

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

1992, том 71, вып. 4

УДК 598.2/9-58

©1992г. В.И. ГРАБОВСКИЙ, Е.Н. ПАНОВ

КОНВЕРГЕНЦИЯ ПЕСЕН КАМЕНКИ ПЛЕШАНКИ *OENANTHE PLESCHANKA* И ИСПАНСКОЙ КАМЕНКИ *OENANTHE HISPANICA* В ЗОНАХ ВТОРИЧНОГО КОНТАКТА

Для проверки гипотезы "смещения признаков" сравнивали песни плешанки и испанской каменки из автохтонных участков их ареалов, а также песни самцов исходных и гибридных фенотипов из трех зон вторичного контакта этих видов. Всего проанализировано 195 вариантов песен, принадлежащих 84 самцам. Песни родительских видов построены из качественно однотипных базовых элементов (нот, фигур), но достоверно различаются по количественным соотношениям разных типов исходных элементов и по характеру временной организации. Во всех изученных зонах контакта имеет место уменьшение первоначальных видоспецифических различий в песнях, так что общий характер напевов становится промежуточным между типичными напевами плешанки и испанской каменки. При этом в каждой смешанной (гибридной) популяции самцы родительских и гибридных фенотипов обладают общей, характерной для данной популяции манерой пения. Показано, что при численном преобладании в такой популяции особей одного из исходных фенотипов (например, плешанки) для популяции в целом может быть характерна манера пения, приближающаяся к таковой другого родительского вида (например, испанской каменки).

Схема процессов видообразования и взаимоотношений близких видов, разработанная в рамках синтетической теории эволюции, включает в себя в качестве важного звена концепцию "смещения признаков" (Brown, Wilson, 1956). В соответствии с этими представлениями, в зонах вторичного контакта форм, происходящих от общего предка и дивергировавших в условиях географической изоляции, начинает действовать отбор на несходство между этими формами (Майр, 1968, стр. 80—82). Результатом, как полагают, должно быть усиление различий 1) по тем признакам, которые существенны при опознавании адекватного полового партнера (что является основой формирования и дальнейшего совершенствования, барьеров репродуктивной изоляции — см., например, Grant, 1975; Мина, 1986) и 2) по таким свойствам, расхождение по которым способствует уменьшению экологической конкуренции между контактирующими формами (Лэк, 1949). Механизмом осуществления этих процессов дивергенции может быть формирование пар из особей с низкой селективностью в отношении полового партнера (то есть из индивидов, склонных к гибридизации) с последующей элиминацией гибридов из-за их пониженной приспособленности (принцип "репродуктивного самоуничтожения"— см. Заславский, 1967; Степанян, 1983).

В рамках этих воззрений постулируют ускоренную дивергенцию в зонах вторичного контакта близкородственных форм тех черт их облика и поведения, которым, как полагают, должна принадлежать главенствующая роль при экстренном опознавании искомого полового партнера (Hinde, 1959). У птиц среди таких признаков называют, в частности, особенности дистантной звуковой сигнализации (Marler, 1960; обзор литературы см. Панов, 1989). К числу таких дистантных вокальных сигналов относится в первую очередь широкопередаточная песня, воспроизводимая самцом при саморекламировании. Это так

называемая "извещающая" песня (advertising song), которая может быть названа также "рекламой".



Рис. 1. Ареалы испанской каменки (в) и плешанки (б). Зоны вторичного контакта и гибридизации зачернены (в). Цифрами на основной карте и на врезке показаны места локализации изученных популяций (г, д)

Идеальным объектом для тестирования предсказаний о возможности "смещения признаков" в структуре и организации рекламных песен может служить изученная нами пара географически викарирующих видов каменок - плешанки и испанской, которые за время своей дивергенции приобрели заметные различия в своих видоспецифических песнях (Панов, 1989). Эти виды вступают во вторичный контакт в ряде районов Прикаспия и на западном побережье Черного моря' (рис. 1; подробности см. Панов, 1989).

