

Эволюционная роль гибридизации у птиц на примере обыкновенной (*Emberiza citrinella*) и белошапочной (*E. leucocephalos*) овсянок.

А.С. Рубцов

Государственный Дарвиновский музей, Москва, Россия; alexrub@darwin.museum.ru

Резюме. Зона вторичного контакта обыкновенной и белошапочной овсянок занимает обширную территорию от Уральских гор до озера Байкал. Анализ фенотипической изменчивости и структуры песен показал, что уровень гибридизации в разных частях зоны колеблется от репродуктивной изоляции до интрогрессии. Полученные данные позволяют заключить, что уровень гибридизации возрос недавно в результате антропогенной нагрузки. Два вида не отличаются друг от друга по частотам гаплотипов мтДНК, и генетическая дистанция между наиболее дивергировавшими гаплотипами существенно меньше генетических дистанций между другими видами рода *Emberiza*. В то же время, по ядерной ДНК (AFLP-анализ и секвенирование интрона CHD1Z) оба вида надежно различаются, а генетическая дистанция между видоспецифичными гаплотипами соответствует межвидовым различиям. Несоответствие этих данных можно объяснить заимствованием митохондриального генома через гибридизацию. Хотя гибридизация оказывает существенное влияние на геномы изучаемых видов, они сохраняют фенотипические различия. Возможно, взаимоотношения обыкновенной и белошапочной овсянок носили циклический характер, включая стадии географической изоляции, вторичного контакта и поглощающей гибридизации.

ключевые слова: AFLP, CHD1Z, видообразование, гибридизация, мтДНК, филогеография

The evolutionary role of natural hybridization in birds: the case of interrelationship of yellowhammer (*Emberiza citrinella*) and pine bunting (*E. leucocephalos*)

A.S. Rubtsov

State Darwin museum, Moscow, Russia; alexrub@darwin.museum.ru

Abstract. The zone of sympatry and hybridization between the yellowhammer and the pine bunting spreads more than 2500 km from the Ural Mountains to Baikal Lake. Analyses of phenotype composition and song structure indicate that at different localities the amount of hybridization ranges from reproductive isolation to introgression. Hybridization territory seems to have intensified recently due to human impact to the buntings' habitats. The two taxa do not differ significantly in frequencies of mtDNA haplotypes, and the genetic distance between the most divergent haplotypes is remarkably low compared to other *Emberiza* species pairs. In contrast, nuclear DNA (as sampled using AFLP markers and sequencing of the nuclear gene CHD1Z) differs clearly between the two species; the genetic distance between species-specific haplotypes is comparable to that within other species pairs. The apparently contradictory patterns in mitochondrial and nuclear DNA can be explained by mtDNA introgression. Hybridization has had considerable impact on the species genomes, the two taxa still maintain their phenotypic differences. During their history of divergence the two species may have experienced multiple cycles of geographic isolation, secondary contact, and introgressive hybridization.

keywords: AFLP, CHD1Z, hybridization, mtDNA, phylogeography, speciation

Согласно наиболее популярной среди зоологов биологической концепции вида единственным критерием для присвоения двум сравниваемым таксонам видового статуса является наличие репродуктивной изоляции между ними (Майр, 1968). С этих позиций природная гибридизация представляет интерес для изучения механизмов видообразования (Barton, Hewitt, 1985), но неизбежно воспринимается как некое нарушение естественного хода эволюционного процесса. Среди случаев природной гибридизации у птиц (обзор см. Панов, 1989) преобладают два крайних варианта: случайная гибридизация в широкой зоне симпатрии и скопление гибридов в узкой зоне вторичного контакта. Промежуточные ситуации – более или менее регулярная гибридизация между симпатричными формами – встречаются гораздо реже. Одно из возможных объяснений их редкости заключается в нестабильности подобных систем, поэтому, вероятно, все они являются примерами молодых гибридных зон, ситуация в которых динамично развивается (Price, 2008).

Обыкновенная (*Emberiza citrinella*) и белошапочная (*E. leucocephalos*) овсянки сходны по размерам тела и структуре песен, но резко отличаются по брачной окраске самцов. Зона симпатрии между ними простирается более чем на 2500 км, занимая обширное пространство от Уральских гор до озера Байкал (Панов и др., 2003; Panov et al., 2003).

