

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ ОТДЕЛЕНИЕ ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ
ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИИ

Том III

Под редакцией Н. Н. Воронцова



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА» · СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

НОВОСИБИРСК · 1973

Е. Н. ПАНОВ

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ДВУХ БЛИЗКИХ ВИДОВ ОВСЯНОК (*EMBERIZA CITRINELLA* L., *E. LEUCOCEPHALOS* GM.) В ОБЛАСТИ ИХ СОВМЕСТНОГО ОБИТАНИЯ

Обыкновенная овсянка (*Emberiza citrinella* L.) и белошапочная овсянка (*E. leucosephalos* Gm.) симпатричны на обширных территориях Палеарктики (рис. 1). С одной стороны, многие черты их морфологии (в частности, особенности скелета, а также окраски) и поведения позволяют с полным правом считать их самостоятельными видами. С другой стороны, в коллекциях встречаются экземпляры с промежуточными признаками, которые обычно рассматриваются в качестве гибридов. Предположение о возможной гибридизации подтверждается также на-

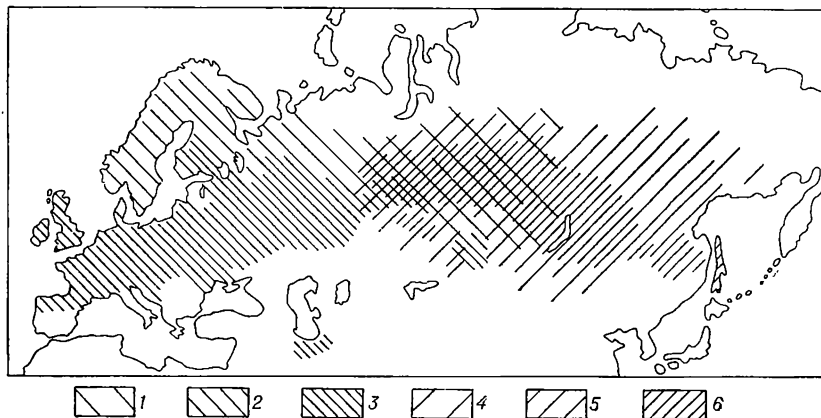


Рис. 1. Ареалы обыкновенной и белошапочной овсянок с указанием на ориентировочную численность обоих видов.

E. citrinella: 1 — редка; 2 — обычна; 3 — многочисленна; *E. leucosephalos*: 4 — редка; 5 — обычна; 6 — многочисленна.

ходками смешанных пар (Г. Кисленко, личное сообщение; А. Назаренко, личное сообщение; наши данные). Это порождает некоторые сомнения по поводу систематического статуса рассматриваемых форм и позволяет некоторым авторам считать их «недостаточно обособившимися видами» (Мальцев, 1941) или даже подвидами (Портенко, 1960). В пользу этой точки зрения, на первый взгляд, свидетельствует также предположение о плодовитости гибридов первого и последующего поколений (Раджабли и др., 1970). За счет участия гибридов в воспроизведении популяции должно происходить накопление особей со-

смешанной наследственностью. Если опираться только на сам факт гибридизации, то суждение о современном статусе обыкновенной и белошапочной овсянок остается чисто формальным. Безоговорочно принимаемая физиологический критерий вида, мы формально можем считать этих овсянок подвидами одного вида. Если же полагаться на первое впечатление о редкости гибридов по сравнению с фенотипически чистыми особями обоих видов, то и противоположная точка зрения оказывается достаточно весомой.

Очевидно, для более объективного суждения по этому вопросу необходимы количественные данные по концентрации в популяциях гибридов F_1 и последующих поколений. Решить эти вопросы — первая задача настоящей статьи.

Как будет показано ниже, размах начальной гибридизации (между чистыми или, точнее, фенотипически чистыми *E. citrinella* и *E. leucosephalos*) составляет менее 3% численности смешанной популяции в зоне симпатрий. Следовательно, коэффициент полезного действия изолирующих систем превышает 97%. Итак, надо выяснить те наиболее существенные различия в экологии и поведении обыкновенной и белошапочной овсянок, которые действуют в качестве надежных изолирующих факторов, противодействуя потенциально возможной сплошной гибридизации.

При изучении размаха естественной гибридизации были использованы коллекции Зоологического музея МГУ (903 экз. *E. citrinella*, 273 — *E. leucosephalos*) и 34 экз. *E. leucosephalos* из Читинского краеведческого музея. Взаимоотношения видов изучались в окрестностях Новосибирского научного центра весной и летом 1967 г. Отдельные сведения собраны в последующие годы (1968—1970). Данные о поведении собирались по наблюдениям за птицами в поле и за содержащимися в неволе. Большинство из них было взято птенцами из гнезд (2 самца и самка *E. citrinella*, 3 самца и 2 самки *E. leucosephalos*). Голоса записывались в полевых условиях и в лаборатории магнитофонами «Романтик» и «Репортер-3» на пленке типа 6. Записи обрабатывались на самописце 2305 фирмы Брюль и Квер на кафедре зоологии позвоночных МГУ и на динамическом спектр-анализаторе звуковых частот в Лаборатории структурной и прикладной лингвистики филологического факультета МГУ. Существенную помощь при сборе и обработке материала нам оказали А. П. Крюков, Н. Ш. Булатова, В. М. Смирнов, А. М. Судилова, С. В. Луцкая, В. Марков, А. А. Никольский, Н. Малыгина, Е. И. Павлов, А. Д. Базыкин, М. Федосеева, С. Н. Светлов. Ю. С. Равкин любезно предоставил в наше распоряжение свои неопубликованные материалы. Всем этим лицам автор приносит глубокую признательность.

I. НЕКОТОРЫЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ *E. CITRINELLA* И *E. LEUCOCEPHALOS* В СВЯЗИ С ВОПРОСОМ О ГИБРИДИЗАЦИИ И КОНКУРЕНЦИИ МЕЖДУ ЭТИМИ ВИДАМИ

1. Окраска

Наиболее удобным признаком для изучения гибридизации служит окраска оперения. Она совершенно различна у взрослых самцов *E. citrinella* и *E. leucosephalos* и в большинстве случаев имеет заметные черты различий у самок и молодых птиц (характерный признак обыкновенной овсянки — желтизна на контурном оперении и на крыле).

В то же время в коллекциях нередко экземпляры с признаками, не свойственными тому или иному виду и сближающие их с другим видом. У обыкновенной овсянки такими признаками являются в первую очередь каштановые перышки на «усах» и горле, а также около глаза (вокруг него и за ним). У белошапочной — желтизна на самых различных участках оперения (рис. 2). Эти признаки могут быть или атаквистическими, полученными от общего предка, или же следствием гибридизации. В последнем случае можно предполагать, что носителями таких признаков могут быть как непосредственные потомки смешанных пар (гибриды первого, второго и ряда последующих поколений), так и особи, получившие этот признак в результате длительного процесса миграции чуждых генов. В последующем изложении понятие «гибрид» будет применяться только в отношении тех особей, которые можно предположительно считать недавними потомками смешанных пар. Понятно, что такое ограничение весьма условно.

Экземпляры, определяемые как E. citrinella и несущие отдельные признаки E. leucosephalos

Пытаясь выяснить возможное происхождение каштановой пигментации в оперении головы подобных экземпляров, мы оценили распространение этих

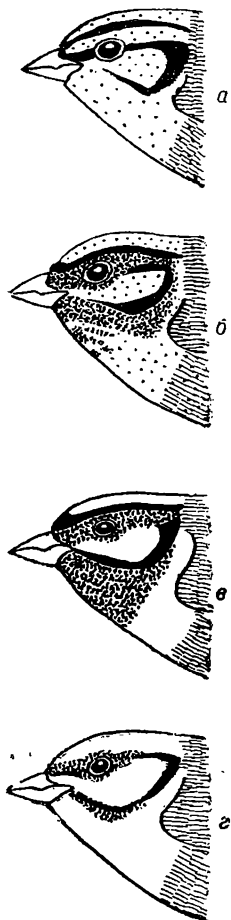


Рис. 2. Окраска головы самцов обыкновенной овсянки (а), гибрида (б) и белошапочной овсянки (типичная окраска — в, менее распространенный тип окраски — д). Желтый цвет показан редким пунктиром, коричневый — густым.

признаков в различных популяциях обыкновенной овсянки. Степень развития признака среди самцов и самок с апреля по июль включительно оценивалась глазомерно по балльной шкале (рис. 3). Полученные данные сведены в табл. 1.

Как следует из табл. 1, признак, оцениваемый баллами 2—3, распространен более или менее равномерно во всех частях ареала обыкновенной овсянки. В западной части ареала, далеко за пределами зоны симпатрии, 3/4 исследованных особей имеют по бокам горла слабую каштановую пигментацию (рис. 4, а). Каково бы ни было первоначаль-

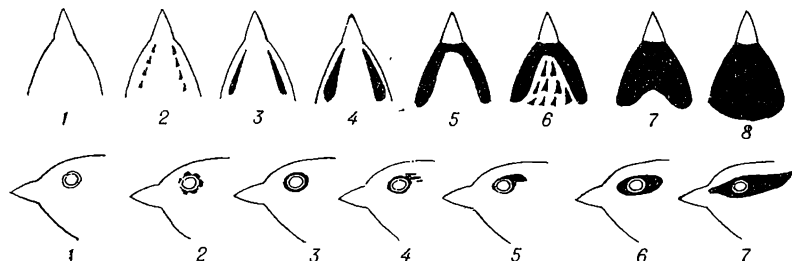


Рис. 3. Балльная оценка окраски горла и окологлазничного оперения у типичных особей *E. citrinella* (1), *E. leucosephalos* (8 — в верхнем ряду, 7 — в нижнем) и промежуточных типов.

Таблица 1
 Распространение признака «каштановые усы» в гнездящихся популяциях *E. citrinella*
 (в скобках — процент от общего числа экземпляров из данной популяции).

№ популяции	Балл			n	Средний балл $M \pm s$
	1	2-3	4		
1	7 (25,0)	21 (75,0)	—	28	1,96±0,14
2	20 (40,8)	29 (59,1)	—	49	1,75±0,10
3	25 (30,9)	52 (64,2)	4 (4,9)	81	1,95±0,08
4	7 (26,9)	18 (69,3)	1 (3,8)	26	2,00±0,17
5	15 (23,0)	42 (63,2)	8 (13,8)	65	2,27±0,11
6	16 (17,0)	64 (67,6)	14 (15,4)	94	2,45±0,12

Примечание. Номер популяции соответствует следующим географическим областям: 1 — Зап. Европа, северо-запад СССР, 2 — юго-запад европейской части СССР, 3 — центр европейской части СССР, 4 — юго-восток европейской части СССР, 5 — Сибирь, Алтай (зона симпатрии), 6 — зимующие популяции из района оз. Зайсан.

ное происхождение признака в этой степени выраженности — за счет сохранения черт общего предка или за счет миграции генов из зоны симпатрии — так или иначе, присутствие небольшого количества каштановых перьев по бокам горла у обыкновенной овсянки можно считать нормальным признаком этого вида. Степень его выраженности связана с общей интенсивностью пигментации. У самцов он встречается чаще, чем у самок (например, в популяции III у 70,8% всех самцов и у 54,6% самок; в популяции V — у 72,2% самцов и у 55,2% самок). У птиц первогодков этот признак почти не отмечается.

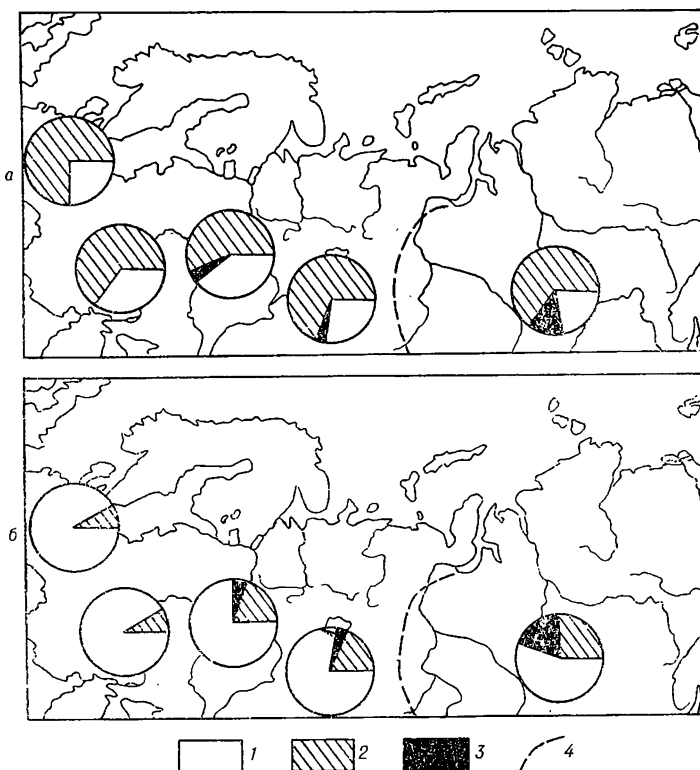


Рис. 4. Распространение признаков в гнездящихся популяциях *E. citrinella*:

а — «каштановые усы»; б — «окологлазное кольцо». 1 — признак отсутствует, балл 1; 2 — баллы 2-3; 3 — баллы 4 и выше; 4 — западная граница зоны симпатрии.

Таблица 2

Распространение признака «окологлазничное кольцо» в гнездящихся популяциях *E. citrinella*

№ популя- ции	Балл			n	Средний балл M±s
	1	2-3	>4		
1	24 (92,2)	2 (7,7)	—	26	1,08±0,02
2	41 (87,2)	4 (8,5)	—	47	1,17±0,07
3	52 (74,3)	15 (21,4)	3 (4,3)	70	1,41±0,12
4	32 (78,0)	8 (19,5)	1 (2,5)	41	1,29±0,10
5	31 (55,4)	14 (25,0)	11 (19,6)	56	2,10±0,22
6	66 (68,7)	12 (12,5)	18 (19,8)	96	2,04±0,17

Таблица 3

Вероятности сходства и различий между отдельными популяциями по распространенности в них признаков «усы» (левый нижний угол) и «кольцо» (правый верхний угол). В скобках — величина выборки

—	VI(96)	V(56)	IV(41)	III(70)	II(47)	I(26)	—
I(28)	—	0,17	0,99+++	0,99++	0,99+++	0,99+	VI(96)
II(49)	0,78	—	0,99+	0,99+	0,99+++	0,99++	V(56)
III(81)	0,84	0,88	—	0,55	0,67	0,87	IV(41)
IV(26)	0,16	0,87	0,23	—	0,91	0,95	III(70)
V(65)	0,89	0,99++	0,98	0,78	—	0,97	II(47)
VI(94)	0,97	0,99+++	0,00++	0,94	0,72	—	I(26)
—	I(28)	II(49)	III(81)	IV(26)	V(65)	VI(94)	—

Примечание. +P<0,01; ++P<0,002; +++P<0,001.

