

## Межвидовая гибридизация у птиц: эволюция в действии

Е.Н. Панов

*Евгений Николаевич Панов, доктор биологических наук,  
заведующий лабораторией сравнительной этологии и биокommunikации  
Института проблем экологии и эволюции им.А.Н.Северцова.*

*“Все, чего мы достигаем искусством, может осуществляться тысячи и тысячи раз природой, и таким образом часто получаются случайные и добровольные смешения между животными, и особенно — между птицами... Кто может сосчитать незаконные утехы между особями разных видов! Кто сумеет когда-нибудь отделить бастардные ответвления от законных стволов, определить время их первого возникновения, установить, одним словом, все следствия могущества Природы <...> которое она знает, как применить для увеличения числа видов и заполнения перерывов, их разделяющих”.*

Так писал великий французский натуралист Ж.Бюффон в “Естественной истории птиц” (1770). Слова Бюффона можно рассматривать в качестве одной из первых формулировок тех положений, которые лишь совсем недавно, во второй половине XX в., оформились в так называемую концепцию ретикулярной, или сетчатой, эволюции. Эта концепция противоречит теории традиционной дарвиновской дивергентной эволюции. С точки зрения Дарвина ветви эволюционного древа с течением времени все более удаляются друг от друга, что означает необратимость расхождения (дивергенции) видов, произошедших некогда от общего предка. Сторонники ретикулярной теории, напротив, допускают вторичное “срастание молодых, концевых побегов” древа эволюции в результате гибридизации и формирование гибридогенных общностей (популяций, видов) с новыми свойствами и с неожиданными вариациями развития.

К сожалению, и в наши дни многие специалисты скептически относятся к концепции сетчатой эволюции. Считается, что естественная межвидовая гибридизация — явление крайне редкое, скорее некий каприз природы, нежели закономерность. Происходит она лишь при определенных обстоятельствах, например при становлении контакта между близкородственными видами, жизненное пространство которых было до этого четко разграничено теми или иными естественными преградами.

Первые этапы такого контакта зафиксировать, как правило, не удастся: в большинстве случаев, основываясь на косвенных данных, мы можем сформулировать более или менее правдоподобные предположения о том, когда именно такое событие могло произойти. Впрочем, чтобы попытаться понять причины того или иного процесса в эволюции, необязательно быть свидетелем события, произошедшего сотни или даже тысячи лет назад. Достаточно лишь детально исследовать его результаты.

Именно этим мы\* и занялись: изучили образ жизни двух видов овсянок — обыкновенной (*Emberiza citrinella*) и белошапочной (*E.leucosephalos*) — в районах их исконного, независимого существования, а также взаимоотношения этих видов в разных точках зоны их вторичного контакта.

\*Помимо автора в работе участвовали Д.Г.Монзиков и А.С.Рубцов.

Интересующие нас овсянки — певчие птицы размером чуть крупнее воробья. Самцов (как, впрочем, и самок) обыкновенной и белошапочной овсянок легко узнать по окраске оперения. У самца обыкновенной овсянки голова, грудь и брюшко — желтые с коричневатыми полосками, вся спина и пятна по бокам груди — коричневые; самка — в основном желтовато-бурая. У

белошапочного самца верх головы, “ошейник”, пятно под глазом и брюшко — белые, верх, горло, грудь и бока головы — коричневые; самка окрашена более тускло, но светлая шапочка все же видна. Песни самцов этих двух видов, хотя и похожи по звучанию, но, как выяснилось сравнительно недавно, разнятся по ритмической организации.

Казалось бы, различия между обыкновенной овсянкой и белошапочной должны а priori служить мощным барьером, препятствующим гибридизации. Дело в том, что, согласно общепринятому мнению, в период размножения самки птиц выбирают половых партнеров, руководствуясь так называемыми видовыми опознавательными признаками самцов, а именно их окраской и манерой поведения, в частности особенностями звучания присущей данному виду рекламной песни. Все эти опознавательные признаки создают основу системы запретов на скрещивание между особями разных видов, которая получила название этологической (поведенческой) изоляции. Такую трактовку происходящего трудно оспаривать, поскольку она, несомненно, верна в принципе. Однако существует немало исключений из этого общего правила, о чем свидетельствуют многочисленные случаи свободной межвидовой гибридизации. Яркий тому пример — овсянки. Об этом свидетельствуют как прямые наблюдения за успешным размножением смешанных пар (самец одного вида, самка — другого), так и простые подсчеты гибридных особей, в окраске которых присутствуют признаки обоих видов (от 3—5 до 54%).