Фенотипический состав популяций в зоне контакта и за ее пределами

Разнообразие окраски гибридов описывается тремя признаками, для каждого из которых характерна количественная изменчивость: развитие каштанового цвета на горле (1) и брови (2) и общий тон окраски (3), варьирующий от белого до желтого. Для каждого из этих признаков мы использовали балльную оценку, но для большинства задач оказалось более удобным разделение всего континуума гибридных и родительских форм на 6 фенотипических классов (Панов и др., 2003): 1) *citrinella* и 6) *leucoscephala* – фенотипически чистые представители родительских видов, 2) *semi-citrinella* и 5) *semi-leucoscephala* – особи с общим фенотипическим обликом родительских видов, но со слабо выраженными гибридогенными признаками (незначительное количество каштанового цвета на горле или вокруг глаза у *semi-citrinella* и недоразвитие каштанового поля на голове или наличие желтого оттенка в оперении у *semi-leucoscephala*), 3) желтые гибриды – птицы желтой окраски, как *citrinella*, но со значительным развитием каштанового цвета на голове, 4) белые гибриды – птицы без желтого цвета в оперении, как *leucoscephala*, но с сильно редуцированным каштановым полем на голове вплоть до его полного отсутствия (Панов и др., 2003; Panov et al., 2003).

В зоне симпатрии на основе фенотипического состава популяций можно выделить несколько областей, отличающихся друг от друга по интенсивности гибридизации. Оба вида – типичные лесостепные птицы, и на обширной территории таежной зоны редки и распределены спорадично (Равкин, 1978), что делает эту область практически недоступной для изучения. Далее в статье под зоной вторичного контакта обыкновенной и белошапочной овсянок мы будем подразумевать только южную ее часть, лежащую в природных зонах южной тайги и лесостепи.

В западной части зоны контакта, в междуречье Тобола и Иртыша (Омская область) оба вида обычны и нередко образуют смешанные поселения (Соловьев, 2005; Колпакова, 2005). По данным последнего автора, фенотипические гибриды здесь не обнаружены, а песни самцов разных видов надежно различаются на слух.

Сходная картина наблюдается и на восточной границе, в Прибайкалье (Иркутская область). Оба вида здесь обычны и образуют смешанные поселения, в то время как гибридизация редка либо полностью отсутствует: все обследованные нами экземпляры самцов белошапочной овсянки ($n = 101$) не имели следов гибридизации (наличие желтого оттенка на сгибе крыла и каемках маховых), характерных для центральной части зоны симпатрии (Панов и др., 2003). Обыкновенная овсянка впервые зарегистрирована в Прибайкалье в 1920-х, и стала обычным гнездящимся видом в 1950-х (там же). Вероятно, первоначально, в силу своей редкости, она вовлекалась в гибридизацию с белошапочной овсянкой, которая прекратилась с возрастанием численности. О недавно прошедшей гибридизации свидетельствуют фенотипические гибриды, доля которых достигает 30%. В отличие от центральной части зоны контакта, где белые и желтые гибриды представлены в примерно равных соотношениях, в Прибайкалье встречаются только желтые гибриды. Очевидно, все эти птицы являются бек-кроссами с обыкновенной овсянкой.

На южной оконечности зоны контакта, в центральной части Алтая (бассейны рек Чуя и Катунь), локализована узкая гибридная зона, шириной 100-150 км (Панов и др., 2007). В направлении по Чуйскому тракту с северо-запада на юго-восток, доля обыкновенной овсянки в популяциях уменьшается, а белошапочной – увеличивается. В центре гибридной зоны (долина р. Урсул, Онгудайский р-н) фенотипические гибриды (желтые и белые) составляют до 60% популяции (наши ранее не опубликованные данные).

В центральной части зоны контакта (Новосибирская и Новокузнецкая области, Алтайский край, Хакассия и южная часть Красноярского края) обыкновенная овсянка и фенотипические гибриды обычны (доля последних составляет до 45%), в то время как белошапочная овсянка крайне редка либо полностью отсутствует (Панов и др., 2003). Исключение

составляют окрестности г. Барнаул, где последний вид встречается регулярно. Но и здесь его доля в смешанной популяции не превышает 15% (Панов и др., 2007). Логично предположить, что уровень гибридизации в данном регионе повысился недавно, сопровождаясь резким снижением численности белошапочной овсянки. Это предположение подтверждается данными по динамике фенотипического состава популяции на территории Новосибирского Академгородка: в 1967 году здесь была смешанная популяция с преобладанием белошапочной овсянки, фенотипические гибриды составляли не более 10%, а в 1997 году особей с фенотипом белошапочной овсянки встречено не было, в то время как доля гибридов достигла 50% (Панов и др., 2003).

За пределами зоны контакта влияние интрогрессии по-разному сказывается на фенотипическом облике популяций родительских видов. Все особи белошапочной овсянки, как на восточной оконечности зоны контакта, так и за ее пределами (в Забайкалье), не имели признаков, указывающих на их гибридное происхождение (Панов и др., 2003; Панов, Рубцов, 2008). В то же время для многих европейских обыкновенных овсянок характерно наличие небольших рыжих «усов» по бокам горла. Существует хотя и слабая, но достаточно отчетливая тенденция к уменьшению, как размеров самих «усов», так и доли их носителей в популяции с востока на запад, что указывает на гибридогенную природу этого признака (Панов и др., 2003; Panov et al., 2003).