Что касается пигментации горла, определяемой баллами более высокого значения (от 4 до 8), то намечается тенденция к ее увеличению с запада на восток, в сторону зоны симпатрии. В зимующей популяции из района оз. Зайсан, состоящей из сибирских и алтайских птиц (овсянки мигрируют осенью в юго-западном направлении); особи с признаком, оцениваемым баллами 4—8, составляют 15,4%. Эта цифра близка к соответствующему показателю для гнездящейся сибирской популяции (13,8%).

Распределение другого признака — «каштанового окологлазничного кольца» — подтверждено сходными закономерностями (рис. 4, б, табл. 2). В табл. 2 рассматриваются те же популяции, в тот же период, что и в табл. 1.

Как видно из табл. 2 и из сопоставления позиций а и б на рис. 4, последний признак распространен в популяциях обыкновенной овсянки меньше, чем предыдущий. Наблюдается тенденция к увеличению концентрации высоких баллов в направлении с запада на восток, в сторону зоны симпатрии. Как и в случае с признаком «усы», отличия сибирской популяции от европейских высокодостоверны. Неслучайность этих различий подтверждается

Таблица 4

Сопряженность признаков «каштановые усы» и «окологлазничное кольцо» у 277 половозрелых самцов и самок из популяций I, II и III. В скобках — ожидаемая частота.

Балльная оценка признака «кольцо»	Балльная оценка признака «усы»		
	1	2	3
1	94 (78,4)	107 (154)	23 (30,7)
2	3 (18,5)	35 (27,1)	15 (7,2)

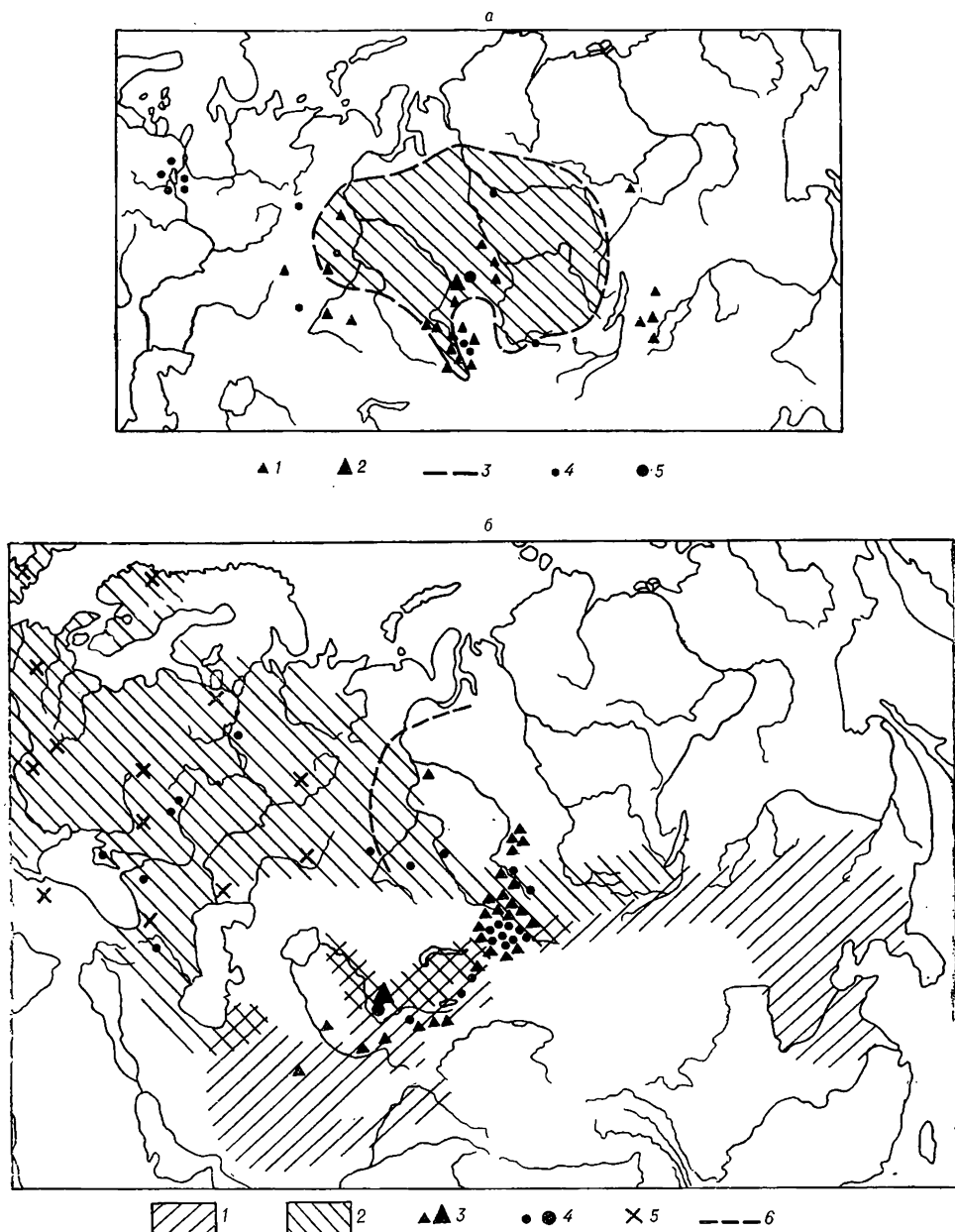


Рис. 5. Находки гибридов между *E. citrinella* и *E. leucosephalos*: а — в гнездовой сезон (апрель — июль включительно). Заштрихованный участок — зона симпатрии. 1 — одиночные находки гибридов, уклоняющихся в сторону *E. leucosephalos*; 2 — серия гибридов, уклоняющихся в сторону *E. leucosephalos* (Томск, 11 экз.); 3 — граница зоны симпатрии; 4 — одиночные находки гибридов, уклоняющихся в сторону *E. citrinella*; 5 — серия гибридов, уклоняющихся в сторону *E. citrinella* (Томск, 11 экз.); б — во внегнездовое время (август — март включительно). 1 — основные зимовки *E. leucosephalos*; 2 — то же, *E. citrinella*; 3 — одиночные находки и серии гибридных экземпляров *E. leucosephalos*; 4 — то же, *E. citrinella*; 5 — залеты *E. leucosephalos*; 6 — западная граница зоны симпатрии.

тем, что значительная выборка из зимующей сибирской популяции не дает достоверных ее отличий от гнездящейся симпатрической популяции (табл. 3). Создается впечатление, что перед нами давний процесс миграции чуждых генов из зоны симпатрии на запад.

Как и развитие «усов», степень пигментации вокруг глаза связана с общей интенсивностью пигментации особи. У молодых птиц подобное «кольцо» встречается крайне редко. Так, только у одного из 50 сеголеток популяции III обнаружено кольцо с баллом 3 и у двух — с баллом 2. Можно полагать, что лишь особи с выраженностью этого признака свыше трех баллов могут быть непосредственного гибридного происхождения. Кроме того, намечается тенденция к параллельному увеличению балльности этих признаков у одних и тех же особей (табл. 4). Сопряженность этих признаков высокодостоверна ($\chi^2=56,9$).

Показательно, что особи с высокими баллами рассмотренных признаков в гнездовой период встречаются преимущественно внутри зоны симпатрии или недалеко за ее границами (рис. 5, а). Исключение составляют лишь 5 самцов из коллекции Зоологического музея МГУ, добытые в окрестностях Москвы (5, 7, 20 и 22 апреля — с балльными оценками усов и колец соответственно 6 и 5, 5 и 5, 2 и 5, 5 и 5; 5 мая — баллы 2 и 4; 4 июня — баллы 5 и 1). Важно заметить, что 4 из них найдены еще в апреле, т. е. ими могут быть птицы, запоздавшие на весеннем пролете.

Экземпляры, определяемые как E. leucosephalos и несущие отдельные признаки E. citrinella

Уже упоминалось, что наиболее характерным признаком *E. citrinella*, присутствующим у некоторых экземпляров, окрашенных в целом как *E. leucosephalos*, оказывается желтизна на разных участках оперения. О частоте, с которой эта желтизна затрагивает те или иные участки, можно судить на основе анализа окраски такого характера у 239 самцов и 71 самки, собранных Н. А. Зарудным (1913) в окрестностях Ташкента (Чирчик) в 1906—1907 гг. (табл. 5, 6). Наиболее часто желтизна сосредоточена на крыльях (62,5% всех исследованных особей). Особи с желтизной на крыльях плюс на голени и середине брюшка составляют подавляющую долю выборки (79,3%). Это заключение весьма примечательно в одном отношении: «чуждая» белшапочной овсянке желтизна в оперении чаще всего затрагивает те его участки, которые в первую очередь желтеют у сеголеток овсянки обыкновенной. Птенцы последнего вида уже в гнездовом оперении имеют желтый налет на сгибах крыла и на бордюрах первостепенных маховых, в меньшей степени — на середине брюшка. Иными словами, атавистические и «гибридные» признаки у белшапочной овсянки соответствуют ювенильным признакам овсянки обыкновенной. То же самое можно сказать и о распространении каштановых отметин на голове у предполагаемых гиб-

Таблица 5

Количество особей, окрашенных в целом как *E. leucosephalos*, но с желтизной на тех или иных участках оперения (по данным Н. А. Зарудного, 1913)

Участки оперения, на которых сосредоточена желтизна	Самцы (239 экз.)	Самки (71 экз.)	Участки оперения, на которых сосредоточена желтизна	Самцы (239 экз.)	Самки (71 экз.)
I. Край кисти	233	56	V. Середина брюшка	45	21
II. Внешние бордюры маховых (III, IV, V, редко — VI)	169	34	VI. Ошейник	36	28
III. Нижние кроющие крыла и подмышечные	103	22	VII. Шапочка	34	20
IV. Голень	72	21	VIII. Щеки	30	3
			IX. Брюшко	27	10
			X. Подхвостье	20	1
			XI. Горло, шея	12	7
			XII. Бордюры рулевых	12	13

Таблица 6

Количество и процент самцов с различными типами сочетаемости желтых участков оперения
(например, I+II, I+II+III и т. д. По данным Н. А. Зарудного, 1913)

Тип окраски	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	Всего
	Участки оперения, затронутые желтизной (см. табл. 5)	I	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
	II		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	169
	III			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	103
	IV				+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	72
	V					+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	45
	VI						+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	36
	VII							+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	34
	VIII								+	+	+	+	+	+	+	+	+	30
	IX									+	+	+	+	+	+	+	+	27
	X										+	+	+	+	+	+	+	20
	XI											+	+	+	+	+	+	12
	XII												+	+	+	+	+	12
Количество, экз.	58	54	37	26	14	10	9	5	5	4	4	4	2	2	2	2	1	239
% особей с различными типами распространения желтизны в оперении	24,3	22,6	15,4	10,9	5,8	4,2	3,8	2,1	2,1	1,7	1,7	1,7	0,8	0,8	0,8	0,8	0,4	100%
	73,2																	
	79,0																	

ридов с общим типом окраски *E. citrinella*. Характерные для *E. leucocephalos* широкие каштановые «усы» и горловое пятно развиваются у последних на первом году жизни из первоначально возникающих узких каштановых усов и окологлазничных колец.

Возвращаясь к рис. 5, а, можно заметить, что большинство находок экземпляров «белошапочной» овсянки с желтизной на тех или иных участках оперения приурочено в гнездовой период к зоне симпатрии и близким к ней районам. Это позволяет принять такого рода желтизну как признак гибридный. Во внегнездовой период описанные экземпляры найдены в нормальных местах зимовок белошапочной и, что особенно интересно, обыкновенной овсянок (первый вид зимует в целом гораздо южнее, а гибриды в значительном числе встречаются зимой выше северной границы зимовок этого вида (рис. 5, б).

На основе табл. 6 можно сделать некоторые, сугубо ориентировочные, выводы по поводу количественного соотношения в популяции гибридов разных поколений. Количество особей с разной степенью развития желтизны неодинаково (табл. 7).

Таблица 7

Соотношение в выборке числа особей с разным количеством участков, затронутых желтизной

Класс	Количество участков, затронутых желтизной	Количество особей		Класс	Количество участков, затронутых желтизной	Количество особей	
		экз.	%			экз.	%
I	1	58	24,27	V	7	8	3,33
II	2	58	24,27	VI	8	21	8,76
III	3	39	16,32	VII	9	4	1,67
IV	4	47	19,71	VIII	10	4	1,67

Хорошо известно, что межвидовые гибриды первого поколения обычно имеют окраску, промежуточную между окраской родительских видов, а гибриды последующих поколений постепенно уклоняются в сторону одного из них. С этой точки зрения, особей с большим развитием желтизны в оперении с достаточной долей вероятности можно рассматривать как недавних потомков смешанных спариваний, а всех прочих — как потомков от длительных возрастных скрещиваний. Явно завышая количество первых, мы ориентировочно относим к ним особей последних четырех классов (V—VIII) из табл. 7. Тогда их доля в гибридной выборке составит около 15%. Естественно, что процент гибридов только первого поколения, входящих в эту группу, должен быть заметно ниже.

Другие типы окраски предполагаемых гибридных особей

Наряду с двумя основными типами окраски предполагаемых гибридов существует и третий тип, который характеризуется утратой основных признаков как одного, так и другого вида. К нему относятся особи с преобладающим белесым оперением, почти или полностью лишенных желтых тонов, и с очень слабым развитием каштановых отметин на голове — до полного их отсутствия. Такие птицы в целом сходны с годовками *E. leucosephalos*, однако присутствие в ряде случаев слабой желтизны на сгибе крыла и на бордюрах маховых указывает на примесь крови обыкновенной овсянки. Что касается экземпляров лишенных этой желтизны и нередко определяемых как гибриды, то они вполне могут быть чистыми *E. leucosephalos*. (Наблюдая развитие окраски у молодых белошапочных овсянок в неволе — с первого по третий год их жизни, мы пришли к выводу, что не все самцы приобретают широкие каштановые поля на голове — у некоторых до третьего года остаются лишь широкие усы и заглазничные пятна). Таких самцов в естественной гнездящейся популяции в районе Новосибирска насчитывается около 10% к общему количеству самцов этого вида (см. рис. 4). В коллекциях Зоологического музея МГУ имеется только три типичных экземпляра депигментированных гибридов (самец № R—88 157, Кемеровская обл., 16/V 61; самец № R—85 737, Алма-Атинская обл., 9/III 55; самец № R—60 808, Верхняя Ингода, 28/VI 47). У последнего экземпляра за глазом и по бокам горла есть несколько коричневых перышек. У четырех других экземпляров, близких по окраске к только что описанному, последний признак выражен заметнее.

