

УДК 591,5:598.842.1 © 1992г.

В.И. ГРАБОВСКИЙ, Е.Н. ПАНОВ, А.С. РУБЦОВ

**ФЕНОТИПИЧЕСКИЙ СОСТАВ И УСПЕХ РАЗМНОЖЕНИЯ
В ГИБРИДНОЙ ПОПУЛЯЦИИ ПЛЕШАНКИ *OENANTHE PLESCHANKA*
И ИСПАНСКОЙ КАМЕНКИ *O. HISPANICA* В ВОСТОЧНОМ АЗЕРБАЙДЖАНЕ**

В период с 1986 по 1990 гг. исследовали гибридную популяцию с соотношением фенотипических классов: "*pleschanka*", гибриды и "*hispanica*", равным 31 : : 55 : 14. Пойманы и индивидуально помечены цветными кольцами 105 самцов и 78 самок. Фенотипический состав гомо- и гетерогамных пар (включая пары с участием гибридов) не отличается от теоретически ожидаемого случайного распределения. Репродуктивный успех пар разного фенотипического состава статистически неразличим. Средний репродуктивный успех на стадии выкармливания птенцов составляет $4,6 \pm 0,1$ ($n = 71$), что не отличается от репродуктивного успеха в генетически чистой популяции плешанки. Изученная популяция характеризуется высокой плотностью и численностью и выглядит процветающей.

Вопрос о том, какого рода события могут иметь место в зонах контакта и гибридизации заметно дивергировавших форм (обозначаемых часто как "морфологические" либо "таксономические виды"), является одним из самых важных в теории микроэволюции. Наиболее популярна следующая точка зрения: при том уровне дивергенции, когда сравниваемые формы интуитивно воспринимаются как "виды", в случае их гибридизации наиболее вероятны нарушения процессов репродукции. Предполагается, что потомки смешанных пар обладают пониженной плодовитостью и жизнеспособностью (Майр, 1968).

Согласно этой точке зрения, повышенная элиминация особей со смешанной наследственностью ("гибридов") имеет два возможных следствия. Первое состоит в снижении общего репродуктивного потенциала в гибридной зоне, что должно препятствовать ее расширению (одно из наиболее распространенных объяснений узости гибридных зон). Второе следствие предполагает преимущественное воспроизведение генотипически чистых особей, строго избирательных в выборе полового партнера (положительно ассортативное скрещивание с конспецифичными особями). Считают, что действующий таким образом дизруптивный отбор в гибридной популяции должен вести к совершенствованию ирекопуляционных изолирующих барьеров и к восстановлению генетической чистоты форм, ныне вовлеченных в гибридизацию.

Эта система воззрений является в настоящее время не более чем одной из возможных гипотез и как всякая гипотеза требует эмпирической проверки. Первым шагом в этом направлении может быть только детальное изучение событий, имеющих место в гибридных зонах. Многолетнее исследование гибридных популяций с использованием методов индивидуального мечения позволяет получить ответы по крайней мере на два вопроса, кардинальных для анализируемой гипотезы: 1. Имеет ли место снижение репродуктивного успеха при гибридизации? 2. Имеет ли место в гибридной зоне ассортативность при формировании размножающихся пар?