Оценка эффективности механизмов прекопуляционной изоляции в смешанных популяциях

На основе данных о фенотипическом составе популяций можно сделать вывод, что уровень гибридизации в разных частях зоны контакта колеблется в широких пределах. Анализ структуры песен обыкновенной и белошапочной овсянок в смешанных популяциях позволяет косвенно оценить интенсивность гибридизации между ними. В зоне контакта песни обоих видов схожи по своей структурной организации и состоят из начальной серии гомотипических сигналов и двух концевых нот. Разнообразие конфигурации и взаимного расположения нот в серии гомотипических сигналов формирует индивидуальные песенные варианты. В репертуаре самцов есть от 2-х до 4-х вариантов песни; их разнообразие очень велико, но нередко у разных самцов наблюдаются идентичные варианты. Доля сходных вариантов песни в двух сравниваемых популяциях обратно пропорциональна расстоянию между ними (Рубцов, 2007); таким образом, сходство песенных вариантов, исполняемых разными самцами, нельзя объяснить случайным совпадением. Логично предположить, что они пере-

даются от одного самца другому путем импринтинга. В таком случае, долю повторяющихся вариантов песни у самцов разных видов в смешанной популяции можно использовать как косвенный показатель эффективности барьеров этологической изоляции: в той же мере, как молодые самцы могут обучаться стилю пения у гетероспецифического самца, молодые самки могут запечатлевать облик гетероспецифического полового партнера. Полученные данные подтверждают вывод, сделанный на основе анализа фенотипического состава популяций: в Прибайкалье обыкновенная и белошапочная овсянка репродуктивно изолированы, в окрестностях г. Барнаул гибридизация носит ограниченный, а на Алтае – интрогрессивный характер (табл. 1).

К аналогичному выводу можно прийти и на основе анализа структуры песен изучаемых видов. Нами выделены 9 параметров песни, которые были проанализированы с помощью факторного анализа. В объединенной выборке из зоны вторичного контакта песни разных видов не могут быть надежно диагностированы. Но при этом в смешанных популяциях с ограниченной гибридизацией существует признак (в каждой популяции свой), по которому песни родительских видов надежно различаются. В Прибайкалье это продолжительность паузы между последним элементом серии гомотипических сигналов и терминальной нотой, в барнаульской популяции – основная частота терминальной ноты. В центре алтайской гибридной зоны различия в структуре песен обыкновенной и белошапочной овсянок не обнаружены (Рубцов, 2007).

Таблица 1. Число сходных песенных вариантов, исполняемых разными самцами в смешанных популяциях обыкновенной (С) и белошапочной (L) овсянок (из Рубцов, 2007).

Популяция	вид	число записей		число сходных вариантов у разных самцов ¹⁾		Критерий хи-квадрат ²⁾
		песен	самцов	внутри вида	между видами	
окрестности г. Барнаул, пос. Рассказиха	С	34	19	8 (6)	1 (3)	$\chi^2 = 2.0$; $p = 0.16$ n.s.
	L	11	5			
Южный Алтай, с. Хабаровка	С	10	7	2 (3)	5 (4)	$\chi^2 = 0.58$; $p = 0.6$ n.s.
	L	9	4			
Южный Алтай, с. Акташ	С	10	4	3 (2)	1 (2)	$\chi^2 = 1.0$; $p = 0.32$ n.s.
	L	7	4			
Иркутская область пос. Батхай	С	26	10	11 (6)	0 (5)	$\chi^2 = 9.2$; $p = 0.002$ **
	L	18	12			
Иркутская область пос. Сарма	С	16	10	4 (2)	0 (2)	$\chi^2 = 4.0$; $p = 0.05$ *
	L	15	9			

Примечания: ¹⁾ В скобках даны теоретически ожидаемые частоты, рассчитанные из предположения о случайном характере распределения сходных вариантов песни. ²⁾ Оценка статистической достоверности различий: n.s. - различия недостоверны; * - различия достоверны на 5% уровне значимости; ** - различия достоверны на 1% уровне значимости.

Основным механизмом, препятствующим межвидовому скрещиванию в смешанных популяциях, следует признать этологическую изоляцию, основанную на резких различиях в брачной окраске самцов. Однако существуют и биотопические предпочтения, которые наиболее отчетливо проявляются в горной местности. Обыкновенная овсянка обычно селится по кустарниковым зарослям речных долин, в то время как белошапочная чаще встречается по разреженным лиственничникам горных склонов со слабым развитием кустарникового яруса. Эти различия наблюдаются как в Прибайкалье, где гибридизация отсутствует (Панов и др., 2003), так и в алтайской гибридной зоне (Панов и др., 2007). На равнине биотопические предпочтения не прослеживаются, оба вида населяют кустарниковые опушки смешанных лесов и небольшие березовые рощицы в лесостепи (там же).