Общий характер гибридизации между обыкновенной и белошапочной овсянками

В выборках из популяции обыкновенной овсянки из зоны симпатрии почти 20% особей могут быть гибридного происхождения. Для белошапочной овсянки эта цифра составляет около 15%. В отношении первого вида можно допустить, что этот процент завышен за счет выборочного коллектирования aberrантных особей, поскольку признаки *E. leucosephalos* у птиц, имеющих облик *E. citrinella*, хорошо идентифицируются в поле. Что касается особей, окрашенных в целом по типу *E. leucosephalos*, здесь процент гибридов в выборке должен быть близок к естественному, поскольку «чуждые» признаки (слабая желтизна) могут быть идентифицированы лишь при непосредственном просмотре коллекционных экземпляров. Принимая все это во внимание, можно принять, что в смешанной суммарной популяции из зоны симпатрии особи гибридного происхождения составляют не более 15%. Возвращаясь к проведенному ранее ориентировочному подсчету гибридов

первого и нескольких последующих поколений, можно сказать, что они составляют, по-видимому, около 2,5%, т. е. примерно 2—3 особи на каждые 100 экз. Следовательно, процент гибридов только первого поколения не должен превышать эту величину, а скорее всего будет значительно ниже.

К этому можно добавить, что в небольшой серии, собранной на Алтае П. П. Сушкиным (1938) и состоящей из 28 *E. citrinella* и 33 *E. leucocephalos*, оказалось два гибрида (3,2%). К сожалению, в статье Н. А. Зарудного (1913), собравшего серию из 323 гибридных особей (27 первого типа окраски и 225 — второго), нет указания на общее число добытых экземпляров. «Чтобы собрать такое значительное количество «средних форм», — пишет этот исследователь, — нам пришлось перебить овсянок (особенно белошапочных) в числе, во много раз большем: часто случалось так, что и среди двух-трех десятков добытых птичек все оказывались чистокровными». Н. А. Зарудный (1913) специально отмечает, что гибриды особенно многочисленны в годы, когда на пролете и на зимовках обильна обыкновенная овсянка.

2. Длина клюва

Принято полагать, что сопоставление длины клюва у близких симпатрических видов может служить надежным показателем существования или отсутствия конкуренции между ними в сфере питания. В ряде случаев обнаружено, что симпатрические популяции двух видов отличаются по этому признаку в большей степени, нежели аллопатрические популяции тех же видов. Это явление, известное под названием «смещение признака», очевидно, указывает на сопряженную эволюцию симпатрических популяций.

С этих позиций исследованы четыре выборки самцов: 24 экз. обыкновенной овсянки из Западной Европы, 26 — из Западной Сибири, 30 белошапочных овсянок из Западной Сибири и 32 — из Восточной Сибири. Длина клюва измерялась по коньку и от ноздри (рис. 6).

Сопоставляя по этим признакам как симпатрические популяции разных видов, так и аллопатрические и симпатрические — каждого вида, мы не обнаружили достоверных различий. Лишь в случае сравнения длины клюва от ноздри у белошапочных овсянок из Западной и Восточной Сибири различия достоверны (при $B=0,95$). Достоверны различия и между аллопатрическими популяциями обыкновенной и белошапочной овсянок даже при более высоком пороге вероятности ($B=0,99$).

Этот вывод оказывается довольно неожиданным. Из него следует, что в зоне контакта различия в длине клюва у этих видов не усиливаются, а уменьшаются. Как видно ниже, в зоне симпатрии рассматриваемые виды нередко живут бок о бок в одних и тех же местообитаниях, причем численность каждого вида при таком совместном существовании порой достигает достаточно высокого уровня. В этих условиях можно было бы ожидать заметной конкуренции в сфере питания и соответственно усиленной дивергенции величины клюва.

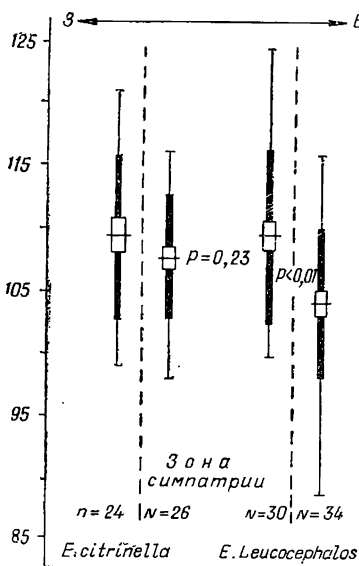


Рис. 6. Длина клюва у аллопатрических и симпатрических популяций *E. citrinella* (слева) и *E. leucocephalos* (справа).

Отсутствие указаний на такую повышенную дивергенцию позволяет предположить, что в основе эволюции симпатрических популяций этих видов лежат иные принципы, нежели необходимость избежать конкуренции (последняя может и не быть напряженной, если имеется избыток пищевых ресурсов). Можно думать, что оба вида в зоне контакта приспособляются как раз к более или менее одинаковым условиям существования, т. е. эволюционируют конвергентно. Другое предположение состоит в том, что каждый вид имеет параллельную клинальную изменчивость. Иными словами, оба вида могут эволюционировать совершенно независимо друг от друга. Третье предположение заключается в том, что межвидовые различия в зоне контакта нивелируют благодаря гибридизации.

II. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ *E. CITRINELLA* И *E. LEUCOCERPHALOS* КАК ВОЗМОЖНЫЙ ФАКТОР ИЗОЛЯЦИИ

В предыдущем разделе было показано, что в смешанной популяции обыкновенной и белошапочной овсянок в зоне симпатрии гибриды первого и нескольких последующих поколений составляют не более 2—3 особей на каждые 100. Отсюда следует, что вероятность образования смешанной пары из двух «чистокровных» птиц, относящихся к разным видам, имеет порядок не более 0,03. В данном разделе мы попытаемся выяснить, каковы те механизмы, которые вопреки возможностям к широкой потенциальной гибридизации поддерживают столь надежную изоляцию между этими видами.

1. Местообитания и численность

Местообитания этих видов чрезвычайно разнообразны как в зоне их совместного обитания, так и за ее пределами. Оба вида в высшей степени эврибионтны и могут успешно существовать в открытой местности и в сомкнутом лесу. Обыкновенная овсянка за пределами зоны симпатрии гнездится около куртин кустарников по открытым лугам и болотам, по лесным опушкам, полянам и вырубкам, в лиственных лесах (дубравах, липняках, травяных березняках и осинниках), в смешанных лесах (елово-березовых, елово-сосново-мелколиственных и пр.), в ельниках (однородных, сложных, травяных, зеленомошниках) и сосняках (травяных, зеленомошниках и пр.). Этот вид местами из лесотундры заходит в чистую тундру, а также поднимается в горы до высоты 1550 м, пересекая верхнюю границу еловой тайги (Сомов, 1897; Компаниец, 1940; Кириков, 1952; Страуман, 1954; Дубинин, Торопанова, 1956; Ивантер, 1962; Иноземцев, 1962; Рогачева, 1962; Карташев, 1963; Шилова, 1963; Ганя и др., 1965). Белошапочная овсянка вне зоны симпатрии обитает в период размножения в безлесных луговых и заболоченных участках, на лугах с кустарниками, по опушкам, редколесью и вырубкам, в лиственничниках, в смешанных лесах водоразделов, в урехах рек и в тугаях (Тугаринов, 1929; Павлов, 1948; Гизенко, 1955; Корелов, 1956; Кривошеев, 1960; Шкатулова, 1962; Кузякин, Второв, 1963; и др.).

Каковы же биотопические взаимоотношения этих видов в области их совместного обитания? Учитывая широкие экологические возможности видов и нежелательность экологической конкуренции, можно было бы ожидать, что местообитания двух видов овсянок в зоне симпатрии должны взаимноисключать друг друга. Однако анализ имеющегося у нас материала не дает возможности уловить даже тенденцию к взаимноисключению. Оба вида в зоне совместного обитания сохраняют

свою эврибионтность и нередко гнездятся в одних и тех же местообитаниях бок о бок друг с другом. Мы встречаем их в такой близости в зарослях кустарников Свердловской области, во многих биотопах Северо-Восточного Алтая (поля, луга, колки, мелколиственные леса предгорных равнин, березово-сосновые и березово-осиновые леса по течению Бии), в Южном Приобье и Прииртышье (поля, луга, перелески, пойменные леса и ивняки), в Томской и Новосибирской областях (смешанные леса и березовая лесостепь), в окрестностях Красноярска (низкогорные сосновые и сосново-лиственничные леса) (Наумов, 1960; Данилов, Гурьев, 1968; Пантелеев, в печ.; Равкин, в печати, и др.).

Интересно то, что обитая в одних и тех же местах, оба вида нередко имеют сравнимые показатели численности, порой достаточно высокие (табл. 8).

Любопытно, что, вопреки ожиданиям, численность обоих видов может изменяться от местообитания к местообитанию параллельно (см. табл. 8). Например, в окрестностях Колпашева оба вида удерживают максимальную для района численность в полях и перелесках, тогда как в других ландшафтах и те, и другие овсянки гнездятся в заметно меньшем количестве. В Прииртышье один из самых высоких показателей численности для белошапочной овсянки (93 особи на 1 кв. км) отмечен в пойменных лесах, лугах и ивняках. Эти ландшафты оказываются также одними из наиболее привлекательных и для обыкновенной овсянки, которая, кроме того, занимает в этом районе и чистые пойменные леса (здесь численность обоих видов одинакова). В других четырех урочищах*, выделенных в Прииртышье Ю. С. Равкиным (в печати), обыкновенная овсянка не гнездится, а численность белоша-

Таблица 8

Численность обыкновенной и белошапочной овсянок, гнездящихся симбиотопично (количество особей на 1 кв. км)

Географический район	Местообитания		
	<i>E. leucocephalus</i>	<i>E. citrinella</i>	
Свердловская область	Заросли кустарников	14	8
С.-В. Алтай	Луга, колки	7	36
	Мелколиственные леса предгорных равнин	8	41
Южное Приобье	Березово-сосновые леса среднего течения Бии	18	10
	Березово-осиновые леса и гари верхнего течения Бии	1	19
	Пойменные леса, луга, ивняки	13	6
Прииртышье (100 км к северу от Тобольска)	То же	93	16
Томская область	Пойменные леса	19	19
	Поля, перелески	28	22
Томская область (Колпашево)	Смешанный заболоченный лес	3	6
	Пойменные леса	2	10
Красноярский край (Кемчуг)	Сосновые и сосново-лиственничные леса	1	0,5

* Рям низкорослый, рям рослый пойменный, открытые пойменные болота, поля и перелески.

почной составляет соответственно 95, 31, 13 и 3 особи на 1 кв. км. Эти данные указывают, что биотопические предпочтения овсянок в зоне контакта или не определяются присутствием близкого вида, или же определяются в весьма малой и крайне опосредованной степени.

Сопоставление уровня численности исследуемых видов в физиономически сходных местах обитания, приуроченных к разным географическим точкам, показывает, что уровень численности изменяется у каждого вида вполне автономно.

Таблица 9

Численность двух видов овсянок в физиономически сходных местообитаниях, приуроченных к разным географическим точкам (кол-во особей на 1 кв. км)

Географический район	Местообитание	<i>E. leucocephalus</i>	<i>E. citrinella</i>
С.-В. Алтай	Поля, перелески	5	3
Прииртышье		3	0
Ю. Приобье		33	0
Томская область		28	22
С.-В. Алтай	Луга, колки	7	36
Ю. Приобье		13	6
Колпашево	Луга, ивняки, пойменные леса	5	0
Прииртышье	Лесо-болотный ландшафт поймы		
		Пойменные луга, леса, ивняки	93

Материал, содержащийся в табл. 8 и 9, указывает на тенденцию к независимому увеличению численности обыкновенной овсянки с юга на север и к уменьшению численности другого вида на том же трансекте. Эти изменения и другие, отмечаемые на всем протяжении ареалов обыкновенной и белошапочной овсянок, очень схематично изображены на рис. 1, из которого следует, что изменения уровней численности далеко не всегда можно трактовать как зависимость от присутствия близкого вида. В целом ряде районов оба вида удерживают высокую численность; напротив, есть районы, где селится лишь один из видов, но при этом численность его здесь невысока. К сожалению, отсутствие детальных данных о численности с огромной территории нашей страны не позволяет подкрепить эту мысль достаточно вескими доказательствами.

Тем не менее мы попытались сделать это, собрав воедино все известные данные о численности обыкновенной и белошапочной овсянок из разных точек СССР. Эти данные для каждого вида объединены в три группы: 1) численность вида за пределами зоны симпатрии; 2) численность вида в зоне симпатрии, в местообитаниях, где второй вид отсутствует; 3) численность вида в зоне симпатрии, но в тех местообитаниях, где гнездится также и второй вид. Эти данные сведены в гистограммы (рис. 7).

Можно заметить, что характер распределения примерно одинаков для всех трех случаев у обыкновенной и у белошапочной овсянок. Следовательно, присутствие близкого вида в данном случае не влияет заметно на численность другого. Так или иначе, приведенный в этом разделе материал свидетельствует о том, что биотипическая дифференциация у обыкновенной и белошапочной овсянок выражена недостаточно, что на многих участках СССР виды широко контактируют и что пространственная изоляция не может играть сколько-нибудь существенной роли в предотвращении широкой гибридизации между рассматриваемыми видами. Существенно, что этот широкий контакт — явление не

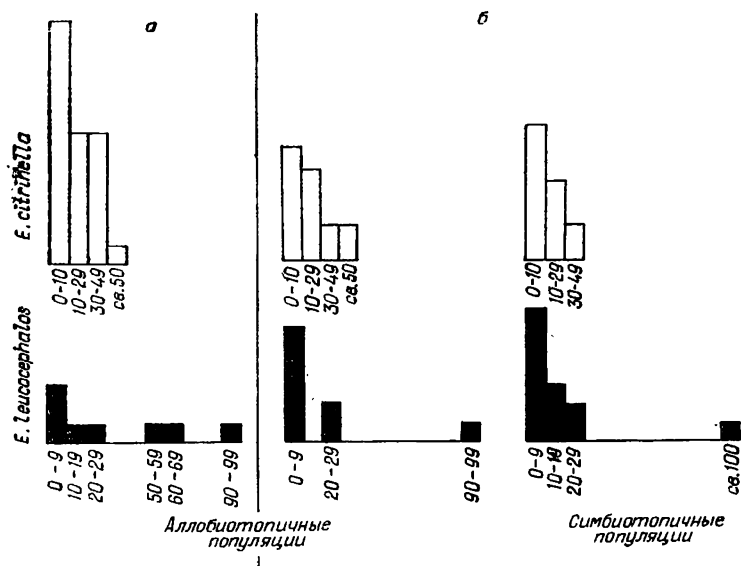


Рис. 7. Численность обыкновенной и белошапочной овсянок в пределах СССР (приводится количество особей на 1 кв. км).
а — вне зоны симпатрии; б — в зоне симпатрии.