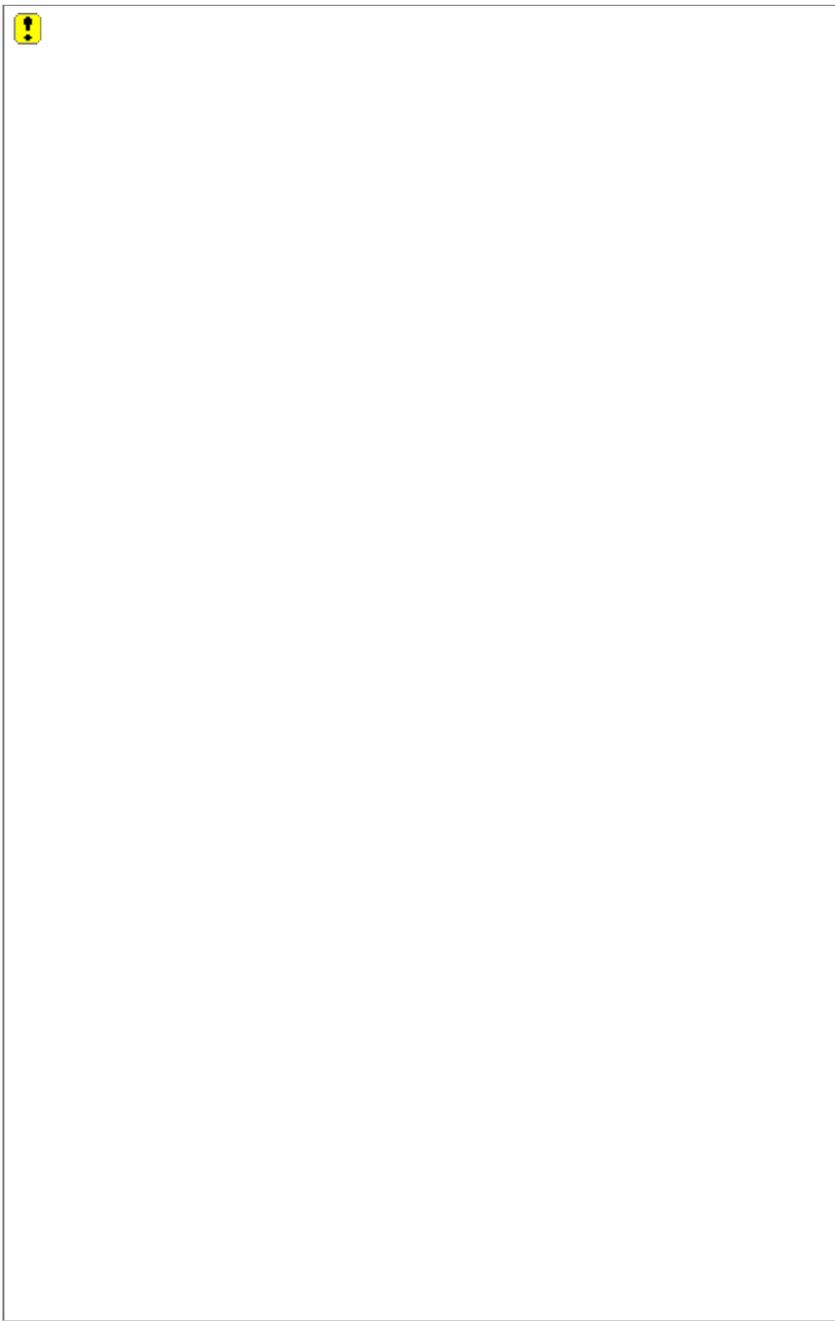


Рис. 1. Ареалы и зоны гибридизации плешанки и испанской каменки: *a* - граница ареала плешанки; *b* - граница ареала испанской каменки; *в* гибридные зоны; *г* - популяция Гобустана; *д* - район, из которого взята выборка по длине 1-го махового v плешанки (см. табл. 2)

Мы попытались ответить на эти вопросы на основании длительного изучения локальной популяции в зоне гибридизации плешанки *Oenanthe pleschanka* и испанской каменки *O. hispanica*, которые представляют собой типичный пример близких "таксономических" видов, широко гибридизирующих во всех областях их вторичного контакта (рис. 1; Панов, 1989).

Исследованная гибридная популяция принадлежит к западной прикаспийской гибридной зоне, локализованной в Дагестане и Азербайджане (Лоскот, 1986; Панов, 1986). Возраст этой зоны, возможно, сравним с возрастом зоны гибридизации плешанки и испанской каменки в южном Прикаспии, который оценивается в 6-10 тыс. лет (Haffer, 1977).

Исследованная популяция занимает склоны одиночно стоящей столовой горы Беюк-Даш и прилежащие каменистые участки Гобустанского историко-художественного заповедника (близ пос. Гобустан в 50 км южнее Баку). Гора Беюк-Даш образована каменной плитой размерами приблизительно 1500 X 500 м. Склоны — местами с отвесными скальными стенами, местами лёссовые с более или менее выраженными каменистыми осыпями и отдельными выходами коренной породы.

Общая численность исследованной популяции в разные годы не превышала 50—70 пар. Негнездящиеся самцы (в основном первогодки) составляют в среднем 25% от общего числа самцов. Каменки с относительно высокой плотностью равномерно заселяют каменистые террасы восточного склона горы и более разреженно и менее равномерно гнездятся вдоль западного, лёссового склона. Размещение друг относительно друга нар, представленных особями разных фенотипов, не отличается от случайного (рис. 2).

Сбор данных проводили в 1986-1990 гг, в периоды массового вылупления птенцов первой генерации (последняя декада мая — 1-я декада июня), в 1989 г, работу продолжили до 23 июня, что позволило получить данные о втором цикле гнездования.

Отлов птиц проводили ловушками типа западни — "на драку" с использованием манных птиц обоих полов либо на гнездах. Всего отловлено 105 самцов и 78 самок, из них повторно в последующие годы — соответственно 41 и 18. Пойманных птиц измеряли, их окраску подробно описывали и зарисовывали, иногда фотографировали. Метили цветными пластиковыми и стандартными алюминиевыми кольцами.

В работе использовали материалы коллекций ЗИН АН СССР (Ленинград), Зоологического музея МГУ, Государственного Дарвиновского музея. Пользуясь случаем, приносим благодарность за помощь в сборе полевых материалов В.Н. Иваненко и А.В. Фильчагову,

Фенотипический состав популяции. Для изученной популяции характерна высокая индивидуальная изменчивость окраски как самцов, так и самок. Повторные отловы показывают постоянство рисунка окраски одной и той же особи из года в год. Отметим индивидуально специфичный, подобно узорам дерматоглифики, черно-белый рисунок на рулевых. На индивидуальную изменчивость накладывается возрастная и сезонная. Самцы-первогодки отличаются от самцов старших возрастных групп более тусклой окраской: все те участки оперения, которые у взрослых самцов окрашены в черный цвет, у них серовато-бурые. Самцы-первогодки отличаются также более мелкими размерами (в частности, укороченным крылом) и удлинненным по отношению к кроющим первым маховым (табл. 1).

Среди взрослых самцов и самок выборки по разным фенотипам не отличаются друг от друга по стандартным метрическим признакам — таким, как длины крыла, цевки и клюва, а также по длине выступающего за кроющие крыла конца первого махового (табл. 1).

