеры индивидуальных вариантов песни из модельной гибридной популяции обыкновенной и белошапочной овсянок.

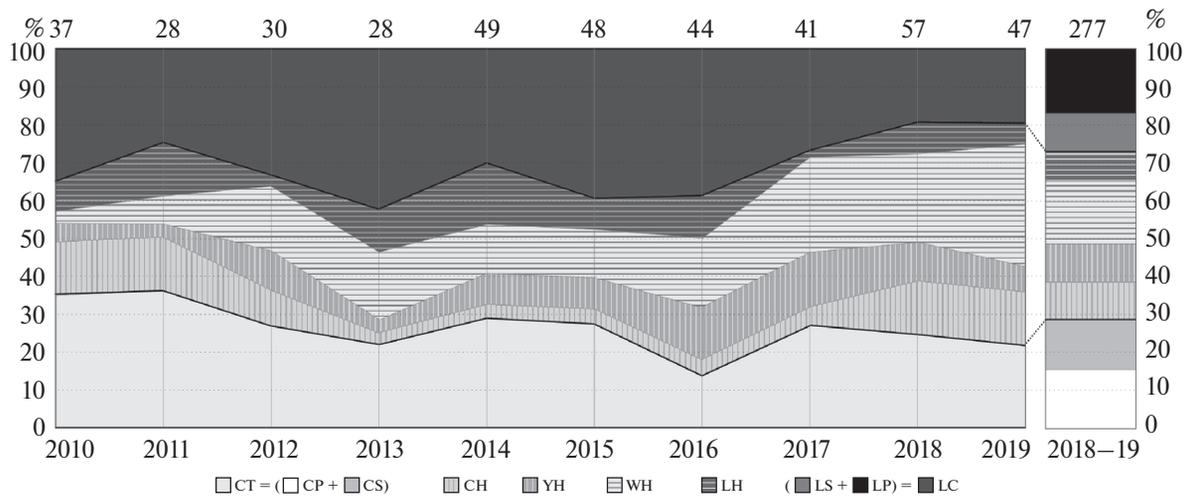


Рис. 3. Изменение фенотипического состава гнездящихся овсянок на модельной территории по годам. Числа под графиками – годы, над графиками – объем выборки по годам. Название фенотипических классов (описание см. табл. 2): CT – *citrinella*, CP – “pure *citrinella*” (обыкновенная овсянка без фенотипических признаков гибридизации), CS – “semi-*citrinella*” (обыкновенная овсянка с признаками, указывающими на гибридное происхождение), CH – *citrinella* hybrid, YH – yellow hybrid, WH – white hybrid, LH – *leucocephalos* hybrid, LC – *leucocephalos*, LP – “pure *leucocephalos*” (белошапочная овсянка без фенотипических признаков гибридизации), LS – “semi-*leucocephalos*” (белошапочная овсянка с признаками, указывающими на гибридное происхождение).

2) “чистые” – гибриды: $\chi^2 = 5.48$ ($df = 1$), $p = 0.02$;
 3) “чистые” – “почти чистые”: $\chi^2 = 6.64$ ($df = 1$), $p = 0.01$; 4) “почти чистые” – гибриды: $\chi^2 = 1.01$ ($df = 1$), $p = 0.32$. Таким образом, доля птиц, реги-

стрировавшихся более двух лет подряд, достоверно выше у фенотипически чистых, чем у гибридов, а продолжительность пребывания на модельной территории “почти чистых” меньше, чем у