В нашей предыдущей работе (Грабовский и др., 1992) на основе многолетнего изучения смешанной популяции этих видов в восточном Азербайджане (урочище Гобустан) было показано, что: 1) здесь отсутствует ассортативность при формировании брачных пар, 2) межвидовые гибриды вполне жизнеспособны и плодовиты и 3) репродуктивный успех остается статистически неразличимым при разных типах скрещиваний (в том числе и при скрещиваниях с участием гибридов). Все это указывает на отсутствие жесткого отбора против гибридов, т.е. того основного механизма, при помощи которого, согласно теории, может осуществляться процесс "смещения признаков". В настоящей работе мы рассмотрим конкретные данные об изменчивости песен плешанки и испанской каменки в чистых и гибридных популяциях и проверим предположение, что в зонах вторичного контакта этих видов имеет место не усиление различий в их песнях, а, напротив, уменьшение этих различий.

Таблица 1

Районы исследований и объем полученных данных

№ выборки*	Географические районы сбора данных	Число самцов данного фенотипа, от которых получены записи песен (в скобках — число проанализированных вариантов песен) (см. текст)							
		<i>pl**</i>	<i>vit</i>	<i>gad</i>	БП	Г	<i>stap</i>	<i>aur</i>	Всего
1	Нахичеванская АССР (с. Аза, окрестности г. Джульфа)	-	-	-	-	-	6 (15)	1 (3)	7 (18)
2	Восточный Азербайджан (гора Беюк-Даш, пос. Гобустан, окрестности г. Баку)	12 (24)		2 (6)	9 (15)	4 (8)	5 (8)	5 (12)	37 (73)
3	Северо-восточный Дагестан (окрестности г. Махачкала)	8 (16)	—		2 (10)	—	1 (7)	1 (5)	12 (38)
4	Западный Казахстан (п-ов Мангышлак, окрестности пос. Таучик и Куйбышево)	7 (12)	4 (7)	2 (7)	1 (2)			3 (7)	17 (35)
5	Юго-западная Туркмения (хребты Большой Балхан, Малый Бал-хан; окрестности г. Красновод-ска)	4 (7)			1 (5)				5 (12)
6	Юго-западная Туркмения (хребет Копетдаг (его центральная часть и западные отроги))	2 (3)			1 (3)				3 (6)
7	Алтайский край (Горный Алтай, долина р. Чуй; Калбинский Алтай)	3 (13)							3 (13)
	Всего								84 (195)

*См. рис. 1.

**Полные названия фенотипов: *pl* — pleskhanka, *vit* — vittata, *gad* — gaddi, БП — "белоспинная плешанка", Г — прочие варианты гибридных фенотипов; *stap* — stapazina, *aur* — aurita.

В период с 1970 по 1989 гг. в разных районах СССР были получены записи песен 84 самцов плешанки, испанской каменки и их гибридов (табл. 1). Для последующего анализа эти данные были объединены в семь выборок, из которых выборка № 1 принадлежит ареалу *O. hispanica*, выборки № 5 — 7 — ареалу *O. pleschanka*, а выборки № 2—4 — зонам вторичного контакта и гибридизации между этими видами. Соответственно, записи, полученные из регионов 1 и 7, достаточно удаленных от зон гибридизации, мы рассматривали в качестве образцов видоспецифичной вокализации испанской каменки и плешанки, соответственно (рис. 2). В этих регионах все без исключения самцы представлены фенотипами, отвечающими диагнозу данных видов: фенотипом *pleschanka* на Алтае (выборка 7) и фенотипами *stapazina* и *aurita* в популяции полиморфного вида *O. hispanica* в Нахичеванской АССР (выборка 1; подробности см. Панов, 1989). Во всех других исследованных регионах наравне с теми или иными из названных фенотипов встречаются и другие, промежуточные между фенотипами плешанки и испанской каменки. Они численно преобладают в некоторых гибридных популяциях (например, в регионе 2) либо представлены единичными особями, как это имеет место в тех частях ареала *O. pleschanka*, которые расположены в непосредственной близости от гибридных зон в Прикаспии, а именно в регионах 5 и 6 (юго-западная Туркмения, включая Копетдаг).