Изначально обыкновенная и белошапочная овсянки были связаны с разными природными комплексами. Обыкновенная — населяла опушечные леса речных долин Европейского континента (до сих пор она встречается в подобных биотопах в Подмосковье). Затем при расселении на восток она постепенно освоила обширные открытые пространства Зауралья и Южной Сибири, вплоть до бассейна Лены. Родиной белошапочной овсянки предположительно считаются лесостепи северо-востока Центральной Азии, откуда этот вид некогда стал распространяться на север и запад, т.е. навстречу овсянке обыкновенной. Видимо, этот процесс начался два-три тысячелетия назад, когда человек приступил к освоению таежных территорий Сибири и предоставил белошапочной овсянке — любителю открытых пространств — новые места для гнездования. *“Человек, — писал известный зоогеограф Н.Ф. Реймерс, — дал возможность белошапочной овсянке, типичному лесостепному виду, проникнуть далеко в глубь таежной полосы”*. В результате встречного расселения оба вида оказались вполне обычными обитателями лесостепных и антропогенных ландшафтов Западной Сибири и прилегающих территорий.



Самцы обыкновенной (слева) и белошапочной овсянок.

Здесь и далее фото автора

Впервые я вплотную заинтересовался вопросом о взаимоотношениях обыкновенной и белошапочной овсянок в конце 60-х годов. Оба вида были в те годы вполне обычными по опушкам островков березового леса (именуемых в лесостепной зоне Западной Сибири колками) в окрестностях новосибирского Академгородка, где я в то время жил и работал. В 1967 г., во второй половине апреля, когда самки строили гнезда и откладывали яйца, на экспериментальном участке площадью около 2.5 км<sup>2</sup> я насчитал 22 поющих самца белошапочной овсянки и восемь — овсянки обыкновенной. В тот год к гнездованию приступили по крайней мере семь пар белошапочной овсянки и две — обыкновенной. Кроме того, здесь же обосновались еще две смешанные пары и самец — “белый” гибрид, который, видимо, так и остался холостяком. На следующий год я встретил на той же площадке

выводок, отцом которого был типичный самец обыкновенной овсянки, а самка, хотя и была похожа на белошапочную, при внимательном осмотре оказалась гибридом. Эта семья воспитала трех замечательных детенышей. Из всех пяти яиц другой смешанной пары, в которой самец был белошапочной овсянкой, а самка — обыкновенной, вылупились также вполне жизнеспособные птенцы. Выяснилось, что гибридизация у овсянок, хотя и носит ограниченный характер, не является тем не менее событием исключительно редким, так как процессы размножения в смешанных парах протекали без каких-либо очевидных нарушений.

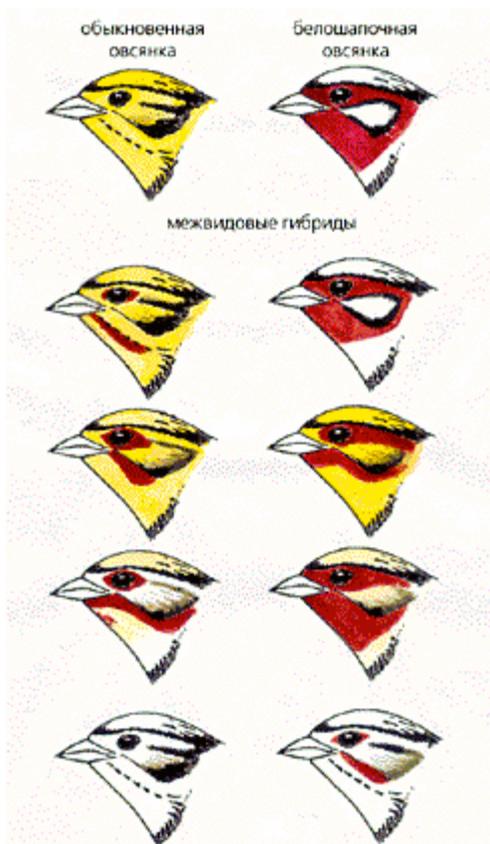


“Желтый” (слева) и “белый” гибриды.