Молекулярно-генетический анализ

Мы исследовали три типа молекулярных маркеров (Irwin et al., 2009): сиквенирование митохондриального гена (ND2, 1032 пар оснований), сиквенирование интрона ядерного гена (Z хромосома, ген CHD1, 612 пар оснований) и анализ полиморфизма длин амплифицированных фрагментов ДНК (AFLP). Пробы крови и тканей (мышцы и печень) были взяты у пойманных птиц в ходе полевых работ и из музейных коллекций. В общей сложности собрано 156 проб обыкновенной, 87 проб белошапочной овсянок и 20 проб фенотипических гибридов, охватывающих практически весь ареал изучаемых видов. Помимо этого в анализ включены пробы еще 8 видов рода *Emberiza*.

Для оценки генетической дистанции между изучаемыми видами по митохондриальной ДНК (мтДНК) были взяты пробы из наиболее удаленных друг от друга популяций: обыкновенная овсянка - из района Балтийского моря (Калининградская обл., Швеция, Дания), белошапочная овсянка - из Восточного Забайкалья и Сахалина. Полученная картина напоминает изменчивость в пределах единой панмиксной популяции: большинство гаплотипов представлено у обоих видов в примерно равных соотношениях, число замен между наиболее дивергировавшими гаплотипами равно 8 (рис. 1А), что на порядок меньше генетической дистанции с другим эволюционно наиболее близким видом, овсянкой Стюарта (*Emberiza stewarti*, $D = 0.082$; рис. 2А).

В то же время, результаты сиквенирования ядерной ДНК в гораздо большей степени похожи на слияние двух дивергировавших геномов. В выборке преобладают два гаплотипа, отличающихся друг от друга максимальным количеством замен, при этом наблюдаются статистически значимые различия в частотах этих гаплотипов между аллопатрическими попу-

лящими двух видов (хотя популяции, в которых бы присутствовал только один из этих гаплотипов, нами не обнаружены; рис. 1B). Если рассматривать эти гаплотипы как видоспецифические, то генетическая дистанция для изучаемой пары видов совпадает с генетической дистанцией между белошапочной овсянкой и овсянкой Стюарта (рис. 2B). Медианная сеть гаплотипов не образует древовидной структуры, что указывает на наличие рекомбинативной изменчивости (в противном случае мы должны допустить возможность многократного возникновения одних и тех же мутаций замены).

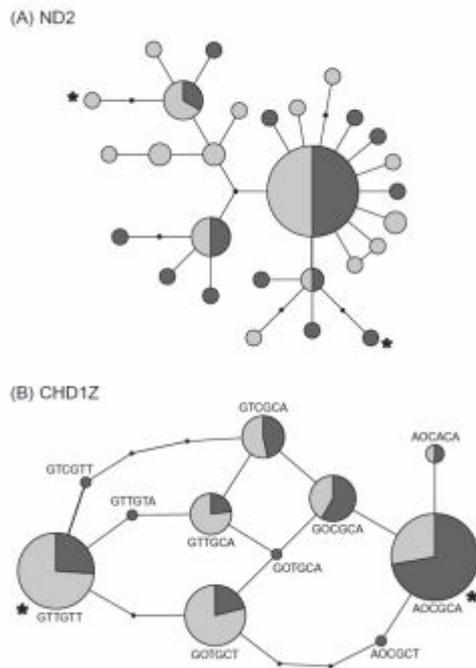


Рис. 1. Медианная сеть гаплотипов митохондриальной (A) и ядерной (B) ДНК между аллопатричными обыкновенными (светло-серые сектора) и белошапочными овсянками (темно-серые сектора) (из Irwin et al, 2009). Размер круговых диаграмм пропорционален частоте встреч данного гаплотипа, минимальный размер соответствует одному гаплотипу, утраченные гаплотипы показаны черными точками. Звездочками отмечены гаплотипы, используемые для филогенетических реконструкций (рис. 2). Буквы в подписях к диаграммам обозначают соответствующие нуклеотиды, O – выпадение нуклеотида.

Анализ AFLP проводили в два этапа. На первом этапе с целью оценить генетические различия между видами мы взяли 13 проб обыкновенной и 15 проб белошапочной овсянки из наиболее удаленных друг от друга аллопатрических популяций. С помощью 5 комбинаций праймеров было получено 367 фрагментов, по 63-м из которых (17%) наблюдался полиморфизм (AFLP-маркеры). Факторный анализ AFLP-маркеров показал, что пробы двух видов надежно отличаются друг от друга по значениям первой главной компоненты (далее по