эпизодическое и не локальное. Очевидно, он существует чрезвычайно давно. Отсутствие сплошной гибридизации между двумя видами овсянок в подобной ситуации служит надежным показателем их давнего видового обособления.

2. Сроки периодических явлений

Зимовки. Для выяснения сезонных взаимоотношений двух видов овсянок в зоне их симпатрии существенно, что обыкновенная овсянка, как правило, зимует вблизи своих мест гнездования, тогда как белошапочная отлетает гораздо дальше к югу. В результате даже при совпадении сроков весеннего валового пролета и прилета многие пары первого вида могут формироваться и занимать гнездовые территории намного раньше, нежели пары второго.

Основная часть популяции обыкновенной овсянки из зоны симпатрии зимует, вероятно, на Алтае и в прилегающих районах. Ю. С. Равкин (1973) указывает, что численность зимующих обыкновенных овсянок в Северо-Восточном Алтае втрое превышает численность гнездящихся птиц, которая достаточно высока. Обилие обыкновенной овсянки зимой выражается следующими цифрами — 508 особей на 1 кв. км в предгорных поселках и 219 особей на 1 кв. км — в низкогорных. Судя по обилию этого вида в сборах В. А. Хахлова, он весьма многочислен на зимовках в окрестностях оз. Зайсан. Белошапочная овсянка в этих районах практически не встречается на зимовках (хотя единичные особи ее изредка зимуют и гораздо севернее — в Приангарском лесополье и в лесостепных участках Прибайкалья (Гагина, 1962; Реймерс, 1966). По сообщению Л. М. Шульпина, обыкновенная овсянка во внегнездовое время встречается в изобилии в Таласском Алатау. В окрестностях Ташкента она еще обычна на зимовках, но численность белошапочной овсянки здесь уже резко преобладает (Зарудный, 1913). В Семиречье обыкновенная овсянка встречается на пролете и зимовках в небольшом числе и нерегулярно, заметно уступая в количестве овсянке белошапочной (Шнитников, 1949). В Таджикистане и в Туркмении

обыкновенная овсянка редка на пролете и зимой, тогда как белошاپочная вполне обычна (Иванов, 1948; Рустамов, 1958) (см. рис. 5).

Обыкновенная овсянка зимует в небольшом числе по всей южной части Западной Сибири, в частности в Новосибирской области, а также Красноярской.

Весенний прилет и пролет. Сопоставить сроки весеннего появления этих видов на местах гнездования довольно трудно. Как и у многих других рано прилетающих видов, сроки весеннего появления овсянок в большей мере зависят от меняющихся из года в год внешних условий (погода, характер снегового покрова и пр.). Прилет белошاپочных овсянок обычно приурочен к появлению первых проталин на склонах южной экспозиции (Реймерс, 1966; наши данные). Самцы, как правило, прилетают несколько раньше самок, хотя нередко особи обоих полов появляются одновременно. Немногочисленные сведения о сроках пролета этих двух видов в одном и том же месте и в одни и те же годы сведены в табл. 10.

Таблица 10

Сроки весеннего пролета обыкновенной и белошاپочной овсянок
(в скобках — сроки валового пролета)

Год	<i>E. leucoserphalos</i>	<i>E. citrinella</i>	Источник
<i>Семиречье</i>			
1899	15/III—10/IV (15—28/III)	Обычно исчезает к концу марта, но иногда в это время еще есть в заметном количестве	Шнитников, 1949
1900	До 10/IV		
1908	20/III—12/IV		
1909	27/III—23/III		
1910	До 9/V (до 30/IV)		
1912	(2/IV)		
?	26/III—9/IV	27/II—23/III	Шестоперов, 1929
	II дек. II — конец II	?	Зарудный и Кореев, 1905
	2/III—3/IV (2/III—15/III)		
<i>Волжско-Уральское междуречье</i>			
	Две встречи — 26/III и 31/III	19/III—9/IV	Гаврилов и др., 1948
	14/IV—25/IV	27/III—19/IV	
	Нет данных	Окончание в период между 4 и 29/IV; один раз — до 5/V	
<i>Южное Прибайкалье</i>			
1955	1/IV	1/IV	Мальшев, 1963
1956	1/IV	1/IV	
1957	31/III	31/III	
<i>Верхняя Лена и Нижняя Ангара</i>			
1960	Конец III	Позже 16/IV—7/V	Реймерс, 1966
1961	27/III—21/IV (29/III—13/IV)	С 21/IV	
1962	До 6 V (середина IV)	19/IV—2/V	
<i>Окрестности Красноярска</i>			
	Начало IV—? (середина IV)	Десятые числа III — начало IV	Спангенберг, Судилловская, 1954; Юдин, 1952.

Таблица 11

Сроки размножения обыкновенной и белошапочной овсянок в разных районах СССР (Иоганзен, 1907, 1936; Фолитарек и Дементьев, 1938; Павлов, 1948; Юдин, 1952; Андреев, 1953; Спаггенберг, Судилковская, 1954; Мальчевский, 1959; Янушевич и др., 1960; Шкатулова, 1962; Реймерс, 1966; Равкин, 1973; собственные данные)

<i>E. citrinella</i>		<i>E. leucosephalos</i>	
за пределами зоны симпатрии	в зоне симпатрии	за пределами зоны симпатрии	в зоне симпатрии

Неполные кладки

I дек./V (4 гнезда)	21/V — С.-В. Алтай	Нет данных	Нет данных
II дек./V (5 гнезд)			
III дек./V (9 гнезд)	Нет данных		
I дек./VI (4 гнезда)			
II дек./VI (4 гнезда)			
II дек./VI (4 гнезда)			
— Ленинград			

Полные ненасиженные кладки

Нач. V — Харьков	30/IV — Новоси-	28/IV — Верхн. Ле-	II дек. V — Вилюй
15/V — Башкирия	бирск II дек. IV —	на	20/V — Чита
II—III дек. V — Чер-	Томск	29/IV (7 гнезд) —	29/V — Чита
нигов	24—27/V (3 гне-	Новосибирск	15/VI — Чита
2/VI — Калинин	зда) — Алтай	20/V—30/V—Алтай	16/VI — Чита
	25/V — Красноярск	4/VI—6/VI (3 —	2/VI — Пржевальск
	III дек. V — Крас-	гнезда) — Бийск	
	ноярск	нач. VI. — Крас-	
		ноярск	

Обычно начало пролета обыкновенной овсянки в южной половине Западной Сибири приходится на конец марта (первые сроки встреч этого вида могут быть отнесены на счет зимующих птиц), а белошапочной — на первую декаду апреля (наиболее ранние встречи датируются для Усть-Каменогорска — 3 марта, Новосибирска — 11 апреля, Томска — 9 апреля, Минусинска — 2 апреля, Урянхая — 9 апреля, Иркутска — 7 апреля, Байкала — 25 марта, Троицкославска — 3 апреля, Читы — первыми числами апреля). В целом сроки весеннего пролета интересующих нас видов, очевидно, весьма сильно перекрываются.

Таблица 12

Численность обыкновенных и белошапочных овсянок в разных биотопах С.-В. Алтая в конце лета и осенью, экз. на 1 кв. км (по данным Ю. С. Равкина, 1973)

VII				VIII		IX		X	
Декады									
II		I		II		I		II	

E. citrinella

31	59	57	244	649	180
49	76	104	353	1137	215
30	40	23	133	49	34
13	12	46	86	125	124
0	0	14	10	164	16

E. leucosephalos

0	7	62	16	0	—
0	9	177	0	0	—
4	3	24	20	0	—
0	8	7	22	0	—

Сроки гнездования. В соответствии с этим, вероятно, должны перекрываться и сроки начала размножения. Те немногие данные, которые имеются в литературе по фенологии гнездования этих видов, сведены в табл. 11: сезон размножения у обоих видов сильно растянут; сроки его более или менее одинаковы в разных широтных зонах; они практически не отличаются у популяций каждого вида из района симпатрии и за его пределами и широко перекрываются у разных видов в области наложения их ареалов. Как будет показано ниже, последнее об-

Таблица 13

Размеры яиц в кладках *E. leucosephalos*, *E. citrinella* и в кладке смешанной пары

<i>E. leucosephalos</i>		Смешанная пара	<i>E. citrinella</i>
19,1×16,0	19,6×15,7	19,6×16,5	20,9×16,1
19,7×16,3	19,7×15,9	19,8×16,2	21,1×16,2
20,3×16,5	19,8×15,6	20,3×15,9	21,5×16,1
21,5×16,1	20,1×15,6	20,5×15,7	21,8×16,2
20,9×16,0	20,2×16,1	20,8×15,6	22,2×16,3
19,0×15,4	18,4×14,7		
20,3×15,7	18,5×14,8		
21,1×15,9	19,2×15,2		
22,9×15,0	19,6×15,4		
	20,7×14,2		

стоятельство создает несомненные предпосылки для межвидовой гибридизации.

Сроки осеннего пролета. При таком очевидном совпадении периодичности прилета и гнездовых явлений вызывают удивление заметные различия в сроках осеннего отлета. Наиболее достоверные сведения по этому вопросу имеются у Ю. С. Равкина (табл. 12).

Итак, сроки валового отлета симпатрических популяций овсянок с места их размножения явно неодинаковы. Пик пролета белошапочной овсянки приходится на вторую половину августа, а спад пролета — на первую половину сентября. Интенсивный пролет обыкновенной овсянки начинается в тот период, когда пролет первого вида уже идет на спад, и достигает максимума во второй половине сентября. В это время белошапочные овсянки полностью покидают район исследований.

Более поздний валовый пролет обыкновенной овсянки по сравнению с белошапочной отмечается и для других районов — Волжско-Уральского междуречья, окрестностей Ташкента и пр. (Гаврилов и др., 1968; Зарудный, 1913; и др.).

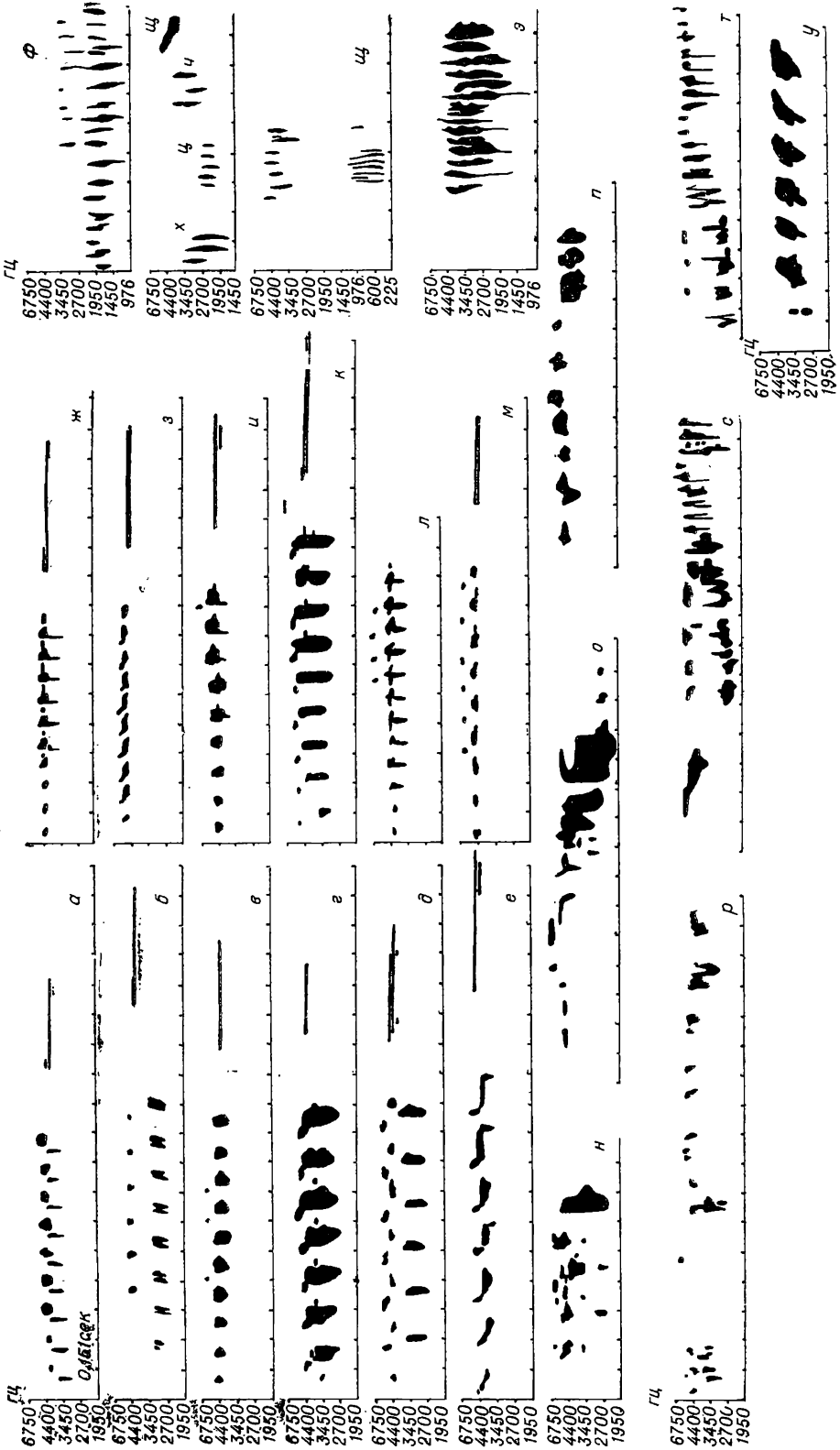
Следовательно, различия в сроках периодических явлений у рассматриваемых видов формировались в ходе эволюции достаточно независимо, вне прямой связи с необходимостью усиливать репродуктивную изоляцию (более подробнее обсуждение этой проблемы см. Панов, 1973).