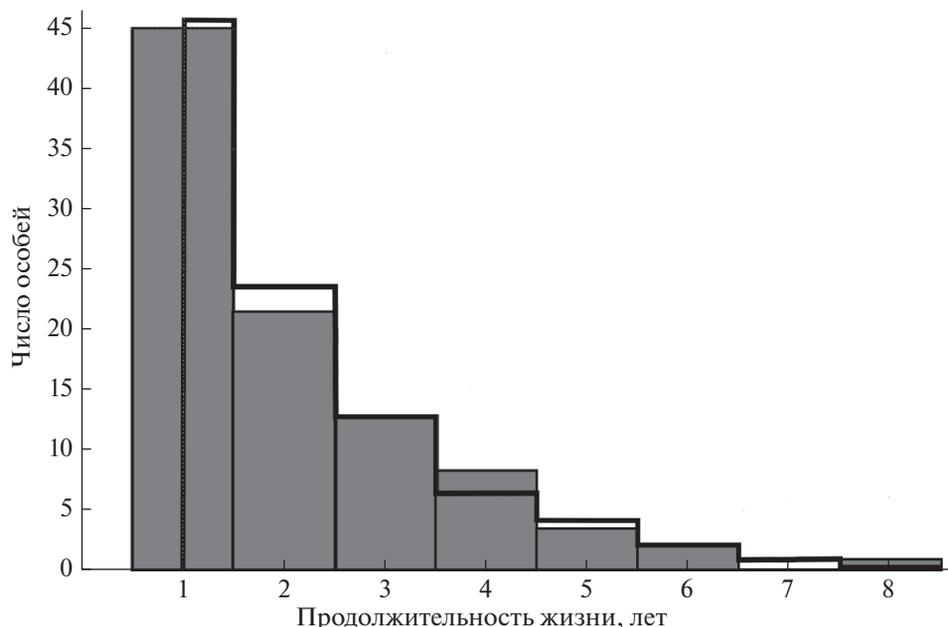


Рис. 4. Геометрическое распределение числа встреч самцов овсянок в разные годы на модельной территории. Столбцы – наблюдаемое распределение, черная линия – теоретическое распределение; параметр геометрического распределения: s (выживаемость: вероятность встречи самца на модельной территории в следующий год) = 0.534. Соответствие наблюдаемого распределения теоретическому: $\chi^2 = 0.809$, $df = 3$, $p = 0.847$ ($n = 96$).

чистых, и не отличается от гибридов. Для всех трех выборок распределение соответствует геометрическому, параметры распределений следующие: 1) “чистые”: $s = 63\%$, $x = 2.73$, $\sigma = 3.15$; 2) “почти чистые”: $s = 36\%$, $x = 1.56$, $\sigma = 0.37$; 3) гибриды: $s = 45\%$, $x = 1.83$, $\sigma = 1.60$; где s – выживаемость: вероятность возврата птицы на место гнездования в следующем году, x – средняя продолжительность жизни, σ – среднеквадратичное отклонение.

Используемый метод оценки относительной продолжительности жизни гибридов дает адекватные результаты при условии стабильности фенотипического состава популяции в разные годы. В нашем же случае доля гибридов существенно

выросла в течение периода наблюдений (см. выше), и это может привести к искажению результатов: значительная часть фенотипических гибридов была зарегистрирована в конце периода наблюдений, и эти птицы не имели возможности прожить долго. Проверим, не приводит ли изменение фенотипического состава популяции к искажению оценки относительной продолжительности жизни птиц разных фенотипических классов, воспользовавшись тем фактом, что увеличение доли гибридов произошло исключительно за счет фенотипического класса “белых гибридов”. По числу встреч самцов на модельной территории выборки “белые гибриды” ($n = 17$) и “остальные гибриды” ($n = 35$) не различаются: $\chi^2 = 0.09$

Таблица 3. Продолжительность жизни на модельной территории самцов разных фенотипических классов

Фенотипический класс	Число встреч (годы)				Всего
	1	2	3	больше 3	
Чистые	10 (27.0%)	11 (29.7%)	7 (18.9%)	9 (24.3%)	37
<i>citrinella</i>	5 (27.8%)	5 (27.8%)	5 (27.8%)	3 (16.7%)	18
<i>leucocephalos</i>	5 (26.3%)	6 (31.6%)	2 (10.5%)	6 (31.6%)	19
Почти чистые	11 (55.0%)	7 (35.0%)	1 (5.0%)	1 (5.0%)	20
<i>semi-citrinella</i>	6 (54.6%)	4 (36.4%)	1 (9.1%)	0	11
<i>semi-leucocephalos</i>	5 (55.4%)	3 (33.3%)	0	1 (11.1%)	9
Гибриды	23 (44.2%)	18 (34.6%)	6 (11.5%)	5 (9.6%)	52
Всего	44	36	14	15	109

Таблица 4. Состав пар в модельной гибридной популяции обыкновенной и белошапочной овсянок

Самец	Самка			Всего
	Желтая	Гибрид	Белая	
<i>Citrinella</i>	10 (5)	0 (2)	5 (8)	15
Гибрид	7 (9)	7 (3)	15 (16)	29
<i>Leucocephalos</i>	5 (8)	1 (3)	18 (13)	24
Всего	22	8	38	68

Примечания. Данные 2008–2019 г. В скобках – число встреч, ожидаемых при случайном формировании пар.