Настойчиво напрашивалось предположение, что поток генов, связывающий местные популяции сосуществующих видов в единую систему, подобную сообщающимся сосудам, должен с течением времени становиться все более и более интенсивным. А если так, то конечным результатом процесса может оказаться тотальное “перемешивание” генофондов — ситуация, которая на языке исследователей микроэволюции именуется “локальным слиянием видов”.

Серьезное подтверждение справедливости подобного хода умозаключений было получено в мое следующее посещение Академгородка в 1997 г., спустя ровно 30 лет после первых попыток разобраться в тонкостях межвидовых взаимоотношений овсянок. Поначалу я был несколько обескуражен, когда попытался получить какие-либо сведения об этих птицах у местных орнитологов. Они убеждали меня, что в окрестностях Академгородка обитает лишь обыкновенная овсянка, а белошапочной уже много лет никто не видел. Как выяснилось позже, они были в чем-то правы, но в то же время весьма далеки от истины.

Зная, насколько многочисленной была здесь белошапочная овсянка в 60-х годах., удивительно было обнаружить полное подтверждение слов новосибирских коллег. Однако не менее поразительными оказались изменения, произошедшие за минувшие годы с популяцией овсянки обыкновенной. Собственно говоря, теперь этих птиц можно было отнести к упомянутому виду лишь с большими оговорками. Дело в том, что из 22 самцов, отловленных нашим маленьким экспедиционным отрядом в паутинные сети все на том же экспериментальном участке, только две трети особей (66.6%) попадали в категорию более или менее типичных обыкновенных овсянок. Среди прочих экземпляров некоторые выглядели, как обыкновенные овсянки, но со значительной примесью окрасочных признаков другого вида (5.6%), другие имели бесспорно промежуточную окраску (11.2%), а третьи вообще резко отличались от типичных самцов обоих видов (16.6%). При взгляде на этих последних невольно приходили на память слова известного немецкого натуралиста О.Хейнрота, который в шутку говорил, что гибриды у птиц нередко демонстрируют не сумму признаков родительских видов, а их разность.



Окраска оперения головы самца обыкновенной овсянки, белошапочной овсянки и межвидовых гибридов. Птицы всех изображенных вариантов окраски обычны в Западной Сибири. Из числа всех этих вариантов далее к востоку, в Иркутской обл., встречаются почти исключительно те варианты, где присутствует интенсивный желтый цвет. Самцы с преобладающей белой окраской (*нижний ряд*) довольно обычны в Новосибирской обл. (около 17% популяции), но крайне редки в Иркутской. Среди 160 экз. орнитологической коллекции Иркутского университета обнаружен лишь один самец с такой окраской (*в нижнем ряду справа*).

Каждый, кто хоть немного знаком с популяционной генетикой, знает, что если в популяции треть всех особей — гибридного происхождения, то велика вероятность, что большинство особей, которые выглядят, как типичные, “чистые” представители сосуществующих видов, — тоже гибриды разных поколений. Поэтому почти не оставалось сомнений, что обитающая в окрестностях Новосибирска популяция “обыкновенной овсянки” превратилась в некую синтетическую общность, в генетической конституции которой смешались наследственные признаки двух первоначально самостоятельных видов. Дополнительным подтверждением тому стали результаты изучения особенностей песен большинства самцов данной популяции. Эти напевы характеризовались всей гаммой переходов между типичными песнями обыкновенной овсянки из Европы и белошапочной — из Восточной Сибири.

После всего, что удалось узнать во время поездки в Новосибирск, необходимо было выяснить, насколько далеко к востоку простирается зона, населенная синтетической, гибридогенной популяцией овсянок. Особенно важно было понять, что происходит в тех районах, где птицы с обликом обыкновенной овсянки появились сравнительно недавно. По литературным данным, одно из таких мест находится в Прибайкалье. Эти сведения подтвердились, когда я, приехав в Иркутск в начале лета 1998 г., проанализировал архивы местного университета, где всегда работали очень опытные орнитологи.