Детальный анализ индивидуальной изменчивости окраски необходим для пони-

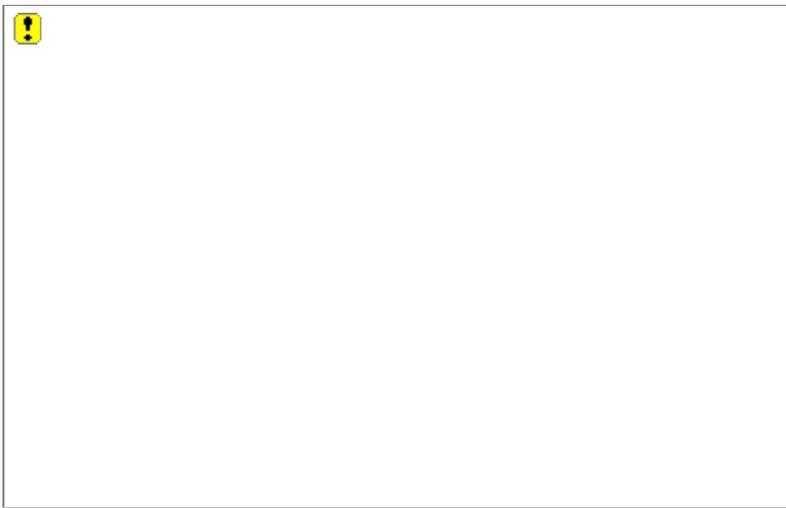


Рис. 2. Размещение гнездящихся самцов разных фенотипов по склонам горы Бююк-Даш в 1989 г.: в - "*pleschanka*", б - "*hispanica stapazina*", в - "*hispanica aurita*", г - "*gaddr*", д - "*transfuga*", е - "черногорлая *gaddi*" и "белоспинная плешанка", ж - "пестроспинные самцы", з - гнезда бигамных самцов

мания степени перемешивания генофондов родительских видов, которая, очевидно, тем выше, чем выше соотношение "гибриды" : "чистые фенотипы". Такую оценку легче провести в отношении самцов, окраска которых резко различна у родительских видов (межвидовые различия у самок выражены не столь четко — см. ниже).

Разнообразие фенотипов самцов в изученной популяции удобно представить как результат комбинирования четырех "признаков" (окраска горла, зоба, боков

Таблица 1 Некоторые

морфологические характеристики каменок в гибридной популяции Гобустана

Признак, мм	Фенотипический класс	Самцы старше 1 года	Самцы-первогодки	Самки всех возрастов
Длина крыла	" <i>pleschanka</i> "	89,5 ± 0,5 (27) *	87,0 ± 0,6 (10)	86,0 ± 0,4 (29)
	" <i>hispanica</i> "	90,5 ± 0,6 (8)	87,8 ± 1,1(6)	85,3 ± 0,6 (17)
	гибриды	89,6 ± 0,4 (43)	87,5 ± 0,5 (21)	85,9 ± 0,3(32)
	в среднем	89,7 ± 0,2(78)	87,5 ± 0,3 (37)	85,9 ± 0,3 (7 8)
Первое маховое	" <i>pleschanka</i> "	+0,4 ± 0,4 (27) **	+ 1,7 ± 0,4 (10)	+ 1,3 ± 0,3 (29)
	" <i>hispanica</i> "	-0,3 ± 0,2 (8)	+ 1,2 ± 1,2(6)	+ 1,5 ± 0,4(17)
	гибриды	0,0 ± 0,2 (43)	+ 1,6 ± 0,4(21)	+0,8 ± 0,3 (32)
	в среднем	+0,1 ± 0,2(78)	+ 1,6 ± 0,3 (37)	+ 1,3 ± 0,2(78)
Длина клюва	" <i>pleschanka</i> "	12,7 ± 0,2(27)	12,9 ± 0,2 (10)	13,0 ± 0,3 (29)
	" <i>hispanica</i> "	12,8 ± 0,3 (8)	12,9 ± 0,1 (6)	12,9 ± 0,2 (17)
	гибриды	12,9 ± 0,1 (43)	12,8 ± 0,1 (21)	12,8 ± 0,2 (32)
	в среднем	12,8 ± 0,1 (7 8)	12,9 ± 0,1 (37)	12,9 ± 0,1 (7 8)
Длина цевки	" <i>pleschanka</i> "	25,9 ± 0,2(27)	26,1 ± 0,4(10)	25,6 ± 0,2(29)
	" <i>hispanica</i> "	25,9 ± 0,2 (8)	25,9 ± 0,3 (6)	25,6 ± 0,2(17)
	гибриды	26,0 ± 0,1 (43)	25,9 ± 0,1 (21)	25,4 ± 0,2 (32)
	в среднем	26,0 ± 0,1(78)	36,0 ± 0,1(37)	25,5 ± 0,1 (7 8)

*В скобках — здесь и в остальных таблицах — объем выборки.

"Знак "+" обозначает, что первое маховое длиннее кроющих крыла, знак "—" , что первое маховое короче кроющих крыла.



Рис. 3. Некоторые варианты окраски самцов в гибридной популяции Гобустана: *a* - "*hispanica aurita*", *б* - "*hispanica stapazim*", *в* - "*pleshanka*", *г* - "черногорлая *gaddi*", *д* - *gaddi*, *е* - "белоспинная плешанка", *ж* - "*transfuga*", *з* - "черногорлая Н'буса". Без буквенных обозначений даны варианты, промежуточные между указанными (см. текст)

шеи, спины), каждый из которых может принимать два альтернативных состояния (черная либо белая окраска). Теоретически возможны 16 комбинаций, из которых в Гобустане встречены восемь (рис. 3). При таком подходе изменчивость рассматривается в качестве дискретной, а соотношение фенотипов "*pleshanka*" : "гибриды" : "*hispanica*" оценивается как 31 : 55 : 14. Если все особи, отнесенные к родительским видам на основании их окраски, действительно являются гено-типически чистыми, то их суммарная доля в популяции достаточно высока (45%). Иными словами, степень перемешивания генофондов можно оценить как достаточно высокую, но все же не согласующуюся с предположением о полном локальном слиянии видов.