Дистантная вокальная сигнализация изученных каменок включает в себя несколько типов песен (короткую рекламную, удлиненную, имитативную и т.д. — см. Панов, 1989, стр. 145—148). В данной работе рассматривались только песни первого типа — короткие извещающие (или рекламные — см. рис. 2). В фонограммах этот тип вокализации надежно выделяется по признаку точной многократной воспроизводимости: сколько бы раз данный вариант короткой песни ни воспроизводился самцом, каждая транслируемая песня полностью или почти полностью идентична по структуре другим песням того же варианта. Обычно самец имеет в своем репертуаре несколько разных вариантов коротких рекламных песен (в фонограммах, полученных от разных самцов, обычно содержится от двух до пяти-

шести таких вариантов). Высокая воспроизводимость структуры варианта позволяет сильно снизить число анализируемых песен и рассматривать не все те, что имеются в составе фонограммы, а лишь по одному образцу каждого варианта.



Рис. 2. Типичные песни плешанки (А. запись из популяции 7, Калбинский Алтай) и испанской каменки (Б. запись из популяции 1, Нахичеванская АССР). В позиции Л обозначены исследованные параметры песен: длина фигуры или пачки L (сплошные линии), длина паузы P (пунктирные линии), число элементов в пачке п (показано цифрами), максимальная (f_{max}) и минимальная (f_{min}) частоты. По оси ординат - частота, кГц; по оси абсцисс - время, с

Звукозапись проводили с использованием портативных магнитофонов "Sony TC-800" и "Norelco". Фонограммы визуализировали на анализаторе Sona-Graph7029A фирмы Kay Electric с использованием широких фильтров. Типичная песня имеет двухуровневую организацию. Элементы второго уровня именуется "фигурами" (Панов, 1989). Фигуры отделены друг от друга паузами более выраженными, чем паузы между нотами внутри фигуры. Фигура может быть представлена только одной нотой (предельный случай), но обычно состоит из нескольких нот. Ноты, слагающие данную фигуру, как правило (хотя и не всегда), более или менее однотипны. При классификации нот по их конфигурации (т.е. по изображениям на сонограммах) особую сложность представляет проведение границ между "пачками" нот, плотно "упакованными" в составе фигуры, и конструкциями типа "вibrато", в которых границы между элементами как бы исчезают, так что множество плотно упакованных элементов превращаются в одну "ноту" (ср., например, изображенные на рис. 3 "ноты" категории а, с одной стороны, и ноты категорий б и в — с другой). Следует иметь в виду, что произвольность проводимых здесь классификационных границ может существенно исказить картину встречаемости тех или иных типов нот в разных регионах (табл. 2).

Приводимые ниже результаты анализа получены на 195 сонограммах. Оценивали следующие параметры песен (рис. 2.А): длина фигуры (либо пачки типа "вibrато") - L; число нот внутри фигуры (либо элементов в пачке) - л; пауза между фигурами (пачками) - P; полоса частот, занимаемых песней - f_{min} и f_{max}