($df = 1$), $p = 0.77$. Таким образом, изменение фенотипического состава популяции по годам не оказывает существенного влияния на оценку относительной продолжительности жизни.

Исчезновение птицы с модельной территории может быть вызвано не только ее гибелью, но и сменой гнездового участка за пределами модельной территории, что неизбежно приводит к заниженной оценке продолжительности жизни. Логично предположить, что птицы меняют свой гнездовой участок после неудачного опыта гнездования, и, вероятно, чаще это должны делать молодые птицы, гнездящиеся впервые. Попробуем оценить вероятность смены участка на основе наших наблюдений на модельной территории. Из 277 самцов, зарегистрированных за все годы наблюдений, 111 птиц были встречены два или более года подряд. Большинство из них возвращались на свои прежние гнездовые участки; только 8 птиц (7.2%) выбрали новый гнездовой участок вдали от прошлогоднего, оставаясь при этом в пределах модельной территории. Из этих 8 птиц 5 встречались более двух лет подряд, из них 3 сменили свои гнездовые участки на 2-й год после появления на модельной территории, а две другие птицы меняли гнездовые участки несколько раз. Эти данные согласуются с нашим предположением: во-первых, доля птиц, меняющих свои гнездовые участки, относительно невелика (менее 10%), во-вторых, те птицы, которые меняли свои гнездовые участки, делали это либо после первого опыта гнездования, либо несколько раз в течение своей жизни.

Биотопическая сегрегация

Модельная территория расположена среди лесостепного ландшафта, на пологом холмистом склоне горы северной экспозиции. Склоны холмов южной экспозиции представляют собой участки степи, покрытые низкорослой травянистой растительностью суккулентного типа. На склонах северной экспозиции произрастают светлые разреженные леса, образованные лиственницей и

густым подлеском из кустарников караганы (акации). У подножий холмов опушки лиственничников образованы высокими (более 2.5 м) кустами караганы, черемухой и густой травянистой растительностью лугового типа. На вершинах холмов кустарники ниже, до 1.5 м высотой, помимо караганы встречаются спирея и кизильник. В пойме р. Урсул произрастают береза, черемуха, отдельные лиственницы, склоны террасы покрыты высокими кустами караганы и травянистой растительностью лугового типа (преимущественно злаки).

Для выявления биотопических предпочтений овсянок в пределах модельной территории были выбраны наиболее различающиеся местообитания: пойма р. Урсул и вершины холмов (рис. 1). Объединенные данные за все годы наблюдений убедительно показывают, что обыкновенная овсянка для гнездования выбирает более увлажненные участки с высокими кустарниками и густым травянистым покровом, а белошапочная овсянка более ксерофильна. Относительно же гибридов, существенных различий между двумя биотопами, как в их общей доле, так и в соотношении фенотипических классов гибридов, не наблюдается (рис. 5). Сравнение выборок: 1) все фенотипы: $\chi^2 = 19.6$, $df = 5$, $p = 0.0015$; 2) родительские фенотипы – гибриды: $\chi^2 = 1.37$, $df = 1$, $p = 0.24$.

Состав пар

За все годы наблюдений (2008–2019) удалось определить фенотипический состав 68 пар (табл. 4). Как уже отмечалось выше, самок обыкновенной и белошапочной овсянок определяли по наличию или отсутствию желтого цвета в оперении, этот признак надежно диагностируется при наблюдениях с помощью бинокля. Самки, у которых в оперении присутствует лишь желтый оттенок, считались гибридными. Согласно приведенным в табл. 4 данным определение видовой принадлежности по фенотипу для самок менее надежно, чем для самцов: доля птиц с гибридным фенотипом среди самок гораздо меньше. Поэтому фенотипы самок приведены в кавычках: “желтая”, “белая” и “гибрид”. Тем не менее наблюдается четкая тенденция к положительной ассортативности спаривания: доля конспецифических пар и пар “гибрид–гибрид” существенно больше значений, ожидаемых при случайном формировании пар (в скобках). Различия статистически достоверны: $\chi^2 = 16.8$, $df = 4$, $p = 0.002$.

