

УДК 598.826.4

НОВЫЕ ДАННЫЕ О ВЗАИМООТНОШЕНИЯХ ДВУХ ВИДОВ ОВСЯНОК (*EMBERIZA CITRINELLA*, *EMBERIZA LEUCOCEPHALOS*), ГИБРИДИЗИРУЮЩИХ В ЗОНАХ ПЕРЕКРЫВАНИЯ ИХ АРЕАЛОВ

© 2007 г. Е. Н. Панов¹, А. С. Рубцов², М. В. Мордкович²

¹Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва 119071, Россия

²Государственный Дарвиновский музей, Москва 117292, Россия

e-mail: panoven@mail.ru

Поступила в редакцию 10.01.2006 г.

Исследования проводили в разгар гнездового сезона, в апреле-июле 2005 и 2006 гг. на трансекте протяженностью 980 км между Новосибирским академгородком и государственной границей России с Монголией. При учетах использовали метод подманивания птиц на видоспецифическую песню. Показана гетерогенность обследованного региона по размаху гибридизации между *E. citrinella* и *E. leucocephalos*, обусловленная неравномерностью распределения второго вида. На юге западной Сибири в межвидовой гибридизации участвуют численно доминирующая популяция обыкновенной овсянки и крайне разреженная - белошапочной; последняя находится на грани популяционного краха. Катастрофическое сокращение численности вида во многом обусловлено его гибридизацией с обыкновенной овсянкой. В низкогорьях и среднегорьях западного Алтая особи с сочетанием признаков обоих родительских видов представляют собой дериват их гибридизации, происходившей здесь ранее (гибридогенный полиморфизм). В южных высокогорьях Алтая обнаружена молодая гибридная зона, сформировавшаяся в результате экспансии *E. citrinella* в автохтонный ареал *E. leucocephalos*. Анализ структуры песен и состава гнездящихся пар показал, что различия между видами в вокализации и окраске не обеспечивают надежную этологическую изоляцию.

Взаимоотношения между обыкновенной (*Emberiza citrinella*) и белошапочной (*E. leucocephalos*) овсянками представляет особый интерес в плане исследований роли межвидовой гибридизации в микроэволюции. Эти формы, хорошо дифференцированные по морфологическим и этологическим признакам, симпатричны на обширных территориях Западной и Средней Сибири. Зона симпатрии продолжает расширяться за счет экспансии птиц с фенотипом обыкновенной овсянки в ареал другого вида в Прибайкалье. На всем протяжении зоны контакта фенотипические гибриды вполне обычны, хотя их концентрация значительно варьирует в пространстве и во времени. Большинство этих гибридов, как мы полагаем, являются потомками всевозможных вариантов возвратных скрещиваний, поскольку случаев размножения пар *E. citrinella* X *E. leucocephalos* отмечено крайне мало. Интересно, однако, что при столь низком уровне начальной гибридизации выявляются регионы, где ситуация может быть обозначена как "скопление гибридов" (термин из работы: Майр, 1947). Один из таких районов находится в западных и южных предгорьях Колыванского хребта (северо-западный Алтай). По данным учетов, проведенных с 12 по 20 июня 2001 г. в окрестностях г. Змеиногорск, около половины наблюдавшихся самцов (47.6%) могли быть отнесены к ка-

тегории фенотипически чистых обыкновенных овсянок, тогда как 52.4% определены как бесспорные гибриды. При этом, однако, не обнаружено ни одной особи с фенотипом белошапочной овсянки (Панов и др., 2003; Panov et al., 2003).

Для объяснения подобного соотношения фенотипов могут быть выдвинуты две гипотезы. Первая состоит в том, что в данном регионе существует локальная популяция со смешанным генофондом, обязанным своим происхождением давней гибридизации *E. citrinella* X *E. leucocephalos*. Согласно этой гипотезе, здесь идет скрещивание гибридов "в себе", ведущее к закономерному выщеплению признаков белошапочной овсянки. Согласно другой гипотезе, возможна миграция генов (в черед поколений либо за счет дисперсии особей *E. leucocephalos*) из какого-либо соседнего региона, где представлена генетически чистая популяция белошапочной овсянки. Для проверки данных гипотез были предприняты полевые наблюдения в районе, охватывающим крайний юг Западной Сибири, а также северо-западный и центральный Алтай, где белошапочная овсянка была вполне обычным видом в первой половине прошлого века (Сушкин, 1938; Панов, 1973; Стахеев, 2000).

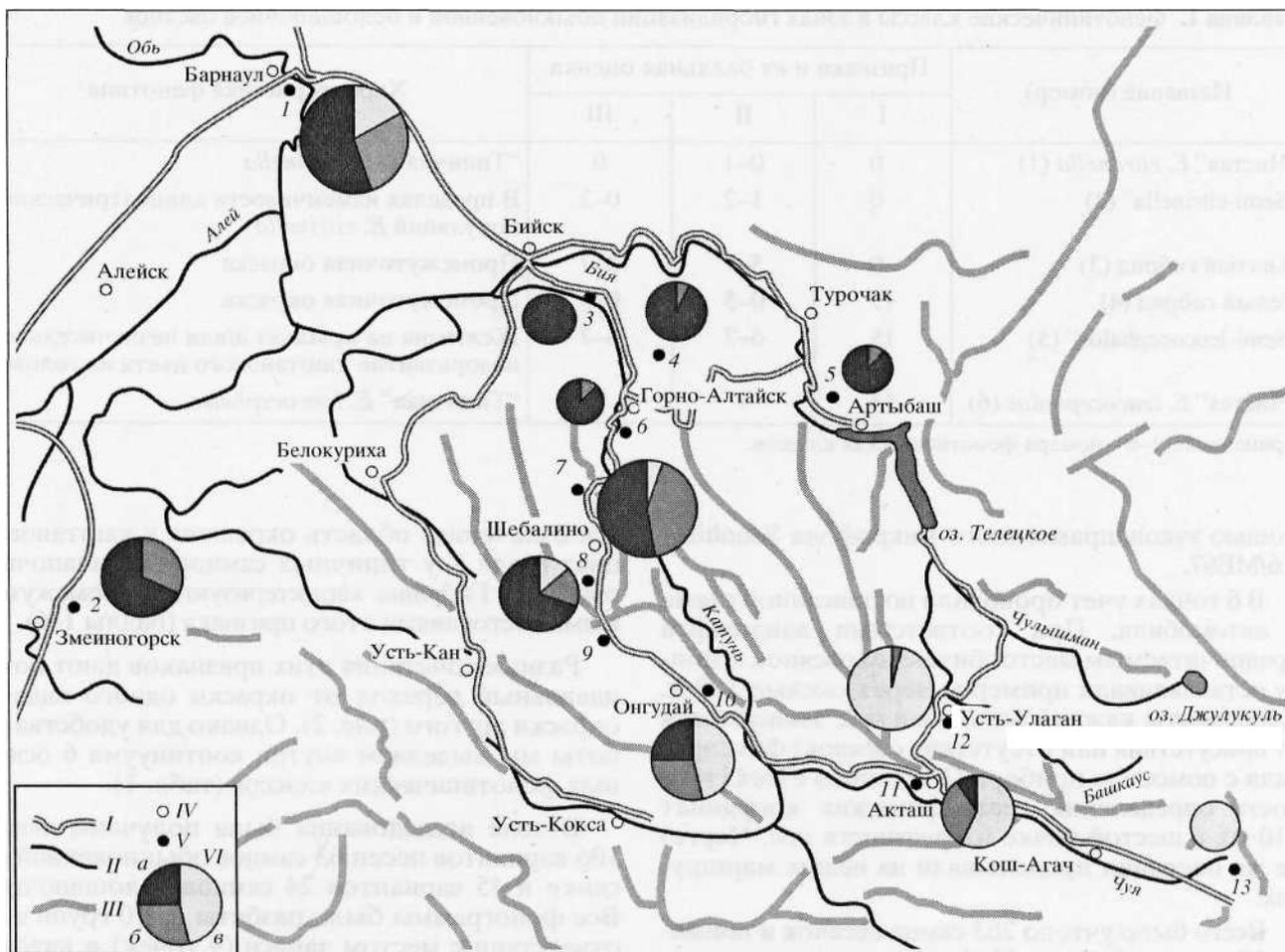


Рис. 1. Карта маршрута и фенотипический состав популяций обыкновенной и белшапочной овсянок на Алтае (по данным визуальных учетов авторов за 2003, 2005 и 2006 годы). I - основные дороги; II - реки; III - горные хребты IV - города и поселки; V - места наблюдений: / — с. Рассказиха и Бобровка, 2-е. Кольвань, 3-е Сростки, 4-е. Карагуж, 5 - пос. Артыбаш, 6-е. Соузга, 7-е. Черга, 8 - с. Топучая, 9 - Семинский перевал, 10 - с. Хабаровка, 11 - с. Чибит и Акташ, 12 - пос. Усть-Улаган, 13 — урочище Талдуаир; VI - фенотипический состав популяций: а - "*E. citrinella*" (фенотипические классы 1 и 2- см. табл. 1), б-гибриды (фенотипические классы 3 и 4), в — "*E. leucosephalos*" (фенотипические классы 5 и 6), размеры круговых диаграмм соответствуют объему выборки (max = 47).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в разгар гнездового сезона, с 9 июня по 9 июля 2005 г. в 6 точках на трансекте протяженностью 606 км и в 7 точках (370 км) с 28 апреля по 15 июня 2006 г. Учеты овсянок проведены в окрестностях Новосибирского академгородка, пос. Рассказиха близ Барнаула (2005 и 2006 гг.), пос. Сростки (35 км к югу от Бийска), в окрестностях Горно-Алтайска (пос. Верхний Карагуж и Соузга), пос. Черга (2005 и 2006 гг.), Артыбаш, Топучая, Хабаровка, Чибит, Усть-Улаган и урочище Талдуаир. В 2006 г. исследованы также долина р. Чулышман и северный берег Телецкого озера (пос. Артыбаш) (рис. 1). Помимо этого, в статье использованы данные, полученные в период с 25 мая по 10 июня 2003 г. в окрестностях г. Змеиногорск (пос. Кольвань).