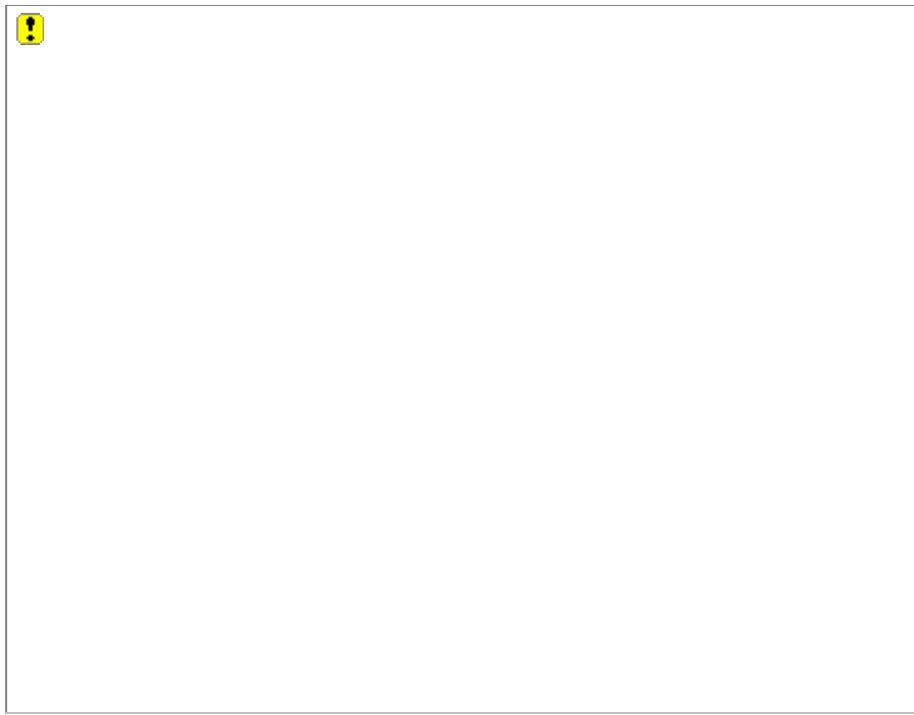


Рис. 3. Исходные структурные элементы, слагающие песни плешанки и испанской каменки: а-з - типы базовых акустических элементов. Внутри континуума элементов условно выделенные их типы оконтурены прерывистыми линиями. Величина зачерненных кружков служит мерой встречаемости того или иного типа элементов в изученной объединенной выборке. Горизонтальные линии, пересекающие ноты, соответствуют частоте 4 кГц

Для сравнения интегральных характеристик песен оказался удобным безразмерный индекс, адекватно отражающий специфику временной организации этих вокальных сигналов. Он представляет собой среднюю величину произведения числа нот в фигуре (элементов в пачке) на отношение длины фигуры (пачки) к длине паузы между фигурами (пачками):

где k — число анализируемых песен.

Межвидовые различия в структуре извещающих песен плешанки и испанской каменки. Сравнительному анализу были подвергнуты: а) физические характеристики исходных элементов (нот), из которых строится извещающая песня и б) способ компоновки этих элементов в составе целостных конструкций (песен).

Мы не обнаружили каких-либо качественных различий в репертуарах нот: у обоих видов песни содержат один и тот же набор исходных элементов, изображенных на рис. 3. Однако при отсутствии качественных различий в репертуарах исходных элементов налицо заметно выраженные количественные различия в частоте использования тех или иных нот (или более сложных конструкций, изображенных на рис. 2). Можно сказать, что для песен плешанки более типичны тоновые элементы с выраженной частотной модуляцией (относящиеся, например, к категории в и ж на рис. 3), тогда как в песнях испанской каменки преобладают плотные пачки импульсных элементов типа вибрато (конструкции типов а и б на рис. 3).

Эти различия в частоте использования тех или иных исходных структурных элементов в значительной степени определяют несходство песен плешанки и испанской каменки по характеру их временной организации. В извещающих песнях второго вида фигуры (и пачки однотипных элементов — нот) имеют достоверно большую протяженность во времени ($P <$

0,01) и включают в себя достоверно большее число звуковых посылок ($P < 0,001$).

№ популяций ¹	Варианты нот2							
	<i>a</i>	<i>б</i>	<i>в</i>	<i>г</i>	<i>д</i>	<i>е</i>	<i>ж</i>	<i>з</i>
<i>1</i>	32,1	11,6	12,5	10,7	1,8	8,0	4,5	18,8
<i>2</i>	30,0	6,7	6,5	20,7	0,4	12,4	6,3	17,0
<i>3</i>	30,5	9,5	4,4'	14,9	2,5	17,4	7,6	13,1
<i>4</i>	26,2	2,3	9,4	30,5	1,6	12,5	8,6	9,0
<i>5</i>	26,5	2,4	7,2	30,1	1,2	15,7	6,0	10,8
<i>6</i>	24,2	4,8	6,5	25,8	6,5	17,7	3,2	11,3
<i>7</i>	18,3	3,7	20,2	15,6	7,3	10,1	7,3	17,4
<i>F</i>	1,46	3,48**	5,37***	5,80***	4,96***	1,63	0,69	2,20*

Географическая изменчивость песен в одновидовых и гибридных популяциях. Результаты сравнения выборок песен из семи изученных нами популяций (табл. 1) по характеру встречаемости разных вариантов нот приведены в табл. 2. Из нее следует, что частота встречаемости большинства типов нот неодинакова в разных географических регионах, как и следовало ожидать, учитывая упомянутые выше межвидовые различия по этому комплексу признаков. Вместе с тем на имеющемся материале не обнаруживаются строго закономерные изменения в частотах большинства типов нот при переходе от популяции к популяции. Лишь в отношении элементов типа *a* можно говорить о клинальном их увеличении в направлении с востока на запад — в направлении от генетически чистых популяций плешанки к генетически чистым популяциям испанской каменки (см. выше, о межвидовых различиях в песнях этих видов).