III. ЭТОЛОГИЧЕСКИЕ РАЗЛИЧИЯ МЕЖДУ *E. CITRINELLA* И *E. LEUCOCEPHALOS* КАК ВОЗМОЖНЫЙ ФАКТОР ИЗОЛЯЦИИ

1. Звуковая сигнализация

Лексикон обыкновенной овсянки включает не менее девяти типов сигналов, лексикон белошапочной — не менее семи.

А. Циканье разной высоты — самая обычная позывка, произносимая почти постоянно. Частотные характеристики для *E. citrinella* 1700—5700 гц, для *E. leucosephalos* — 1600—6400 гц. Продолжительность соответственно 0,02—0,15 с и 0,05—0,13 с. При графическом воспроизведении этих сигналов на самописце можно заметить, что у *E. citrinella* во многих случаях имеется дополнительный маленький пик на нисходящей ветви; у другого вида такой пик не фиксируется. На слух межвидовые различия не воспринимаются.



Б. Чмокание — сигнал, имеющийся лишь в лексиконе *E. citrinella*. Частотная характеристика 1400—4000 гц, продолжительность — 0,03 с. Ситуация, в которой издается этот сигнал, описана ниже.

В. Призывная трель издается как самцами, так и самками обоих видов. Трели *E. leucosephalos* состоят из меньшего числа импульсов (от 2 до 6, среднее — 2,9). У *E. citrinella* число всплесков колеблется от 2 до 10, среднее — 4,2. Частотные характеристики составляют 600—8500 гц (с максимумом в области 2550—4800) для первого вида и 200—5220 гц (с провалом в области 1750—3500) для второго. Продолжительность соответственно 0,07—0,22 с для *E. leucosephalos* и 0,27—0,75 с для *E. citrinella*. Число всплесков тем больше, чем выше уровень мотивации. Здесь межвидовые различия становятся особенно заметными и легко воспринимаются на слух (рис. 8, *х—ч, щ*). Эти сигналы имеют прямое отношение к опознаванию брачного партнера в момент первой встречи и в период образования пары.

Г. «Длинная трель», есть только в лексиконе *E. citrinella*. Частотная характеристика 800—8500 гц с максимумом в области 1500—4400 гц. Длительность — 0,68—1,07 с. По характеру звучания напоминает трели другого вида, но состоит обычно из 10—15 импульсов. Значение этого сигнала не ясно. Он издается самцом при очень высоком уровне мотивации и обычно ассоциируется с сигналом *Б* и со смещенной чисткой оперения. Последовательность поведения такова: смещенная чистка пера (брюхо — основание хвоста — гиб крыла — концы второстепенных маховых), потягивание (оба крыла вверх, затем одно вбок и назад), беспорядочный полет виражами (см. пункт *Л*), длинная трель, приподнимание оперения темени и цокание (сигнал *Б*), нападение на другую особь. Очевидно, сигналы *Б* и *Г* у обыкновенной овсянки имеют отношение к агрессивному поведению и, следовательно, составляют важное звено внутривидовых контактов.

Д. Тихое циканье — сигнал, имеющийся у обоих видов. Межвидовые различия, если и есть, то на слух не воспринимаются. Издается самцом в демонстративной позе первого типа (см. ниже).

Е. Многократное попискивание — описано только у белошапочной овсянки, но, возможно, есть и в лексиконе другого вида. Издается самцом в предсовокупительной позе, при очень высоком уровне мотивации.

Ж. Тревожный крик первого типа — протяжное «сии» — есть в лексиконе обоих видов, но постоянно издается только обыкновенной овсянкой (обычно — в момент опасности, грозящей гнезду).

З. Тревожный крик второго типа — постоянно издается самцами и самками *E. leucosephalos*, особенно часто — при тревоге у гнезда. Звучит как хриловатое «цеу». Частотные характеристики — 3450—4400 гц. Продолжительность — 0,15—0,19 с. Этот крик неоднократно отмечался у самца № 10 и у самки № 11 (см. раздел IV, 2, рис. 12), которые внешне выглядели как *E. citrinella*, но находились в парах с особями *E. leucosephalos*. У других обыкновенных овсянок этот крик никогда не был замечен.

И. Угрожающий крик — длинная серия коротких импульсов, сливающихся в своеобразное верещание. Частотные характеристики —

Рис. 8. Звуковая сигнализация *E. leucosephalos* (*а—е, ф—ш, р—у*) и *E. citrinella* (*ж—м, н—п, щ, э*); *а—е* — песни четырех взрослых самцов *E. leucosephalos* (*а—в* — три песни одного и того же самца); *ж—м* — песни четырех взрослых самцов *E. citrinella* (*к—м* — песни одного и того же самца); *н—п* — развитие песни молодого самца *E. leucosephalos* в первый год жизни; *р—у* — то же самое для *E. citrinella*; *ф* — угрожающий крик *E. leucosephalos*; *х—ч* — три призывные трели *E. leucosephalos*; *ш* — тревожный крик второго типа *E. leucosephalos*; *щ* — призывная трель *E. citrinella*; *э* — «длинная» трель *E. citrinella*. Схематические рисунки сделаны с фотоизображений сигналов, полученных на динамическом спектр-анализаторе звуковых частот. На оси ординат — отметки времени длительностью 0,151с.

1550—4600 гц — у *E. citrinella*, 1000—4400 гц — у *E. leucocephalos*. Продолжительность соответственно 0,3—1,35 и 0,34—1,46 с. Межвидовые различия в большинстве случаев легко воспринимаются на слух: у *E. citrinella* этот сигнал звучит резче и суше. Количество импульсов, слагающих сигнал, может широко варьировать в зависимости от уровня мотивации. Так, у *E. leucocephalos* ряд последовательных сигналов содержал 5, 8, 11, 10, 7, 20, 3, 7, 6, 9, 13 и 7 импульсов. У *E. citrinella* максимальное число импульсов в одном сигнале может достигать до 26.

К. Песня. Сопоставление особенностей песен затрудняется тем обстоятельством, что эти сигналы подвержены у обоих видов широкой изменчивости. Одна и та же птица за короткий промежуток времени способна воспроизвести до четырех разных типов напевов (рис. 8, а — в, к — м). И у обыкновенной, и у белошапочной овсянок в целом выделяется по 3—4 основных типа напевов, и многие самцы могут издавать все или почти все характерные для его вида варианты песен. Некоторые типы напевов обыкновенной и белошапочной овсянок чрезвычайно сходны и практически неразличимы на слух.

Анализ частотного спектра песен не позволяет найти существенных межвидовых различий. У обыкновенной овсянки спектр частот заключен в интервале между 2850 и 6750 гц с основными частотами 3900—4400 гц. У белошапочной эти цифры составляют соответственно 2550—7500 и 3900—4800 гц. Песни последнего вида чаще достигают нижнего предела частотного спектра.

Рисунок песни подвержен большой изменчивости, и большинство характеристик колеблется очень широко в пределах каждого вида, что обуславливает широкое их перекрывание. Длительность песни у обыкновенной овсянки 1,60—2,55 с (при колебании длительности последней ноты от 0,45 до 0,70 с. и паузы, отделяющей ее от основной части песни — от 0,07 до 0,30 с). Длительность песни белошапочной овсянки — 1,65—2,85 с, последней ноты — 0,30—0,90 с, паузы перед ней — 0,15—0,67 с. Таким образом, все эти характеристики не дают скольнибудь постоянных межвидовых различий.

Важно, что эти характеристики весьма широко колеблются даже в разных песнях одного и того же самца. Так, у одного из самцов обыкновенной овсянки минимальная частота в разных песнях колебалась от 3200 до 4800 гц, максимальная — от 4800 до 6500 гц (практически, весь видовой диапазон), продолжительность песни — 1,6—2,4 с, последней ноты — 0,45—0,60, паузы — 0,07—0,30 с. У одного из самцов второго вида: минимальная частота — 2550—4400, максимальная — 4050—7500 гц, длительность песни — 1,8—2,6 с, последней ноты — 0,3—0,9, паузы перед ней — 0,3—0,67 с. Однако анализ записей 47 песен обыкновенной овсянки (4 самца) и 79 песен белошапочной овсянки (7 самцов), сделанных в зоне совместного обитания этих видов в окрестностях Академгородка, показывает, что заметные межвидовые различия касаются количества звуковых импульсов, слагающих основную часть песни. Среднее число пиков в основной части песни обыкновенной овсянки равно 10,9, белошапочной — 7,9. Анализ наших данных с применением *t*-критерия подтвердил высокую достоверность этих различий

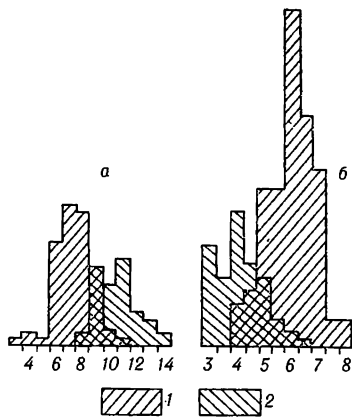


Рис. 9. Различия в некоторых характеристиках песен *E. citrinella* и *E. leucocephalos*.

а — различия в числе импульсов в ритмической части песни; б — различия в длительности интервалов между импульсами, выраженные в относительных числах. 1 — *E. leucocephalos*; 2 — *E. citrinella*.

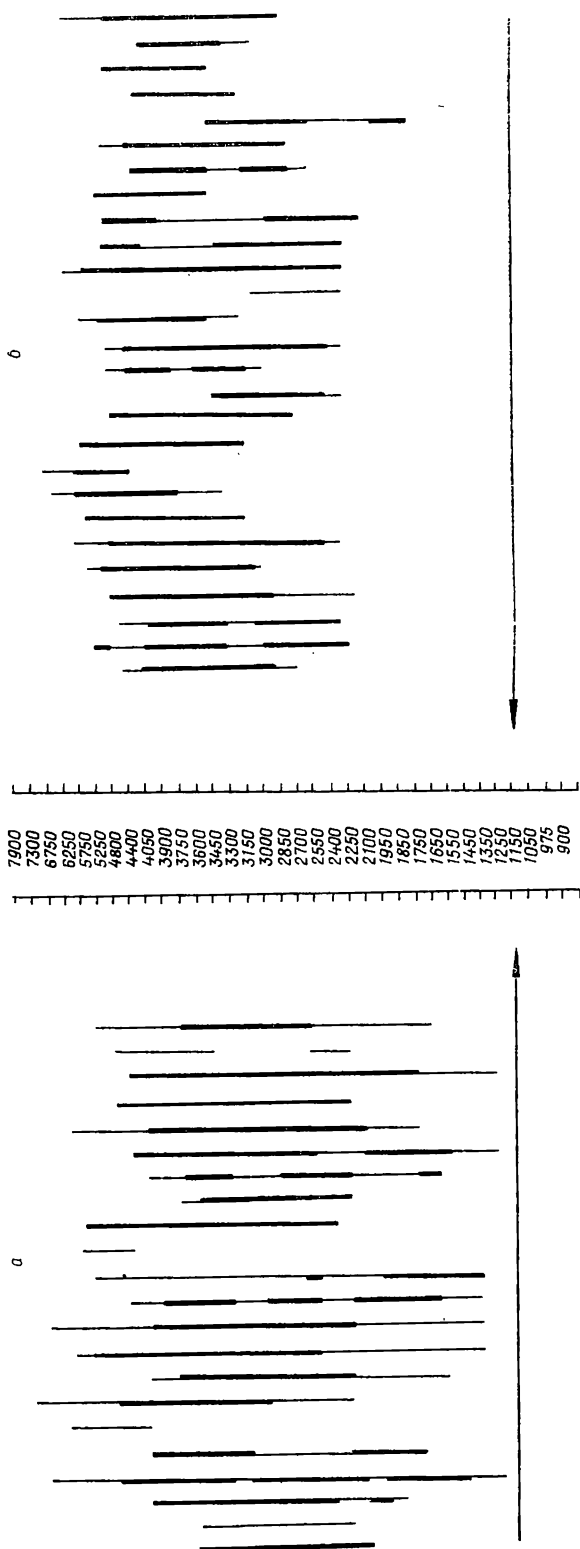


Рис. 10. Частотные характеристики песен молодых самцов в первый год их жизни.
 а — *E. leucoserphatus*, б — *E. citrinella*. Стрелки показывают развитие песни во времени на протяжении четырех месяцев (VIII—XI включительно).

(при $p=0,001$). Кроме того, отдельные импульсы в песне обыкновенной овсянки, как правило, короче, чем в песне белошапочной (рис. 9, а, б). Наблюдения за постепенным формированием песни у первогодков, взятых птенцами из гнезд и выращенными в неволе, показывают, что песня имеет специфические видовые черты уже в первый момент возникновения. Эта первичная песня у обоих видов представляет собой не оформленный «говорок». У обыкновенной овсянки он звучит чисто и звонко, у белошапочной — хрипло и смазанно. Различия в частотных характеристиках схематически показаны на рис. 10. Как видно, размах частот гораздо шире у белошапочной овсянки — в основном за счет охвата более низкочастотных частей спектра. По мере формирования песни эти различия становятся менее резкими, но отчасти сохраняются в уже окончательно сформировавшихся песнях взрослых самцов.

Оказалось, что песня птиц, выращенных в чуждом звуковом окружении, не может приобрести окончательно типичного звучания. У двух самцов обыкновенной овсянки окончательная песня развилась уже в октябре первого года их жизни, но она была лишена последнего продолжительного элемента. К весне следующего года песня осталась такой же. В. Торп и Б. Лэйд (Thorpe, Lade, 1961) пишут, что британские обыкновенные овсянки, выращенные в изоляции, могут произносить эту заключительную ноту песни, но не в состоянии присоединить ее к основному напеву.

У одного из трех самцов белошапочной овсянки, дожившего до третьего года, окончательная песня развилась лишь в последнюю весну. По звучанию она также оказалась не совсем типичной для вида. Последний элемент имел нехарактерное звучание, издавался как бы отдельно от песни, а чаще всего отсутствовал вовсе. Таким образом, нормальная песня у этих видов может развиваться только в естественной звуковой среде, вероятно, под влиянием обучения.

Л. Помимо описанной вокальной сигнализации некоторую роль в звуковом общении могут, видимо, играть и другие, так называемые *инструментальные звуки*. Особи обоих видов, содержащиеся в неволе, в момент возбуждения проделывают в вольтере особый беспорядочный полет (см. ниже), сопровождаемый своеобразным шумом крыльев. Этот звук действует возбуждающе и на других птиц, находящихся в том же помещении, но не имеющих возможности видеть демонстрирующую особь.