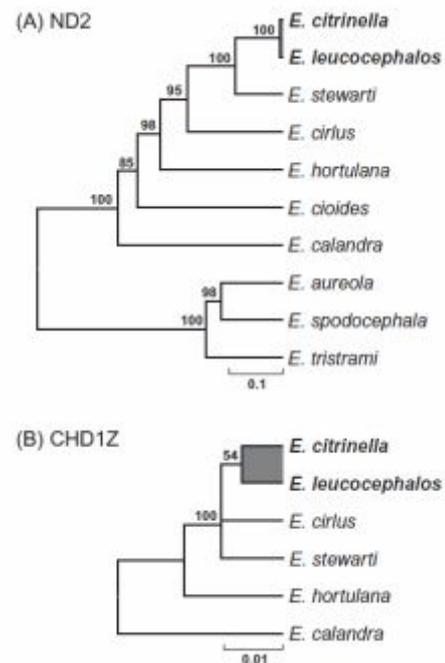


Рис. 2. Филогенетические деревья представителей рода *Emberiza* по данным секвенирования митохондриальной (A) и ядерной (B) ДНК (из Irwin et al, 2009). Числа в узлах дерева соответствуют бутстреп-индексу (числа больше 90 показывают высокий уровень достоверности), Масштабная линейка показывает ожидаемую скорость накопления мутаций между линиями, использована эволюционная модель НКУ+Г (см. Price, 2008).

тексту – индекс AFLP), на долю которой приходится 11.4% общей изменчивости. Статистика F_{ST} , показывающая долю изменчивости по индексу AFLP, объясняемую различиями между группами, равна 0.14. Это значение сравнимо с данными, полученными для большого (*Aquila clanga*) и малого подорликов (*A. pomarina*), также гибридизирующих в широкой зоне вторичного контакта: $F_{ST} = 0.18$, при этом генетическая дистанция между ними по мтДНК (*cytb*) составляет 1.75% (Helbig et al., 2005).

На втором этапе анализа AFLP, целью которого было оценить влияние гибридизации на популяции родительских видов, мы с помощью 10 комбинаций пар праймеров отобрали 20 AFLP-маркеров, частоты которых значимо различались между выборками из аллопатрических популяций двух видов (информативные маркеры). Данные по 65 пробам, разбитых на 7 выборок анализировали с помощью факторного анализа (рис. 3). Фенотипические гибриды из зоны вторичного контакта характеризуются промежуточными значениями индекса AFLP, более близкими к аллопатрическим обыкновенным овсянкам. Действительно, большинство фенотипических гибридов, у которых брали пробы для генетического анализа, происходили из центральной части зоны контакта, где белошапочная овсянка в настоящее время отсутствует. Анализ AFLP подтвердил, что эти особи являются беккроссами с обыкновенной овсянкой. На графике видно, что выборки гибридов из зоны контакта и обыкновенной овсянки из аллопатрической части ареала широко перекрываются, из чего можно заключить, что довольно значительная часть обыкновенных овсянок в аллопатрических популяциях также являются беккроссами. Таким образом, на популяции обыкновенной овсянки, находящиеся за пределами зоны контакта, влияние интрогрессии сказывается сильнее, чем на популяции белошапочной овсянки, что согласуется с данными по фенотипическому составу популяций (см. выше).

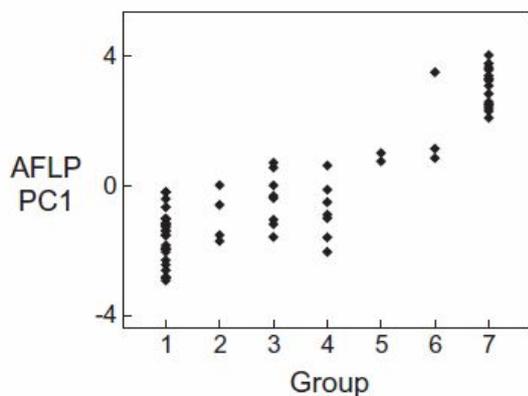


Рис. 3. Генетическая изменчивость по индексу AFLP у обыкновенных и белошапочных овсянок и фенотипических гибридов (из Irwin et al, 2009). Анализ главных компонент по 20 информативным маркерам, PC1 объясняет 20% изменчивости. Номера групп по горизонтальной оси: 1) аллопатричные обыкновенные овсянки, 2) фенотипически чистые обыкновенные овсянки из зоны симпатрии, 3) желтые гибриды, 4) белые гибриды, 5) белошапочные овсянки из зоны симпатрии со слабыми гибридогенными признаками, 6) белошапочные овсянки из зоны контакта, 7) аллопатричные белошапочные овсянки. Различия между видами статистически достоверны. ANOVA для всей выборки: $P < 10^{-15}$, t-тест для групп 1 и 7: $P < 10^{-15}$.

Обсуждение

Основываясь на ярких фенотипических различиях, географическом распространении и характере взаимоотношений обыкновенной и белошапочной овсянок в зоне контакта, логично предположить, что гибридизации между ними предшествовал длительный период пространственной изоляции. В этой связи может показаться странным, что молекулярно-генетический анализ не выявил различий по мтДНК. В то же время маркеры ядерной ДНК, как сиквенирование интрона CHD1Z, так и AFLP, действительно показывают достаточно высокий уровень дивергенции родительских форм. Это противоречие может быть объяснено двумя способами (Irwin et al., 2009).