При учетах овсянок использовали метод подманивания их на видоспецифическую песню, проигрываемую через динамик. Если в ответ на звукозапись в поле зрения появлялась овсянка, на открытое место выставляли клетку с птицей того же вида. В большинстве случаев хозяин территории реагировал приближением к клетке, что позволяло двум наблюдателям рассмотреть его с расстояния не более 10 м помощью 8-, 12- и 16-кратных биноклей. Если овсянка вела себя достаточно агрессивно по отношению к птице в клетке, предпринималась попытка поймать ее лучком, выставленным рядом с клеткой, либо паутинной сетью, которую устанавливали, временно убрав клетку с птицей. Перед отловом при удачном стечении обстоятельств песню каждой данной овсянки записывали на портативный магнитофон Sony WM-21 или Marantz PMD-222 с по-

Таблица 1. Фенотипические классы в зонах гибридизации обыкновенной и белошапочной овсянок

Название (номер)	Признаки и их балльная оценка			Характеристика фенотипа
	I	II	III	
"Чистая" <i>E. citrinella</i> (1)	0	0-1	0	"Типичная" <i>E. citrinella</i>
"Semi-citrinella" (2)	0	1-2	0-2	В пределах изменчивости аллопатрических популяций <i>E. citrinella</i>
Желтый гибрид (3)	0	3-7	3-7	Промежуточная окраска
Белый гибрид (4)	15	0-5	0-5	Промежуточная окраска
"Semi-leucocephalos" (5)	15	6-7	6-7	Желтизна на крыльях и/или незначительное недоразвитие каштанового цвета на голове
"Чистая" <i>E. leucocephalos</i> (6)	15	7	7	"Типичная" <i>E. leucocephalos</i>

Примечание. 1-6 - номера фенотипических классов.

мощью узконаправленного микрофона Sennhizer K6/ME67.

В 6 точках учет проводили по описанной схеме с автомобиля. При соответствии ландшафта предпочтительным местообитаниям овсянок машину останавливали примерно через каждые 100 м. Координаты каждой остановки (вне зависимости от присутствия или отсутствия овсянок) фиксировали с помощью прибора GPS Garmin eTrex (точность определения географических координат ± 10 м), в шестой точке (окрестности пос. Черга) те же операции проделывали на пеших маршрутах.

Всего было учтено 263 самца овсянок и поймано 62 самца и 4 самки. Пойманных птиц измеряли по стандартной методике и фотографировали цифровой камерой. После взятия у овсянки пробы крови для дальнейшего генетического анализа птицу кольцевали, метили красителями во избежание повторного учета и выпускали.

Фенотипы пойманных самцов и тех, которых удалось достаточно хорошо рассмотреть, описаны по схеме, приведенной ранее (Панов и др., 2003). Все разнообразие вариантов окраски может быть описано как сочетание трех признаков, для каждого из которых характерна количественная изменчивость. Для ее описания использовали балльную оценку:

Признак I - общий тон окраски контурного оперения: желтый (балл 0) или белый (балл 15).

Признак II - "каштановые усы": каштановый цвет по бокам горла может отсутствовать (баллы 0-1 у типичных самцов обыкновенной овсянки) либо все горло каштанового цвета (балл 7 у типичных самцов белошапочной овсянки). Гибриды характеризуются промежуточными состояниями этого признака (баллы 2-6).

Признак III - "окологлазное кольцо": каштановый цвет в области уздечки, вокруг глаз и позади них. Признак может отсутствовать (балл 0 у типичных самцов обыкновенной овсянки) либо

вся означенная область окрашена в каштановый цвет (балл 7 у типичных самцов белошапочной овсянки). Гибриды характеризуются промежуточными состояниями этого признака (баллы 1-6).

Разные сочетания этих признаков дают почти идеальный переход от окраски одного вида до окраски другого (рис. 2). Однако для удобства работы мы выделяем внутри континуума 6 основных фенотипических классов (табл. 1).

В ходе исследования были получены записи 106 вариантов песен 63 самцов обыкновенной овсянки и 45 вариантов 24 самцов белошапочной. Все фонограммы были разбиты на 10 групп в соответствии с местом записи (9 точек) и видовой принадлежностью птиц. Предварительный анализ изменчивости песен по количественным признакам показал, что в смешанных популяциях песни фенотипических гибридов не отличались от песен птиц с общим обликом обыкновенной овсянки, поэтому в выборках фенотипические гибриды объединены с обыкновенными овсянками. Количественно оценены 9 признаков песни, которые анализировали с помощью факторного и дисперсионного анализа.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Фенотипический состав изученных популяций

Результаты проведенных учетов показали гетерогенность обследованного региона по фенотипическому составу изученных популяций, которая обусловлена, в первую очередь, явной неравномерностью распределения белошапочной овсянки на обследованном трансекте (табл. 2). Как видно из этой таблицы, особи с общим обликом белошапочной овсянки (фенотипические классы 5 и 6) были обнаружены только в двух регионах. Это северный участок трансекта (с. Расказиха в окрестностях Барнаула - 15.4%) и южный его фрагмент, где доля таких особей прогрес-

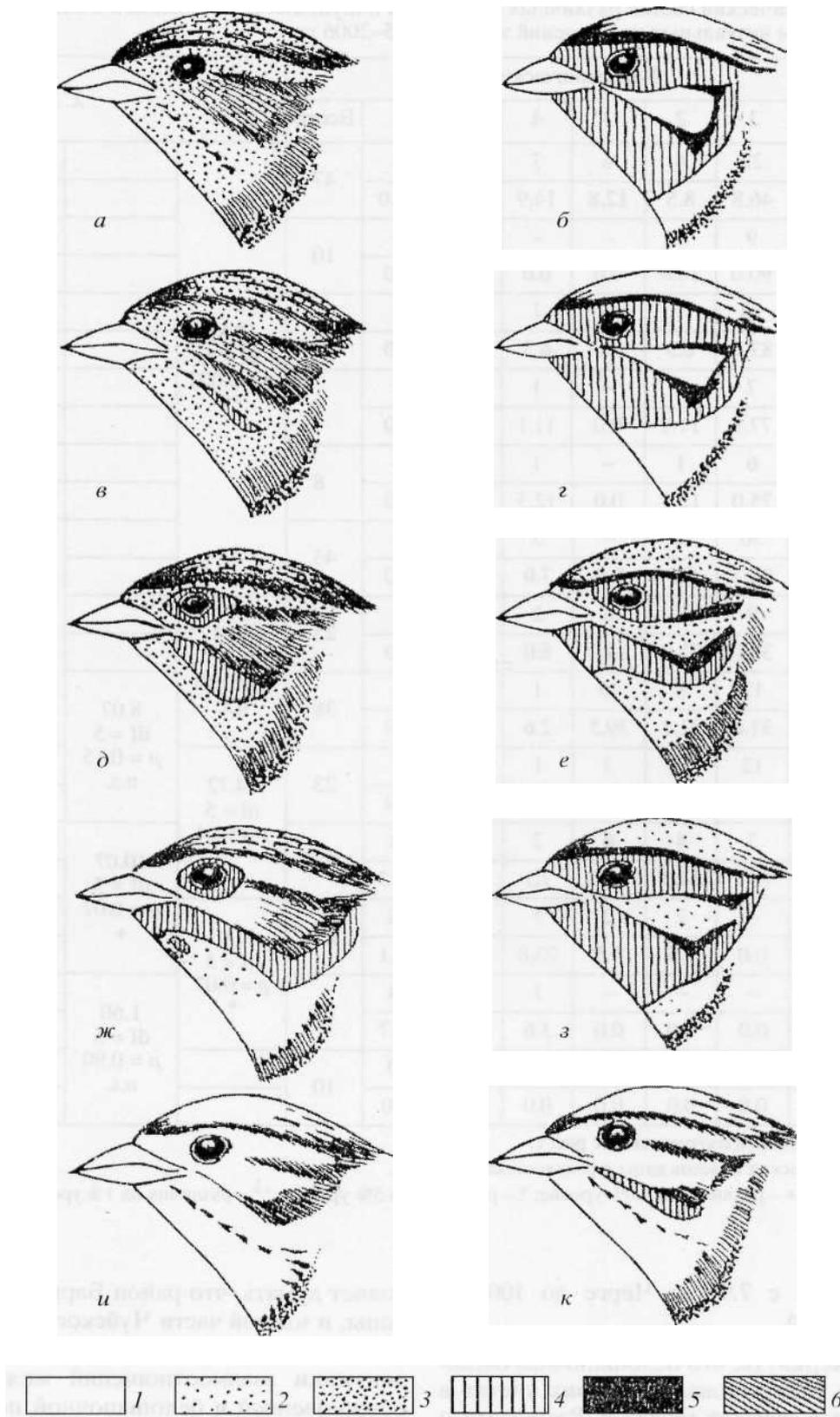


Рис. 2. Окраска головы самцов обыкновенной (*a*) и белшапочпой (*o*) овсянок, уклоняющихся экземпляров (*e* - "semi-citrinella", *z* - "semi-leucoserphalos") и некоторых вариантов окраски беспорных гибридов (*d-k*). Цвета: 1 - белый; 2 - светло-желтый; 3 - желтый; 4 - каштановый; 5 - черный; 6 - разные оттенки серого и бурого (из: Панов, 1989).