Участие гибридов в размножении

Овсянки гнездятся на земле и очень осторожны во время выкармливания птенцов. Большинство гнезд, которые были обнаружены при спугивании насидивающей самки, впоследствии были

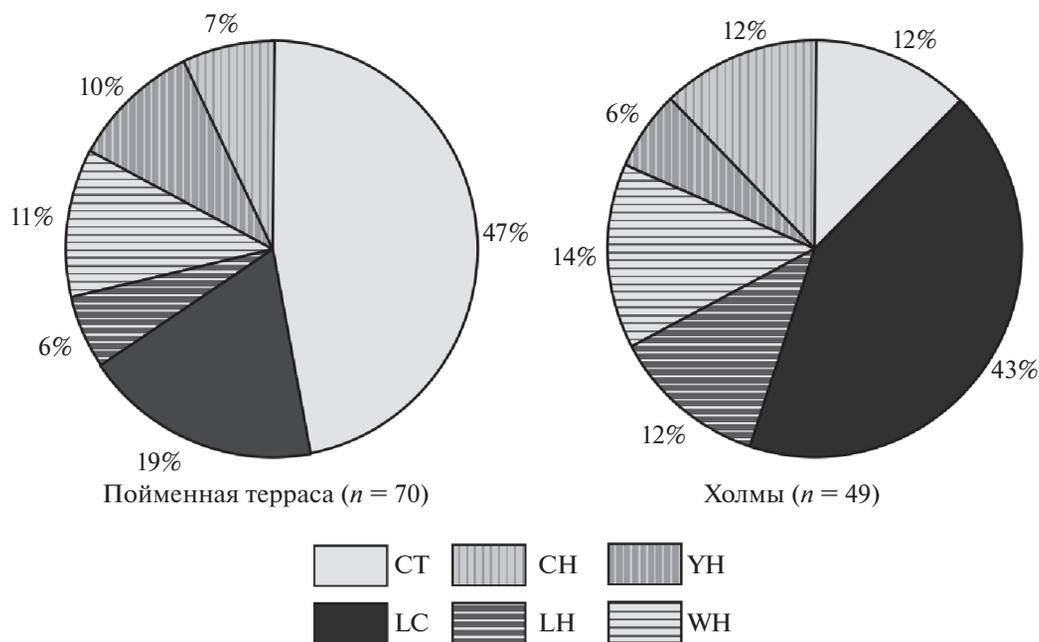


Рис. 5. Фенотипический состав гнездящихся самцов овсянок в различных местообитаниях на модельной территории в 2010–2019 гг. СТ, LC, CH, YH, WH, LH – фенотипические классы (табл. 2).

разорены хищниками. Поэтому нам не удалось собрать достаточно данных, чтобы оценить репродуктивный успех гнездящихся пар. О том, что гибриды фертильны и успешны в выборе полового партнера и выведении птенцов, говорит тот факт, что мы неоднократно встречали их с кормом в клюве и со слетками. Чтобы оценить, влияет ли фенотип самца на успешность выведения им птенцов, мы сравнили фенотипический состав кормящих самцов с составом птиц в модельной популяции за все годы наблюдений. Данные приведены в табл. 5, различия недостоверны: $\chi^2 = 4.1$, $df = 5$, $p = 0.53$.

ОБСУЖДЕНИЕ И ВЫВОДЫ

Как уже отмечалось выше, выбор модельной территории для изучения механизмов репродуктивной изоляции между двумя видами овсянок был сделан не случайно: Онгудайский р-н республики Алтай – единственное место на обширной территории зоны симпатрии этих двух видов, где доля фенотипических гибридов максимальна, а родительские виды представлены в равных пропорциях. Результаты данного исследования показали, что и здесь механизмы прекопуляционной изоляции частично сохраняются, причем изоля-

Таблица 5. Участие самцов различных фенотипических классов в размножении

Фенотип самца	Всего в популяции		С кормом	
	Число	Доля	встречены	ожидаемо*)
<i>Citrinella</i>	78	0.28	12	17
<i>Citrinella</i> -hybrid	28	0.10	4	6
Yellow hybrid	28	0.10	8	6
White hybrid	45	0.16	10	10
<i>Leucocephalos</i> -hybrid	23	0.08	7	5
<i>Leucocephalos</i>	75	0.27	20	17
Всего	277		61	

Примечание. * Число ожидаемых встреч рассчитано исходя из доли данного фенотипического класса в популяции и общего числа встреч птиц с кормом.