Анализ географической изменчивости более интегральных характеристик песен показывает, что более или менее выраженной клинальной изменчивости подвержены такие признаки, как протяженность во времени фигур (в том числе — пачек однотипных звуковых посылок) и число элементов внутри фигуры или пачки. Что касается средней длины пауз между структурными элементами песен, то их величина остается относительно постоянной во всех изученных выборках (рис. 4,А). В отношении интегральных частотных характеристик песен можно сказать, что намечается тенденция к возрастанию средних значений минимальных и максимальных частот в направлении с востока на запад — от ареала плешанки к ареалу испанской каменки (рис. 4,Б). Сила связей перечисленных 5 параметров песни (протяженность фигуры, число входящих в нее элементов, протяженность паузы между элементами — для описания временной организации; максимальная и минимальная частота - для описания интегрального спектра частот) с эффектом географического положения изученных популяций показана в табл. 3.

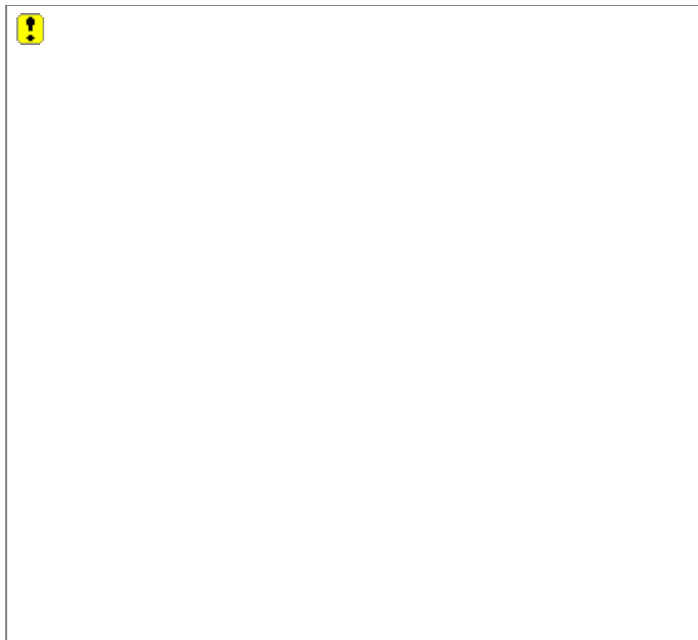


Рис. 4. Межпопуляционная изменчивость временных (А) и частотных (Б) характеристик песен: а - средняя длина фигуры (пачки), б - средняя длина пауз между фигурами, в - среднее число элементов (и) внутри фигуры (пачки). По оси абсцисс - номера изученных популяций

Рис. 5. Средняя величина безразмерного индекса i для песен из 7 изученных популяций (А) и дистанции между соответствующими выборками в 5-мерном пространстве признаков (Б, по оси абсцисс - условные единицы; см. текст): а - автохтонная популяция испанской каменки, б - молодые гибридные зоны, в - древняя гибридная популяция на краю ареала плешанки, г - автохтонные популяции плешанки и их дериваты

Таблица 3

Связь географического положения популяции с частотно-временными характеристиками

Параметры	Протяженность фигуры, L	Протяженность паузы, P	Число элементов, n	i	F_{min}	F_{max}
Фактор географического положения	11,82**	2,26*	10,87**	5,44**	3,08**	7,44**

Существование закономерных преобразований во временной структуре песен становится вполне очевидным, если мы от рассмотрения отдельных параметров L , P и n (табл. 3) перейдем к объединению их в составе безразмерного индекса i (см. рубрику о материале и методике). Как видно из рис. 5.А, величина этого индекса уменьшается в направлении с запада на восток. Максимально значение индекса в генетически чистой популяции испанской каменки в Нахичеванской АССР (точка 1). Значение индекса уменьшается в гибридных популяциях 2, 3 и 4 — тем сильнее, чем дальше отстоит район локализации данной популяции от ареала испанской каменки. В точке 4 (п-ов Мангышлак) значение индекса лишь незначительно больше его значения для популяций плешанки, локализованных в точках 5, 6 и 7. Различия в величине индекса недостоверны между точками У и 2 и между всеми выборками из точек 4-7. На грани достоверности ($p = 0,05$) находятся различия между выборками из точек 3 (Махачкала) и 4 (п-ов Мангышлак). Различия оказываются достоверными при $p < 0,05$ между точками 3 и 2 (Гобустан в восточном Азербайджане), Иными словами, при использовании предложенного индекса исследованные популяции разделяются на три совокупности: с преобладанием особенностей песни типа *hispanica* (точки 1 и 2, т.е. Нахичеванская АССР и Гобустан), с преобладанием особенностей песни типа *pleschanka* (все четыре точки к востоку от Каспийского моря, в том числе популяции из древней гибридной зоны на п-ове Мангышлак), и промежуточная между ними популяция из