2. Демонстративное поведение

Демонстративное поведение изученных видов в целом оказалось достаточно сходным. Сигнальные позы формируются у обоих видов за счет нескольких стереотипных элементов (состояние контурного оперения, движения головы, крыльев и хвоста). Эти элементы могут комбинироваться более или менее случайно — в зависимости от характера мотивации (агрессивность, сексуальность) и ее уровня. Некоторые позы явно связаны с вполне определенной ситуацией, тогда как сигнальный смысл целого ряда других кажется недостаточно фиксированным. В последнем случае можно легко допустить внутренний конфликт разнонаправленных мотивов (сексуальность, агрессивность, страх). Такого рода ситуации, по-видимому, наиболее типичны для взаимоотношения особей, поэтому различного рода «промежуточные» позы наблюдаются очень часто.

У белошапочной овсянки наиболее фиксированной позой оказывается предсовокупительная (рис. 11, д). Контурное оперение туловища сильно распушено, оперение головы плотно прижато. Поскольку эта

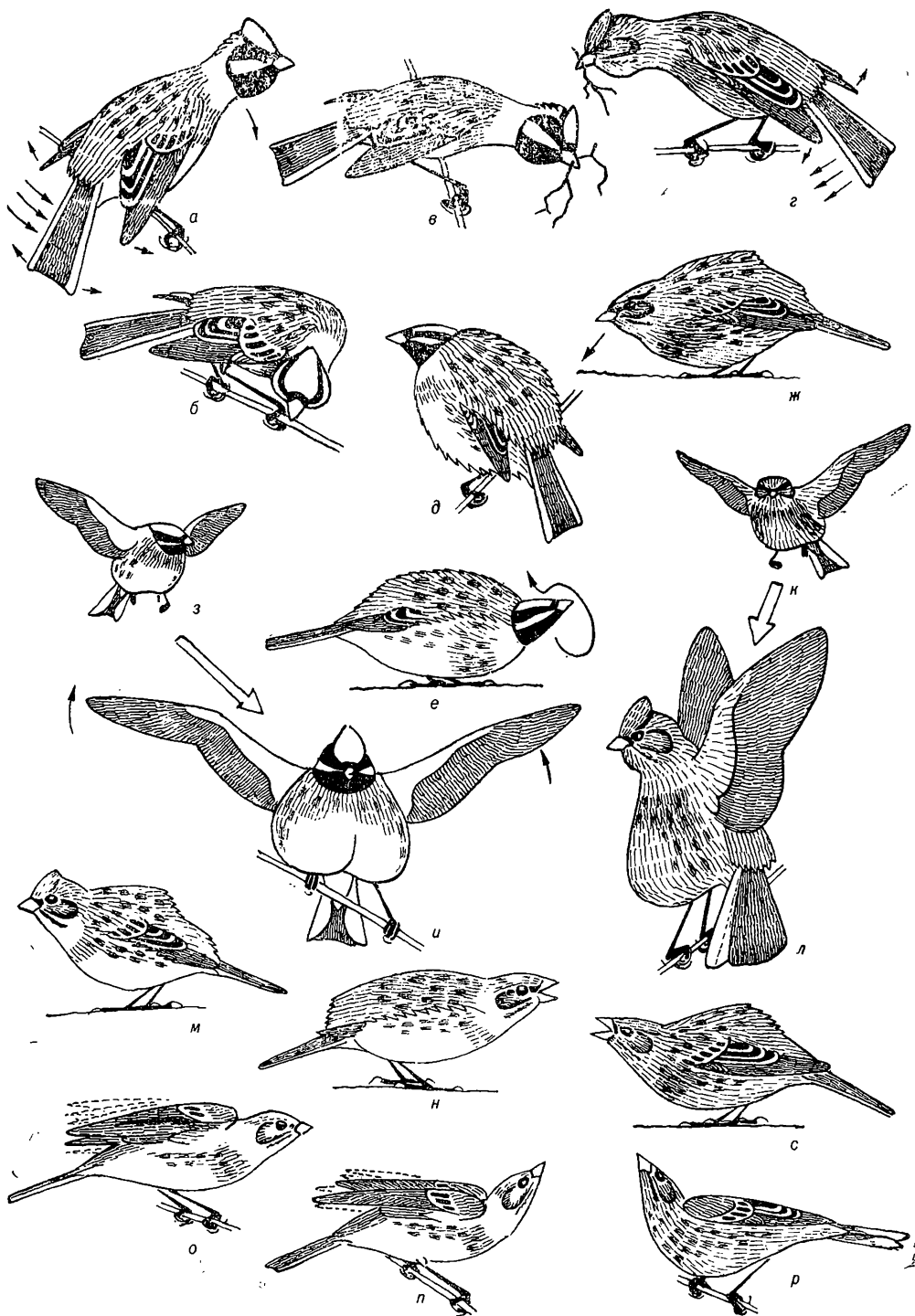


Рис. 11. Демонстративное поведение *E. leucocerphalos* (первый и второй вертикальные ряды слева) и *E. citrinella* (третий ряд). Объяснения в тексте.

поза неизменно предшествует совокуплению, можно полагать, что слагающие ее элементы определяются высоким уровнем сексуальной мотивации. Однако те же элементы присутствуют и в других демонстрациях, явно угрожающего характера (прижатое оперение головы — рис. 11, *н*; распушенное оперение спины — *м, н*).

Полная последовательность поведения самца белошапочной овсянки в момент образования пары наблюдалась нами в вольере, куда с малым интервалом запустили сначала этого самца, а затем самку обыкновенной овсянки. Поведение самца было очень ярким и включало позы, изображенные на рис. 11 в следующей последовательности: *а*, *б* (смещенная чистка клюва), *в* (ритуальное взятие строительного материала), *и* (кратковременно), *е* (вращательные движения головы, почти несомненно производные от смещенного клевания, смещенного взятия строительного материала и смещенного витя гнезда). Эти демонстрации перемежались беспорядочным полетом, сопровождаемым особым шумом крыльев. Посадка совершается плавно, замедленно, крылья складываются не сразу, а удерживаются слегка расправленными и приподнятыми и несколько раз мягко вздрагивают. В естественных условиях этот полет выглядит иначе — самец летит к самке издали, очень редко взмахивая полностью расправленными крыльями (амплитуда взмаха мала), перед посадкой планирует на слегка приподнятых крыльях (*з*), нередко в последний момент делает неожиданный поворот в воздухе.

В период образования пар и постройки гнезда самка обычно ведет себя агрессивно: в момент приближения самца она нередко пытается ударить его клювом. Позже самка часто преследует самца и тем самым, вероятно, инициирует его демонстративное поведение (взаимная стимуляция). В этих ситуациях для самки характерны позы *о, п* (рис. 11). Признаком самой высокой агрессивности служит раскрытый клюв — поза *н*.

Наблюдения за поведением обыкновенной овсянки в поле и в условиях неволи показывают явную гомологию демонстраций у этого вида с демонстрациями предыдущего. Отсутствие полного сходства в большинстве случаев, вероятно, можно объяснить за счет неполноты данных. Позы *а, б* и *в* у белошапочной овсянки имеют абсолютных гомологов в поведении овсянки обыкновенной. Для экономии места на рис. 11 приведена лишь поза *г*, абсолютно идентичная позе *в*. Гомологичны, по-видимому, демонстрации *е* и *ж* (последняя наблюдается у самца, сопровождающего самку, которая строит гнездо; эта поза неизменно сопровождается смещенным клеванием). Различия в этом звене поведения могут быть связаны с разным уровнем мотивации (в позе *е* он весьма высок, а в позе *ж* — видимо, сравнительно низок).

Максимальные различия мы обнаруживаем в несомненно гомологичных позах *и* и *л*, принимаемых сильно мотивированными самцами. Эти демонстрации наблюдаются сравнительно редко. Подобное поведение (*л*) у обыкновенной овсянки наблюдалось в поле трижды в короткой последовательности (самец демонстрирует около самки, уже приступившей к постройке гнезда) и 3—4 раза в условиях неволи (самец реагирует на неожиданное появление другого самца в юношеском наряде). Эта поза иногда сопровождается тихой песней. Поза *и* белошапочной овсянки в поле не отмечалась вообще, несмотря на длительные и систематические наблюдения за довольно плотной популяцией в период пика сексуальной активности. В условиях неволи эта демонстрация наблюдалась всего 9 раз — в большинстве случаев без видимой причины, в форме «реакции вхолостую» (известно, что такого рода поведение возникает при крайне высоком уровне мотивации) и один раз —

в описанном уже опыте. Из других различий следует отметить мелкое трепетание крыльев у самца обыкновенной овсянки и мягкое вздрагивание их — у самца белешапочной перед началом брачных демонстраций.

Позы самок этих двух видов также явно гомологичны и сходны (рис. 11, *n* и *p* — с одной стороны, *c* — с другой).

Территориальные взаимоотношения в популяциях обоих видов оформлены слабо, гнезда соседних пар часто располагаются близко друг от друга (см. ниже). Антагонистические столкновения между соседями приходится наблюдать очень редко, да и то лишь в первый период репродуктивного цикла (образование пар и начало гнездования). При такого рода стычках позы самцов у обоих видов мало демонстративны. Например, у белешапочной овсянки оперение туловища и головы прижато, хвост слегка развернут. Птицы сближаются неохотно, в момент встречи обе взлетают вверх, иногда сталкиваются в воздухе и пытаются ударить друг друга клювами. Такая стычка часто переходит в погоню. У этого вида мы дважды отмечали и столкновения между самками, в ходе которых птицы могут принимать позы *m*, *n* и *p*. Иногда самцы этого вида в антагонистических ситуациях принимают позу *a* (слабый ее вариант).

Существенным звеном сигнального поведения служат различного рода смещенные действия, в частности — смещенная чистка пера (см. выше, стр. 279).

3. Возможная изолирующая роль этологических различий

Как мы могли убедиться, системы звуковой сигнализации у изученных видов достаточно специфичны и обладают явными чертами различий.

Почти каждый из проанализированных сигналов (как у обыкновенной, так и у белешапочной овсянок) подвержен широкой изменчивости. Очевидно, информативное значение сигнала сохраняется в очень широком диапазоне его вариации. Иными словами, воспринимающая слуховая система должна быть настроена на широкий спектр сигналов. Если учесть при этом, что частотные и временные характеристики многих гомологичных сигналов разных видов почти полностью перекрываются, то ошибки в опознавании становятся вполне объяснимыми.

Песни этих видов, отличаясь лишь статистически, очевидно, не играют важной изолирующей роли. Замечательно то, что врожденная основа песен имеет явные межвидовые различия, легко воспринимаемые на слух. По мере формирования окончательной песни эти различия нивелируются, и песни взрослых особей, относящихся к разным видам, порой неотличимы. Если вспомнить, что для оформления окончательной песни необходимо обучение, то причины такого нивелирования становятся довольно очевидными. В смешанной популяции с высокой плотностью населения обоих видов молодые птицы могут обучаться у поющих самцов как своего, так и другого вида. В этом отношении очень показателен следующий факт: первая, ритмическая часть песни, развивающаяся без обучения, чрезвычайно изменчива у обоих видов, тяготея у *E. citrinella* к более высокочастотной области; напротив, заключительная нота, формирование которой связано с обучением, в высшей степени стереотипна и располагается у обоих видов в одном и том же узком диапазоне от 3900 до 4800 гц.

Наиболее яркие различия в демонстративном поведении обнаруживаются в гомологичных позах *u* и *l* (рис. 11), которые принимаются

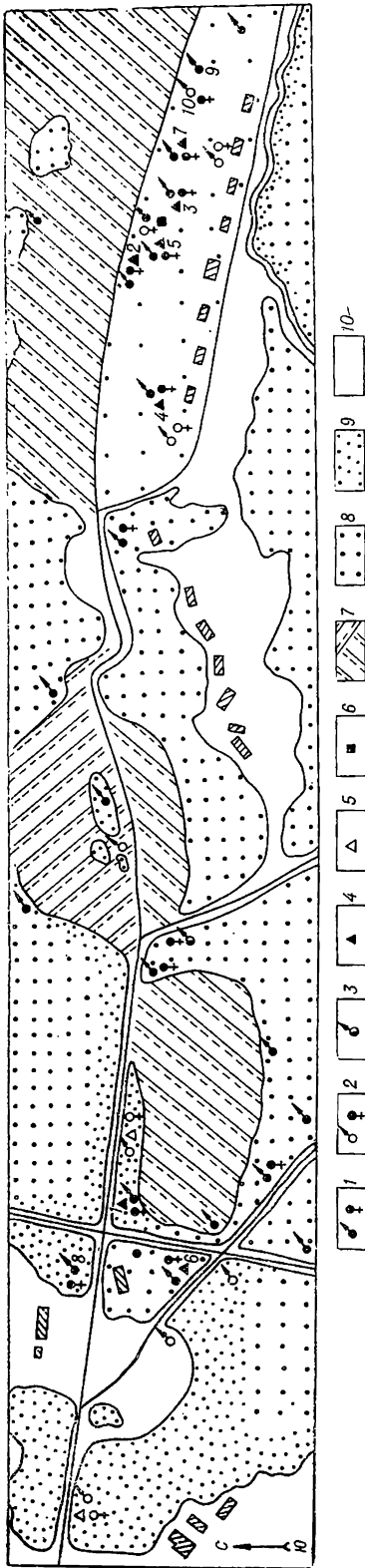


Рис. 12. Схематический план участка, находящегося под постоянным наблюдением весной и летом 1967 г., с обозначением гнездовых участков обыкновенных и белошапочных овсянок.

1 — *E. leucoserphatus*; 2 — *E. citrinella*; 3 — гибриды; 4 — гнезда; 5 — то же, *E. citrinella*; 6 — гнездо смешанной пары; 7 — пашня; 8 — лес; 9 — кустарник; 10 — пустошь.

самцами при очень высоком уровне мотивации. Такой уровень по-видимому, достигается крайне редко, ибо в популяции с высокой плотностью запас мотивационных импульсов постоянно растрачивается из-за частых межиндивидуальных контактов. В результате и позы эти приходится видеть крайне редко; следовательно, их потенциальная изолирующая роль реализуется в весьма малой степени. Что касается прочих демонстраций, возникающих при низком и среднем уровне мотивации, то они имеют у разных видов больше сходства, нежели различий.

Таким образом, система этологической изоляции, хотя и служит, по-видимому, главным изолирующим фактором, имеет несколько слабых звеньев, способствующих редким ошибкам в опознавании и, следовательно, образованию смешанных пар.