Таблица 2. Фенотипический состав различных смешанных популяций обыкновенной и белошапочной овсянок на Алтае. По данным визуальных наблюдений за 2003, 2005-2006 гг.

Популяция ¹⁾			Фенотипический класс ²⁾						X ^{2 3)}				
			1	2	3	4	5	6					Всего
1	Рассказиха	<i>n</i>	22	4	6	7	0	8	47	18.83 df=5 <i>p</i> = 0.002 **			23.35 df=5 <i>p</i> = 0.000 ***
		%	46.8	8.5	12.8	14.9	0.0	17.0					
3	Сростки	<i>n</i>	9	1	-	-	-	-	10				
		%	90.0	10.0	0.0	0.0	0.0	0.0					
4	Карагуж	<i>n</i>	14	1	-	1	-	-	16				
		%	87.5	6.3	0.0	6.3	0.0	0.0					
5	Артыбаш	<i>n</i>	7	1	-	1	-	-	9				
		%	77.8	11.1	0.0	11.1	0.0	0.0					
6	Соузга	<i>n</i>	6	1	-	1	-	-	8				
		%	75.0	12.5	0.0	12.5	0.0	0.0					
	Сумма: пп. 3-6	<i>n</i>	36	4	-	3	-	-	43				
		%	83.7	9.3	0.0	7.0	0.0	0.0					
2	Колывань	<i>n</i>	9	8	6	2	-	-	25	3.78 df=5 <i>p</i> = 0.58 n.s.			
		%	36.0	32.0	24.0	8.0	0.0	0.0					
7	Черга	<i>n</i>	12	8	15	1	2	-	38	8.07 df=5 <i>p</i> = 0.15 n.s.			
		%	31.6	21.1	39.5	2.6	5.3	0.0					
8	Топучая	<i>n</i>	12	4	3	1	2	1	23	14.72 df=5 <i>p</i> = 0.01 **			
		%	52.2	17.4	13.1	4.4	8.7	4.4					
10	Хабаровка	<i>n</i>	3	4	6	2	2	11	28	10.07 df=5 <i>p</i> = 0.07 +			
		%	10.7	14.3	21.4	7.1	7.1	39.3					
11	Акташ + + Чибит	<i>n</i>	-	2	2	5	-	12	21	12.93 df=5 <i>p</i> = 0.02 *			
		%	0.0	9.5	9.5	23.8	0.0	57.1					
12	Улаган	<i>n</i>	-	-	-	1	3	24	28	1.60 df=5 <i>p</i> = 0.90 n.s.			
		%	0.0	0.0	0.0	3.6	10.7	85.7					
13	Талдуаир	<i>n</i>	-	-	-	-	-	10	10				
		%	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	100					

¹⁾Номера популяций даны в соответствии с рис. 1.

²⁾Номера фенотипических классов даны в соответствии с табл. 1.

³⁾n.s. - нет различий; + - различия на 10% уровне; * - различия на 5% уровне; ** - различия на 1% уровне; *** - различия на 0.1% уровне.

сивно возрастает с 7.9% в Черге до 100% в урочище Талдуаир.

Важно подчеркнуть, что белошапочная овсянка полностью отсутствовала в наших учетах в 4 обследованных пунктах между с. Рассказиха и пос. Черга (расстояние по прямой около 250 км). Не найдена она и в окрестностях Змеиногорска (пос. Колывань), примерно в 200 км к западу от Чуйского тракта в его средней части. Все это поз-

воляет думать, что район Барнаула, с одной стороны, и южной части Чуйского тракта, с другой, населены группами популяций, в которых модусы динамики взаимоотношений между овсянками обыкновенной и белошапочной подчинены разным закономерностям. Поэтому материалы, касающиеся этих двух групп популяций, ниже будут рассмотрены по отдельности, как и данные относительно "промежуточных" между ними популя-

ций из районов Бийска и Горно-Алтайска, представленных в основном "желтыми" овсянками типа обыкновенной.

Смешанная популяция обыкновенной и белошапочной овсянок на крайнем юге Западной Сибири

В окрестностях сел Бобровка и Рассказиха (около 40 км к югу от г. Барнаул) на протяжении двух полевых сезонов проводили учеты на двух территориях общей площадью около 4 км² 21-24 июня и 4-11 июля в 2005 г., 27 апреля - 10 мая и 12-15 июня в 2006 г. (в общей сложности 30 дней). Таким образом, наблюдениями были охвачены все стадии гнездового цикла овсянок - от начала гнездостроения до появления кочующих выводков. За это время учтено 52 овсянки, из которых 17 были пойманы.

Фенотипический состав смешанной популяции приведен в табл. 2. Сопоставление данных, полученных в разные годы, показало недостоверность наблюдаемых различий ($\chi^2 = 2.08$, $df = 4$, $p = 0.7$), что говорит о репрезентативности наших выборок. Из таблицы следует, что в популяции явно преобладали фенотипически чистые обыкновенные овсянки (класс 1), тогда как численность белошапочной овсянки была примерно в 3 раза ниже. При этом доля особей бесспорно гибридного происхождения (классы 3 и 4) достигала почти 30%, что указывает на весьма значительный уровень интрогрессии.

Размещение территорий самцов разных фенотипов в пространстве. На имеющемся у нас материале из этого региона не удалось уловить различий в биотопических предпочтениях овсянок обыкновенной и белошапочной. Самцы первого вида занимают здесь опушки смешанных лесов с разным соотношением в древостое двух доминирующих пород - березы и сосны. Проникают они также в те участки сомкнутого леса, где площадь открытых угодий с травостоем и кустарником увеличивается за счет прокладки проселочных дорог и просек (рис. 3А).

Немногие наблюдавшиеся нами самцы белошапочной овсянки встречены в точно таких же местообитаниях. В 2005 г. территории 3 самцов с фенотипом данного вида (классы 5 и 6) располагались в сфере взаимной слышимости (рис. 3А). Один из этих самцов (фенотипически чистая *E. leucocephalos*) занимал краевой участок смешанного леса с высокоствольными березами и подростом сосны, другой держался в молодом сосняке, расположенном посреди обширного лугово-степного участка, а третий пел в высокоствольном березовом лесу, служившем естественной границей этих открытых угодий. Еще один самец (фенотипически чистая *E. leucocephalos*)

был пойман в том же районе на опушке островного березового леса.

В 2006 г. был обследован другой участок, находящийся в 20 км от предыдущего, где наблюдалась сходная картина. Из четырех зарегистрированных самцов белошапочной овсянки два занимали гнездовые территории в пределах взаимной слышимости на опушке березово-соснового леса, граничившего с обширной гарью. Участок третьего самца находился на опушке сосняка, расположенного по соседству с густой порослью молодых берез, примерно километре от двух предыдущих. Четвертый самец в начале сезона размножения регулярно держался на большой поляне среди заболоченного березняка на окраине поселка и реагировал на демонстрацию записи песни, но в середине июня встречен не был. Важно отметить, что участки всех четырех самцов граничили с участками самцов с фенотипом обыкновенной овсянки.

Таким образом, биотопическая сегрегация этих видов, которая могла бы способствовать репродуктивной изоляции между ними, в этом регионе полностью отсутствует.

Участие особей разных фенотипов в размножении. Наблюдения, проведенные в 2005 г., позволяют заключить, что размножение успешных пар протекает весьма синхронно. Выводки хорошо летающих молодых птиц появились в этом районе в первой декаде июля. В период с 4 по 9 июля мы отметили 6 таких выводков, причем во всех случаях молодняк находился на попечении одних лишь самцов. В 5 случаях самцы имели желтое контурное оперение, то есть относились к фенотипическим классам 1, 2 или 3 (табл. 1).

Еще в одном случае удалось поймать не только самца, но и одного из слетков. Самец оказался фенотипически чистой белошапочной овсянкой, тогда как слеток имел желтоватое контурное оперение. Аналогичным образом выглядел еще один слеток, которого хорошо рассмотрели в бинокль. Самку увидеть не удалось, но окраска молодых заставляет предположить, что она могла быть обыкновенной овсянкой или гибридом той или иной генерации. По ориентировочной оценке, этот выводок состоял не менее чем из 4 молодых птиц.