точки 3 (Махачкала), где песня типа *hispanica* имеет явное уклонение в сторону песен типа *pleschanka*.

Аналогичные результаты мы получаем, когда рассматриваем дистанции между выборками в пятимерном пространстве признаков (L, P, π , Fmin и Fmax). В этом случае все изученные выборки четко распадаются на два кластера: относящиеся к популяциям западнее (точки 1-3) и восточнее (точки 4-7) Каспийского моря (рис. 5,Б). При этом способе обработки данных песни из популяции Махачкала (точка 3) оказываются принадлежащими к типу *hispanica*.

Характер изменчивости песен в гибридных популяциях. Как следует из сказанного, усреднение данных по всем особям в каждой изученной популяции явно свидетельствует о том, что песни из гибридных популяций промежуточны между песнями родительских видов. Возникает, однако, вопрос, обладают ли спецификой песни самцов разных фенотипов, принадлежащих данной гибридной популяции? Наши результаты позволяют ответить на этот вопрос отрицательно. Создается впечатление, что в каждой гибридной популяции имеет место нивелирование первоначальных различий в видоспецифических песнях родительских видов. В результате этого самцы обоих исходных фенотипов имеют в каждой гибридной популяции сходные напевы, которые по своим характеристикам не отличаются достоверно от напевов самцов с промежуточными ("гибридными") фенотипами (рис. 6).

Принимая во внимание межпопуляционные различия в песнях, рассмотренные в предыдущих разделах, неудивительно, что в силу нивелирования характера песен в каждой данной гибридной популяции возможны географические различия в характере исполнения песен самцами одного и того же фенотипа. Например, как следует из рис. 6, самцы с фенотипом *pleschanka* в популяции п-ова Мангышлак поют сходно с плешанками из автохтонного ареала этого вида, тогда как в популяциях западного побережья Каспийского моря песни самцов фенотипа *pleschanka* существенно ближе по характеру исполнения к песням испанской каменки.

Рассмотренные выше данные позволяют с полной определенностью утверждать, что в изученной нами ситуации предсказания гипотезы "смещения признаков" не находят эмпирического подтверждения. Вместо ожидаемого, согласно данной гипотезе, усиления различий в песнях самцов родительских видов (в данном случае плешанки и испанской каменки) в областях их совместного существования, мы видим усреднение характеристик песен в каждой смешанной популяции, так что самцы с фенотипами обоих родительских видов поют практически одинаково.

Полученные данные не отвечают, однако, на вопрос, каким образом происходит нивелирование различий песен в изученном и в подобных ему случаях. В принципе, в основе приобретения самцом данного фенотипа песни, характерной для другого фенотипа, могут лежать два разных (хотя и не полностью взаимоисключающих) механизма: 1) характер пения может быть генетическим признаком и 2) чуждая песня может быть приобретена самцом в результате научения от своих соседей, что весьма вероятно в смешанной популяции с высокой плотностью гнездования, имеющей место в изученных нами случаях. Чтобы ответить на поставленный вопрос, необходимы лабораторные эксперименты по изучению онтогенеза песенного поведения у каменок, а также возможно более полные данные по временной динамике вокализации индивидуально опознаваемых особей в персонализированных смешанных (гибридных) популяциях. Имеющиеся у нас данные не позволяют сделать выбор в пользу предположения о преимущественно генетическом механизме трансляции песен от поколения к поколению или альтернативного ему допущения о негенетическом пути передачи песен (по типу культурной преемственности). В