Если предположить, что сиквенирование мтДНК отражает реальную картину дивергенции видов, то один из них, вероятно, произошел из небольшой краевой популяции предкового вида в результате быстрого расселения, сопровождающегося сильным давлением полового отбора, обусловившего наличие резких различий в брачной окраске. Поскольку генетическая дистанция между обыкновенной и белошапочной овсянками по мтДНК равна нулю, произошло это, очевидно, в период постгляциальной экспансии, т.е. в течение последних 10000 лет (Mila et al., 2007). В этом случае для объяснения различий по ядерной ДНК мы должны предположить, что как видоспецифические гаплотипы интрона CHD1Z, так и информативные AFLP маркеры должны были оказаться случайно сцепленными с генами видоспецифичной окраски.

Более вероятной представляется другая гипотеза: изучаемые виды произошли в результате длительного периода географической изоляции, а митохондриальный геном одного из них был полностью заимствован другим в результате гибридизации. Надо сказать, что частичное заимствование мтДНК не является редкостью: у 17% видов птиц из 331 изученных отдельные особи несут мтДНК другого вида (Funk, Omland, 2003). Краевые популяции, вступающие в географический контакт с близкородственным видом, могут полностью заимствовать чужеродный митохондриальный геном, сохраняя при этом свой видоспецифический фенотип (Babik et al., 2005; Deffontaine et al., 2005; Good et al., 2008; Rohwer et al., 2001; Weckstein et al., 2001).

Можно предположить, по крайней мере, два механизма такого заимствования.

1. *Митохондриальное (селективное) подметание.* Если определенный митохондриальный гаплотип обладает селективным преимуществом, то он быстро распространится по всему ареалу вида (Grant et al., 2006), включая и все близкородственные виды, вступающие с ним в гибридизацию. Гибридная зона не является препятствием для нейтральных или обладающих

селективным преимуществом митохондриальных гаплотипов даже в случае отбора против гетерозигот по ядерным генам (Takahata, Slatkin, 1984). 2. *Экспансия передового края*. Быстрое расширение ареала вида должно сопровождаться гомозиготизацией и снижением генетического разнообразия популяций вследствие многократного прохождения через «бутылочное горлышко» (Hewitt, 2000): периферические популяции образованы небольшим числом основателей, потомки которых, расселяясь, образуют новые локальные группировки. В силу редкости конспецифических половых партнеров и частого нарушения соотношения полов особи в краевых популяциях часто вовлекаются в гибридизацию с близкородственными видами (Формозов, 2007). Поскольку мтДНК гаплоидна и наследуется только по материнской линии, с большей вероятностью происходит заимствование и фиксация именно митохондриальных, а не ядерных гаплотипов (Funk, Omland, 2003).

В случае полного заимствования мтДНК оценку времени дивергенции между гибридизирующими видами, очевидно, следует производить по результатам секвенирования ядерных генов. Поскольку видоспецифические гаплотипы интрона *CHD1Z* не фиксированы в аллопатрических популяциях родительских видов, мы не можем с полной уверенностью утверждать, что наблюдаемое разнообразие не является проявлением анцестрального полиморфизма, хотя такое объяснение и представляется нам маловероятным. Если же полученные данные действительно отражают историю взаимоотношений изучаемых видов, то их можно использовать как для оценки времени дивергенции, так и времени начала гибридизации. Принимая скорость фиксации мутаций в мтДНК как 2% за 1 млн. лет (Weir, Schluter, 2008), получим оценку времени дивергенции между белошапочной овсянкой и овсянкой Стюарта в 4 млн. лет. Примерно этим же сроком можно оценить и время дивергенции интересующих нас видов, поскольку генетические дистанции по ядерной ДНК между двумя этими парами видов совпадают. Длина крупных хромосом (таких как Z-хромосома) в среднем оценивается как 10^8 пар нуклеотидов (Smith, Burt, 1998), поэтому частота рекомбинаций в ядерном геноме должна быть сравнима с частотой мутирования мтДНК. Исходя из этого, продолжительность гибридизации между обыкновенной и белошапочной овсянками можно оценить в несколько десятков или даже сотен тысяч лет.

Из сравнения данных молекулярно-генетического анализа и фенотипического состава популяций следует вывод, что видоспецифические признаки окраски стабильнее нейтральных мутаций в геноме. Такая стабильность предполагает наличие отбора против гибридов, который может обеспечиваться несколькими причинами. 1) Пониженная жизнеспособность и плодовитость гибридов, связанная с разрушением у них коадаптированных генных комплексов родительских форм (Майр, 1968). 2) Конкуренция за местообитания: гибри-

ды могут обладать преимуществом в экотоне, где локализована гибридная зона, но быть менее конкурентоспособными в местообитаниях, типичных для родительских видов (Moore, 1977). 3) Ассортативность спаривания (половой отбор против гибридов): гибриды могут достаточно легко находить полового партнера в центре гибридной зоны, но испытывать сложности при формировании брачных пар за ее пределами в силу редкости и необычности своего фенотипического облика (Moore, 1987; Блинов, Крюков, 1992). Не имея возможности в рамках краткого сообщения подробно останавливаться на обзоре каждого из этих факторов, хотим подчеркнуть, что последний представляется нам наиболее приемлемым в данном случае.