Таким образом, удалось установить, что самцы с фенотипом белошапочной овсянки могут успешно размножаться в смешанной популяции, состоящей в основном из особей с общим обликом обыкновенной овсянки. То же, по-видимому, можно сказать и о самках белошапочной овсянки. Так, в 2006 г. с момента начала наблюдений (28 апреля) на протяжении 2 недель наблюдали смешанную пару, которая постоянно держалась на занятой самцом территории. Птицы неизменно перемещались по своему участку вместе. Самец

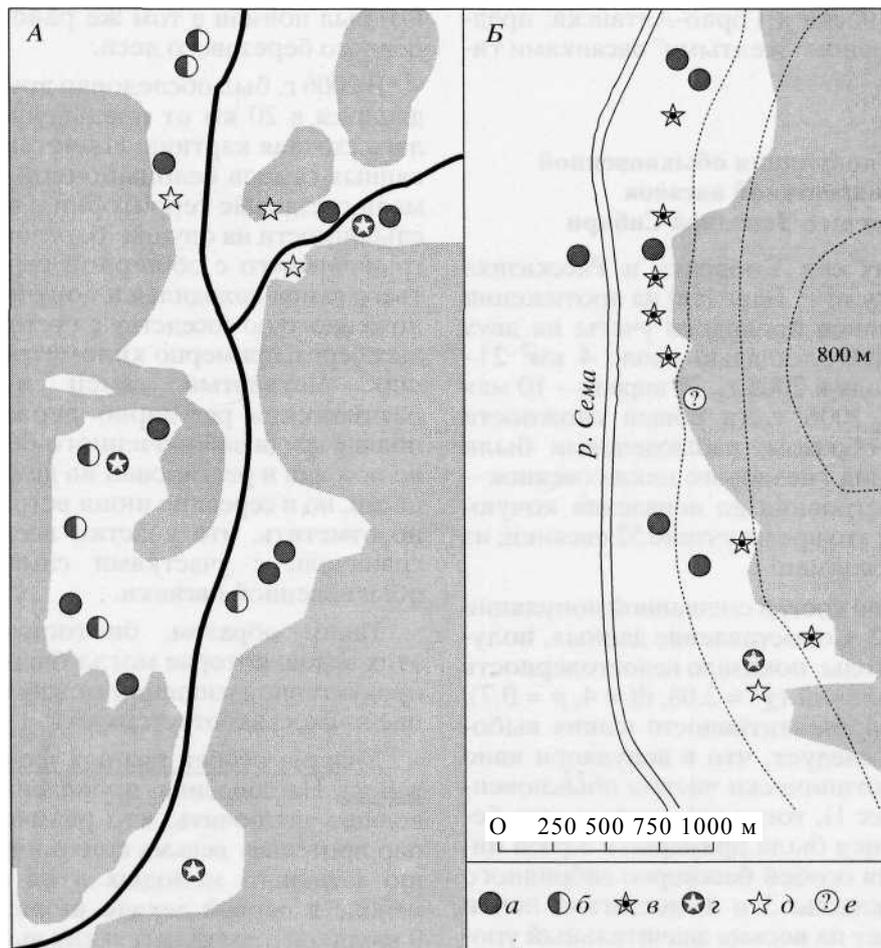


Рис. 3. Размещение территорий самцов разных фенотипов в окрестностях сел Рассказиха (А) и Черга (Б): а - обыкновенная овсянка (фенотип 1); б - то же, с явными признаками гибридного происхождения (фенотип 2); в - желтый гибрид (фенотип 3); г - белый гибрид (фенотип 4); д - белошапочная овсянка (фенотип 6); е - поющий самец, которого не удалось рассмотреть. Темной заливкой показаны участки сомкнутого леса. В позиции А дана лишь часть территории, обследованной в данной местности.

выглядел как чистая обыкновенная овсянка, а фенотип самки, которую удалось поймать, укладывался в спектр нормальной изменчивости белошапочной овсянки. В этот период проходил интенсивный пролет обыкновенных овсянок обоих полов, так что данный самец не должен был испытывать недостатка в конспецифических партнерах. Тем не менее, пара оставалась постоянной. К сожалению, ее дальнейшую судьбу проследить не удалось.

Имеющиеся данные позволяют предположить, что успех размножения самца определяется не только (а возможно, и не столько) его принадлежностью к определенному фенотипическому классу. В 2005 г. в первой декаде июля, по меньшей мере, 3 самца с фенотипами обыкновенной овсянки, индивидуально помеченные 21 июня, не обнаружены на своих территориях, несмотря на тщательные их поиски. Не найдены в это время на своих участках фенотипически чистый самец

белошапочной овсянки и другой, с фенотипом белого гибрида (класс 4). Еще один самец белошапочной овсянки придерживался в это время своей территории, но, вероятно, оставался холостым. И, наконец, на территории самца с фенотипом белого гибрида (помечен 23 июня) 6 июля видели "желтую" самку, носившую материал для гнезда. Видимо, у этой пары первая попытка гнездования если и имела место, то закончилась неудачей.

Популяции овсянок на юге горного Алтая

Исследованный участок на трансекте вдоль Чуйского тракта мы ради удобства изложения ограничиваем на севере долиной р. Чулышман, на западе - Семинским перевалом, на юге - государственной границей между Россией и Монголией, а на востоке — границей Республики Алтай с Республикой Тыва (рис. 1). Ситуация в этом регионе

принципиальным образом отличается от описанной выше для окрестностей Барнаула.

Биотопические предпочтения изученных видов. Специфика взаимоотношений между двумя видами овсянок в этом регионе обусловлена особенностями размещения разных растительных сообществ по высотным поясам. В понижениях, идущих по долинам крупных рек (Катунь, Чуя) и их притоков первого порядка, произрастают преимущественно лиственные леса с примесью ели, чередующиеся с кустарниковыми зарослями. Эти сообщества служат, как мы полагаем, исходными местообитаниями популяций обыкновенной овсянки, некогда расселявшихся сюда с севера. По-видимому, первоначально в них численно преобладали фенотипические классы 1 и 2, условно обозначаемые нами как "желтые" овсянки типа *E. citrinella*.

В противоположность этому, опушки светлых лесов из лиственницы, произрастающей на горных склонах, на высотах 1000-1300 м над ур. м., служат, по всей видимости, исконными местообитаниями белошапочной овсянки. В пользу этого предположения говорит тот факт, что в одном из таких биотопов, а именно в изолированном массиве лиственничников Талдуаир (юго-западные предгорья хребта Чихачева) все 10 наблюдавшихся птиц выглядели как фенотипически чистые *E. leucocephalos*. У 4 пойманных здесь самцов мы не обнаружили каких-либо признаков гибридного происхождения. Мы полагаем, что эта популяция представляет собой один из северных форпостов ареала белошапочной популяции в Монголии, где ее гибридизация с обыкновенной овсянкой практически исключена из-за отсутствия здесь этого вида. Пихоцкий и Болод (Piechocki, Bolod, 1972) указывают на единственную находку гнездящейся самки *E. citrinella* в Монголии.

В лиственничниках у пос. Усть-Улаган (долина р. Башкаус) помимо фенотипически чистых белошапочных овсянок присутствовали в небольшом числе также птицы с признаками гибридного происхождения - слегка недоразвитым каштановым полем на горле и брови (класс 5-10.7%). Здесь же пойман один самец (3.6%) фенотипического класса 4 (белый гибрид). Таким образом, фенотипически чистые белошапочные овсянки составляли 85.7% местной популяции (табл. 2). Присутствие промежуточных фенотипов классов 4 и 5 в популяции Усть-Улагана можно объяснить только их дисперсией из смешанных (гибридных) популяций, населяющих в интересующем нас районе растительные сообщества речных долин и ограничивающих их горных склонов. Такая дисперсия исключена в случае урочища Талдуаир в силу его полной пространственной изоляции от каких-либо других типов лесных и кустарниковых сообществ.

Таблица 3. Размещение самцов разных фенотипических классов по биотопам поймы р. Урсул (окрестности с. Хабаровка) и склонов придолинных холмов

Фенотипические классы	Склоны	Пойма	Всего
"Желтые" овсянки фенотипических классов 1 и 2 (<i>E. citrinella</i>)	1(3)	6(4)	7
Гибриды белые и желтые	2(4)	8(6)	10
Фенотипические классы 5 и 6 (<i>E. leucocephalos</i>)	8(4)	3(7)	11
Всего	11	17	28

Примечание. В скобках - теоретически ожидаемые величины.

Эти данные неоспоримо свидетельствуют о том, что "желтые" овсянки типа *E. citrinella* по тем или иным причинам не расселяются в лиственничники, если те удалены от пойменных сообществ на значительные расстояния. Что касается белошапочной овсянки, то в выборе местообитаний она выглядит более пластичной. Занимая не только лиственничники горных склонов, эти овсянки проникают также в лиственные леса и кустарниковые заросли речных долин. Именно в таких местах наблюдается непосредственный широкий контакт "желтых" и белошапочных овсянок, ведущий к интенсивному интербридингу. Следует, однако, отметить, что даже в смешанных популяциях с высокой долей фенотипических гибридов (окрестности с. Хабаровка) отчасти сохраняются межвидовые предпочтения в выборе мест гнездования (табл. 3). Различия в этих тенденциях статистически значимо $\chi^2 = 8.6$, $df = 2, p = 0.014$.

Градиент размаха гибридизации на трансекте вдоль долины р. Чуя. Сопоставление фенотипического состава населения овсянок двух районов, разделенных расстоянием 100 км, явным образом свидетельствует об углублении гибридизации на этом участке трансекта в направлении с юго-востока (Акташ-Чибит) на северо-запад (с. Хабаровка). Как видно из табл. 2, здесь, в противоположность популяциям Талдуайра и Усть-Улагана, помимо фенотипа белошапочной овсянки (классы 6 и 5) и белых гибридов (класс 4), в значительном числе представлены также "желтые" овсянки всех трех фенотипических классов (1, 2 и 3).

Соотношения в долях разных фенотипов соответствуют тому, что характерно для типичных "узких" гибридных зон. В южной части трансекта (Акташ-Чибит) в популяции преобладают особи, чье оперение лишено липохромов. Фенотипические классы 6 (*E. leucocephalos*) и 4 (белые гибриды) составляют в сумме 80.9%. "Желтые" овсянки с признаками гибридного происхождения (классы 2 и 3) были представлены единичными особями

ми, а фенотипически чистые *E. citrinella* вообще не найдены. В целом картина выглядит как краевой участок гибридной зоны, примыкающей к северной границе ареала *E. leucocephalos*.