Однако в действительности, вопреки рассмотренной схеме дискретной изменчивости, определенные участки оперения (именно, бока шеи и спина) могут иметь не только альтернативные варианты окраски - черную либо белую, но и промежуточную, "пеструю" окраску, обязанную двуцветности большего или меньшего числа перьев. За счет этого в популяции оказываются достаточно обычными фенотипы, промежуточные между выделяемыми в дискретной классификации (рис. 3). Наблюдаемая континуальность вариантов окраски приводит к тому, что часть самцов, по дискретной системе определяемых как плешанки либо как испанские каменки, в деталях окраски уклоняются от идеального "видового типа" в сторону класса "гибридных особей".

Это обстоятельство заставило нас предположить, что истинная степень перемешивания генофондов гораздо выше первоначально принятой и что по крайней

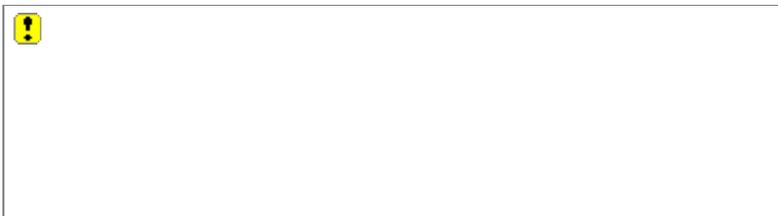


Рис. 4. Балльная оценка степени почернения лба у самцов испанской каменки и плешанки

мере часть самцов, которых можно было бы отнести к родительским видам, в действительности имеют гибридное происхождение. В пользу этого допущения свидетельствует также тот факт, что "фенотипически чистые" самцы в изученной популяции нередко имеют песню другого вида или же такую, в которой объединены признаки обоих гибридизирующих видов (Грабовский, Панов, в печати).

Для проверки высказанного предположения мы попытались оценить сходство самцов-"плешанок" и самцов-"испанских каменок" из гобустанской популяции с выборками самцов из аллопатрических популяций данных видов (музейные коллекции). Сравнение проводили по двум признакам, по которым выборки из аллопатрических популяций плешанки и испанской каменки достоверно различаются статистически. Это длина 1-го махового относительно кроющих крыла у самцов старше 1 года и степень развития черного цвета в оперении лба (рис. 4). По первому из названных признаков у плешанки нами обнаружена географическая изменчивость, поэтому для анализа были отобраны экземпляры, добытые в Поволжье и северном Прикаспии (Волгоградская, Оренбургская, Уральская и Гурьевская области) - регионе, расположенном максимально близко к исследуемой нами гибридной популяции, но удаленном от нее настолько, чтобы можно было пренебречь влиянием на чистые популяции интрогрессии генов из гибридных зон (рис. 1). У испанской каменки географической изменчивости по длине 1-го махового не обнаружено (возможно, из-за ограниченного объема выборки); не найдено также географической изменчивости по степени почернения лба ни у одного из родительских видов. Это в соответствующих случаях позволило объединить в анализируемых выборках экземпляры из всего ареала того и другого вида.

Как видно из табл. 2, по первому из названных признаков фенотипы "плешан-ка" и "испанская каменка" из гибридной популяции Гобустана не отличаются друг от друга и занимают промежуточное положение между выборками из чистых популяций названных видов. Что касается второго признака, то по нему вышеназванные фенотипы не отличаются от выборки из чистых популяций плешанки.

Таким образом, мы приходим к выводу о весьма интенсивном перемешивании генофондов родительских видов в Гобустане. В этой ситуации однозначное подразделение особей на гибридных, с одной стороны, и принадлежащих к двум родительским видам — с другой, было бы неправомерным. Поэтому в дальнейшем сопоставляемые нами три категории особей ("плешанки", "испанские каменки" и "гибриды") будут рассматриваться исключительно как фенотипические классы. При этом мы не исключаем возможности, что все или почти все особи родительских фенотипов имеют гибридное происхождение. Чтобы подчеркнуть это обстоятельство, видовые названия особей из гибридной популяции Гобустана используются в кавычках.

Самки интересующих нас видов гораздо хуже поддаются определению, чем самцы. Согласно литературным данным, самки плешанки отличаются от испанских каменок более темной и холодной по тону окраской верха тела (Ash, Rooke, 1956; Clement, Harris, 1987), бурыми, а не рыжими боками груди (Лоскот,

Сравнение по двум признакам популяций *Oenanthe pleschanka* и *O. hispanica* из чистых (аллопатрических) популяций с фенотипическими классами "*hispanica*" и *pleschanka* из гибридной популяции Гобустана*

Анализируемые выборки	Значение признаков					
	расстояние между концами кроющих крыла и концом 1-го махового, мм				степень почернения лба, баллы	
	<i>n</i>	<i>min</i>	<i>max</i>	$\bar{X} \pm S_X$	<i>n</i>	$\bar{X} \pm S_X$
1. <i>O. hispanica</i>	41	-3,0	+4,5	+ 1,5 ± 0,3	18	1,0 ± 0,3
2. <i>O. pleschanka</i>	13	-2,5	+0,5	-0,8 ± 0,2	40	2,4 ± 0,2
3. " <i>hispanica</i> "	6	-1,0	+1,0	-0,2 ± 0,3	8	2,4 ± 0,5
4. " <i>pleschanka</i> "	26	-3,0	+3,5	+0,3 ± 0,3	20	2,1 ± 0,3

Критерии различия:		t- критерий			F-критерий	
Признак	Сравниваемые выборки	<i>t</i>	/	Достоверность различий	<i>F</i>	Достоверность различий
Длина 1-го махового	1и2	6,18	39	$P < 0,001$	3,62	$/> < 0,01$
	1и3	4,17	30	$P < 0,001$	5,26	$P < 0,05$
	2и4	2,66	28	$/> < 0,01$	2,76	$P < 0,05$
	3и4	1,11	21	$P > 0,05$	5,02	$P < 0,05$
Степень почернения лба	1и2	4,49	54	$P < 0,001$		
	1и3	2,71	23	$P < 0,05$		
	2и4	0,93	54	$P > 0,05$		

Обозначения как в табл. 1.