Но какова бы ни была причина стабильности видоспецифического фенотипа, она делает систему двух таксонов, периодически вступающих друг с другом в интрогрессивную гибридизацию, эволюционно устойчивой. Вполне вероятно, что в истории взаимоотношений обыкновенной и белошапочной овсянок было несколько циклов, каждый из которых включает следующие стадии: 1) длительный период аллопатрии или парапатрии, 2) установление широкой зоны симпатрии с ограниченной гибридизацией и 3) поглотительная гибридизация, приводящая к формированию узкой гибридной зоны (переход к 1-й стадии следующего цикла). Если первая и вторая стадии могут быть относительно стабильными, то третья проистекает за очень короткий в эволюционном масштабе времени период: динамичный характер взаимоотношений между изучаемыми видами в современной зоне контакта позволяет предположить, что усиление гибридизации связано с антропогенным влиянием на их природные местообитания, резко усилившимся в Сибири 200-300 лет назад (Панов и др., 2003). С этих позиций гибридизация воспринимается уже не как нарушение естественного процесса дивергенции, а как его органическая составная часть: она является мощным источником генотипической изменчивости, и поэтому может существенно ускорять процессы как адаптогенеза, так и формообразования (Arnold, 1997).

Вполне возможно, что описанный в данной статье случай не является исключительным. Можно привести несколько примеров, где родительские формы, несмотря на значительные морфологические различия, демонстрируют нулевую генетическую дистанцию по мтДНК (обзор см. Price, 2008): красногрудый и красношапочный дятлы-сосуны (*Sphyrapicus ruber / nuchalis*), желто- и краснохвостый шилоклювые дятлы (*Colaptes auratus / cafer*), черная и серая вороны (*Corvus corone / cornix*), черная и белоспинная ворона-свистун (*Gymnorhina tibicen / hypoleuca*), чернохохлая и американская хохлатая синицы (*Parus atricristatus / bicolor*), славка Одюбона и миртовый певун (*Dendroica auduboni / coronata*). Логично до-

пустить, что, некоторые (если не все) из приведенных пар видов в прошлом прошли через поглотительную гибридизацию в широкой зоне симпатрии.

Литература

- Arnold M.L.* Natural hybridization and evolution. Oxford: Oxford University Press, 1997. 215 p.
- Babik W., Branicki W., Crnobrnja-Isailovic J., Cogalniceanu D., Sas I., Olgun K., Poyarkov N.A., Garcia-Paris M., Arntzen J.W.* Phylogeography of two European newt species - discordance between mtDNA and morphology // *Molecular Ecology*. 2005. V. 14. P. 2475–2491.
- Barton N.H., Hewitt G.M.* Analysis of hybrid zones // *Annual Reviews of Ecology and Systematics*. 1985. V. 16. P. 113–148.
- Deffontaine V., Libois R., Kotlik P., Sommer R., Nieberding C., Paradis E., Searle J.B., Michaux J.R.* Beyond the Mediterranean peninsulas: evidence of central European glacial refugia for a temperate forest mammal species, the bank vole (*Clethrionomys glareolus*) // *Molecular Ecology*. 2005. V.14. P. 1727–1739.
- Funk D.J., Omland K.E.* Species-level paraphyly and polyphyly: frequency, causes, and consequences, with insights from animal mitochondrial DNA // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 2003. V. 34. P. 397– 423.
- Good J.M., Hird S., Reid N., Demboski J.R., Stepan S.J., Martin-Nims T.R., Sullivan J.* Ancient hybridization and mitochondrial capture between two species of chipmunks // *Molecular Ecology* 2008. V. 17. P. 1313–1327.
- Grant W.S., Spies I.B., Canino M.F.* Biogeographic evidence for selection on mitochondrial DNA in North Pacific walleye pollock *Theragra chalcogramma* // *Journal of Heredity* 2006. V. 97. P. 571–580.
- Helbig A.J., Seibold I., Kocum A., Liebers D., Irwin J., Bergmanis U., Meyburg B.U., Scheller W., Stubbe M., Bensch S.* Genetic differentiation and hybridization between greater and lesser spotted eagles (Accipitriformes: *Aquila clanga*, *A. pomarina*) // *Journal of Ornithology* 2005. V. 146. P. 226–234.
- Hewitt G.M.* The genetic legacy of the Quaternary ice ages // *Nature*. 2000. V. 405. P. 907-913.
- Irwin D.E., Rubtsov A.S., Panov E.N.* Mitochondrial introgression and replacement between yellowhammers (*Emberiza citrinella*) and pine buntings (*Emberiza leucocephalos*) (Aves: Passeriformes) // *Biological Journal of the Linnean Society*. 2009. V. 98. P. 422–438.