ции как экологической (биотопическая сегрегация), так и поведенческой (положительная ассортативность спаривания). В то же время гибриды, по всей видимости, полностью фертильны: фенотипический состав птиц, успешно выведших птенцов, не отличается от фенотипического состава популяции в целом. И это приводит к постепенному нарастанию уровня гибридизации: за 10 лет наблюдений доля фенотипических гибридов выросла с 30 до 60%. К сожалению, на основе имеющихся данных мы не можем однозначно сказать, имеем ли мы дело с направленными изменениями или же со случайными флуктуациями фенотипического состава. Но, согласно нашим предыдущим исследованиям, в центральной части зоны симпатрии уровень гибридизации постепенно нарастал, что привело к снижению численности белошапочной овсянки вплоть до ее полного исчезновения в некоторых популяциях (Панов и др., 2003). Поэтому логично сделать выбор в пользу первого предположения.

Тем не менее посткопуляционные механизмы репродуктивной изоляции тоже существуют, что выражается в более низкой продолжительности жизни гибридов по сравнению с особями родительских фенотипов. Этот вывод, однако, сталкивается с некоторыми сложностями методологического характера, которые стоит подробно обсудить. Как уже отмечалось, исчезновение птицы с модельной территории может быть вызвано как ее гибелью, так и сменой гнездового участка после неудачного опыта гнездования. Причем, вероятно, чаще это должны делать молодые птицы, гнездящиеся впервые. Но если таких случаев было бы много, то наблюдаемое распределение отличалось бы от теоретически ожидаемого с преобладанием особей, встреченных только в первый год наблюдений. Соответствие реального распределения ожидаемому, говорит о том, что в большинстве случаев птицы не появлялись на модельной территории в последующий год вследствие своей гибели, а не смены гнездового участка. Анализ литературы также подтверждает наше предположение: на разных видах воробьиных показано, что птицы чаще меняют гнездовой участок после неудачного опыта гнездования в предыдущем году (Haas, 1998; Hoover, 2003; Shitikov et al., 2012; Шитиков и др., 2017). Причем верность птиц своей территории возрастает с увеличением количества успешных выводков, произведенных на этой территории (Hoover, 2003). Однако следует признать, что приведенные здесь доводы весьма ненадежны и основаны на умозрительных допущениях. Очевидно, что в нашей выборке есть птицы, которые не умерли, но сменили гнездовой участок за пределами модельной

территории, причем мы не можем оценить долю таких особей даже приблизительно. Ситуацию спасает тот факт, что в рамках данного исследования нам не важна продолжительность жизни птиц как таковая: нам нужно оценить *относительную* продолжительность жизни гибридов в сравнении с родительскими видами. Сравнительный анализ продолжительности жизни правомерен только в том случае, если степень филопатрии птиц из разных фенотипических классов в гибридной популяции одинакова. Рассмотрим возможную причину, почему степень филопатрии гибридных самцов может быть ниже, чем у птиц родительских видов.

Можно предположить, что гибридные самцы, обладая “нормальной” по сравнению с особями родительских видов жизнеспособностью, имеют сложности с формированием брачных пар в силу редкости и необычности своего фенотипа. Чаще оставаясь холостыми, они могут иметь склонность к более частой смене гнездового участка. Но на основе полученных данных мы можем с уверенностью отвергнуть это предположение, поскольку пониженной продолжительностью жизни обладают также те особи родительских фенотипов, которые имеют слабо выраженные признаки, указывающие на их гибридное происхождение (“почти чистые”). Речь идет о наличии желтого цвета на сгибе крыла у самцов белошапочной овсянки и бурых пятнах или тонких “усиках” по бокам горла у обыкновенной овсянки. Нет оснований полагать, что эти признаки существенно снижали бы их привлекательность в гибридной популяции, в результате чего они не могли сформировать пару и поменять гнездовой участок.