1983), хорошо выраженными темными стержнями перьев, формирующих пестрины груди (Ash, Rooke, 1956; Sluys, Berg, 1982; Лоскот, 1983, 1986; Панов, 1989, стр. 122-124).

Нам удалось более полно описать отличия в окраске самок родительских видов и предложить гипотетические варианты окраски гибридов. В качестве диагностических выделялись три признака: наличие или отсутствие темных стержней перьев на груди, окраска боков груди и ширина темного оперения горла относительно кроющих уха (рис. 5). Особи, у которых сочетались признаки окраски испанской каменки и плешанки, считались гибридными.

Выделенные признаки окраски самок подвержены значительной индивидуальной изменчивости, что сильно затрудняет диагностирование. У некоторых самок плешанки практически каждое перо на груди имеет темные стержни, но нередко встречаются особи, имеющие на груди только одиночные пестрины. Число пестрин у одной и той же особи может меняться в разные годы. Окраска боков груди изменчива по цвету и по интенсивности у обоих видов, но у плешанки она всегда имеет более холодные буроватые тона. Окраска средней части груди не может являться диагностическим признаком, поскольку она варьирует от почти белой до интенсивно рыжей у обоих видов, хотя бывает бурой (разной интенсивности) у самок плешанки. Цвет горла изменяется у самок обоих видов от белого до густо-черного. Из года в год у одной и той же самки горло может быть более или менее темным в зависимости от степени изношенности перьев, но ширина темной зоны оперения остается постоянной. Иногда встречаются птицы с чисто белым горлом либо такие, горло которых не отличается по цвету и тону от окраски смежных участков оперения. Такие особи идентифицировались только по двум признакам: общему тону окраски груди и ее испещренности.

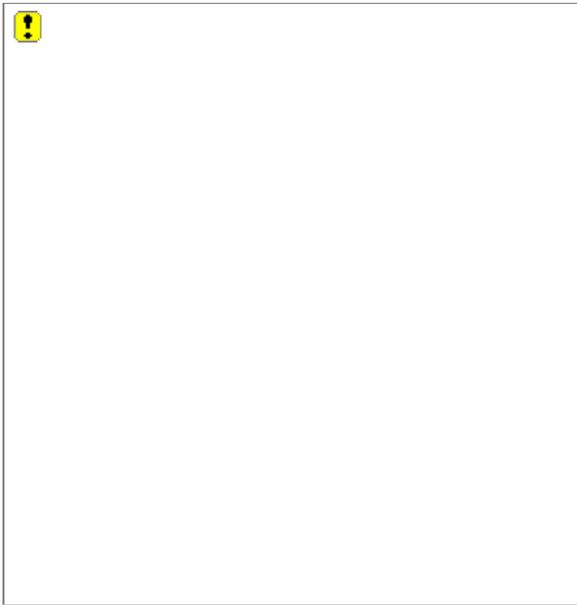


Рис. 5. Диагностические признаки окраски самок испанской каменки (вверху) и плешанки (внизу): *a* - черноватый цвет, *b* — бурый, *в* - рыжий

В соответствии с предложенными критериями соотношение самок, обладающих фенотипами "плешанка", "испанская каменка" и "гибриды", статистически не отличается от соотношения тех же фенотипических групп у самцов ($X^2 = 4,27; P > 0,05$), что позволяет признать предложенный критерий идентификации самок удовлетворительным.

Соотношение "испанская каменка" : "плешанка" : "гибриды" в разные годы относительно стабильно для обоих полов (рис. 6): дисперсионный анализ не показывает достоверных различий по годам. Частота встречаемости различных вариантов окраски самцов сравнима с аналогичными данными из других гибридных популяций в западном и южном Прикаспии (для сравнения см. Панов, 1989).

Фенотипический состав размножающихся пар. Уже из того, что было сказано выше, трудно ожидать строгой избирательности в отношении облика полового партнера при формировании пар. Высокая концентрация в популяции особей, обладающих промежуточными окрасочными и поведенческими (Грабовский, Панов, в печати) признаками и имеющих, по всей видимости, гибридное происхождение, предопределяет их широкое участие в процессах репродукции и, как следствие, дальнейшее увеличение в популяции доли гибридов разных поколений. Все это должно сильно затруднять возможность приобретения генетически чистым особям (если такие имеются) такого же чистокровного конспецифичного партнера.

Действительно, статистический анализ полученных данных не обнаруживает в изученной популяции даже тенденции к ассортативному скрещиванию. Как видно из табл. 3, наблюдаемое распределение 84 гомогамных и гетерогамных пар разного типа недостоверно отличается от теоретически ожидаемого распределения, основанного на допущении о случайном по отношению к фенотипу выборе брачного партнера ($X^2 = 3,1; P > 0,05$).