IV. ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ОБЫКНОВЕННОЙ И БЕЛОШАПОЧНОЙ ОВСЯНОК В ОКРЕСТНОСТЯХ НОВОСИБИРСКОГО АКАДЕМГОРОДКА

1. Местообитания и численность

В окрестностях Новосибирского научного центра оба вида овсянок вполне обычны. По данным маршрутных учетов, проводившихся в 1965, 1966 и 1969 гг. сотрудниками Новосибирской ЛОС, численность этих видов выражается в следующих цифрах: в сосново-березовых насаждениях, примыкающих к Академгородку, в 1965 и 1966 гг. регистрировались только обыкновенные овсянки (соответственно — 10 и 16 особей на 1 км²). В смешанных лесах и кустарниковых зарослях по р. Зырянке обыкновенные овсянки учитывались в эти годы в количестве 8 и 36 осо-

бей на 1 км². В 1969 г. в последних местообитаниях учтено 23 особи обыкновенных овсянок на 1 км², тогда как другой вид не отмечен вовсе (Смирнов, в печати).

В 1967 г. мы предприняли попытку абсолютного учета этих видов на участке около 2,5 км². На этой территории обитало не менее 22 самцов белошапочной овсянки и не менее 8 — обыкновенной (рис. 12). Явное преобладание первого вида над вторым в отношении 2 : 1 или 3 : 1 сохранялось и в последующий год. Изученный участок представляет собой сильно окультуренный ландшафт, включающий в себя участки более или менее нарушенного смешанного леса, чередующегося с полями, среди которых сохранились небольшие березовые колки. Как видно из приведенной схемы, пары обоих видов селятся вперемежку, не отдавая заметного предпочтения тем или иным сталям. Наибольшая концентрация овсянок, особенно белошапочных, наблюдалась по пологому склону южной экспозиции между обширной пашней — с одной стороны и приречными кустарниками р. Зырянки — с другой. Растительность склона представляет собой сильно разреженный березовый лес, лишенный подлеска, но с богатым травяным покровом. Весной этот склон ранее других мест освобождается от снега, а сухая прошлогодняя трава предоставляет овсянкам много удобных убежищ для устройства гнезд. Кормятся овсянки в этот период преимущественно на сырых заболоченных участках по берегу реки, по обочинам дороги и на пашне.

2. Сроки периодических явлений

Весной 1967 г. систематические наблюдения были начаты 13 апреля. В этот день белошапочные овсянки были обычны. Самцы и самки держались преимущественно стайками, некоторые самцы пели. Очевидно, весенний пролет этого вида был в разгаре. Иногда можно было видеть, как тот или иной самец устремлялся в сторону самки, но яркого демонстративного поведения не наблюдалось. В этот день отмечался лишь один самец обыкновенной овсянки, который держался стационарно и непрерывно пел.

15 апреля часть белошапочных овсянок уже была в парах, которые заняли гнездовые территории. С 17 апреля самцы становятся более активными, часто преследуют самок и залетающих на их участки других самцов. Очевидно, пролет еще продолжается. К 20 апреля многие самцы поют уже гораздо реже, очевидно, пролет и образование пар закончились, самки приступают к постройке гнезд. В последующую неделю нередко регистрировалось брачное поведение, инициируемое самцами или самками, и территориальные конфликты между особями обоих полов. Дальнейший ход гнездовых дел схематически показан на рис. 13.

В тот же период (с 13 по 20 апреля) обыкновенные овсянки редко попадают на глаза. Очевидно, основная часть их уже давно в парах, которые держатся тихо и незаметно. Обычно самец и самка кормятся неподалеку друг от друга, самцы практически не поют и не реагируют как на других особей своего вида, так и на белошапочных овсянок. Иными словами, эти пары находятся в более позднем цикле, нежели основная масса белошапочных овсянок. У других пар обыкновенных овсянок развитие отношений между полами идет синхронно с другим видом (см. рис. 13).

Особый случай представляет собой самец № 10, который фенотипически выглядит как первогодок обыкновенной овсянки. Его поведение будет описано ниже, в разделе, посвященном смешанным парам.

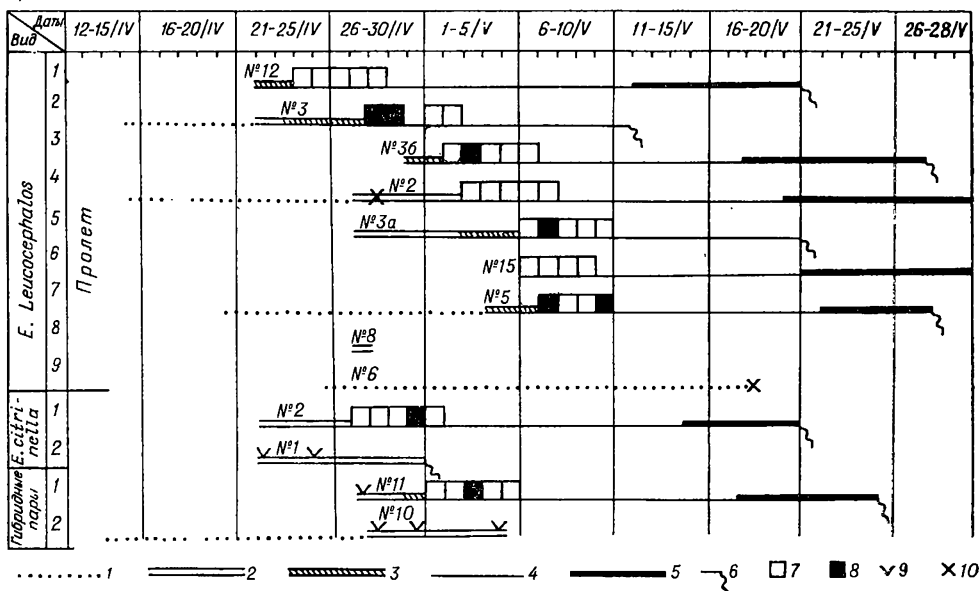


Рис. 13. Судьба 9 пар белошапочной овсянки, двух — обыкновенной и двух смешанных пар (окрестности Новосибирского научного центра, лето 1967 г.).

1 — один или оба члена пары заняли участок; 2 — постройка гнезда; 3 — гнездо совсем или почти готово; 4 — насиживание; 5 — птенцы в гнезде; 6 — гнездо разорено; 7 — даты откладки яиц; 8 — яйцо отложено в день наблюдения; 9 — брачное поведение; 10 — спаривание.

Возвращаясь к срокам гнездового цикла у овсянки белошапочной, можно заметить, что размножение у некоторых пар запаздывает. Очевидно, это связано с нехваткой самок в первый период после прилета. Самец № 5 оставался холостым еще и тогда, когда большинство самцов этого вида уже давно были в парах. По той же причине сильно задержался в сроках самец № 6, у которого спаривание было отмечено лишь 18 мая. Эти самцы активно пели до первых чисел мая.

Итак, сроки начала размножения у этих видов заметно растянуты и в результате довольно широко перекрываются, что, несомненно, создает предпосылки для межвидовой гибридизации.

Можно допустить, что подобная картина — явление эпизодическое. Весна 1967 г. была поздней и очень дружной, и это могло послужить причиной запаздывания цикла у обыкновенной овсянки и ускорения — у белошапочной. К сожалению, наши наблюдения в последующие годы были весьма фрагментарны, но они наводят на мысль, что разрыв в средних сроках размножения этих видов может быть заметнее в годы с нормальной весной. Так, в 1968 г. 11 апреля обыкновенные овсянки были уже в парах, а у белошапочных прилетели только самцы. Самок не было еще 14 апреля, самцы же заняли гнездовые участки и активно пели в течение всего дня. Подобная же ситуация наблюдалась 13 апреля 1969 г. Как увидим ниже, запаздывание прилета самок белошапочных овсянок может приводить к контакту готовых к размножению самцов этого вида с самками обыкновенных овсянок и — в исключительных случаях, вероятно, — к образованию гибридных пар.

3. Смешанные пары

В нашем распоряжении имеются достоверные данные о размножении двух смешанных пар и некоторые отрывочные и не совсем ясные сведения еще о двух парах, которые позже распались. Кроме того, в 1967 г.

наблюдалась пара, состоявшая из самца промежуточной окраски и типичной самки белошапочной овсянки (см. рис. 11).

27 апреля впервые была отмечена пара, в которой самец был типичный *E. leucocephalos*, а самка — фенотипически типичная *E. citrinella*. Самка была занята постройкой гнезда, а самец находился в состоянии половой готовности и неоднократно принимал около самки позу *a* (см. рис. 11). Дальнейший ход размножения этой пары изображен на рис. 13. В кладке было 5 яиц нормальной для овсянок формы. Основной тон окраски сероватый, со слабым зеленоватым и розоватым оттенками; крупные пестрины распределены более или менее равномерно и относительно редко. Заметим попутно, что окраска яиц у этих видов подвержена широкой индивидуальной изменчивости (разные варианты окраски могут встречаться даже в пределах одной кладки) и не поддается точной идентификации. Окраска яиц гибридной пары находилась в пределах нормальной индивидуальной изменчивости обоих чистых видов. Размеры яиц приведены в табл. 13 вместе с размерами измеренных нами 4 кладок белошапочных овсянок и одной кладки обыкновенных.

Для сравнения можно привести размеры яиц этих видов из районов, находящихся за пределами зоны симпатрии: *E. leucocephalos* — $23,7 \times 17,6$ (15), *E. citrinella* — $21,3 \times 16,3$ (16) и $21,9 \times 16,2$ (100).

Птенцы вылупились в нормальные сроки, на 12-й день. Эмбриональный пух у птенцов темно-серый, чуть темнее, чем у птенцов в некоторых выводках белошапочной овсянки (в других выводках этого вида он гораздо светлее, буровато-серый — как у овсянки обыкновенной). Развивались птенцы нормально, но на 7-й день гнездо было разорено, а родители исчезли. В том же году в 350 м от места гнездования только что описанной пары мы неоднократно наблюдали самца, окрашенного как первогодок обыкновенной овсянки, в обществе типичной самки белошапочной овсянки. Этот самец впервые отмечен здесь в первый день наблюдений (13 апреля). Он постоянно пел на одном и том же месте, а 28 апреля на его территории отмечена упомянутая самка. На следующий день она 2—3 раза брала строительный материал, а самец подлетал к ней описанным выше демонстративным полетом. Эта самка отвергла ухаживание появившегося здесь же самца белошапочной овсянки, реагируя на его приближение угрожающим криком (видимо, это был самец № 6). Гнездостроительное поведение самки и брачное поведение самца № 10 отмечалось 30 апреля и 5 мая. На следующий день здесь пустился пал, и гнездо, вероятно, погибло. 18 мая в этом месте наблюдалась пара белошапочных овсянок, а самец № 10 исчез.

Заслуживают внимание два интересных обстоятельства. Во-первых, странно, что самка из первой гибридной пары образовала пару с самцом другого вида в то время, когда в сфере ее слышимости находился холостой самец ее же вида. Столь же непонятно предпочтение, оказанное самкой из второй пары самцу *E. citrinella* при наличии рядом по крайней мере одного (а, вероятно, и большего числа) холостых самцов своего вида. Во-вторых, любопытно, что и самка из первой пары, и самец из второй издавали тревожный крик из лексикона другого вида (хрипловатое «цеу» — см. выше). Можно предположить, что эти птицы были не чистыми *E. citrinella*, а гибридами *n*-поколения, и именно этим объясняются сделанные ими предпочтения.

В 1967 г. мы несколько раз наблюдали самца № 5 белошапочной овсянки в обществе самки обыкновенной. Эти две птицы впервые встречены вместе 28 апреля. Они кормились неподалеку друг от друга, и один раз самец пытался вырвать из земли травинку (элемент брачного демонстративного поведения). 30 апреля этот самец кормился с самкой своего вида. Неожиданно появилась самка обыкновенной овсянки, и все

три птицы улетели. 4 мая этот самец уже был в паре с самкой своего вида (см. рис. 13).

7 июня 1968 г. была встречена пара овсянок со слетками. Самец был типичный *E. citrinella*, самка выглядела как *E. leucosephalos*. Эта самка была добыта. Анализ ее окраски позволяет считать ее гибридом. Она не имела никакой желтизны на опахалах первостепенных маховых. Белые перья темени в своей основной части были чуть желтоваты. Посреди брюха — неясная желтоватая полоса. Этот случай подтверждает мысль, что гибриды этих двух видов вполне плодовиты.

4. Другие случаи межвидовых контактов

Как уже отмечено, границы гнездовых территорий у изученных видов оформлены весьма нечетко и защищаются хозяевами совершенно нерегулярно. Пары постоянно кормятся за пределами своих участков и здесь нередко контактируют друг с другом — обычно без проявления антагонизма. В этих условиях трудно ожидать большого количества межвидовых антагонистических контактов. Тем не менее было отмечено несколько таких случаев.

11 апреля 1968 г. встречен самец *E. leucosephalos* в обществе самки *E. citrinella*. Спустя некоторое время появился самец *E. citrinella* и изгнал первого самца. После этого самец *E. citrinella* еще дважды нападал на того же самца *E. leucosephalos* и несколько раз — на другого самца *E. leucosephalos*. Надо заметить, что самец *E. citrinella* был в состоянии половой готовности, он ухаживал за самкой, которая уже приступила к постройке гнезда. Самки *E. leucocerhalos* еще не прилетали.

Нечто подобное мы наблюдали 13 апреля 1969 г. На дерево, где пел самец *E. citrinella*, села другая обыкновенная овсянка (самка?) и самец *E. leucosephalos* (самок этого вида еще нет). Первый самец бросается на птицу своего вида, которая отлетает в сторону, самцы *E. citrinella* и *E. leucosephalos* сидят рядом. Самец первого вида нападает на другого и тот улетает. Снова прилетает самка *E. citrinella*, и самец *E. citrinella* гонится за ней.

Эти случаи позволяют допустить, что межвидовой антагонизм в первый период брачного цикла может способствовать рассредоточению и более равномерному размещению пар разных видов. Однако иногда можно наблюдать, что самцы *E. citrinella* и *E. leucosephalos* поют в непосредственной близости друг от друга без всяких признаков антагонизма. 20 апреля 1968 г. два самца разных видов очень долго пели дуэтом на одном дереве, на расстоянии не более 10 м друг от друга.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ изменчивости и биологических особенностей обыкновенной и белошапочной овсянок позволяет прийти к следующим выводам:

1. Не только особенности внешней морфологии, но и многие черты экологии (независимые уровни численности, различные сроки осеннего пролета и различные места зимовок) и поведения (вполне определенные различия в звуковой сигнализации и в демонстративном поведении) подтверждают мысль, что эти овсянки, несомненно, являются давно обособившимися видами.