Таким образом, полученные нами данные согласуются с моделью Добржанского-Меллера: в гибридной зоне аллели генов, по которым различаются особи родительских видов, смешиваются и проходят проверку на совместимость; некоторые сочетания аллелей могут отрицательно сказываться на приспособленности особей гибридного происхождения.

Попытка оценить уровень дивергенции между обыкновенной и белошапочной овсянками столкнулась с серьезными сложностями: по митохондриальной ДНК, которая часто используется для построения филогении, аллопатрические популяции этих видов практически не различаются. Это либо может означать их чрезвычайно близкое эволюционное родство, либо может быть следствием заимствования мтДНК вследствие длительной гибридизации (Irwin et al., 2009). Реконструкция филогении изучаемых видов по песне и морфологическим признакам с помощью кластических методов (Павлинов, 2005) пока-

зала, что они, возможно, не являются сестринскими (Рубцов, Опаев, 2012): обыкновенная овсянка эволюционно более близка к огородной овсянке (*Emberiza citrinella*), а белошапочная – к овсянке Стюарта (*E. stewarti*). Это позволяет сделать выбор в пользу второй гипотезы, из чего неизбежно следует вывод, что гибридизация между обыкновенной и белошапочной овсянками имеет давнюю историю, которая, по всей видимости, включала несколько циклов с географической изоляцией, установлением симпатрии и постепенным нарастанием гибридизации (Рубцов, 2010). Однако при этом, несмотря на интенсивную гибридизацию в широкой зоне симпатрии, приведшую к значительному слиянию геномов двух видов овсянок, они сохранили свою морфологическую индивидуальность. Это предполагает наличие некоего механизма, обеспечивающего стабильность видоспецифичного фенотипа. Пониженная жизнеспособность гибридов, показанная в данной работе, как раз может выступать в роли такого механизма.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (14-04-01259, 17-04-00903, 18-04-00770).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Боровиков В.П., Боровиков И.П., 1998. STATISTICA – статистический анализ и обработка данных в среде Windows. М.: Информационно-издательский дом “Филинь”. 608 с.
- Добжанский Ф.Г., 2010. Генетика и происхождение видов. М. – Ижевск: Институт компьютерных исследований, НИЦ “Регулярная и хаотическая динамика”. 384 с.
- Майр Э., 1968. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир. 597 с.
- Павлинов И.Я., 2005. Введение в современную филогенетику (кладогенетический аспект). М.: Товарищество научных изданий КМК. 391 с.
- Панов Е.Н., 1989. Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. М.: Наука. 512 с.
- Панов Е.Н., Рубцов А.С., Монзиков Д.Г., 2003. Взаимоотношения двух видов овсянок (обыкновенной *Emberiza citrinella* и белошапочной *E. leucocephalos*), гибридизирующих в зонах перекрытия их ареалов // Зоологический журнал. Т. 82. № 4. С. 470–484.
- Панов Е.Н., Рубцов А.С., Мордкович М.В., 2007. Новые данные о взаимоотношении двух видов овсянок (*Emberiza citrinella*, *E. leucocephalos*), гибридизирующих в зонах перекрытия их ареалов // Зоологический журнал. Т. 86. № 11. С. 1362–1378.
- Рубцов А.С., 2007. Изменчивость песни обыкновенной (*Emberiza citrinella*) и белошапочной (*Emberiza leucocephala*) овсянок как показатель структуры популяций и эволюционной истории видов // Зоологический журнал. Т. 86. № 7. С. 863–876.
- Рубцов А.С., 2010. Эволюционная роль гибридизации у птиц на примере обыкновенной (*Emberiza citrinella*) и белошапочной (*E. leucocephalos*) овсянок // Чарльз Дарвин и современная биология. Труды междунар. науч. конф. “Чарльз Дарвин и современная биология” (21–23 сентября 2009 г., Санкт-Петербург). СПб.: Нестор-История. С. 260–271.
- Рубцов А.С., 2015. Репродуктивная изоляция и понятие вида у птиц // Зоологический журнал. Т. 94. № 7. С. 816–831.
- Рубцов А.С., Опаев А.С., 2012. Реконструкция филогении обыкновенной (*Emberiza citrinella*) и белошапочной (*E. leucocephala*) овсянок по песне и морфологическим признакам // Зоологический журнал. Т. 91. № 5. С. 577–591.
- Рубцов А.С., Тарасов В.В., 2017. О характере взаимоотношений обыкновенной (*Emberiza citrinella*) и белошапочной (*Emberiza leucocephalos*) овсянок в лесостепном Зауралье // Зоологический журнал. Т. 96. № 5. С. 522–536.
- Шутиков Д.А., Вайтина Т.М., Макарова Т.В., Федотова С.Е., Красных Н.А., Юрченко Ю.Ю., 2017. Влияние успешности размножения на видимую выживаемость луговых воробьиных птиц // Зоологический журнал. Т. 96. № 7. С. 827–837.
- Coyne J.A., Orr H.A., 2004. Speciation. Sinauer Associates, Sunderland, MA. 545 p.
- Grant P.R., Grant B.R., 1997. Hybridization, Sexual Imprinting, and Mate Choice // American Naturalist V. 149. № 1. P. 1–28.
- Haas C.A., 1998. Effects of prior nesting success on site fidelity and breeding dispersal: An experimental approach // Auk. V. 115. № 4. P. 929–936.
- Hewitt G.M., 1988. Hybrid zones - natural laboratories for evolutionary studies // Trends in Ecology & Evolution. V. 3. № 7. P. 158–167.
- Hoover J.P., 2003. Decision rules for site fidelity in a migratory bird, the prothonotary warbler // Ecology. V. 84. № 2. P. 416–430.
- Irwin D.E., Rubtsov A.S., Panov E.N., 2009. Mitochondrial introgression and replacement between yellowhammers (*Emberiza citrinella*) and pine buntings (*Emberiza leucocephalos*) (Aves: Passeriformes) // Biological Journal of the Linnean Society. V. 98. № 2. P. 422–438.
- McCarthy E.M., 2006. Handbook of avian hybrids of the world. Oxford: Oxford University Press. 583 p.
- Orr H.A., 1995. The population genetics of speciation: the evolution of hybrid incompatibilities // Genetics. V. 139. № 4. P. 1805–1813.
- Price T.D., 2008. Speciation in birds. Greenwood Village, CO: Roberts and Company. 470 p.
- Shitikov D., Fedotova S., Gagieva V., Fedchuk D., Dubkova E., Vaytina T., 2012. Breeding-site fidelity and dispersal in isolated populations of three migratory passerines // Ornis Fennica. V. 89. № 1. P. 53–62.