Мы проанализировали также те немногие случаи, когда удалось наблюдать последовательное (в разные годы) гнездование одних и тех же самок в парах с разными самцами. Всего за 5 лет наблюдений мы располагаем данными по гнездованию в два разных сезона 18 самок. Из них шесть при повторной их регистрации

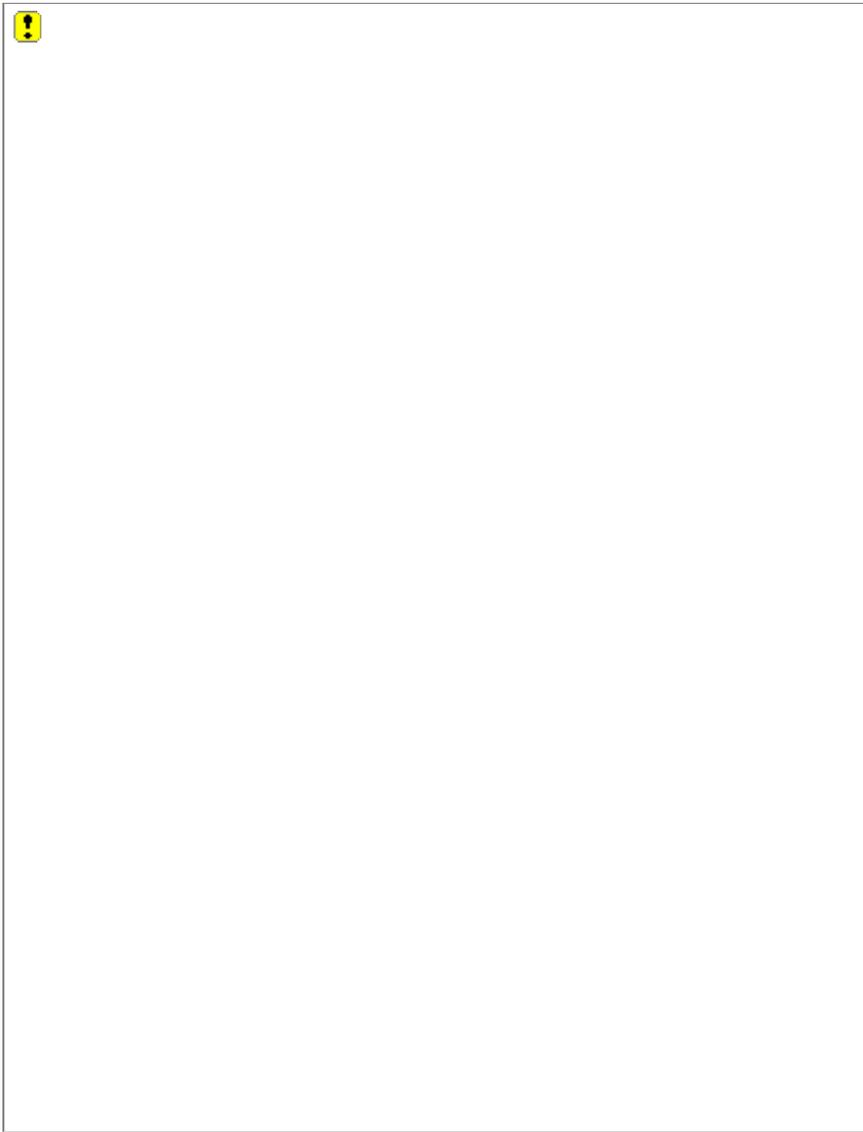


Рис. 6. Соотношение долей фенотипических классов среди самцов (А) и самок (Б) в разные годы и за все годы в целом (крайние гистограммы справа): а - "*hispanica*", б - "*pleschanka*", в - "гибриды". Цифры - общее количество наблюдавшихся особей. Данные по самкам за 1985 и 1988 гг. фрагментарны и поэтому не приведены. По осям ординат - доля фенотипических классов (%)

(в следующем сезоне) размножались в паре со своим прежним самцом. Остальные 12 сменили партнеров, причем в большинстве случаев новый партнер имел фенотип, отличный от фенотипа предыдущего самца данной самки. Эти сведения обобщены в табл. 4. Статистический анализ показывает, что характер смены половых партнеров самками определяется преимущественно вероятностью встречи самца того или иного фенотипа. Таким образом, и в случае смены партнеров самкой не прослеживается тенденции к активному выбору полового партнера с каким-либо определенным фенотипом.

Репродуктивный успех пар разного фенотипического состава. Мы оценивали репродуктивный успех пары по количеству в ее гнез-

Таблица 3

Фенотипический состав пар в популяции Гобустана*

Фенотипы самок	Фенотипы самцов			
	"pleschanka "	"hispanica"	Гибриды"	Всего пар
"pleschanka"	12(13)	6(5)	15(15)	33
"hispanica"	9 (6)	0(2)	6(7)	15
"гибриды"	12(14)	7(6)	17(16)	36
Всего пар	33	13	38	84

*В скобках — теоретически ожидаемые частоты; $X^2 = 3,07; df = 8; P > 0,05$ — различия недостоверны.

Таблица 4 Случаи смены

полового партнера самками

Фенотип 1-го самца	Фенотип 2-го самца*										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	F"	
1 "pleschanka"	2			1		1					0,312
2 "hispanica stapazina"	1	-	-	1	1	-	-	1	-		0,112
3 "hispanica aurita"	1	-	-	-	-	-	-	-	-		0,032
4 "белоспинная плешанка"	-	-	-	-	-	-	-	-	-		0,164
5 "transfuga"	1	-	-	1	-	-	-	-	-		0,112
6 "черногорлая gaddi"		1	-	—	—	-	-	-	-		0,104
7 "пестр оспинные самцы"		—	—	-	-	-	-	-	-		0,076
8 "gaddi"	-	-	-	-	-	-	—	—	-		0,060
9 "черногорлая libica"	-	-	-	-	-	-	-	-	-		0,028

*Нумерация соответствует нумерации фенотипа 1-го самца. **F — вероятность встречи самца данного фенотипа (по суммарным данным за весь период работы; $n = 250$). Различия между эмпирическими и теоретически ожидаемыми частотами фенотипов вторых самцов при допущении об их случайном выборе из популяции недостоверны ($P > 0,05$). Проверк обозначает, что такие варианты скрещиваний не наблюдались.