В северо-западной части трансекта (с. Хабаровка) ситуация иная. Здесь до 25% возрастает доля "желтых" овсянок, среди которых уже довольно обычны фенотипически чистые *E. citrinella*. Пропорция белых гибридов сокращается (7.1% против 23.8% в Акташе-Чибите), а доля желтых гибридов, напротив, возрастает (с 9.5 до 21.4%). Эти различия в фенотипическом составе сравниваемых популяций близки к статистически достоверным ($\chi^2 = 10.1$, $df = 5$, $p = 0.07$).

Популяции овсянок среднегорий и низкогорий центрального и западного Алтая

В соответствии с полученными данными по соотношению численности обыкновенной и белошапочной овсянок, к этому выделу мы относим те местности, где второй из названных видов настолько редок, что представлен в наших учетах лишь единичными находками (1 самец с фенотипом класса 6 и 4 - класса 5 из 127 учтенных самцов, что составляет 3.9%).

В обследованном регионе овсянки всех фенотипов занимают опушки смешанных лесов с разным соотношением в древостое двух доминирующих пород - березы и сосны. Не избегают птицы и редин по окраинам сомкнутых лесов этого типа. Гнездятся они по окраинам березовых колков, но гораздо менее охотно селятся вдоль лесозащитных полос, несмотря на их физиономическое сходство с колками.

Учеты проводили в местности, лежащей вдоль Чуйского тракта на отрезке Бийск - Семинский перевал, а также в северо-западных предгорьях Алтая в окрестностях г. Змеиногорск (пос. Колывань). Различия в фенотипическом составе популяций на указанном отрезке Чуйского тракта и в Колывани статистически недостоверны (табл. 2), что позволяет считать их фрагментами некой единой метапопуляции.

Если северная граница данного выдела проводится произвольно (где-то между городами Барнаул и Бийск, разделенных дистанцией около 125 км), то южным его пределом на трансекте (Чуйский тракт) совершенно определенно служит Семинский хребет (рис. 1, 9). Перевал через него, проходящий на высоте менее 2000 м, имеет протяженность около 10 км. Здесь произрастают сильно разреженные кедровые леса, которые, согласно проведенному учету, оказались незаселенными овсянками.

Фенотипический состав популяции среднегорий и низкогорий. Фенотипический состав смешанной популяций, обитающей к северо-западу

от перевала, оказывается принципиально отличным от того, что мы видели к юго-востоку от него (критерий $\chi^2 = 14.7$, $df = 5$, $p = 0.01$). Как было показано выше (табл. 2), южнее перевала, на расстоянии 60 км от него, в популяции окрестностей с. Хабаровка, обследованной 6-7.VI 2006 г., доля белошапочных овсянок составила 39.3%. В учете, проведенном в те же сроки (11.VI 2006 г.) к северу от перевала на отрезке трассы между пос. Топучая и Шебалино, среди 23 самцов присутствовал лишь один (4.3%) фенотипически чистый самец белошапочной овсянки.

Особенности фенотипического состава в низкогорьях данного выдела в его западной части (г. Змеиногорск) рассмотрены в более ранней публикации (Панов и др., 2003). Для юго-восточной части интересующего нас региона наиболее полные данные по составу смешанных популяций получены в окрестностях пос. Черга (55 км к северу от Семинского перевала (табл. 2). Сопоставление данных, полученных в этой популяции в 2005 и 2006 гг., показало недостоверность наблюдаемых различий ($\chi^2 = 2.5$, $df = 4$, $p = 0.65$), что говорит о репрезентативности наших выборок. Как можно видеть из таблицы, в данном районе доля явно промежуточных фенотипов (преимущественно желтых гибридов класса 3) весьма значительна (немногим менее 50%). Это может быть связано как с экспансией гибридных особей из района интенсивного интербридинга, лежащего к югу от Семинского перевала (см. выше), так и возвратными скрещиваниями таких особей с местными "желтыми" овсянками фенотипических классов 1 и 2. Особо следует подчеркнуть, что из-за отсутствия (или крайней редкости) здесь белошапочных овсянок уровень начальной гибридации *E. citrinella* x *E. leucocephalos* должен быть, как мы полагаем, сравнительно низким, чем данная популяция отличается, по-видимому, от популяции окрестностей Барнаула (см. выше).

В других участках среднегорий и низкогорий, расположенных далее к северу вдоль Чуйского тракта (табл. 2, Артыбаш, Союзга, Верхний Карагуж и Сростки) доля промежуточных фенотипов класса 3 существенно снижается, что можно объяснить значительной удаленностью названных точек от гибридной зоны к югу от Семинского перевала.

Размещение особей разных фенотипов в пространстве и участие их в размножении. В окрестностях Черги территории самцов всех фенотипов в 2005 г. располагались линейно в березовом лесу по правому высокому берегу р. Семы (рис. 25). Территория самца с фенотипом "semi-leucocephalos" (класс 5) одним краем примыкала к участку белого гибрида, а другим граничила с территорией желтого гибрида. Никаких явных различий с обитавшими в этом же районе участками феноти-

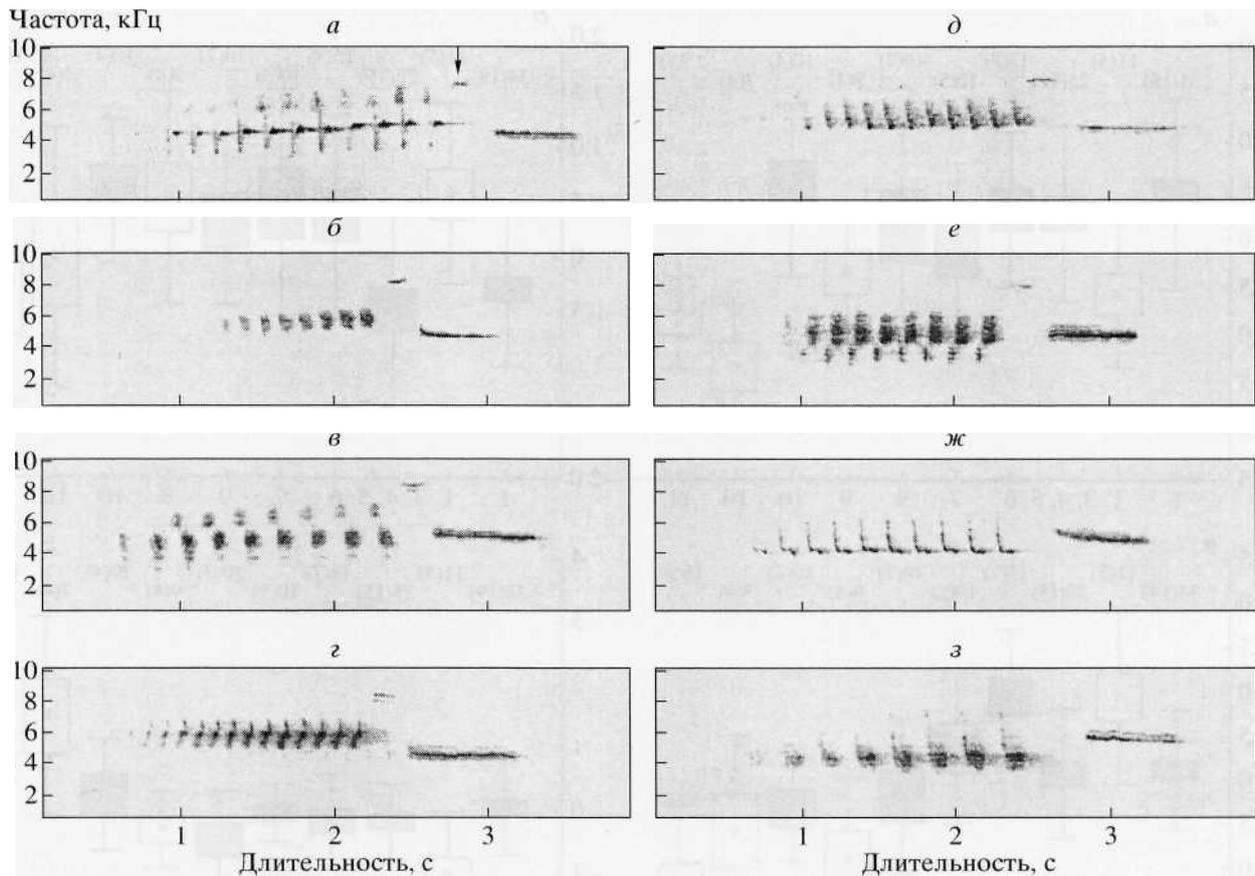


Рис. 4. Некоторые варианты песен овсянок из района исследований: *а, б*-самцов с фенотипом обыкновенной овсянки; *в, г* - с фенотипом желтого гибрида; *д, е* - с фенотипом белого гибрида; *ж, з* - с фенотипом белошапочной овсянки. Нота "зи" показана стрелкой в позиции *а*.

пически чистых обыкновенных овсянок выявить не удалось.