**PAIR COMPOSITION, HABITAT PREFERENCES AND COMPARATIVE
LIFE DURATIONS OF BIRDS IN A HYBRID POPULATION
OF THE YELLOWHAMMER (*EMBERIZA CITRINELLA*)
AND THE PINE BUNTING (*E. LEUCOCEPHALOS*)
(PASSERIFORMES, EMBERIZIDAE) IN THE ALTAIS**

A. S. Rubtsov*

State Darwin Museum, Moscow, 117292 Russia

**e-mail: alexrub@darwinmuseum.ru*

The relationship between the Yellowhammer and the Pine Bunting represents quite a rare case of mass hybridization in a broad zone of sympatry. In order to detect the possible pre- and post-isolation mechanisms between these species, we conducted observations of a hybrid population within a model territory in the Altai Mountains, Russia from 2008 to 2019. The model population is unique across the vast territory of their secondary contact zone, with the maximum level of hybridization and equal proportions of birds showing parental species phenotypes. During the period of investigation, the proportion of phenotypic hybrids rose from 32 to 58%. At the same time, precopulation isolation mechanisms still existed, as there were both positive assortative mating and partial habitat segregation between the species. Hybrids along with individuals of the parental species participated in breeding and successfully reared their nestlings: the phenotypic composition of feeding birds did not differ from that of the population as a whole. At the same time, hybrids had shorter life durations, this also being true for birds with parental phenotypes showing slightly expressed hybrid characters.

Keywords: hybrid zone, isolating mechanisms, hybrid fitness, Siberia