- Mila B., McCormack J.E., Castaneda G., Wayne R.K., Smith T.B.* Recent postglacial range expansion drives the rapid diversification of a songbird lineage in the genus *Junco* // Proceedings of the Royal Society. B. Biological Sciences. 2007. V. 274. P. 2653-2660.
- Moore W.S.* An evaluation of narrow hybrid zones in vertebrates // Quarterly Review of Biology. 1977. V. 52. P. 263 – 277.
- Moore W.S.* Random mating in the northern flicker hybrid zone: implication for the evolution of bright and contrasting plumage patterns in birds // Evolution. 1987. V. 41. P. 539 – 546.
- Panov E.N., Rubtsov A.S., Monzиков D.G.* Hybridization between yellowhammer and pine bunting in Russia // *Dutch Birding*. 2003. V. 25. P. 17–31.
- Price T.* Speciation in birds. Greenwood Village, CO: Roberts and Company. 2008. 470 p.
- Rohwer S., Bermingham E., Wood C.* Plumage and mitochondrial DNA haplotype variation across a moving hybrid zone // Evolution. 2001. V. 55. P. 405–422.
- Smith J, Burt D.W.* Parameters of the chicken genome (*Gallus gallus*) // Animal Genetic. 1998. V. 29. P. 290-294.
- Takahata N, Slatkin M.* Mitochondrial gene flow // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 1984. V. 81. P. 1764–1767.
- Weckstein J.D., Zink R.M., Blackwell-Rago R.C., Nelson D.A.* Anomalous variation in mitochondrial genomes of White-crowned (*Zonotrichia leucophrys*) and Goldencrowned (*Z. atricapilla*) Sparrows: pseudogenes, hybridization, or incomplete lineage sorting? // Auk. 2001. V. 118. P. 231–236.
- Weir J.T., Schluter D.* Calibrating the avian molecular clock // Molecular Ecology. 2008. V. 17. P. 2321–2328.
- Блинов В.Н., Крюков А.П.* Эволюционная стабильность гибридных зон: ассортативность вместо элиминации гибридов серой и черной ворон // Доклады АН. 1992. Т. 325. № 5. С. 1085 – 1087.
- Колпакова Т. Ю.* Характер межвидовых взаимоотношений белошапочной (*Emberiza leucocephala* S.G. Gmelin, 1771) и обыкновенной (*Emberiza citrinella* Linnaeus, 1758) овсянок в условиях совместного обитания (по материалам Омской области). Дис. ... канд. биол. наук / Ом. гос. пед. ун-т .- Омск. 2005. 161 с.
- Майр Э.* Зоологический вид и эволюция. М.: Мир. 1968. 597 с.
- Панов Е.Н.* Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. М.: Наука. 1989. 512 с.

- Панов Е.Н., Рубцов А.С., Монзиков Д.Г. Взаимоотношения двух видов овсянок (обыкновенной *Emberiza citrinella* и белошапочной *E. leucocephalos*), гибридизирующих в зонах перекрытия их ареалов // Зоологический журнал. 2003. Т. 82. №4. С. 470 - 484.
- Панов Е.Н., Рубцов А.С., Мордкович М.В. Новые данные о взаимоотношении двух видов овсянок (*Emberiza citrinella*, *E. leucocephalos*), гибридизирующих в зонах перекрытия их ареалов // Зоологический журнал. 2007. Т. 86. №11. С. 1362 - 1378.
- Панов Е.Н., Рубцов А.С. Причины и эволюционные последствия межвидовой гибридизации у птиц на примере взаимоотношений обыкновенной (*Emberiza citrinella*) и белошапочной овсянок (*E. leucocephala*) // Современные проблемы биологической эволюции: труды конференции. К 100-летию Государственного Дарвиновского музея. 17 – 20 сентября 2007 г., г. Москва. М.: изд-во ГДМ. 2008. С. 208 - 230.
- Равкин Ю.С. Птицы лесной зоны Приобья. Новосибирск: Наука. 1978. 288 с.
- Рубцов А.С. Изменчивость песни обыкновенной (*Emberiza citrinella*) и белошапочной (*Emberiza leucocephala*) овсянок как показатель структуры популяций и эволюционной истории видов // Зоологический журнал. 2007. Т. 86. №7. С. 863 - 876.
- Соловьев С.А. Птицы Омска и его окрестностей. Новосибирск: Наука. 2005. 382 с.
- Формозов Н.А. Интрогрессия чужеродных митотипов как следствие гипотезы «передового края» Годфрея Хьюитта: влияние гетерогаметности самцов или самок и соотношения полов в расселяющихся популяциях // Современные проблемы биологической эволюции: материалы конференции. К 100-летию Государственного Дарвиновского музея. 17 – 20 сентября 2007 г., г. Москва. М.: изд-во ГДМ. 2007. С. 155 - 157.