де птенцов (старше 3-дневного возраста), Данные по поздним кладкам (вылупление птенцов в которых происходило позже 31 мая) не рассматривались¹,

Поскольку репродуктивный успех для популяции в целом не различается в разные годы (табл. 5), мы с бьединили все полученные данные в единую выборку. Успех размножения у пар, включающих в себя птиц с разными фенотипами (табл. 6, 7), анализировали в сравнительном плане с применением двухфакторного дисперсионного анализа. Оказалось, что ни фенотип самца, ни фенотип самки, ни взаимодействие этих факторов не оказывают значимого влияния на репродуктивный успех пары (табл. 6).

Необходимо подчеркнуть, что наблюдается тенденция к некоторому уменьшению репродуктивного успеха у птиц, помещенных нами в фенотипический класс "гибридов", особенно, если такие птицы формируют пары "гибрид" X "гибрид" (табл. 7), Средняя величина кладки в гнездах самок с "гибридными" фенотипами (участвующими во всех типах скрещиваний) несколько меньше, чем у самок с фенотипами исходных родительских форм (табл. 8), но эти различия недосто-

¹ Такие кладки могут быть повторными, а повторные кладки, как известно, часто содержат меньшее число яиц (и, соответственно, птенцов). Уменьшение количества птенцов в гнезде по ходу сезона размножения описано в нашем случае следующим уравнением регрессии (составлено по данным за 1989 г.): $y = -0,052x + 4,98$, $r = 0,41$, $n = 44$, $P < 0,01$, где y - количество птенцов в гнезде, x - число дней от первой даты вылупления в поселении.

Таблица 5

Репродуктивный успех популяции в разные годы*

Годы	Количество птенцов в гнезде							$X \pm S_X$
	1	2	3	4	5	6	<i>n</i>	
1986-1988			2	4	3	5	15	4,8 ± 0,3
1989	1	—	4	13	15	7	40	4,6 ± 0,2
1990	1	1	-	7	1	7	17	4,6 ± 0,4
Всего	2	1	6	24	19	19	71	4,6 ± 0,1

*Число гнезд с данным количеством птенцов.

Таблица 6 Число пар

разного фенотипического состава с данным количеством птенцов в гнезде

Состав пар		Количество птенцов в гнезде					
самец	самка	1	2	3	4	5	6
	"pleschanka"		1		1	2	5
"pleschanka"	"hispanica"	-	-	1	1	2	1
	"гибрид"	-	-	2	3	2	3
	"pleschanka"	-	-	1	2	1	2
"hispanica"	"hispanica"	Нет данных					
	"гибрид"	-	-	-	1	1	2
	"pleschanka"	-	-	1	5	4	4
"гибрид"	"hispanica"	-	-	-	1	1	
	гибрид	2	-	3	8	4	2
Всего пар	-	2	1	6	22	17	19

Примечание. Влияние фенотипического состава пары на успех размножения недостаточно достоверно. (Двухфакторный дисперсионный анализ, $P > 0,05$).

Таблица 7 Среднее

количество птенцов в гнездах птиц разных фенотипов

Самка	Самец			В среднем
	"pleschanka"	"hispanica"	"гибриды"	
"pleschanka"	5,1 ± 0,5 (9)	4,7 ± 0,5 (6)	4,8 ± 0,6 (14)	4,9 ± 0,2 (29)
"hispanica"	4,6 ± 0,5 (5)	нет данных	4,5 ± 0,5 (2)	4,6 ± 0,4 (7)
"гибриды"	4,6 ± 0,4 (10)	5,3 ± 0,5 (4)	4,1 ± 0,3 (17)	4,4 ± 0,2 (31)
£*	4,8 ± 0,2 (26)	4,9 ± 0,3 (10)	4,4 ± 0,2 (35)	4,6 ± 0,1 (71)

*Для четырех гнезд был известен только фенотип самца, данные по ним были включены в выборку при подсчете этой строки.

верны ($t = 1,48$; $\text{df} = 28$; $P > 0,05$), Заметна также тенденция к увеличению среднего числа неполноценных и неразвившихся яиц в гнездах "гибридных" самцов (табл. 8), но и в этом случае различия статистически недостоверны ($t = 1,42$; $\text{df} = 60$; $P > 0,05$).

Анализ имеющихся данных позволяет отрицательно ответить на оба вопроса, поставленные в преамбуле. Мы видим, что, во-первых, в изученной нами смешанной популяции двух видов каменок полностью отсутствует тенденция к ассортативному скрещиванию, так что формирование пар между выделяемыми нами

Величина кладки и количество неразвившихся яиц в гнездах птиц разных фенотипов

Фенотип	Средний размер кладки		Среднее число неразвившихся яиц в гнезде	
	самцы*	самки	самцы*	самки
"pleschanka"	5,2 ±0,3 (13)	5,4±0,2(17)	0,31 ±0,11(26)	0,34 ±0,13(29)
"hispanica"	5,6 ± 0,4 (5)	5,5 ±0,5 (4)	0,20 ±0,13 (10)	0,40 ± 0,13(10)
Объединенная выборка	5,3±0,2(18)	5,4 ±0,2(21)	0,28 ±0,09 (36)	0,36 ±0,10 (39)
"pleschanka" + + "hispanica" "гибриды"	5,1 ±0,3(20)	4,8 ±0,4 (13)	0,50 ±0,13 (36)	0,41 ±0,13(29)

*Для четырех гнезд были известны только фенотипы самцов.

фенотипическими группами — "плешанка", "испанская каменка", "гибриды" -осуществляется случайным образом. Во-вторых, ни один из многочисленных вариантов скрещиваний не дает существенного выигрыша или потерь в плане репродуктивного успеха. Вполне очевидно, что при таком положении вещей гипотеза усовершенствования изолирующих механизмов в зоне вторичного контакта не находит для себя поддержки. Наиболее вероятно, что после установления вторичного контакта испанской каменки и плешанки в Прикаспии, напротив, происходил процесс увеличения уровня гибридизации между ними. Не исключено, что процесс локального слияния этих видов, представители которых резко разнятся не только по оптическим (различия в окраске), но и по акустическим сигналам (Грабовский, Панов, в печати), прогрессирует и в настоящее время.