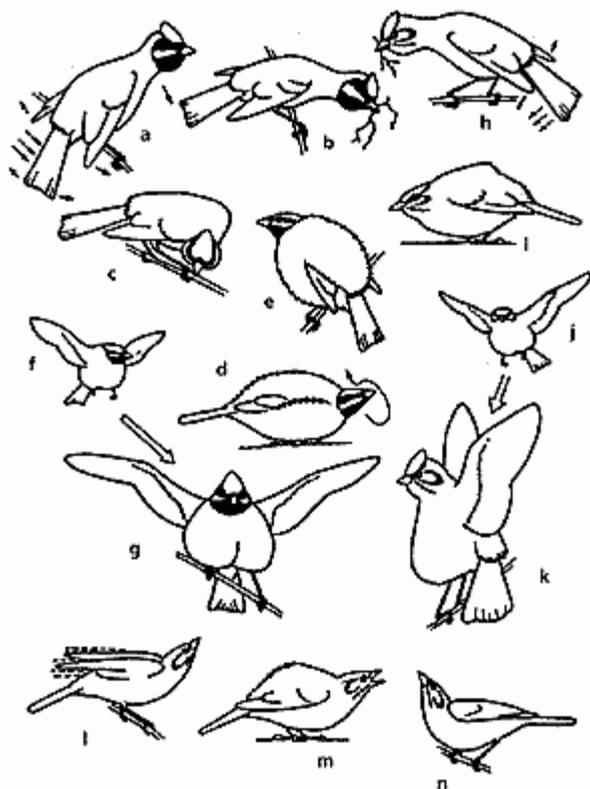
Оказалось, что еще в 30-х годах XX в. желтая овсянка типа обыкновенной, местную популяцию которой систематики рассматривают в качестве географической расы обыкновенной овсянки — *E.citrinella erytrogenis*, в окрестностях Иркутска была редкостью. С тех времен в коллекциях сохранились буквально единичные экземпляры. По-настоящему обычными такие птицы стали здесь лишь к концу 50-х годов, и в дальнейшем их численность начала быстро нарастать.

После первых же экскурсий в природу выяснилось, что теперь желтая овсянка — самый обычный представитель фауны речных долин и опушек березняков в Прибайкалье. Надо сказать, что эти биотопы — антропогенного происхождения, возникшие на месте некогда произраставших в данном регионе сосновых и лиственничных лесов. Сегодня подобные хвойные леса сохранились лишь в сильно пересеченной местности, еще не вполне освоенной людьми, тогда как практически все долины и подножия сопков либо полностью лишились лесной растительности, либо заросли разновозрастным березняком. Любопытно, что там, где разреженные хвойные леса и участки вторичных насаждений четко разграничены, белошапочные овсянки и желтые птицы типа овсянки обыкновенной предпочитают придерживаться своих привычных местообитаний. Там же, где названные растительные сообщества размещены мозаично и не имеют четких разделительных границ, поселяются смешанные популяции овсянок, в которых пары белошапочных и “обыкновенных” овсянок нередко гнездятся бок о бок.

Казалось бы, ситуация в целом предоставляет все возможности для беспрепятственной гибридизации одних с другими. Тем более что местные желтые овсянки, вероятно, должны уже обладать смешанной наследственностью со значительной примесью генов белошапочной овсянки (поэтому название “обыкновенная овсянка” — в кавычках). Действительно, эти птицы могли расселиться сюда только из Западной Сибири, т.е. скорее всего они — потомки выходцев из гибридных популяций того типа, что обитает сегодня в Новосибирской обл. Разумеется, можно было бы допустить, что обыкновенная овсянка проникла в Прибайкалье еще до начала ее гибридизации с белошапочной в Западной Сибири, но этому предположению противоречит документированный факт массового появления “обыкновенных овсянок” в Прибайкалье не ранее 60-х годов. А в то время, как нам известно, процесс гибридизации в Западной Сибири уже развивался лавинообразно.