Тот же характер размещения территорий сохранялся в 2006 г., с той разницей, что многие прошлогодние территории в период с 13 по 15 мая оставались незанятыми. При этом два самца с характерными фенотипами желтых гибридов, судя по деталям их окраски, были особями, наблюдавшимися, но не пойманными в прошлом году. Если это так, то они занимали свои прошлогодние территории. Оба эти самца, несмотря на резкие внешние отличия от самцов *E. citrinella*, были в парах с типичными самками данного вида. Еще один самец, успевший к этому времени приобрести самку, имел стандартный фенотип обыкновенной овсянки, тогда как самка, рассмотренная после ее поимки, оказалась гибридом, уклоняющимся в сторону *E. leucocephalos*.

Этологические аспекты взаимоотношений между обыкновенной и белошапочной овсянками

Размещение территорий самцов. При учетах бросается в глаза тот факт, что территории сам-

цов обычно размещены кластерами. Поскольку характер обследованной местности в большинстве случаев остается однотипным на значительном протяжении, такое распределение территорий можно объяснить лишь явным социальным тяготением самцов друг к другу. В состав кластера входят, как правило, 2 или 3 территории, но в одном случае на отрезке маршрута длиной около 500 м размещались территории 6 самцов. Между самцами поддерживается акустический контакт. При отлове нередко можно наблюдать нарушения границ территории соседями, что свидетельствует, на наш взгляд, об отсутствии жестких территориальных запретов.

Внутри таких кластеров территорий возможны все комбинации размещения участков самцов разных фенотипов. Единственное обстоятельство, заслуживающее в дальнейшем более пристального внимания, — это большая вероятность встречи белых гибридов неподалеку от территории самцов с фенотипом белошапочной овсянки. В смешанной популяции близ Барнаула (с. Покровка и Рассказиха) из 7 наблюдавшихся белых

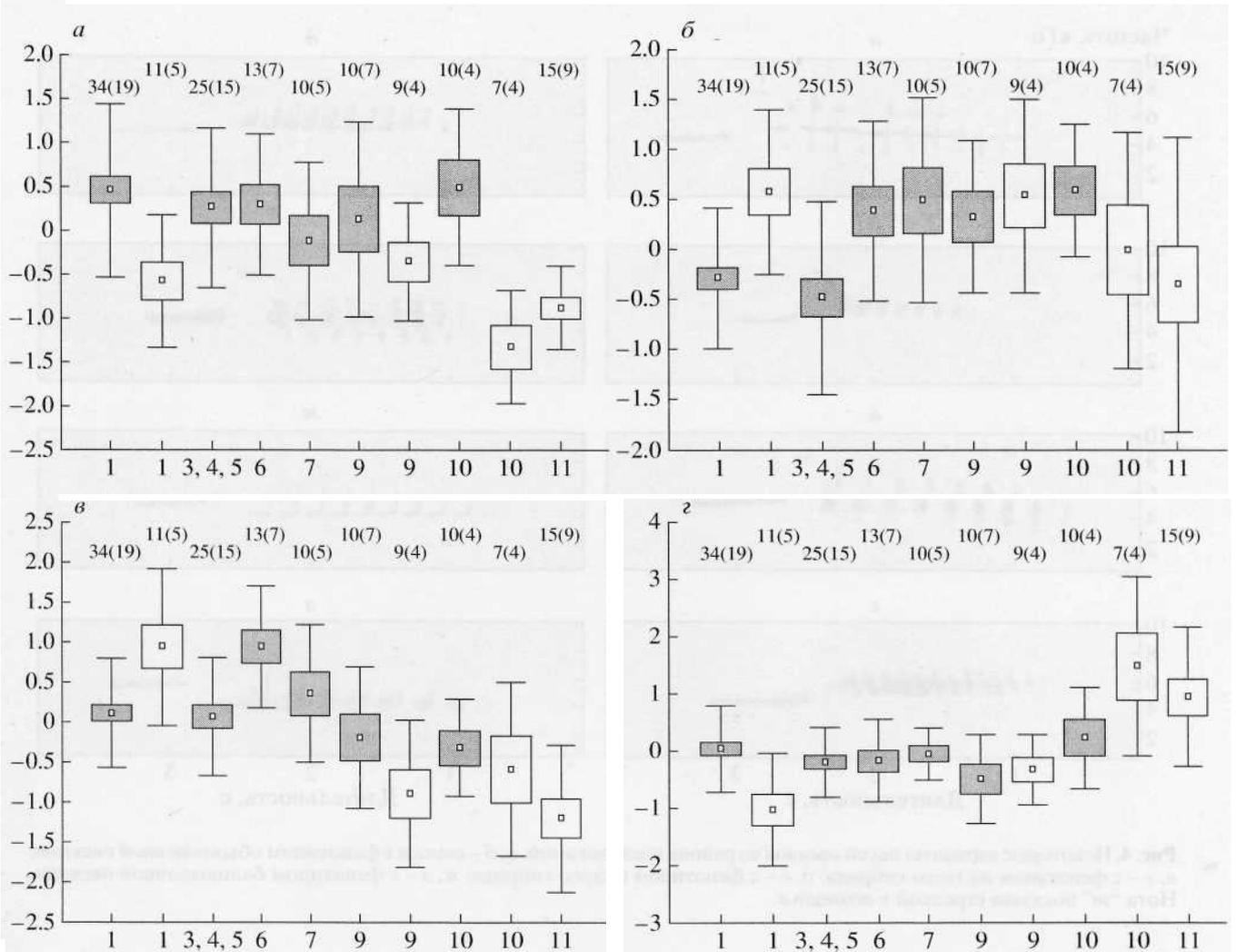


Рис. 5. Результаты факторного анализа песен обыкновенной и белошапочной овсянок на Алтае. Темным цветом показаны песни обыкновенной овсянки, белым - белошапочной. По горизонтальной оси - популяции (нумерация как на рис. 1 и в табл. 2), по вертикальной - значение фактора; на графиках - среднее, ошибка среднего и среднеквадратичное отклонение, числа над графиками обозначают количество проанализированных вариантов песен и число записанных самцов (в скобках). Графики *a-г* - факторы 1-4, соответственно. Интерпретацию факторов см. в тексте и табл. 4.

гибридов 5 занимали территории, соседние с белошапочными овсянками. Коль скоро известно, что фенотип белого гибрида свойствен особям F₁ (Lohrl, 1967), можно допустить, что в этих демах гены белошапочной овсянки распространялись именно при посредстве самцов с фенотипом белого гибрида.

В обследованном районе взаимоотношения между самцами разных фенотипов регулируются по принципу межвидовой территориальности. Об этом свидетельствуют не только данные картирования песенных постов, но и своего рода полевые эксперименты, ситуации, возникающие при отлове птиц. В частности, мы наблюдали устойчивую открытую агрессивность фенотипически чистого самца белошапочной овсянки на "жел-

тую" птицу (фенотипический класс 3), выставленную в клетке на его территории, при этом хозяин участка был первоначально привлечен к месту этих событий проигрыванием песни обыкновенной овсянки. Аналогичным образом, при проигрывании песни, самец с фенотипом обыкновенной овсянки агрессивно реагировал на самца белошапочной овсянки, находившегося в садке.

Особенности песенного поведения. Вообще говоря, отсутствие в реакциях птиц четкой дискриминации между собственной видоспецифической песней и песней другого вида оказалось устойчивым правилом: значительная часть особей были привлечены к месту отлова проигрыванием песен, записанных в других регионах от неконспецифических самцов.