2. В пользу этого заключения свидетельствует и весьма ограниченный размах «начальной» гибридизации: вероятность образования смешанной пары из «чистых» *E. citrinella* и *E. leucosephalos* составляет заведомо не более 2,5%.

3. Почти не возникает сомнения в том, что гибриды первого и последующих поколений плодовиты, и это способствует накоплению в популяции особей со смешанной наследственностью и с промежуточными признаками. Длительность этого процесса приводит не только к повышению количества фенотипически «промежуточных» особей в зоне симпатрии (где они составляют ~15% суммарной смешанной популяции), но и к миграции чуждых генов в аллопатрические популяции обоих видов.

4. Анализ этого процесса миграции чуждых генов затрудняется тем, что проявления признаков другого вида накладываются на сходные с ними атавистические признаки, полученные от общего предка. В аллопатрических популяциях *E. citrinella* одни и те же признаки оцениваются нами или как атавистические, которые можно ввести в нормальный диагноз этого вида — если они выражены в слабой степени (баллы 1—3), или как гибридные — если степень их развития оценивается баллом 4 и выше. Частота первых не подвержена клинальной изменчивости, тогда как вторые имеют тенденцию к увеличению частоты в направлении зоны симпатрии или же встречаются только в пределах последней.

5. Все сказанное приводит нас к неожиданному заключению: будучи со многих точек зрения хорошими видами, *E. citrinella* и *E. leucocephalos* не представляют собой замкнутых генетических систем. Несомненно, они гибридизируют вторично и чрезвычайно давно, и тем не менее эта гибридизация не приводит к заметному нивелированию их биологических особенностей даже внутри зоны симпатрии. Можно допустить, что процесс взаиморастворения в зоне симпатрии сильно замедляется за счет пониженного успеха особей гибридного происхождения при образовании пар, в результате противодействия тех же самых изолирующих факторов, которые низводят начальную гибридизацию до 2,5%.

6. Независимое изменение уровня численности при широкой симбиотопии и отсутствие различий в величине клюва у симпатрических популяций этих видов может свидетельствовать об отсутствии напряженной конкуренции. Создается впечатление, что симпатрические популяции этих видов эволюционируют не сопряженно, а в целом независимо.

7. Уменьшение различий в величине клюва у симпатрических популяций по сравнению с аллопатрическими находится в противоречии с известным правилом «смещения признаков» (Nørgaard, 1959). Характер географической изменчивости величины клюва у обыкновенной и белошапочной овсянок наводит на мысль о существовании параллельных клин, накладывающихся друг на друга своими концевыми участками. Можно также допустить, что нивелирование величины клюва в зоне симпатрии есть следствие давней гибридизации, хотя такое допущение отчасти расходится с пунктами 2 и 3 данного заключения.

8. Отсутствие элиминации гибридов не приводит к усилению межвидовых различий, полученных еще до вступления в контакт. Надежная изоляция (коэффициент полезного действия не менее 97%) поддерживается за счет этих первичных различий. Однако нет основания называть их изолирующими «механизмами», ибо сформировались они не как средство, обеспечивающее изоляцию, а как побочный результат дивергенции. Точнее называть такие изолирующие различия «факторами изоляции».

9. Экологические факторы в данном случае не должны играть сколько-нибудь заметной изолирующей роли, равным образом, как и генетические (Раджабли и др., 1970). Таким образом, вся нагрузка приходится на факторы этологические. Этологическая система изоляции имеет вполне определенные «слабые звенья», что и приводит к ограниченной гибридизации.

SUMMARY

E. N. Panov

INTERRELATIONSHIPS
OF TWO CLOSELY RELATED SPECIES OF BUNTINGS
(*Emberiza*) IN THE ZONE OF THEIR SYMPATRY

The areas of closely related species *Emberiza citrinella* L. and *E. leucocephalos* Gm., widely overlap in West Siberia. About 15 per cent of the total mixed population in zone of sympatry are the specimens with intermediate plumage colour, including about 2,5 per cent (from total) F₁ hybrids. The isolating system therefore operates with very high efficiency (approximately 97—98 per cent).

Coexistence these species in their typical habitats (owing to the lack of strong ecological competition) and overlapping of the periods of pair formation indicate that ecological factors did not capable to prevent hybridisation. Genetic factors did not lead to elimination or sterility of hybrids. Ethological differences (vocal signalisation, agonistic and courtship displays) are apparently the major factors reducing initial hybridisation. Similarity of many elements of species — specific communicative systems results in accidental disturbing of process of selective mating.

Examined interspecific differences seems to have formed in foregoing period of geographical isolation before species came into contact. These differences therefore should be consider as isolating "factors" rather than isolating "mechanisms".

ЛИТЕРАТУРА

- Андреев Б., 1953. Птицы среднего Вилюя. Якутск.
- Воробьев В. Н., Равкин Ю. С., Доброхотов Б. П., 1963. Новые данные по орнитофауне Северо-Восточного Алтая.— Орнитология, 6. М., Изд-во МГУ.
- Гаврилов Э. И., Наглов В. А., Федосенко А. К., Шевченко В. Л., Татарнинова О. М., 1968. Об орнитофауне Волжско-Уральского междуречья.— Новости орнитологии Казахстана (Тр. Ин-та зоол. АН КазССР, 29). Алма-Ата.
- Гагина Т. Н., 1958. Птицы Байкала и Прибайкалья.— Зап. Иркутского краев. музея. Иркутск.
- Гагина Т. Н., 1961. Птицы Восточной Сибири.— Тр. Баргуз. гос. запов., вып. 3. Иркутск.
- Гагина Т. Н., 1962. Редко зимующие птицы Прибайкалья.— Тр. Баргузинского гос. запов., вып. 4, Улан-Удэ.
- Ганя И. М., 1965. Количественная характеристика орнитофауны садов в Приднестровье Молдавии.— Орнитология, 7. М., Изд-во МГУ.
- Гизенко А. И., 1955. Птицы Сахалинской области. М., Изд-во АН СССР.
- Данилов Н. Н., Гурьев В. Н., 1968. Биомасса птиц островного бора зауральской лесостепи.— Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных. Свердловск.
- Дубинин Н. П., Торопанова Т. А., 1956. Птицы лесов долины р. Урал.— Тр. Ин-та леса, т. 32, ч. II—III. М.
- Зарудный Н. А., 1888. Орнитологическая фауна Оренбургского края.— Прилож. к 57 тому.— Зап. Имп. Акад. наук, № 1, СПб.
- Зарудный Н. А., 1913. Овсянки в различной степени переходные между *Emberiza leucocephalos* Gm. и *Emberiza citrinella erythrogenys* Viehm.— Орнитолог. вестник, 1.
- Зарудный Н. А., Кореев Б. П., 1905. Орнитологическая фауна Семиреченского края. М.
- Измайлов И. В., Боровицкая Г. К., 1967. Характеристика населения птиц лиственничной тайги Витимского плоскогорья.— Орнитология, 8. М., Изд-во МГУ.
- Ивантер Э. В., 1962. Птицы заповедника Кивач.— Орнитология, 5. М., Изд-во МГУ.
- Иноземцев А. А., 1962. О питании обыкновенной овсянки в Московской области.— Орнитология, 5. М., Изд-во МГУ.
- Иоганзен Г. Э., 1907. Материалы для орнитофауны степей Томского края. Томск.
- Иоганзен Г. Х., 1935. Фауна гнездящихся птиц Салаирского края.— Тр. Биол. науч.-иссл. ин-та, т. 1. Томск, Изд-во Томского гос. ун-та.
- Карташев Н. Н., 1963. Количественная характеристика орнитофауны Соловецких островов.— Орнитология, 6. М., Изд-во МГУ.
- Кириков С. В., 1952. Птицы и млекопитающие в условиях ландшафтов южной оконечности Урала. М., Изд-во АН СССР.

- Кожевникова Р. К., 1965. Птицы сосновых насаждений Баргузинского заповедника.— Орнитология, 7, М., Изд-во МГУ.
- Компаниец А. Г., 1940. Опыт учета гнездовой орнитофауны методом пробных площадей.— Зоол. ж., 19, вып. 3.
- Корелов М. Н., 1956. Материалы к авифауне хребта Кетмень.— Тр. Ин-та зоологии, VI. Алма-Ата, Изд-во АН КазССР.
- Кривошеев В. Г., 1960. Новые материалы по орнитофауне бассейна Яны.— Орнитология, 3, М., Изд-во МГУ.
- Кузякин А. П., Второв П. П., 1963. К ландшафтной орнитогеографии Охотской тайги.— Орнитология, 6, М., Изд-во МГУ.
- Леонтьев А. Н., Павлов Е. И., 1963. Орнитологические наблюдения в долине Чикоя (Читинская обл.).— Орнитология, 6, М., Изд-во МГУ.
- Малышев Л. И., 1963. Сезонная биология птиц южного Прибайкалья.— Бюлл. Вост.-Сиб. фенолог. комиссии, вып. 2—3. Сезонная и вековая динамика природы Сибири. Иркутск.
- Мальцев В. В., 1941. О географических формах *Emberiza citrinella* L. и взаимоотношениях форм *Emberiza citrinella* L. и *E. leucocephalos* Gm.— Тр. гос. зоол. музея МГУ, 6.
- Мальчевский А. С., 1959. Гнездовая жизнь певчих птиц. Л., Изд-во ЛГУ.
- Матюшкин Е. К., 1967. О населении птиц лесостепи Казахстана.— Орнитология, 8, М., Изд-во МГУ.
- Наумов Р. Л., 1960. Фауна и распределение птиц окрестностей села Б. Кемчуг.— Орнитология, 3, М., Изд-во МГУ.
- Павлов Е. И., 1948. Птицы и звери Читинской области. Чита.
- Панов Е. Н. 1973. Птицы Южного Приморья. Новосибирск, «Наука».
- Пантелеев П. А., 1972. О птичьем населении долины р. Оби и прилежащих ландшафтов в Нарымском крае.— Орнитология, 10, М., Изд-во МГУ.
- Портенко Л. А., 1960. Птицы СССР, IV. М.— Л., Изд-во АН СССР.
- Равкин Ю. С., 1973. Птицы Северо-Восточного Алтая. Новосибирск, «Наука».
- Раджабли С. И., Панов Е. Н., Булатова Н. Ш., 1973. Сравнительный анализ карิโอтипов двух близких видов овсянок (*Emberiza citrinella* L., *E. leucocephalos* Gm.), гибридизирующих в зоне совместного обитания.— Зоол. ж., 51, вып. 9.
- Реймерс Н. Ф., 1966. Птицы и млекопитающие южной тайги Средней Сибири. М.— Л. «Наука».
- Рогачева Э. В., 1958. Количественная характеристика птиц смешанного леса.— Уч. зап. МОИП, 45, вып. 3.
- Рогачева Э. В., 1962. Численность и размещение птиц нижнего Елогуя.— Орнитология, 5, М., Изд-во МГУ.
- Рустамов А. К., 1958. Птицы Туркменистана. Ашхабад, Изд-во АН ТуркмССР.
- Скалон В., Слудский А., 1941. Птицы Елогуйско-Тазовского бассейна.— Природа и соц. хоз-во, М., Изд. Всерос. об-ва охр. природы.
- Смирнов В. М.** (в печати). Орнитофауна Новосибирского научного центра.
- Сомов Н. Н., 1897. Орнитологическая фауна Харьковской губернии. Харьков.
- Спангенберг Е. П., Судилова А. М., 1954. Род Овсянки.— Птицы Советского Союза (под ред. Г. П. Дементьева и Н. А. Гладкова), т. V.
- Страутман Ф. И., 1954. Птицы Советских Карпат. Киев.
- Сушкин П. П., 1938. Птицы Советского Алтая и прилежащих частей Северо-Западной Монголии. Т. 2. М.— Л., Изд-во АН СССР.
- Тугаринов А. Я., 1929. Северная Монголия и птицы этой страны.— Матер. комиссии по исследов. Монгольской и Тувинской нар. респ. и Бурят.-Монг. АССР, 3, М.
- Филонов К. П., 1965. Опыт количественной характеристики летней орнитофауны Башкирского заповедника.— Орнитология, 7, М., Изд-во МГУ.
- Фолитарек С. С., Дементьев Г. П., 1938. Птицы Алтайского государственного заповедника.— Тр. Алт. гос. зап., вып. 1. М.
- Чунихин С. П., 1965. Фауна и распределение птиц горно-таежных лесов Салаирского кряжа.— Орнитология, 7, М., Изд-во МГУ.
- Шведов А. П., 1962. К распространению птиц Среднего Приангарья.— Орнитология, 4, М., Изд-во МГУ.
- Шестоперов Е. Л., 1928. Заметки по орнитофауне.— Туркменоведение, № 5, 9.
- Шестоперов Е. Л., 1929. Материалы для орнитофауны Илийского края.— Бюлл. МОИП, отд. биол., новая серия, 38, вып. 1—2, 3—4.
- Шилова С. А., Чабовский В. И., Морозов Ю. В., Симкин Г. Н., Васильев В. Д., Крылов Д. Г., Голылев Е. Л., 1963. Эпизоотологическое значение птиц в очагах клещевого энцефалита на среднем Урале.— Орнитология, 6, М., Изд-во МГУ.
- Шкатулова А. П., 1962. К биологии дубровника и белошапочной овсянки в Читинской области.— Орнитология, 4, М., Изд-во МГУ.
- Шнитников В. Н., 1949. Птицы Семиречья. М.— Л., Изд-во АН СССР.
- Шульпин Л. М., 1956. Материалы по фауне птиц заповедника Аксу-Джабаглы (Таласский Алатау).— Тр. Ин-та зоол. КазССР, т. VI. Алма-Ата.

- Юдин К. А., 1952. Наблюдения над распространением и биологией птиц Красноярского края.— Тр. Зоол. ин-та АН СССР, IX, вып. 4.
- Янушевич А. И., Тюрин П. С., Яковлева И. Д., Кыдыралиев А., Семенова Н. И., 1960. Птицы Киргизии. Т. 2. Фрунзе.
- Andrew R. I., 1957. A comparative study of the calls of *Emberiza* spp. (Buntings).— *Ibis*, 99, 1.
- Andrew R. I., 1961. The displays given by Passeriformes in courtship and reproductive fightings: a review.— *Ibis*, 103a, 3, 4.
- Norrevang A., 1959. Double invasions and character displacement. *Vid. medd. Dansk. natur. foren.*, 121.
- Thorpe W. H., Lade B. T., 1961. The songs of some families of the Passeriformes. II. The songs of the Buntings (*Emberizidae*).— *Ibis*, 103a, 2.
-