Не оставалось никаких сомнений, что в окрестностях Иркутска удастся собрать новый богатый материал по особенностям состава гибридных популяций, а также получить ценные сведения о поведении птиц и их образе жизни в подобной любопытной ситуации. Каково же было удивление, когда оказалось, что либо все размножающиеся пары состояли из самца и самки типичной белошапочной овсянки, либо оба партнера выглядели как желтые “обыкновенные” овсянки. Правда, большинство “обыкновенных” самцов несли окрасочные маркеры генов белошапочной овсянки и в этом смысле ничем не отличались от желтых птиц из популяции Академгородка. Но они определенно не воспринимали местных белошапочных овсянок как своих “родичей по крови”, а те явно платили им той же монетой. Примечательно, что в период наших исследований среди желтых самцов (будь то птицы типа обыкновенной овсянки или явные гибриды) оказалось немало холостяков, а вот почти все самцы белошапочной овсянки были счастливыми семьянинами.

Каким же образом происходит опознавание “своих” и “чужих” у интересующих нас овсянок. Ранней весной, когда формируются брачные пары, самки, возвращающиеся с мест зимовок, разыскивают самцов своего вида, ориентируясь на их песню. Это — сигнал дальнего действия, обеспечивающий первую встречу супругов. Кроме того, песня самца служит для соперника предупреждением, что данная территория уже занята. Таким образом, песня способствует рассредоточению самцов и, следовательно, более или менее равномерному распределению гнездящихся пар данного вида в пределах занятых ими местообитаний. Что касается взаимодействий членов семейной пары в период гнездования, то здесь преобладающую роль играют другие опознавательные признаки, сфера действия которых ограничена ближними дистанциями (окраска оперения и манера поведения птиц во время брачных игр).



Брачное поведение самцов белошапочной (а—г) и обыкновенной (h—k) овсянок и позы самок этих видов во время общения с самцами (l, m и n соответственно); а—с и h — позы самцов, ухаживающих за самками; d—g, i—k — последовательные фазы поведения самца непосредственно перед контусом.

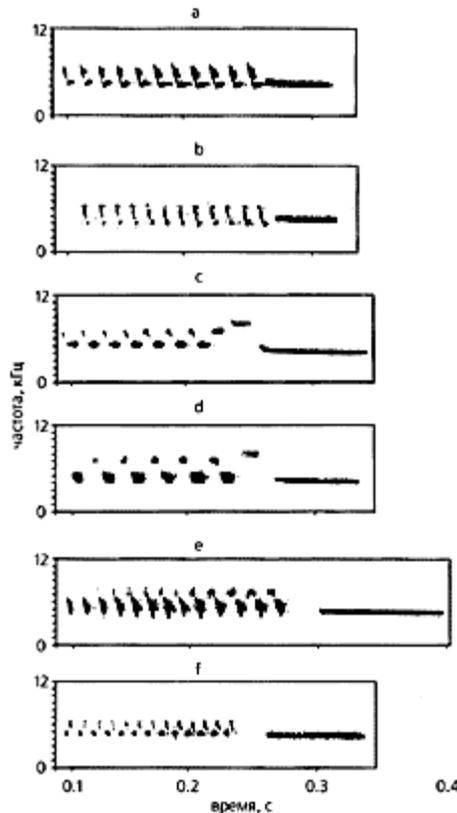
Когда я помещал на гнездовом участке пары белошапочных овсянок клетку с желтым самцом-гибридом и одновременно включал

запись типичной песни белошапочной овсянки, самец, хозяин участка, подлетал к клетке почти вплотную, но, лишь бросив беглый взгляд на самца-узника, сразу же терял к нему всякий интерес. Иначе он вел себя в ситуации, когда звучала запись песни белошапочной овсянки возле неподвижного чучела самца того же вида. Владелец участка, оценив обстановку, набрасывался на чучело и начинал свирепо клевать его в голову. Агрессор нападал до тех пор, пока “непрощенный гость” не был повержен.



Самец обыкновенной овсянки нападает на чучело — мнимого соперника.