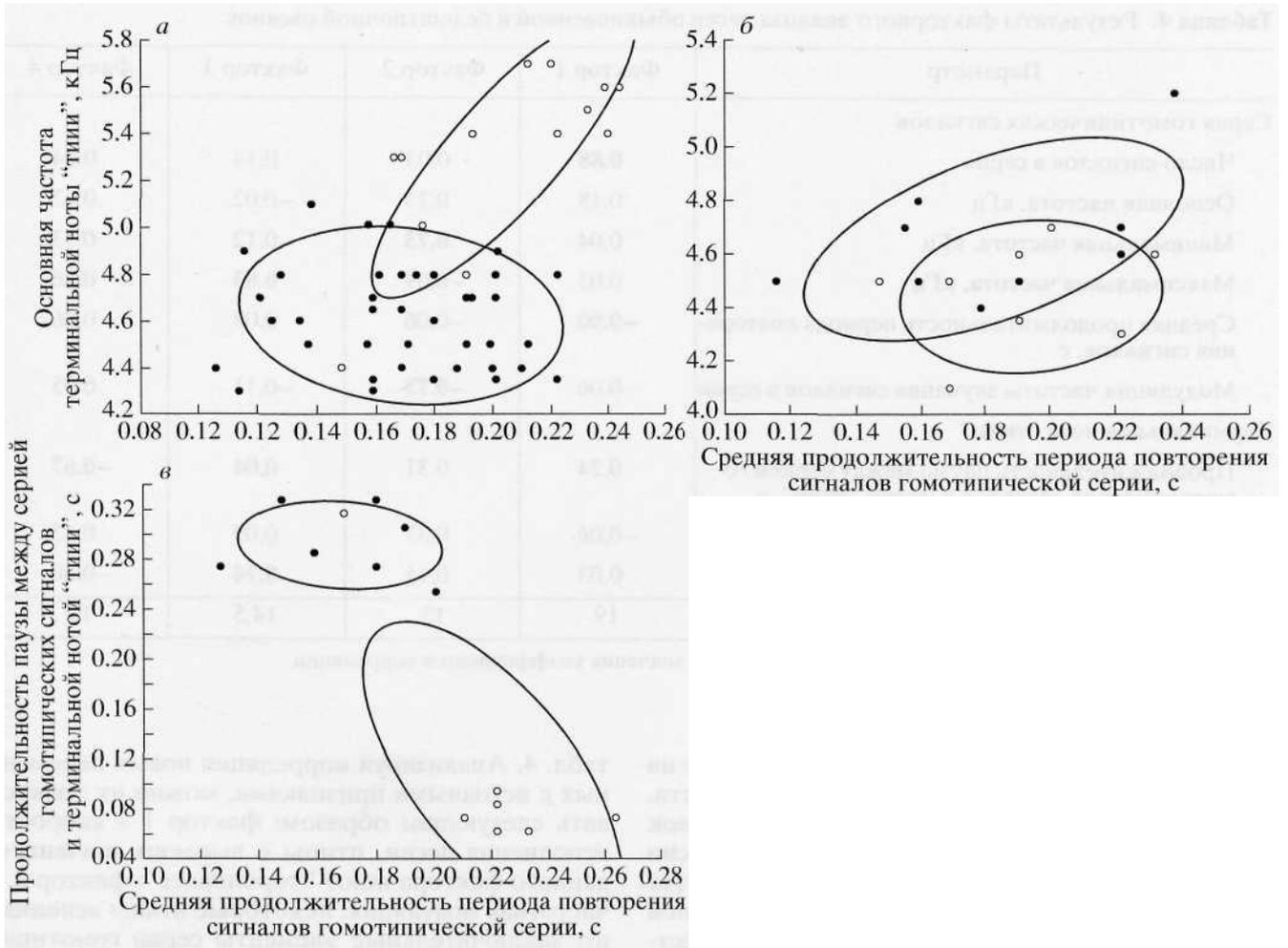


Рис. 6. Дискриминация песен обыкновенной и белошапочных овсянок по количественным показателям в трех разных смешанных популяциях на Алтае. Темные точки - обыкновенная овсянка, светлые кружки - белошапочная овсянка; а - с. Рассказиха (рис. 1, /), б — с. Хабаровка (рис. 1, 70), в - с. Акташ и Чибит (рис. 1, //).

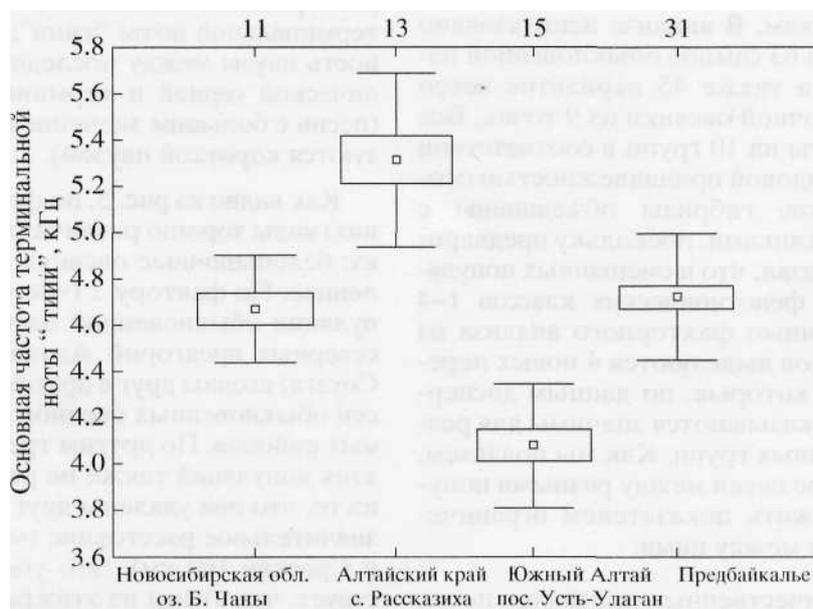


Рис. 7. Основная частота терминальной ноты "тии" песен птиц из различных популяций белошапочной овсянки.

Таблица 4. Результаты факторного анализа песен обыкновенной и белошапочной овсянок

Параметр	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3	Фактор 4
Серия гомотипических сигналов				
Число сигналов в серии	0.88	0.03	0.14	0.04
Основная частота, кГц	0.18	0.23	-0.02	0.62
Минимальная частота, кГц	0.04	0.73	-0.12	0.13
Максимальная частота, кГц	0.03	-0.09	0.83	0.26
Средняя продолжительность периода повторения сигналов, с	-0.90	-0.06	0.08	0.06
Модуляция частоты звучания сигналов в серии	-0.06	-0.73	-0.11	0.05
Терминальная нота "тиии"				
Продолжительность паузы между серией гомотипических сигналов и нотой "тиии", с	0.24	0.31	0.04	-0.67
Продолжительность, с	-0.06	0.37	0.09	0.45
Основная частота, кГц	0.03	0.15	0.74	-0.40
Доля объясненной дисперсии, %	19	15	14.5	14

Примечание. Жирным шрифтом выделены наибольшие значения коэффициентов корреляции.

Этому не приходится удивляться, поскольку на Алтае, как и в других зонах вторичного контакта, песни обыкновенной и белошапочной овсянок весьма сходны по своей структуре (рис. 4). Песни "желтых" овсянок типа обыкновенной относятся здесь к сибирскому диалекту "зи - тиий" (Панов и др., 2003; Рубцов, 2007). Всюду в зоне совместного обитания этих двух видов для белошапочных овсянок характерно исполнение песни в несколько более медленном темпе.

Мы проанализировали записи песен по 9 количественным признакам. В анализе использовано 106 вариантов песен 63 самцов обыкновенной овсянки и гибридов, а также 45 вариантов песен 24 самцов белошапочной овсянки из 9 точек. Все записи были разбиты на 10 групп в соответствии с местом записи и видовой принадлежностью особей. Фенотипические гибриды объединены с обыкновенными овсянками, поскольку предварительный анализ показал, что в смешанных популяциях песни самцов фенотипических классов 1—4 однотипны. С помощью факторного анализа из 9 исходных признаков выделяются 4 новых переменных (фактора), которые, по данным дисперсионного анализа, оказываются значимы для различения 10 выделенных групп. Как мы полагаем, различия в структуре песен между разными популяциями могут служить показателем ограничения обмена особями между ними.

Исходные 9 количественных признаков песни и структура 4 выделенных факторов показаны в

табл. 4. Анализируя корреляции новых переменных с исходными признаками, можно их трактовать следующим образом: фактор 1 — скорость исполнения песни, птицы с высоким значением данного фактора поют "торопливее"; фактор 2 - частотная модуляция: некоторые птицы исполняют заключительные элементы серии гомотипических сигналов выше, чем начальные (также песни характеризуются низким значением данного фактора); фактор 3 - общая тональность песни: чем выше его значение, тем выше частотные характеристики сигналов гомотипической серии и терминальной ноты "тиий"; фактор 4 - длительность паузы между последним сигналом гомотипической серией и терминальной нотой "тиий" (песни с большим значением фактора характеризуются короткой паузой).

Как видно из рис. 5, по фактору 1 (скорость пения) виды хорошо различаются во всех популяциях: белошапочные овсянки поют несколько медленнее. По фактору 2 (частотная модуляция) популяции обыкновенной овсянки из Рассказихи и северных предгорий Алтая (Сростки, Карагуж, Соузга) сходны друг с другом и отличаются от песен обыкновенных овсянок из более южных горных районов. По другим трем факторам песни из этих популяций также не различаются, несмотря на то, что они удалены друг от друга на довольно значительное расстояние (между пос. Рассказиха и Сростки 160 км). Это убедительно свидетельствует, что птицы из этих районов являются членами единой, "равнинной" популяции обыкновен-

ной овсянки. В то же время, песни из соседней популяции в пос. Черга, расположенной всего в 40 км к югу от "равнинной" (пос. Соузга), хорошо отличаются не только по фактору 2, но и по фактору 3 (высота терминальной ноты). Это говорит об ограничении обмена особями между этими точками; в качестве преграды может выступать сосновый бор - местообитание, малоприспособленное для обыкновенной овсянки. По фактору 3 популяция Черги отличается также от популяций Хабаровки и Акташа. Здесь границей, препятствующей обмену особей, очевидным образом служит Семинский перевал. По высоте терминальной ноты (фактор 3) популяция белошапочной овсянки Барнаула сильно отличается от горноалтайских, что говорит в пользу изолированности первой от тех, что населяют крайний юг Алтая. Судя по значениям факторов 2, 3 и 4, эти три южные популяции могут быть связаны интенсивным обменом особей.

По совокупности всех четырех факторов песни белошапочных овсянок в целом надежно отличаются от песен обыкновенных в двух из трех смешанных популяций - в окрестностях Барнаула и в Акташе. Напротив, в популяции Хабаровки (гибридная зона) различия в песнях этих двух видов не являются диагностическими (рис. 6). Это говорит о том, что интеграционные процессы, сопутствующие гибридизации двух видов, здесь зашли дальше, чем в двух других смешанных популяциях.

К аналогичному выводу можно прийти из сопоставления частот сходных вариантов песни в смешанных популяциях между кон- и гетероспецифическими самцами. В репертуаре каждого самца обычно наблюдается 2-3 варианта песни, различающихся по конфигурации и взаимному расположению нот в серии гомотипических сигналов. Песни одного варианта исполняются данным самцом строго стереотипно, при этом у разных самцов нередко наблюдаются сходные, в некоторых случаях практически идентичные, варианты песни. Есть все основания полагать, что подобное сходство объясняется импринтингом - обучением стилю пения молодых самцов у более старых (Рубцов, 2007). В этом случае сравнение доли сходных вариантов песни у разных самцов внутри и между видами в смешанных популяциях можно рассматривать как косвенный показатель эффективности этологических барьеров репродуктивной изоляции: в той же степени, в какой молодые самцы могут заимствовать гетероспецифическую песню, молодые самки могут запечатлеть облик будущего полового партнера.