Вопреки традиционной точке зрения, предсказывающей всевозможные нарушения нормы в случае широкой гибридизации между существенно дивергировавшими формами ранга полувидов-видов, изученная нами популяция отличается высокой численностью и плотностью и выглядит процветающей. Средний репродуктивный успех на стадии выкармливания птенцов составляет здесь $4,6 \pm 0,1$ птенца на гнездо ($n = 71$), в то время как, например, в чистой популяции *O. pleschanka* в западном Забайкалье среднее число птенцов на стадии вылупления равно 4,8, а на стадии вылета из гнезда — 4,4 ($n = 17$) (Хертуев, 1990).

Следует заметить, что прогноз на полное перемешивание генофондов родительских видов в исследованной популяции мог бы осуществиться в обозримое будущее время лишь в том случае, если бы данная популяция была замкнутой. В действительности дело, по-видимому, обстоит иначе. Ежегодно мы обнаруживали в популяции Гобустана новых птиц, среди которых присутствовали не только особи-первогодки (легко выделяемые среди самцов), но и не помеченные нами (и, таким образом, скорее всего, пришлые) особи старше 1 года. Среди самцов соотношение особей, уже гнездившихся здесь ранее, не меченых птиц старше 1 года и первогодков составило в среднем за весь период наблюдений 57 : 15 : 28. Вместе с тем из помеченных нами в гнездах 120 птенцов ни один не был найден на гнездовании в данной популяции в последующие годы. Это заставляет предположить, что имеет место существенный обмен особями между изученной нами популяцией и другими популяциями, среди которых могут быть не только гибридные, но и более удаленные пространственно чистые популяции родительских видов.

Если последнее предположение верно, то изученная популяция Гобустана должна регулярно пополняться генотипически чистыми особями одного или обоих родительских видов, а в аллопатрические их популяции реальна экспансия

особей гибридного происхождения, что неизбежно должно вести к расширению гибридной зоны. К сожалению, о скорости и динамике этих процессов нам в настоящее время ничего не известно.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Грабовский В.И., Панов Е.Н., 1992. Структура песен плешанки *Oenanthe pleschanka* и испанской каменки *O. hispanica* в зоне их гибридизации и в аллопатрических частях их ареалов // Зоол. ж., 71.
- Лоскот В.М., 1983. Биология восточной черно-пегой каменки *Oenanthe hispanica melanoleuca* (Gould.) в СССР // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 116. Л., 79-107. - 1986. Фенотипический состав популяций в зонах вторичного контакта черно-пегой каменки и плешанки // Актуальные проблемы орнитологии. М.: Наука. 17-33.
- Майр Э., 1988. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1-597.
- Панов Е.М., 1986. Новые данные по гибридизации плешанки (*Oenanthe pleschanka*) и испанской каменки (*O. hispanica*) // Зоол. ж., 65, 11, 1675-1683. - 1989. Гибридизация и отологическая изоляция у птиц. М.: Наука, 1-510.
- Хертуев В.Н., 1990. Сравнительная экология каменок в Западном Забайкалье // Автореф. канд. дисс. М., 1-16.
- Ash J.S., Rooke K.B., 1956. Female pied wheatear: the problem of identification // British Birds, 49, 317-322.
- Clement P., Harris A., 1987. Field identification of West Palearctic wheatears // British Birds, 80, 137-157, 187-238.
- Haffer J., 1977. Secondary contact zones of birds in northern Iran // Bonn. Zool. Monogr., 10, 1-64.
- Sluys R., Berg M., 1982. On the species status of the Cyprus pied wheatear *Oenanthe cypriaca* // OrnisScand., 13, 123-128.

ИЭМЭЖАН СССР, Москва:
Государственный Дарвиновский
музей, Москва

Поступила в редакцию
10 апреля 1991 г.

V.I. GRABOVSKY, E.N. PANOV, A.G. RUBTSOV

PHENOTYPIC COMPOSITION AND REPRODUCTIVE SUCCESS
IN A HYBRID POPULATION OF PIED WHEATEARS *OENANTHE PLESCHANKA* AND
BLACK-EARED WHEATEARS *O. HISPANICA*

Institute of Animal Evolutionary Morphology and Ecology, USSR Academy of Science, Moscow;
Darwin's State Museum, Moscow

Summary

A hybrid population of pied and black-eared wheatears (50-70 pairs in different years) inhabiting slopes of Beyuk-Dash Mountain in Eastern Azerbaijan was studied during 1986-1990. Altogether, 105 males and 78 females were examined and individually marked. On the basis of colour pattern three conventional phenotypic classes ("pleschanka", "hispanica", and "hybrids") were distinguished and compared, their proportion within the population being 31 : 14 : 55, respectively. Proportions of pairs of different phenotypic composition (including those with a membersh?) of intermediate "hybrid" individuals) did not differ significantly from the predicted proportions based on assumption of random mate choice. There was found no tendency toward assortative mating. The differences in reproductive success of pairs of different phenotypic composition were statistically insignificant. The mean reproductive success for the population as a whole was estimated on the stage of brood rearing as $4,6 \pm 0,1$ ($n = 71$) nestlings per nest, which does not differ significantly from corresponding data obtained in pure population of *O. pleschanka* outside the hybrid zone. To sum up, the studied hybrid population seems to be flourishing and does not show any visible signs of some depression.