Оказалось, что среди трех названных категорий опознавательных признаков (песня, окраска, брачное поведение) только облик птиц по-настоящему значим. Песни самцов обыкновенной и белошапочной овсянок в целом очень схожи, и, как показали опыты с озвучиванием песен одного вида для особей другого в естественной обстановке, птицы не всегда способны улавливать межвидовые различия в песнях. Прокручивание записей песен белошапочных овсянок, сделанных в окрестностях Иркутска, на гнездовых участках обыкновенных овсянок в Костромской обл. только подтвердило наши предположения: почти все местные самцы реагировали на эти звуки как на вторжение самца-соперника. Подобное поведение птиц говорит о том, что явные структурные различия в песнях двух видов не могут, вероятно, работать в качестве главного фактора, препятствующего гибридизации. То же можно сказать и в отношении брачного поведения, которое построено у обыкновенной и белошапочной овсянок по единой схеме, различаясь лишь во второстепенных деталях.

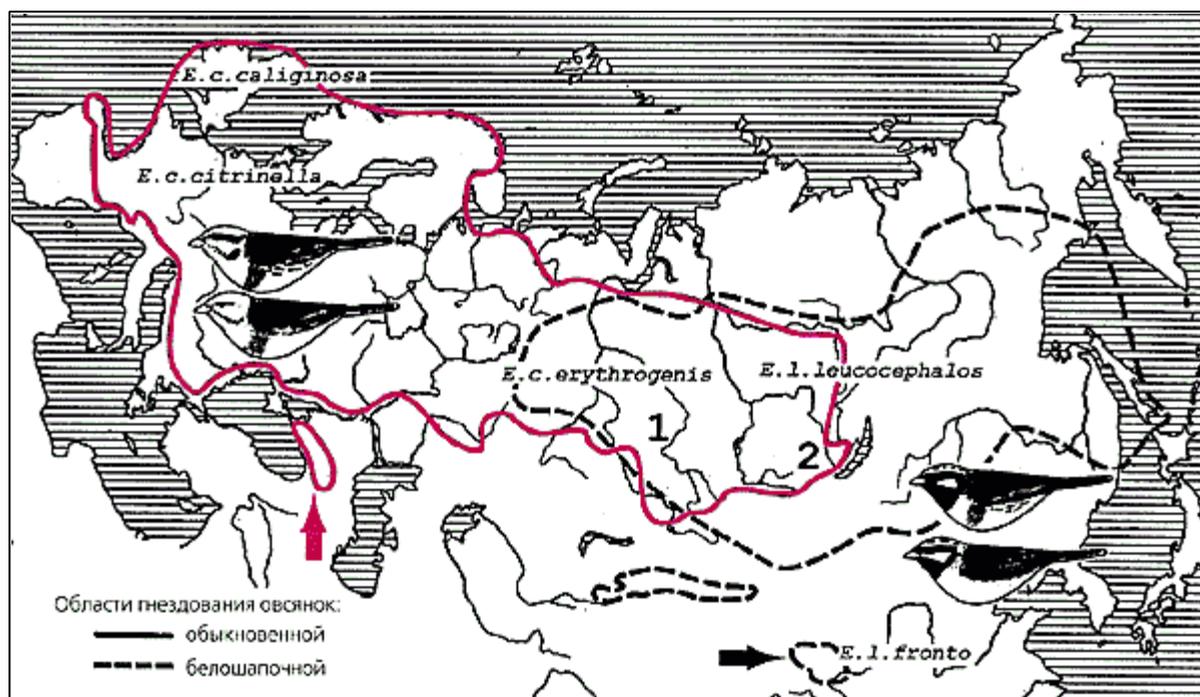


Сонограммы песен самцов обыкновенной овсянки из европейской части России (a, b), белошапочной овсянки из Восточной Сибири (c, d) и двух самцов из центра гибридной зоны — Западной Сибири, Новосибирской обл. (e, f). В типичной песне обыкновенной овсянки первая ее часть содержит много “слов” (до 13—14), следующих друг за другом с короткими интервалами. Пауза между первой частью песни и протяжной заключительной нотой очень коротка. Для песни белошапочной овсянки характерно малое число коротких посылок, следующих друг за другом в не столь быстром темпе. Пауза между этой ритмической конструкцией и заключительной нотой велика. В песнях самцов из гибридной популяции первая часть песни — как у обыкновенной овсянки, заключительная — как у белошапочной.