В смешанной популяции Барнаула (пос. Бобровка и Рассказиха) встречено 8 вариантов песни, повторяющихся у разных самцов одного вида, и

только один вариант, общий для самцов разных видов (всего проанализировано 45 вариантов песен от 24 самцов). Аналогично, в популяции Акташа из 17 вариантов песен, записанных от 8 самцов, 4 были повторяющимися, причем 3 встречались в пределах одного вида и 1 - у самцов, принадлежащих к разным видам. В популяции Хабаровки картина принципиально отличается от двух предыдущих. Здесь из 7 повторяющихся вариантов песен (всего проанализировано 19 вариантов от 11 самцов) 5 встречались у самцов разных видов и только 2 - у одного вида.

Стоит отметить, что в окрестностях Барнаула манера пения белошапочных овсянок (высота исполнения терминальной ноты "тиии") отличается не только от популяций этого вида из горной части Алтая, но и от того, что мы видим в других районах Сибири (рис. 7). Сказанное наводит на мысль, что немногочисленные здесь белошапочные овсянки могут принадлежать к некогда процветавшей популяции, лишь ограниченно связанной с популяциями того же вида, распространенными в других регионах Западной и Восточной Сибири. В противоположность этому, общность характера пения у "желтых" овсянок на Алтае и в изученных ранее регионах Сибири может свидетельствовать о том, что все эти популяции являются фрагментами некой единой метапопуляции.

Несовершенство этологических изоляционных барьеров. Сходство в песнях родительских видов, а также их вокализации с таковой у гибридов способствует формированию размножающихся пар из особей с разной генетической конституцией. Среди 15 пар, наблюдавшихся на протяжении 2 полевых сезонов, только 5 включали партнеров, которые, судя по их окраске, могли быть конспецифическими: 4 пары включали самцов и самок с обликом обыкновенной овсянки и в одной паре (в гибридной популяции окрестностей с. Хабаровка) оба партнера выглядели типичными белошапочными овсянками.

Среди прочих 10 пар 2 определенно были смешанными (самцы *E. citrinella*, самки *E. leucocephalos*), и в одной фенотипически чистый самец *E. leucocephalos* принес потомство в паре с самкой *E. citrinella* либо гибридной. Еще в 7 парах, по крайней мере, один из партнеров определенно имел облик гибрида. Желтые самки типа *E. citrinella* находились в парах с 4 желтыми и 2 белыми гибридами, а гибридная самка, уклоняющаяся в сторону *E. leucocephalos*, сформировала пару с типичным самцом обыкновенной овсянки.

Аргументы в пользу плодовитости овсянок во всех вариантах прямых и возвратных скрещиваний приведены в другой работе (Панов и др., 2003), но каков бы ни был успех размножения пар

разом, пример гибридогенного полиморфизма (Панов, 1989). Иными словами, здесь происходит скрещивание "в себе" местного пула особей со смешанной наследственностью. Это приводит к закономерному выщеплению в череде поколений признаков белошапочной овсянки. Резкое увеличение доли таких промежуточных фенотипов на крайнем юге выдела - в Черге (44.7%) происходит, как мы полагаем, за счет наложения их дисперсии из гибридной зоны (Хабаровка-Чибит) на местные процессы реализации гибридогенного полиморфизма.

Южные высокогорья Алтая. Ситуацию, изученную в этом районе, мы рассматриваем в качестве примера молодой гибридной зоны, сформировавшейся, как мы полагаем, в результате экспансии обыкновенной овсянки в автохтонный ареал белошапочной. Существование этого современного очага гибридизации предполагает реальную возможность поддержания гибридогенного полиморфизма в среднегорьях и низкогорьях Алтая за счет проникновения сюда особей белошапочной овсянки и гибридов разных поколений из южных высокогорий. Однако данные, полученные в данном исследовании, показывают, что такая экспансия в настоящее время практически отсутствует.

Нивелирование видоспецифических различий в песнях. Как было показано ранее (Панов и др., 2003), песни обыкновенной и белошапочной овсянок из аллопатрических участков их ареалов в целом сходны по структуре. Основные структурные различия, выявляемые при сравнении песен изученных видов из районов их аллопатрии, отчасти сохраняются и в исследованных ранее участках зоны симпатрии. При этом, однако, наблюдается тенденция к уменьшению видоспецифических различий в песнях, в частности, за счет заимствования особями каждого вида манеры пения другого. Наиболее ярко такая картина наблюдается в популяции Хабаровки, где гибридизация выглядит наиболее интенсивной. В принципе, это явление может быть связано с процессами импринтинга молодыми самцами песен самцов-родителей в смешанных парах. Разумеется, это лишь гипотеза, требующая экспериментальной проверки, конкретные механизмы такого заимствования остаются неясными.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарим Ю.С. Равкина (Институт биологии и систематики Сибирского отделения РАН) за консультации при выборе маршрута экспедиции на Алтай, выражаем также глубокую благодарность сотрудникам Барнаульского университета Е.П. Кашкарову и А.В. Грибкову за

всестороннюю помощь в наших экспедиционных исследованиях и их материальное обеспечение.

Исследование финансировалось Американским фондом в поддержку гражданских исследований (CRDF), грант RUB1-2630-МО-04.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Майр Э., 1947. Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога. М.: Иностранная литература. 504 с.
- Панов Е.Н., 1973. Взаимоотношения двух близких видов овсянок (*Emberiza eitrinella* L. и *E. leucocephalos* Gm.) в области их совместного обитания // Проблемы эволюции. Т. 3. Новосибирск: Наука. С. 262-294.
- Панов Е.Н., 1989. Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. М.: Наука. 510 с.
- Панов Е.Н., Рубцов А.С., Монзиков Д.Г., 2003. Взаимоотношения двух видов овсянок (*Emberiza eitrinella*, *E. leucocephalos*), гибридизирующих в зонах перекрытия их ареалов // Зоол. журн. Т. 82. Вып. 4. С. 470-484.
- Рубцов А.С., 2007. Изменчивость песни обыкновенной и белошапочной овсянок (*Emberiza eitrinella*, *E. leucocephalos*) как показатель структуры популяций и эволюционной истории видов // Зоол. журн. Т. 86. Вып. 7. С. 863-876.
- Сушкин П.П., 1938. Птицы Советского Алтая и прилегающих частей северо-западной Монголии. М.: Изд-во АН СССР. Т. 2. 436 с.
- Стахеев В.А., 2000. Птицы Алтайского заповедника // Итоги инвентаризации орнитофауны в 1970-1979 годы. Шушенское. 189 с.
- Цыбулин С.М., 1999. Птицы Северного Алтая. Новосибирск: Наука. 516 с.
- Lohrl P., 1967. Zur Verwandtschaft von Fichtenammer (*Emberiza leucocephalos*) und Goldammer (*Emberiza eitrinella*) // Vogelwelt. V. 88. P. 148-152.
- Panov E.N., Rubtsov A.S., Monzиков D.G., 2003. Hybridization between yellowhammer and pine bunting in Russia // Dutch Binding V. 25. № I. P. 17-31.
- Piechocki R., Bolod A., 1972. Beitrage zur Avifauna der Mongolei // Teil 2. Passeriformes. Mitt. Zool. Mus. Berlin. Bd. 48. S. 41-175.
- Reed J.M., 1990. The dynamics of red-cockaded woodpecker rarity and conservation // Conservation and management of woodpecker populations. Swedish Univ. Agricult. Sci. Dept wildlife Ecol. Rep. 17, Uppsala. P. 37-50.

NEW DATA ON INTERRELATIONSHIPS
BETWEEN TWO BUNTING SPECIES
(*EMBERIZA CITRINELLA*, *EMBERIZA LEUCOCEPHALOS*)
INTERBREEDING IN THE ZONE OF THEIR OVERLAPPING RANGES

E. N. Panov¹, A. S. Rubtsov², M. V. Mordkovich²

Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia

²*State Darwin Museum, Moscow 117292, Russia*

e-mail: panoven@mail.ru

The study was conducted at a peak of nesting season (in April-June, 2005 and 2006) in Western Siberia and the Altai Mountains on a route of 980 km long between the Novosibirsk Akademgorodok (in the vicinity of Novosibirsk) and the Russian-Mongolian frontier. In 12 localities, 263 males were counted, and 62 of them were captured. Upon counting, a method of luring of birds to species-specific song was used. Tape recordings of songs of 87 males were obtained. The apparent nonuniformity of the hybridization rate due to the local differences in the abundance of pine bunting was revealed. *E. leucocephalos* is uncommon in the southern part of Western Siberia, practically absent further southward (in foothills and low mountains of the western Altai); it is quite abundant at the extreme south of the Altai highlands. In southern Western Siberia, the dominant *E. citrinella* population and a scarce *E. leucocephalos* one participate in the interspecies hybridization. The latter population seems to be on the verge of extinction. The catastrophic reduction of the number of *E. leucocephalos* is mainly caused by its interbreeding with *E. citrinella*. In the low- and middle-altitudinal mountains of the western Altai, individuals with characters of both parental species are derivative of their hybridization that took place in the past (hybridogenous polymorphism). In the southern Altai highlands, a hybrid zone of recent origin is found that was formed as a result of expansion off *citrinella* into the autochthonous range of *E. leucocephalos*. The differences in coloration and vocalization are shown to ensure ethological isolation.