пользу второго предположения может свидетельствовать тот факт, что общий характер исполнения песен в данной гибридной популяции (по типу плешанки или по типу испанской каменки) не всегда соответствует соотношению в данной популяции фенотипов родительских видов. Например, в популяции Гобустана среди самцов с фенотипами родительских видов численно преобладает плешанка (соотношение фенотипов *pleschanka* : гибриды : *hispanica* составляет 31:55:14 — см. Грабовский и др., 1992), однако по характеру пения эта популяция наиболее близка к автохтонной популяции испанской каменки из Нахичеванской АССР (рис. 6). Нечто подобное имеет место и в популяции из окрестностей г. Махачкала, где фенотип плешанки численно преобладает в еще большей степени (Панов, 1986, 1989), Сказанное может свидетельствовать о том, что манера пения испанской каменки распространяется в районы, исходно занимавшиеся плешанкой (такие, как северо-восточный Кавказ), быстрее, чем гены испанской каменки, передаваемые в ходе гибридизации по чередке поколений. Однако не исключено, что высказанное только что предположение неверно постольку, поскольку фенотип самца может не соответствовать его генотипу.

В этом случае самец с фенотипом "*pleschanka*", поющий песню типа "*hispanica*", может оказаться в действительности гибридом, унаследовавшим свою песню от отца, принадлежащего к виду *Oenanthe hispanica*. Как мы показали ранее (Грабовский и др., 1992), такая возможность не исключена в популяции Гобустана, где многие самцы с "чистыми" фенотипами родительских видов могут оказаться потомками гибридных скрещиваний.

Таким образом, выяснение механизмов нивелирования песен в гибридных популяциях требует дальнейших углубленных исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Грабовский В.И., Панов Е.Н., Рубцов А.С., 1992. Фенотипический состав и успех размножения в гибридной популяции плешанки *Oenanthe pleschanka* и испанской каменки *Oenanthe hispanica* в восточном Азербайджане // Зоол. ж. Т. 71. Вып. 1. С. 109-121.

Заславский В. А., 1967. Репродуктивное самоуничтожение как экологический фактор (экологические последствия генетического взаимодействия популяций) // Журн. общ. биол. Т. 28. № 1. С. 3-12.

Лэк Д., 1949. Дарвиновы выюрки. М.: Изд-во иностр. лит. С. 1-200.

Майр Э., 1968. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир. С. 1-597.

Мина М.В., 1986. Микроэволюция рыб. М.: Наука. С. 1-207.

Панов Е.Н., 1986. Новые данные по гибридизации плешанки (*Oenanthe pleschanka*) и испанской каменки (*O. hispanica*) // Зоол. журн. Т. 65. № 11. С. 1675-1683. - 1989. Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. М.: Наука. С. 1-510.

Степанян Л.С., 1983. Надвиды и виды-двойники в авифауне СССР. М.: Наука. С. 1- 292.

Brown W.L., Wilson E.O., 1956. Character displacement // Syst. Zool. V. 5. P. 49-64.

Grant P.R., 1975. The classical case of character displacement // Evolutionary Biology. V. 8. N.Y.: Appleton Century Crofts. P. 237-337.

Hinde R.A., 1959. Behaviour and speciation in birds and lower vertebrates // Biol. Rev. V. 34. P. 85-128.

Marler P., 1960. Bird song and mate selection // Animal sounds and communication, N 7. AIBS Publ. P. 348-367.

V.I. GRABOVSKY, E.N. PANOV

**SONG CONVERGENCE IN PIED WHEATEAR (OENANTHE PLESCHANKA) AND
BLACK-EARED WHEATEAR (O. HISPANICA) IN SECONDARY CONTACT ZONES**

Summary

Songs of pied and black-eared wheatears from localities where only one of the species is present as well as songs of "pure" and hybrid male phenotypes from three zones of secondary contact and hybridization were described and compared to test the hypothesis of character displacement. Overall 195 song variants performed by 84 males were analyzed. Songs of both species are made up of the same basic elements (notes, figures), but differ markedly by quantitative ratios of various types of such elements and by patterns of song temporal organization. In all secondary contact zones studied apparent reduction of initial interspecific differences in song characters was recorded, so that styles of singing predominating in these populations become intermediate between those typical for pied and black-eared wheatears. Males of both "pure" and hybrid phenotypes have in each mixed/hybrid population a similar style of singing. It was shown that in the case of quantitative predominance of certain parental phenotype (e.g. *pleschanka*) in the given population, the style of singing typical for this population can be more similar to style of singing of the another species (e.g. *O. hispanica*).