Таким образом, можно предполагать, что в случае, если самец и самка разных видов вынуждены силой обстоятельств вступить в

брак-мезальянс, преодолев при первой встрече аверсию в отношении “неадекватной” окраски полового партнера, сходная структура коммуникативных сигналов позволит им в дальнейшем благополучно довести процесс размножения до логического конца. Одна из причин, благоприятствующих подобного рода смешанным бракам, — отсутствие в данный момент холостых особей противоположного пола. Разумеется, такая ситуация относится к категории редких, случайных событий. Однако, коль скоро опытами по скрещиванию интересующих нас видов в неволе, равно как и прямыми наблюдениями в природе, показано, что смешанные пары приносят жизнеспособное и полноценное во всех отношениях потомство, единственный подобный эпизод может стать своего рода “затравкой” для дальнейшего длительного процесса интеграции генетических систем двух видов. Постепенное накопление в смешанной популяции гибридов, вовлекаемых в процессы размножения, приводит ко все большему размыванию четких границ между взаимодействующими видами.

Напрашивается вывод, что в данном случае процесс перемешивания генофондов двух близких видов есть не что иное как функция времени. В пользу этой гипотезы свидетельствуют прежде всего изменения, произошедшие за 30 лет в популяции овсянок Новосибирской обл. Похоже, в данном случае мы столкнулись с так называемой поглотительной гибридизацией, которая привела к исчезновению фенотипа белошапочной овсянки и к формированию своеобразной полиморфной популяции. Заместив смешанную популяцию двух видов с характерными для них четкими типами окраски самцов, новая гибридная популяция овсянок дала длинный постепенный ряд изменчивости их окраски — от типичной для одного из родительских видов (овсянки обыкновенной) до таких ее вариантов, которые не найдены нигде в Евразии, кроме как в самом центре давней зоны гибридизации между интересующими нас видами.



Области гнездования обыкновенной (выделено цветом) и белошапочной овсянок. В зоне перекрывания их ареалов обитают обыкновенные овсянки подвида *E. citrinella erythrogonis*. Европейское происхождение обыкновенной овсянки и центральноазиатское — белошапочной подтверждаются существованием реликтовых ареалов этих видов на Кавказе и в Китае (цветная и черная стрелки).

Не менее показательна ситуация в Иркутской обл., которую можно рассматривать как модель взаимоотношений двух видов на самых первых этапах их сосуществования — длительностью всего в несколько десятков лет. Напомним, что птицы, окрашенные по типу обыкновенной овсянки, начали интенсивно вселяться в исконную область существования белошапочной овсянки только в середине XX в. И хотя сейчас гибридизация, вероятно, носит характер редкой случайности, можно с большой вероятностью прогнозировать, что со временем и здесь возникнут очаги локального слияния видов, как это произошло в окрестностях Новосибирска.

Разумеется, в короткой популярной статье нет возможности хотя бы мельком коснуться всех вопросов, возникающих по ходу проводимого исследования. Несколько упрощая изложение, я умолчал о том, что и в Западной Сибири существуют точки, где белошапочная овсянка сохранилась почти в первоизданном виде. Например, на одном из лесистых островов оз. Большие Чаны, расположенного примерно в 400 км к юго-западу от новосибирского Академгородка, нашей рабочей группой была бегло

обследована локальная популяция, в которой среди восьми наблюдавшихся самцов семь оказались типичными белошапочными овсянками и лишь один выглядел как беспорный гибрид. Очевидно, существуют некие механизмы, противодействующие полному нивелированию окрасочных и поведенческих признаков двух родительских видов даже в самой гуще событий, в центрах локального их слияния. Понять, что это за механизмы, а также ответить на целый ряд других вопросов, касающихся взаимоотношений обыкновенной и белошапочной овсянок, — дело дальнейших исследований. Сейчас ясно одно: мы столкнулись с замечательным модельным примером эволюции, протекающей на наших глазах.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований. Проект 96-04-50575.

---

---



Май 2001